

УДК 612.84

ЦВЕТОВЫЕ СВОЙСТВА ДЕТЕКТОРОВ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ, ПРОЕЦИРУЮЩИХСЯ В ТЕКТУМ КАРАСЯ

© 2007 г. В. В. Максимов, Е. М. Максимова, П. В. Максимов

Институт проблем передачи информации РАН

127994 Москва, Б. Каретный пер., 19 W-mail: maximov@iiptr.ru

Поступила в редакцию 02.10.2006 г.

Ответы детекторов направления движения регистрировали экстраклеточно от окончаний аксонов ганглиозных клеток в верхних слоях тектума серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch. Стимулами служили движущиеся цветные границы на некотором цветном фоне, предъявляемые на мониторе с известными спектрами эмиссии люминофоров. Показано, что любые цвета стимулов и фона удавалось уравнивать, изменениями интенсивности, что говорит о цветовой слепоте детекторов направления движения. Множества цветов, колориметрически равных данному фону, представляли собой плоскости в трехмерном цветовом пространстве карася. Относительный вклад каждого из типов колбочек в спектральную чувствительность детекторов направления движения определяли, исходя из ориентации этой плоскости. Было показано, что спектральная чувствительность определяется в основном длинноволновыми колбочками со слабым отрицательным вкладом (цветовая оппонентность) средневолновыми и коротковолновыми. Это приводит к уменьшению чувствительности в сине-зеленом конце спектра, что можно считать приспособлением к водной среде, где из-за существенного рассеяния в сине-зеленой области спектра четкое видение возможно только в красном его конце.

Ключевые слова: рыбы, цветное зрение, сетчатка, ганглиозные клетки, тектум, детекторы, дирекциональная избирательность.

ВВЕДЕНИЕ

За редкими исключениями рыбы имеют высоко развитое цветное зрение, играющее важную роль в зрительной ориентации, при поиске добычи и избегании хищников. Великолепно окрашенные виды широко используют возможности своего цветового зрения в социальном поведении: для взаимодействия друг с другом, включая территориальное или стайное поведение, образование брачных пар, для внутривидового и межвидового общения. Давно известно, что рыбы легко дрессируются на цвета (Frisch, 1912).

Цветовое зрение позвоночных основано на нескольких типах колбочек сетчатки, содержащих фотопигменты с разной спектральной чувствительностью. Некоторые рыбы, включая молодь карася, имеют даже тетрахроматическое зрение. Известно, что сетчатка рыб богата оснащена и нервными механизмами для обработки цвета, начиная от разных горизонтальных клеток хроматического типа (Tomita, 1965) и кончая цветокодирующими ганглиозными клетками многих типов (Daw, 1968). В главный первичный зрительный центр мозга рыб *testum opticum* приходят аксоны многих типов ганглиозных клеток и оканчиваются там на разных уровнях, тем самым формируя слои с характерными свойствами (Jacobson, Gaze,

1964; Зенкин, Пигарев, 1969; Максимова и др., 1971). У всех исследованных видов рыб обнаруживается одна и та же стратификация специализированных элементов: 1) слой детекторов направления движения *on*- и *off*-типов, избирательных к одному из трех разных преимущественных направлений движения; 2) слой довольно разнородных элементов, чувствительных к движущемуся контрасту – детекторов пятен, детекторов ориентированных линий и пр.; 3) слой элементов, отвечающих длящимся разрядом на темноту или на свет. При этом цветокодирующие элементы обнаружены только во втором слое тектума (Максимова и др., 1971). По свойствам эти редко встречающиеся элементы похожи на один из нескольких описанных в сетчатке рыб типов ганглиозных клеток с двойной цветовой оппонентностью (Daw, 1968; Spekreijse et al., 1972).

Что касается детекторов направления движения, проецирующихся в верхний слой тектума (которые также называют дирекционально-избирательными ганглиозными клетками, или просто дирекционалами), то в разные годы разными способами мы пытались исследовать их способность различать цвета. Но применение традиционного колориметра замещения (Бонгард, 1955) было осложнено тем, что дирекционалы плохо или со-

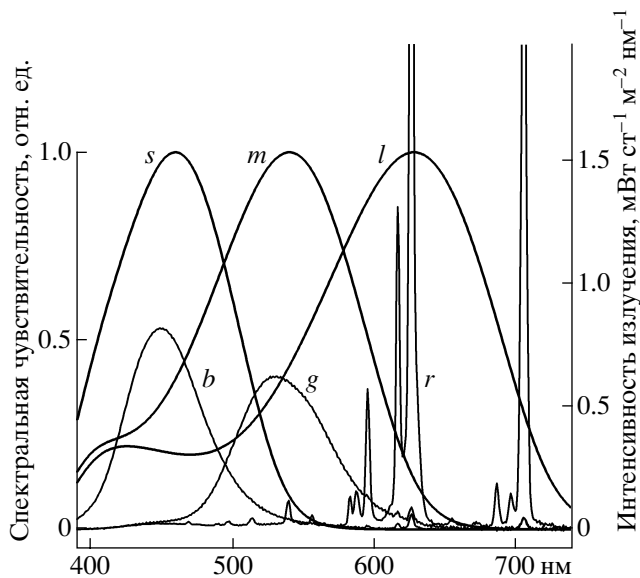


Рис. 1. Кривые спектральной чувствительности, определяемые длинноволновыми (*l*), средневолновыми (*m*) и коротковолновыми (*s*) колбочками карася, и распределения интенсивности излучения для трех пушек (*r*, *g* и *b*) монитора при максимальной яркости.

всем не реагируют на диффузное освещение. Метод бумажной колориметрии (Maximov et al., 1985), когда бумажные стимулы одного цвета двигали (вручную или механически) по фону другого цвета, позволяет осуществлять адекватную стимуляцию оформленными движущимися стимулами. Нам удалось подобрать несколько пар окрашенных бумажек разного цвета (из почти 1000 специально покрашенных образцов), неотличимых для дирекционалов. Из сравнения спектров неотличимых бумажек был сделан вывод, что чувствительность этих элементов сосредоточена в длинноволновом конце спектра (Maximova et al., 2003). Ранее похожие результаты были получены при исследовании этим методом цветовых свойств детекторов ориентированных линий (Maximova, 1999). Однако из-за высокой контрастной чувствительности и тех, и других детекторов более детальное их исследование методом “бумажной колориметрии” было совершенно бесперспективно. Напротив, свыше 16 миллионов цветов, генерируемых на экране управляемого компьютером монитора, покрывают цветовое пространство достаточно густо, чтобы можно было подбирать колориметрические равенства. Более того, конструкция мониторов на электронно-лучевой трубке (где излучение каждой площадки экрана генерируется тремя независимыми источниками, управляемыми тремя пушками монитора) позволяет построить с его помощью полноценный аддитивный колориметр. В работе при помощи такого колориметра детально исследованы цветовые свойства детекторов направления

движения серебряного карася. Показано, что они не различают цветов, а их кривая спектральной чувствительности определяется не только длинноволновыми колбочками, но также слабыми отрицательными вкладами средневолновых и коротковолновых.

МЕТОДИКА

Ответы детекторов направления движения регистрировали экстраклеточно от окончания их аксонов в верхних слоях тектума серебряного карася *Carassius auratus gibelio* Bloch. Всего в опытах было использовано 25 карасей. На 53 детекторах направления движения разных типов было поставлено около 90 колориметрических экспериментов. Детально экспериментальная установка и процедура эксперимента описаны в нашей предыдущей работе (Максимов и др., 2005). Предъявление стимулов осуществлялось через прозрачную стенку аквариума на экране монитора LG Flatron 775FT, расположенного в 30–40 см от глаза рыбы. Стимулами в экспериментах служили стационарные (включаемые-выключаемые) пятна или движущиеся границы, полосы и пятна разных размеров и разных цветов. Стимулы двигали в пределах ограниченной области экрана, охватывающей рецептивное поле (РП) регистрируемого элемента. Поскольку типичные размеры РП детекторов направления движения составляли единицы градусов, обычно область стимуляции ограничивали квадратом со стороной чуть больше 10°. Цвет остальной поверхности экрана в ходе эксперимента оставался неизменным.

Значения коррелированной цветовой температуры, яркости и контраста монитора были установлены так, чтобы обеспечить наиболее плавное изменение цветов. Относительные спектры излучения экрана были промерены при этих установках при помощи модульной спектрометрической системы MCS-500 Modules фирмы Carl Zeiss. Было показано, что излучения трех пушек монитора независимы, и спектр любого излучения $I(\lambda)$ для мониторных значений R , G и B , заданных в пределах от 0 до 255, хорошо аппроксимируется формулой

$$I(\lambda) = \left(\frac{R}{255}\right)^{\gamma_R} r(\lambda) + \left(\frac{G}{255}\right)^{\gamma_G} g(\lambda) + \left(\frac{B}{255}\right)^{\gamma_B} b(\lambda) + c(\lambda),$$

где показатели степеней γ_R , γ_G и γ_B для разных пушек имеют разные значения, немного превышающие 2.0. Входящие в формулу спектры излучения трех пушек монитора $r(\lambda)$, $g(\lambda)$ и $b(\lambda)$ приведены на рис. 1. Излучение темного экра-

на, характеризуемое спектром $c(\lambda)$, было примерно в 100 раз слабее излучения каждой из пушек. Максимальная энергетическая яркость (лучистость) белого экрана (при $R = G = B = 255$) составляла $155 \text{ мВт ст}^{-1} \text{ м}^2$.

В дальнейшем цвета стимулов, фона и окружения будем характеризовать, во-первых, в приборных координатах – значениями параметров R , G и B , посылаемыми на стимулирующий монитор из компьютера. Во-вторых, их можно характеризовать в физических величинах – интенсивностями свечения (лучистостями) каждого из люминофоров монитора. Эти величины (R_e , G_e , B_e) можно измерять непосредственно или рассчитывать, зная мониторные значения R , G и B . Поскольку смешение цветов на экране монитора с хорошим приближением можно считать аддитивным, система координат R_e , G_e и B_e имеет то преимущество, что она образует линейное пространство, где применимы векторные операции, в частности, операция сложения цветов (Юстова, 2000). В-третьих, цвета, устанавливаемые на стимулирующем мониторе, можно характеризовать в эффективных энергетических яркостях “с точки зрения того или иного приемника излучения”, в частности, разных типов колбочек сетчатки карася. Это – так называемая система координат основных физиологических цветов исследуемого животного, где по осям L , M и S откладываются возбуждения светочувствительных приемников животного. Последние можно рассчитать по формулам

$$L = \int_0^{\infty} I(\lambda)l(\lambda)d\lambda,$$

$$M = \int_0^{\infty} I(\lambda)m(\lambda)d\lambda, \quad S = \int_0^{\infty} I(\lambda)s(\lambda)d\lambda,$$

если известны функции относительной спектральной чувствительности длинноволновых $l(\lambda)$, средневолновых $m(\lambda)$ и коротковолновых $s(\lambda)$ колбочек.

Согласно микроспектрофотометрическим измерениям, проведенным В.И. Говардовским на карасях разных партий из наших экспериментов (Maksimova et al., 2005), их сетчатки содержали три типа колбочек с максимумами поглощения при 622–623 нм, 535 нм и 454 нм (колбочки, поглощающие в ультрафиолете, у рыб этого возраста обнаружены не были). Функции относительной спектральной чувствительности колбочек были рассчитаны по формуле Говардовского с соавторами (Govardovskii et al., 2000) для зрительного пигмента системы витамина А2 с учетом поглощения в передних средах глаза (Douglas, 1989). Соответствующие кривые приведены на рис. 1.

Всего в установке задействовано три связанных друг с другом синхронизованных компьютерных модуля: регистрирующий модуль соединен через АЦП и усилитель с микроэлектродом и служит для регистрации реакций нейронов, выведения их на экран и записи в память результатов эксперимента; стимулирующий модуль обслуживает стимулирующий монитор; командный модуль служит для графического представления результатов экспресс-обработки и для оперативного управления параметрами стимуляции и регистрации. Для командного модуля разработан специальный интерфейс, позволяющий экспериментатору легко ориентироваться в трех десятках параметров и быстро перестраивать программу опыта. Стандартные экспериментальные процедуры (обследование РП, обмен диаграммы направленности, измерение контрастной чувствительности, колориметрическое исследование и пр.) оформлены в виде программных “инструментов”, автоматизирующих процесс.

В ходе опыта после установления глубины погружения микроэлектрода, обеспечивающей одиночное отведение, сначала обмеряли диаграмму направленности регистрируемого элемента, что позволяло установить его тип и положение его РП. После этого область стимуляции центрировали относительно РП и переходили к колориметрическим исследованиям при помощи цветных границ, движущихся по цветному фону. Сначала задавали параметры стимуляции (цвет фона и окружения, направление и скорость движения стимула, количество пробегов, по которым усреднялись реакции) и параметры регистрации (уровень отсечки и продолжительность интервала регистрации), которые оставались неизменными в ходе всего исследования. Фактически при обмере границами стимул представлял собой широкую полосу с шириной, превышающей диаметр области стимуляции. Поэтому в каждом пробеге сначала в данном направлении от края до края области стимуляции вдвигалась граница – полуплоскость заданного цвета (цвет стимула), которая постепенно замещала фон. Во время движения этой границы по РП элемента регистрировался его ответ на введение (*in*) стимула. Сразу вслед за этим с той же скоростью в том же направлении двигалась граница обратного контраста, в результате чего происходило замещение стимула фоном и регистрировался ответ элемента на выведение (*out*) стимула.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цветовая слепота детекторов направления движения. По определению система считается цветно-слепой, если любые два излучения можно сделать для нее неотличимыми (уравнять), изменяя интенсивность одного из них, но оставляя не-

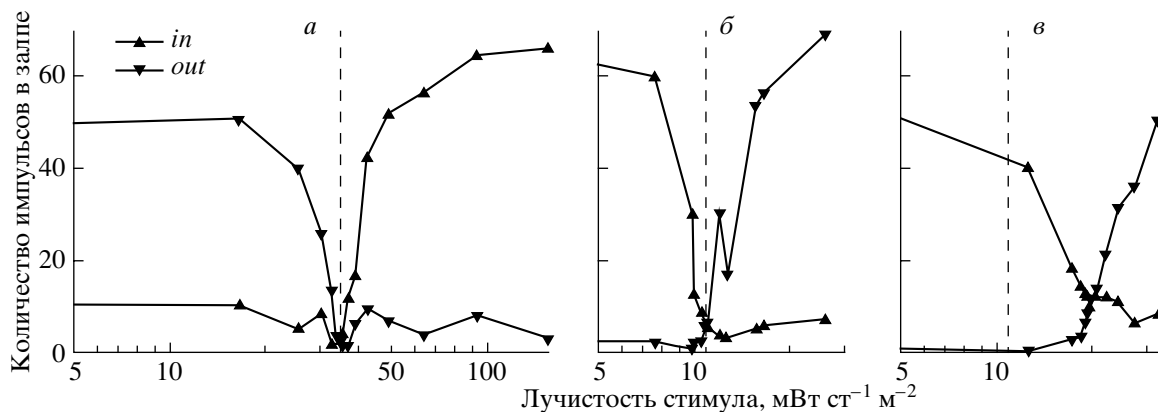


Рис. 2. Зависимости ответа детекторов направления движения от интенсивности стимулов.

По оси ординат отложено усредненное по трем пробегам количество импульсов в залпе клетки в ответ на введение (*in*) и выведение (*out*) границ разной интенсивности по фиксированному фону в предпочтительном направлении. Интенсивность фона указана вертикальной пунктирной линией. а – *on*-дирекционал с предпочтительным направлением движения от хвоста к голове, реакции в ответ на движение ахроматических границ по ахроматическому фону со скоростью $17^\circ/\text{с}$; б – *off*-дирекционал с предпочтительным направлением движения снизу-вверх; реакции в ответ на движение красных стимулов по темно-красному фону со скоростью $11^\circ/\text{с}$; в – та же клетка, что и на б; движение зеленых стимулов разной интенсивности по тому же темно-красному фону в том же направлении и с той же скоростью.

изменным его относительный спектральный состав. Про такие излучения будем говорить, что они одинаковы по интенсивности для данной системы в данных условиях стимуляции. Применительно к детекторам направления движения при адекватной их стимуляции цветными границами, движущимися с оптимальной скоростью в оптимальном направлении, отсутствие цветоразличения означает, что всегда существует такая интенсивность стимула, при которой предъявление его на фоне, имеющем другой спектральный состав, не вызывает реакции ни на введение, ни на выведение.

По избирательности к знаку контраста стимула и фона при ахроматической стимуляции детекторы направления движения делятся на два типа: *on*-дирекционалы и *off*-дирекционалы (Максимов и др., 2005). Причем и у тех, и у других дирекционалов зависимость реакции на движение стимула от его интенсивности (при предъявлении на фоне постоянной интенсивности) имеет вид ступенчатой функции: дирекционалы *on*-типа отвечают преимущественно на введение светлого стимула (границы) на темном фоне, дирекционалы *off*-типа – преимущественно на его выведение. Следует однако отметить, что не всегда *on*- и *off*-элементы совершенно не отвечают на стимулы неадекватного контраста. Примерно в двух третях случаев *on*-дирекционалы дают также слабый залп на введение темных стимулов, а *off*-дирекционалы – на введение светлых. Но эти неспецифические реакции всегда гораздо меньше и отличаются по структуре залпа от ответов на стимулы адекватного контраста. Поэтому наличие неспецифических реакций не препятствует идентификации ти-

па элемента. На рис. 2, а показаны такие “ступенчатые” зависимости величины реакции *on*-дирекционала на введение и выведение ахроматических стимулов на постоянном фоне. Такие же ступеньки вблизи фоновых яркостей можно видеть и при стимуляции цветными стимулами, когда фон и стимул не отличаются по относительному спектральному составу (рис. 2, б), где показаны величины реакции *off*-дирекционала в ответ на движение красных стимулов разной интенсивности на постоянном темно-красном (127, 0, 0) фоне. Здесь и далее тройки целых чисел, указанные в скобках через запятую, обозначают значения параметров *R*, *G* и *B*, посылаемые на стимулирующий монитор из компьютера. Оказалось, что и в случае различающихся спектральных составов стимулов и фона зависимость от яркости имеет примерно такой же вид. Соответствующие графики для той же клетки, что и на рис. 2, б, в ответ на предъявление зеленых стимулов на том же темно-красном фоне показаны на рис. 2, в. Видно наличие ступеньки, вблизи которой реакции и на введение, и на выведение малы. Возможность уравнивать разные излучения по интенсивности – совсем не очевидное свойство клеток. Так себя ведут только системы, не способные к цветоразличению. В этом случае ступенчатая зависимость от яркости позволяет классифицировать любые излучения как более светлые или более темные по отношению к фону, независимо от их спектральных составов. В такой интерпретации результат, представленный на рис. 2, в, где интенсивность зеленого, при котором достигается “колориметрическое равенство” (вблизи точки пересечения кривых *in* и *out*), почти вдвое превышает интенсивность красного фона (пунктирная

вертикальная линия), говорит о более высокой чувствительности дирекционала к красному свету монитора, чем к зеленому.

Тот факт, что дирекционалы рыбы делятся на *on*- и *off*-типы, существенно облегчает подбор колориметрических равенств. Действительно, в случае *on*-дирекционала наличие реакции на введение означает, что стимул светлее фона, и для достижения колориметрического равенства его интенсивность следует понижать, а если он дает реакцию на выведение, то его интенсивность нужно повышать. Для *off*-дирекционала правило изменения интенсивностей будет противоположным. Эти правила были реализованы в виде автоматизированной процедуры поиска колориметрических равенств в специальном программном инструменте. Поскольку параметры *R*, *G* и *B*, определяющие излучение монитора, могут принимать только целочисленные значения, устанавливать нужные интенсивности и поддерживать неизменным относительный спектральный состав при подборе колориметрических равенств можно было только приблизительно. Тем не менее предъявляемые на мониторе стимулы дают хорошее цветовое разрешение – в нашей установке различия в яркости между соседними дискретными в рабочем диапазоне составляли 1–2%. Как правило, это меньше величин инкрементного и декрементного порогов дирекционалов (в среднем равным $\pm 3.0\%$ от яркости фона), поэтому для большинства элементов в опытах удается добиться колориметрического равенства. Во многих случаях, однако, это равенство не было абсолютным (когда полностью отсутствовали реакции и на введение, и на выведение стимула по данному фону), но всегда изменяя интенсивность стимула можно было добиться очень малых ответов – сопоставимых по величине с ответами на стимулы неадекватного контраста.

При помощи этого инструмента были обследованы детекторы направления движения всех шести типов. Цель экспериментов – убедиться, что любые два излучения удастся уравнивать, варьируя интенсивность одного из них. Для этого обычно устанавливался некоторый цветной фон фиксированной яркости, по которому двигались стимулы, представляющие собой разные цветные смеси – с разными значениями *R*, *G* и *B*. Чтобы избежать проблем с графическим представлением результатов в трехмерном цветовом пространстве, обмеряли много разных цветов в пределах некоторого двумерного подпространства и строили зависимости величины ответов от параметров цвета стимула. На рис. 3, А представлены результаты одного из таких экспериментов на *off*-дирекционале с преимущественным направлением движения снизу-вверх (та же клетка, что и на рис. 2, б, в). В опыте на темно-красном фоне (127, 0, 0) двигались разноцветные стимулы разной интенсивности,

сгенерированные с помощью красной и зеленой пушек монитора. На графиках по осям *R* и *G* отложены мониторные значения яркости, принимающие значения от 0 до 255. Цвет фона помечен темно-красной точкой на оси *R*. Величина реакции (среднее по трем предъявлениям количество импульсов в ответе клетки) показана цветом. Отдельно приведены рельефы для количества импульсов в залпе в ответ на введение (а), выведение (б) и суммарно по обоим залпам (в). Видно, что на все темные стимулы, независимо от их цвета, *off*-дирекционал отвечает на введение (а), а на все светлые стимулы – на выведение (б). При этом существует узкая каньонообразная щель между темными и светлыми, где реакция клетки минимальна – линия колориметрических равенств. Всего в ходе этого эксперимента было протестировано 117 цветов стимулов, положение которых на плоскости *RG* показано белыми кружками на рис. 3, А, в. Построенные по этим точкам рельефы позволяют утверждать, что красно-зеленые стимулы всегда удается уравнивать с темно-красным фоном, варьируя интенсивность стимула. Результаты, показанные на рис. 3, А, типичны для всех проделанных опытов, для разных фонов и для всех типов дирекционалов. Отсюда можно заключить, что вообще любые два излучения можно уравнивать, и, следовательно, все детекторы направления движения цветнослепы в данных условиях стимуляции.

Линейность колориметрических равенств. Простейшим вариантом цветно-слепой системы была бы система, управляемая одним типом колбочек. Однако сама по себе цветовая слепота совсем не означает, что в работе системы задействован только один светочувствительный приемник. В сетчатке карася имеется по крайней мере три типа колбочек. Каким образом и в какой комбинации эти колбочки могут участвовать в детектировании направления движения априори не ясно. Одной из важнейших характеристик светочувствительной системы является выполнимость закона аддитивности колориметрических равенств (второй закон Грасмана), который в случае цветно-слепой системы формулируется следующим образом: если к одинаковым по интенсивности излучениям прибавить одинаковые же по интенсивности излучения, то полученные смеси будут одинаковыми по интенсивности. Следствием аддитивности (и это относится к любым светочувствительным системам, а не только к приемникам глаза) является возможность полностью характеризовать возбуждение приемника на свет любого спектрального состава при помощи кривой спектральной чувствительности – “понятие спектральной чувствительности неразрывно связано с аддитивными приемниками” (Нюберг, 1950). Напротив, “существуют системы, для которых можно подбирать взаимозаменяемые излуче-

ния с разными длинами волн, и все же бессмысленно говорить о спектральной чувствительности” (Бонгард, Смирнов, 1961). Для таких систем закон аддитивности не выполняется.

Вместо непосредственной проверки аддитивности колориметрических равенств удобнее было исследовать их на линейность, которая следует из закона аддитивности. В общем случае линейность означает, что, если количество независимых источников, определяющих спектры стимулов, превышает размерность цветового зрения, то множество цветов, неотличимых от данного цвета, образует гиперплоскость в линейном пространстве источников (где по осям отложены интенсивности каждого из них). В случае цветно-слепой системы достаточно генерировать цвета стимулов с помощью двух источников (скажем, двух пушек монитора). Тогда при выполнении закона аддитивности все цвета колориметрических равенств должны укладываться на некоторую прямую.

Фактически, необходимые данные для этого анализа были получены в экспериментах, описанных в предыдущем разделе. На рис. 3. Б, а приведен рельеф для того же эксперимента, что и на рис. 3. А, в, построенный в энергетической шкале – лучистостях красной R_c и зеленой G_c пушек монитора. Видно, что в этих координатах “каньон” действительно приобрел прямолинейную форму, что свидетельствует о линейности колориметрических равенств. Еще более наглядны трехмерные графики для таких экспериментов. На рис. 3. Б, б изображены обе поверхности: для реакций на введение (*in*) и на выведение (*out*) стимулов, пересекающиеся по дну “каньона”. Пространство показано в таком ракурсе, чтобы просматривался ствол “каньона” колориметрических равенств. Основная масса колориметрических экспериментов была поставлена с темно-красным (127, 0, 0) и синим (0, 0, 255) фонами. С темно-красным фоном на разных детекторах направления движения было проведено 30 экспериментов. Ни в одном из них не было получено явных противоречий гипотезе о линейности. В 13 из них было промерено достаточное количество цветов, чтобы можно было удостовериться, что все колориметрические равенства действительно ложатся на прямую. Такие же результаты были получены в опытах с синим фоном. Подробнее они будут описаны в следующем разделе.

Спектральная чувствительность детекторов направления движения. По определению кривая спектральной чувствительности выражает собой возбуждение приемника в ответ на монохроматический свет разных длин волн (Нюберг, 1950). Поэтому измерение кривой спектральной чувствительности предполагает использование некоторого спектрального прибора. Однако в кон-

кретном случае зрительной системы караса ответ любых клеток определяется тремя типами его колбочек. Поскольку, как было показано выше, для детекторов направления движения справедлив закон линейности колориметрических равенств, их кривая спектральной чувствительности не может быть ничем иным, как линейной комбинацией кривых спектральной чувствительности трех типов колбочек. Однако последние нам известны (см. рис. 1), остается только определить относительный вклад каждого из типов колбочек в суммарную спектральную чувствительность дирекционалов. Из предыдущих экспериментов нам уже известно, что вид этой кривой в значительной степени определяется длинноволновыми колбочками, поэтому будем искать функцию спектральной чувствительности дирекционалов в виде

$$f(\lambda) = l(\lambda) + \alpha m(\lambda) + \beta s(\lambda).$$

Предполагается, что коэффициенты α и β определяют некоторые малые добавки к спектральной чувствительности длинноволновых колбочек. Соответственно возбуждение элемента в ответ на любое излучение будет описываться в виде линейной комбинации возбуждений колбочек:

$$F = L + \alpha M + \beta S.$$

Для того чтобы экспериментально определить неизвестные коэффициенты α и β , достаточно найти три излучения, колориметрически равные друг другу. По их спектрам и известным кривым спектральной чувствительности колбочек можно рассчитать возбуждения колбочек L_i , M_i и S_i , $i = 1, \dots, 3$ и, решив соответствующие уравнения, найти коэффициенты α и β . Геометрически это означает, что в цветовом пространстве L , M , S нужно по трем точкам найти плоскость, в которой лежат цвета этих трех источников. Ориентация этой плоскости и даст нам значения α и β .

Чем дальше в цветовом пространстве разнесены цвета этих трех равных между собой источников излучения, тем точнее можно определить ориентацию плоскости. В случае цветов, генерируемых на мониторе, такими наиболее удаленными цветами будут чистые цвета, генерируемые красной, зеленой и синей пушками. В экспериментах в качестве одного из цветов был выбран синий (0, 0, 255), использовавшийся как фон, а цвета красных и зеленых пушек уравнивались экспериментально с этим синим фоном. Для обеспечения большей точности с этим фоном сравнивали не только чистые красные и зеленые, но и всевозможные их смеси. Тем самым параллельно эти эксперименты служили дополнительными тестами для проверки гипотезы о линейности колориметрических равенств.

Таким образом, в ходе эксперимента на синем фоне предъявляли разнообразные красно-зеле-

ные смеси. Подбором интенсивности находили среди них колориметрические равенства. Затем по точкам, накопленным в эксперименте, на координатной плоскости L, M цветового пространства строили соответствующий рельеф ответов. По нему проводили линию (прямую) колориметрических равенств. Точки пересечения этой линии с осями R_e и G_e определяли координаты цветов, при которых достигались равенства чисто красного и чисто зеленого с синим фоном.

Линию колориметрических равенств по результатам эксперимента прокладывали вручную двумя способами. Первый способ состоял в том, что все предъявлявшиеся цвета сортировали по соотношению величин ответов на введение и выведение соответствующего стимула по синему фону. Рис. 3, *B, a* иллюстрирует этот способ. На рисунке показана проекция плоскости красно-зеленых смесей R_e, G_e на координатную плоскость L, M в пространстве основных физиологических цветов. Переход от приборных координат R_e, G_e, B_e к физиологической системе координат L, M, S представляет собой аффинное преобразование. Направления осей в пространстве физиологических цветов показаны на рисунке стрелками R_e и G_e . Опыт, представленный на этом рисунке, ставили на *off*-дирекционале с преимущественным направлением движения от хвоста к голове. Всего были зарегистрированы реакции на предъявление 60 цветных (красно-зеленых) стимулов на синем фоне. Область использовавшихся в эксперименте стимулов на рисунке закрашена в соответствующие цвета (насколько возможно при помощи красителей изобразить цвета излучений монитора). Белыми точками отмечены цвета, где ответ на введение превышал ответ на выведение, а черными – наоборот. Проведенной вручную пунктирной красной линией на рисунке обозначена прямолинейная граница между этими областями – линия колориметрических равенств. Цвета в точках пересечения этой линии с осями R_e и G_e определяют чистые красный (110, 0, 0) и зеленый (0, 165, 0), равные данному синему (0, 0, 255) фону. Если бы спектральная чувствительность этого дирекционала определялась только длинноволновыми колбочками, его реакция не должна была бы зависеть от значений координаты M , и линия колориметрических равенств на этом графике была бы строго вертикальной. Красная пунктирная линия заметно отклоняется от вертикали, что свидетельствует о вкладе средневолновых колбочек в реакцию дирекционалов. Причем наклон этой кривой говорит о том, что вклад этот отрицателен – для того, чтобы компенсировать увеличение M , приходится увеличивать L . Вычисленное значение коэффициента α для этой клетки получилось равным -0.273 . Вклад коротковолновых колбочек тоже был отрицательным, но заметно меньше: $\beta = -0.050$.

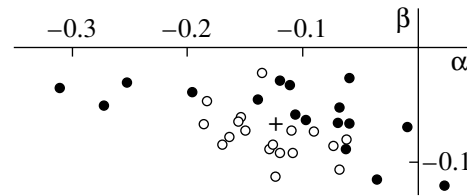


Рис. 4. Экспериментально полученное распределение коэффициентов α (абсцисса) и β (ордината) для *on*- (белые точки) и *off*-дирекционалов (черные точки); положение среднего по всем 32 экспериментам показано крестиком.

Второй способ определения ориентации линии колориметрических равенств использует то свойство “каньона” колориметрических равенств, что при трехмерном представлении ответов клетки на разные цвета он имеет очень крутые борта, и его створ просматривается только при точном повороте графика. На рис. 3, *B, б* в трехмерном виде представлены те же данные, что и на рис. 3, *B, а*. В отличие от графика, приведенного на рис. 3, *B, б*, две пересекающиеся по дну “каньона” поверхности (*in* и *out*) здесь построены в координатах L, M . Для этого способа был разработан специальный программный инструмент обработки в режиме *off-line*, который позволял рассматривать трехмерный рельеф в разных ракурсах и находить такие углы поворота, при которых створ каньона просматривался наиболее четко. По углу поворота и по положению каньона на этом графике (красная пунктирная вертикаль на рис. 3 *B, б*) прокладывалась линия колориметрических равенств на координатной плоскости L, M . Дальше вычисления значения коэффициентов α и β проводились аналогично первому способу.

Оба способа давали близкие значения для коэффициентов α и β . Всего с синим фоном был поставлен 51 колориметрический эксперимент на 39 детекторах направления движения всех типов. Из них 35 опытов были достаточно большими по объему, чтобы можно было удостовериться в линейности колориметрических равенств и с удовлетворительной точностью вычислить значения коэффициентов α и β . Было обследовано не менее трех элементов каждого из шести типов. При этом не обнаружено систематической разницы в значениях этих коэффициентов для разных типов дирекционалов. Результаты экспериментов представлены на рис. 4. Видно, что почти все 35 точек попали в третий квадрант графика – т.е. оба коэффициента были отрицательными. Это означает, что у всех детекторов направления движения чувствительности были занижены в сине-зеленом конце спектра (по сравнению со спектральной чувствительностью длинноволновых колбочек). При этом виден довольно значительный разброс точек. Этот разброс не был следствием плохой

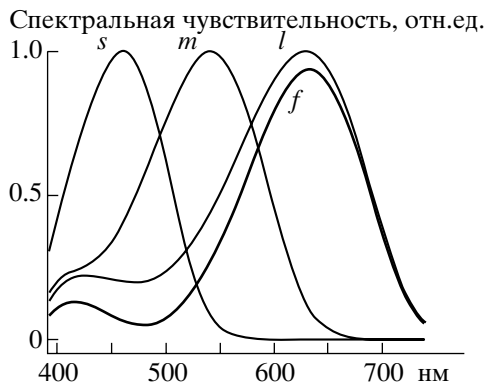


Рис. 5. Кривые спектральной чувствительности колбочек караса (*l*, *m* и *s*) и усредненная кривая спектральной чувствительности детекторов направления движения (*f*).

точности процедуры вычисления значений коэффициентов α и β , а отражал индивидуальные различия в спектральной чувствительности детекторов направления движения (у разных клеток и у разных рыб. Часто уже в ходе опыта (еще не зная конкретных цифр, которые будут получены только при последующей обработке в режиме off-line) по положению экспериментальных точек колориметрических равенств в цветовом пространстве можно было судить о том, что данный элемент имеет заниженную или завышенную по сравнению с обычной чувствительностью в синезеленом конце спектра.

Усредненная кривая спектральной чувствительности показана жирной линией (*f*) на рис. 5. Отрицательные значения коэффициентов α и β означают, что между сигналами от колбочек разных спектральных классов существует оппонентное взаимодействие. Однако оппонентность детекторов направления движения оказалась довольно слабой, и итоговые кривые спектральной чувствительности нигде не имеют отрицательных значений. Такую цветовую оппонентность иногда называют «скрытой оппонентностью».

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые цветовая слепота дирекционалов была обнаружена у мух (Bishop, 1969). Более 20 лет назад Шринивасан из теоретических соображений пришел к выводу, что дирекционалы у всех животных должны быть связаны только с одним из типов светочувствительных приемников (Srinivasan, 1985). Он исходил из представлений, что в основе дирекциональной избирательности лежит выявление корреляции между последовательными кадрами движущегося по сетчатке изображения (когда сравниваются сигналы, разнесенные в пространстве и во времени), и утверждал, что искать взаимную корреляцию лучше между сигналами,

идущими от рецепторов одного и того же спектрального класса. Это совершенно справедливо, поскольку распределения возбуждений рецепторов разных спектральных классов могут быть плохо коррелированными не только на последовательных кадрах, но даже на одном и том же кадре – особенно в сложном богато раскрашенном мире. Однако из этого утверждения совсем не следует, что бессмысленно параллельно рассматривать взаимную корреляцию между сигналами рецепторов другого спектрального класса. Иными словами, вопреки выводу Шринивасана цветовая слепота не является неизбежным условием дирекциональной избирательности. В принципе, выявление корреляции векторных цветовых сигналов может быть более продуктивно, хотя и требует более громоздкой схемы обработки сигналов. Через несколько лет самим Шринивасаном был обнаружен опровергающий пример (Srinivasan, Guy, 1990). Сейчас список цвето-зрячих дирекционалов у насекомых расширился (Douglas, Strausfeld, 2003).

Аргументы Шринивасана можно рассмотреть и в терминах модели латерально смещенного задержанного торможения, более соответствующей устройству дирекционалов позвоночных (Barlow, Levick, 1965). В этой модели дирекционально-избирательные субъединицы, сходящиеся на дендритном дереве ганглиозной клетки, получают прямой возбуждающий сигнал от некоторого рецептора и задержанный тормозной сигнал от другого, смещенного латерально на некоторое расстояние, рецептора. Эти смещение и задержка, по-видимому, осуществляются специальным типом «звездчатых» амакриновых клеток. Естественно, чтобы схема работала, и прямой, и смещенный сигналы данная субъединица должна получать от рецепторов одного и того же спектрального класса. В то же время, если построить отдельные субъединицы для каждого из цветовых каналов, и объединить их в единую, параллельную сеть, то дирекциональная избирательность только улучшится. Издержками такой схемы будет ее утроенная громоздкость (в случае трихроматического зрения). В частности, она должна содержать три типа «звездчатых» амакриновых клеток, обслуживающих каждый цветовой канал порознь.

Цветовые свойства дирекционалов у позвоночных до сих пор никто не исследовал. Обнаруженная нами особенность детекторов направления движения, которые у рыб оказались цветнослепы, но связаны со всеми тремя типами колбочек, возможно, представляет собой компромисс между громоздкой трехканальной схемой и одноканальной схемой Шринивасана. В результате получилась схема, удовлетворительно работающая в зрительном окружении, типичном для рыб. Известно, что водная среда обладает значительным

рассеянием в сине-зеленой части спектра. Поэтому, с одной стороны, размытые малоконтрастные изображения, формируемые коротковолновыми и средневолновыми колбочками, будут мало полезны для дирекциональной избирательности. В такой ситуации без больших потерь можно ограничиться одним длинноволновым каналом. С другой стороны, осязаемая чувствительность самих длинноволновых колбочек к сине-зеленому концу спектра понижает также контраст изображения, формируемого этими колбочками, и природа пошла по пути уменьшения этой чувствительности в ходе нервной обработки сигналов в сетчатке. В результате вычитания сигнала коротковолновых колбочек из сигнала длинноволновых подавляется чувствительность в сине-зеленой области спектра (рис. 5). Такую кривую спектральной чувствительности можно считать приспособлением к зрению под водой, где из-за сильного рассеяния в сине-зеленой области спектра четкое видение возможно только в красном конце спектра (Easter, 1975).

С работой сетчаточных детекторов направления движения обычно связывают оптокинети́ческие (прослеживающие движения глаз во вращающемся полосатом барабане) и оптомоторные (движение самого животного в таком же барабане) реакции. Известно, что дирекционалы, реагирующие в тектуме рыб, обслуживают только оптомоторные реакции, которые исчезают при удалении тектума, в то время как оптокинети́ческие реакции остаются сохраненными (Springer et al., 1977). При этом исследование цветовых свойств оптомоторных реакций с помощью оптомоторных барабанов с разноцветными полосами показало, что цвета этих полос удается “уравнять” по интенсивности – когда рыбы перестают следовать за вращением барабана. Такая цветовая слепота в оптомоторном барабане была продемонстрирована для золотой рыбки *Carassius auratus* (Schaerer, Neumeier, 1996) и для данио *Danio rerio* (Krauss, Neumeier, 2003). И в этом, и в другом случае кривые спектральной чувствительности оптомоторной реакции оказались похожими на таковые длинноволновых колбочек, но в коротковолновой области чувствительность спадала заметно круче, что говорило об отрицательном вкладе средневолновых и коротковолновых колбочек. Все это хорошо согласуется с нашими данными о цветовой слепоте детекторов направления движения и об их кривой спектральной чувствительности.

Авторы выражают благодарность В.И. Говардовскому за измерение спектров поглощения наружных сегментов колбочек карася, а также В.В. Горбунову, О.Ю. Орлову и А.К. Панютину, оказавшим содействие на разных этапах выполнения работы.

Работа поддержана РФФИ (грант № 04-04-49430).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бонгард М.М.* Колориметрия на животных // ДАН. 1955. Т. 103. № 2. С. 239–242.
- Бонгард М.М., Смирнов М.С.* Сущность некоторых новых опытов по цветному зрению // Физика в школе. 1961. № 1. С. 5–15.
- Зенкин Г.М., Пигарев И.Н.* Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки шуки // Биофизика. 1969. Т. 14. № 4. С. 722–730.
- Максимова Е.М., Орлов О.Ю., Диментман А.М.* Исследование зрительной системы нескольких видов морских рыб // Вопросы ихтиологии. 1971. Т. 11. № 5. С. 893–899.
- Максимов В.В., Максимова Е.М., Максимов П.В.* Классификация дирекционально-избирательных элементов, регистрируемых в тектуме карася // Сенсорные системы. 2005. Т. 19. № 4. С. 342–356.
- Ньюберг Н.Д.* Светочувствительные приемники глаза // Проблемы физиологической оптики. 1950. Т. 9. С. 61–76.
- Юстова Е.Н.* Цветовые измерения (Колориметрия). СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2000. 397 с.
- Barlow H.B., Levick W.R.* The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina // J. Physiol. (Lond.). 1965. V. 178. P. 477–504.
- Bishop L.G.* A search for colour encoding in the responses of a class of fly interneurons // Z. Vergl. Physiol. 1969. V. 64. P. 355–371.
- Daw N.W.* Goldfish retina: organization for simultaneous color contrast // Science. 1968. V. 158. № 3803. P. 942–944.
- Douglas J.K., Strausfeld N.J.* Anatomical organization of retinotopic motion-sensitive pathways in the optic lobes of flies // Microscopy Res. Techn. 2003. V. 62. P. 132–150.
- Douglas R.H.* The transmission of the lens and cornea of the brown trout (*Salmo trutta*) and goldfish (*Carassius auratus*) – effect of age and implications for ultraviolet vision // Vision Res. 1989. V. 29. P. 861–869.
- Easter S.S.* Retinal specializations for aquatic vision: theory and facts // Vision in Fishes. New approaches in research / Ed. M.A. Ali. N.Y.: Plenum Press, 1975. P. 609–617.
- Frisch K.* Sind die Fische farbenblind? // Zool. Jarb. Jena Abt. für allg. Zool. 1912. B. 33. S. 107–126.
- Govardovskii V.I., Fyhrquist N., Reuter T., Kuzmin D.G., Donner K.* In search of the visual pigment template // Visual Neurosci. 2000. V. 17. P. 509–528.
- Jacobson M., Gaze R.M.* Types of visual response from single units in the optic tectum and optic nerve of the goldfish // Quart. J. Exp. Physiol. 1964. V. 49. P. 199–209.
- Krauss A., Neumeier C.* Wavelength dependence of the optomotor response in zebrafish (*Danio rerio*) // Vision Res. 2003. V. 24. P. 1223–1231.
- Maximov V.V., Orlov O.Yu., Reuter T.* Chromatic properties of the retinal afferents in the thalamus and the tectum of the frog (*Rana temporaria*) // Vision Res. 1985. V. 25. P. 1037–1049.

- Maximova E.M.* Colour and spatial properties of detectors of oriented lines in the fish retina // *Iugoslav. Physiol. Pharmacol. Acta.* 1999. V. 34. P. 351–358.
- Maximova E.M., Govardovskii V.I., Maximov P.V., Maximov V.V.* Spectral sensitivity of direction-selective ganglion cells in the fish retina // *Annals of the NYAS.* 2005. V. 1048. P. 433–434.
- Maximova E.M., Vabishchevich A.P., Denisenko A.V., Maximov P.V., Orlov O.Yu., Maximov V.V.* Directionally selective units in the goldfish retina: A colour-blind mechanism driven by two spectral classes of cones // *Proc. 29th Goetting. Neurobiol. Conf. 2003 / Eds. N. Elsner, H. Zimmermann. Stuttgart: Georg Thieme Verlag, 2003. P. 586–587.*
- Schaerer S., Neumeyer C.* Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is “color blind” // *Vision Res.* 1996. V. 36. P. 4025–4034.
- Spekreijse H., Wagner H.G., Wolbarsht M.L.* Spectral and spatial coding of ganglion cells in goldfish retina // *J. Neurophysiol.* 1972. V. 35. P. 73–86.
- Springer A.D., Easter S.S., Agranoff B.W.* The role of the optic tectum in various visually mediated behaviors of goldfish // *Brain Res.* 1977. V. 128. P. 393–404.
- Srnivasan M.V.* Shouldn't movement detection necessarily be “color-blind”? // *Vision Res.* 1985. V. 25. P. 997–1000.
- Srnivasan M.V., Guy R.G.* Spectral properties of movement perception in the dronefly *Eristalis* // *J. Comp. Physiol.* 1990. V. 166. P. 287–295. Tomita T. Electrophysiological study of the mechanisms subserving color coding in the fish retina // *Cold. Spring. Harbor. Symp. Quant. Biol.* 1965. V. 30. P. 559–566.

Colour Properties of the Direction-selective Motion Detectors Projecting to the Goldfish Tectum

V. V. Maximov, E. M. Maximova, P. V. Maximov

*Institute for Information Transmission Problems, RAS
Bolshoi Karetny 19, 127994 Moscow*

Responses of direction-selective motion detectors were recorded extracellularly from axon terminals of ganglion cells in the superficial layer of the tectum opticum of immobilised goldfish, *Carassius auratus gibelio* Bloch. Colour edges moving on some colour background (presented on the CRT monitor with known emission spectra of its phosphors) served as stimuli. It was shown that stimuli of any colour can be matched with the colour background by varying their intensities what is indicative of colour blindness of direction-selective motion detectors. Sets of stimuli which matched the background proved to represent planes in the three-dimensional colour space of the goldfish. Relative contributions of different types of cones to the spectral sensitivity was estimated according to orientation of the plane of colour-matches. The spectral sensitivity of any direction-selective motion detector was shown to be determined mainly by long-wave cones with a weak negative (opponent) contributions of middle-wave and short-wave ones. This resulted in reduced sensitivity in the blue-green end of the spectrum, what may be considered as an adaptation to the aquatic environment, where because of the substantial light scattering of a blue-green light acute vision is possible only in a red region of the spectrum.

Key words: fish, colour vision, retina, ganglion cells, tectum, detectors, directional-selectivity.

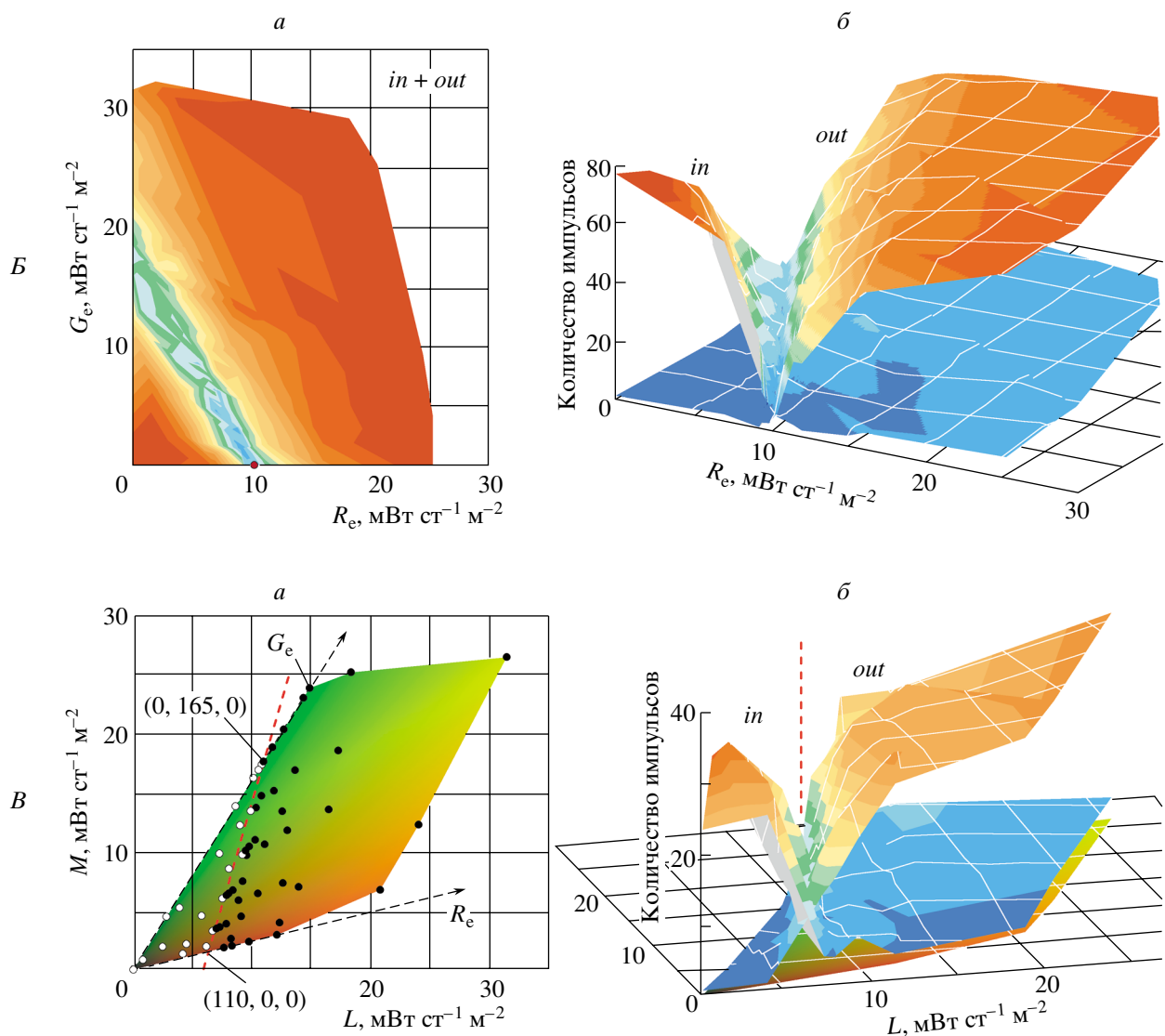
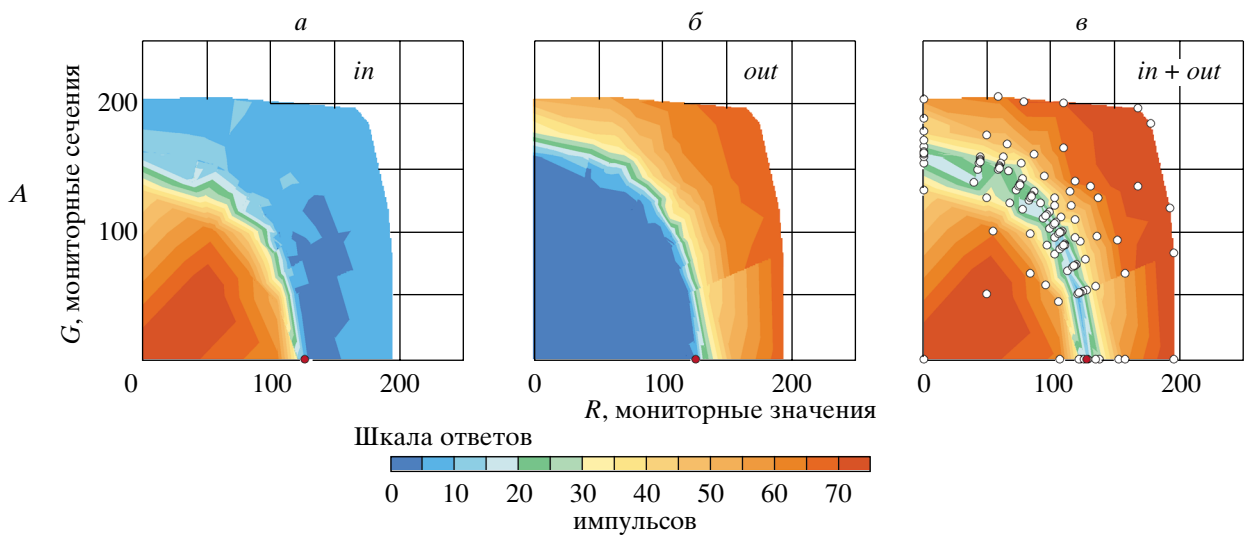


Рис. 3. Зависимости ответа детекторов направления движения от цвета стимулов. *a, б* – *off*-дирекционал с предпочтительным направлением движения снизу-вверх, реакции в ответ на движение красно-зеленых стимулов по темно-красному фону; *в* – *off*-дирекционал с предпочтительным направлением движения от хвоста к голове, реакции в ответ на движение красно-зеленых стимулов по синему фону. Пояснения в тексте.