

Измайлов Ч.А. Культурная эволюция и цветовое восприятие // Международного университета природы, общества и человека «Дубна». – 2010. – № 3. <http://www.psyanima.ru>.

Международного

Культурная эволюция и цветовое восприятие

Ч. А. Измайлов

Ключевые слова

Нет другого феномена психики, который играет такую же многозначную роль в жизнедеятельности человека, как восприятие цвета. Быт, искусство, промышленность, наука, религия, все насыщено цветовым выражением. Показательно, что с выяснения природы этой удивительной особенности началось открытие мозговых механизмов не только цветового зрения, но и зрения вообще. Еще более показательно, что это стало возможным благодаря тому, что И. Ньютон [7], который первый разработал экспериментальный метод научного исследования восприятия цвета и сконструировал установку для смешения цветов, доказал, что цветовые образы нашего восприятия имеют не физическую природу, а субъективную, и возникают потому, что глаз человека обладает особым устройством (сейчас мы называем его психофизиологическим механизмом) преобразования физического оптического процесса в субъективный, психологический результат [2].

Это открытие физиологической природы субъективного опыта было настолько важным для понимания психических процессов, что к научным исследованиям цветового зрения подключились крупнейшие ученые XIX-XX-го веков: физиологи (Г. Гельмгольц), математики (Х. Грассман), физики (Д. Максвелл, Э. Шрёдингер), психологи (Э. Геринг, В. Вундт). Именно их работы лежат в основе современной цветовой науки [36]. Объем литературы – научной, эстетической, популярной, искусствоведческой – посвященной цвету, неисчислимы.

Казалось бы, цветовое зрение, (которое играет такую важную роль в жизнедеятельности человека – “венца эволюции”) должно быть представлено соответствующим образом и в самой эволюции живых организмов, в частности, млекопитающих. По крайней мере, как представлены мозговые механизмы интеллекта. Однако оказалось, что это вовсе не так. По сравнению с другими животными, представляющими более низкие уровни эволюции, млекопитающие с точки зрения цветового зрения крайне дефектны [12]. В фундаментальном обзоре цветового зрения млекопитающих [26], отмечается, что, кроме человека, высокоразвитым цветовым зрением обладают только приматы, ведущие дневной образ жизни, что же касается остальных млекопитающих, то они имеют рудиментарное цветовое зрение. Выразительной иллюстрацией этого положения служит схема распределения типов фоторецепторов по эволюционному дереву животных [12]. Распределение по царству животных полноценного цветового зрения, решающего те

или иные адаптивные задачи для организма

Самая значительная в биологии концепция Ч. Дарвина о механизмах естественного отбора как двигателе биологической эволюции, многими современными исследователями рассматривается как основание для объяснения разных аспектов человеческого поведения. Кажется, очень естественным объяснять разные аспекты индивидуального или социального поведения человека аналогиями с поведением животных, общей биологической природой человека и животных. Эта идея (биологический редуционизм, социал-дарвинизм и т.п.) опирается на единую методологию естественных наук, сформулированную в XVI-XVII столетиях (И. Кеплер, Г. Галилей, Р. Декарт), которые заложили основы современной науки. На эту методологию науки опирался И. Ньютон в своих работах. Но, с моей точки зрения, их наследники и последователи – ученые двадцатого века – пропустили самое главное в их учении, редуцировав его до так называемого картезианского дуализма

Дело в том, что в рассуждениях Декарта по поводу научного подхода к исследованию субъективного опыта есть небольшой нюанс, который указывает на более сложную структуру человека, чем дуализм. «Хотя повседневная работа человеческого организма была, по его (Декарта) представлениям, таким же механическим процессом, как и у животных, людей он признавал **мыслящими существами и, что еще важнее, они имели душу**, тогда как животные, по Декарту, способны лишь строго определенным образом реагировать на окружающую среду. Мысль и душа – бестелесные сущности, но они взаимодействуют с механизмами тела через специальный орган – шишковидную железу, расположенную в глубине мозга» (цит. по: [11]).

Я выделил тот пункт, который показывает, что Декарт на самом деле рассматривал человека, как триадическую структуру, а не диадическую. Дуализм возник позднее, вследствие объединения разума и души, как противостоящих механике тела. В настоящее время это объединение разума и души, выраженное в философии как «идеальное», и которое противопоставлено «материальному», перешло в психофизиологию как противопоставление «мозга» и «разума, психики», и впоследствии, «мозга» и «сознания». Главный дефект этих рассуждений состоит в отождествлении сущностей разума (когнитивных процессов) и сознания. Современный уровень нейрофизиологических и поведенческих исследований человека и животных позволяет с достаточной убедительностью аргументировать что разум (рассудок, мыслительная деятельность, интеллект) проявляется в поведении животных во всех аспектах, которые характерны для мышления человека [5]. Именно эти данные, устанавливающие единое основание между всеми когнитивными и аффективными процессами у человека и животных, положены в основу провозглашенной в последнее время окончательной замены концепции дуализма тезисом об установлении психофизического (вернее, психофизиологического) тождества [17].

Преждевременность этого тезиса заключается в отождествлении Декартовских понятий разума и души, сведения их к единой сущности. Маунткэстл и Эделман, провозглашая решенной проблему разума и мозга в форме концепции психофизиологического тождества, ранее выдвинутой Сеченовым в виде психоневрологического тождества, совершенно правы, если под разумом понимать мышление, рассудок, и вообще все когнитивные функции психики. Но в психике человека есть такая сущность как сознание, которое нельзя отождествить ни с когнитивными, ни с аффективными процессами психики. В этом смысле, мозг и психика представляют два аспекта человеческого поведения, так же как и поведения животных, но психический аспект поведения человека характеризуется не только когнитивными и эмоциональными процессами, но и сознанием, тогда как поведение животных определяется только когнитивными и аффективными процессами. Поведение животных разумно и эмоционально, но не сознательно (конечно, если не путать сознание с уровнем бодрствования или

функциональным состоянием мозга). В нашей работе [3] эта триадическая структура рассматривается в общем виде, как три сущности человеческого бытия: энергетическая, информационная и сознательная. Там мы постарались обосновать принципиальную разницу между сознанием и информационными (когнитивными) процессами психики.

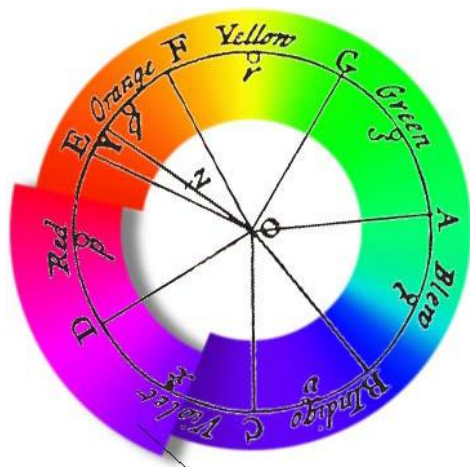
Таким образом, логика аргументации Декарта по-прежнему обращена к тем, кто вместе с ним хотел бы отстоять уникальность человека: «Немыслимо по моральным соображениям, чтобы какая-то машина была настолько универсальной, что могла бы действовать во всех случаях жизни так, как нас заставляет действовать наш разум». Этот тезис остается истинным, но в настоящее время его можно было бы перефразировать следующим образом: Невозможно по научным соображениям, чтобы любая биологическая или техническая машина могла бы действовать во всех случаях жизни так, как нас заставляет действовать сознание.

В чем же состоит уникальность человека, как биологического вида? Многие исследователи видят эту уникальность в появлении речи, поскольку речь возможна только при наличии уникального морфологического аппарата, управляемого такой же уникальной нейронной сетью. Американский психолингвист Стив Пинкер [8], сравнивая речевой аппарат человека с хоботом слона, обращал внимание на то, что морфологическая и нейрофизиологическая сложность и уникальность хобота, сопоставима со сложностью и уникальностью речевого аппарата человека. Она обеспечила слону соответствующий уровень биологического комфорта, но никоим образом не сделала его исключением по отношению к другим биологическим видам. Дело в том, что нейронный механизм управления хоботом, несмотря на свою биологическую сложность, вовсе не является очень сложной информационной системой. Например, рука приматов, значительно уступает по своей морфо-функциональной сложности хоботу слона. Но по сложности информационных механизмов мозга она превосходит хобот слона в той же мере, в какой сложность информационных механизмов мозга, управляющих рукой человека, превосходят информационные процессы управления рукой обезьяны. То есть главная особенность речи в том, что она является максимально сложной информационной системой мозга, пределом биологической эволюции информационных процессов мозга, то есть пределом биологического развития психических процессов.

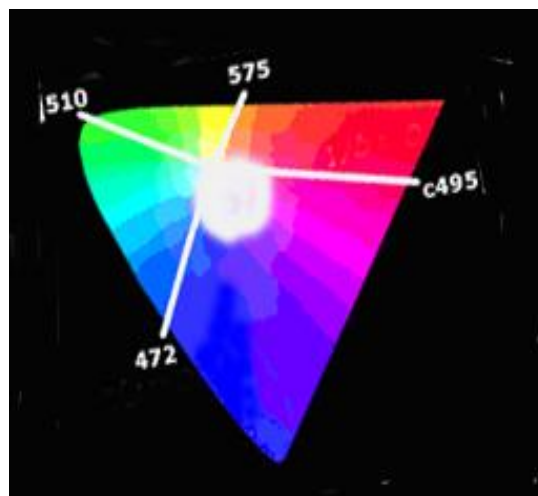
Исследователи много работают над выяснением уникальности речевых механизмов и речевых структур в форме механизма рекурсии, или специфичности механизмов восприятия речи относительно других механизмов слуховой системы и т.п. Но для рассмотрения речи как феномена биологической эволюции как раз более важны те «аспекты языковой способности, которые являются общими с другими группами животных» [9; 18]. С нашей точки зрения самой важной характеристикой речи, объединяющей человека и животных в процессе биологической эволюции является ее категориальность, «способность к формированию обобщений», которая используется не только в речи, но и в мышлении [8], и в памяти, и в восприятии [4], т.е. во всех когнитивных процессах, которые являются общими для человека и животных. Механизм категоризации можно соотнести с синтаксическими структурами речевого языка человека, открытыми Н. Хомским. Биологическое происхождение этих структур, показанное Хомским, вступает в противоречие с отсутствием следов этих структур в биологической эволюции млекопитающих, но это противоречие можно устранить, если рассматривать все когнитивные процессы, как языковые, а речь как высшую форму языка, представляющей наиболее развитую категориальную структуру в процессе биологической эволюции. Именно категориальная структура когнитивных процессов, достигшая своего полного развития в речевой системе,

Под словами «культурная эволюция» мы подразумеваем кумулятивное усиление роли, которую играют в жизнедеятельности человека наука, искусство, религия и их

и называются «дальтониками». Эта номенклатура осталась со времен первой в цветовой науке трехкомпонентной теории Юнга-Гельмгольца, основанной на предположении, что цветовое зрение определяется только фоторецепторами.



Цветовой круг Ньютона



Цветовой треугольник Максвелла



Рис. 1. Современная геометрическая модель цветового пространства. X_1 и X_2 представляет цветоопponentные каналы зрительной системы. По данным Харвича и Джемсон [24], цветовой круг располагается на евклидовой плоскости. По нашим данным [2], цветовой круг представляет сферическую поверхность в трехмерном евклидовом пространстве, которая при ее проекции на плоскость полностью совпадает с моделью Харвича и Джемсон.

Все современные исследователи понимают, что обозначение фоторецепторов как «красные», «зеленые» и «синие» колбочки, точно так же, как обозначение цветоопponentных клеток как «красно-зеленых» и «сине-желтых», совершенно условно, поскольку абсолютно все фоторецепторы имеют одинаковую энергетическую природу, и реагируют только на число поглощенных квантов световой энергии безотносительно к ее спектральному распределению. И специалисты по цветовому восприятию перешли к более формальным обозначениям фоторецепторов как L, M, S (long-, middle-, short-wave), в соответствии с местом их максимальной чувствительности в спектре [36]. Но среди нейрофизиологов старая терминология осталась в ходу, потому что она связывает отдельные элементы нейрофизиологического механизма цветового зрения с субъективным опытом исследователя и упрощает интерпретацию экспериментальных данных. Однако при этом, если исследователь не учитывает условности субъективных терминов по отношению к отдельным

элементам механизма цветового зрения, может появиться ошибка приписывания животному субъективного опыта человека. Например, делают вывод, что если сетчатка не имеет длинноволновых (красных) рецепторов, как некоторые виды белок, сусликов и кроликов, то эти животные не видят только красных цветов, а если нет средневолновых рецепторов, как у кошек, то они не видят только зеленых цветов.

На самом деле, если соблюдать аналогию с цветовым зрением человека, то животные с дихроматическим зрением все цветовые тона воспринимают как бледно-желтые либо бледно-голубые [23]. Разница между протанопами и дейтеранопами состоит в том, что в отсутствии длинноволновых рецепторов видимый спектр излучений у протанопов укорочен, и все длинноволновые излучения они воспринимают не как желтые, а как темные (см. Рис. 2).

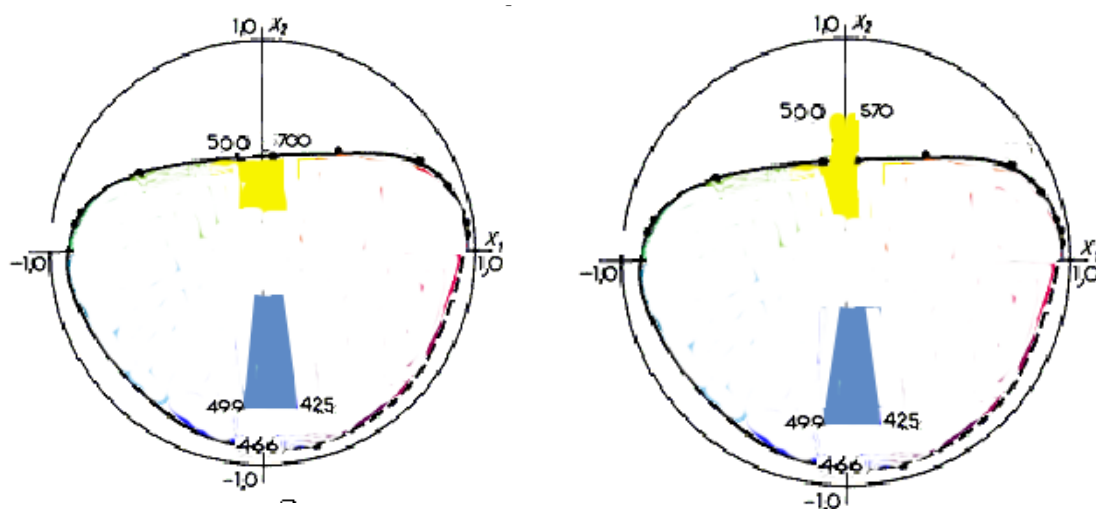


Рис. 2. Современная геометрическая модель редуцированного цветового пространства дейтеранопы (слева) и протанопы (справа). Длины волн, указывающие крайние точки цветового пространства флуктуируют по разным данным в пределах 3-4 нм.

В свое время в художественной литературе и в бытовых представлениях (под влиянием некоторых декораций, сопровождающих корриду) считалось, что агрессия у быков вызывается красным цветом мулеты. Исследования цветового зрения животных показали, что быки воспринимают предметы, окрашенные в красный цвет, как темно-серые, а их агрессивность связана с мельканием светотени, при резких взмахх мулеты.

В отличие от млекопитающих многие группы животных (например, рыбы, птицы, земноводные), находящиеся на значительно более низком уровне биологической эволюции, обладают прекрасным цветовым зрением, не уступая в этом человеку, а иногда и превосходя его по детальности цветоразличения (напр., [25]). Поэтому основные данные о нейрофизиологических механизмах цветового восприятия получены не на кошках, крысах и собаках, которые традиционно служат подопытными в нейрофизиологических экспериментах по исследованию восприятия (не цветового), памяти, научения и. т.д., поскольку обладают высокоразвитыми когнитивными механизмами, а в исследованиях зрения либо обезьян [35] либо рыб [34]. Это можно проиллюстрировать работами Хьюбела с коллегами [20; 21; 22]. Наши исследования цветового зрения лягушки и человека также показывают, что основные нейрофизиологические механизмы цветового зрения у них идентичны [4].

Возникает вопрос о парадоксе биологической эволюции цветового зрения. В терминах биологической эволюции усложнение поведения идет в согласованности с усложнением

нейронных сетей и когнитивных структур, управляющих адаптивным поведением. Что касается главных когнитивных структур (восприятие формы, долговременная память, инстинкт и интеллект), то их развитие полностью соответствует законам биологической эволюции, тогда как развитие цветового зрения (например, монохроматы, дихроматы, трихроматы и т.д.) категорически им противоречит. Ученые давно обратили внимание на этот феномен, и добросовестно пытались найти особые условия среды, которые объясняли бы особое распределение цветового зрения в царстве животных. Однако ничего вразумительного так и не было обнаружено. За исключением некоторых случаев оборонительной окраски для отпугивания потенциального хищника или окраски для привлечения брачного партнера. Но хорошо известно, что и в этих случаях первую скрипку играет у животных обоняние, а не цветовое зрение. Такуси Кисида [27] из Киотского университета, показал, что уменьшение числа опсинов сопровождается увеличением числа обонятельных рецепторов, и наоборот. Опсин – это главная белковая молекула в процессе спецификации фоторецепторов. Опсины по существу определяют зрение вообще и тип цветового зрения в частности. В зависимости от того, какие аминокислоты стоят в определенных «ключевых» позициях в молекуле опсина, белок избирательно реагирует на световые волны той или иной длины. Млекопитающие отличаются от других наземных позвоночных не только проблемами с цветовым зрением, но и гораздо более развитым обонянием. Например, для цветового зрения человека достаточно всего три-четыре гена, тогда как обоняние крысы, определяется более полутора тысячами генов.

Возможное объяснение этого парадокса могло быть связано с генетическими артефактами, такими же, как окраска радужки глаза, или окраска волос. То есть гены цветового зрения сцеплены с какими-то генами, управляющими очень важными системами поведения, и поэтому их мутации случайно проявляются в разных пунктах эволюционного дерева, и сами по себе ничего не значат. Тем более что эволюция опсинов имеет очень интересные особенности. До выхода на сушу позвоночные характеризуются цветовым зрением, основанным на четырех опсинах (тетрахроматическое зрение). У большинства млекопитающих (в том числе у предков обезьян) из четырех опсинов, имевшихся у древних позвоночных, сохранилось только два (дихроматическое зрение). Считается, что утрата млекопитающими двух опсинов была связана с тем, что их предки когда-то перешли к ночному образу жизни. У общего предка обезьян Старого Света, который жил 30–40 млн. лет назад, один из двух сохранившихся опсиновых генов подвергся дупликации, и естественный отбор быстро «настроил» получившиеся копии на разные длины волн. Для этого потребовалось зафиксировать всего-навсего три мутации (аминокислотные замены). У некоторых обезьян Нового Света третий опсин возник как аллельный вариант одного из двух старых опсиновых генов. Этот опсиновый ген расположен на X-хромосоме, поэтому шанс получить от родителей три разных опсина (и трихроматическое зрение) есть только у самок, и то не у всех [12].

Таким образом, предположение, что зрение у некоторых приматов (и человека) стало трихроматическим, чтобы отличать спелые красные плоды от зеленых и свежую листву красноватого оттенка от старой, зеленой, совершенно не выдерживает критики.

В настоящее время наиболее распространены три концепции культурной эволюции. Одна из них рассматривает культурную эволюцию как продолжение биологической эволюции, когда поведение определяется законам наследственности и естественного отбора. Другая концепция рассматривает культурную эволюцию как поведение, определяющееся не дарвиновскими законами, а исключительно социальным обучением в человеческом обществе. Еще одна – синтетическая – предполагает, что биологическая и культурная эволюции протекают одновременно, но с разными скоростями. Биологическая эволюция определяется тысячелетиями, и поэтому ее прямое влияние не так очевидно, как влияние

культурной эволюции. Эти гипотезы не могут объяснить эволюцию цветового зрения млекопитающих.

Возможна еще одна гипотеза о причинах столь странной эволюции цветового зрения. Она опирается на то, что генетический аппарат живых организмов имеет колоссальные потенциальные резервы для формирования программ управления поведением через изменение нейронных сетей, в зависимости от условий среды обитания. В процессе биологической эволюции происходит два результата. В одном случае адаптация к среде у организма достигает своего максимума, развития организма не требуется, и этот вид может в таком состоянии адаптивного оптимума существовать миллионы лет. В другом случае организм не может адаптироваться. Генетический аппарат получает эту информацию о «бедствии» и включает новые программы развития нервной системы. Если они оказываются удачными, они позволяют перейти организму на новый уровень развития, в противном случае организм погибает. Резервный генетический аппарат все больше раскрывает свои потенциальные возможности, преобразует их в актуальные. Ускоренное развитие когнитивных функций у человека привело к взрывному процессу изменения среды человека, адаптация к новой динамичной среде не могла осуществляться генетическими механизмами биологической эволюции, и тогда генетический аппарат человека актуализирует новые программы управления поведением, которые формируют уже культурную эволюцию человека.

С нашей точки зрения культурная эволюция имеет качественное отличие от биологической эволюции, поскольку в ней нет ни естественного, ни искусственного отбора, который является движущей силой биологической эволюции. Наследственность не играет никакой роли в процессе культурной эволюции. По известной поговорке: «природа отдыхает на детях гениев», выдающиеся достижения культуры создаются не семейными кланами, а отдельными индивидами, независимо от биологических факторов, но зато в прямой зависимости от генетических факторов. Выдающиеся генераторы культуры разбросаны по всему миру человека в случайном порядке так же, как цветовое зрение разбросано случайным образом по всему животному миру. Как и в случае монохроматического, дихроматического, трихроматического и т.д. зрения, генетические программы культурных способностей актуализируются в разной степени у разных людей и в разных популяциях. В зависимости от условий среды, они могут развиваться до максимума своих возможностей, а могут быть подавлены до минимума. Таким образом, генетические программы культурного развития действуют прямо на формирование центральных мозговых механизмов культурного поведения, минуя этап биологической эволюции.

Нужно отметить, что эти новые генетические программы активируются не только у человека, но и у некоторых животных (например, крысы или собаки), которые имеют общую с человеком среду обитания. Культурная составляющая этой среды (замкнутые ёмкости с пищей, повышенное внимание к городскому движению и т.д.), будучи более сложной и главное быстро меняющейся по отношению к естественной среде, приводит к актуализации у этих животных генетических программ культурной эволюции.

В частности, примером использования цветового зрения в связи с адаптацией именно к культурной среде может также служить цветовое зрение домашней кошки. Исследования рецепторов кошки привело к общепринятому положению, что темновое зрение кошек осуществляется с помощью рецепторов с максимумом чувствительности 497 нм [29]. Для дневного зрения кошки обладают коротковолновыми колбочками с максимумом чувствительности 455 нм и колбочками с максимумом чувствительности 560 нм [19; 29]. Однако существование третьего типа колбочек, в диапазоне чувствительности приблизительно 500 нм или 600 нм, остается предметом обсуждения [33; 37]. То есть домашние кошки дихроматы с протанотопическим типом зрения. В то же время в работе [28] показано, что на детекцию полос, движущихся в разных направлениях, существенно влияют

спектральные характеристики фона, на котором эти полосы предьявляются. Эти данные можно интерпретировать следующим образом. Дикие кошки, ведущие активный образ жизни в сумерках или ночью, используют не только палочки, но и колбочки, но не как цветовое, а как ахроматическое зрение, особенно в сумерках. Дело в том, что колбочки обладают ахроматическим диапазоном [32], и при сумеречном зрении они функционируют вместо палочек, которые максимально активны в темноте. Таким образом, у диких кошек колбочки нужны не для цветового зрения, а для расширения диапазона ахроматического зрения. У домашних кошек, которые получают пищу в основном в дневное время или при искусственном освещении, сумерки уже не такая важная характеристика среды и пропадает необходимость использования колбочек для зрения в сумерках. Зато фотопическая среда домашних кошек изобилует цветовыми характеристиками, и теперь колбочки используются для расширения фигуρο-фоновых характеристик среды, за счет включения в зрительный репертуар цветовых характеристик фона.

Таким образом, предполагая отдельные каналы связи генетических механизмов с биологическими и культурными формами поведения, можно связать парадоксальные особенности эволюции цветового восприятия животных и человека с отдельными реализациями их генетических программ.

Литература:

1. Грегори Р. Глаз и мозг. М., Наука, 1976.
2. Измайлов Ч.А, Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения. М., Изд-во МГУ, 1989.
3. Измайлов Ч.А, Шехтер Е.Д., Зимачев М.М. Сознание и его отношение к мозговым информационным процессам // Вестник МГУ, Серия 14, Психология, 2001, № 1, с. 34-50.
4. Измайлов Ч.А., Черноризов А.М. Язык восприятия и мозг // Психология. Журнал Высшей школы экономики, 2006, Т. 2. № 4, с. 22-52.
5. Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М. Изд-во Коммунистической Академии, 1930.
6. Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. М., Изд-во МГУ, 1972.
7. Ньютон И. Оптика или трактат об отражениях, преломлениях, изгибаниях и цветах света. М., Государственное издательство технико-теоретической литературы, 1954.
8. Пинкер С. Язык как инстинкт. М., УРСС, 2004.
9. Пинкер С., Джакендофф Р. Компоненты языка: что специфично для языка и что специфично для человека? В кн.: Разумное поведение и язык. Вып. 1. / Сост. А.Д. Кошелев, Т.В. Черниговская. М.: Языки славянских культур, 2008, с. 261-291.
10. Рок И. Введение в зрительное восприятие. М., Педагогика. 1981.
11. Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию: Пер. с англ. М., Мир, 1995.
12. Смит К. Биология сенсорных систем. М., Бином, 2005.
13. Супин А.Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих. М., Наука, 1981.
14. Томсинский В. Теория эволюции как она есть // сайт <http://evolution.powernet.ru/> (2002).
15. Хартридж Г. Современные успехи физиологии зрения. М., 1952.
16. Шиффман Х.Р. Ощущение и восприятие. (5-е изд.) СПб, Питер, 2003
17. Эделман Дж., Маунткастл В. Разумный мозг. М, Мир, 1981.
18. Deacon. Т. The Symbolic Species: The Co-Evolution of Language and the Brain. N.Y., Norton, 1997.
19. Hammond P. The neural basis for color discrimination in the domestic cat // Vision Res., 1978, v. 18, pp. 233-235.

20. Hubel D. H., Livingstone M.S. Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18 // *Journal of Neuroscience*, 1987, v. 7, pp. 3378-3415.
21. Hubel D.H., Wiesel T.N. Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex // *Journal of Physiology*, 1959, v. 148, pp. 574-591.
22. Hubel D.H., Wiesel T.N. Receptive fields, binocular interaction and functional architectures in the cat's visual cortex // *Journal of Physiology*, 1962, v. 160, pp. 106-154.
23. Hsia Y., Graham C.H. Color blindness. In C.H. Graham (Ed.) *Vision and visual perception*. N.Y., Wiley, 1965.
24. Hurvich L.M., Jameson D. An opponent-process theory of color vision // *Psychological Review*, 1957, v. 64, pp. 384-404.
25. Ingle D.J. The goldfish as a retinex animal // *Science*, 1985, v. 227, pp. 651-654.
26. Jacobs G.H. The distribution and nature of color vision among the mammals // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1993, v. 68, pp. 413-471.
27. Kishida T. (2008) Pattern of the Divergence of Olfactory Receptor Genes during Tetrapod Evolution // *PLoS ONE* 3(6): e2385. doi:10.1371/journal.pone.0002385
28. Koch H.J. Monochromatic and polychromatic visual backgrounds influence the response of area 17 and 18 neurons after stimulation with stationary and moving light bars // *Revista Brasileira de Biologia*, 2000, v. 60, pp. 329-336.
29. Loop M.S., Millican C.L., Thomas S.R. Photopic spectral sensitivity of the cat // *Journal of Physiology*, 1987, v. 382, pp. 537-553.
30. Michael Ch. R. Opponent-color and opponent-contrast cells in LGN of the ground squirrel // *J. Neurophysiology*, 1973, v. 36, pp. 536-550.
31. Michael Ch. R. Color vision mechanisms in monkey striate cortex: dual-opponent cells with concentric receptive fields // *J. Neurophysiology*, 1978, v. 41, pp. 572-588.
32. Purdy McL. On the saturation and chromatic thresholds of the spectral colors // *Brit. J. of Psychology*, 1931, v. 49, pp. 293-313.
33. Ringo J., Wolbarsht M.L., Wagner H.G. et al. Trichromatic vision in the cat // *Science*, 1977, v. 19, pp. 699-711.
34. Tomita T., Kaneka A., Murakami M., Pauller E.L. Spectral response curves of single cones in the carp // *Vision Res.*, 1967, v. 7, pp. 519-533.
35. Valois de R.L., Valois de K.K. Neural coding of color. *Handbook of Perception*. Vol. 1. Seeing. N-Y, London, 1975, pp. 117-166.
36. Wyszecki G., Stiles W.S. *Color science: Concepts and methods, quantitative data and formulae*, 2nd ed. N.Y.: Wiley, 1982.
37. Zrenner E., Wienrich M., Chromatic signals in the retina of cat and monkey: A comparison // *Investigative Ophthalmology and Visual Science (Suppl.)*, 1991, v. 20, 185.

Поступила в редакцию: 25.10.2010 г.

Сведения об авторе

Ч.А. Измайлов – доктор психологических наук, профессор кафедры психофизиологии факультета психологии МГУ, член Европейского общества по когнитивной психологии.

E-mail: ch_izmailov@mail.ru