

На правах рукописи

ЛЕКОМЦЕВА АННА АЛЕКСАНДРОВНА

**РОЛЬ ФАКТОРА ВРЕМЕНИ В ФОРМИРОВАНИИ
ЗРИТЕЛЬНОГО ЦВЕТОВОГО ОБРАЗА**

03.00.13 - физиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород - 2009

Работа выполнена в Нижегородском государственном педагогическом университете на кафедре анатомии, физиологии и безопасности жизнедеятельности человека

Научный руководитель: доктор медицинских наук, профессор
Щербаков Виталий Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Гладышева Ольга Семеновна

доктор медицинских наук, профессор
Колесов Сергей Никандрович

Ведущая организация: **Государственный научный центр
Российской Федерации – Институт медико-биологических проблем РАН**

Защита диссертации состоится «__» _____ 2009 г., в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 212.166.15 при Нижегородском государственном университете им. Н. И. Лобачевского по адресу 603950, г. Н. Новгород, пр. Гагарина, 23, корпус 1.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского

Автореферат разослан «__» _____ 2009г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
к. б. н., доцент _____

С. В. Копылова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Цветовое ощущение относится к одному из элементарных, но вместе с тем загадочных явлений субъективной реальности. Мизерные различия длин световых волн и их аддитивных смесей дают для человека неисчислимое количество цветовых оттенков и мозаик, обладающих огромной информационной емкостью. Окружающий нас мир предметов, а цвет позволяет наиболее детально и полно разграничить форму предметов.

Исследование психофизиологических механизмов цветового зрения представляется частной и конкретной проблемой, которая является одной из многих в изучении зрительной анализаторной системы. Целый блок вопросов связан со зрительным восприятием, установлением функциональной связи между физическими и воспринимаемыми параметрами стимулов. Для процесса зрительного восприятия очень большое значение имеет фактор времени, о чем свидетельствуют эмпирические законы: Тальбота, Блоха, Рея. В свою очередь, по скорости восприятия зрительной информации можно судить не только о психофизиологическом состоянии зрительного анализатора или мозга в целом, но даже о функциональном состоянии всего организма и о возрасте испытуемого. Рецепторно-афферентный временной фрагмент зрительного ощущения складывается из времени фотохимического процесса и генерации рецепторных потенциалов, из времени передачи этих потенциалов через систему биполярных нейронов на ганглиозные клетки сетчатки, из времени кодирования последними различных параметров зрительного раздражителя и, наконец, из времени, затрачиваемого на прохождение кодового паттерна импульсов от сетчатки до первичных проекционных полей зрительной коры. Однако, «ощущение – как считал А. Н. Леонтьев – не есть результат только центростремительного процесса». Оно включает в себя и ассоциативные внутрислоушарные процессы, и «эфферентное плечо рефлекса», и «афферентный контроль». Опираясь на показатели вызванных потенциалов, А. М. Иваницкий полагает, что формирование зрительного ощущения происходит во временном интервале от 75 до 175 мс, а в интервале 150-225 мс происходит подготовка «перцептивного решения».

Изучение восприятия изображений в условиях маскирования является одним из экспериментальных методов, позволяющих исследовать временной ход процесса зрительного узнавания (Purdy, 1931; Keller, 1941; Stiles, 1959; Бойко, 1964; Полянский, 1967; Шевелев, 1971; Костандов, 1978; Гантман, Таненгольд, 1978; Самойлович, Труш, 1978; Шостак, Степанян, 1981; Кроль, Бондарь, 1986; Бардин, 1990; Невская, Леушина, 1990; Гарусев, Бородкина, Гуревич, 2000; Камекович, 2006). Значимость проблемы временного развития восприятия приводит к формулированию задачи изучения последовательности и временных характеристик стадий восприятия

простых стимулов, а также вопроса о влиянии типа маскирования на ход процесса восприятия. Преимущества тахистоскопического метода предъявления цветовых стимулов заключается в том, что они позволяют тестировать зрительную систему как одиночными цветовыми вспышками, так и их аддитивными пятнами, регулировать время экспозиции стимулов, их интенсивность, вводить межстимульную задержку, а также менять порядок следования цветовых стимулов. Данная методика способствует раскрытию механизма формирования (при инкрементном способе предъявления межстимульной задержки) или распада (при декрементном способе предъявления) аддитивной смеси.

Анализ влияния разнообразных параметров зрительной стимуляции, а также условий проведения исследования, которые обуславливают характер протекания сенсорно-перцептивного процесса, является актуальной задачей физиологии, психологии и теоретической офтальмологии.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ РАБОТЫ. Целью диссертации было исследование зависимости восприятия качества цветовых оттенков аддитивной красно-зеленой смеси от величины отставления во времени и очередности следования ее компонентов.

В процессе исследования решались следующие задачи:

1. Зарегистрировать качество цветовосприятия микросекундных вспышек с длинами волн 625 и 568 нм при их раздельном предъявлении;
2. Выявить индивидуальные особенности в восприятии качества цвета аддитивной смеси при одновременном предъявлении вспышек с указанными длинами волн;
3. Определить минимальные межстимульные временные задержки, необходимые для распада аддитивной смеси (инкрементное предъявление) при различной очередности следования ее компонентов;
4. Определить минимальные временные задержки, необходимые для объединения красной и зеленой вспышек в единую аддитивную смесь (декрементное предъявление) при различной очередности следования ее компонентов;
5. Выявить качественно-временные различия при монокулярном тестировании.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА РАБОТЫ. Впервые был исследован процесс формирования и распада аддитивной смеси путем введения декрементной и инкрементной задержек между ультракороткими (1 мкс) вспышками красного и зеленого цвета, а также определены соответствующие временные пороги. Впервые было установлено, что при формировании и при распаде аддитивной смеси с введением временной задержки изменяется качество оттенков красного и особенно зеленого цвета, который может восприниматься не только как «зеленый», но и как «белый», «желтый» и даже «голубой». Также

было установлено, что в зависимости от величины межстимульной задержки меняются не только цветовые оттенки компонентов смеси, но и их форма, размеры и взаиморасположение относительно друг друга. С высокой степенью достоверности была выявлена зависимость времени задержек от очередности следования компонентов аддитивной смеси: декрементные и инкрементные пороги ее формирования и распада всегда были выше, если первой вспышкой следовала вспышка зеленого цвета.

НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ РАБОТЫ. В работе получен целый ряд данных, позволяющих расширить имеющиеся представления о механизмах цветового зрения. Показано, что роль фактора времени проявляется тем сильнее, чем короче длина волны предъявляемой цветовой вспышки. Установлено, что при введении межстимульной задержки в паре оппонентных вспышек цвет аддитивной смеси до момента ее расщепления определяется вторым стимулом.

Разработан новый способ исследования цветового зрения (заявка №2008148947, положительное решение о выдаче патента от 09.01.2008), который может быть использован в практической офтальмологии и неврологии для диагностики и оценки эффективности лечебных мероприятий, так как качество и скорость цветового различения зависят от состояния мозговой гемодинамики, степени выраженности склеротических изменений в мозге, наличия новообразований в области зрительных путей и центров и т.д. Кроме того, разработанный метод может быть использован при профессиональном отборе водителей автотранспорта, машинистов, операторов, инженеров, космонавтов и других специальностей, где работа связана со скоростью восприятия цветовых сигналов. Пороги цветового восприятия могут являться одним из критериев оценки уровня психофизиологического развития детей.

ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ:

1. Возникновение ощущения желтого, голубого и белого оттенков при одиночном предъявлении микросекундной вспышки с длиной волны 568 ± 10 нм обусловлено, с одной стороны, длиной волны, относящейся к средней части спектра, а с другой, — очень коротким предъявлением вспышки.
2. Характер аддитивной смеси красного и зеленого цвета зависит как от разности длин волн ее компонентов, так и от длительности стимулов.
3. Время кодирования цветовых вспышек зависит от длины волны этих вспышек.
4. Инерционность процессов, протекающих в зрительной системе, лежит в основе влияния предыдущих следов на результат восприятия последующих, т.е. более высоких инкрементных порогов, по сравнению с декрементными.

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Результаты исследований апробированы на Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные вопросы реабилитологии и пути их решения» - Нижний Новгород, 2006; на Нижегородской сессии молодых ученых, естественнонаучные дисциплины в 2007 и 2008; на XX съезде Физиологического общества им. И.П.Павлова – Москва, 2007; на Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 100-летию академика В.Н.Черниговского: механизмы регуляции и взаимодействия физиологических систем организма человека и животных в процессах приспособления к условиям среды – Санкт-Петербург, 2007; на XV Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов 2008» - Москва, 2008; на Всероссийской конференции, посвященной 125-летию со дня рождения академика Л.А.Орбели «Структурные и функциональные основы эволюции функций, физиология экстремальных состояний» - Санкт-Петербург 2008.

ПУБЛИКАЦИИ. По материалам диссертации опубликовано 19 печатных работ, из них 4 в журналах, рекомендованных ВАК Министерства образования и науки РФ, запатентовано 1 изобретение.

СТРУКТУРА И ОБЪЕМ ДИССЕРТАЦИИ. Работа состоит из введения, обзора литературы (1 глава), методики исследования (2 глава), изложения результатов исследования цветового зрения при инкрементном предъявлении (3 глава) и при декрементном предъявлении (4 глава), обсуждения полученных результатов (5 глава), выводов и списка литературы. Объем диссертации - 118 страниц машинописного текста. Диссертация иллюстрирована 11 рисунками и 14 таблицами. Библиография включает 183 источника.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования. В качестве испытуемых выступили студенты 18-26 летнего возраста. Всего обследовано 196 человек. Среди них 56 юношей и 140 девушек. Все испытуемые были нормальными трихроматами с остротой зрения не ниже 0.8-1.0. Около 5% испытуемых, страдающих небольшой близорукостью, на момент обследования были в контактных линзах. Исследование проводилось во время учебных занятий в первой половине дня.

Описание возможностей прибора. Экспериментально-методический комплекс включает в себя светонепроницаемую ширму для глаз, штатив с тубусодержателем и подставкой для фиксирования головы, резистор для поддержания постоянного уровня освещенности в помещении и сам прибор, использующийся для цветовой стимуляции. Тахиколориметр представляет собой двухканальный генератор прямоугольных электрических импульсов, к выходу которого присоединен двухцветный красно-зеленый светодиод L-

3WSRSGW-CC, помещенный в тубус диаметром 1 см и длиной 3 см. Диаметр матовой линзы светодиода 3 мм; длина волны зеленого излучения – 568 ± 10 нм, красного – 625 ± 10 нм.

Условия эксперимента. Испытуемый ставил подбородок на специально сконструированную подставку, чтобы фиксировать положение головы. Исследование проводилось монокулярно, при этом второй глаз закрывали светонепроницаемым экраном. Расстояние от источника излучения до глаза испытуемого было 20 см. Обследование проводилось после 5-ти минутной адаптации к помещению с освещенностью в 2 люкса. Интенсивность стимулов задавалась силой тока 20 мА, длительность как красной, так и зеленой вспышек составляла 1 мкс. Шаг изменения межстимульной задержки равнялся 10 мс.

Процесс обследования был разбит на две части (рис.1). Первая часть заключалась в исследовании цветовых феноменов зрительного восприятия при введении нарастающей межстимульной задержки (инкрементный способ). Эта часть включала три последовательных этапа. На первом этапе изучали ощущения испытуемых при предъявлении им красной и зеленой вспышек длительностью 1 мкс по отдельности. На втором этапе экспериментатор предъявлял пары вспышек одновременно ($\Delta t = 0$), фиксируя ощущаемый испытуемым цвет аддитивной смеси. На третьем этапе обследования величину Δt последовательно увеличивали до появления у испытуемого ощущения «расщепления» единого аддитивного пятна на отдельные цветовые вспышки, при этом фиксировали Δt_2 красно-зеленой и зелено-красной серии для правого и левого глаза. Если в момент распада единой смеси испытуемые указывали на качественно другой оттенок, отличающийся от воспринимаемых вспышек при одиночном предъявлении, или возникало ощущение неправильного следования стимулов, то данный временной интервал фиксировали как Δt_1 . Экспериментатор продолжал увеличивать время до появления ощущения как правильной последовательности вспышек, так и правильного указания их тона, либо до $\Delta t = 500$ мс.

Вторая часть заключалась в исследовании цветовых феноменов зрительного восприятия при введении убывающей межстимульной задержки (декрементный способ). Данная часть эксперимента состояла из двух процедур: сначала изучались ощущения испытуемых при предъявлении им микросекундных красной и зеленой вспышек с временным интервалом между ними в 500 мс. Далее экспериментатор предъявлял пары вспышек с последовательно уменьшающейся величиной Δt до появления у испытуемого ощущения «объединения» двух отдельных цветовых вспышек в единое аддитивное пятно. При этом у части испытуемых, также как и при инкрементном предъявлении стимулов, регистрировали две Δt : Δt_1 (момент изменения первоначального цвета воспринимаемых вспышек или ошибочное

указание порядка их предъявления) и Δt_2 (момент возникновения ощущения одиночной вспышки).

Часть испытуемых (96 человек) в процессе тестирования делали зарисовки воспринимаемых цветовых пятен, отражая их форму, размер и расположение в пространстве относительно центра тубуса и друг друга. Сигналом к началу исследования служила команда «внимание!».

Статистическую обработку материалов проводили по стандартным методикам с использованием компьютерной программы «Biostat». Нормальность распределения оценивалась по критерию Колмогорова-Смирнова/Лиллифора. Полученные данные выражали с помощью средней арифметической и стандартного отклонения ($M \pm \sigma$). Достоверность различий между показателями оценивали по парному критерию Стьюдента и критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони для множественных сравнений.

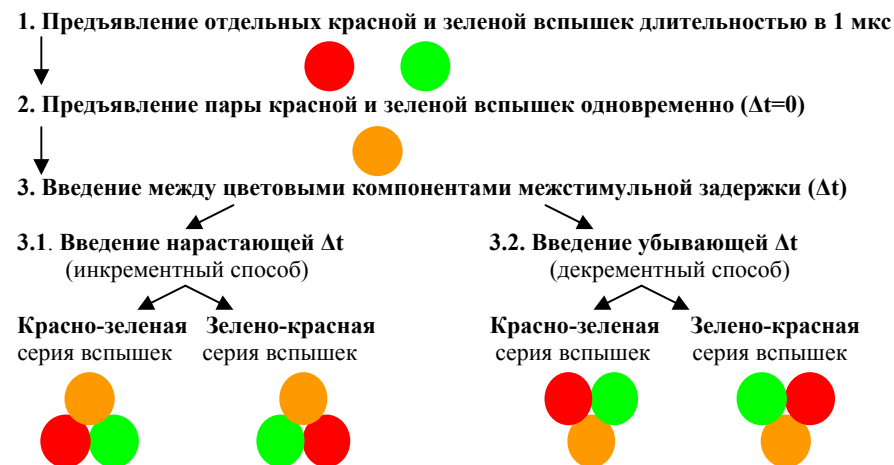


Рис.1. Схематическое изображение процедуры исследования

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Установлено, что все испытуемые (196 человек) при предъявлении светового стимула длительностью в 1 мкс со спектром излучения 625 ± 10 нм воспринимали вспышку светодиода как красную. При предъявлении вспышки той же длительности, но с длиной волны 568 ± 10 нм качество восприятия данного цвета у разных испытуемых отличалось (рис. 2): 60% испытуемых видели эту вспышку зеленого цвета, 27% — желтого, 13% — белого цвета, у одного испытуемого вспышка была голубого цвета. Соответственно качеству восприятия вспышки с длиной волны 568 нм испытуемые были поделены на три основные группы: группу «зеленых», «желтых» и «белых».

При одновременном предъявлении красной и зеленой вспышек ($\Delta t=0$) 96% испытуемых видели единое пятно красного цвета, а 4 % испытуемых – оттенки розового или оранжевого цвета. При восприятии аддитивной смеси с $\Delta t=0$ перечисленные оттенки чаще наблюдались при тестировании правого глаза.

При изучении процессов образования и распада аддитивной смеси в условиях изменяющейся межстимульной задержки было установлено несколько значимых фактов:

- 1) наличие этапности в этих процессах;
- 2) влияние очередности следования оппонентных вспышек;
- 3) влияние направления изменения Δt (ее увеличение или уменьшение);
- 4) при Δt близких к критическим (необходимых для формирования или распада аддитивной смеси) наблюдалось восприятие различной последовательности вспышек, они могли изменять форму, размер, и взаимное расположение.

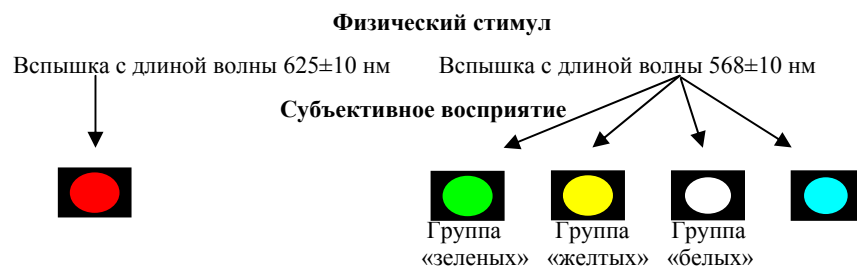


Рис.2. Варианты восприятия одиночно предъявляемых цветовых вспышек с длинами волн 625 ± 10 и 568 ± 10 нм и временем экспозиции 1 мкс

При нарастающей межстимульной задержке (инкрементное предъявление) единая аддитивная смесь распадалась на два цветовых пятна. Большая часть испытуемых (68-82% — количество зависело от последовательности предъявления красной и зеленой вспышек, тестируемого глаза и принадлежности испытуемых к группе «зеленых», «желтых» и «белых») сразу начинала воспринимать две вспышки такой же цветности, как и при одиночном предъявлении (подгруппа с одномоментным расщеплением). Меньшая часть испытуемых воспринимала процесс расщепления поэтапно: у них в момент расщепления одно пятно всегда было красного цвета, другое (иногда и третье) – белого, желтого или зеленого (подгруппа поэтапного расщепления, рис.3). В группе «зеленых» и «белых» встретилось три варианта поэтапного расщепления, а в группе «желтых» — два.

Приведем для примера один из вариантов расщепления аддитивной смеси у испытуемых, воспринимавших вспышку с длиной волны 568 нм как белую. Так, при $\Delta t = 0$ испытуемые воспринимали единое аддитивное пятно красного цвета. При введении $\Delta t = 30$ мс они воспринимали вспышку красного и белого цвета, при увеличении Δt до 50 мс – красного и желтого цвета, при $\Delta t = 70$ мс – красного и зеленого цвета (рис.3, вариант 3). А когда этим испытуемым вновь предъявляли одиночную вспышку с длиной волны 568 нм, то они снова видели ее как белую.

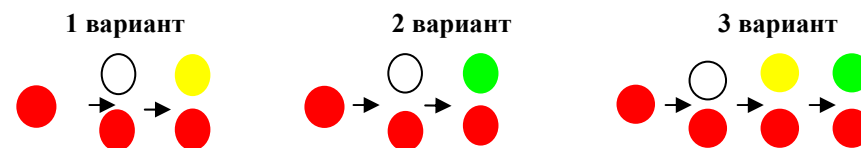


Рис. 3. Варианты поэтапного расщепления в группе испытуемых, воспринимавших вспышку с длиной волны 568 нм как белую

При убывающей межстимульной задержке (декрементное предъявление) две цветовые вспышки объединялись в одну аддитивную смесь. У большей части испытуемых (79-100%) до момента слияния вспышек в единое пятно не наблюдалось качественного изменения предъявляемых вспышек (подгруппа одномоментного объединения). В подгруппу с поэтапным объединением (0-21%) вошли испытуемые, у которых при постепенно уменьшающейся величине межстимульной задержки наблюдалось изменение восприятия оттенка вспышек (рис.4). Приведем для примера один из вариантов формирования аддитивной смеси у испытуемых, воспринимавших вспышку с длиной волны 568 нм как зеленую. Так, при $\Delta t = 500$ мс испытуемый воспринимал красную и зеленую вспышку. При уменьшении Δt до 100 мс он уже воспринимал вспышку красного и белого цвета, при дальнейшем изменении Δt до 40 мс – красного и желтого цвета, при $\Delta t = 10$ мс – единое аддитивное пятно красного цвета (рис.4, вариант 2).

Таким образом, и при инкрементном, и при декрементном предъявлении чаще встречались варианты одномоментного расщепления и объединения аддитивной смеси, реже – поэтапного (табл. 1).

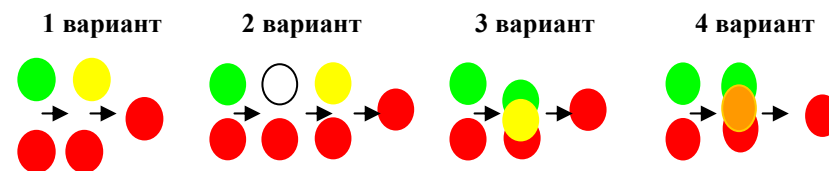


Рис. 4. Варианты поэтапного объединения в группе испытуемых, воспринимавших вспышку с длиной волны 568 нм как зеленую

В своей работе мы меняли очередность предъявления оппонентных цветов – красного и зеленого. Установлено, что как при образовании, так и при распаде аддитивной смеси величина Δt_1 и Δt_2 достоверно меньше ($p < 0.05$), если красная вспышка предъявлялась первой, другими словами, если в качестве тестового стимула использовалась красная вспышка, а в качестве маскира – зеленая. Эта закономерность проявлялась у подавляющего большинства испытуемых как при тестировании правого глаза, так и левого, и не зависела от количества этапности процессов расщепления и формирования аддитивной смеси (рис.5).

Таблица 1

Частота встречаемости двух типов расщепления или образования аддитивной смеси при тестировании левого глаза и красно-зеленой последовательности вспышек

Группы	Одномоментный процесс, %		Поэтапный процесс, %	
	Инкрементное предъявление	Декрементное предъявление	Инкрементное предъявление	Декрементное предъявление
«Зеленых»	82	79	18	9
«Желтых»	68	82	32	18
«Белых»	72	85	28	15

На рис. 5 отображено, что у всех испытуемых (196 человек) способ изменения межстимульного интервала (инкрементный, когда Δt увеличивалась от нуля, и декрементный, когда Δt уменьшалась от 500 мс) влиял на величину этого интервала, при котором происходило формирование или распад аддитивной смеси. Целостность аддитивной вспышки сохранялась более длительное время при инкрементном предъявлении. Эта закономерность наблюдалась при тестировании и правого, и левого глаза, при красно-зеленой и в ряде случаев при зелено-красной очередности следования оппонентных цветов (рис. 5).

Анализ результатов, полученных при тестировании правого и левого глаза, позволяет говорить, что в большинстве случаев время расщепления аддитивной смеси при тестировании правого глаза несколько больше, чем при тестировании левого, хотя достоверных различий зафиксировано не было ($p > 0.05$).

Множественные сравнения показателей Δt_1 и Δt_2 у испытуемых, отличающихся качеством цветоразличения зеленого цвета (группы «зеленых», «желтых», «белых»), выявили, что самые большие значения Δt были в группе «белых» по сравнению с группами «зеленых» и «желтых» при красно-зеленой последовательности инкрементного предъявления ($p < 0.05$). Достоверные отличия по времени расщепления между группами «желтых» и «зеленых» не выявлены (рис. 5).

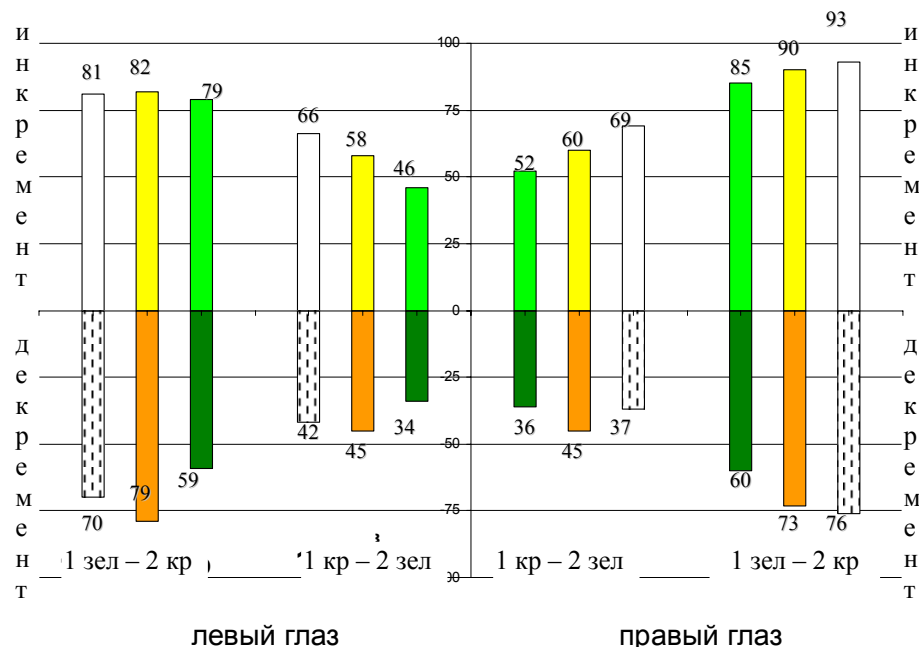


Рис. 5. Влияние очередности следования оппонентных цветовых вспышек на величину межстимульной задержки

Примечания:

По оси X «+» - показатели для правого глаза;

По оси X «-» - показатели для левого глаза;

По оси Y «+» - инкрементное предъявление;

По оси Y «-» - декрементное предъявление.

■ - группа «зеленых» - испытуемые, которые воспринимали вспышку с длиной волны 568 нм как зеленую;

■ - группа «желтых» - испытуемые, которые воспринимали вспышку с длиной волны 568 нм как желтую;

□ - группа «белых» - испытуемые, которые воспринимали вспышку с длиной волны 568 нм как белую.

Установлено, что при формировании и при распаде аддитивной смеси у испытуемых встречается три основных варианта восприятия последовательности предъявляемых вспышек:

1 вариант - правильное восприятие задаваемой последовательности (68-88%);

2 вариант - одновременное восприятие двух вспышек (8-28%);

3 вариант - восприятие последовательности вспышек, обратно задаваемой (0-20%).

Таким образом, наибольшее количество испытуемых правильно воспринимало задаваемую последовательность в предлагаемых условиях стимуляции. Вариабельность частоты встречаемости перечисленных вариантов зависела от тестируемого глаза, от очередности предъявления вспышек и качества восприятия одиночной вспышки с длиной волны 568 нм.

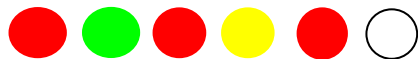
У испытуемых, отнесенных ко второму (одновременное восприятие двух вспышек) и третьему варианту (восприятие последовательности вспышек, обратно задаваемой), определяли Δt_1 , при которой неправильно воспринималась задаваемая последовательность, и Δt_2 , при которой испытуемые начинали правильно ее воспринимать. Соответственно, у испытуемых, отнесенных к первому варианту (с правильным восприятием задаваемой последовательности), $\Delta t_1 = \Delta t_2$ (табл. 2).

Установлено, что у испытуемых, отнесенных ко второму и третьему варианту, величина Δt_1 в подавляющем большинстве случаев достоверно меньше Δt_2 ($p < 0.05$; табл. 2). Показатели Δt_2 , отнесенные к первому, второму и третьему варианту восприятия последовательности, достоверно отличались ($p < 0.05$). В дополнительной части исследования при уменьшении шага Δt с 10 мс до 3 мс у испытуемых с быстрым и правильным расщеплением аддитивной смеси также встретилось одновременное или искаженное (в плане последовательности) восприятие двух вспышек.

Часть испытуемых в момент расщепления единой аддитивной смеси зарисовывали увиденные цветовые пятна, отмечая в рисунках по просьбе экспериментатора три момента: форму, размер и расположение цветовых пятен в пространстве.

Было зафиксировано три основных сочетания форм цветовых пятен.

1) Оба цветовых пятна воспринимаются в виде круга (67-100%):



2) Одно цветовое пятно воспринимается в виде круга, а второе - в виде «серпа» (0-16%):



3) Оба цветовых пятна воспринимаются в виде полукруга (0-16%).



Второй момент, на который мы обращали внимание испытуемых – это размер цветовых вспышек. Также было выделено три основных группы.

1) Красное цветовое пятно больше второго стимула (40-72%), например:



2) Красное и второе цветовые пятна по размеру равны (0-50%), например:



3) Красное цветовое пятно меньше другого стимула (4-33%), например:



В-третьих, несмотря на то, что вспышки предъявлялись из одного источника излучения – светодиода, часть испытуемых воспринимала их более или менее разобщенными в пространстве. Исходя из этого, все испытуемые были опять же разделены на три группы.

1) Более половины всех участников отмечало различные варианты наложения пятен друг на друга, например, встречались следующие варианты:



2) Часть испытуемых (17-47%) зарисовывала цветовые пятна, в разной степени соприкасающиеся друг с другом, например:



3) Двое испытуемых из группы «зеленых» зарисовывали цветовые пятна, разнесенные в пространстве.



Частота встречаемости различных вариантов формы цветовых пятен, их размера и расположения в пространстве не зависела от тестируемого глаза, очередности следования цветовых вспышек и принадлежности испытуемого к группе «зеленых», «желтых» или «белых».

При сравнении величин межстимульных задержек по всем трем показателям (форме, размеру цветовых пятен и расположению их в пространстве) достоверных различий не обнаружено ($p > 0.05$).

Влияние восприятия последовательности вспышек на величину Δt , необходимой для правильного расщепления аддитивной смеси

группа	Последовательность цветowych вспышек	1 вариант	2 вариант		3 вариант	
		Правильное восприятие задаваемой последовательности	Одновременное восприятие двух вспышек		Восприятие последовательности вспышек, обратно задаваемой	
		$\Delta t_1 = \Delta t_2$, мс	Δt_1 , мс	$\rightarrow \Delta t_2$, мс	Δt_1 , мс	$\rightarrow \Delta t_2$, мс
«зеленых»	пр к-з	51±19* ^{xx}	48±14*	90±25*	50	100
			p=0.000			
	пр з-к	84±28 ^{xx}	72±23	131±34	93±19	128±20
			p=0.000		p=0.000	
«желтых»	лев к-з	47±18* ^{xx}	47±18*	94±39	43±6*	80±10
			p=0.000		p=0.032	
	лев з-к	78±24 ^x	72±19	121±35	64±14	96±21
			p=0.000		p=0.000	
«белых»	пр к-з	59±22* ^{xx}	50±15	104±21	30	40
			p=0.000			
	пр з-к	93±30	62±16	120±32	50±17	120±26
			p=0.000		p=0.04	
«белых»	лев к-з	52±22* ^{xx}	49±12	85±22*	73±6	97±15
			p=0.003		p=0.118	
	лев з-к	80±26 ^{xx}	67±23	108±20	85±26	130±36
			p=0.000		p=0.000	
«белых»	пр к-з	78±28* ^x	57±15	110±24	-	-
			p=0.000			
	пр з-к	104±37	80±14	125±35	75±22	97±19
			p=0.237		p=0.09	
«белых»	лев к-з	70±30* ^x	55±21	135±7	70±14	93±29
			p=0.04		p=0.209	
	лев з-к	95±29	77±6	130±36	72±15	102±26
			p=0.06		p=0.055	

Примечание: пр – тестирование правого глаза, лев – тестирование левого глаза; к-з – красно-зеленая последовательность вспышек, з-к – зелено-красная.

* - показано, что Δt при красно-зеленой очередности вспышек меньше, чем при зелено-красной очередности, $p < 0.05$.

^x - Δt_2 в 1 варианте с правильным восприятием задаваемой последовательности вспышек меньше, чем во 2 варианте с одновременным восприятием, $p < 0.05$;

^{xx} – Δt_2 в 1 варианте меньше, чем во 2 и 3 вариантах $p < 0.05$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате исследования особенностей цветовосприятия были выделены цветовые феномены, возникающие при четырех видах предъявления ультракоротких вспышек: при стимуляции одиночными вспышками с длинами 625 и 568 нм, при их одновременном предъявлении, при инкрементном способе изменения межстимульной задержки и, наконец, при декрементном способе их предъявления. Это позволило наглядно продемонстрировать роль фактора времени в формировании зрительного цветового образа.

Цветовые феномены, возникающие при одиночном предъявлении ультракоротких вспышек. Установлено, что фактор времени проявляется тем сильнее, чем короче длина волны предъявляемой вспышки. Все испытуемые (100 %) воспринимали ультракороткую (1 мкс) длинноволновую вспышку (625±10 нм) как красную, а средневолновую вспышку (568±10 нм) более 1/3 испытуемых воспринимали не как зеленую, а как желтую, белую или голубую, хотя известно, что ощущение зеленого цвета у нормальных трихроматов возникает при непрерывном излучении с длиной волны от 545 нм до 580 нм (Шмитт, 1996). В дополнительной серии экспериментов было установлено, что в используемых нами условиях стимуляции достаточно было увеличить время экспозиции до 1 мс, и испытуемые начинали воспринимать вспышку с длиной волны 568 нм только как зеленую. По нашему мнению, этот экспериментальный факт имеет следующее объяснение. Удлиняя стимул, мы увеличивали и его интенсивность, включая в работу большее число колбочек, реагирующих на длину волны зеленой части спектра.

Факт восприятия некоторыми испытуемыми ультракороткой вспышки с длиной волны 568±10 нм в виде пятна белого цвета можно объяснить следующим образом. Известно, что восприятие цветов становится возможным, когда уровень освещенности достаточен для активации фотопического зрения (колбочкового). Если зрительное стимулирование достигает только скотопического уровня, т.е., по словам Измайлова (1998) «когда стимулируются исключительно палочки, слабый свет виден, но он бесцветен, волны разной длины воспринимаются как серые или белые» (Измайлов, 1998). Условия предъявления стимулов в нашем исследовании и данные о строении фовеа позволяют говорить, что палочки могли быть задействованы. Диаметр используемого светодиода был 3 мм, удаление его от глаза 20 см, по расчетам, это обеспечивало раздражение части фовеа около 0.3 мм, тогда как палочки отсутствуют только в самом ее центре, имеющем диаметр 0.25 мм (Дворяничникова, 2003).

Около трети испытуемых воспринимали вспышку зеленой части спектра в виде пятна желтого цвета. Как известно, на каждую длину волны реагируют все колбочки, но максимум их чувствительности лежит в пределах

узкой части излучения (Шиффман, 2000). Вероятно, при микросекундной стимуляции у испытуемых, отнесенных к группе «желтых», в процесс отражения стимула включалось равное количество красных и зеленых колбочек, вследствие чего и возникало ощущение желтого цвета. Это предположение выдвинуто нами на основе результатов, полученных методом лазерной интерферометрии о численном распределении количества красных и зеленых колбочек в сетчатке глаза (Roorda, Williams, 1999). Если стимулируется глаз, в котором красных колбочек больше, то можно допустить, что в процесс возбуждения будет вовлекаться равное количество длинноволновых и средневолновых колбочек, что даст ощущение желтого цвета. Если красных и зеленых колбочек равное количество, то можно допустить, что в процесс возбуждения будет вовлекаться большее число зеленых колбочек, что приводит к ощущению зеленого цвета. По ряду психофизических измерений большая часть людей имеет равное соотношение этих двух видов колбочек. Наши результаты не противоречат литературным данным. Если все наши допущения имеют место, то мы можем по результатам нашего тестирования определять соотношение красных и зеленых колбочек у каждого испытуемого.

Цветовые феномены, возникающие при одновременном предъявлении ультракоротких вспышек. Когда оппонентные цветовые вспышки предъявлялись одновременно, то в подавляющем числе случаев цвет аддитивной смеси был красным (96%) и лишь в отдельных случаях испытуемые видели цветное пятно розового, желтого или оранжевого оттенков. Из литературных данных известно, что при использовании более длительных красных и зеленых стимулов цвет аддитивной смеси получается или чисто желтого цвета (как, например, в аномалоскопе, при диагностике патологий цветового зрения (Грегори, 1987)), или оранжевого оттенка (как, например, в адаптометре при использовании вспышек длительностью 5 мс (Макаров, 1960)). Отсюда следует, что полученный нами результат был вызван ультракоротким предъявлением вспышек (1 мкс), в результате которого более длинноволновой красный цвет «подавлял» вклад средневолновой вспышки, соответствующей зеленому цвету, но пик которой был смещен в сторону желтой части спектра, поэтому аддитивная смесь воспринималась в большинстве случаев как красная. В дополнительном эксперименте мы увеличивали длительность предъявления оппонентных стимулов с указанными длинами волн до 1 мс и наблюдали изменение цвета аддитивной смеси от красной до оранжевой. Таким образом, эффект подавления зеленого цвета красным был обусловлен тем, что при ультракоротком предъявлении вспышек в ответную реакцию вовлекалось большее количество красных колбочек.

Цветовые феномены, возникающие при изменении временной задержки между ультракороткими компонентами аддитивной смеси. Мы неоднократно проводили мысль о том, что получаемые цветовые феномены

опосредованы фактором времени, поэтому при отработке методики перед нами стоял вопрос выбора шага межстимульной задержки, необходимого для образования и расщепления единой аддитивной смеси. Решено было остановиться на шаге изменения $\Delta t = 10$ мс. С одной стороны, шаг в 10 мс не очень удлиннял процедуру эксперимента, а с другой стороны, величины этого шага было достаточно для того, чтобы у части испытуемых процесс расщепления и образования аддитивной смеси происходил поэтапно. Эта поэтапность и позволила выявить качественно-временные особенности расщепления или формирования аддитивной смеси.

Изучая феномены, возникающие при изменении Δt между компонентами аддитивной смеси, было установлено, что если в качестве тестового стимула используется вспышка красного цвета, а в качестве маскира – зеленого, то время межстимульной задержки, при которой распадается или формируется единое цветное пятно, всегда меньше, чем при обратном следовании стимулов. Влияние порядка следования красного и зеленого стимулов на величину Δt можно объяснить разным временем кодирования оппонентных цветов на всех уровнях зрительного анализатора. Установлено, что в длинноволновых колбочках по сравнению со средневолновыми регистрируются рецепторные потенциалы с более короткими следовыми процессами (Schneeweis, Schnapf, 1995; Нельсон, 1977). Кроме того, показано, что при воздействии красного цвета формируются более короткий паттерн нервных импульсов в аксонах ганглиозных клеток (Либерман, 1957), а также более короткие латентные периоды вызванных потенциалов в первичной зрительной коре (Hellner, George, 1970). Приведенные электрофизиологические данные позволяют говорить, что время кодирования красного цвета меньше, чем зеленого, поэтому при использовании красного цвета в качестве тестового стимула необходимо меньше времени для того, чтобы не было кодового наложения маскира на тестовый сигнал.

Инерционность процессов, протекающих в зрительной системе, лежит в основе влияния следов от предыдущих стимулов на результат восприятия последующих стимулов. Именно этим можно объяснить, почему межстимульный интервал, при котором происходит «расщепление» аддитивной смеси, всегда больше, чем такой же интервал, при котором две вспышки объединяются в одну. Вероятно, когда мы предъявляем пары вспышек с постепенно уменьшающейся межстимульной задержкой, следы от раздельно воспринимающихся цветовых вспышек мешают восприятию единого аддитивного пятна, и наоборот, след от аддитивной смеси при введении возрастающей Δt затрудняет появление двух независимых событий.

Следующий вопрос, который мы считаем важным обсудить, это то, каким образом зрительная система обеспечивает возможность увидеть две микросекундные цветовые вспышки, предъявляемые друг за другом при небольшой межстимульной задержке. По-нашему мнению, это достигается

путем пространственного разобщения цветовых стимулов, увеличения их размеров и появления разнообразия форм воспринимаемых вспышек. Пространственное разобщение цветовых пятен в момент расщепления возникает в результате микросаккад и тремора глаз. При этом у испытуемых наблюдалось смещение изображения по сетчатке, и поэтому пятна воспринимались в большей или меньшей степени разобщенными. Увеличение размеров цветовых вспышек, по сравнению с размером светящейся части светодиода, может быть вызвано компенсаторно-адаптивным механизмом, который уменьшает искажение оптической системы глаза, а главное, дает возможность рассмотреть очень короткий, а следовательно, слабый стимул. Как вытекает из наших результатов, испытуемым необходимо определенное время для того, чтобы не только опознать цвет вспышек, но и определить форму цветовых пятен, при этом опознание формы требует большего времени кодирования, чем опознание цвета, поэтому часть испытуемых при определении цвета вспышки не смогли отметить именно круглую форму предъявляемого стимула: были варианты в виде серпа, полукруга и др. После увеличения межстимульного интервала можно было достигнуть момента, когда у испытуемых возникало ощущение равных по размеру, круглых цветовых вспышек, следующих друг за другом и занимающих центральное положение.

Таким образом, все зафиксированные феномены при данной фоновой освещенности обусловлены длинами волн и временем предъявления красной и зеленой вспышек, а также величиной межстимульного интервала.

ВЫВОДЫ

1. Роль фактора времени проявляется тем сильнее, чем короче длина волны предъявляемой вспышки, в результате все испытуемые (100%) воспринимают ультракороткую (1 мкс) длинноволновую вспышку (625 ± 10 нм) красного цвета, а средневолновую вспышку (568 ± 10 нм) более 1/3 испытуемых воспринимает не зеленого, а желтого, голубого или белого цвета.
2. Цвет одновременно предъявляемой аддитивной смеси зависит от длительности экспозиции стимулов и разности длин волн оппонентных вспышек. При предъявлении микросекундных вспышек с длинами волн 625 нм и 568 нм, большинство испытуемых воспринимают аддитивную смесь как красную, а остальные - как розовую или оранжевую. При увеличении времени экспозиции до 1 мс все испытуемые воспринимают цвет аддитивной смеси как желтый или оранжевый.
3. Стимуляция ультракороткими оппонентными вспышками в условиях инкрементного предъявления приводит к феномену их пространственного разобщения, увеличению размеров и разнообразию

воспринимаемых форм этих вспышек, что обеспечивает уменьшение временных порогов расщепления аддитивной смеси. При декрементном предъявлении по мере уменьшения межстимульной задержки, наоборот, наблюдалось сближение изначально разнесенных в пространстве вспышек и уменьшение их размеров.

4. При использовании в качестве тестового стимула вспышки красного цвета, а в качестве маскера – зеленого цвета, время межстимульной задержки, при которой распадается (инкрементное предъявление) или формируется (декрементное предъявление) аддитивная смесь, всегда меньше, чем при обратном следовании стимулов.
5. Межстимульный интервал, при котором происходит «расщепление» аддитивной смеси, всегда больше, чем такой же интервал, при котором две вспышки объединяются в одну, что вызвано инерционностью зрительных процессов, а именно, влиянием следов предыдущих раздражений на результат восприятия последующих.
6. В ряде случаев на стадии распада аддитивной смеси или до момента объединения стимулов наблюдается искаженное восприятие очередности их следования.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Лекомцева А.А. Вариабельность зрительного восприятия при различном порядке следования и времени отставления красной и зеленой вспышек / А.А. Лекомцева // Вестник РГМУ. – М.: ГОУ ВПО РГМУ Росздрава. – 2008. — №2 (61). – С. 306.
2. Лекомцева А.А. Особенности восприятия аддитивной красно-зеленой смеси при введении нарастающей межкомпонентной задержки / В.И. Щербаков, А.А. Лекомцева, М.К. Паренко, Ю.В. Егорова, В.А. Алымов // Вестник Российского университета дружбы народов, серия Медицина. – 2008. – № 6. – С. 552-554.
3. Лекомцева А.А. Пространственно-временные аспекты расщепления красно-зеленого аддитивного пятна / А.А. Лекомцева // Вестник РГМУ. – М.: ГОУ ВПО РГМУ Росздрава. – 2009. — №3 (61). – С. 44.
4. Лекомцева А.А. Влияние величины межстимульной задержки на характер расщепления единой аддитивной смеси / Д.А. Штырлин, А.А. Лекомцева // Вестник РГМУ. – М.: ГОУ ВПО РГМУ Росздрава. – 2009. — №3 (61). – С. 83.
5. Лекомцева А.А. Зависимость оттенка желтой смеси от периода и очередности следования ее компонентов / В.И. Щербаков, Ю.В. Егорова, А.А. Лекомцева // Материалы XX съезда Физиологического общества им. И.П. Павлова, Москва, 4 – 8 июня 2007. – М.: Издательский дом «Русский врач», 2007. – С. 497.
6. Лекомцева А.А. Исследование восприятия коротких цветовых стимулов у детей дошкольного возраста / В.И. Щербаков, А.А.

Лекомцева // Механизмы регуляции и взаимодействия физиологических систем организма человека и животных в процессах приспособления к условиям среды: материалы Межинститутской конференции молодых ученых, посвященной 100-летию академика В.Н.Черниговского, Санкт – Петербург - Колтуши, 25-27 сентября 2007. – Санкт-Петербург, 2007. – С.48.

7. Лекомцева А.А. Использование качественно-временных показателей цветового зрения для диагностики функционального состояния мозга человека / Ю.В. Егорова, М.К. Паренко, А.А. Лекомцева // Актуальные вопросы реабилитологии и пути их решения: материалы Всероссийской научно-практической конференции (с международным участием), Н.Новгород, 15-16 декабря 2005г. – Н.Новгород, 2006. – С. 65-70.

8. Лекомцева А.А. Исследование коротких цветовых стимулов у детей дошкольного возраста / А.А. Лекомцева // Современная психология в экономике, политике и социальной сфере: материалы II межрегиональной научно-практической конференции. Нижний Новгород: НФ ИБП, 2007. — С. 176-177.

9. Лекомцева А.А. Порог временного межстимульного интервала, при котором последовательные красная и зеленые вспышки воспринимаются слитно / А.А. Лекомцева // Тезисы докладов VI Сибирского физиологического съезда. – Барнаул: Принтэкспресс, 2008. – В 2 томах. Т. I. — С. 167.

10. Лекомцева А.А. Роль факторов длительности временной задержки и очередности следования компонентов красно-зеленой аддитивной смеси в формировании цветовых феноменов / А.А. Лекомцева // Тезисы докладов Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых; Ломоносов – 2008: секция «Биология»; Москва, МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический факультет.– М.:МАКС Пресс, 2008. – С. 168.

11. Лекомцева А.А. Измерение временного межстимульного интервала, позволяющего разделять последовательные, ультракороткие красную и зеленую вспышки / А.А. Лекомцева // Человек и среда обитания: материалы студенческой научной конференции. – Рязань, 2008. — С. 96-99.

12. Лекомцева А.А. Особенности восприятия аддитивной красно-зеленой смеси при введении убывающей межкомпонентной задержки / В.И. Щербаков, А.А. Лекомцева, М.К. Паренко, Ю.В. Егорова, В.А. Алымов // Сборник материалов Всероссийской конференции, посвященной 125-летию со дня рождения академика Л.А.Орбели. Научное наследие академика Л.А.Орбели. Структурные и функциональные основы эволюции функций, физиология экстремальных состояний. Санкт-Петербург. 19-20 ноября 2008. – СПб.: ВВМ, 2008. — С.194.

13. Лекомцева А.А. Определение межстимульной временной задержки между компонентами красно-зеленой аддитивной смеси при

инкрементном предъявлении стимулов / А.А. Лекомцева // Биология-наука XXI века: материалы Пущинской Международной школы-конференции молодых ученых, Пущино, 10-14 ноября 2008 года. – Пущино, 2008. – С.137-138.

14. Лекомцева А.А.. Особенности восприятия аддитивной смеси зеленого и красного цвета при их тахископическом инкрементном предъявлении / В.И. Щербаков, А.А. Лекомцева, В.А. Алымов, М.К. Паренко, Ю.В. Егорова // Научные труды II съезда физиологов СНГ. Кишинев, Молдова 29-31 октября 2008. Москва – Кишинэу, «Медицина – Здоровье», 2008. — С.110.

15. Лекомцева А.А. Порог временного межстимульного интервала, позволяющий разделять последовательные, ультракороткие красную и зеленую вспышки / А.А. Лекомцева, И.В. Кузницын // Материалы Научной конференции «Ломоносовские чтения» 2008 года и Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов - 2008». – Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2008. —С.443-445.

16. Лекомцева А.А. Исследование восприятия коротких цветовых стимулов у детей дошкольного возраста / А.А. Лекомцева // Естественно-научные дисциплины: материалы XII Нижегородской сессии молодых ученых, Н. Новгород, 16-21 апреля, 2007. – Н. Новгород, 2007. — С.21.

17. Лекомцева А.А. Исследование восприятия красных и зеленых цветовых стимулов при их одиночных предъявлениях / А.А. Лекомцева // Естественно-научные дисциплины: Материалы XIII Нижегородской сессии молодых ученых, Н. Новгород, 16-21 апреля, 2008. – Н. Новгород, 2008. - С.28.

18. Лекомцева А.А. Зависимость цветовых феноменов восприятия от длительности временной задержки и очередности компонентов красно-зеленой аддитивной смеси / А.А. Лекомцева // Фундаментальная и клиническая медицина: одиннадцатая Всероссийская медико-биологическая конференция молодых исследователей «Человек и его здоровье» - СПб., 2008.— С.206-207.

Изобретения:

1. Лекомцева, А.А. Способ исследования цветового зрения / В.И. Щербаков, М.К. Паренко, А.А. Лекомцева, Ю.В. Егорова, А.Е. Полянский / Заявка на изобретение 2008148947, положительное решение от 09.01.2009.

