

А.В. ТИКИДЖИ-ХАМБУРЬЯН, Р.А. ТИКИДЖИ-ХАМБУРЬЯН

**МОДЕЛЬ МЕХАНИЗМОВ
ДЕТЕКТИРОВАНИЯ ЦВЕТОВОЙ ГРАНИЦЫ В СЕТЧАТКЕ**

Аннотация

Представлена модель механизмов детектирования цветowych границ в нейронной сети, имитирующей основные элементы сетчатки. Результаты численного моделирования показали высокую корреляцию с количественными данными психофизического тестирования способности человека к дискриминации цветов (с цветовой функцией). Анализ полученных весовых коэффициентов связей между элементами модели указывает на различие вкладов специфических групп нейронов сетчатки в формирование цветовой функции. Обсуждается возможный механизм формирования нелинейной структуры субъективного цветового пространства.

A.V. TIKIDJI-HAMBURYAN, R.A. TIKIDJI-HAMBURYAN

**THE MODEL OF RETINAL MECHANISMS
OF COLOR BOUND DETECTION**

Abstract

The model of color bound detection mechanisms in neural retinal network is presented by the paper. The results of numerical modeling showed a high correlation with quantitative psychophysical data of human ability to discriminate colors (color function). Analysis of obtained weights of connections between model elements indicates the different contribution of specific neuronal groups in retina to color function. A possible mechanism of unlinear structure of subjective color space is discussed.

Введение

Известно, что в детектировании цветowych границ в сетчатке задействована сложная система групп нейронов, связанных в цветооппонентные структуры. Эти структуры в сетчатке

млекопитающих формируют независимые пути передачи цветовой информации и практически не взаимодействуют [1-3]. Впервые интеграция различных цветоопponentных систем происходит в наружном коленчатом теле таламуса (НКТ). Поэтому считается, что сетчатка высших животных реализует функцию простой предварительной обработки зрительной информации, тогда как основной анализ выполняют вышележащие структуры зрительной системы [1].

В последнее время в ряде работ подчеркивается особая роль отдельных клеток сетчатки в анализе цветовой информации [3]. С помощью экспериментальных методов показано существенное влияние на цветовосприятие таких параметров, как длина наружного сегмента и количество фоторецепторов [4], морфофункциональные особенности дендритного дерева биполярных клеток и структура и количество ленточных синапсов между ними и фоторецепторами [3]. С другой стороны, в большинстве исследований с помощью методов математического моделирования процессов обработки цветовой информации в сетчатке рассматривается либо детальное строение и функционирование отдельных типов нейронов [5-14], либо представлена сильно формализованная целостная структура, без учета морфофункциональных особенностей отдельных слоев сетчатки [15, 16]. При этом остается неясным, какие свойства цветового восприятия обусловлены особенностями *структуры и динамики* единичных элементов зрительного пути (нейронов), а какие - особенностями *связей* между различными элементами сетчатки. В данной работе представлена математическая модель сетчатки, имитирующая основные известные элементы [1, 2], участвующие в обработке цветовой информации и межнейронные связи. Анализ модели позволил оценить вклад отдельных систем нейронов, роль специфической структуры межнейронных связей внутри сетчатки в задаче простой цветовой дискриминации фигур на фоне. Для верификации модели и оптимизации параметров результаты моделирования сопоставлялись с данными психофизического тестирования цветового зрения человека.

Психофизическое тестирование

Необходимыми элементами зрительного цветового восприятия являются выделение и анализ градиентов оттенка (Hue, H), насыщенности (Saturation, S) и яркости (Luminosity, L) – трех основных координат компьютерной цветовой системы HSL, наиболее приближенной к человеческому восприятию [17]. Система HSL использовалась в наших психофизических тестах.

При тестировании испытуемых оценивалась величина дифференциального порога для разных оттенков. Для определения дифференциального порога для некоторого оттенка

измерялась величина порогового значения различий между оттенками по координате Н для данного оттенка фона [1]. Дифференциальный порог для разных базовых оттенков различен [18-21], что позволяет строить цветовую функцию (функцию дифференциального цветоразличения). Она является пороговой, то есть простейшей психофизической функцией, основные предпосылки формирования которой закладываются на ретинальном уровне [16,18], что позволило использовать цветовую функцию (ЦФ) для верификации модели. При психофизическом тестировании [19, 21] для построения ЦФ испытуемым предъявлялись наборы стимулов из 25 оттенков, воспроизводящих цветовой спектр от красного до пурпурного с равными расстояниями между оттенками в системе HSL, при $L=181$, $S=234$. Стимулом в каждом тесте служил квадрат оттенка I (фон) и вписанная в него фигура оттенка II. В начале каждого теста оттенки фигуры и фона были равны. Испытуемому давали возможность ступенчато изменять оттенок фигуры (каждый раз на единицу по координате Н в системе HSL) до тех пор, пока фигура не становилась различимой для испытуемого. Для подтверждения различения оттенков фигуры и фона испытуемый должен был определить форму фигуры. При правильном определении формы расстояние между оттенками фона и фигуры по Н-координате фиксировалось и считалось дифференциальным порогом для данного оттенка фона. Затем проводился тест со следующим оттенком фона. Тесты с различными оттенками в каждом эксперименте предъявлялись в случайном порядке.

В тестировании приняли участие 60 человек мужского пола в возрасте от 16 до 18 лет. Средние величины порогов для всех оттенков у различных испытуемых значительно отличались друг от друга (от 2,1 до 8,3 условных единиц). Несмотря на это, форма ЦФ была сходна, т.е. у всех испытуемых номера оттенков с минимальными и максимальными дифференциальными порогами совпадали (средний коэффициент корреляции ЦФ различных испытуемых 0,84). Поэтому дифференциальные пороги по каждому оттенку усреднялись по всем испытуемым и затем строилась усредненная ЦФ, которая показана на Рис. 1.

ЦФ, полученная по данной методике, обладает рядом особенностей. У всех испытуемых она имеет 3 максимума на чистых цветах (красный, синий, зеленый) и 3 минимума на смешанных цветах (желтый, голубой, пурпурный). У большинства испытуемых (70%) обнаруживается сдвиг максимума ЦФ на синем оттенке, который хорошо виден при построении ЦФ в полярных координатах (Рис. 2). Пунктирными линиями показаны доли каждого чистого цвета (в RGB системе) в оттенке фона (оттенок I), сплошной линией показана ЦФ человека. Максимумы ЦФ в красной и зеленой областях совпадают с максимальной долей соответствующих чистых цветов ($H = 0$ и $H = 80$ соответственно), а максимум в синей области смещен ($H = 180$ вместо ожидаемых 160).

Для оценки вклада механизмов периферического уровня в формирование особенностей ЦФ разработана модель отдельных систем нейронов, участвующих в восприятии цвета.

Структура модели

При моделировании использовались нейробиологические данные о структуре сетчатки приматов (Рис. 3а) и функциональных свойств ее элементов [1, 22, 23]. В модель (Рис. 3б) включены только элементы, принимающие участие в дневном цветовом зрении [1]. По аналогии с биологическим прототипом, в модель введены следующие элементы и связи:

- первый слой клеток представлен колбочковыми фоторецепторами трех типов, с максимальной чувствительностью к длинным, средним и коротким волнам;
- колбочки связаны с биполярными клетками (БК), как непосредственно, так и через горизонтальные клетки. И фоторецепторы, и БК не имеют импульсной активности. При стимуляции светом их потенциалы изменяются градуально;
- БК связаны с амакриновыми и ганглиозными клетками, способными к генерации потенциалов действия;
- амакриновые клетки оказывают тормозное воздействие на ганглиозные.

В модели также учитывались следующие принципы и механизмы, функционирующие в реальной сетчатке:

1. Принцип унитарности [24], согласно которому фоторецепторы всех типов возбуждаются в зависимости только от количества поглощенных фотонов, а не от их длины волны.
2. Механизм цветоопponentных рецептивных полей [1, 2, 22, 23], согласно которому биполярные и ганглиозные клетки получают входы разного знака (т.е. возбуждающие и тормозящие связи) от центра и периферии рецептивного поля, которые в общем случае представлены популяциями разных типов фоторецепторов (см. Табл.1).
3. Механизм латерального торможения [2].

В модели выходная активность фоторецепторов и БК определялась как максимальное изменение значения потенциала после предъявления стимула. Активность амакриновых и ганглиозных клеток представлялась как средняя частота импульсов. Согласно уравнению Михаэлиса-Ментон [1, 25], влияние активности одних клеток в сетчатке на другие можно условно считать линейным в пределах средней интенсивности стимула, что позволяет аппроксимировать передаточные характеристики нейронов простыми линейными функциями. В данной модели все нейроны моделировались как полные пространственные сумматоры, динамические свойства клеток не учитывались. Изменение активности совокупности

ганглиозных клеток считалось выходом всей модели.

Входом модели являлись 25 пар векторов, эмулирующих стимулы, использованные в психофизическом тестировании. Каждая пара, предъявляемая модели, представляла оттенки фигуры и фона, различающиеся на единицу по координате H в системе HSL. Оттенок фона, как и в психофизическом тестировании, принимал значения $H = \{0, 10, 20, \dots, 240\}$, воспроизводя тем самым практически весь цветовой круг [1]. В качестве передаточной характеристики модели рассматривались абсолютные значения разностей частоты импульсной активности совокупности ганглиозных клеток для данных 25 пар оттенков (см. выражение (5)).

Для адекватной имитации условий психофизического тестирования, в котором испытуемому подавалась пара оттенков фигуры и фона, образующая цветовую границу, в модели выделены три группы клеток во всех слоях, начиная со слоя фоторецепторов (Рис. 3). В рецептивные поля одной из них (индекс i) попадает только оттенок фона (оттенок I), в рецептивные поля другой (индекс j) попадает только оттенок фигуры (оттенок II), а в рецептивные поля клеток третьей группы (индекс f) попадает граница, т.е. свет и фигуры, и фона (оттенки I и II и граница между ними).

Входной стимул (оттенки фигуры и фона) в HSL-пространстве перед моделированием трансформировался в координаты цветовой системы RGB, где R – количество красного цвета в оттенке (Red), G – количество зеленого цвета (Green) и B – количество синего (Blue) (в условных единицах). После трансформации значение каждой координаты в RGB системе умножалось на соответствующие веса чувствительности [26] для каждого типа колбочек. Таким образом, ответы длинно- (L), средне- (M) и коротковолновых (S) колбочек описывались следующими соотношениями:

$$L = 0.1R + 0.02G ; \quad (1a)$$

$$M = 0.11R + 0.19G ; \quad (1б)$$

$$S = 0.003R + 0.007G + 0.017B. \quad (1в)$$

Следующим слоем сетчатки, представленным в модели, является слой БК. Вклад горизонтальных клеток, связывающих фоторецепторы друг с другом и с БК, представлен неявно, в виде коэффициента α_{xy} , влияющего на увеличение или уменьшение активности БК. В соответствии с физиологическими данными [1, 2, 22], было реализовано три специфических группы БК, объединенных в красно-зеленую (RG и GR), сине-желтую (BY и YB) и яркостную (ON-Lum, OFF-Lum и ON-OFF-Lum) оппонентные системы; в каждой группе выделены подгруппы, описание которых представлено в выражениях (2a)-(2ж). Подгруппы и характер их активации центра и периферии рецептивного поля, реализованные в модели, перечислены в Табл. 1. Результаты, полученные на предыдущей версии модели, представленные в [18],

показали, что вклад в дискриминацию цветовых границ клеток групп BR и BG несущественен, так как эти клетки являются крайними вариантами клеток группы BY. Поэтому в данную версию модели были включены только BY клетки.

В модели потенциалы БК определялись следующими соотношениями:

$$RG = L - \alpha_{RG}M, \quad (2a)$$

$$GR = M - \alpha_{GR}L, \quad (2б)$$

$$BY = S - \alpha_{BY}(M + L), \quad (2в)$$

$$YB = M + L - \alpha_{YB}S, \quad (2г)$$

$$ON - Lum = \beta_L^{ON}L + \beta_M^{ON}M + \beta_S^{ON}S, \quad (2д)$$

$$OFF - Lum = -\beta_L^{OFF}L - \beta_M^{OFF}M - \beta_S^{OFF}S, \quad (2е)$$

$$ON - OFF - Lum = (\beta_L^{ON-OFF}L + \beta_M^{ON-OFF}M + \beta_S^{ON-OFF}S) - \alpha_{ON-OFF}(\beta_L^{ON-OFF}L + \beta_M^{ON-OFF}M + \beta_S^{ON-OFF}S), \quad (2ж)$$

где: α_{XY} - нормированный коэффициент отношения величины торможения периферии к величине возбуждения центра рецептивного поля для подгрупп БК, индекс $XY = \{RG, GR, \dots, ON-OFF\}$; β_K^N - коэффициент относительной величины вклада различных типов фоторецепторов в ответ соответствующих яркостных БК, индекс $K = \{L, M, S\}$, индекс $N = \{ON, OFF, ON-OFF\}$.

Для группы БК, в рецептивные поля которых попадает граница между фигурой и фоном (группа f), вводится свободный параметр γ отношения доли оттенка фона к доле оттенка фигуры в их рецептивном поле (т.е. параметр положения в нем границы). Этот параметр входит в уравнение для расчета ответа БК следующим образом:

$$XY = 0.5(\gamma XY^i + (2 - \gamma)XY^j) - 0.5\alpha_{XY}(\gamma XY^i + (2 - \gamma)XY^j), \quad (3)$$

где γ - параметр положения глобальной границы, XY - ответ БК соответствующего типа.

Поскольку БК оказывают возбуждающее действие на ганглиозные и амакриновые клетки [1, 2, 23], а последние реализуют механизм латерального торможения и являются тормозными интернейронами между БК и ганглиозными клетками, то влияние амакриновых клеток можно описать как торможение ганглиозной клетки от биполярной. Это позволяет ввести в модель амакриновые клетки неявно (как и горизонтальные клетки), в виде фактора, уменьшающего активность ганглиозных клеток:

$$, \quad (4a)$$

$$, \quad (4б)$$

$$, \quad (4в)$$

где XY_{GC}^i , XY_{GC}^f , XY_{GC}^j - ответ ганглиозных клеток групп i , f и j соответствующего типа, μ_{XY} - коэффициент латерального торможения, нормированный по силе возбуждающего входа (латеральный тормозный вход ганглиозных клеток считается равным для всех амакриновых), все остальные обозначения как в выражениях (2а)-(2ж).

Реакция всей модели на пару оттенков I и II определяется как изменение активности совокупности ганглиозных клеток:

$$OUT = \sum_{XY=RG,\dots,ON-OFF-Lum} \omega_{XY} (|XY_{GC}^i| + |XY_{GC}^f| + |XY_{GC}^j|), \quad (5)$$

где ω_{XY} - коэффициент относительного вклада соответствующей цветооппонентной системы в дискриминацию оттенков, что можно интерпретировать как относительное количество ганглиозных клеток данного типа в фовеальной зоне сетчатки.

Симулирование и анализ результатов

Передаточная характеристика модели отражает *чувствительность* модели к изменению стимула, а ЦФ является *пороговой* функцией, то есть передаточная характеристика обратна ЦФ, полученной при психофизическом тестировании. Поэтому при оптимизации свободных параметров модели в качестве целевой функции (Ψ) был выбран максимальный коэффициент корреляции между ЦФ и функцией, обратной передаточной характеристике модели. Свободными параметрами модели являлись значения коэффициентов α_{XY} , β_X^Y , γ , μ_{XY} , ω_{XY} (см. выражения (2)-(5)). В качестве оптимизационной процедуры использовался метод отжига [27]. Максимальное полученное значение Ψ , определенной выше, составило 0,96. Такой результат можно считать удовлетворительным, поскольку ЦФ различных испытуемых имели меньшие коэффициенты корреляции друг с другом (от 0,57 до 0,95). При моделировании оказалось возможным воспроизведение особенностей ЦФ различных испытуемых (см. Рис. 4), что позволило создать класс оптимальных моделей. Главное отличие между отдельными оптимальными моделями, демонстрирующими сходство с формой ЦФ разных испытуемых, состояло в вариации отношения коэффициентов ω_{RG} и ω_{GR} .

Анализ значений весовых коэффициентов ω_{XY} оптимальных моделей показал, что в формировании передаточной характеристики основной вклад вносят три группы БК и ганглиозных клеток: RG, GR и ON-OFF-Lum. На Рис.5 показаны реакции отдельных групп ганглиозных клеток и передаточная характеристика всей модели. Реакции BY, YB, ON-Lum и OFF-Lum групп не показаны, так как они очень малы по сравнению с реакциями других групп (см. выше) и не оказывают существенного влияния на передаточную характеристику. Поэтому в целом передаточная характеристика модели формируется ON-OFF-Lum клетками

(яркостными). Из Рис. 5 видно, что при оттенках фона с 0 по 30 и со 130 по 170 (участки, на которых при изменении оттенка изменяется только зеленый компонент в системе RGB) форма передаточной характеристики корректируется значительным вкладом RG и GR групп, чья дополнительная реакция облегчает дискриминацию оттенков. В результате чувствительность на эти оттенки повышается. Очевидно, что клетки этих групп также определяют смещение пика передаточной характеристики в синей области: клетки RG и GR групп достаточно активны при оттенке стимула 160-170 и облегчают дискриминацию этих оттенков, тогда как при $H=180$ единственной системой, вносящей весомый вклад в функционирование модели, становится ON-OFF-Lum группа. В результате это приводит к понижению порога на оттенки 160 и 170 по сравнению с оттенком 180.

Другой важной особенностью является то, что во всех оптимальных моделях весовой коэффициент ω_{YB} стремится к нулю. При его увеличении значение Ψ резко уменьшается, сглаживаются минимумы и максимумы передаточной характеристики, а при дальнейшем увеличении ω_{YB} они меняются местами.

Для верификации оптимальных моделей после фиксации значений всех весовых коэффициентов каждой модели предъявлялся набор из трех пар стимулов, в каждой из которых оттенок фона был черным ($R=0, G=0, B=0$), а оттенок фигуры был темно-красным ($R=1, G=0, B=0$), темно-зеленым ($R=0, G=1, B=0$) или темно-синим ($R=0, G=0, B=1$). Несмотря на то, что параметры моделей не оптимизировались для воспроизведения нижних абсолютных порогов человека, симуляция показала близость результатов моделирования и психофизического тестирования. В частности, максимальные реакции моделей, как и в случае нижнего абсолютного порога человека, обнаружены на зеленый цвет, минимальные - на красный (Рис.6).

Заключение

Полученные результаты показали, что предложенная модель сетчатки способна воспроизвести как форму усредненной ЦФ, так и особенности ее формы у отдельных испытуемых. Кроме того, верификация модели показала соответствие ее поведения результатам определения нижних абсолютных порогов чистых оттенков при психофизическом тестировании. Анализ полученных результатов (в частности, значений весовых коэффициентов ω_{XY} (см.(5)) позволил также высказать предположения о вкладе разных групп клеток сетчатки в формирование цветовой функции.

Значения весовых коэффициентов ω_{XY} каждой группы цветковых ганглиозных клеток модели могут быть интерпретированы как относительные доли клеток такого типа в фовеальной области сетчатки, приведенные в Табл. 2. Эти данные хорошо согласуются с

результатами нейробиологических исследований о соотношении количества ганглиозных клеток разного типа в сетчатке [1, 28]. В частности, в моделях оптимального класса, подобно сетчатке, количество ВУ клеток не превышает нескольких процентов от общего числа цветковых ганглиозных клеток; при этом вклад УВ клеток в модели стремится к нулю, а в сетчатке их существование не подтверждено [1, 29].

Особенности передаточной характеристики оптимальных моделей (распределение минимумов и максимумов) формируются в основном яркостными клетками, на что указывает большое значение коэффициента ω_{ON-OFF} группы ON-OFF-Lum клеток. Это согласуется с отчетами испытуемых о субъективном восприятии изменения скорее яркости, чем оттенка, в большинстве тестов. Исключением являются оттенки фона с координатами Н с 0 по 30 и со 130 по 170, на которых увеличивается активность RG и GR групп (см. Рис. 5). Можно предположить, что увеличение реакции клеток этих групп повышает дифференциальную чувствительность к оттенкам данного диапазона.

Сходство результатов моделирования с полученными психофизическими данными и известными нейрофизиологическими сведениями о структуре сетчатки позволяет предположить, что ретинальный уровень вносит существенный вклад в формирование цветовой функции. Вместе с тем предложенная модель имеет некоторые ограничения и не может воспроизвести ряд феноменов, основанных на динамических свойствах клеток, таких как последовательные образы [2, 30], константность цветового зрения [2, 17, 31], адаптация к уровню освещения [2, 25, 32] и т.д. Исследование возможных механизмов этих феноменов предполагается на детализированной версии сетчаточной модели с динамическими единичными элементами.

Работа поддержана РФФИ, грант № 05-01-00689.

Список литературы.

1. Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во МГУ, 1989. - 206 с.
2. Никколлс Дж., Мартин Р., Валлас Б., Фукс П. От нейрона к мозгу. - М.: Едиториал УРСС, 2003. - 672 с.
3. Calkins D.J., Sterling P. Evidence that Circuits Review for Spatial and Color Vision Segregate at the First Retinal Synapse. Neuron, 1999, 24, pp. 313–321.
4. Wagner H.-J., Kroger R.H.H. Adaptive plasticity during the development of colour vision.

Progress in Retinal and Eye Research, 2005, 24, pp. 521–536.

5. Kamiyama Y., Ogura T., Usui S. Ionic current model of the vertebrate rod photoreceptor. Vision Research, 1996, 36:24, pp. 4059-4068.

6. Usui S., Ishihara A., Kamiyama Y., Ishii H. Ionic current model of bipolar cells in the lower vertebrate retina. Vision Research, 1996, 36:24, pp. 4069-4076.

7. Usui S., Kamiyama Y., Ishii H., Ikeno H. Reconstruction of retinal horizontal cell responses by the ionic current model. Vision Research, 1996, 36:12, pp. 1711-1719.

8. Usui S., Kamiyama Y., Ishii H., Ogura T., Ishihara A. Ionic current model of the outer retinal cells. In P. R. Poznanski (Ed.), Modeling in the neurosciences, 1999, pp. 293-319.

9. Winslowa R.L., Knapp, A.G. Dynamic models of the retinal horizontal cell network Progress in Biophysics and Molecular Biology, 1991, 56, pp. 107-133.

10. van Hateren JH A cellular and molecular model of response kinetics and adaptation in primate cones and horizontal cells. J Vision, 2005, 5, pp. 331-347.

11. Hamer R.D., Tyler C.W. Phototransduction: modeling the primate cone flash response. Vis. neurosci., 1995, 12:6, pp. 1063-1082.

12. Heeger D.J., Simoncelli E.P., Movshon J.A. Computational models of cortical visual processing. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1996, 93, pp. 623-627.

13. Keat J., Reinagel P., Reid R.C., Meister, M. Predicting every spike: a model for the responses of visual neurons. Neuron, 2001, 30, pp. 803-817.

14. Simoncelli E.P., Heeger D.J. A model of neuronal responses in visual area MT. Vision Research, 1998, 38, pp. 743-761.

15. Stanikunas R., Vaitkevicius H., Kulikowski J.J. Investigation of color constancy with a neural network. Neural Network, 2004, 17:3. pp.327-337.

16. Usui S, Nakauchi S., Miyake S. Acquisition of color opponent representation by a three-layered neural network model. Biological Cybernetics, 1994, 72:1, pp.35-41.

17. Maloney L. T. Physics-based approaches to modeling surface color perception. In Gegenfurtner K. R., Sharpe L. T. [Eds]. Color Vision: From Genes to Perception. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999, pp. 387-422.

18. Зелинская А.В. Модель ретинальных механизмов обработки цветовой информации. // VIII Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика-2007». Сборник научных трудов, ч. 2, с.32-40.

19. Полевая С.А., Еремин Е.В. Компьютерные технологии для исследования структуры субъективного сенсорного пространства. // Нижегородский медицинский журнал, 2003, т. 1, с. 17-24.

20. Зелинская А.В. Связь межполушарной асимметрии и цветового зрения. // Биология – наука XXI века: 9-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов, 2005, с. 144.
21. Полевая С.А., Парин С.Б., Зелинская А.В., Еремин Е.В. Влияние стрессовой ситуации на количественные характеристики сенсорных образов. // Проблемы нейрокибернетики: 14 Международная конференция по нейрокибернетике. Материалы, 2005, т. 1, с. 272-275.
22. Lee, B.B. Paths to colour in the retina. *Clinical and Experimental Optometry*, 2004, 87:4-5, pp. 239–248.
23. Martin, P.R. Colour processing in the primate retina: recent progress. *J. Physiol.*, 1998, 513:3, pp. 631-638.
24. Baylor D.A., Nunn B.J., Schnapf J.L. Spectral sensitivity of cones of the monkey *Macaca fascicularis*. *J. Physiol. (Lond.)*, 1987, 390:11, pp. 145-160.
25. Schneeweis D.M., Schnapf J.L. The Photovoltage of Macaque Cone Photoreceptors: Adaptation, Noise, and Kinetics. *J. Neurosci.*, 1999, 19:44, pp. 1203-1216.
26. Линдсей П., Норман Д. Переработка информации у человека. М.: Мир, 1974. - 550 с.
27. Kirkpatrick S., Gelatt C. D., Vecchi M. P. Optimization by Simulated Annealing. *Science*, Vol. 220, Number 4598, pages 671-680, 1983.
28. Gouras, P. and Zrenner E. (1981) Color vision: a review from a neurophysiological perspective. *Prog. in Sens. Physiol.* 1,139-179.
29. Malpeli J.G., Schiller P.H. Lack of blue-off center cells in the visual system of the monkey. *Brain Res.*, 1978, 141, pp. 385-389.
30. Virsu V. Retinal mechanisms of visual adaptation and afterimages. *Med. Biol.*, 1978, 56:2, pp. 84-96.
31. Spitzer H., Semo S. Color constancy: a biological model and its application for still and video images. *Pattern Recognition*, 2002, 35, pp. 1645-1659.
32. Spitzer H., Semo S. Computational adaptation model and its predictions for color induction of first and second orders. *Vision Res.*, 2005, 45, pp. 3323-3342.
33. Dowling J.E., Boycott B.B. Organization of the primate retina: electron microscopy. *Proc. R. Soc.*, 1966, B. 166, pp. 80-111.
34. Проничев И.В. Лекции по физиологии центральной нервной системы. http://www.distedu.ru/edu4/p_16_1_3