

Р. Л. Грегори ВОСПРИЯТИЕ

ЦВЕТА¹

Исследование цветового зрения является одним из направлений основного русла изучения зрительного восприятия. Почти полностью доказано, что ни одно млекопитающее, включая приматов, не обладает цветовым зрением, и если некоторые из их представителей и имеют цветовое зрение, то лишь в весьма рудиментарной форме. Еще более странно то, что многие низшие животные обладают прекрасным цветовым зрением: оно в высокой степени развито у птиц, рыб, пресмыкающихся и насекомых, таких, как пчелы и стрекозы. Мы придаем такое большое значение нашему восприятию цвета — главному фактору в зрительной эстетике, глубоко влияющему на наше эмоциональное состояние, что нам трудно представить себе серый зрительный мир других млекопитающих, включая наших домашних кошек и собак.

Изучение цветового зрения имеет бурную историю. Вокруг проблем разгорались страсти. Выдвигались самые различные теории, которые никогда полностью не забывались; однако, когда все будет сказано, весьма вероятно, что, по существу, правильными окажутся самые первоначальные теории.

Начало исследованию цветового зрения положила известная работа Ньютона «Оптика». Название этой книги полностью соответствует ее содержанию; возможно, поэтому данный научный труд того времени стоит прочесть и в наши дни. «Оптика» написана в Тринити-Колледже в Кембридже, в комнатах, которые существуют и поныне и в которых все еще живут. В этих комнатах проводились классические эксперименты, так же как и менее успешные ньютоновские опыты по превращению простых металлов в золото. В феврале 1692 года, после того как его эксперименты со светом были завершены и книга почти полностью написана, рукопись и все его заметки сгорели от пламени свечи в то время, когда он был в церкви. Ньютон, как писали его современники, был, разумеется, очень расстроен. Только в 1704 году он восстановил и опубликовал эту работу — она была его последней книгой, вместо того чтобы быть первой. При жизни Ньютона книга выходила еще в трех изданиях (в 1717, 1721 и 1730 годах), каждое из которых

содержало добавления, особенно знаменитые «Вопросы», в которых излагаются некоторые из его выдающихся гипотез о природе физического мира.

Ньютон показал, что белый свет состоит из всех цветов спектра; по мере развития волновой теории света стало ясно, что каждому цвету соответствует определенная частота световой волны. Весьма важным является вопрос о том, что частота излучения в видимой части спектра весьма велика — значительно больше, чем та частота, которую могут непосредственно воспроизвести нервные элементы. Фактически наивысшее число импульсов, которое могут передавать нервы, значительно ниже 1000 в секунду, в то время как частота света составляет миллион миллионов колебаний в секунду. Проблема состоит в том, каким образом частота света кодируется медленно действующей нервной системой.

Первый, кто пытался разрешить эту проблему, был Томас Юнг¹. Он выдвинул теорию, развитую в дальнейшем Гельмгольцем, чьи работы в этом направлении остаются лучшими из всех, которые мы знаем. Вклад Юнга в разрешение этой проблемы был оценен Клерком Максвеллом следующим образом: «По-видимому, почти банально заявление, что цвет — это ощущение, и все же Юнг, самым искренним образом признающий эту элементарную истину, разработал первую содержательную теорию цвета. Насколько мне известно, Томас Юнг был первым, кто, исходя из хорошо известного факта существования трех первичных цветов, искал объяснение этому факту не в природе света, а в конструкции человека». Если существуют рецепторы, чувствительные к каждому отдельному цвету, тогда их было бы по крайней мере 200 различных типов. Однако это невозможно по той простой причине, что мы видим почти так же хорошо в окрашенном свете, как и в белом. Число действующих рецепторов не может, таким образом, очень сильно сокращаться при монохроматическом свете, следовательно, не может существовать более чем несколько типов цветочувствительных рецепторов. Юнг ясно выразил это. В 1801 году он писал:

Вместе с Гельмгольцем Томас Юнг (1773—1829) положил начало современным исследованиям цветового зрения. Будучи всесторонне одаренным человеком, Юнг внес важный вклад в науку о зрении, а также в египтологию, оказав помощь в переводе «Rosetta Stone».

«В настоящее время, когда почти невозможно представить себе, что каждая чувствительная точка сетчатки содержит бесчисленное множество составных частиц, способных вибрировать в унисон с каждым возможным световым колебанием, мы приходим с необходимостью к предположению о существовании ограниченного числа рецепторов сетчатки, воспринимающих, например, такие основные цвета, как красный, желтый и синий...»

В работах, написанных позже, он настаивал, что число «основных цветов» равно трем, однако заменил красный, желтый и синий на красный, зеленый и фиолетовый.

Теперь мы переходим к существу проблемы: каким образом воспринимаются все цвета с помощью небольшого числа рецепторов? Был ли Юнг прав, предполагая, что их только три? Можно ли определить, какие именно цвета являются «основными»?

Возможность того, что вся гамма цветов может быть получена из нескольких «основных» цветов, доказывается единственным важным наблюдением — цвета можно смешивать. Это может показаться очевидным, однако фактически в глазу эти процессы смешения происходят совсем иначе, чем в ухе. Два звука нельзя смешать так, чтобы получить отличный от них третий звук, но два цвета дают третий, в котором эти составные части уже не видны. Составные звуки слышны как аккорд и могут быть выделены порознь, во всяком случае музыкантом, чего нельзя сделать в отношении света.

Употребляя термин «смешение цветов», мы должны иметь ясное представление о том, что имеется в виду. Чтобы получить зеленый цвет, художник смешивает, желтый и синий, но он смешивает не отдельные световые лучи, определенной частоты, а весь спектр цветов, *минус те цвета, которые поглощаются пигментом его глаз*. Это так сложно, что мы не будем касаться вопроса о пигменте и рассмотрим только те световые лучи, которые остаются после прохождения через цветовой фильтр или создаются с помощью призмы (или интерференционной решетки).

Желтый цвет мы видим при комбинации красных и зеленых световых лучей. Юнг предполагал, что желтый цвет мы видим всегда при смешивании в определенных пропорциях

красного и зеленого и что не существует специального типа рецепторов, чувствительных к желтым световым лучам, а имеется скорее два типа рецепторов, чувствительных соответственно к красным и зеленым лучам, совместная работа которых и дает ощущение желтого цвета.

Фактически понимание сущности желтого цвета представляет собой основной пункт разногласий между представителями различных теорий цвета. Является ли восприятие желтого цвета результатом совместной деятельности красно/зеленой систем рецепторов или оно первично, в пользу чего говорит простота ощущения, которое он вызывает? Хотя довод о том, что желтый цвет кажется простым по ощущению — он не похож на смесь,— и был выдвинут против Юнга, он не обоснован. Дело в том, что если смешать красные и зеленые световые лучи (при проекции этих лучей на экран), мы видим желтый цвет, и это ощущение неотличимо от того, которое возникает при монохроматическом свете желтой части спектра. Безусловно, что в этом примере простота ощущения не дает нам основания заключить о простоте нервных процессов, лежащих в основе этого ощущения; очевидно, это справедливо вообще применительно ко всем видам ощущений и восприятий.

Юнг остановился на трех «основных» цветах по очень простой причине. Он обнаружил, что можно создать любой цвет, видимый в спектре (в том числе и белый), путем смешивания трех, но не менее чем трех световых лучей, подбирая соответствующую интенсивность света. Он установил также, что диапазон пригодных для этого длин волн довольно широк, и это и составляет ту трудность, с которой мы сталкиваемся при решении вопроса, каковы же первичные цвета. Если бы только три определенных цвета давали при смешивании всю гамму оттенков спектра, мы могли бы сказать с некоторой уверенностью, что именно они-то и соответствуют основным цветовым системам глаза, однако нет единого набора из световых лучей трех длин волн, который бы удовлетворял этим условиям.

Опыт Юнга очень красив. На рис. 1 (см. цветную вклейку) изображена схема этого опыта.

Итак, согласно теории Юнга — Гельмгольца, существует три типа цветочувствительных рецепторов (колбочек), которые отвечают соответственно на красный, зеленый и синий (или фиолетовый) цвета, а ощущения всех остальных цветов

спектра возникают при смешении сигналов этих трех рецепторных систем. Чтобы построить основные кривые чувствительности, надо было проделать большое количество экспериментов, и это оказалось неожиданно трудным делом. Наилучшие из полученных кривых представлены на рис. 2 (см. цветную вклейку).

Посмотрим теперь на следующий график, на решающую для понимания цветового зрения так называемую кривую различения оттенков (рис. 3 на цветной вклейке). Здесь сравнивается длина световой волны с наименьшим различием в восприятии оттенка цвета. Теперь если мы посмотрим на предыдущий график (рис. 2 на цветной вклейке), то увидим, что оттенок цвета будет изменяться очень мало по мере изменения длины световой волны на концах спектра, так как единственное, что происходит при этом,— это постепенное увеличение активности систем, воспринимающих красный и синий цвета, без включения в работу других систем. Иначе говоря, на концах спектра мы увидим— при изменении длины световой волны — изменения в яркости, но не в цвете. Вот и все, что при этом происходит. С другой стороны, в середине спектра мы должны ожидать существенных изменений цвета, когда чувствительность системы, ответственной за восприятие красного цвета, быстро падает, а чувствительность системы восприятия зеленого цвета быстро возрастает. Малейший сдвиг в длине световой волны будет вызывать большие изменения в соотношении активности систем, ответственных за восприятие красного и зеленого цвета, что приводит к заметным изменениям оттенка цвета. Таким образом, следует предположить, что вблизи желтого цвета оттенки различаются исключительно хорошо — и так оно и есть на самом деле.

Мы опустим здесь изложение бурных дебатов нашего времени по вопросу о том, существует три, четыре или семь цветовых систем; и примем концепцию Юнга, считавшего, что все цвета являются результатом смешения трех основных цветов. В цветовом зрении существует, однако, гораздо больше проблем, чем это обнаружено в экспериментах с простыми окрашенными пятнами света. В последнее время имели большой успех работы гениального американского изобретателя Эдвина Лэнда. Помимо изобретения поляроида (сделанного им еще и бытность его студентом), превратившегося позже в камеру Лэнда, он показал с помощью изящных опытов, что то, что верно в отношении цвета, получаемого путем смешения простых све-

товых пятен, не исчерпывает всей проблемы восприятия цвета. Когда смешиваемые цветовые пятна более сложны по конфигурации и изображают предметы, происходит нечто странное. То, что показал Лэнд, было известно в общем уже давно, но ему принадлежит заслуга обнаружения дополнительных явлений в цветовом зрении, возникающих в более сложных ситуациях при накладывании друг на друга фотографий и изображений реальных объектов. В самом деле, его работа напоминает нам об опасности упустить само явление из-за упрощения ситуации, которое производится с целью получить чистые эксперименты.

Лэнд, в сущности, повторил опыты Юнга по смещению цветов, используя, однако, не простые световые пятна, а прозрачные фотографические пластинки. Теперь мы можем считать, что все эти опыты с проекцией окрашенных фотографий являются, по существу, продолжением работ Юнга, так как во всех цветных фильмах практически используется только три цвета. Лэнд уменьшил их число до двух и обнаружил, что с помощью только двух цветов получается неожиданное богатство красок. Техника опыта состоит в том, что фотографические негативы с одними и теми же изображениями проецируются через различные цветовые фильтры. Негативные пленки превращаются в позитивные и проецируются через те же фильтры, что и дает на экране наложенные друг на друга изображения. Довольно хорошие результаты получаются, если взять один проектор с красным фильтром, а другой -- без всякого фильтра. Исходя из опыта Юнга, мы не должны были бы ожидать чего-либо от оттенков розового цвета различной насыщенности (полученных с помощью добавления белого цвета); однако в действительности мы получаем зеленый и другие цвета, которых фактически нет. Эти результаты можно было бы предвосхитить, если учесть два хорошо известных факта. Во-первых, вначале в цветных фильмах использовались только два цвета, но все возможности этого метода не были в достаточной мере реализованы. Во-вторых, как мы уже знаем, хотя Юнг и обнаружил, что цвета спектра, включая белый, могут быть получены при смешении трех окрашенных световых лучей, таким способом *невозможно* получить *любой* цвет, который доступен нашему восприятию. Например, таким образом нельзя получить коричневый цвет, а также цвета ме-

таллов, таких, как серебро или золото. Следовательно, существует нечто сверх трех цветов, не говоря уже о двух.

Рассмотрим обычные цветные фотопластинки, проецируемые на экран. Этот способ дает нам все цвета, которые способен воспринять наш глаз, но он основан только на трех цветовых лучах, открытых Юнгом. Цветное кино — не более чем устройство, состоящее из трех цветных фильтров, расположенных на определенном расстоянии друг от друга, но оно дает нам даже коричневый и другие цвета. Юнг не мог их получить с помощью своих трех цветовых лучей. По-видимому, когда три цветовых потока объединяются в сложные структуры и особенно когда они изображают предметы, мы видим большее разнообразие цветов, чем в тех случаях, когда те же самые цветовые потоки предъясняются в виде простых структур, как, например, на рис. 1 (см. цветную вклейку).

Все это означает, что нельзя представлять себе цветовое зрение в виде простой системы: восприятие света обусловлено не только стимуляцией глаза определенной длиной волн и интенсивностью света, но и тем, изображает ли совокупность цветовых пятен предметы; тогда вступают в действие высшие корковые уровни мозговых процессов, исследование которых сопряжено с исключительными трудностями. Коричневый цвет — это сверхнасыщенный желтый (его можно получить путем адаптации глаза к цвету, дополнительному к желтому, с последующей стимуляцией желтым светом); однако в обычных условиях, чтобы воспринять коричневый цвет, требуется контраст, определенная совокупность линий и преимущественная интерпретация освещенной области как поверхности предметов; и все же в обычной жизни коричневый цвет — один из наиболее распространенных. Для глаза белый цвет — это не специальное смешение цветов, а скорее общее освещение, каким бы оно ни было. Так, мы видим свет фар автомобиля белым, когда ведем машину за городом, но в городе, где есть яркий белый свет для сравнения, свет фар кажется нам совсем желтым; то же происходит и со светом свечи или лампы. Это значит, что нам трудно оценить белый цвет, если нет критерия того, что такое белое. Ожидание или предварительное знание обычного цвета предмета очень важно. Вероятно, такие предметы, как апельсины и лимоны, имеют более богатый и естественный цвет, если они узнаются как таковые, однако,

разумеется, это не исчерпывает проблему. Лэнд с осторожностью использовал предметы, цвет которых не был известен наблюдателям, как, например, катушки с намотанной пластмассовой проволокой, ткани с рисунком из окрашенной пряжи,— и все же он получил удивившие его результаты.

Каким бы ни было наше окончательное мнение — по этому вопросу существуют различные точки зрения,— ясно, что работа Лэнда выявила существование сложных добавочных мозговых процессов, связанных с обработкой сенсорной информации при организации ощущений в восприятие предметов. Было бы упрощением представлять себе зрение прежде всего как работу глаза и забывать о мозге.

ЦВЕТОВАЯ СЛЕПОТА

Весьма примечательно, что далее распространенная форма нарушения цветового зрения — смешение красного цвета с зеленым — была открыта лишь в XIX столетии, когда химик Джон Дальтон обнаружил, что он не может четко различать некоторые вещества по их цвету, хотя другие люди могли это делать без труда. Причина этого отчасти заключается в том, что мы называем предметы, пользуясь разными критериями. Мы называем траву зеленой, хотя не знаем, одинаково ли ощущение, возникающее при взгляде на траву, у разных людей. Трава — определенный вид растений, растущих на лужайках; ощущение цвета, которое она вызывает, мы все называем «зеленый», но мы узнаем траву не только по цвету, но и по другим признакам — форме листьев, густоте и т. д., и если мы склонны путать цвета, существуют обычно дополнительные признаки, достаточные для того, чтобы определить это растение как траву. Мы знаем, что она должна быть зеленой, и называем ее зеленой, даже если это вызывает сомнение.

Однако, когда химик определяет вещества, случается, (что вещество в бутылке может быть определено только по цвету, и тогда сама способность химика определять и называть цвета должна подвергнуться испытанию. В тестах на цветовое зрение всегда используются изолированные цвета в качестве единственного определяющего предмет признака, и тогда легко обнаружить, обладает ли испытуемый нормальной способностью различать цвета, или он видит единый цвет там, где другие люди видят разные цвета.

Как уже говорилось выше, наиболее распространенным нарушением цветового зрения является неумение различать красное и зеленое. Существует, однако, много других видов нарушений. Смешение красного и зеленого встречается, как ни странно, весьма часто. Приблизительно 10% мужчин имеют этот дефект в довольно яркой форме; у женщин он встречается крайне редко. Менее распространенным является смешение зеленого и синего. Исходя из трех предполагаемых цветовых рецепторных систем, цветовую слепоту подразделяют на три главных вида; раньше их просто называли слепотой на красный, зеленый и синий цвета, но теперь избегают этих названий. У некоторых людей обнаруживается полное отсутствие одного из трех видов колбочковых цветовых систем, их называют теперь протанопы, дейтеранопы и тританопы (что соответствует дефектам первой, второй и третьей цветовоспринимающих систем), однако это не внесло большей ясности. Для этих людей достаточно смешать только два окрашенных световых потока, чтобы получить все спектральные цвета, доступные их восприятию. Таким образом, результаты работы Юнга по смешению цветов применимы к большинству людей, но не к исключительным случаям цветовой слепоты. Чаще встречается не полное выпадение цветового зрения, а уменьшение чувствительности к некоторым цветам. Эти нарушения обозначают как протанопия, дейтеранопия и тританопия. Последняя форма, тританопия, встречается чрезвычайно редко. Людей, страдающих этими дефектами, характеризуют как имеющих *аномальное цветовое зрение*. Это означает, что, хотя им требуется три окрашенных световых потока, чтобы получить доступные их восприятию цвета спектра, им нужны иные пропорции этих трех составляющих, чем остальным людям.

Те пропорции, в которых надо смешать красный и зеленый цвета, чтобы получить монохроматический желтый, являются самым важным показателем аномалии цветового зрения. Лорд Рэлей в 1881 году обнаружил, что людям, которые путают красный цвет с зеленым, требуется большая интенсивность красного или зеленого, чтобы они увидели желтый цвет. Для исследования цветового зрения изготовлены специальные инструменты, которые создают монохроматически окрашенное поле, близкое по цвету к полю смешанного красно-зеленого

цвета. Соотношение интенсивностей красного и зеленого цвета в смеси можно изменять до тех пор, пока смешанный цвет не будет восприниматься наблюдателем точно таким же, как и монохроматический желтый. Деления шкалы отражают эти пропорции, они-то и служат показателем степени нарушения цветового зрения — степени протанопии или дейтеранопии. Этот инструмент называется аномалоскопом.

Желтый цвет кажется чистым цветом, поэтому принято считать, что существует специальный набор рецепторов, чувствительных к желтому цвету. Однако с помощью аномалоскопа можно довольно просто показать, что желтый цвет фактически всегда возникает при смешении в определенных пропорциях красного и зеленого цветов.

Наблюдатель настраивает аномалоскоп таким образом, чтобы монохроматический и получаемый путем смешивания желтый цвета были идентичны. Затем он смотрит на ярко-красный свет, чтобы глаз адаптировался к красному. После адаптации сетчатки к красному цвету он вновь смотрит в аномалоскоп, и его просят оценить, продолжают ли совпадать те же два поля по цвету. *Он будет видеть оба поля зелеными*, и они будут одного и того же зеленого цвета. Совпадение полей не нарушается при адаптации к красному цвету, так что наблюдателю не потребуются иные пропорции красного и зеленого цвета в смеси, чтобы получаемый цвет совпал с монохроматическим желтым. Нельзя, следовательно, на основании показаний аномалоскопа сказать, что наблюдатель адаптировался к красному цвету, хотя сам наблюдатель воспринимает совершенно иной цвет после адаптации — ярко-зеленый вместо желтого. То же самое происходит и при адаптации к зеленому цвету — оба поля будут казаться наблюдателю *одного и того же* красного цвета. Совпадение цветов продолжает сохраняться (рис. 4 на цветной вклейке).

Если бы, однако, существовал специальный вид рецепторов, чувствительных к желтому цвету, этого бы не произошло. Специальные, чувствительные к желтому цвету рецепторы давали бы при монохроматическом поле ощущение желтого цвета, несмотря на адаптацию к красному или зеленому цвету, приводящую к изменению цвета смешанного поля. Простые рецепторы не могли бы давать при адаптации сдвиги цветов на спектральной шкале. Но желтый цвет, видимый при со-

вместной работе рецепторных систем, воспринимающих красный и зеленый цвета, должен был бы измениться после того, как изменится чувствительность той или другой системы под влиянием адаптирующего цвета. Таким образом, не могут существовать две различные системы, ответственные за восприятие цвета двух полей, или на эти две системы по-разному воздействует адаптация к окрашенному свету. Следовательно, не существует специальных рецепторов, чувствительных к желтому цвету.

Этот эксперимент можно повторить и с другими цветами со сходным результатом, показывающим, что ни один цвет не воспринимается специальной системой рецепторов. Те же самые результаты получены также и у аномальных наблюдателей: их первоначальное восприятие цвета было иным, но раз установленные соотношения компонентов после адаптации сохранялись неизменными.

Теперь мы приходим к любопытному заключению. Если с помощью аномалоскопа нельзя отличить нормальные глаза без цветовой адаптации и после нее, из этого следует, что аномалии цветового зрения не могут быть похожи на цветовую адаптацию. Но всегда как раз считалось, что *цветовая аномалия в общем сходна с цветовой адаптацией*, то есть цветовая аномалия рассматривалась как уменьшение чувствительности одной или более цветовых систем сетчатки вследствие частичной утраты фотопигмента. Это, по-видимому, неверно. Причина цветовой аномалии неясна; может быть, существует много причин, но несомненно, что это нарушение возникает не вследствие простой недостаточности фотопигмента, иначе аномалоскоп ничего бы не показал.

Восприятие света и цвета. Современные исследования и теории

Интересно отметить, насколько неравномерно развивается наше познание: после Геринга был перерыв примерно в 100 лет, пока произошел какой-то прогресс в понимании механизмов цветового зрения.

Из опытов по смешению цветов на испытуемых как с нормальным, так и нарушенным цветовым зрением был получен ряд психофизических данных в пользу того, что в сетчатке человека имеется три типа рецепторов цвета. В 1953 г. Томсон и Райт опубликовали кривые, представляющие собой функции спектральной чувствительности, лежащие в основе трехцветного механизма (рис. 1). (Обратите внимание, что «красная» кривая имеет пик фактически в желтой области, но, несмотря на это, соответствующий рецептор проявляет значительную чувствительность к красному цвету.) Другие данные в пользу трехцветной теории были получены Раштоном в опытах по отражению света зрительными пигментами сетчатки *in situ*. Однако прямое подтверждение этой гипотезы удалось получить лишь в 1964 г. Это сделали две группы американских ученых — Маркс, Добелл и Мак-Никол в опытах на сетчатке серебряного карася, обезьяны и человека и Браун и Уолд на сетчатке человека. Основная трудность в такого рода опытах состоит в том, что препарат сетчатки должен быть получен и исследован в течение нескольких часов после смерти животного. Тем не менее обе группы исследователей провели виртуозное микроспектрофотометрическое исследование одиночных рецепторов — колбочек, обнаружили три типа колбочек, поглощающих свет в различных частях спектра, и получили кривые, аналогичные тем, которые изображены на рис. 1. На первый взгляд кажется очевидным, что тем самым теория Юнга—Гельмгольца получила полное подтверждение. Однако ранее, в 1953 г., Мотокава и Светихин, работавшие независимо друг от друга, в опытах на сетчатке рыб обнаружили, что существуют определенные клетки, отвечающие на раздражение медленным изменением потенциала, который зависит от силы раздражителя, а кроме того, имеются другие

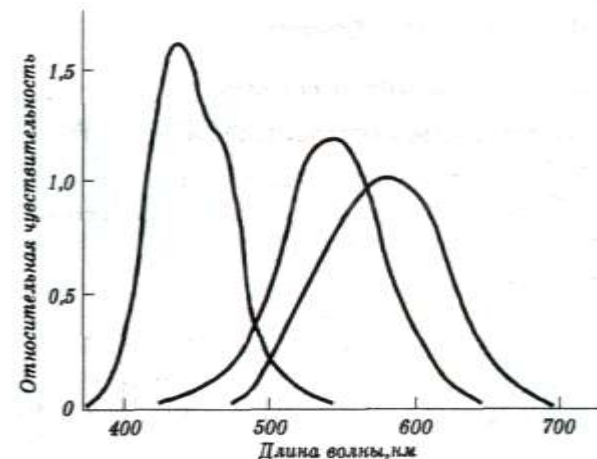


Рис. 1. Кривые спектральной чувствительности (по Томсону и Райту).

клетки, в которых потенциал становится более отрицательным по мере смещения цвета светового стимула в синюю область, но меняет знак и становится положительным под действием желтого света с большей длиной волны. Были также обнаружены клетки, которые изменяют знак потенциала на противоположный при переходе от красного стимула к зеленому. Это наблюдение было сделано в 1958 г. де Валуа и сотрудниками, работавшими с макаками, механизм цветового зрения которых почти такой же, как и у человека; кроме того, макаки очень умные животные и легко поддаются дрессировке. В некоторых опытах электрическая активность регистрировалась в латеральном колленчатом теле (подкорковом зрительном центре). Эта электрическая активность скорее всего просто отражает ответы, генерируемые в ганглиозных клетках сетчатки, или, возможно, является следствием обработки этих ответов ганглиозных клеток на уровне латерального колленчатого тела.

Клетки латерального колленчатого тела, генерируют импульсную активность спонтанно, и некоторые из них увеличивают или уменьшают частоту этой импульсации в зависимости от того, какой свет падает на сетчатку — красный или зеленый. Другие клетки аналогичным образом реагируют на желтый и синий свет. Они называются оппонентными клетками, поскольку определяют относительную силу противоположных пар цве-

¹ Ч. Пэдхем, Дж. Сондерс. Восприятие света и цвета. М., «Мир», 1978.

тов. Другой тип клеток называется неоппонентным и, по-видимому, дает информацию лишь о яркости раздражителя.

Это последнее чрезвычайно интересное исследование по крайней мере дало достаточно обоснованные данные о возможном механизме цветового зрения человека. Согласно этим данным, на рецепторном уровне свет регистрируется тремя различными типами колбочек, как это постулировано в теории Юнга — Гельмгольца, и эти рецепторы обладают чувствительностью к красной, зеленой или синей областям спектра. Однако поступающая от них информация, по-видимому, преобразуется в импульсные разряды и до передачи в мозг кодируется в сетчатке. Эта закодированная информация посылается в виде сигнала о яркости из всех типов колбочек, а также в виде разностных сигналов каждых двух цветов (рис. 2). Сюда подключается также и второй яркостный канал, берущий начало, вероятно, от независимой палочковой системы. Первый разностный цветовой сигнал представляет собой сигнал «красный против зеленого». Он формируется красными и зелеными колбочками. Образующийся сигнал является результатом взвешивания сигналов этих колбочек и зависит от их относительной силы. Второй сигнал представляет собой сигнал «желтый против синего», который получается аналогичным образом, за исключением того, что информация о желтом цвете получается при сложении входных сигналов из «красных» и «зеленых» колбочек. Таким образом, оказывается, что теория Юнга — Гельмгольца и теория Геринга верны — первая на уровне рецепторов, а вторая на более поздней стадии, в сетчатке, после того как рецепторные сигналы закодированы. Любопытно, что после всех ожесточенных споров и нападок современные ученые провозгласили обоих противников победителями!

Теперь с высоты наших знаний можно проследить, почему же возникла эта путаница. Психофизические опыты по смешению цветов, естественно, дали результаты, имеющие непосредственное отношение к фотохимии рецепторных клеток - колбочек. С другой стороны, мозг воспринимает только переработанную, закодированную информацию о яркости и разностные цветовые сигналы. Поэтому на уровне психофизиологического восприятия цветовое зрение, работающее по принципу «да — нет» или алгебраического суммирования, представляет собой, по-видимому, оппонентный процесс.



Рис. 1. Иллюстрация к опыту Юнга по объединению световых лучей трех "основных" цветов.

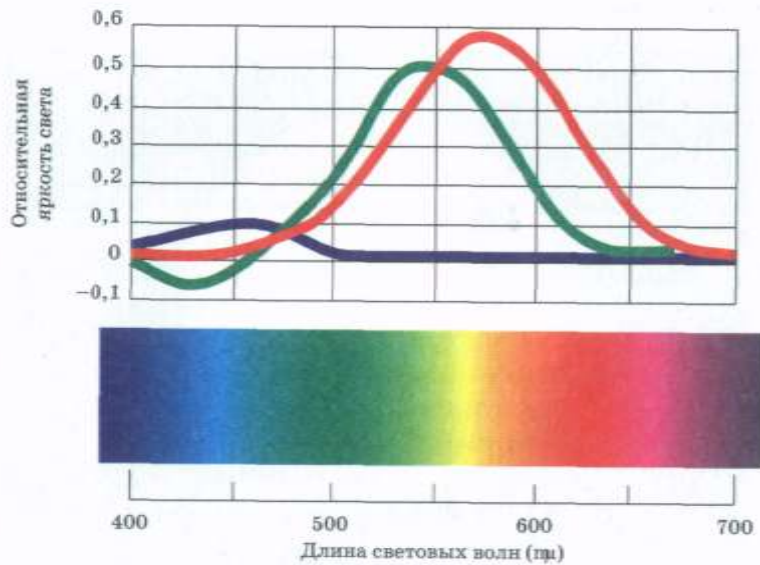


Рис. 2. График кривых чувствительности систем, ответственных за восприятие красного, зеленого и синего цветов.

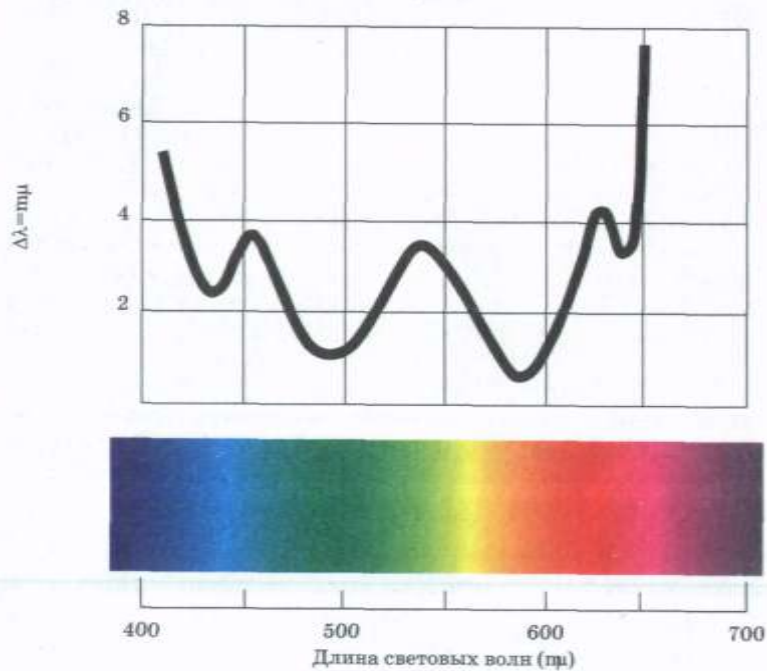


Рис. 3. График кривой различения оттенков.

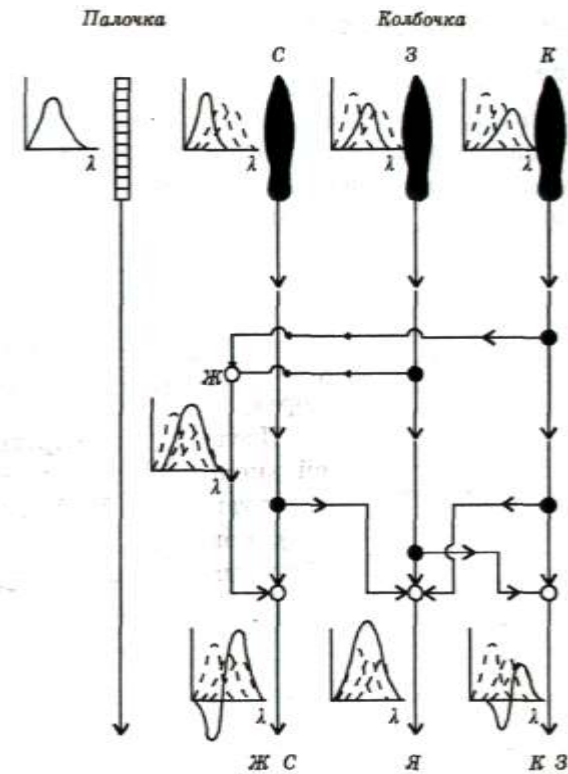


Рис. 2. Кодирование информации с помощью сигналов яркости и различных цветовых сигналов. На всех стадиях показана относительная чувствительность каждого механизма [палочки, «синие» (С), «зеленые» (З) и «красные» (К) колбочки, яркость света (Я) и цветовые дифференциальные (желтый против синего, ЖС, и красный против зеленого, КЗ) механизмы]. Пунктирные кривые относятся к одиночным колбочковым ответам; они соответствуют кривым на рис. 1 (см. также раздел 10.2).

Здесь вполне уместно задать вопрос: как же появилась такая сложная система? Ведь гипотеза Юнга в чистом виде, если она верна, может опосредоваться гораздо более простой анатомией и физиологией. Весьма интересно, однако, что телеинженеры при создании системы передачи и приема цветного изображения пришли к почти аналогичному методу. Они разложили изображение на три основных цветных компонента, а затем передали информацию в виде дифференциальных сигналов о различии между двумя цветами и сигнала о яркости.

Аномалии цветового зрения. Введение

У каждого человека есть небольшие отклонения от так называемого нормального цветового зрения. Однако у некоторых людей эти отклонения настолько велики, что их уже нельзя рассматривать как крайние случаи обычной популяционной изменчивости. Такие аномалии часто называют цветовой слепотой, но правильнее будет говорить о дефектах цветового зрения.

Было подсчитано, что в Великобритании такие дефекты имеются у 8% мужчин и 0,4% женщин (т.е. примерно у 2 млн. мужчин и 100 000 женщин). Некоторые из этих дефектов незначительны, но другие достаточно серьезны, чтобы привести к затруднениям в мире, где такие вещи, как дорожные сигналы, цветное телевидение, цветные фотографии, а также красители, краски и расцветка тканей, рассчитаны на восприятие людей с нормальным цветовым зрением. Только благодаря удивительной адаптационной способности нашего мозга эти дефекты создают не так уж много проблем в современной жизни. Взрослые люди часто даже не подозревают о существовании у них врожденных аномалий цветового зрения, пока эти аномалии не будут выявлены с помощью несложных лабораторных тестов. Поскольку человек не может знать о том, какие именно цвета воспринимаются другими людьми, явное смещение цветов не так легко обнаружить при устном опросе. Человек с дефектом зрения, который путает красный и зеленый цвета, может опознавать цвета светофора по их яркости и положению. Опыт приучил его называть более темный цвет красным, а более светлый — зеленым, даже если он не видит подлинного различия в цветовом тоне.

Модель процесса цветового зрения и возможные типы дефектов

На рис. 2 представлена возможная нормальная организация начального этапа передачи информации о цвете. Предложено много подобных моделей; они, так же как и приведенная здесь модель, помогают описывать и понимать различные типы цветовых дефектов. Весьма вероятно, что по крайней

мере первые этапы цветового анализа происходят в сетчатке, но важную роль могут играть и центральные отделы зрительной системы. Рецепторы и нейроны, обозначенные кружочками, реагируют на коротко-, средне- или длинноволновый участки видимого спектра (S , Z и K соответственно) или на их определенные сочетания. Около соответствующих клеток приведены кривые их спектрального ответа (сплошные линии) и для сравнения — три кривые ответов колбочек (пунктирные линии).

Трехкомпонентность нормального цветового зрения, очевидно, связана с наличием трех типов колбочковых пигментов и соответствующих спектральных ответов, обозначенных на рис. 1 буквами K , Z и S . Показан и ответ палочек, но мы будем считать, что он не участвует в восприятии цвета. Пострецепторные этапы представлены: нейроном, кодирующим яркость ($Я$) (суммация ответов $K+Z+S$), «желтым» нейроном (суммация ответов $K+Z$) и двумя цветоразличительными нейронами, дающими противоположные ответы на K и Z и на Z и S соответственно. На этапе рецепции информация о цвете передается нейронами S , Z и K по простой трехканальной системе. На последнем этапе этой модели та же самая информация закодирована выходными сигналами нейронов, различающих два цвета, и нейрона яркости, т. е. система остается трехканальной. Предполагается, что палочки сетчатки кодируют только информацию о яркости и работают при более низких уровнях освещенности, чем это необходимо для трехцветных каналов, хотя есть данные о том, что они продолжают функционировать и при довольно высоких освещенностях.

Эта модель позволяет предсказать несколько возможных типов аномалий цветового зрения.

1. Отсутствуют пигменты всех трех типов колбочек или же колбочки не передают информацию на последующие уровни; в результате сохраняется только палочковое зрение (палочковый монохромат).

2. Нарушена функция двух типов колбочек, так что в зрении участвуют колбочки только одного типа (колбочковый монохромат). Возможно или даже вероятно, что вклад в реакцию $Я$ -нейрона, дающего нормальный яркостный ответ, вносят ответы колбочек всех трех типов (S , Z и K), но они не вносят никакого вклада в цветоразличительные каналы.

3. Нарушена функция колбочек только одного типа (колбочковый дихромат). Функция яркости может быть нормальной или же она складывается из суммы только двух ответных реакций колбочек.

4. Неправильно функционирует система $K - Z$, что нарушает работы цветоразличительного канала $C - Ж$ и канала яркости. Этот тип дихроматического зрения может быть обусловлен слиянием ответов K и Z , а не утратой какого-то одного из колбочковых ответов.

5. Другие дефекты могут вызываться нарушениями в нейроне $C - Ж$, $Ж$ -нейроне или K -нейроне; можно также представить себе сочетания этих дефектов и иные аномалии. Однако большинство известных дефектов цветового зрения, объяснимо на основе первых четырех нарушений.

Нормальное цветовое зрение

Человек с нормальным цветовым зрением может воспроизвести видимый оттенок светового пятна любого цвета и любого спектрального состава (если это пятно воспринимается центральной ямкой) с помощью подходящей смеси трех основных цветов. Это можно выразить с помощью трихроматического уравнения

$$D(D) = A(A) + B(B) + C(C),$$

где D — цвет, который следует воспроизвести с помощью A , B и C единиц основных цветов (A), (B) и (C). Здесь действуют обычные алгебраические законы.

В практически достаточном приближении все люди с нормальным цветовым зрением нуждаются в одних и тех же количествах основных цветов для подбора заданного цвета. Однако у ряда людей, зрение которых считают нормальным, все же выявляются небольшие, но постоянные отклонения. Их объясняют различиями в спектре поглощения хрусталика, а также в количестве желтого макулярного пигмента, покрывающего центральную часть сетчатки величиной от 5 до 10°. С возрастом хрусталик желтеет. Есть данные о том, что макулярный пигмент поглощает в основном в коротковолновой области спектра, причем степень поглощения у разных людей неодинакова. Поскольку оба фактора изменяют спектральный состав света еще раньше, чем он достигает сетчатки, эти изменения обычно не рассматривают как дефекты цветового зрения.

Маловероятно, чтобы свойства нормального цветового зрения варьировали в зависимости от расы или каких-либо других популяционных особенностей, хотя большинство данных о цветовом зрении было получено в Северной Америке и Европе. Имеются сведения о различиях в пигментации хрусталика у различных рас, что может приводить к различиям в цветовом зрении на досетчатковом уровне. Интересно также, что частота наиболее обычных дефектов у некавказских рас существенно ниже. В таблице суммированы американские и европейские данные о распространенности и типах дефектов цветового зрения. Людей с нормальным зрением обычно нельзя заставить ощущать дефекты цветового зрения путем, например, помещения фильтров между глазом и окрашенным полем. Однако относительно периферического зрения есть указания на то, что способность различать цвета здесь понижена. Особый интерес представляет наблюдение очень малых полей (менее 20 угл. мин.). При этом обычные люди имеют тенденцию частично превращаться в дихроматов и приближаться к состоянию тританопии, т. е. у них уменьшается реакция на синий цвет.

Людей с обычным цветовым зрением называют нормальными трихроматами, поскольку для колориметрического подбора цвета им обычно нужны три основных цвета. Монохроматы и дихроматы нуждаются соответственно лишь в одном

Таблица

Частота дефектов цветового зрения (в процентах)

Тип дефекта	Среди мужчин	Среди женщин	Во всей популяции
Монохроматы палочковые колбочковые	0,003 Очень редки	0,002 Очень редки	0,0025 Очень редки
Дихроматы протанопы дейтеранопы трианопы	1,2 1,5 0,002	0,02 0,01 0,001	0,61 0,76 0,0015
Трихроматы протаномалы дейтераномалы трианомалы	0,9 4,5 Очень редки	0,02 0,038 Очень редки	0,46 2,5 Очень редки
Всего	8,1	0,43	4,3

или двух подходящих основных цветах. Тех людей, которые нуждаются в трех основных цветах, но подбирают колориметрические равенства, не удовлетворяющие обычных трихроматов, называют аномальными трихроматами.

Монохроматы

Палочковые монохроматы, по-видимому, лишены функционирующих колбочек, и поэтому они видят не цвет, а просто ахроматические различия света и тени. Их зрение сходно со зрением нормальных людей в условиях низкой освещенности сетчатки, т. е. острота зрения у них небольшая, а относительная эффективность скотопической реакции на различные освещенности нормальная. Им также свойственна фотофобия: у них появляются признаки дискомфорта при средних и высоких уровнях освещенности.

Можно было бы ожидать, что существуют три типа колбочковых монохроматов — с потерей любых двух из трех типов колбочек. В изученных случаях оказалось, что при такого рода аномалиях в сетчатке имеются или только зеленые, или только синие колбочки. Однако подобные случаи встречаются редко (см. табл.), и пока неясно, нарушена ли здесь функция рецепторов или же каких-то последующих звеньев зрительной системы. Функция палочек при этом обычно вполне нормальна.

Дихроматы

Установлено существование трех типов дихроматов, как и следовало ожидать, если может отсутствовать любой из колбочковых каналов или же его функция будет нарушена. Судя по имеющимся данным, у протанопа (*прото...* - - первый) отсутствует пигмент колбочек, чувствительный к красному (K), у дейтеранопа (*дейтеро...* — второй) — чувствительный к зеленому ($З$), а у тританопа (*трито...* -- третий) - к синему ($С$). Возможно также (см. рис. 2), что реакции красных и зеленых колбочек сливаются, образуя желтый ($Ж$) канал, и при этом цветоразличительный канал $K — З$ не дает на выходе никакой информации. Это может быть вызвано смешением красных и зеленых пигментов в отдельной колбочке или же слиянием более центральных участков в зрительной системе. С помощью такой модели было объяснено дейтеранопическое зрение.

Аномальные трихроматы

Одна из интересных особенностей дихроматов — то, что они воспринимают как одинаковые те цвета, которые кажутся одинаковыми нормальным людям, но, как мы увидим позже, они путают многие цвета, легко различимые при нормальном зрении. Это указывает на простую потерю или слияние функций на определенном этапе цветоразличительных каналов. Аномальному *трихромату* нужны три основных цвета для подбора соответствующего цветового тона, но количества, в которых он будет их смешивать, значительно отличаются от используемых нормальными людьми. Этот дефект нельзя объяснить простым понижением чувствительности одного из трех каналов цветового зрения. В то время как у дихромата определенная функция в зрительной системе утрачена, у аномального трихромата она изменена. Однако в некоторых отношениях аномальные трихроматы занимают промежуточное положение между дихроматами и нормальными трихроматами.

Поэтому введены такие термины, как «протаномальный», «дейтераномальный» и «тританомальный», указывающие на пониженную чувствительность главным образом в красной, зеленой или синей областях спектра соответственно. Сильно аномальные субъекты приближаются к дихроматам; часто употребляются также более общие термины «протан», «дейтан» и «тритан», каждый из которых может означать и соответствующего дихромата, и аномала.

Особенности зрения дихроматов и аномальных трихроматов

Легче всего описать особенности дефектов цветового зрения на основе тех психофизических функций, которые зависят от способности человека различать цвета или реагировать на свет того или иного цвета.

Различение длин волны

Функцию различения длин волны можно измерить, помещая рядом два поля, которые сначала освещаются монохроматическим светом одной и той же длины волны. Если яркость этих полей одинакова, они будут казаться одинаковыми для всех наблюдателей. Затем длину волны одного из полей медленно изменяют до тех пор, пока наблюдатель не скажет,

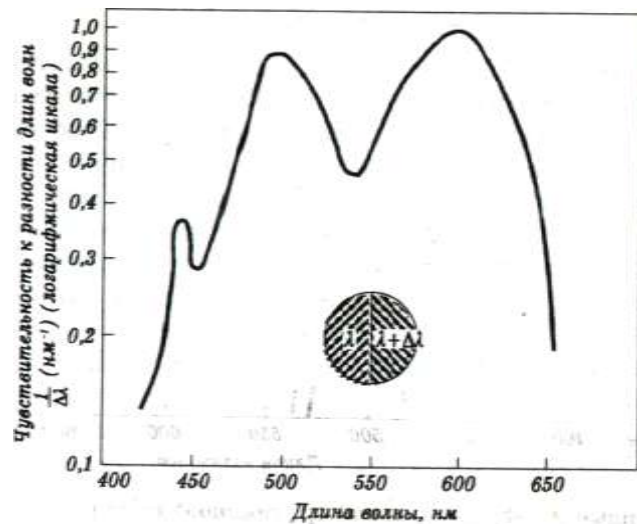


Рис. 3. Кривая различения спектральных цветов, измеренная для монохроматических полей.

что появилось едва заметное различие между полями. (Во время этого изменения важно поддерживать одинаковую яркость, чтобы пороговое различие вызывалось только различием в длине волны.) Различительную чувствительность можно тогда охарактеризовать величиной, обратной разнице в длине волны (ДА), которую уже замечает испытуемый, при данной длине волны (А), и построить соответствующую кривую для всего видимого спектра. При нормальном цветовом зрении эта чувствительность низка в крайних участках видимого спектра, где реагирует лишь один из трех типов колбочек, и максимальна при длинах волны около 490 нм и 590 нм, где сильному раздражению подвергаются по крайней мере два типа колбочек (см. рис. 3). На рис. 4 показаны функции спектральной чувствительности для дихроматов трех типов — протана, дейтана и тритана. У дихроматов нет различения цвета в той области спектра, где преобладает функция колбочек какого-то одного типа. Поэтому протанопы и дейтеранопы не способны различать монохроматические цвета с длиной волны больше примерно 550 нм, а тританопы, наоборот, не могут различать» более короткие волны. Сходство функций различения у протанопов и дейтеранопов можно объяснить тем, что ответы красных и зеленых колбочек охватывают

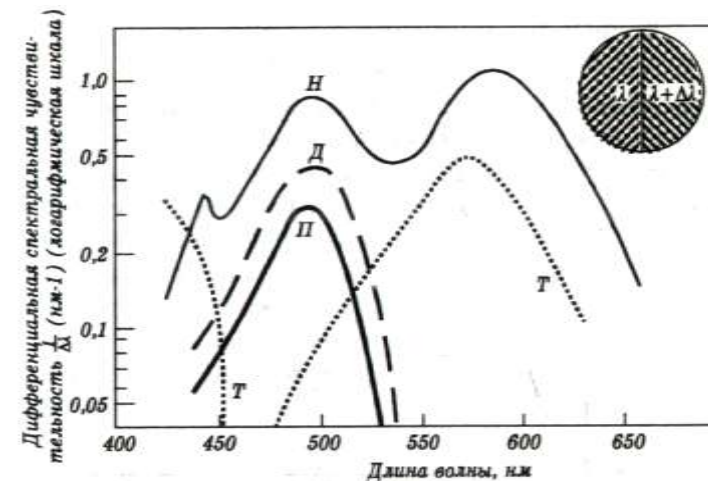


Рис. 4. Кривые дифференциальной (разностной) спектральной чувствительности для испытуемых с нормальным трихроматическим и с дихроматическим зрением. *H* — нормальный испытуемый, *П* — протаноп, *Д* — дейтераноп, *Т* — тританоп.

примерно один и тот же диапазон длин волны, но здесь могут играть роль и другие факторы. Было бы интересно знать, какой цвет видит каждый дихромат в той области, где у него отсутствует цветоразличение; однако, как уже говорилось, их собственные объяснения могут быть ошибочными. Было обнаружено несколько человек, у которых один глаз обладает дихроматическим зрением, а другой — нормальным. Вопрос о достоверности этих сообщений пока остается открытым, однако можно думать, что протаноп воспринимает все длинные волны как зеленый цвет, и дейтераноп — как желтый цвет. Именно этого следовало ожидать, если у протанопы выпадает красная система, а у дейтеранопы произошло слияние красной и зеленой систем.

У аномальных трихроматов мы находим функции различения, промежуточные между нормальным зрением и зрением дихроматов. Уменьшение различительной способности может значительно варьировать у отдельных людей, и с помощью функций спектральной чувствительности можно устанавливать степень нарушения цветовосприятия. Найденные функции говорят в пользу того, что один из трех цветовых каналов по-прежнему отличается от нормального, но и претерпевает понижение чувствительности.

Кривые относительной спектральной чувствительности (функция V_λ)

Гипотезу о том, что у протанопы нарушена функция красного канала, подкрепляет тот факт, что в случае протанопии для восприятия длинноволнового стимула нужно больше энергии. Это можно видеть (рис. 5) по уменьшению V_λ , или фотопической относительной спектральной чувствительности (разд. 3.5), в длинноволновой области спектра и по сдвигу максимума в сторону более коротких длин волны. Функция дейтеранопы оказывается сходной с функцией нормального субъекта, что можно объяснить одной из двух причин. Может быть, зеленый канал утрачен, но его спектральная характеристика аналогична характеристике V_λ , так что при всех длинах волны происходит одинаковое снижение относительной чувствительности. Или, возможно, произошло слияние красного и зеленого каналов, что дает в результате функцию V_λ , аналогичную функции нормального цветового зрения. Достоверных данных об этом пока нет; не исключено, что существуют два типа дейтеранопов — один с утратой канала, а другой со слиянием. В функции тританопы отмечается небольшое снижение чувствительности при более коротких длинах волны, но оно может быть незначительным; вероятно, это про-

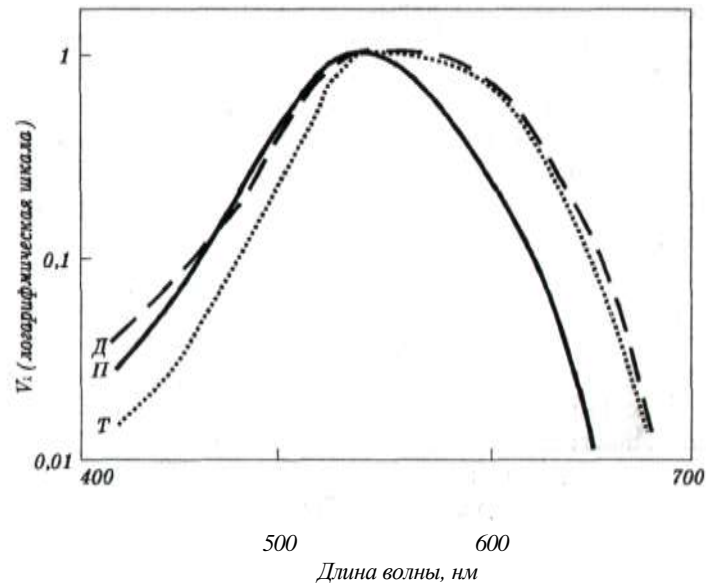


Рис. 5. Кривая относительной спектральной чувствительности V_λ для дихроматов. П — протаноп, Д — дейтераноп, Т — тританоп.

сто результат того, что синий канал сравнительно мало участвует в восприятии яркости.

У аномальных трихроматов функции сходны с функциями соответствующих дихроматов, однако иногда снижение чувствительности бывает меньшим. Это еще раз указывает на то, что у аномалов цветовое зрение является во многих отношениях промежуточным между нормой и дихроматическим зрением, хотя дефекты этих двух типов, вероятно, обусловлены не одной и той же причиной.