

Шифман Х. Ощущение и восприятие. СПб, 2003.
С. 152-163

Скотопическое и фотопическое зрение

в предыдущей главе мы рассказали о том, чем палочки отличаются от колбочек с точки зрения их анатомии, положения и плотности распределения на сетчатке и нейронных связей. Некоторые из этих отличий проявляются в их функциональных свойствах. Зрение, основную роль в котором играют колбочки (колбочковое зрение), называется **фотопическим зрением** (от греческих слов *phos*, что значит свет», и *optos* — видеть), а палочковое зрение — **скотопическим зрением** (от греческого слова *skotos*, что значит «темнота»). Сведения о свойствах палочек и колбочек обобщены в табл. 4.1. Некоторые из этих свойств были описаны в предыдущей главе, другие будут описаны ниже.

Таблица 4.1

Свойства фотопического (колбочкового) и скотопического (палочкового) зрения человека

	Фотопическое	Скотопическое
Рецептор	Колбочки (около 7 млн)	Палочки (около 125 млн)
Положение на сетчатке	Сконцентрированы в центральной ямке	Расположены на периферии сетчатки
Уровень светимости, необходимый для функционирования	Дневной свет	Ночной свет
Максимальная длина волны	550 нм	500 нм
Цветное зрение	Да	Нет
Темновая адаптация	Быстро (примерно 5 мин)	Медленно (примерно 30 мин)
Пространственное разрешение	Высокая острота, низкая чувствительность	Низкая острота, высокая чувствительность

Способность к адаптации свойственна палочкам и колбочкам сетчатки многих животных. Сетчатка животных, ведущих ночной образ жизни, состоит преимущественно из палочек, наилучшим образом приспособленных для ночного видения. Следовательно, сетчатка типичных представителей этих видов скорее обеспечивает им *чувствительное*, а не острое зрение. В сетчатке животных, которые активны преимущественно в светлое время суток, напротив, либо преобладают колбочки (большинство видов пТНfi), благодаря чему обеспечивается высокая *острота зрения*, либо присутствуют и палочки, и колбочки (приматы), и их зрение отличается как чувствительностью, так и остротой.

Обобщая изложенное выше, можно сказать, что при недостаточном освещении роль колбочкового, фотопического, зрения невелика и преобладает скотопическое зрение. В главе 3 уже отмечалось, что именно с этим мы сталкиваемся, глядя на ночное небо. Ночью слабая звезда видна лучше, если наш взгляд не направлен прямо на нее (астрономы называют это «боковым зрением»). Используя «боковое зрение», мы создаем такие условия, при которых изображение преимущественно попадает на чувствительные палочки периферии сетчатки, а не на центральную ямку, в которой сконцентрированы колбочки. Теперь мы переходим к рассмотрению визуальных последствий длительных периодов скотопического, или палочкового, зрения при слабом освещении.

Темновая адаптация

По своей реакции на общую освещенность колбочки и палочки принципиально отличаются друг от друга. Быстро перейдя из хорошо освещенного помещения туда, где освещение плохое или где темно (в аудиторию, в которой царит полумрак, или в кинозал), мы испытываем временную слепоту. Однако постепенно некоторые визуальные признаки окружающей обстановки становятся видимыми, и мы начинаем различать кое-какие детали. Иными словами, чувствительность нашего зрения постепенно повышается. Процесс привыкания к плохому освещению называется **темновой адаптацией**.

Точно так же, как пребывание в темноте увеличивает чувствительность сетчатки, пребывание на свету уменьшает ее. Этот процесс называется **световой адаптацией**. В самом начале действие света на адаптировавшийся к темноте глаз приводит к быстрому повышению порога чувствительности; это состояние продолжается недолго, и скорость повышения порога чувствительности постепенно уменьшается. Возврат к обычному порогу происходит за несколько минут. В некоторых случаях адаптация к свету оказывает заметное влияние на поведение. Когда адаптировавшаяся к темноте сетчатка неожиданно подвергается воздействию интенсивного освещения, как случается при выходе из темного помещения на яркий дневной свет, первое ощущение может быть весьма неприятным.

В следующем разделе мы опишем некоторые явления, связанные с темновой и световой адаптацией зрительной системы, а также с ее адаптацией к изменению освещенности, однако основное внимание будет уделено темновой адаптации.

Измерение темновой адаптации

Темновая адаптация может быть измерена следующим образом. Сначала испытуемый в течение короткого промежутка времени смотрит на ярко освещенную поверхность (обычно до достижения им определенной, контролируемой степени световой адаптации). При этом чувствительность испытуемого уменьшается, и тем самым создается точно регистрируемая точка отсчета времени, необходимого для его темновой адаптации. Затем выключают свет и через определенные промежутки времени определяют порог восприятия испытуемым светового стимула. Определенный участок сетчатки стимулируется раздражителем с определенной длиной волны, имеющим определенные продолжительность и интенсивность. По результатам такого эксперимента строится кривая зависимости минимального количества энергии, необходимого для достижения порога, от времени пребывания в темноте. Типичная кривая темновой адаптации представлена на рис. 4.1.

Кривая показывает, что увеличение времени пребывания в темноте (абсцисса) приводит к снижению порога (или к возрастанию чувствительности) (ордината).

Кривая адаптации к темноте, представленная на рис. 4.1, состоит из двух фрагментов: верхний относится к колбочкам, нижний — к палочкам. Эти фрагменты отражают разные стадии адаптации, скорость протекания которых различна. В начале адаптационного периода порог резко снижается и быстро достигает постоянного значения, что связано с увеличением чувствительности колбочек. Общее возрастание чувствительности зрения за счет колбочек значительно уступает возрастанию чувствительности за счет палочек, и темновая адаптация наступает за

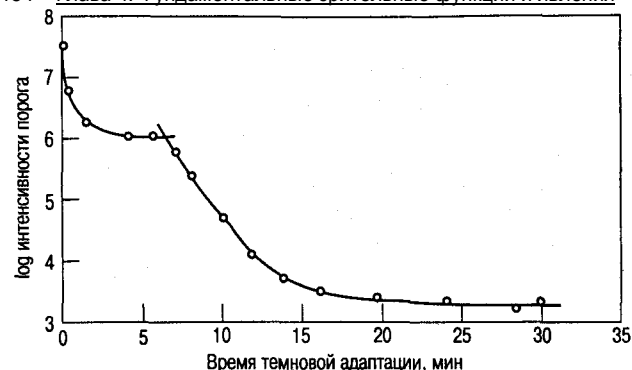


Рис. 4.1. Зависимость величины зрительного порога от времени темновой адаптации. Верхняя часть кривой - колбочковое зрение, нижняя часть - палочковое зрение. (Источник: Necht & Schlaer, 1938)

5-10 мин пребывания в темном помещении. Нижний фрагмент кривой рис. 4.1 описывает темновую адаптацию палочкового зрения. Рост чувствительности палочек наступает после 20-30-минутного пребывания в темноте. Это значит, что в результате примерно получасовой адаптации к темноте глаз становится примерно в тысячу раз более чувствительным, чем был в начале адаптации. Однако хотя увеличение чувствительности в результате темновой адаптации, как правило, происходит постепенно и для завершения этого процесса требуется время, даже весьма непродолжительное воздействие света может прервать его.

Экспериментальное подтверждение

Световая и темновая адаптация

Рассмотрим пример, который не только подтверждает то, что результаты темновой адаптации можно очень быстро свести на нет, но и показывает, чем темновая адаптация отличается от световой. Проведите в относительно темной комнате 20-30 мин или столько времени, сколько нужно, чтобы ваши глаза полностью адаптировались к темноте. В результате этого чувствительность вашего зрения станет высокой и вы сможете ясно увидеть даже самый слабый свет. Плотнo закройте один глаз так, чтобы он ничего не видел, и на пару секунд включите яркий свет. Смотрите на него только незакрытым глазом (при этом он претерпевает световую адаптацию). Быстро выключите свет и сравните зрение обоих глаз, поочередно открывая сначала один, а затем - второй. Тот глаз, который был закрыт, пока горел свет, сохранил свою чувствительность, а тот, который адаптировался к свету, - ничего не видит. Следовательно, то, на достижение чего понадобилось около получаса (т. е. темновая адаптация), было полностью уничтожено в те секунды, когда проходила световая адаптация.

Благодаря тому что день сменяется ночью постепенно, мы, как правило, не задумываемся над тем, как происходит темновая адаптация. Бассу (Buss, 1973) принадлежит следующее высказывание о том периоде времени, которое, как правило, требуется для этого:

Поначалу кажется, что животные плохо приспособлены к темновой адаптации, коль скоро для завершения этого процесса требуется полчаса. Животное, лишённое воз-

ственно в технократической цивилизации. В природных условиях мгновенный переход от света к темноте происходит только тогда, когда животное попадает в пещеру, а большинство животных избегает пещер. Естественный переход от света к темноте занимает примерно 20 мин — это время сумерек между заходом солнца и наступлением ночи, и оно соответствует периоду, необходимому для полного завершения темновой адаптации (р. 196-197).

Фотохимический процесс, лежащий в основе темновой адаптации

Адаптация к темноте сопровождается протеканием в палочках сложных химических превращений. В палочках большинства позвоночных содержится светопоглощающий фотопигмент родопсин: первая стадия реакции на свет характеризуется его стимулированием. Родопсин был открыт в Римском университете Францем Боллом (1876), который выделил его из палочки сетчатки лягушки. Свое название родопсин получил за ярко-красный цвет (по-гречески *rhodon* — означает «розовый», а *opsis* — зрение). Строение и химические свойства родопсина были изучены Джорджем Уолдом (Wald, 1950, 1959), который за это и за общий вклад в фотохимию цветового зрения был в 1967 г. удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине.

Родопсин — нестойкое соединение, разрушающееся или *обесцвечивающееся* под воздействием света. (Процесс разрушения родопсина называется обесцвечиванием, потому что при этом цвет пигмента постепенно изменяется от красного до розового, после чего пигмент становится бесцветным. Процесс, происходящий с родопсином под воздействием света, называется *изомеризацией*.) В темноте родопсин регенерируется.

Регенерация родопсина — основной процесс, лежащий в основе темновой адаптации палочек. Многостадийный цикл обесцвечивания и следующей за ним регенерации родопсина, происходящий под воздействием света, схематически представлен на рис. 4.2.

Под воздействием света родопсин обесцвечивается и превращается в *ретиаль*, желтый растительный пигмент, присутствующий во всех фоторецепторах, и *опсин* — бесцветный белок. При дальнейшем обесцвечивании ретиаль превращается в ретинол — одну из форм витамина А. На восстановительной стадии цикла,



Рис. 4.2. Упрощенная схема фотохимического цикла, лежащего в основе темновой адаптации. Превращение родопсина в ретиаль и опсин -

когда глаз находится в темноте, витамин А взаимодействует с опсином, снова образуя родопсин. Таким образом устанавливается равновесие между разложением родопсина под влиянием света и его последующей регенерацией в темноте (синтезом из витамина А и опсина).

Куриная слепота. Поскольку для синтеза родопсина необходим витамин А, недостаток последнего существенно влияет на темновую адаптацию. Критическая нехватка витамина А в пище может стать причиной серьезного нарушения ночного и сумеречного зрения, называемого **куриной слепотой, или никталопией**. Доказано,

что систематическая нехватка витамина А может вызвать серьезную патологию сетчатки. Так, чувствительность сетчатки крыс (сетчатка крыс состоит преимущественно из палочек), в рационе которых в течение восьми недель отсутствовал витамин А, понизилась настолько, что для нейронной реакции требовалось в 1000 раз больше света. При продолжающемся дефиците витамина А повреждение сетчатки становилось необратимым, палочки деградировали и крысы слепли (Dowling & Wald, 1960; Dowling, 1966).

Нейронная основа темновой адаптации. Помимо изменения концентрации родопсина на темновую адаптацию влияют и другие факторы (Schnarf & Baylor, 1987; Wang et al., 1994). В известных пределах чувствительность зрения может изменяться и при практически постоянной концентрации родопсина. Более того, цикл, включающий обесцвечивание и регенерацию родопсина, протекает медленнее, чем происходят изменения порога и чувствительности (Baker, 1953). Наряду с описанными выше фотохимическими превращениями на изменения порога и чувствительности в ходе адаптации влияют также и нейронные процессы. Так, в соответствии с данными Маклеода и его коллег, возрастание зрительного порога и корректировка чувствительности, происходящие в результате обесцвечивания родопсина, не связаны непосредственно с самими палочками (MacLeod, Chen & Crognale, 1989). По мнению этих авторов, адаптация происходит при участии следующего (более высокого) нейронного уровня (возможно, биполярных клеток, на которые поступают сигналы от многих палочек). (Вспомните, что в главе 3 мы говорили о суммации сигналов как о главной нейрофизиологической особенности палочек.) В соответствии с этой точкой зрения, каждая освещенная и обесцвеченная палочка направляет сигнал некоему нейронному «адаптационному пулу», который в дальнейшем регулирует чувствительность большой группы палочек. Подобное предположение означает, что адаптация — не одностадийный процесс. Однако эти нейронные процессы еще недостаточно изучены. Мы полагаем, что адаптация, скорее всего, является результатом как фотохимических, так и нейронных процессов (см. Pugh, 1988).

Итак, в том, что касается темновой адаптации, между колбочками и палочками гсть несколько важных функциональных отличий. Темновая адаптация колбочек происходит быстрее, чем темновая адаптация палочек, но они значительно менее чувствительны. Адаптируясь к темноте сравнительно медленно, палочки, тем не менее, при плохом освещении значительно более чувствительны, чем колбочки. Между палочками и колбочками есть еще одно важное различие, которое связано не только с общими условиями освещенности, но и с *длиной световой волны*.

Спектральная чувствительность и эффект Пуркинье

Чувствительность палочек и колбочек к разным волнам видимой части спектра различна. Волны разной длины по-разному влияют на фоторецепторы глаза, и эта разница весьма заметна, что иллюстрируется рис. 4.3, на котором представлены **кривые спектрального порога**, отражающие зависимость величины порога от длины волны.

Это сложная функциональная зависимость, поскольку пороговый уровень — количество лучистой энергии, необходимое для обнаружения света с определенной длиной волны, зависит от адаптированности глаза и от того, какие именно ре-

цепторы стимулируются. Пороговые значения для фотопического зрения, представленные на верхней кривой, получены при условиях, соответствующих адаптированности глаза к такому сравнительно интенсивному стимулу, как дневной свет. Они несколько выше пороговых значений для скотопического зрения адаптировавшегося к темноте глаза (нижняя кривая). Сравнив цифры, мы увидим, что длина волны, соответствующая самому низкому порогу для фотопического зрения, составляет примерно 550 нм (что соответствует сине-зеленому цвету), а самому низкому порогу для скотопического зрения соответствует интервал, равный примерно 500 нм. (Вспомните, что скотопическое — палочковое — зрение не цветное.)

Вспомните также, что между величиной порога и чувствительностью существует обратная зависимость. Это значит, что можно графически выразить зависимость разницы между чувствительностью фотопического и скотопического зрения к свету определенной волновой длины и обратной величиной порога, т. е. построить **кривые спектральной чувствительности** (рис. 4.4).

Как показывают кривые рис. 4.4, пик чувствительности колбочек приходится на более короткие волны, чем пик чувствительности палочек (у первых это волны,

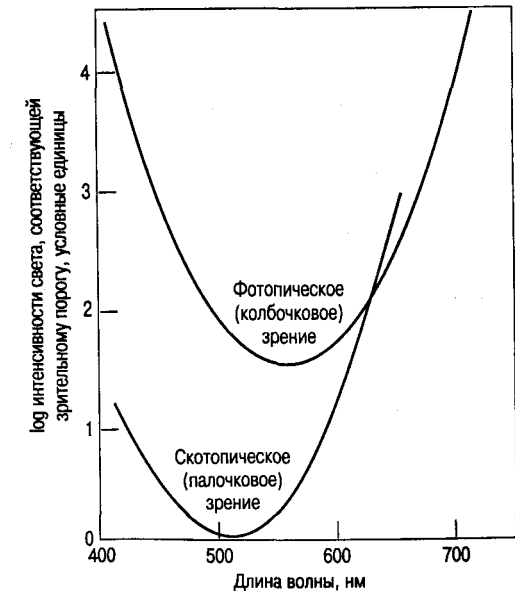


Рис. 4.3. Спектральный порог

Кривые, показывающие зависимость относительного количества света, необходимого для достижения порога, от длины волны. Палочки требуют меньше лучистой энергии, чем колбочки, для достижения зрительного порога при использовании волн, имеющих разную длину, за исключением очень длинных (примерно 650 нм и более), а порог фотопического (колбочкового) зрения — несколько ниже (т. е. оно несколько более чувствительное, см рис. 4.4). Вертикальный отрезок между двумя кривыми — бесцветный фотохроматический интервал.

(Источник: Wald, 1945; Charanis, 1949, p. 12)

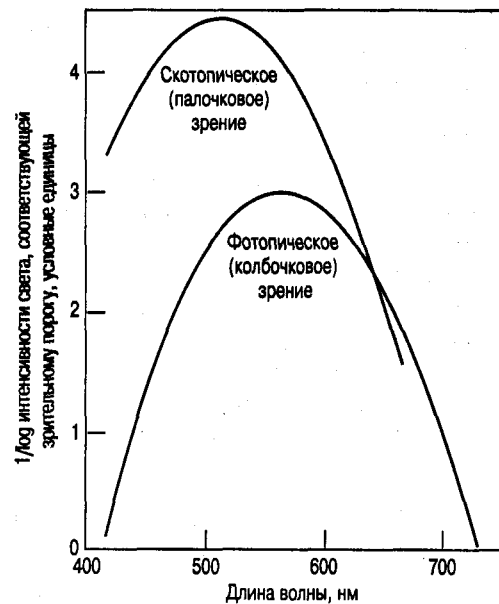


Рис. 4.4. Кривые спектральной чувствительности. Для иллюстрации чувствительности фотопического и скотопического зрения к свету с разной длиной волны на ординате отложены величины, обратные пороговым значениям. Как показано на рисунке, скотопическое (палочковое) зрение более чувствительно, чем фотопическое (колбочковое), для света со всеми длинами волн вплоть до длины волны, равной примерно 650 нм

длина которых примерно 500 нм, у вторых — 550 нм). Эта разница между чувствительностью палочек и колбочек к свету с разными длинами волн приводит к тому, что в процессе темновой адаптации, по мере того как зрение от фотопического сдвигается в сторону скотопического, оно становится более чувствительным к коротковолновому свету. С точки зрения восприятия это значит, что свет с определенной длиной волны будет казаться ярче других, а какой именно свет покажется более ярким, зависит от того, какое зрение «работает» — фотопическое или скотопическое.

Восприятие цветов или оттенков становится возможным только тогда, когда уровень освещенности достаточен для активации фотопического зрения (и колбочек). Когда зрительное стимулирование достигает только скотопических уровней, т. е. когда стимулируются исключительно палочки, слабый свет виден, но он бесцветен. Иными словами, волны разной длины воспринимаются как серые (см. рис. 4.3). Бесцветный интервал лучистой энергии, характеризующейся определенной длиной волны, — интервал между восприятием одного только света и различением цветов, — это расстояние между пороговыми кривыми для скотопического и фотопического зрения. Он называется *фотохроматическим интервалом*. Самый широкий бесцветный интервал — в коротковолновой части спектра, самый узкий — в длинноволновой, когда и палочки, и колбочки относительно нечувствительны. Как следует из данных рис. 4.4, в длинноволновой части спектра (длина волны 650 нм и более) колбочки немного более чувствительны, чем палочки (Cornsweet, 1970; Wald, 1945). Это значит, что если слабый свет (длина волны 650 нм и более) достаточно интенсивен для того, чтобы его вообще можно было увидеть, он воспринимается как цветной (т. е. как красный). Иными словами, если пороговая интенсивность света с длиной волны около 650 нм такова, что он способен стиму-

Темновая адаптация 159

лировать палочки, значит, он способен и к стимуляции колбочек (которые участвуют в восприятии цвета). Вследствие нечувствительности палочек к длинноволновому свету стимулирование светом, длина волны которого превышает 650 нм, может вообще не вызвать никакой реакции с их стороны.

Эффект Пуркинье. Представленные выше данные о спектральной чувствительности помогают объяснить, почему при уменьшении интенсивности света, вызывающей переход от фотопического зрения к скотопическому и восприятие всех «цветов» исключительно как разных оттенков серого, изменяется относительная яркость поверхностей, окрашенных в разные цвета. Например, две одинаково освещенные поверхности — красная и зеленая — при дневном свете (т. е. при «фотопических условиях») кажутся одинаково яркими, а при недостаточном освещении (т. е. при «скотопических условиях») красная поверхность будет казаться темнее зеленой. Переход от фотопической чувствительности к скотопической называется **эффектом Пуркинье** по имени (Иоганнеса) Яна Эвангелиста фон Пуркинье, чешского физиолога, описавшего это явление в 1825 г.

Экспериментальное подтверждение

Эффект Пуркинье

Эффект Пуркинье можно испытать, если воспользоваться рис. 11 на цветной вкладке. Найдите помещение, общую освещенность которого можно уменьшать постепенно. Посмотрите на рис. 11 при нормальном освещении: красная полоса покажется вам более яркой, чем сине-зеленый фон. Продолжая рассматривать рисунок, медленно уменьшайте освещенность. Вы увидите, как цвета постепенно блекнут. Достигнув низкого уровня освещенности, вы увидите, что красная полоса станет темнее окружающего ее сине-зеленого фона. Не исключено, что красная полоса покажется вам черной, а фон — серым. Именно в этой точке произошел переход вашего зрения от фотопического (колбочки) к скотопическому (палочки).

Открытие Пуркинье основано на его собственных наблюдениях над окружающими его предметами. Он заметил, что яркость голубых и красных дорожных знаков в разное время суток разная: днем обе краски одинаково яркие, а на закате голубая кажется более яркой, чем красная. То, что наблюдал Пуркинье, на самом деле было результатом изменения восприятия яркости световых лучей с разной длиной волны, вызванным переходом от фотопического к скотопическому зрению: при слабом освещении, в условиях, когда «работает» палочковое зрение, зрительная система становится более чувствительной к коротковолновому свету, чем к длинноволновому (см. рис. 4.4), вследствие чего при плохом освещении коротковолновый свет кажется *ярче* длинноволнового. Таким образом, за счет того, что при наступлении сумерек начинает «работать» фотопическое зрение, мы вначале воспринимаем длинноволновый «красный» свет как относительно более яркий по сравнению с коротковолновым «зеленым», но по мере наступления темноты и возрастания роли скотопического зрения, изначально красноватые тона начинают казаться более темно-серыми, чем зеленые. При наступлении глубоких сумерек красноватые тона кажутся черными. Поскольку скотопическое зрение — бесцветное и все «цвета» кажутся только разными оттенками серого, при уменьшении освещенности то, что при дневном свете было зеленым, становится серебристо-серым,

а то, что при дневном свете было красным, — серебристо-черным. Следовательно, прав был английский драматург Джон Хейвуд, написавший в 1546 г.: «При погашенных свечах все кошки серые».

Красный свет и темновая адаптация. Длина волны света, используемого для предварительной «обработки» глаз того, чью темновую адаптацию предстоит изучить, имеет определенные практические последствия. Если для этой цели используется свет, характеризующийся определенной длиной волны (650 нм или более, воспринимаемый как красный), после его выключения темновая адаптация наступает быстрее, чем при использовании света с другой длиной волны. Причина заключается в том, что в качестве фоторецепторов палочки относительно нечувствительны к длинноволновому свету, вследствие чего мало влияют на световую адаптацию.

На этом наблюдении основана одна интересная практическая рекомендация. Если человеку предстоит быстрый переход из хорошо освещенного помещения в темное, темновую адаптацию можно начать заранее, еще находясь в освещенном помещении, для чего нужно надеть защитные очки с красными стеклами, пропускающими только длинноволновый свет. В качестве подготовки к ночному зрению предварительная адаптация с помощью длинноволнового (красного) света почти столь же эффективна, как пребывание в темноте.

Красные защитные очки исполняют несколько функций. Как любой подобный фильтр, они уменьшают количество света, попадающего в глаза, в результате чего глаза адаптируются к меньшей освещенности. Однако более важно то, что красные стекла пропускают только длинноволновый красный свет, к которому палочки особенно нечувствительны. Хотя и колбочки тоже относительно нечувствительны к длинноволновому красному свету, при достаточной интенсивности последнего они все же будут функционировать в то самое время, когда еще менее чувствительные палочки претерпевают темновую адаптацию. Иными словами, красный свет стимулирует только колбочки. Следовательно, когда в темноте человек снимает очки, начинают адаптироваться только колбочки и темновая адаптация происходит быстрее (см. верхнюю кривую рис. 4.1).

Пределы базовых зрительных функций

Абсолютный порог

При оптимальных условиях тестирования минимальное количество света, необходимое для того, чтобы вызвать зрительное ощущение — абсолютный порог, — чрезвычайно мало. Классические исследования по экспериментальному определению порога принадлежат Хехту, Шлаеру и Пиренну (Hecht, Shlaer & Pirenne, 1941, 1942). Они описали несколько исключительно интересных способов определения порога при максимальной чувствительности зрения — например, тестирование наиболее чувствительного участка адаптированной к темноте сетчатки светом с такой длиной волны, к которой он наиболее чувствителен. Они выяснили, что абсолютный порог лежит в интервале 5-14 квантов. (В единицах светимости абсолютный порог равен 0,000001 мЛ.) Они также показали, что при оптимальных

условиях для активации одной палочки достаточно одного кванта световой энергии. Хотя эти величины и получены расчетным путем и относятся только к теоретически возможной максимальной чувствительности, они безусловно свидетельствуют о том, что человеческий глаз является поразительно чувствительным детектором света. Действительно, складывается такое впечатление, что предельная возможность порогового зрения определяется физической природой света. А это значит, что если бы глаз был значительно более чувствительным, при определенных условиях свет воспринимался бы не как непрерывное волновое явление, а как дискретная энергия, выделяющаяся квантами — фотонами.

Факторы, влияющие на абсолютный порог

Помимо интенсивности стимула на абсолютный порог зрения оказывают влияние и другие факторы: площадь стимулируемой поверхности сетчатки, продолжительность светового стимула и его волновая длина, а также особенности того участка сетчатки, на который попадает проекция стимула.

Площадь стимулируемого участка сетчатки: закон Рикко. Вероятность обнаружения стимулов, или пороговой реакции относительно небольших зрительных участков в центре сетчатки, может быть увеличена за счет увеличения либо интенсивности стимула, либо площади стимулируемого участка. Известно правило, в соответствии с которым связь между площадью стимулируемого участка и интенсивностью стимула такова: в определенных пределах вероятность обнаружения всех стимулов одинаковой интенсивности, стимулирующих один и тот же участок сетчатки, одинакова. Этот постулат, называемый **законом Рикко**, имеет следующее математическое выражение:

$$AxI=C,$$

где A — площадь участка сетчатки, I — интенсивность стимула, а C — постоянная, равная величине порога. В общем виде закон Рикко гласит: при уменьшении интенсивности стимула постоянство величины порога обеспечивается увеличением площади стимулируемого участка и наоборот. Чтобы стимул можно было обнаружить при уменьшении его интенсивности, нужно увеличить стимулируемую площадь, а если уменьшается площадь, следует увеличить интенсивность. К этому выводу можно прийти и логическим путем, ибо достаточно очевидно, что одинаковые произведения площади и интенсивности соответствуют одинаковым количествам световой энергии.

Что же касается периферии сетчатки, занимающей значительную ее часть, то увеличение стимулирования этой области не отражается на величине порога: для нее порог зависит исключительно от интенсивности, т. е. $I=C$. Таким образом, нет единого закона, применимого для всех участков сетчатки.

Продолжительность стимула: закон Блоха. В определенных пределах со временем наступает и некоторая суммация стимулов. Для сравнительно коротких промежутков времени (около 100 мс или менее) между интенсивностью стимула и временем существует обратная зависимость (при постоянном значении порога). Это значит, что менее интенсивный свет, действующий в течение относительно продолжительного времени, или более интенсивный свет, действующий в течение сравнительно непродолжительного времени, могут оказать одно и то же влияние.

Следовательно, в определенных условиях стимулы, имеющие равные произведения интенсивности и времени, одинаково распознаваемы. Этот постулат известен как **закон Блоха** (иногда его также называют **законом Бунзена—Роско**). Если I — интенсивность, C — величина порога, а T — продолжительность стимулирования, то $IT = C$. Связь между интенсивностью и продолжительностью, описываемая законом Блоха, лучше всего проявляется при стимулировании периферии сетчатки (на которой доминирует нейронная конвергенция палочек). Продолжительность дающего эффект стимулирования — примерно 100 мс. Однако при более продолжительном стимулировании порог определяется исключительно интенсивностью стимула. Разумеется, обратная зависимость между интенсивностью и временем стимулирования ограничена, в противном случае можно было бы использовать стимулы, имеющие ничтожно малую интенсивность, лишь бы время их действия было достаточно продолжительным.

С практической точки зрения связь между продолжительностью и интенсивностью (для относительно короткого периода времени) позволяет нам при разном освещении делать вполне похожие фотографии. Когда освещение плохое, надлежащая экспозиция пленки требует более продолжительной выдержки. Если же освещение хорошее — как бывает днем или при использовании вспышки, время выдержки может быть существенно уменьшено. Важно помнить о том, что время экспозиции пленки определяется освещенностью: при хорошем освещении оно уменьшается, при плохом — увеличивается.

Положение на сетчатке и длина волны. В данном контексте следует напомнить о двух упомянутых выше соображениях. Как показывают представленные на рис. 4.3 кривые спектрального порога, абсолютный порог зависит от того, к какому классу относятся стимулируемые фоторецепторы. Фотопическое зрение, в котором основную роль играет богатая колбочками центральная ямка, имеет значительно более высокий порог (т. е. оно менее чувствительно), чем скотопическое зрение периферической сетчатки, содержащей палочки. В общем, глаз наиболее чувствителен тогда, когда свет попадает на участок сетчатки с максимальной плотностью палочек.

Форма кривых на рис. 4.3 свидетельствуют также и о том, что лучистая энергия, принадлежащая к разным участкам спектра, по-разному влияет на абсолютный порог фотопического и скотопического зрения. Абсолютный порог зависит от длины волны. Как уже отмечалось выше при обсуждении эффекта Пуркина, самый низкий абсолютный порог скотопического зрения соответствует длине волны, равной примерно 500 нм, а самый низкий порог фотопического зрения — длине волны около 550 нм.

Восприятие непрерывности светового потока при прерывистом освещении: КЧМ

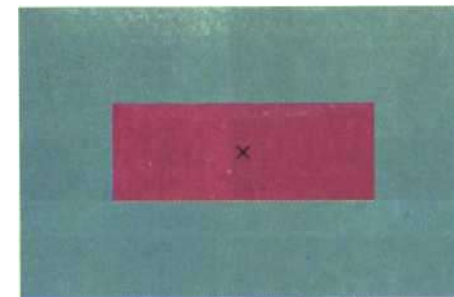
При определенных условиях прерывистый свет может восприниматься как непрерывный. Свет, испускаемый многими такими широко известными источниками света, как, например, люминесцентные лампы, телевизионные экраны, кинопроекторы, воспринимается нами как непрерывный и стабильный, хотя на самом деле это постоянно прерывающийся световой поток. Так, флюоресцентная лампа дает

ритмична, он воспринимается как стабильный и непрерывный. Отчасти это происходит потому, что возникший зрительный образ сохраняется в течение какого-то времени после того, как физический стимул исчезает.

Минимальная частота вспышек источника света, при которой свет перестает восприниматься как видимая последовательность отдельных вспышек и начинает восприниматься как непрерывный поток, называется **критической частотой мельканий (КЧМ)**. (Иногда вместо этого термина используется термин, предназначенный для обозначения функционально эквивалентного явления, — **критическая частота слияния мельканий**.) Иными словами, КЧМ — это граница между восприятием мельканий и их слияний.

В общем виде, чем интенсивнее источник прерывистого, или флукутуирующего, света, тем легче обнаружить «прерывистость» последнего и тем выше должна быть частота мельканий, чтобы они перестали восприниматься. Напротив, эффект слабых вспышек сохраняется дольше, вследствие чего они сливаются при сравнительно невысокой частоте. Способность обнаруживать флукутации увеличивается при увеличении площади мелькающего дисплея и стимулируемого им участка сетчатки. Нередко мы лучше замечаем порядочных размеров источник мелькающего света, если он стимулирует не центральную ямку, а периферию сетчатки. Вероятно, у вас самих была возможность убедиться в этом, когда вы «боковым зрением» (т. е. на самом краю поля зрения) замечали раздражающее «мигание» неисправной лампы дневного света. Когда же вы смотрели прямо на лампу, вы не замечали никаких вспышек.

Как уже отмечалось, чем интенсивнее стимул, тем большая частота необходима для достижения порога, при котором наступает очевидное слияние мельканий. Однако выше определенной частоты слияние перестает зависеть от интенсивности.



Цветная вклейка 11. Одновременный цветовой контраст. В течение примерно 30 с всматривайтесь в прямоугольник. Эффект «свечения» появится и вокруг прямоугольника, и вокруг его фона, поскольку они окрашены в дополнительные цвета.