

## Шиффман Х. Ощущение и восприятие. СПб, 2003. С. 212-229

212 Глава 5. Цветовое зрение

### Теории цветового зрения

Известно немало теорий, пытавшихся объяснить различные явления, связанные с цветовым зрением. Современному состоянию науки более других соответствуют две теории, которые правильнее было бы назвать не «теориями», а «различными уровнями объяснения феномена цветовосприятия»: трехкомпонентная теория цветового зрения и оппонентная теория процессов цветовосприятия.

#### Трехкомпонентная теория цветового зрения (теория Юнга—Гельмгольца)

Свойства спектральных смесей цветов позволяют предположить, что для сетчатки характерны определенные структурные, функциональные и нейронные механизмы. Поскольку все цвета видимого спектра могут быть получены простым смешением в определенном соотношении всего лишь трех цветов с определенными длинами волн, можно предположить, что в сетчатке человеческого глаза присутствуют рецепторы трех соответствующих типов, каждый из которых характеризуется определенной, отличной от других, спектральной чувствительностью.

Основы трехкомпонентной теории цветовосприятия были изложены в 1802 г. английским ученым Томасом Юнгом, известным также участием в расшифровке египетских иероглифов. Дальнейшее развитие эта теория получила в трудах Германа фон Гельмгольца, который высказал предположение о существовании рецепторов трех типов, отличающихся максимальной чувствительностью к синему, зеленому и красному цветам. По мнению Гельмгольца, рецепторы каждого из этих трех типов наиболее чувствительны к определенным длинам волн и соответствующие этим длинам волн цвета воспринимаются глазом как синий, зеленый или красный. Однако избирательность этих рецепторов относительна, ибо все они в той или иной степени способны к восприятию и других компонентов видимого спектра. Иными словами, в известной мере имеет место взаимное перекрывание чувствительностей рецепторов всех трех типов.

Суть **трехкомпонентной теории цветового зрения**, нередко называемой **теорией Юнга—Гельмгольца**, заключается в следующем: для восприятия всех цветов, присущих лучам видимой части спектра, достаточно рецепторов трех типов. В соответствии с этим наши цветоощущения — результат функционирования трехкомпонентной системы, или рецепторов трех типов, каждый из которых вносит в них свой определенный вклад. Заметим, что хотя эта теория в первую очередь связана с именами Юнга и Гельмгольца, не менее существенный вклад в нее внесли ученые, жившие и работавшие до них. Вассерман (Wasserman, 1978) особо подчеркивает роль Исаака Ньютона и физика Джеймса Клерка Максвелла.

**S-, M- и L-колбочки.** Тот факт, что на уровне сетчатки существует трехкомпонентная рецепторная система, имеет неопровержимые психологические доказательства. В сетчатке содержатся колбочки трех видов, каждый из которых обладает максимальной чувствительностью к свету с определенной длиной волны. Подобная избирательность связана с тем, что в этих колбочках содержатся *фотопигменты* трех видов. Маркс и его коллеги изучили абсорбционные свойства фотопигментов, содержащихся в колбочках сетчатки обезьяны и человека, для чего их

Теории цветового зрения 213

выделили из отдельных колбочек и измерили абсорбцию световых лучей с разной длиной волны (Marks, Dobbelle, MacNichol, 1964). Чем активнее пигмент колбочки поглощал свет с определенной длиной волны, тем избирательнее колбочка вела себя по отношению к данной длине волны. Результаты этого исследования, графически представленные на рис. 5.9, показывают, что по характеру поглощения спектральных лучей колбочки делятся на три группы: колбочки одной из них лучше всего поглощают коротковолновый свет с длиной волны примерно 445 нм (они обозначены буквой S, от *short*); колбочки второй группы — средневолновый свет с длиной волны примерно 535 нм (они обозначены буквой M, от *medium*) и, наконец, колбочки третьего типа — длинноволновый свет с длиной волны примерно 570 нм (они обозначены буквой L, от *long*).

Более поздние исследования подтвердили существование трех фоточувствительных пигментов, каждый из которых был обнаружен в колбочках определенного типа. Эти пигменты максимально адсорбировали световые лучи с теми же длинами волн, что и колбочки, результаты изучения которых представлены на рис. 5.9 (Brown & Wald, 1964; Merbs & Nathans, 1992; Schnapf, Kraft & Baylor, 1987).

Однако рассмотрим взаимное перекрывание абсорбционных кривых, представленных на рис. 5.9. Это перекрывание свидетельствует о том, что каждый фотопигмент поглощает относительно широкую часть видимого спектра. Колбочковые фотопигменты, максимально поглощающие средне- и длинноволновый свет (фотопигменты M- и L-колбочек), чувствительны по отношению к большей части видимого спектра, а колбочковый пигмент, чувствительный к коротковолновому свету (пигмент S-колбочек), реагирует меньше чем на половину волн, входящих в спектр. Следствием этого является способность волн разной длины стимулировать более одного вида колбочек. Иными словами, световые лучи с разными длинами волн активируют колбочки разных видов по-разному. Например, из рис. 5.9 следует, что свет с длиной волны 450 нм, попадая на сетчатку, оказывает сильное влияние

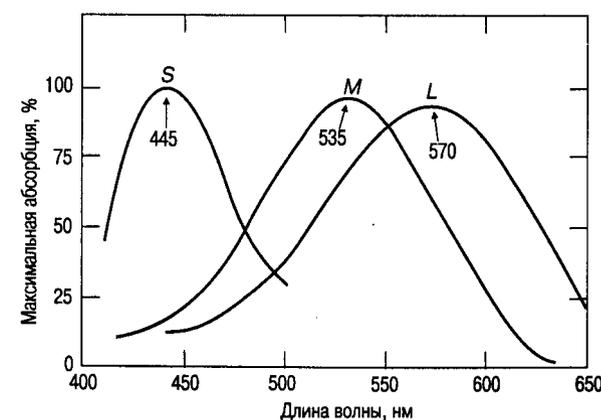


Рис. 5.9. Абсорбционные кривые

Обратите внимание на то, что колбочки всех трех типов поглощают световые лучи с длинами волн, лежащими в весьма широком диапазоне, и что их абсорбционные кривые накладываются друг на друга. Иными словами, многие длины волн активируют колбочки разных видов

на колбочки, способные абсорбировать коротковолновый свет, и значительно меньшее — на колбочки, селективно абсорбирующие средне- и длинноволновый свет (вызывая ощущение синего цвета), а свет с длиной волны, равной 560 нм, активирует только колбочки, избирательно абсорбирующие средне- и длинноволновый свет, и вызывает ощущение зеленовато-желтого цвета. На рисунке это не показано, но белый луч, спроецированный на сетчатку, одинаково стимулирует колбочки всех трех типов, в результате чего возникает ощущение белого цвета. Связав все цветоощущения с активностью всего лишь трех не зависящих друг от друга типов колбочек, мы тем самым должны будем признать, что зрительная система основана на том же трехкомпонентном принципе, что и описанное в разделе, посвященном аддитивному смешению цветов, цветное телевидение, но в «обратном» варианте: вместо того, чтобы предьявлять цвета, она их *анализирует*.

Дальнейшее подтверждение существования трех различных фотопигментов получено из исследований Раштона, использовавшего другой подход (Rushton, 1962; Baker & Rushton, 1965). Он доказал существование зеленого фотопигмента, названного им *chlorolabe* (что в переводе с греческого означает «ловец зеленого»), красного фотопигмента, названного им *erythrolabe* («ловец красного»), и высказал предположение о возможности существования третьего — синего — фотопигмента *cyanolabe* («ловец синего»), (Обратите внимание на то, что в сетчатке человека есть только три колбочковых фотопигмента, чувствительных к трем разным интервалам длин волн. Многие птицы имеют фотопигменты четырех или пяти видов, что, без сомнения, и объясняет исключительно высокий уровень развития их цветового зрения. Некоторые птицы способны даже видеть коротковолновый ультрафиолетовый свет, недоступный человеку. См., например, Chen et al., 1984.

Три разных вида колбочек, для каждого из которых характерен свой определенный фотопигмент, отличаются друг от друга и по количеству, и по местоположению в центральной ямке. Колбочек, содержащих синий пигмент и чувствительных к коротковолновому свету, значительно меньше, чем колбочек, чувствительных к средним и длинным волнам: от 5 до 10% всех колбочек, общее количество которых равно 6–8 миллионам (Dacey et al., 1996; Roorda & Williams, 1999). Около двух третей остальных колбочек чувствительны к длинноволновому свету и одна треть — к средневолновому; короче говоря, складывается такое впечатление, что колбочек с пигментом, чувствительным к длинноволновому свету, в два раза больше, чем колбочек, содержащих пигмент, чувствительный к волнам средней длины (Cicerone & Nerger, 1989; Nerger & Cicerone, 1992). Помимо того что в центральной ямке содержится неравное количество колбочек с разной чувствительностью, они еще и распределены в ней неравномерно. Колбочки, содержащие фотопигменты, чувствительные к средне- и длинноволновому свету, сконцентрированы в середине центральной ямки, а колбочки, чувствительные к коротковолновому свету, — на ее периферии, и в центре их очень мало.

Резюмируя все изложенное выше, можно сказать, что колбочки трех типов избирательно чувствительны к определенной части видимого спектра — свету с определенной длиной волны — и что для каждого типа характерен свой абсорбционный пик, т. е. максимально поглощаемая длина волны. Благодаря тому что фотопигменты колбочек этих трех типов избирательно абсорбируют короткие,

средние и длинные волны, сами колбочки нередко называются S-, M- и L-колбочками соответственно.

Упомянутые выше и другие многочисленные исследования наряду со многими результатами изучения смешения цветов подтверждают правильность трехкомпонентной теории цветовосприятия, по крайней мере в том, что касается процессов, происходящих на уровне сетчатки. Кроме того, трехкомпонентная теория цветового зрения позволяет нам понять те явления, о которых было рассказано в разделе, посвященном смешению цветов: например, то, что монохроматический луч с длиной волны, равной 580 нм, вызывает то же самое цветоощущение, что и смесь средневолнового зеленого и длинноволнового красного лучей, т. е. и луч, и смесь воспринимаются нами как желтый цвет (аналогичная картина характерна и для экрана цветного телевизора). M- и L-колбочки воспринимают смесь средне- и длинноволнового света так же, как они воспринимают свет с длиной волны 580 нм, вследствие чего эта смесь и оказывает на зрительную систему *аналогичное влияние*. В этом смысле и монохроматический желтый луч, и смесь средневолнового зеленого и длинноволнового красного лучей одинаково желтые, ни тот, ни другая не могут быть названы «более желтыми». Они одинаково воздействуют на рецептивные пигменты колбочек.

Трехкомпонентная теория цветовосприятия объясняет также и такое явление, как комплементарные последовательные образы. Если принять, что существуют S-, M- и L-колбочки (назовем их для простоты соответственно синими, зелеными и красными), то становится понятно, что при непродолжительном пристальном рассматривании синего квадрата, изображенного на цветной вклейке 10, происходит избирательная адаптация синих колбочек (их пигмент «истощается»). Когда после этого на центральную ямку проецируется изображение хроматически нейтральной белой или серой поверхности, активными оказываются только неистощенные пигменты зеленых и красных колбочек, которые и вызывают дополнительный последовательный образ. Короче говоря, аддитивная «смесь» L- и M-колбочек (красных и зеленых) воздействует на зрительную систему таким образом, что вызывает ощущение комплементарного синему желтого цвета. Аналогичным образом пристальное всматривание в желтую поверхность вызывает адаптацию колбочек, «ответственных» за ощущение желтого цвета, а именно красных и зеленых, при этом активными неадаптировавшимися остаются синие колбочки, которые и вызывают соответствующий, т. е. синий, комплементарный последовательный образ. Наконец, на основе трехкомпонентной теории цветовосприятия можно объяснить и то, почему при одинаковой стимуляции всех фотопигментов мы видим белый цвет.

### Оппонентная теория процессов цветовосприятия

Второй важнейшей теорией цветового зрения является **оппонентная теория процессов восприятия цвета**, создателем которой является немецкий физиолог Эвальд Геринг (Hering, 1920/1964). Как и авторы трехкомпонентной теории, Геринг Исходил из существования трех независимых механизмов, однако считал, что в основе каждого из них лежит пара *оппонентных* процессов (или нейрофизиологических систем) цветоразличения: сине-желтый, зелено-красный и черно-белый. Каждый процесс способен вызвать сенсорные ощущения двух типов, являющиеся

антагонистами друг друга. Иными словами, механизм цветовосприятия таков, что каждая пара способна вызвать только одно из двух возможных ощущений, т. е. человек видит красный *или* зеленый цвет, желтый *или* синий, а не зеленый *и* красный и не желтый *и* синий.

Теория оппонентных процессов, так же как и трехкомпонентная теория цветоощущения, находит свое подтверждение в наблюдениях над комплементарными последовательными образами. Если один из компонентов рецепторной пары подвергается длительному стимулированию, вызывающему, как считается, его «усталость», а затем взгляд переводится на ахроматическую, или бесцветную, поверхность, возникает комплементарный последовательный образ (что может быть продемонстрировано с помощью цветной наклейки 7). При одинаковом стимулировании обоих компонентов рецепторной пары они аннулируют действие друг друга (этот процесс аналогичен тому, который происходит при смешении комплементарных цветов, например синего **и** желтого) и возникает ощущение серого или белого цвета.

Более современный подход к идее оппонентных процессов, обеспечивающих цветовосприятие, изложен в работах Гурвича и Джеймсона (Hurvich & Jameson, 1955, 1957, 1974). Разделяя идеи трехкомпонентной теории цветовосприятия, они исходили из того, что в сетчатке существуют рецепторы (колбочки) трех типов и что каждому из них соответствует свой пигмент, чувствительной к свету с определенной длиной волны. Однако они пошли дальше Геринга, предположив, что эти рецепторы связаны с тремя парами нейронных оппонентных процессов, протекающих на более высоких уровнях зрительной системы. Как и Геринг, они исходили из существования *сине-желтого*, *красно-зеленого* и *черно-белого* процессов, полагая, что функция последнего скорее заключается в передаче ощущения от интенсивности света, а не цветового тона. В каждой паре нейронных процессов один психологический эффект противоположен другому (т. е. синий антагонистичен желтому, а зеленый — красному). Например, красно-зеленый оппонентный процесс протекает так, что реакции на зеленый и красный свет — диаметрально противоположны.

Следовательно, в соответствии с представлениями Гурвича и Джеймсона, информация о длине волны сначала обрабатывается в сетчатке рецепторами трех разных типов — колбочками, после чего поступает на более высокий уровень зрительной системы, где и протекают три оппонентных процесса. Важно отметить, что, по Гурвичу и Джеймсону, кодирование цвета представляет собой *двухстадийный процесс* — антагонистические, или оппонентные, свойства являются результатом стимуляции трихроматических рецепторов.

**Количественная оценка оппонентного процесса.** Основываясь на представлениях теории оппонентных процессов, можно измерить количественно цветоощущение, вызываемое любой длиной волны. Будучи антагонистами, участники оппонентного процесса аннулируют цветоощущения, вызываемые каждым из них, так же, как это делают комплементарные цвета. Следовательно, зная количество оппонента, необходимое для устранения цветоощущения, можно определить и величину самого этого цветоощущения. Этот метод называется **методом нуля**, или **методом отмены цвета**. Например, сила ощущения синего цвета определяется по

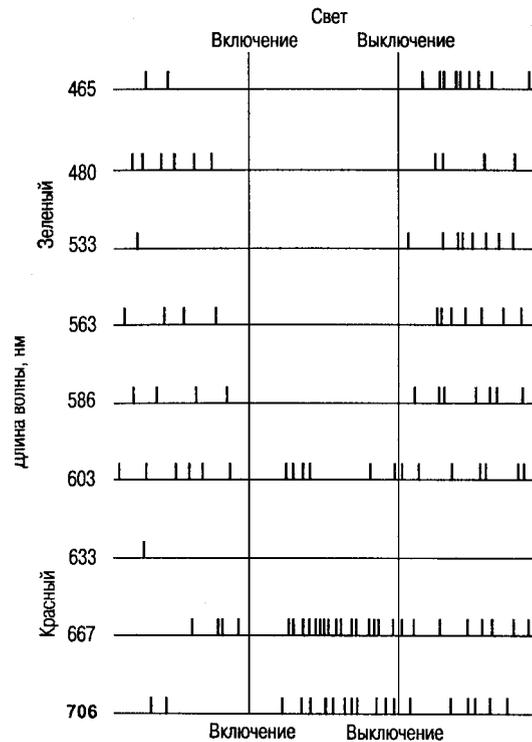
тому количеству желтого цвета, которое необходимо для его *нейтрализации*, или *отмены*. Аналогично и сила ощущения желтого цвета оценивается по тому количеству синего, которое способно нейтрализовать, или отменить (устранить), его. То же самое можно сказать и про ощущения, вызываемые красным и зеленым цветами. Метод нуля, будучи непосредственным методом измерения активности оппонентного процесса, позволяет оценивать цветоощущения, получаемые от всех длин волн видимой части спектра.

**Физиологические основы оппонентных процессов.** Есть немало нейрофизиологических доказательств того, что оппонентные процессы протекают на более высоком уровне зрительной системы, чем сетчатка. В главе 3 мы уже отмечали, что информация о цвете обрабатывается ганглиозными клетками сетчатки, Р-клетками, от которых зависит острота зрения. Кроме того, светочувствительные клетки входят также и в состав парвоцеллюлярного слоя, связывающего латеральное коллатеральное ядро (ЛКТ) с корой головного мозга. Изучение нейронной активности ганглиозных клеток сетчатки и ЛКТ показало, что при стимуляции центральной ямки сетчатки волнами одной длины скорость возникновения в них потенциала действия возрастает (сравнительно с обычным, спонтанным уровнем шума), а при стимуляции волнами другой длины — уменьшается. Иными словами, ганглиозные клетки демонстрируют цвето-оппонентные свойства.

Рассмотрим некоторые доказательства в пользу теории оппонентных процессов, полученные в опытах на животных. Установлено, что ганглиозные клетки золотой рыбки при стимуляции белым светом дают реакцию «включения-выключения» (on-off-реакцию) (Wagner, MacNichol & Wolbarsht, 1960; Daw, 1967; Svaetichin, 1956). Однако при использовании монохроматического света оказалось, что одна и та же клетка по-разному реагирует на разные длины волн — одни ее возбуждают, другие — тормозят. Следовательно, характер реакции конкретной клетки зависит от длины волны.

Де Валуа, Абрамов и Якобе вводили микроэлектроды в разные клетки ЛКТ макаки (цветовое зрение этих обезьян аналогично цветовому зрению человека) и регистрировали нейронную реакцию в ответ на стимуляцию волнами разной длины (DeValois, Abramov & Jacobs, 1966; DeValois & Jacobs, 1984). В одних клетках скорость возникновения потенциала действия либо увеличивалась, либо уменьшалась под влиянием волн любой длины. Однако были и клетки оппонентного типа, результирующая скорость возникновения потенциалов действия в которых изменялась в зависимости от длины волны стимулирующего света. Такие клетки активировались одними длинами волн и тормозились другими, и, как правило, скорость возникновения потенциалов действия в них зависела от длины волны стимулирующего сетчатку света. На рис. 5.10 представлены результаты изучения одной такой клетки.

При стимуляции клетки красным светом (длина волны 633 нм) скорость возникновения потенциалов действия очень высока и сохраняется на этом уровне в течение всего периода стимуляции, однако при выключении света она несколько уменьшается. В отличие от стимуляции длинноволновым красным светом стимуляция коротко- и средневолновым светом, воспринимаемым как синий или зеле-



**Рис. 5.10.** Ответная реакция клетки ЛКТ обезьяны, зарегистрированная с помощью введенного в клетку микроэлектрода. (Скорость возникновения потенциалов действия до начала стимуляции, т. е. до включения света — естественный, спонтанный уровень шума)

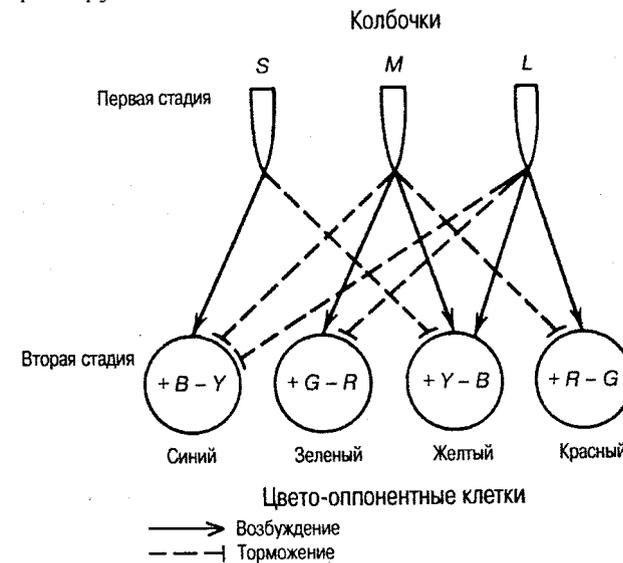
ный, тормозит возникновение потенциалов действия, но после выключения света клетка начинает проявлять повышенную активность. Клетки подобного типа, активируемые длинноволновым красным и ингибируемые средневолновым зеленым светом, называются + R -G-опponentными клетками<sup>1</sup>. Оппонентность реакции клетки на красный и зеленый свет является сущностью процесса, постулированного Герингом. В результате исследований, проведенных в более позднее время, были обнаружены клетки различных типов, обладающие антагонистическими, или опponentными, свойствами. С помощью методов функциональной магнито-резонансной томографии (ФМРТ) было доказано существование в мозгу клеток, опponentно реагирующих на стимуляцию красным и зеленым, а также желтым и синим светом. Они активируются длинами волн, соответствующими одному концу видимого спектра (например, красным светом), и тормозятся длинами волн, соответствующими противоположному концу видимого спектра (например, зеленым светом), кодируя таким образом информацию о цвете (Engel et al., 1997). Открытие цветоопponentных клеток легло в основу теории двухстадийного процесса, согласно которой информация о цвете вначале обрабатывается рецепторами сетчатки трех типов в соответствии с трактовкой трехкомпонентной теории цветовосприятия

(1 стадия), а затем, на более высоких уровнях зрительной системы, — цветоопponentными клетками (2 стадия) (Cottaris & DeValois, 1998; Shapley, 1998; Shinomori et al., 1999). Графически суть этой двухстадийной теории представлена на рис. 5.11.

Представленные выше данные позволяют сделать вывод о том, что в восприятии цвета участвуют как трехкомпонентные рецепторы, так и цветоопponentные клетки. Трехкомпонентный механизм объясняет обработку информации о цвете рецепторами сетчатки (колбочками), а теория опponentных процессов — роль, которую играют в цветовосприятии специфические клетки других, более высоких уровней зрительной системы. В следующем подразделе будут рассмотрены опponentные процессы, происходящие в нейронах зрительной коры головного мозга.

**Обработка информации о цвете в головном мозге: «кляксы» (blobs).** В зрительной коре головного мозга также были найдены цветоопponentные нейроны, однако они организованы сложнее, нежели ганглиозные клетки сетчатки или ЛКТ. В слоях, лежащих над первичной зрительной, или стриарной, корой, Ливингстоун и Хьюбл обнаружили темные участки, каждый величиной примерно 0,2 мм, похожие на регулярную мозаику или образованные точками узора, которые они назвали «кляксы» (Livingstone & Hubel, 1984; Hubel & Livingstone, 1983; Livingstone, 1987).

«Кляксы» образованы нейронами, которые не участвуют в обработке информации о местоположении, форме или движении объектов, а реагируют исключи-



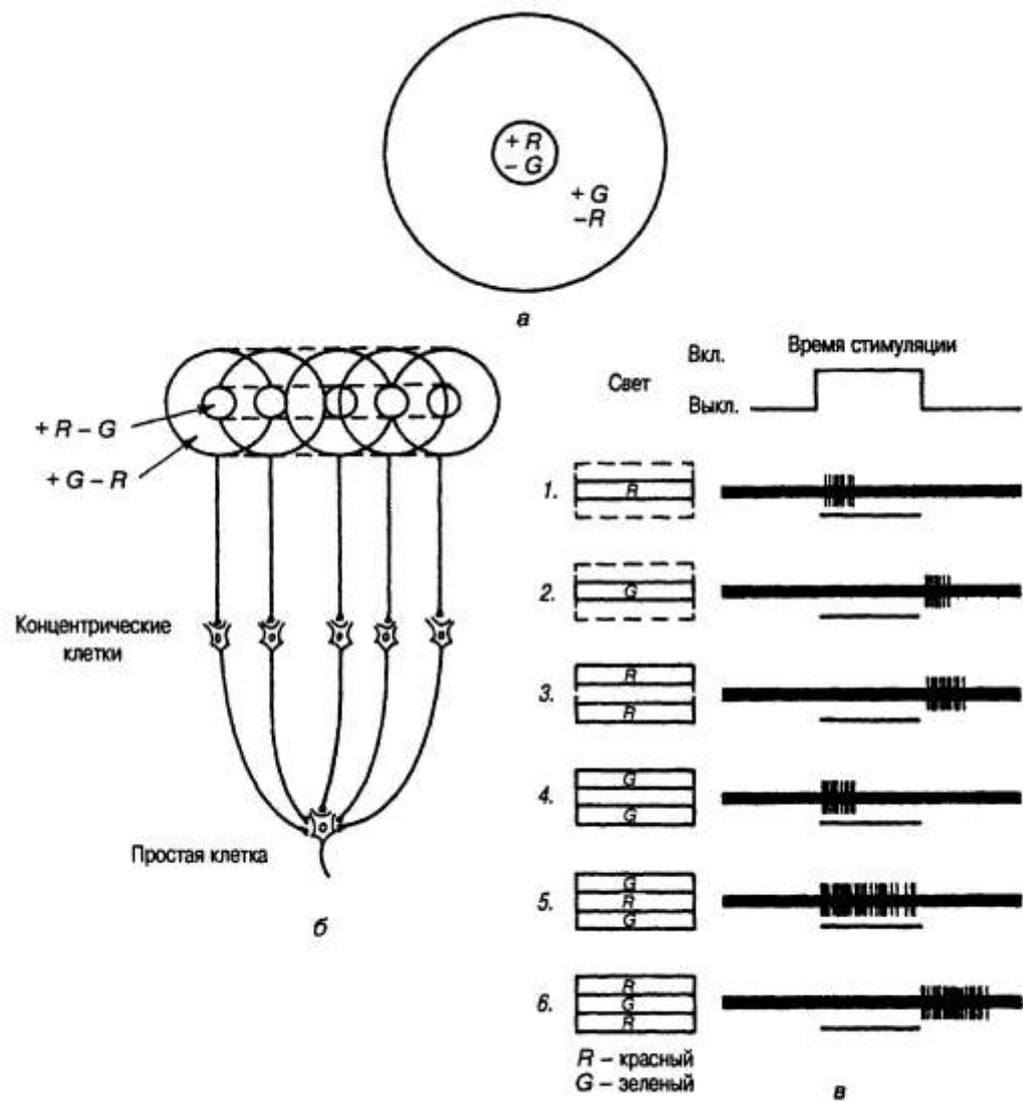
**Рис. 5.11.** Схематическое изображение двухстадийной теории цветовосприятия. Колбочки трех типов, максимально чувствительные к коротко-, средне- и длинноволновому свету -S-, M- и L-колбочки - поставляют информацию цветоопponentным клеткам, участвующим во второй стадии. Так, + B -Y-опponentная клетка возбуждается S-колбочками и тормозится как M-, так и L-колбочками. (Вспомните, что ощущение желтого цвета связано с активностью M- и L-колбочек.) Напротив, + Y - B-клетка возбуждается M- и L-колбочками и тормозится S-колбочками. Аналогичным образом объясняется и активация + G-R- и + R- G-клеток

<sup>1</sup> Здесь и далее в названиях опponentных клеток использованы первые буквы английских слов, обозначающих «красный», «зеленый», «синий» и «желтый». — Примеч. пер.

тельно на их цвет. Более того, активность нейронов этих участков, кодирующих информацию о цвете, существенно отличается от активности цветоопponentных клеток, описанных выше. До сих пор мы говорили о простом опponentном процессе, в котором один цвет клетку возбуждает, а другой — тормозит. Что же касается цветоопponentных клеток зрительной коры, то многие из них имеют **дважды опponentные рецептивные поля** (Michael, 1978a, 1978b). Рецептивные поля таких клеток представляют собой концентрические окружности, причем оба поля обладают диаметрально противоположными опponentными свойствами, т. е. они реагируют на дополнительные цвета таким образом, что если центральное поле возбуждается под действием какого-либо цвета, то периферическое при этом тормозится; комплементарный же цвет оказывает на них противоположное действие. Структура и функционирование клетки зрительной коры, имеющей дважды опponentные рецептивные поля, из которых центральное активируется красным светом и тормозится зеленым, а периферическое является его антагонистом, схематически представлены на рис. 5.12, а.

На рис. 5.12, б и в схематически представлено предполагаемое линейное строение рецептивных полей дважды опponentных нейронов зрительной коры, соответствующее их реакции на хроматические полосы и прямоугольники. Представлены дважды опponentные клетки одной (единичной, изолированной) опponentной системы (центральное рецептивное поле является полем  $+R-L$ ), имеющие опponentное периферическое рецептивное поле ( $+G-L$ ). Из концентрических клеток информация о цвете поступает в простую клетку коры головного мозга. Рисунок 5.12, в иллюстрирует реакцию на стимулирование хроматическими лучами. Очевидно, что из всех рассмотренных вариантов стимуляции наибольшую нейронную активность вызывает тот, при котором красный луч воздействует на центральное рецептивное поле, а два зеленых луча — на периферическое (прямоугольник 5 на рис. 5.12, в). Красный луч стимулирует  $+R-G$ -центральное, а обрамляющие его зеленые лучи —  $+G-R$ -периферическое рецептивное поле. Возбуждение от красного луча, направленного в центр, накладывается на возбуждение, вызываемое зелеными лучами, попадающими на периферию, в результате чего в каждой клетке потенциалы действия возникают с максимально возможной скоростью. Есть основания предполагать, что дважды опponentный процесс играет определенную роль и в таком явлении, как одновременный контраст (цветная вклейка 11). Активность клеток с дважды опponentными рецептивными полями согласуется с той повышенной яркостью или сверхнасыщенностью тона, которые наблюдаются при фиксации взгляда на границе двух поверхностей, окрашенных в комплементарные цвета (например, на границе красного и зеленого прямоугольников, когда первый наложен на второй).

Механизм цветовосприятия до конца не ясен, однако можно сказать, что информация, поступающая от окрашенных раздражителей, обрабатывается и передается по зрительной системе цветокодирующими клетками опponentного типа. Мы располагаем неопровержимыми доказательствами того, что на первой стадии цветовосприятия информация о цвете обрабатывается в сетчатке колбочками, содержащими фоточувствительные пигменты трех типов, и что за этой стадией следуют опponentные процессы, которые начинаются в ганглиозных клетках сетчатки (Р-клетки) и продолжаются сначала в парвоцеллюлярном слое ЛКТ, а затем и в самой



**Рис. 5.12.** Клетки зрительной коры головного мозга с дважды оппонентными концентрически расположенными цветокодирующими рецептивными полями

а - дважды оппонентное рецептивное поле клетки зрительной коры, обрабатывающей информацию о цвете. Центральное рецептивное поле активируется красным и тормозится зеленым светом, периферическое рецептивное поле активируется зеленым и тормозится красным цветом, б- предполагаемое линейное строение дважды оппонентных рецептивных полей, объясняющее реакцию клетки на световые полосы и прямоугольники, в - осциллограмма нейронной активности простой клетки зрительной коры, стимулируемой световыми лучами (красный - 20 нм и зеленый - 500 нм): 1) красный луч, падающий на центральную полосу, активирует клетку. 2) Зеленый луч, падающий на центральную полосу, вызывает торможение клетки. 3) Два красных луча, падающих на оппонентные поля, вызывают торможение. 4) Два зеленых луча, падающих на оппонентные поля, вызывают возбуждение. 5) Красный луч, падающий на центральную полосу и окруженный двумя зелеными лучами, вызывает сильное возбуждение, которое сохраняется и после прекращения стимуляции. 6) Зеленый луч, падающий на центральную полосу и окруженный двумя красными лучами, вызывает сильное торможение. (Источник: Michael, 1978b, Gouras, 1981)

зрительной коре («кляксе»). Иными словами, за обработкой «трехцветной» информации следует ее «двухцветное» кодирование оппонентными процессами в нейронные сигналы, которые затем поступают на более высокие уровни зрительной системы.

## Аномалии цветового зрения

Большинство людей имеют нормальное цветовое зрение, но некоторым свойственны определенные аномалии. Для составления аддитивных смесей, соответствующих спектральным цветам, людям с дефектами цветового зрения требуются иные количества основных цветов, чем тем, кто имеет нормальное цветовое зрение.

За исключением дефектов цветового зрения, являющихся следствием патологических изменений в организме (о них будет сказано ниже), все остальные дефекты цветового зрения — наследственные. Расшифрован генетический код трех фоточувствительных пигментов, содержащихся в колбочках сетчатки и обеспечивающих цветовосприятие (Nathans, Thomas & Hogness, 1986; Botstein, 1986; Hunt et al., 1995). В каждой колбочке содержится один пигмент, и каждый пигмент имеет свой собственный ген. Более того, красный и зеленый гены почти идентичны и расположены в X-хромосоме, как критической хромосоме, определяющей пол. Именно поэтому дефекты восприятия красного и зеленого цветов обычно передаются по наследству, причем исключительно по мужской линии: аномалии цветового зрения генетического происхождения свойственны 5-8 % мужского и 0,5 % женского населения. (Интересно отметить, что одним из первых в конце XVIII в. передающийся по наследству дефект цветового зрения описал Джон Дальтон, английский химик, создатель химического атомизма. Это произошло после того, как ученый совершенно случайно обнаружил, что сам страдает им: будучи законопослушным квакером, он совершил непростительную ошибку, надев вместо черной академической мантии малиновую. С тех пор цветовая слепота стала называться дальтонизмом.)

Таблица 5.3

Аномалии цветового зрения

Классификация	Распространенность, %	
	мужчины	женщины
<i>Аномальный трихроматизм</i>		
Протоаномалия (недостаток пигмента L-колбочек)	1,3	0,02
Дейтераномалия (недостаток пигмента M-колбочек)	5,0	0,35
<i>Дихроматизм</i>		
Протанопия (отсутствие пигмента L-колбочек)	1,3	0,02
Дейтеранопия (отсутствие пигмента M-колбочек)	1,2	0,01
Тританопия (отсутствие пигмента S-колбочек)	0,001	0,003
<i>Монохроматизм</i> (отсутствие пигментов всех трех типов)	0,00001 для мужчин и женщин	

Источник: Gouras, 1981.

Известны три типа дефектов цветового зрения: *аномальный трихроматизм*, *дихроматизм* и *монохроматизм*. Обобщенные данные о разных дефектах цветового зрения и об их распространенности представлены в табл. 5.3.

### Аномальный трихроматизм

Нормальное цветовое зрение — трехкомпонентно, т. е. человеку с нормальным цветовым зрением для воспроизведения всех цветовых тонов спектра нужны три основных цвета. Лицам с **аномальным трихроматизмом** для той же самой цели требуются другие количества основных цветов. Как правило, аномальный трихроматизм проявляется в форме **протаномалии** и **дейтераномалии**. У протаномала — человека, страдающего протаномалией, — дефицит пигмента L-колбочек, вследствие чего он недостаточно чувствителен к красноватым тонам, свойственным длинноволновому свету. У дейтераномалов понижена чувствительность к зеленоватым тонам, характерным для средневолнового света, что является результатом недостатка пигмента M-колбочек.

Выявить аномальный трихроматизм можно с помощью теста на аддитивное смешение цветов. Вспомните, что аддитивная смесь красного и зеленого имеет такой же цвет, что и монохроматический желтый свет. Именно на этом и основано действие **аномалоскопа** — прибора для обнаружения такого дефекта, как аномальный трихроматизм. Аномалоскоп представляет собой специальное приспособление для смешения цветов (своего рода миксер), с помощью которого можно измерить количество монохроматического красного света, смешиваемого с монохроматическим зеленым светом для получения цвета, соответствующего цвету монохроматического желтого. Протаномалу требуется больше красного, чем человеку с нормальным цветовосприятием, а дейтераномалу — больше зеленого.

### Дихроматизм

Людям, страдающим **дихроматизмом**, для воспроизведения всех цветовых тонов нужны всего два цвета, а не три, как требуется людям с нормальным цветовым зрением. Разновидностями дихроматизма являются *дейтеранопия* и *протанопия*, проявляющиеся в резком снижении чувствительности к зеленому и красному цветам соответственно. У **дейтеранопов** отмечается недостаток пигмента M-колбочек, а у **протанопов** — недостаток пигмента L-колбочек. Вследствие этого люди, страдающие **дейтеранопией**, относительно нечувствительны к средним длинам волн зеленой части спектра, а страдающие **протанопией** — нечувствительны к длинноволновому свету. Иными словами, чтобы протаноп различил красный цвет, интенсивность последнего должна быть значительно выше обычной (цветные наклейки 12 и 13).

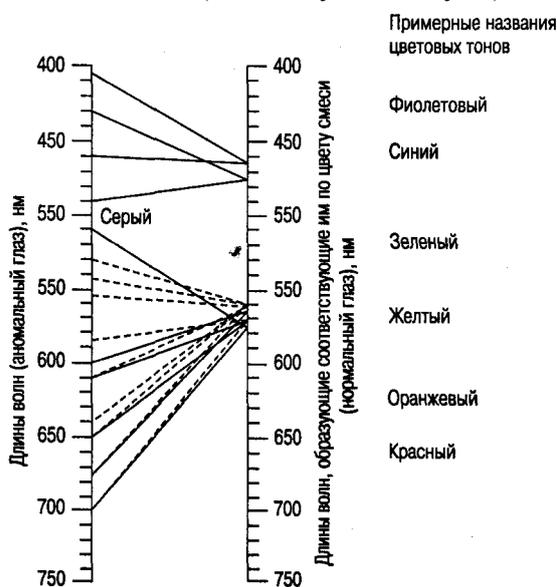
Однако и дейтеранопы, и протанопы воспринимают коротковолновую часть спектра как синий цвет и длинноволновую — как желтый. Более того, и те и другие путают красный и зеленый, а при достаточной интенсивности эти цвета воспринимаются ими как ненасыщенный желтый (Graham & Hsia, 1954, 1958; Hsia & Graham, 1965).

Хотя невозможно ответить на вопрос, как цвета, воспринимаемые дихроматом, соотносятся с цветами, воспринимаемыми человеком с нормальным цветовым зре-

нием, некоторая информация об этом была получена из необычных клинических исследований. В (Graham & Hsia, 1958) сообщается о женщине, которую нельзя было назвать цветослепой в обычном смысле этого слова, поскольку левый глаз у нее был дейтеранопический, а правый — нормальный. Однако при использовании процедуры смешения цветов, в которой разные цвета предъявлялись каждому глазу отдельно, оказалось возможным оценить цветовое зрение аномального левого глаза. Опыты проводились следующим образом. Для каждого цвета, предъявленного ее левому глазу, женщина с помощью своего здорового глаза подбирала смеси таким образом, чтобы их цвета соответствовали цветам, воспринимаемым ее аномальным глазом. Результаты этих опытов представлены на рис. 5.13.

Как следует из данных, полученных с помощью нормального глаза пациентки, ее аномальный глаз воспринимал все цвета видимой части спектра от зеленого до красного (от 502 до 700 нм) одинаково — как один-единственный оттенок желтого цвета, а все цвета от фиолетового до зеленого (от 410 до 490 нм) — как один оттенок синего (470 нм). Свет с длиной волны примерно 500 нм, окрашенный в зеленый цвет, воспринимался аномальным глазом пациентки как нейтральный серый цвет.

Редкая третья форма дихроматизма, называемая **тританопией**, является результатом отсутствия пигмента 5-колбочек. Тританопы плохо различают синий и желтый цвета, они видят лишь красный и зеленый и путают желтые, серые и синие оттенки. Кроме того, свет с длиной волны примерно 570 нм, воспринимаемый людьми с нормальным цветовым зрением как желтый, тританопами воспринимается как нейтрально серый. Более длинные волны воспринимаются ими как красноватые, а более короткие — как зеленоватые (см. цветную вклейку 13).



**Рис. 5.13.** Результаты опытов по подбору цветов, проведенных с испытуемым, один глаз которого — дейтеранопический. Длинам волн, видимым аномальным глазом (левая сторона), по цвету соответствуют длины волн, видимые нормальным глазом (правая сторона). Приблизительные названия цветов, использованные при выполнении задания по подбору цветов, указаны в правой колонке.

## Монохроматизм

Монохроматизм — чрезвычайно редкий дефект цветового зрения. Для воспроизведения всех цветовых тонов спектра монохроматам нужен всего лишь один основной цвет. Страдающие этой аномалией люди вполне могут быть названы «цвето-слепыми». Как правило, они вообще не видят никаких цветов, а нередко имеют и другие дефекты зрения. Не исключено, что причиной монохроматизма являются аномалии качественного и количественного состава колбочек в сетчатке. Несмотря на то что монохроматизм тоже считается наследственным дефектом, среди монохроматов женщин примерно столько же, сколько и мужчин.

## Анатомические основы аномального цветового зрения

Дефекты цветового зрения помогают нам лучше понять механизм цветовосприятия. Как уже отмечалось выше, объяснение причин конкретных аномалий цветового зрения основано на трехкомпонентной теории, согласно которой в сетчатке находятся колбочки трех типов, содержащие различные фотопигменты, и дефекты зрения связаны с

дефицитом или отсутствием одного (или более) фотопигментов. Следовательно, анатомически дейтеранопы, протанопы и тританопы отличаются друг от друга количеством колбочек, содержащих синих, зеленый или красный пигменты, т. е. *M*-, *L*- и *S*-колбочек соответственно. У всех лиц с аномальным цветовым зрением, за исключением монохроматов, острота зрения соответствует норме, а это значит, что и общее количество колбочек в сетчатке, и прочие функции последних, не связанные с цветовосприятием, тоже соответствуют норме. Однако содержание фотопигментов в колбочках или чувствительность колбочек к определенным длинам волн видимого спектра — ниже нормы (Frome, Pianta-nida & Kelly, 1982; Hunt et al., 1995).

Итак, в соответствии с тем, как трехкомпонентная теория цветовосприятия трактует процессы, происходящие на уровне рецепторов, причиной того или иного дефекта цветового зрения является относительная нехватка определенного колбочкового пигмента. Кроме того, в соответствии с представлениями об оппонентных процессах, происходящих на более высоком, нежели сетчатка, уровне зрительной системы, люди, не различающие красного цвета, как правило, не видят и зеленого, аналогично этому не воспринимающие синего цвета не отличают и желтого.

Многие люди, имеющие дефекты цветового зрения, особенно те из них, у кого эти дефекты выражены несильно, до определенного момента не осознают этого. Поскольку на глаз редко воздействует монохроматический свет (т.е. свет с определенной длиной волны), колбочки сетчатки человека с аномальным цветовосприятием могут оказаться чувствительными к некоторым длинам волн, отражающимся от поверхностей. Как было сказано выше при описании субтрактивных смесей цветов, и синяя, и желтая краска отражает небольшое количество зеленых лучей, так что тританоп, не видящий ни синего, ни желтого цвета, может воспринимать некий остаточный зеленый цвет. Аналогично и многие красные поверхности отражают какое-то количество желтых лучей, а многие зеленые — синих. Именно поэтому благодаря волновому составу отраженного света некоторые дихроматы воспринимают и различают знакомые световые сигналы определенных цветов, например красный и зеленый сигналы светофоров: красный отражает немного желтых лучей, а зеленый — немного синих.

При отсутствии способности к цветоразличению у дихроматов сохраняется способность к различению интенсивности света как такового. Дихроматы ориентируются в цветах, основываясь на разнице в их интенсивности. Следовательно, дихромат, не различающий красного и зеленого цветов, может понять, какой сигнал светофора горит в данный момент не только потому, что зеленый отражает немного синего света, а красный — немного желтого, но и потому, что эти сигналы отличаются друг от друга по яркости.

И последнее. Помимо аномалий цветового зрения, передаваемых по наследству, известны и *благоприобретенные дефекты*, являющиеся следствием патологических изменений глаза, зрительного нерва, или самого мозга, вызванных такими заболеваниями, как диабет и глаукома или травмой. Пример аномалии цветовосприятия, являющейся следствием патологических изменений мозга, будет рассмотрен ниже.

### Кортикальная цветовая слепота

Как отмечалось выше, в зрительной коре головного мозга есть особые зоны, нейроны которых «специализируются» на обработке информации о цвете. Повреждение этих зон в результате воздействия токсичных препаратов, травмы, инсульта, анемии или болезни печени, рассеянного склероза или образования опухоли способно существенно ухудшить цветовосприятие. Несмотря на то что подобные ситуации редки, заслуживают упоминания немногие описанные клинические случаи полной **кортикальной цветослепоты** (ее также называют **церебральной ахроматопсией**, что в переводе с греческого означает «недостаточное цветовое зрение», или *дисхроматопсией*). Самый удивительный пример ахроматопсии — 65-летний известный художник-абстракционист с нормальным зрением, получивший в результате автомобильной аварии сотрясение мозга и, судя по всему, травму зрительной, или экстрастриарной, коры (зоны V4) (Sacks & Wasserman, 1987; Sacks, 1995). Sacks & Wasserman, 1987; Sacks, 1995). То, что он полностью лишился цветового зрения, художник понял сразу же после аварии. Красные и зеленые тона воспринимались им как черные, а синие и желтые — практически как белые. Кроме того, видимые предметы и поверхности казались ему более контрастными, чем людям с нормальным зрением, и он хуже, чем они, различал разные степени яркости. Удивительно, но другие аспекты зрения никак не пострадали во время аварии, а острота зрения даже увеличилась, что, возможно, связано с усилением восприятия контраста.

Художник не только полностью лишился цветового зрения, но, глядя на окрашенные поверхности, испытывал необычные и неприятные ощущения. Так, после аварии человеческое тело, включая и свое собственное, казалось ему отвратительно серым, «телесный» цвет он называл «крысиным». Будучи художником, он воспринял потерю цветового зрения как тяжелейшую личную трагедию и временами

впадал в глубокую депрессию.

Результаты этого клинического исследования подчеркивают роль цветовосприятия в жизни человека. Для физиологов они являются подтверждением правильности предположения о том, что в коре головного мозга есть участки, в которых реализуются избирательные и четкие механизмы обработки информации о цвете. Более того, это исследование доказывает существование в нервной системе двух не зависящих друг от друга и параллельных каналов для обработки и передачи ахроматической и хроматической информации об окружающем мире (Livingstone, 1987).

То, что художник воспринимал красный и зеленый цвета как черный, а синий и желтый — как белый, подтверждает справедливость теории оппонетных процессов, речь о которой шла выше. Еще один пример этой редкой аномалии описан в (Pearlman, Birch & Meadows, 1979).

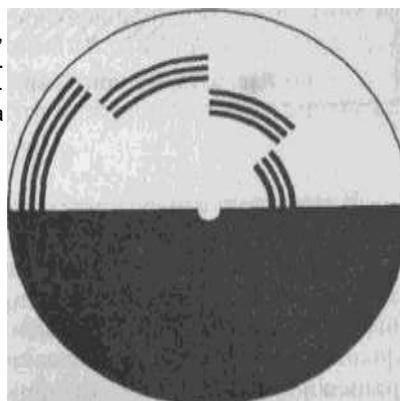
## Субъективные цвета

Прежде чем завершить эту главу, мы вкратце расскажем о цветоощущении, возникающем под влиянием бесцветного раздражителя. Мы уже неоднократно говорили о том, что ощущение цвета является прежде всего результатом сложного спектрального состава света. Однако черный и белый раздражители тоже способны вызвать ощущение цвета, и это называется **субъективными цветами**. Одно из устройств, с помощью которых можно продемонстрировать это явление, — **круг Бенхема**, представленный на рис. 5.14.

При вращении круга по часовой стрелке со скоростью 5-10 об./с могут возникнуть ощущения ненасыщенных синих, зеленых, желтых и красных тонов. При изменении направления вращения круга ощущения цветов возникают в обратном порядке. Понятно, что результирующие цветоощущения никак не связаны ни с изменением длины волны физического раздражителя, ни с обесцвечиванием колбочковых пигментов. Можно предположить, что чередование ощущений черного и белого цветов, создаваемое вращением круга, заменяет собой стимуляцию сетчатки, т.е. исключается стадия первичной обработки цветового сигнала, обычно протекающая в сетчатке, и нейронные возбуждения, возникающие под воздействием вращающегося круга, обрабатываются за пределами сетчатки, на более высоком уровне. Иными словами, прерывистая стимуляция, создаваемая вращающимся

Рис. 5.14. Круг Бенхема

Вращение круга вызывает кратковременные, последовательные ощущения черного и белого цветов. Однако могут возникнуть и субъективные цвета - ненасыщенные синие, зеленые, желтые и красные тона



кругом Бенхема, вызывает последовательность таких нейронных событий, которые имитируют различные временные алгоритмы нейронной активности, обычно возникающие под воздействием цветных раздражителей (Wade, 1977, 1978).

Субъективные цветовые явления возникают также под воздействием света, включающегося и выключающегося с определенной частотой (Festinger, Allyn & White, 1971). Ритмичность включений и выключений, создаваемая прерывателем, — аналог вращения черно-белого круга — вызывает устойчивые цветоощущения.

---

*Экспериментальное подтверждение*

### **Субъективные цветовые явления, вызываемые ахроматическим узором**

С помощью рис. 5.15 можно легко доказать, что черно-белый узор способен вызвать субъективные цветовые ощущения. В течение 20-30 с внимательно всматривайтесь в центр образованного диагоналями узора. Появятся слабые, неустойчивые цветные «ручейки», нередко зигзагообразные или перемещающиеся перпендикулярно черным диагоналям. Во время рассматривания узора глаза сознательно и рефлекторно совершают

микродвижения, вследствие чего образ диагоналей на сетчатке постоянно перемещается, вызывая ритмичную активность нейронов более высокого, чем сетчатка, уровня зрительной системы, что, как и в случае с вращающимся кругом Бенгема, аналогично возбуждению, вызываемому цветными раздражителями (Piggins, Kingham & Holmes, 1972; Young, 1977).

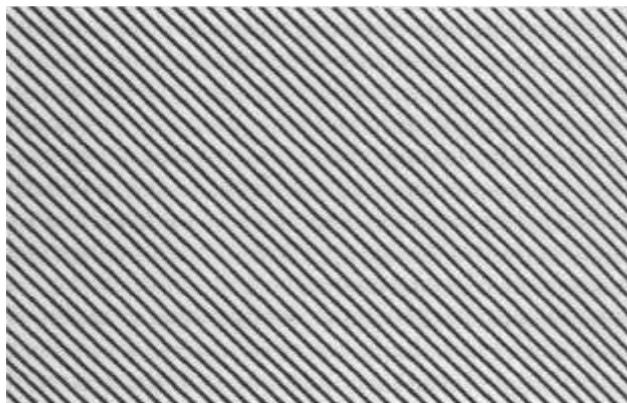


Рис. 5.15. Ахроматический узор, вызывающий субъективные цветовые ощущения