

Ч. А. Измайлов
Е. Н. Соколов
А. М. Черноризов

Психофизиология цветового зрения



Издательство
Московского
университета
1989

Рецензенты:

Г. Г. Аракелов, доктор психологических наук,
Т. Н. Греченко, доктор психологических наук

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н., Чериоризов А. М.
И 37 Психофизиология цветового зрения. М.: Изд-во МГУ, 1989. — 206 с.
ISBN 5—211—00228—8.

Только сравнивая изображения на экранах цветного и черно-белого телевизоров, осознаешь, как много значит в нашей жизни цвет. Как же устроено наше зрение, что мы видим мир не черно-белым, а цветным? Естественно-научные исследования цветового зрения, начатые великим Ньютоном, активно продолжаются и в настоящее время.

В монографии излагаются история и современное состояние исследований по психофизике, нейрофизиологии и математическому моделированию цветового зрения человека и животных.

Книга предназначена для студентов психологических и биологических факультетов, а также для широкого круга специалистов — художников, светотехников, дизайнеров, колориметристов, медиков и др., — имеющих практическое отношение к цвету и интересующихся проблемами цветового зрения.

И 0303020000—079
077(02)—89 21—89

ББК 88

ISBN 5—211—00228—8

© Издательство Московского
университета, 1989

Психофизиология как самостоятельная наука определилась в первой трети XX века на стыке общей психологии и нейрофизиологии. Истоки психофизиологии можно обнаружить в «Физиологической психологии» Вундта и в значительно более ранних работах, если проследить, как зарождалась основная идея и основной вопрос психофизиологии — вопрос о связи мозга и психики.

Формирование психофизиологии продолжается и в настоящее время, свидетельством чему служат оживленные методологические дискуссии по поводу предмета психофизиологии и специфичности психофизиологических методов исследования [26; 23; 18; 27]. Эти дискуссии вызваны большим потоком экспериментальных данных, порождаемых новым методическим вооружением как психологов, так и нейрофизиологов. В настоящее время вряд ли найдется ученый, отрицающий прямую взаимосвязь между мозгом и психикой. Однако на вопрос, как именно осуществляется эта связь в конкретных психических и нейрофизиологических явлениях, в большинстве случаев специалисты не всегда могут дать определенный ответ — все еще ограничены сведения в этих областях знания.

Тем не менее в общей психологии и нейрофизиологии есть раздел, исследованный к настоящему времени значительно глубже и полнее по сравнению с другими — это психология ощущения и восприятия и сенсорная физиология. История науки в будущем прольет свет на причины такого разительного продвижения именно в этом направлении. Нам представляется, что значительную роль здесь сыграли две соответствующие экспериментальные методологии — психофизическая в психологии и электрофизиологическая в нейрофизиологии. Хотя психофизические и электрофизиологические методы повлияли на все разделы психологии и физиологии, для исследования сенсорных систем человека и животных они оказались особенно эффективными, позволив исследователям оперировать принципиально новыми экспериментальными фактами и открыв возможность интеграции психофизических и нейрофизиологических данных в едином психофизиологическом исследовании. Показательными в этом отношении являются руководства по сенсорным системам: «Физиология сенсорных систем», 1971—1975, тт. I—III и «Handbook of Sensory Physiology», 1972—1980 гг., тт. 1—22, в которых представлены и нейрофизиологические, и психофизические данные.

В обширном поле экспериментальных работ по сенсорным системам следует выделить область цветового зрения, где объем психофизических и нейрофизиологических данных особенно значителен. Эти данные систематически обобщаются и концептуализируются в руководствах и монографиях ведущими зарубежными специалистами по цветовому зрению. Однако для широкой отечественной аудитории эта англоязычная литература оказывается малодоступной.

В 50-х годах на русском языке были опубликованы две монографии: С. В. Кравкова «Цветовое зрение» и Г. Хартриджа «Современные успехи физиологии зрения» (в переводе А. Л. Бызова), которые давали хорошее представление о состоянии исследований по цветовому зрению. Издававшиеся затем книги были посвящены главным образом использованию цвета в практике: в цветном телевидении, светотехнике, колориметрии, цветной фотографии, разработке красителей, что давало представление о большом практическом значении исследований цветового зрения. Но в настоящее время этого материала совершенно недостаточно. За последние 35 лет в науке о цветовом зрении произошли буквально революционные изменения. Метод двухцветного порога, метод кансильаций, метод называния цветов, методы стабилизации изображения на сетчатке, метод многомерного шкалирования, метод микроденситометрии, метод внутриклеточной регистрации — вот далеко не полный перечень принципиально новых психофизических и нейрофизиологических методов исследования цветового зрения, которые позволили получить фундаментальные сведения о цветовом зрении человека и животных.

Это новое состояние науки о цветовом зрении частично отражено в руководстве по «Физиологии сенсорных систем» (1971), в монографиях А. Я. Супина (1981), В. Д. Глезера «Зрение и мышление» (1985), в учебном пособии Ч. Пэдхема и Дж. Сондерса «Восприятие света и цвета» (в переводе Р. Л. Бурновой и М. А. Островского). Авторы этой книги поставили перед собой задачу изложить современные представления о цветовом зрении как о психофизиологическом явлении, включив в нее как психофизические, так и нейрофизиологические данные.

Эта задача требует сформулировать понимание психофизиологического подхода, не рассчитывая на то, что оно станет общепринятым. Традиционно психофизиологию определяют как науку о физиологических механизмах субъективных процессов и состояний, однако ядром механизмов психических процессов и состояний являются нейронные системы. Это особенно отчетливо можно проследить в сенсорной психофизиологии. Наложение сенсорных процессов на канву нейронных структур — наиболее характерная особенность современной сенсорной психофизиологии. Общая постановка такой задачи содержится уже в трудах И. П. Павлова и С. Рамон-и-Кахаля. Интеграция концепции биологического анализатора с принципами нейронной организации оказалась чрезвычайно плодотворной при изучении сенсорных процессов. Начало интеграции изучения сенсорных процессов и анализа нейронных реакций положили труды Е. Д. Эдриана. Однако они в основном касались вклада в сенсорные процессы периферических нейронов. Принципиально новый шаг в направлении интеграции классической психофизики с исследованием нейронных механизмов сделал Р. Юнг, объяснивший динамику последовательных зрительных образов соотношением возбуждения-торможения в реципрокно реагирующих яркостных и темновых нейронах. Подход Х. К. Харт-

лайна при изучении латерального торможения в глазе мечехвоста положил начало математическому и компьютерному моделированию как средству интеграции данных психофизики и нейрофизиологии.

Важным этапом на пути развития сенсорной психофизиологии явились работы У. С. МакКаллока. В смелой работе совместно с У. Питтсом, Х. Матураной и Дж. Летвиным «Что говорит глаз лягушки мозгу лягушки» МакКаллок обосновал понятие нейрона-детектора, селективно настроенного на определенную комбинацию признаков внешнего сигнала. Концепция детекторного принципа сенсорного кодирования получила всестороннее обоснование в нейрофизиологических работах Д. Хьюбела и Т. Визеля.

Новым элементом в развитии сенсорной психофизиологии стал метод многомерного шкалирования, развиваемый в работах У. С. Торгерсона, Р. Н. Шепарда, Дж. Б. Крускела. Сначала построение перцептивных пространств рассматривалось только как способ редукции данных в целях их наглядного представления. Оказалось, однако, что координаты, определяющие положение стимулов в перцептивном пространстве, могут рассматриваться также в связи с возбуждением независимых нейронных каналов, которые кодируют этот сигнал в нервной системе. Такое векторное кодирование сигнала удалось далее связать с детекторной теорией, представив селективное возбуждение нейрона-детектора в виде скалярного произведения поступающего на него вектора возбуждения и вектора его синаптических связей [45]. Этот подход был использован при изучении цветового зрения и в данной работе.

Таким образом, современную психофизиологию можно рассматривать как науку о нейронных механизмах психических процессов, выраженную языком математических моделей. Математическая модель в психофизиологии должна отвечать следующим требованиям: выходная характеристика модели должна соответствовать описываемому психическому процессу, а внутренняя формальная структура модели поэлементно соответствовать характеристикам нейронной сети, реализующей этот процесс.

Такая специфическая формулировка предмета психофизиологии, не ограничивая область исследования, оказывается особенно полезной на стадии обсуждения полученных экспериментальных результатов и соотнесения их с результатами других исследований.

В соответствии с этими представлениями о психофизиологии в одной части книги изложена психологическая феноменология цветового зрения и ее исследование психофизическими методами, в другой — нейрофизиология цветового зрения и отдельно рассматриваются математические модели, которые объединяют психологические и физиологические данные в единую систему цветового кодирования. Предваряет эти разделы исторический обзор, в котором авторы попытались изложить эволюцию психофизиологического понимания природы света и цвета.

Часть 1

ПРИРОДА СВЕТА И ЦВЕТА

(исторический обзор)

Зрение — основной источник информации о внешнем мире, данный человеку (и некоторым другим видам животных) его биологической природой. Для человека мир всегда представляет собой зрительную сцену, некоторую картину, формируемую из комбинаций световых пятен разной яркости и цвета. Поэтому вопрос, что такое свет и почему мы видим мир цветным, наверное, один из самых интересных вопросов о природе психических явлений. Эту проблему пытались решать со времен античности, но долгое время решение ускользало от исследователей, поскольку психические явления рассматривались по прямой аналогии с физическими, т. е. закономерности психики искали в физических свойствах внешних воздействий. И только во второй половине XIX в. с развитием физиологии и психофизики было окончательно выяснено, что свет и цвет, так же как вкус, запах, звук и другие качества или модальности нашего восприятия, имеют психофизиологическую природу, возникая как результат специфической организации нейронных сетей мозга. Обращение к этой проблеме в наше время связано с тем, что ответ на вопрос о природе цвета, полученный в психофизиологических исследованиях, оказывается в радикальном противоречии с житейским опытом человека. Здесь можно провести прямую аналогию из астрономии — с решением о гелиоцентричности нашей планетной системы. Но если научные знания по астрономии мы все усваиваем со школьной скамьи, то научные знания по психофизиологии зрения не входят ни в школьные, ни даже в вузовские программы, оставаясь достоянием небольшого числа специалистов, занимающихся исследованиями зрительного восприятия человека и животных. Поэтому для неспециалистов научное решение вопроса о природе цвета остается неизвестным.

В повседневной жизни мы не испытываем никаких неудобств из-за своей психофизиологической неграмотности, точно также, как не испытывали бы неудобств, не зная истинного строения солнечной системы. Однако во многих областях практической деятельности психофизиологическая неграмотность такой же тормоз, как и неграмотность в астрономии.

Цвет как психофизиологическое явление играет очень большую роль в производственной деятельности, где множество людей по роду своей профессиональной деятельности имеют дело с цветом. Это художники, дизайнеры, полиграфисты, светотехники, хи-

мики, колориметристы, геологи, работники кино и телевидения, фотографы, модельеры, медики и многие другие специалисты. Для всех них цвет не просто интересная научная проблема, но и один из факторов решения конкретных практических задач.

Казалось бы, что большое практическое значение цвета само по себе должно привлечь внимание практиков к психофизиологии цветового зрения. Тем не менее подавляющее большинство из них довольно смутно представляет научное решение этого вопроса. С нашей точки зрения, здесь сыграли важную роль два фактора. Один из них заключается в специфике зрительного восприятия, на котором основан житейский опыт; он порождается таким свойством зрительного восприятия, как «объектность». Другой — в терминологическом смешении между физикой и психофизиологией в применении терминов «свет» и «цвет».

1.1. Обыденные представления о цвете и свете

Представление о свете и цвете как физических свойствах материальных тел и излучений формируется у человека на основе многолетнего личного зрительного опыта. Житейское понятие о природе цвета и света отражается в обыденной речи, которая формируется под влиянием нашего жизненного опыта. Мы говорим: «синее море», «красное яблоко», «зеленая трава», «желтый одуванчик», «белый телефонный аппарат», и т. п. То есть цвет определяется как свойство внешнего объекта, как физическая характеристика, аналогичная весу, плотности, материалу, из которого сделан объект. Совершенно также мы относимся и к световому излучению. Мы говорим: «яркий свет прожектора», «голубой свет луны», «тусклое мерцание звезд», «красный свет светофора», определяя свет и цвет как характеристики источника излучения.

«Объектность» восприятия характеризует тот факт, что субъективные (психические, феноменальные) образы нашего восприятия или «перцепты» обычно представлены сознанию как объекты среды, отождествляются с предметами внешнего мира. Причем это не зависит от того, вызываются эти образы реальными объектами, сновидениями или носят галлюцинаторный характер. Когда мы смотрим на светофор, мы отчетливо видим, что это объект, находящийся «во вне», отдельный от нас, и что именно светофор излучает красный свет. В темной комнате солнечный луч, проникнув через маленькое отверстие в шторе, предстает нам в виде отдельного объекта — желтой светящейся нити, и эта наглядная картина, знакомая с детства, служит ярким свидетельством того, что свет и цвет имеют физическую, объектную природу. И хотя тот же самый опыт убеждает нас, что все видимое становится таковым благодаря зрению, мы легко объясняем эту двойственность как сочетание объективных и субъективных условий, определяющих наше восприятие. Интуитивно мы рассуждаем примерно так: «Конечно, чтобы увидеть красный автомобиль, нужно иметь глаза, но ведь нужно иметь и сам красный автомобиль, чтобы уви-

деть его красным, а если автомобиль зеленый, то имей хоть сто глаз, а красного не увидишь».

В этих рассуждениях словосочетание «красный автомобиль» представляет понятие такого же порядка, как, например, словосочетание «реактивный автомобиль» или «легковой автомобиль». То есть быть красным — это свойство самого объекта, а зрительная система только актуализирует это объективное свойство субъекту. Это означает, что для обыденного опыта свет и цвет безусловно связаны со зрением, но не генетически, то есть они не порождаются зрением, а только передаются. Порождаются они объектом как его физические свойства, не зависящие от зрения. (Вопрос, а каким бы мы увидели красный автомобиль, если бы у нас было бы другое (например, дихроматическое) зрение, обычно не задается, поскольку ответ на первый вопрос кажется исчерпывающим.)

Такие рассуждения убедительно поддерживаются нашей практикой крашения. Нанося на предмет краску и меняя его цвет, мы практическим путем доказываем себе, что цвет может иметь свое объектное существование.

Очевидность и достоверность обыденных представлений о природе света и цвета совершенно аналогична очевидности и достоверности наших наблюдений над движением Солнца вокруг Земли. Однако научный опыт убеждает, что действительная природа явлений, которые мы наблюдаем в окружающем мире, всегда оказывается более сложной, чем это следует из непосредственных наблюдений. Познать природу явлений можно только путем научных, экспериментальных исследований. Поэтому нет ничего удивительного, что и представления о природе света и цвета, основанные на обыденном опыте, оказались также несостоятельными.

1.2. Понятие света и цвета в физике

Термины «свет» и «цвет» очень широко используются в различных разделах физики, где они обозначают некоторые виды электромагнитного излучения. Термином «свет» в современной физике чаще всего обозначают электромагнитное излучение в диапазоне от 400 до 700 нм (т. е. видимую часть спектра излучений), но нередко термин «свет» используется и для обозначения других участков спектра, невидимых глазом. Например: «Оптика — это раздел физики, занимающийся изучением природы света, законов его распространения и взаимодействия с веществом...».

Под светом будем иметь в виду электромагнитное излучение в интервале длин волн от 0,1 Å до порядка 10^6 Å. Электромагнитное излучение с длинами волн в области от $1 \cdot 10^4$ Å до $7,6 \cdot 10^3$ Å воспринимается непосредственно глазом и называется видимым светом» (Годжаев Н. М. Оптика. М., 1977).

Термин «цвет» в физике обычно используется для обозначения монохроматического или узкополосного излучения. Например, выражение: «Призма разлагает белый свет на цветные лучи» — яв-

ляется очень распространенным в физической литературе (Вавилов С. И. Глаз и солнце. М., 1976).

Отсюда понятно, что когда физик говорит о природе света или цвета, то он имеет в виду не проблему, почему мы один набор электромагнитных волн видим как красный цвет, другой как желтый, третий не видим, но чувствуем как тепло, а четвертый вообще никак не ощущаем, а подразумевает под этим свойства и закономерности электромагнитного излучения самого по себе, безотносительно к тому, что мы видим в обычной жизни.

Представим себе ситуацию, когда физики решили провести эксперимент с инфракрасным излучением и совершенно случайно здесь оказался посторонний человек.

— Включить свет.

— Готово, — отвечает лаборант и включает установку инфракрасного излучения. Физик смотрит на приборы.

— Так, хорошо! ... Увеличить в сто раз силу света, — вновь командует он.

— Есть, — отвечает лаборант.

Можно себе представить, как будет недоумевать присутствующий здесь посторонний человек, находясь в кромешной тьме и слушая, что света, оказывается, становится все больше и больше.

Этот шуточный эксперимент иллюстрирует, как сильно физический смысл слова «свет» отличается от обыденного смысла этого слова, связанного со зрительным восприятием.

Если слова «свет» и «цвет» синонимы слова «излучение», то почему бы не пользоваться словами «инфракрасное излучение», «световое излучение», «ультрафиолетовое излучение», «монохроматическое излучение» с тем, чтобы не возникало путаницы между физическим и психологическим значением этих слов?

Есть много причин, которые объясняют такое использование слов «свет» и «цвет» в физике. Одной из таких причин является традиция. В течение долгих лет развития физики как науки свет и излучение действительно были синонимами, поскольку никаких других излучений, кроме видимых глазом, не знали и не было понимания психофизиологической природы этих явлений.

Когда выяснилось, что излучение и свет — это не одно и то же, изменений в физической терминологии не произошло, потому что физическая разница между видимой частью и остальными частями спектра излучений оказалась количественной, а не качественной. Так, например, с психологической точки зрения ощущение света — это качественно другой феномен, чем ощущение тепла, и определяются они совершенно разными нейрофизиологическими механизмами, тогда как с физической точки зрения излучение в диапазоне 400—700 нм (световое излучение) по сравнению с излучением в диапазоне 1000—2000 нм (инфракрасное или тепловое излучение) никакими специфическими свойствами не обладает.

Кроме того, для такого раздела физики, как оптика, применение термина свет удобно еще и потому, что оптика главным об-

разом занимается изучением свойств излучений видимой части спектра. Поэтому физикам проще пользоваться такими терминами, как «инфракрасный свет», «ультрафиолетовый свет», даже «невидимый свет», чем редактировать свой терминологический словарь. Ученые уже давно привыкли к тому, что значения одних и тех же слов могут не совпадать в разных науках и тем более могут отличаться от их обыденного смысла. Поэтому физики не испытывают никаких неудобств, оперируя терминами «свет» и «цвет» как характеристиками излучения, независимыми от зрения.

В фундаментальных руководствах по физике обычно рассматриваются как физический, так и психофизиологический смысл терминов «свет и цвет». Прекрасным образцом четкого разделения этих понятий в физике и психофизиологии служат «Фейнмановские лекции по физике» (Фейнман Р., Лэйтон Р., Сэндс Н. Т. 3. М., 1976). В большинстве обычных учебников по физике такого четкого разделения терминов нет и при изложении вопроса о природе света идет апелляция именно к житейскому смыслу этих слов. У неискушенного читателя это создает иллюзию, что физический смысл этих понятий и есть полный научный ответ на вопрос о природе света.

Такое смешение терминов возникает при обучении не только физиков, но и представителей других специальностей. Это приводит к тому, что, когда специалисты по техническим, медицинским и другим прикладным наукам переключаются на обсуждение проблем, связанных с восприятием цвета и света, они оказываются вооруженными только физическим смыслом терминов «свет» и «цвет» и своим житейским опытом, чего явно недостаточно для понимания психофизиологической природы этих явлений. Устранить этот недостаток поможет читателю знакомство с историей данного вопроса, которая излагается ниже.

1.3. Античные представления о природе света

Одной из первых научных попыток ответить на вопрос о природе света была гипотеза двойственности зрения в античной философии: «Из органов боги прежде всего устроили светоносные глаза, которые приладили с таким намерением: по их замыслу должно было возникнуть тело, которое не имело бы жгучих свойств огня, но доставляло *кроткий* огонь, свойственный всякому дню. И боги сделали так, что родственный дневному свету огонь, находящийся *внутри* нас, вытекает очищенным через глаза, которые боги сгустили, особенно в середине, так, чтобы они задерживали грубейшую часть огня и пропускали только в чистом виде. И вот, когда дневной свет окружает поток зрения, тогда подобное, исходя к подобному, соединяется с ним и по прямому направлению зрачков образует в связи с родственным одно тело — где бы падающее изнутри не натолкнулось на то, что встречает его извне. И как скоро все вместе, по подобию приходит в состояние подобное, то прикасается ли к *чему само*, или что другое

прикасается к нему, действие тех предметов распространяет его через все тело, до души, и производит то чувство, которое мы называем зрением» (Платон. Диалоги. М., 1924).

Вот как эта гипотеза прозвучала бы на современном языке.

В природе существует два типа излучений: прямое и сильное («жгучее свойство огня») и отраженное, слабое («кроткий огонь, свойственный всякому дню»). Эти излучения порождаются двумя типами источников: естественными (солнце) или искусственными (факел). Живые существа содержат в себе слабое отраженное излучение («родственный дневному свету»), которое выходит из глаз, дополнительно фильтруясь глазными средами. Механизм видения состоит в соединении двух однотипных (отраженных) излучений, исходящих от предмета и из глаза и направленных по прямой линии друг к другу. Это соединение и преобразует излучение в психологический феномен видения.

Эта очень остроумная гипотеза позволяла объяснить многие физические и психологические феномены, которые и мы можем воспроизвести, проводя над собой несложные опыты. Вот целый ряд вопросов, на которые дает ответ гипотеза двойственной природы света.

Почему мы не можем смотреть безболезненно на яркие источники излучения, хотя часами видим отраженный свет? Почему мы перестаем видеть окружающий мир, когда закрываем глаза? Почему мы чувствуем излучение, когда закрываем глаза и смотрим на источник излучения? Почему излучение распространяется прямолинейно? Почему мы не видим предмета, если он загорожен другим предметом? И еще многое другое объясняла эта гипотеза. «Великие математики древности — Евклид, Птолемей и др. — на основе учения о зрительных лучах, исходящих из глаз, создали теорию отражения света от плоских и сферических зеркал и положили начало геометрической оптике, сохранившей свое значение и для нас» (Вавилов С. И. Глаз и солнце. М., 1976). Отметим, что и Декарт (1596—1650) был сторонником именно гипотезы о двойственной природе света.

1.4. Гипотезы о физической природе цвета

В России эта гипотеза нашла свое развитие в трудах ученого-энциклопедиста М. В. Ломоносова (1711—1765). В трактате «Слово о происхождении света, новую теорию о цветах представляющем, июля 1 дня 1756 г. говоренном» он изложил следующую концепцию о природе света и цвета.

Свет возникает вследствие зыблющегося (колебательного) и коловратного (вращательного) движения частиц эфира. Эфир состоит из трех типов частиц, отличающихся друг от друга размерами. «Три рода частиц эфира могут совмещаться с различными видами частиц материи и приводить в «коловратное» движение эти частицы. При этом «...первой величины эфир совмещается с

соляною, второй величины со ртутною, третьей величины с серною ... материею». Из этих материй состоит «и дно глаза».

«Наконец нахожу, что от первого рода эфира происходит цвет красной, от второго — желтой, от третьего — голубой. Прочие цвета рождаются от смешения первых ...».

«...Так как если поверхность покрыта частицами кислой материи (соляной), тогда первого рода эфирная материя для совмещения с оными, лишаясь коловратного движения, не будет в глазе производить чувства красного цвета, и только желтый и голубой эфир, обращаясь, свободно действовать станет в оптических нервах на ртутную и горячую (серную) материю, произведет чувство желтого и голубого цвета в одно время, отчего таковые тела должны быть зелены».

Эти отрывки ясно показывают, что, как и античные философы, механизм видения (чувствия) цвета Ломоносов определял через взаимодействие специфического типа излучения («природа эфира») со специфическим типом материи (соляной, ртутной и серной) в самом глазу. Причем глаз в материальном отношении не отличается, по Ломоносову, от других тел, поэтому смешение цветов в восприятии он описывает по аналогии с субтрактивным смешением красителей.

М. В. Ломоносов в своей гипотезе основной акцент делал на физические свойства излучения, структура которого определяет многообразие воспринимаемых нами цветов. Цвет как явление порождается смешением трех типов излучений, представляющих собой легкие, средние и тяжелые частицы. В зависимости от того, каких частиц содержится больше в данном излучении, таким будет и цветовое ощущение при попадании этого излучения в глаз.

Эта гипотеза хорошо объясняла трехкомпонентность цветовых смесей красителей, которая во времена Ломоносова уже была широко известна благодаря опыту маляров, живописцев, красильщиков и других людей, чья практика была связана с цветом. Она также могла объяснить эффект разложения белого цвета на цветовой спектр с помощью призмы. Этот эффект был хорошо известен в XVII—XVIII вв., и многие полагали, что причиной, порождающей цвета, является призма, тогда как исходя из гипотезы Ломоносова можно было сделать вывод, что они уже содержатся в исходном белом цвете, а призма только помогает обнаружить это.

Трудно сказать, учитывал ли Ломоносов при разработке своей теории цвета опыты Ньютона, который доказал экспериментально, что цвет не генерируется призмой, но то, что он не учитывал опыты Ньютона по аддитивному смешению цветов, можно утверждать смело, поскольку эти опыты являются очень критичными по отношению к идее о физической трехкомпонентности излучения.

За рубежом гипотеза о физической природе цвета, аналогичная гипотезе Ломоносова, была предложена Брюстером (1781—1868), который выдвинул идею о том, что каждый спектральный цвет определяется пропорцией трех типов излучений, из которых

он состоит. Поэтому, какие бы излучения не попадали в глаз, их цвет определяется конечной пропорцией этих трех излучений (излагается по Гельмгольцу. Физиологическая оптика. 3-е изд., англ. пер.).

Необходимо отметить, что эти гипотезы не могли получить никакого развития в последующей истории науки о цвете по двум причинам. Во-первых, потому, что, как мы уже говорили, они не объясняют аддитивного смешения цветов, а во-вторых, к началу XIX в. уже было известно, что видимый диапазон излучений физически однороден и в нем нельзя провести границу, отделяющую одну часть видимого спектра от другой.

1.5. Цветовые опыты Ньютона

В 1704 г. выходит знаменитый труд Исаака Ньютона (1642—1727) «Оптика», в котором впервые был описан экспериментальный метод исследования цветового зрения. Он называется методом аддитивного смешения цветов, и полученные этим методом результаты положили начало экспериментальной науке о цвете.

Опыты Ньютона описаны во многих руководствах¹, поэтому мы рассмотрим их только в связи с вопросом о природе цвета. Рис. 1.1 представляет собой схему установки Ньютона и иллюстрирует суть опытов.

Если в качестве экрана 1 взять плотный лист белого картона, то после прохождения солнечного луча через призму на экране отразится обычный линейный цветовой спектр. Для проверки гипотезы, где возникают цветные лучи — в свете или призме, — Ньютон убрал экран 1 и пропустил спектральные лучи на линзу, которая снова собрала их в пучок на экране 2, и этот пучок был такой же бесцветный, как исходный свет.

Таким образом, Ньютон показал, что цвета образуются не призмой, а...! И вот здесь необходимо на минуту остановиться, потому что до сих пор были физические опыты со светом и только здесь начинаются опыты по смешению цветов. Итак, семь цветных лучей, смешанных вместе, дают белый луч, а значит, именно состав света был причиной появления цвета, но куда же они деваются после смешения? Почему, как ни разглядываешь белый свет, в нем нет никакого намека на цветные лучи, из которых он состоит? Именно этот феномен, который даст возможность сформулировать один из законов смешения цветов, и привел Ньютона к разработке метода смешения цветов. Обратимся снова к рис. 1.1. Поставим вместо сплошного экрана 1 другой экран 1', в котором вырезаны отверстия так, чтобы только часть лучей (два, три или четыре из семи) проходила, а остальные загораживались свето-

¹ В основе нашего изложения работ Ньютона (а также Юнга, Гельмгольца, Максвелла и Геринга) лежат английские тексты, опубликованные в виде хрестоматии классических работ по цвету: Color Vision. Toronto; London; New York, 1961. На русском языке их идеи изложены кратко в учебнике Пэдхема и Сондерса [25].

непроницаемыми перегородками. И здесь начинаются чудеса. На экране 2 появляются цвета неизвестно откуда и неизвестно каким образом. Например, мы закрыли путь лучам фиолетовому, голубому, синему, желтому и оранжевому и пропустили зеленый и красный лучи. Однако, пройдя через линзу и дойдя до экрана 2, эти лучи исчезли, но вместо них появился желтый. Если посмотреть на экран 1, мы убеждаемся, что желтый луч задержан этим экраном и не может попасть на экран 2, но тем не менее на эк-

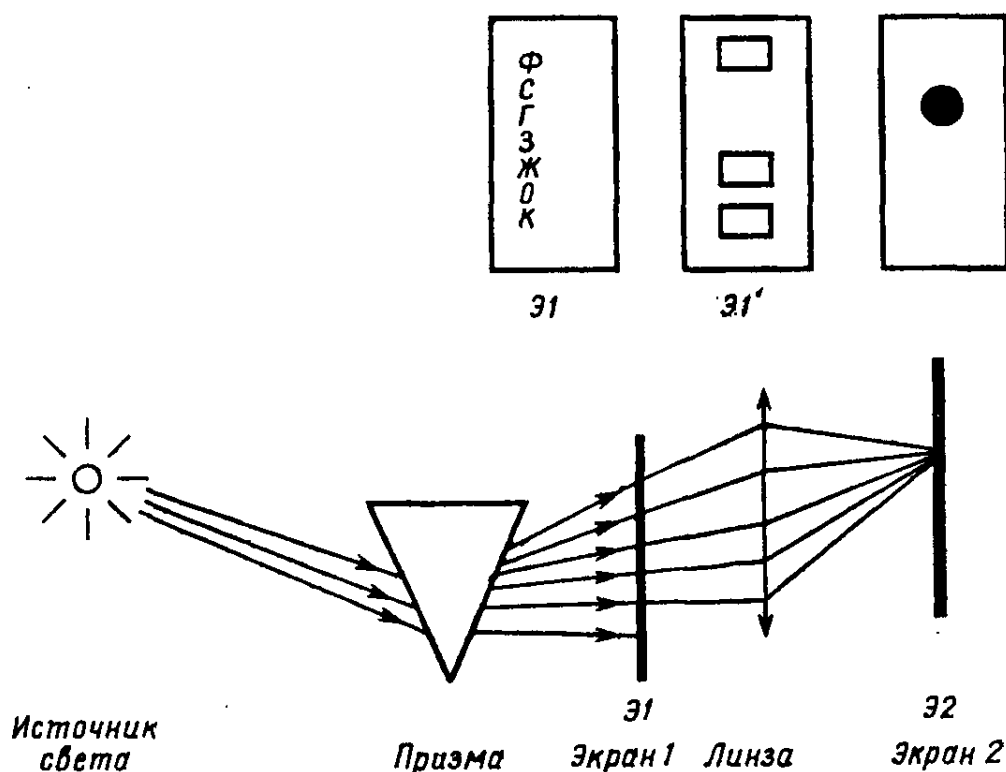


Рис. 1.1. Схема установки Ньютона для аддитивного смешения цветов. Вверху показаны различные виды экранов, используемых в опытах. Спектральный цветовой ряд, проецирующийся на экран Э1, показан на первой сторонке переплета книги

ране 2 точно такой же желтый цвет. Откуда он взялся? Такие же чудеса происходят, если задержать все лучи, кроме голубого и оранжевого. Опять исчезнут исходные лучи, а появится белый свет, такой же, как если бы он состоял не из двух лучей, а из семи. Но самое удивительное явление возникает, если пропустить только крайние лучи спектра — фиолетовый и красный. На экране 2 появляется совершенно новый цвет, которого не было ни среди исходных семи цветов, ни среди их остальных комбинаций, — пурпурный.

Эти поразительные феномены заставили Ньютона внимательно рассмотреть лучи спектра и их разные смеси. Если и мы взглянем в спектральный ряд, то увидим, что отдельные составляющие спектра не отделяются друг от друга резкой границей, а постепенно переходят друг в друга так, что соседние в спектре лу-

чи кажутся более похожими друг на друга, чем дальние. И здесь Ньютон открыл еще один феномен. Оказывается, для крайнего фиолетового луча спектра наиболее близкими по цвету являются не только синий, но и неспектральный пурпурный. И этот же пурпурный вместе с оранжевым составляет пару соседних цветов для крайнего красного луча спектра. То есть если расположить цвета спектра и смеси в соответствии с их *воспринимаемым сходством*, то они образуют не линию, как спектр, а замкнутый круг (рис. 1.2), так что наиболее разные по положению в спектре излучения, т. е. наиболее различающиеся физически лучи, окажутся очень близкими по цвету.

Это означало, что физическая структура спектра и цветовая структура ощущений совершенно разные явления. И это был главный вывод, который Ньютон сделал из своих опытов в «Оптике»:

«Когда я говорю о свете и лучах как о цветных или вызывающих цвета, следует понимать, что я говорю не в философском смысле, а так, как говорят об этих понятиях простые люди. По существу же лучи не являются цветными; в них нет ничего, кроме определенной способности и предрасположения вызывать ощущение того или иного цвета. Так же как звук ... в любом звучащем теле есть не что иное, как движение, которое органами чувств воспринимается в виде звука, так и цвет предмета есть не что иное, как предрасположение отражать тот или иной вид лучей в большей степени, чем остальные, цвет лучей — это их предрасположение тем или иным способом воздействовать на органы чувств, а их ощущение принимает форму цветов» (Ньютон, 1704).

Рассматривая взаимоотношение между разными по физическому составу лучами света и вызываемыми ими цветовыми ощущениями, Ньютон первый понял, что цвет есть атрибут восприятия, для которого нужен наблюдатель, способный воспринять лучи света и интерпретировать их как цвета. Сам свет окрашен не больше, чем радиоволны или рентгеновские лучи [25].

Таким образом, Ньютон первый *экспериментально* доказал, что цвет — это свойство нашего восприятия, и природа его в устройстве органов чувств, способных интерпретировать определенным образом воздействие электромагнитных излучений. Поскольку Ньютон был сторонником корпускулярной теории света, он полагал, что преобразование электромагнитных излучений в цве-



Рис. 1.2. Цветовой круг Ньютона. В отличие от линейной физической шкалы замкнутая форма круга отражает субъективное сходство цветов спектра

та осуществляется путем вибрации нервных волокон, так, что определенное сочетание вибраций различных волокон вызывает в мозге определенное ощущение цвета. Сейчас мы знаем, что Ньютон ошибся, предположив резонансный механизм генерации цвета (в отличие от слуха, где первый этап преобразования механических колебаний в звук осуществляется именно резонансным механизмом, цветовое зрение устроено принципиально иначе), но для нас более важно другое, то, что Ньютон впервые выделил специфическую триаду: физическое излучение — физиологический механизм — психический феномен, в которой цвет определяется взаимодействием физиологического и психологического уровней. Поэтому мы можем назвать точку зрения Ньютона идеей о психофизиологической природе цвета.

1.6. Развитие идеи о психофизиологической природе цвета

В самом начале XIX в. английский врач и естествоиспытатель Томас Янг (1773—1829), или Томас Юнг, как это уже стало привычно для нас произносить, известный своими открытиями в физике и лингвистике, продолжая эксперименты Ньютона по цветовому смещению, выявил, что в общем случае достаточно иметь всего три составляющие из спектра, чтобы получить с их помощью все остальные цвета, включая белый и пурпурный. Но дело не в самих составляющих, поскольку разные тройки составляющих дают одинаковые результаты, а в том, что эти составляющие приводят в действие специальный механизм анализа излучения, который находится в сетчатке глаза. Таким механизмом являются различные нервные волокна сетчатки, специфичность которых состоит в том, что они могут вызывать разные ощущения цвета. То, что только три составляющих необходимы и достаточны для получения всех цветов, свидетельствует, что этих светочувствительных волокон тоже только три типа.

Мы уже встречались с трехкомпонентностью светового излучения в гипотезах Ломоносова и Брюстера, однако трехкомпонентность, о которой говорит Юнг, означает совершенно другое. Вот пример, когда одно и то же слово обозначает у разных авторов совершенно разные явления и незнание контекста может привести к отождествлению противоположных точек зрения. У Юнга трехкомпонентность является сенсорным феноменом смещения цветов, таким же, как феномен неразличимости смешанного желтого цвета от чистого спектрального желтого цвета. У Ломоносова или Брюстера трехкомпонентность — это физическое свойство излучения, такое же, как, например, корпускулярность излучения.

Сформулированная на основе трехкомпонентности смещения цветов идея Юнга о трех типах специфических волокон в сетчатке глаза была развита во второй половине XIX в. немецким физиологом, психологом, физиком и математиком Германом фон Гельмгольцем (1821—1894). Гельмгольц понимал, что главное в идее Юнга не то, что цвет связывается именно с нервными во-

локнами, в их роли могут выступать и другие элементы сетчатки: «клетки, ядра или рецепторы», а главное — в специфичности этих элементов. Одна из важнейших характеристик, которыми должны обладать эти элементы, — это широкополосная чувствительность к различным излучениям. Об этом свидетельствуют возможность для различных троек спектральных составляющих получать одинаковые результаты и невозможность получить цветное тождество для отдельных спектральных цветов. Гельмгольц предположил, что, перебирая разные тройки составляющих по определенным принципам, можно найти ту единственную, которая и будет раскрывать специфику этих элементов, т. е. определить максимум чувствительности каждого из этих элементов.

Гипотеза Юнга—Гельмгольца также выдвигает на первый план в цветовом зрении физиологические свойства рецепторов глаза как механизма генерации психического феномена. Эта идея интенсивно развивается в течение XIX в., получая все больше экспериментальных аргументов как психофизических [147; 126], так и физиологических. Идея о психофизиологической природе цвета быстро распространялась не только среди психологов и физиологов, но и среди физиков, хотя целый ряд уже хорошо известных в то время феноменов цветового зрения оставался без объяснения.

Один из них касался связи трех типов светочувствительных приемников сетчатки (фоторецепторов) с феноменом «чистых» цветов. «Чистым» называется такой цвет, в котором наблюдатель не может обнаружить его составленности из других цветов. Например, оранжевый цвет, это ясно видно, составлен из красного и желтого оттенков цвета, а фиолетовый — из синего и красного. Однако синий или красный нельзя разложить на составляющие, они визуально чистые. То же самое относится и к желтому. Мы не можем увидеть в желтом цвете красную и зеленую составляющие, он такой же чистый, как синий или красный. В теории Юнга—Гельмгольца феномен чистого цвета объясняется тем, что при некотором излучении максимально возбуждается один из фоторецепторов, и минимально — два других. Это и является механизмом чистого цвета. Так можно было объяснить три чистых цвета: красный, зеленый и синий, но не объяснялись два других — белый и желтый, которые характеризуются одинаковыми возбуждениями нескольких фоторецепторов.

По-другому этот вопрос решал немецкий физиолог и психолог Эвальд Геринг (1834—1918). Он обратил внимание, что чистые цвета группируются в пары таким образом, что один элемент пары никогда не обнаруживается в цвете одновременно с другим. Красный в этом смысле противостоит зеленому, желтый — синему, а белый — черному. Он назвал такие пары оппонентными и связал их с шестью специфическими механизмами в сетчатке. Он предположил, что эти механизмы характеризуются тремя диссимилиативными процессами с максимумами, соответствующими ощущениям красного, желтого и белого цветов, и тремя ассими-

лятивными процессами с максимумами, соответствующими зеленому, синему и черному цветовым ощущениям. Поскольку в каждый момент времени может происходить либо ассимилятивный процесс, либо диссимилятивный, то воспринимаемый цвет всегда определяется только тремя из шести процессов, и в этом причина трехкомпонентности цветового смещения.

Оппонентная организация цветового зрения позволила Герингу объяснить не только феномены чистых цветов и трехкомпонентности, но и многие другие психологические феномены цветового зрения.

В настоящее время уже можно по достоинству оценить тот вклад, который гипотеза Геринга внесла в науку о цвете. Понятие цветовой оппонентности оказалось настолько фундаментальным, что сейчас уже не встретишь научной работы по цветовому зрению, нейрофизиологической или психофизиологической, в которой оно не используется.

Но для нашего изложения важен другой аспект. Геринг первый стал систематически тестировать физиологическую гипотезу психологическими феноменами. Стремление рассматривать физиологию цветового зрения в прямой зависимости от структуры психологических феноменов и есть, по существу, психофизиологический подход к цветовому зрению.

1.7. Одностадийная теория цветового зрения

Итак, можно сказать, что XIX в. в науке о цвете знаменовался развитием и все более детальной проработкой идеи Ньютона о психофизиологической природе цветового зрения. Все исследователи зрения, независимо от их так сказать основных специальностей, и физики, и физиологи, и математики, и психологи уже не сомневались, что цвет и свет не существуют в физическом смысле слова, а являются только субъективными ощущениями, психическими феноменами. Основанием такого понимания служили не только результаты психологических и физиологических исследований, но и в не меньшей степени открытия в физике, которые показали, что кроме излучений, видимых человеческим глазом, существуют излучения, невидимые глазом, такие, например, как тепловое излучение, и никаких физических границ и принципиальных различий между этими излучениями не существует.

Примером ясного понимания этого служит высказывание Д. К. Максвелла (1831—1879) о концепции Юнга из его лекции «О цветовом зрении»:

«Мы обладаем способностью чувствовать три разных цветовых ощущения. Разные лучи света возбуждают эти ощущения в разной пропорции, и таким образом за счет различных комбинаций этих трех первичных ощущений воспроизводится все разнообразие видимых цветов. В этом положении есть одно слово, на котором мы должны остановить наше внимание. Это слово — *Ощущение*. Кажется почти трюизмом говорить, что цвет — это ощущение,

и тем не менее именно Юнг, к его чести, распознав эту элементарную Истину, сформулировал первую последовательную теорию цвета. Т. Юнг первый объяснил хорошо известный факт трехкомпонентности цветов не природой светового излучения, а конституцией человека».

Нужно отметить, что и Юнг, и Максвелл, и Гельмгольц прекрасно понимали важность психологического аспекта цветового зрения, но все-таки для всех них на первый план выступала трехкомпонентность цветового зрения и, как они полагали, прямо связанные с этой трехкомпонентностью три сетчаточных приемника. Геринг в своем подходе к анализу механизмов еще больший акцент делал на психологических аспектах цвета, но тем не менее физиологическим механизмом генерации цвета и для Геринга выступают только сетчаточные приемники зрительной системы.

Принципиальное единство психофизиологических моделей цветового зрения, развиваемых в XIX в., состоит в том, что генерация цвета по этим моделям осуществляется в один этап, одним механизмом, в одну стадию, — это стадия комбинированного возбуждения рецепторов. На рис. 1.3 показана блок-схема одностадийных моделей цветового зрения Юнга—Гельмгольца и Геринга.

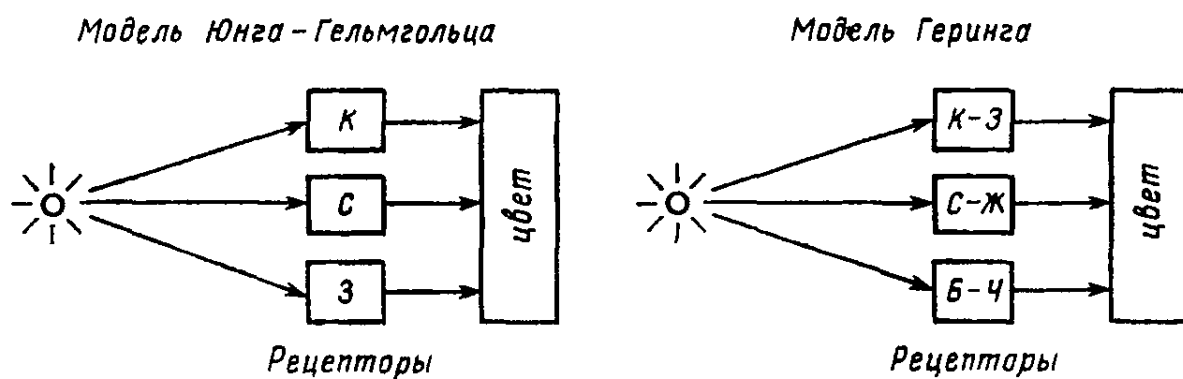


Рис. 1.3. Блок-схема одностадийных моделей цветового зрения Гельмгольца и Геринга. Цветовой анализ излучения осуществляется в один этап специализированными приемниками сетчатки. От этих приемников информация поступает сразу в систему формирования цветового перцептивного образа

Формирование цвета в этих моделях полностью определяется единственным рецепторным уровнем, следующий центральный уровень по существу не вносит никакой новой информации в процесс преобразования излучения в цвет. В одностадийных моделях центральное звено необходимо не для переработки информации, а для опознания цветового ощущения, для актуализации в сознании результата работы рецепторных приемников.

На этих представлениях основывался целый ряд положений, которые касались взаимосвязи между отдельными цветовыми феноменами и рецепторными механизмами. Например, Гельмгольц, Максвелл, Кениг и другие исследователи связывали трехкомпо-

нентность цветового смещения с тремя рецепторными приемниками сетчатки не только по общим свойствам физиологической и психологической структур, но и по отдельным частным свойствам. Так, отдельное возбуждение каждого из трех рецепторных приемников прямо связывалось с отдельным ощущением одного из трех цветов, которые поэтому назывались первичными цветами. Приемник с максимумом чувствительности в коротковолновой части видимого спектра излучений связывался с ощущением синего цвета, средневолновой — зеленого, а длинноволновой — красного. И приемники сетчатки соответственно назывались синим, зеленым и красным приемниками. Предполагалось, что люди с дефектами цветового зрения, вызванными утратой одного из приемников сетчатки, так называемые дихроматы, лишаются возможности видеть один из первичных цветов, и поэтому дихроматов называли соответственно красно-слепыми, зелено-слепыми, синеслепыми. Аналогичным образом люди, лишенные двух приемников сетчатки, — монохроматы — должны видеть мир только в одном цвете — в зависимости от того, какой из приемников остался в сохранности.

Поскольку индивидуальный психический опыт, индивидуальная феноменология не доступны прямому анализу, эти представления, подкупающие логической стройностью и цельностью, не встречали критики до того момента, пока исследователи не выявили людей, имеющих один глаз с трихроматическим зрением, а другой — с дихроматическим [153]. Только такие испытуемые, т. е. унилатеральные дихроматы, могли дать информацию, позволяющую прямо сопоставить феноменологию дихромата и трихромата. И здесь оказалось, что дихроматы видят совершенно иначе, чем это следовало из одностадийной модели. В частности, в феноменологии так называемых красно-слепых и зелено-слепых не существует ни красных, ни зеленых цветов, а есть только синие и желтые цвета. Обзор 37 случаев унилатеральной дихромазии, описанных разными авторами, приводится в работе Джадда [114].

Интересно, что Гельмгольц полностью отрицал возможность бинокулярного смещения цветов, поскольку не смог получить его на своей установке для смещения цветов [101]. Возможно, однако, что дело было не только в установке, а и в том, что из факта бинокулярного смещения цветов однозначно следует, что отдельный сетчаточный механизм и отдельное цветовое ощущение, даже первичное — не связаны прямо друг с другом, т. е. следует несостоятельность одностадийной гипотезы как психофизиологической модели цветового зрения.

1.8. Двухстадийная теория цветового зрения

Альтернативной одностадийной гипотезе Юнга—Гельмгольца и Геринга стала концепция, в которой предлагалась более сложная схема цветового анализа излучений [131; 176; 46; 153; 154]. Она предусматривала уже две последовательные стадии анали-

за — рецепторную и нейрональную (рис. 1.4) и объединяла в себе две одностадийные модели — Гельмгольца и Геринга. В двухстадийной модели на первом этапе анализ световых излучений осуществляется тремя рецепторными приемниками, а далее, на второй стадии, информация преобразуется нейрональной системой из двух цветоопponentных и одного яркостного механизмов. В настоящее время такая двухстадийная модель цветового зрения

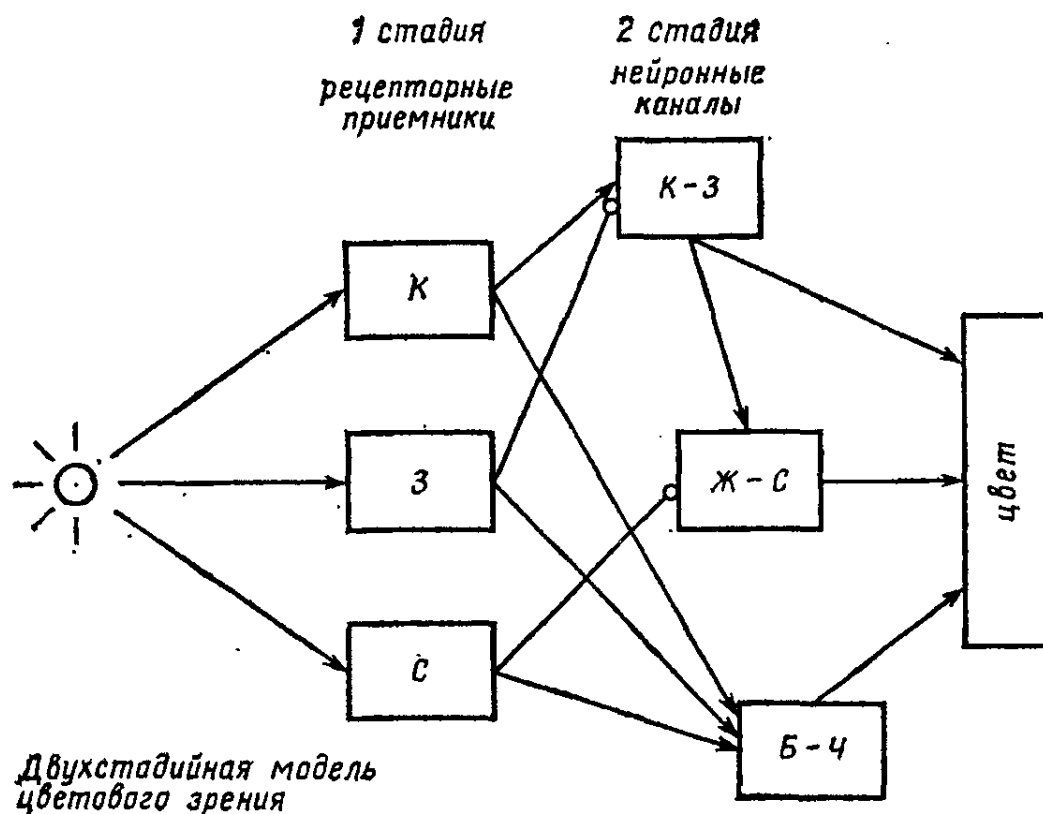


Рис. 1.4. Блок-схема двухстадийной модели цветового зрения. Информация от рецепторов (1 стадия анализа) передается вначале на систему из двух хроматических и одного ахроматического каналов (2 стадия анализа) и только после этого поступает в систему формирования цветового перцепта

имеет наибольшее число приверженцев, хотя внутреннюю структуру каждой стадии разные исследователи представляют себе по-разному.

В первой половине XX в. основное внимание обращалось на модификацию рецепторного звена. Обсуждалась очень остроумная гипотеза о возможности четырех разных рецепторных приемников, гипотеза об однородности сетчатки, согласно которой все приемники сетчатки являются одинаковыми, но сам приемник имеет сложную трехпигментную структуру; полихроматическая гипотеза Хартриджа [39] предполагала наличие 6—8 разных приемников и т. д. Обзор и подробный анализ этих гипотез можно найти в работе Леграна [136].

Но во второй половине XX в. акценты смещаются, все теоретическое внимание исследователей переходит на обсуждение

структуры второй, нейрональной, стадии цветового анализа излучений. Причин для этого было несколько. Самая главная причина заключалась в том, что в 50-е и особенно в 60-е гг. целый ряд исследователей в совершенно блистательных экспериментах выявили реальную структуру рецепторных приемников сетчатки, участвующих в анализе спектрального состава излучений. Это, в первую очередь, биохимические исследования пигментов рецепторов сетчатки, проведенные Брауном и Уолдом [65], электрофизиологические исследования спектральных характеристик отдельных рецепторов, проведенные с помощью микроэлектродной техники Томита с сотрудниками [202], микроспектрофотометрические измерения отдельных рецепторов, проведенные Брауном и Уолдом [65], а также Марксом, Доубелом и МакНиколем [145], микроденситометрические измерения характеристик отдельных рецепторов в интактной сетчатке [171]. Эти и последующие за ними работы выявили, что сетчатка человека и наиболее похожая на нее сетчатка приматов содержит только три типа колбочковых пигментов, которые распределены между тремя типами колбочек, так что одна колбочка содержит только один пигмент.

Другие, не менее важные причины, заключались в том, что в 50-е гг. были впервые разработаны психофизические и нейрофизиологические методы исследования цветовой оппонентности. В начале 50-х гг. американские исследователи Л. Харвич и Д. Джемсон разработали психофизический метод кансильций для измерения цветовой оппонентности, и впервые сумели получить экспериментально цветооппонентные характеристики зрения человека, а в конце 50-х гг. Светихин и МакНиколь зарегистрировали в сетчатке у рыбы клетки с цветооппонентными спектральными характеристиками.

Последующий за этими работами нейрофизиологический «бум» привел к открытию целого ряда цветооппонентных клеток не только в сетчатке рыбы, но и в сетчатке других животных, и в частности — приматов. Вслед за этим цветооппонентные клетки были обнаружены в более центральных звеньях зрительной системы — наружном коленчатом теле и стриарной коре [40; 207; 150]. Постепенно становилось понятным, что каждый цветооппонентный канал представляет собой не просто отдельную клетку, аналогично рецепторам сетчатки, а сложную нейрональную сеть. Возникает вопрос — каким же образом информация, распределенная по этим сложным нейронным сетям, преобразуется в целостное и нераздельное ощущение, которое мы называем цветом?

1.9. Трехстадийная концепция цветового зрения

Принципиальное значение для ответа на этот вопрос имеет одно из важнейших открытий нейрофизиологии XX в. — обнаружение в сенсорных системах у животных нейронов — детекторов. Первые исследования в этом направлении, проведенные на низ-

ших животных (лягушках) [17] и высших животных (кошках) [116; 117], выявили, что в сетчатке у лягушки и в коре у кошки существуют клетки, селективно реагирующие либо на освещение (*on* — клетки по Кафлеру или *B* — клетки по Юнгу), либо на затемнение (*off* — клетки по Кафлеру или *D* — клетки по Юнгу) локальных участков рецепторной поверхности сетчатки. Их называли соответственно детекторами света и детекторами темноты.

Последовавшие затем серии электрофизиологических исследований Хьюбела и Визеля на мозге кошки и обезьяны взбудоражили научный мир открытием целого ряда детекторов, настроенных на самые различные характеристики сигналов. Наиболее эффективными были открытия детекторов ориентации линий, которые являются теперь классическим примером для иллюстрации принципов переработки сенсорной информации в коре больших полушарий. Хьюбел и Визел показали, что детектирование ориентации линии происходит со значительной селективностью: диапазон углов оптимальной для данной клетки ориентации не превышает 10—15°. Клетки, детектирующие одну и ту же ориентацию, сгруппированы вертикально по слоям в виде «колонок» нейронов, причем соседние колонки детектируют «соседние» ориентации. Последовательное смещение микроэлектрода параллельно поверхности коры обнаруживает серию колонок, последовательно настроенных на все больший и больший угол поворота линии в поле зрения. Набор колонок, необходимых для детектирования всех ориентаций от 0 до 180° (макроколонка), занимает на поверхности коры участок длиной 800 микрон. Эти исследования показали, что набор отдельных детекторов, каждый из которых настроен на свой угол ориентации, объединяется в нейронную систему, детектирующую всевозможные ориентации (макроколонку). Такая нейронная система оказывается характеризуется не только функциональной, но и морфологической структурой.

Ориентация линий не является привилегированным признаком детектирования. Выявлены детекторы направления движения, доминантности левого или правого глаза, детекторы удаленности объекта (глубины), детекторы углов и др. Показательно, что чем более удалена от сетчатки область мозга, в которой обнаружены те или иные детекторы, тем более избирательны, тем более специфичны они по детектируемым характеристикам стимула. Например, клетки II и IV слоев 17 поля коры по Бродману (которое называется стриарной корой или первичной проекционной зоной), на которых непосредственно оканчиваются волокна, идущие из подкорковых центров, детектируют такие простые признаки, как граница света и тени на данном участке сетчатки, а клетки, следующие за ними в 17 и 18 полях, выделяют уже ориентацию линии независимо от местоположения на сетчатке и углы, следующие за ними клетки 18 и 19 полей уже специфичны не только к ориентации линии, но и ее ширине и длине и т. д. В самые последние годы в Англии, ФРГ, Шотландии исследователи обнаружили у обезьян в задней височной извилине, лежащей на границе височ-

ной, теменной и затылочной долей, клетки, специфичные к очертаниям лицевой части человека и обезьяны [169].

Наличие цветовых детекторов в коре обезьяны показано еще в работах Леннокс-Бухтала [137]. Зеки обнаружил в коре обезьяны два типа цветовых детекторов, специфичных к апертурным

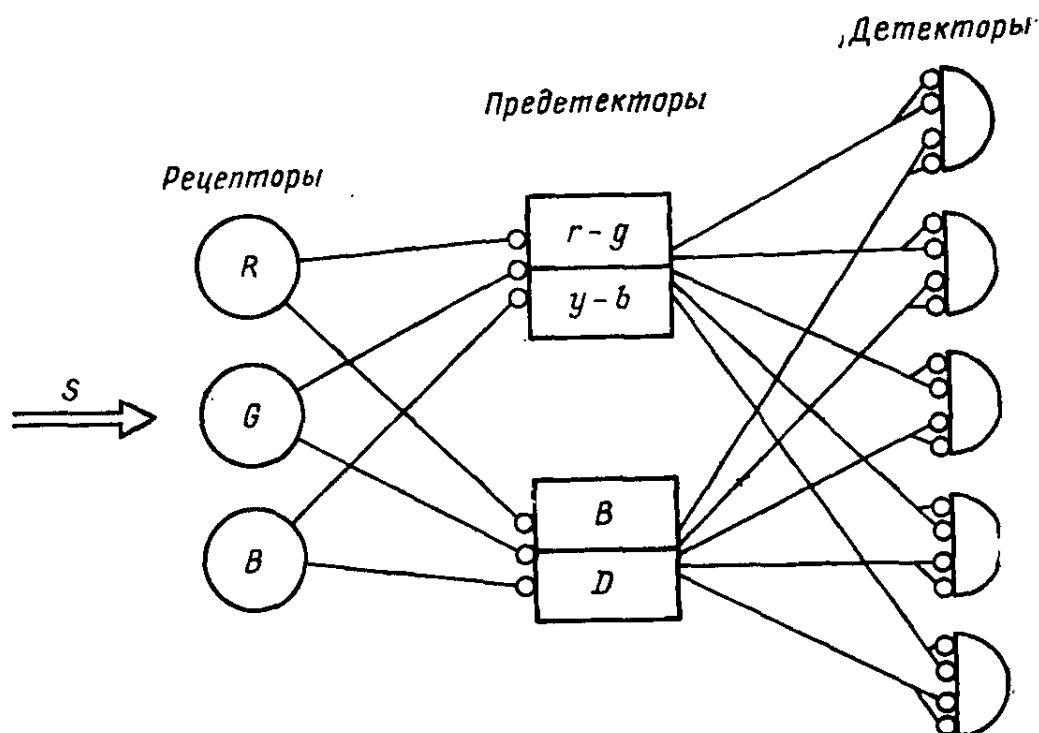


Рис. 1.5. Блок-схема трехстадийной модели цветового зрения. Световое излучение анализируется вначале на рецепторном уровне (1 стадия), затем полученная информация преобразуется в двух подсистемах хроматической и ахроматической (2 стадия). Они имеют одинаковую структуру — каждая из них представляет собой два реципрокных канала, настроенных на некоторый физический параметр излучения. Последующий анализ производится цветовыми детекторами (3 стадия), специфика которых заключается в особой форме синтагматической связи с четырьмя каналами ахроматической и хроматической подсистем. За счет этой специфики в детекторе формируется сенсорный цветовой образ, характеризующийся цветовым тоном, насыщенностью и светлотой, и только после этого цветовой анализ излучения заканчивается, а этот образ поступает в систему зрительного восприятия для формирования перцепта

цветам, т. е. анализирующих только спектральный состав излучения, и специфичных к предметным цветам, т. е. к комбинации спектральной характеристики поверхности с характеристиками источника освещения [226].

Открытие нейронов-детекторов позволяет придать психофизиологическим моделям цветового зрения информационную законченность, рассматривая их как третью, итоговую стадию переработки сенсорной информации о зрительных стимулах (рис. 1.5). В чем же состоит специфика вклада нейронов-детекторов в цветовой анализ излучений?

Этот вопрос на самом деле может быть задан и в более общей форме: в чем состоит специфика вклада нейронов-детекторов вообще в анализ зрительных стимулов? Исследованием этой общей проблемы в настоящее время занято значительное число исследователей [40; 43; 33; 117; 23; 45]. Но мы рассмотрим здесь только одну из гипотез, касающуюся цветового зрения.

Эта гипотеза разрабатывается авторами данной книги в течение последних десяти лет на базе экспериментальных исследований цветового зрения человека и животных [30; 12; 31; 29; 14].

В основании гипотезы лежат две новые идеи о функциональной организации цветового анализатора излучений. Для иллюстрации этих идей можно обратиться к схеме трехстадийной модели цветового зрения, приведенной на рис. 1.5.

Первая идея заключается в том, что пострецепторная нейронная сеть представляет собой набор попарно реципрокных каналов передачи информации. Цветовой анализатор содержит в своем составе только две пары таких каналов — хроматическую и ахроматическую. Каждая пара каналов специализируется на свой физический параметр излучения. Хроматические (оппонентные) каналы анализируют частотный состав излучения, который затем в детекторе преобразуется в такую сенсорную характеристику, как цветовой тон. Ахроматические (неоппонентные каналы) анализируют интенсивность излучения, которая в детекторе цвета преобразуется в яркость или светлоту. Если бы зрительная система анализировала еще какие-либо физические параметры излучения (например, фазу электромагнитной волны), то в составе нейронной сети анализатора появилась бы еще одна пара таких же реципрокных каналов для анализа фазовых характеристик излучения. Две нейрональные подсистемы — хроматическая и ахроматическая — получают одну и ту же информацию от рецепторов, но перерабатывают ее независимо друг от друга и каждая по своему. Переработанная в них информация поступает на множество цветковых детекторов, каждый из которых, возбуждаясь, вызывает в коре сенсорный образ отдельного апертурного цвета.

Вторая идея заключается в том, что нейроны-детекторы имеют специфическую организацию синаптических входов, через которые поступают возбуждения от хроматических и ахроматических каналов. Эта специфика во взаимной зависимости коэффициентов синаптической передачи на входе нейрона-детектора, которые подобраны так, что сумма квадратов этих коэффициентов всегда постоянна. В математическом смысле значения коэффициентов передачи информации от цветковых каналов к нейронам-детекторам удовлетворяют условию расположения точек на сфере. Отсюда и название этой трехстадийной модели — сферическая модель цветового зрения.

Преобразование возбуждений четырех цветковых каналов системой четырех нормированных по своим весам синапсов каждого цветкового детектора приводит к тому, что возбуждение детектора цвета на поверхности сферы определяется окончательно только

через три независимые угловые характеристики, представляющие тон, светлоту и насыщенность. Причем если цветовой тон формируется в подсистеме хроматических каналов, светлота — в подсистеме ахроматических каналов, то насыщенность формируется целиком на третьей стадии анализа, на уровне цветowych детекторов как следствие нормировки, обеспечивающей сферическую организацию цветов. Этим же объясняется отсутствие однозначной связи между насыщенностью и каким-либо физическим параметром излучения.

* * *

Целью этого раздела было формирование у читателя исторического контекста, без которого трудно установить масштабные соотношения между различными теоретическими и экспериментальными работами в области цветового зрения. На обложках книги приводятся цветные иллюстрации, которые дают некоторое представление о моделях цветового зрения, характерных для разных исторических периодов. На лицевой стороне обложки внизу показан линейный цветовой спектр, в котором предполагается прямая связь между длиной волны излучения и цветом, а наверху — цветовой круг Ньютона, который объясняет, почему нельзя однозначно соотносить цвета непосредственно с отдельными излучениями.

На четвертой странице обложки приводятся цветные иллюстрации геометрических моделей цветового зрения, основанных на различных концепциях строения цветового анализатора (сверху вниз): цветовой треугольник, евклидова плоскость оппонентных цветов и сферическая модель цвета.

ПСИХОФИЗИКА ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Глава 2.1

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ПСИХОФИЗИКИ

2.1.1. Психофизическая функция

При изложении нашего представления о психофизиологическом подходе к исследованию зрительной системы мы отмечали, что феноменология зрения должна основываться на психофизических принципах описания и измерения психологических феноменов. Поэтому, прежде чем начинать изложение феноменологии цветового зрения, мы рассмотрим основные принципы психофизического анализа психических явлений.

Психофизика как самостоятельное направление экспериментальной психологии была основана в XIX в. немецким психологом Фехнером (1801—1887), сформулировавшим основные идеи психофизического исследования и разработавшим первые методы психофизических измерений. В XX в. психофизика интенсивно развивается под влиянием таких исследователей, как Терстон (1887—1955) и Стивенс (1906—1973).

Основная идея психофизики заключается в постулировании принципиальной возможности установления функциональной связи между специфическими объектами как источниками воздействия на органы чувств человека (они называются стимулами) и ощущениями как актами осознания этих воздействий. Такая связь называется психофизической функцией. В психофизиологическом анализе мы можем отвлечься от философского понимания акта осознания ощущения как рефлексии и ограничиться операциональным содержанием понятия, рассматривая акт осознания ощущения как построение сенсорной шкалы. Сенсорной шкалой называется тройка, состоящая из множества ощущений, множества чисел и отношения эквивалентности между элементами обоих множеств. Аналогичным образом вводится и понятие стимульной шкалы как тройки, в которую входят множество физических объектов, множество чисел и отношение эквивалентности между элементами обоих множеств.

Психофизическая функция устанавливает зависимость шкальных значений сенсорной шкалы (значение функции) от шкальных значений физической шкалы (аргумент функции). Поскольку и то, и другое задано обычно числами, то психофизическая функция устанавливает связь между двумя множествами чисел, одно из которых представляет стимулы, а другое — ощущения или сенсорные образы этих стимулов.

Зачем нужны психофизические функции? Они дают нам возможность целенаправленно и с большой точностью и избирательностью управлять психическими процессами, в частности ощущениями. Психические феномены принадлежат исключительно индивидуальному опыту субъекта, и у нас нет никакой возможности непосредственного оперирования этими феноменами. До настоящего времени единственную возможность однозначно опосредованного воздействия на психические процессы дает нам физическая стимуляция органов чувств. Но реализация этой возможности зависит прежде всего от нашего знания связей между стимулом и ощущением, т. е. от психофизической функции. Зная эту связь, т. е. имея в распоряжении функцию типа $R=f(S)$, где S — это значение физического измерения стимула ($S_1—S_n$), а R — величина субъективной реакции ($R_1—R_n$), предсказать ощущение, соответствующее тому или другому стимулу, есть дело простого расчета.

Очевидно, что точность расчетов зависит непосредственно от функции связи f , т. е. от ее числовых свойств. Это в свою очередь зависит от исходных измерений параметров R и S . Например, если измерения R и S дают возможность построить для них шкалу отношений, то функция f может устанавливать пропорциональную зависимость, а если R или S является порядковой шкалой, то психофизическая связь между ними ограничивается установлением не более чем монотонности.

Таким образом, для построения психофизической функции существенны не только физические измерения стимулов, но и психологические измерения реакций на эти стимулы. Но, в то время как физические измерения достаточно хорошо известны не только физикам и пользуются доверием у исследователей разных направлений, принципы психологических измерений известны только узкому кругу специалистов, работающих в области психофизики, математической статистики и математической психологии. Поэтому будет целесообразно несколько подробнее остановиться на принципах психологических измерений, или субъективного шкалирования.

2.1.2. Психологические шкалы

В основе субъективных измерений лежит процедура приписывания чисел элементам из множества реакций. Это приписывание производится по определенным правилам. Правила заключаются в том, чтобы некоторые отношения, которые установлены для чисел, выполнялись также и на множестве реакций. Иначе говоря, формальные операции над числами должны иметь однозначную содержательную интерпретацию в психологических терминах.

Общепринятая классификация включает в субъективные измерения построение четырех основных типов шкал.

Шкала наименований, или классификационная шкала. Она строится на единственном отношении — эквивалентности. Испы-

туемый относит к одному числовому классу все ощущения, которые он считает одинаковыми по установленному экспериментатором параметру. Это позволяет экспериментатору отнести к этому числовому классу определенное подмножество стимулов, выделив его из всего множества стимулов. Деления на шкале наименований соответствуют критериям, по которым испытуемый производил классификацию. Способность человека установить, эквивалентны или нет два психических феномена, настолько очевидна, что возможность построения шкалы наименований для психических явлений даже значительно более сложных, чем сенсорные образы, не вызывает сомнений.

Основным достоинством шкалы наименований является возможность построения системы психологической спецификации для разных классов физических объектов, что имеет большое практическое значение. Примером такого типа спецификаций могут служить широко известные в технике системы так называемого Стандартного Наблюдателя в фотометрии и колориметрии для световой и цветовой спецификаций излучений, или система Манселла для цветовой спецификации бумажных выкрасок.

Шкала порядка. Она строится на основании уже двух отношений: эквивалентности и порядка. Естественно, что далеко не всегда ощущения можно подчинить отношению порядка. Например, просто так невозможно оценить, что больше, красный спектральный цвет или оранжевый. Однако если оценивать эти цвета по отношению их субъективного отличия от спектрального желтого цвета, то все испытуемые (с нормальным цветовым зрением и сохраненными когнитивными функциями) легко устанавливают, что красный цвет больше отличается от желтого, чем оранжевый. Если же попросить оценивать эти же цвета по сходству с желтым цветом, то отношение порядка будет противоположным, т. е. оранжевый будет больше похож на желтый, чем красный. Такие упорядочивания по отдельным свойствам широко используются не только в психологии, но и в педагогике, в спорте, в социологии и т. д., поэтому порядковое шкалирование, так же как и классификация, — общепризнанная процедура.

Шкала интервалов. Построение этого типа шкалы дополнительно к отношениям эквивалентности и порядка требует возможности устанавливать равенство попарных различий между оцениваемыми объектами. Другими словами, требуется установить равенство субъективных интервалов. Разработка такой шкалы позволяет использовать больше свойств существующих числовых систем в качестве психологических операций над образами. Так, например, шкальные значения в данном случае можно складывать и вычитать, чего нельзя делать в шкалах наименований и порядка. Построение шкалы интервалов для субъективных оценок является значительным достижением при измерении. Но, с другой стороны, здесь нет интуитивной очевидности, что человек может делать количественные оценки в соответствии со шкалой интервалов. Особенно если субъективные оценки нельзя прямо со-

поставить с некоторым физически измеряемым свойством оцениваемых объектов, как это довольно часто происходит в психологических исследованиях. Тем не менее Терстон [200; 201] и Стивенс [191] показали, что очень часто удается построить шкалу интервалов и для сенсорных и для несенсорных феноменов.

Шкала отношений. Такой тип шкалы требует дополнения шкалы интервалов еще одной операцией — установления равенства попарных отношений. Эта операция предусматривает возможность оценивать абсолютную величину субъективной реакции относительно некоторой начальной точки отсчета. В отличие от шкалы интервалов, где нулевая точка шкалы не фиксирована и может произвольно сдвигаться, для шкалы отношений устанавливается единственное нулевое значение, т. е. определяется нулевая точка шкалы. Это позволяет пользоваться практически всеми свойствами числовых систем для анализа психологических явлений. Однако в соответствии с формальными возможностями шкалы отношений растут и методические трудности ее построения для различных сенсорных модальностей [191].

2.1.3. «Сильные» (метрические) шкалы

Шкалы интервалов и отношений можно назвать «сильными» шкалами, поскольку по результатам таких измерений можно строить более точные психофизические функции, к ним можно применять более тонкий статистический аппарат по сравнению с двумя первыми типами шкал. При построении психофизических функций это особенно существенно, поскольку физические шкалы в большинстве своем принадлежат именно к «сильным» типам (например, шкалы температур Цельсия и Фаренгейта — это интервальные шкалы, а шкалы длин и весов или температурная шкала Кельвина — шкалы отношений), хотя, конечно, широко применяются и «слабые» шкалы (например, порядковая шкала твердости минералов).

Формальные свойства рассмотренных выше шкал (не считая шкалы наименований) позволяют проиллюстрировать еще одну важную идею психофизики, которая заключается в предположении количественной природы психических и, в частности, сенсорных феноменов. Это означает, что множество феноменов одного класса можно представить как количественные вариации одного и того же феномена, рассматривая его как единственную переменную. Эта идея имеет большое значение для психофизиологического подхода к зрению, поскольку сразу ориентирует исследователя на такую организацию нейронных сетей, в которой принципиально дискретные свойства нервной системы (нейронный импульс, сам нейрон, функциональные локусы на клеточной мембране, синапсы) должны преобразовывать количественное изменение непрерывной физической переменной в соответствующее изменение сенсорной переменной.

Первые психофизические методы разрабатывались исходя именно из этой идеи выделения сенсорной переменной, определения связанной с ней стимульной переменной (физического коррелята ощущения) и построения ее психофизической функции. При этом для психофизиков большое значение имели методические процедуры построения именно шкалы отношений. Созданием таких методов и начиналась психофизика. Фехнер в своих разработках основное внимание направил на два аспекта психофизической задачи: определение нулевой точки сенсорной шкалы, которая называется абсолютным сенсорным порогом, и определение метрической единицы для шкалы, называемой дифференциальным или разностным порогом. Он разработал три процедуры для измерения абсолютного и дифференциального порогов: метод минимальных измерений, метод средней ошибки и метод постоянных раздражителей [86].

Эти методы и их последующие модификации подробно описаны как в отечественной специальной литературе [1; 15], так и в зарубежной [4; 95; 191], поэтому нет необходимости их здесь излагать. В исследованиях цветового зрения этими методами получено очень много данных. Отметим только, что наиболее надежные и точные измерения дает метод постоянных раздражителей (другое название: метод констант), но он требует и наибольшего объема замеров. Когда необходимо провести большие массивы измерений, чаще используется метод минимальных изменений (другое название: метод границ). В случае субъективного подравнивания одного стимула к другому часто используется метод средней ошибки (другие названия: метод установки, метод подравнивания).

Если есть основания предполагать влияние несенсорных переменных на результаты измерения порогов, рекомендуется применять методы обнаружения сигналов [199], позволяющие разделить в реакциях испытуемого влияние сенсорных и несенсорных факторов. Эти методы также подробно рассмотрены в указанной выше литературе.

Все перечисленные здесь методы используются как для определения абсолютного порога, так и для дифференциального, однако в зависимости от той или другой задачи меняются статистические меры порога.

Имея возможность определить нулевую точку шкалы (абсолютный порог) и единицу расстояния на шкале (дифференциальный порог, или е. з. р. — едва заметное различие) можно построить «сильную» сенсорную шкалу. Она называется шкалой накопленных е. з. р. Такой способ построения шкалы называется косвенным, поскольку не все свойства шкалы следуют из прямых экспериментальных измерений (например, в модели Фехнера постулируется субъективное равенство е. з. р. в разных точках шкалы).

В отличие от фехнеровского косвенного метода построения «сильных» шкал Стивенс и его сотрудники [191; 192] разработали прямые методы построения таких шкал на основе оценки аб-

·солютной величины ощущения и оценки субъективного отношения одного стимула к другому. Эти два метода имеют модификацию, когда испытуемый не оценивает предложенные экспериментатором стимулы, а сам устанавливает их в заданном отношении или меняет их на заданную величину, как в методе подравнивания.

Эти прямые методы построения «сильных» шкал были избавлены от необходимости введения априорных положений в процедуру, но они имели свой дефект. Он заключается в психологической трудности для необученного испытуемого устанавливать субъективные метрические отношения для воспринимаемых стимулов. Это приводит к большой variability производимых испытуемым оценок или установок. Зачастую она превосходит величину самой оценки [24].

В то же время операции упорядочивания или классификации значительно проще и стабильнее. Эти взаимодополняющие друг друга свойства — простота и стабильность «слабых» шкал и точность «сильных» шкал — приводят к идее разработки таких процедур, которые позволили бы строить шкалу интервалов или отношений на основе оценок порядка или эквивалентности.

2.1.4. Производные шкалы

Такие шкалы можно назвать «производными» шкалами интервалов или отношений, в отличие от первичных или прямых шкал, которые строятся методами Стивенса. Для первичной шкалы субъективные отношения между стимулами и числовые операции связаны друг с другом непосредственно процедурой эксперимента. Производная шкала имеет методически более сложную структуру. Она требует дополнительной обработки первичных шкальных значений, и понятно, что дополнительная работа имеет смысл только в том случае, если «производная» шкала будет «сильнее» первичной. Это может быть основано на теоретических допущениях, что анализируемые оценки обладают дополнительными свойствами, кроме тех, которые установлены эмпирическими операциями в опыте, т. е. здесь предусматривается построение развитой модели шкалирования.

Модель шкалирования Фехнера является примером построения производной шкалы отношений на базе оценок равенства или порядка. Все пороговые методы по существу используют бинарную классификацию (ответы типа «да-нет», либо «больше-меньше») при сравнении тестового стимула с эталоном. Первичные оценки представляют собой либо математическое ожидание, либо вариативность выборки ответов. Все остальное построение основывается уже на теоретических допущениях, что абсолютный порог можно интерпретировать как нулевую точку шкалы, что дифференциальные пороги соответствуют расстояниям на шкале и т. д.

Конечно, эти допущения не всегда могут быть справедливы, но там, где они выполняются, можно получить «сильную» шкалу, основываясь на простых эмпирических данных.

Специфической особенностью фехнеровской и стивенсовской моделей шкалирования является наличие очевидного физического коррелята, необходимого для построения субъективной шкалы ощущения. Например, при построении шкалы воспринимаемой яркости света физической переменной служит интенсивность излучения, которую можно использовать как стимульную базу субъективной шкалы. Такими методами был построен целый ряд психофизических функций, которые сейчас широко используются в светотехнике, акустике и других технических областях.

Но по мере углубления в психологическую феноменологию становилось ясно, что многие сенсорные феномены имеют довольно сложную структуру и определить физические корреляты этих феноменов очень непросто сама по себе задача, а в некоторых случаях и просто не имеющая решения.

Проблемы субъективного шкалирования психических явлений, не имеющих однозначной связи с простыми физическими характеристиками стимуляции, привели к созданию нового направления в психофизике, связанного с именем Терстона [200; 201].

2.1.5. Модель шкалирования Терстона

Психофизическая идея Терстона заключалась в том, чтобы построить субъективную шкалу, основываясь только на структуре внутренних взаимоотношений между реакциями. Набор физических объектов может представлять собой просто шкалу наименований, поскольку стимульный параметр, соответствующий исследуемому субъективному признаку и по которому можно хотя бы упорядочить стимулы, априори неизвестен. Когда субъективная шкала построена, можно в соответствии с этой шкалой установить и необходимую последовательность объектов-стимулов. Теперь, анализируя объекты с физической точки зрения, уже значительно легче выявить ту стимульную характеристику, которая лежала в основе субъективных оценок.

Рассмотрим, например, процедуру построения шкалы «красоты» цвета с использованием закона сравнительных суждений Терстона. Стимулами могут служить образцы из атласа Мансела, имеющие разные цвета. Испытуемому предлагается рассмотреть по очереди все возможные пары образцов и в каждой паре выбрать более «красивый» цвет. Каждая пара предъявляется много раз, и определяется частота предпочтения каждого цвета при сравнении с остальными.

На этом первом шаге для исходного набора цветных образцов строится порядковая шкала частот предпочтения. На втором шаге вводится теоретическое допущение, что дисперсия различения пары стимулов распределена по нормальному закону. Тогда субъективная разность между двумя стимулами S_i и S_j может быть измерена в терминах нормированной дисперсии для наблюдаемой в опыте частоты суждения: стимул S_i более красивый, чем стимул S_j . Определение значений попарных разностей даст возмож-

ность построить шкалу интервалов для такого свойства стимулов, как красота цветных карт, хотя физические корреляты этой красоты остаются неизвестными.

Получив возможность расположить стимулы по субъективной шкале красоты, можно перейти к обратной процедуре — выявить, какой физический параметр в стимулах меняется в соответствии с полученной шкалой красоты, и проверить, можно ли интерпретировать этот параметр как физический коррелят красоты.

Однако модель Терстона предполагает обязательную одномерность шкалируемого свойства объектов, в данном случае «красоты» цветных образцов. Таким образом, независимо от того, сколько физических характеристик стимула определяет оценку «красоты» цвета, психологически все цветовые образцы должны быть выстроены в некоторую одномерную последовательность по степени красоты. Если же в действительности для оценки красоты цвета используется больше, чем одна субъективная размерность (как, например, при оценке различий между апертурными цветами: одна — для цветового тона, другая — для насыщенности), то, используя модель Терстона, построить адекватную шкалу «красоты» цвета невозможно. В лучшем случае это будет какая-то проекция действительных шкал в одномерное пространство, на одну шкалу, и восстановить эти исходные шкалы по имеющейся единственной шкале, конечно, невозможно.

Предположение одномерности шкалируемой сенсорной характеристики входит не только в модель Терстона, но и в модели шкалирования Фехнера и Стивенса тоже. Например, при оценивании стимулов в стивенсовских методах с заданным эталоном каждый стимул сравнивается только с каким-либо одним, эталонным стимулом, который играет роль точки отсчета. По существу это дает информацию только о расстоянии на шкале между эталоном и другими стимулами, но расстояния между сравниваемыми стимулами остаются неизвестными, то есть структура пространства заранее сводится к одномерной шкале расстояний.

Естественно, что в этом случае невозможно решить и главную задачу, т. е. построить психофизическую функцию, поскольку нет никакой «подсказки», как упорядочены физические объекты.

Существенные ограничения при определении истинной размерности субъективного пространства вносит методология «черного ящика», когда физические стимулы соотносятся с субъективными образами без учета тех преобразований входной информации, которые осуществляются нейронными сетями. Как мы увидим далее в этой книге, анализ устройства нейронных сетей позволяет понять, почему нет прямого соответствия между размерностями физических характеристик стимулов и субъективных характеристик образов.

Проблемы построения сложных субъективных шкал (их называют также «многомерными» шкалами, или «субъективными пространствами») и их связи со шкалами физических свойств стимуляции привели к разработке методов многомерного шкалирова-

ния [203; 177; 133; 134]. Значение этих методов для психофизиологии определяется возможностью интерпретации осей субъективного пространства не только как психофизических характеристик, но и как нейрофизиологических каналов преобразования информации [184; 29].

Глава 2.2

МНОГОМЕРНОЕ ШКАЛИРОВАНИЕ

2.2.1. Основные положения

В основе модели многомерного шкалирования лежит целый ряд предположений о структуре процессов различения объектов-стимулов.

Физически каждый объект-стимул характеризуется множеством признаков, например, «объем», «форма», «пространственное положение», «высота», «длина» и т. п. Сами признаки могут быть простыми, одномерными и сложными, многомерными. Например, «высота» и «длина» — одномерные признаки, а «форма» и «положение» — многомерные. Отдельный одномерный признак может служить какой-либо одной размерностью более сложного признака. Так, «высота» геометрической фигуры есть одна из размерностей признака «форма». Каждый стимул имеет определенные значения или степень выраженности признака.

Точно так же, как стимул характеризуется набором некоторых физических признаков, перцептивный образ стимула (иногда говорят просто — стимул) можно определить набором субъективных признаков. Психофизикам известно, что такому, например, физическому признаку стимула, как интенсивность светового излучения, субъективно соответствует яркость; такому, как вес, — тяжесть и т. п. Субъективные признаки, так же как и физические, могут быть простые (одномерные) и сложные (многомерные). Однако физическая размерность стимула и субъективная размерность образа в общем случае не совпадают. Это несовпадение определяется тем, что на пути от внешнего воздействия к субъективному феномену лежит сложная нейронная сеть, от которой также зависит размерность феноменального пространства. Рассматривая соотношение физических свойств стимула и субъективных признаков образа, необходимо всегда помнить об этих преобразованиях. На основе такого подхода из психофизических данных можно получить важную информацию об организации этой нейронной сети.

Многомерное шкалирование основывается на положении, что различение стимулов определяется расхождением по ограниченному числу простых субъективных признаков, которые явно или неявно учитывают люди при суждениях о различии или сходстве стимулов. Исходя из этого положения и ставится главная

задача многомерного шкалирования — найти минимальное число субъективных признаков, определяющих различие стимулов человеком, и вычислить значения признаков, которыми характеризуются данные стимулы.

Такая постановка задачи, т. е. выявление системы базисных субъективных признаков стимула независимо от их физических коррелятов, позволяет подойти по-новому и к решению основной психофизической задачи — построению функции, связывающей субъективную шкалу стимулов с физической. В отличие от традиционного подхода, когда для заданного физического признака стимулов строится соответствующая субъективная шкала и определяется связывающая их психофизическая функция, многомерное шкалирование дает возможность для заданного субъективного признака стимула определять его физический коррелят, т. е. брать за основу не физическую, а психологическую характеристику стимула. Такой подход к построению психофизической функции может быть полезным для случаев, когда один субъективный признак определяется системой нескольких физических признаков или когда изменение одного физического признака ведет к изменению сразу нескольких субъективных признаков.

Решение задачи многомерного шкалирования основано на использовании понятия психологического пространства, точки которого представляют исходные стимулы. Аналогично геометрическим представлениям вводится система координат, число которых определяется числом простых субъективных признаков. Это число задает размерность психологического пространства. Оси координат представляют собой шкалы соответствующих субъективных признаков, и положение точек-стимулов в пространстве задано шкальными значениями признаков. Число субъективных шкал и шкальные значения стимулов характеризуют пространственную модель многомерного шкалирования.

Следующее положение, которое также лежит в основании многомерного шкалирования, касается суждений о сходстве или различии между стимулами. Эти суждения предполагаются связанными с положением точек-стимулов в пространстве так, что чем более сходны между собой стимулы, тем ближе друг к другу в пространстве представляющие их точки, и, наоборот, увеличение воспринимаемого различия между стимулами означает большее пространственное разделение соответствующих точек. Иначе говоря, предполагается, что расстояние между точками в пространстве есть некоторая функция от субъективного сходства или различия. Метрическая задача многомерного шкалирования заключается в том, чтобы через получаемые суждения о сходстве или различии между стимулами определить расстояния между точками. Решение задачи состоит в построении модели субъективного расстояния в психологическом пространстве.

Формально общая задача многомерного шкалирования выражается следующим образом. По заданной симметричной матрице различий между стимулами нужно построить метрическую и про-

пространственную модели стимулов, т. е. определить размерность пространства и координаты точек-стимулов в этом пространстве таким образом, чтобы матрица расстояний, вычисленных между этими точками на основании метрической модели расстояния, была бы в смысле некоторого критерия возможно более близка к исходной матрице различий [34].

В многомерном шкалировании существует два подхода к решению этой общей задачи: метрический и неметрический. В метрическом многомерном шкалировании на первом этапе строится модель субъективного расстояния. Исходные оценки сходств или различий преобразуются таким образом, чтобы числовые значения удовлетворяли аксиомам геометрического расстояния. На втором этапе по матрице абсолютных расстояний рассчитываются координаты точек и определяется размерность пространства. Для неметрического шкалирования существенными являются не абсолютные числовые значения оценок сходства, а только их порядок. Пространственная модель строится прямо по исходным данным о сходствах или различиях, при этом предполагается, что исходные оценки и межточечные расстояния связаны некоторой неизвестной и монотонной зависимостью, т. е. порядок межточечных расстояний должен соответствовать порядку исходных оценок.

Очевидно, что если исходные данные представлены в виде действительной симметричной матрицы порядка n с элементами, не равными нулю, то всегда можно получить конфигурацию точек в пространстве размерности $(n-1)$, удовлетворяющую этому условию. Однако если учитывать главную задачу многомерного шкалирования — определение минимальной размерности пространства, — то задача построения пространственной модели сразу становится нетривиальной. Это наглядно иллюстрируется теоремой Гуттмана, которая гласит, что элементы действительной симметричной матрицы порядка n могут быть строго монотонны с расстояниями между n точками в действительном евклидовом пространстве размерностью не более чем $(n-2)$ только в том случае, если элементы матрицы не равны нулю и не совпадают друг с другом [12].

Иначе говоря, возможность уменьшения размерности при условии сохранения монотонности связана с дополнительными ограничениями, которым должно удовлетворять искомое решение. Последнее в свою очередь означает, что исходные данные должны обладать значительной избыточностью по сравнению с искомым решением. В каком случае это возможно? Конфигурация точек в пространстве определяется nr степенями свободы (где n — число точек-стимулов, r — размерность пространства). Исходная матрица различий имеет n^2 степеней свободы. Следовательно, избыточность исходных данных будет зависеть от того, насколько число стимулов n больше, чем размерность r . Чем больше число стимулов по сравнению с размерностью, тем больше избыточность исходной матрицы и тем более определенной оказывается прост-

ранственная и метрическая структура данных вплоть до нахождения единственного решения, если, конечно, такое решение возможно в принципе. Шепард показал, что при размерности 2 или 3 для метрического решения практически достаточно 10—15 точек-стимулов [179].

Таким образом, два неметрических условия, на которые ориентируется решение — монотонности и минимальной размерности, — могут дать полную метрическую информацию об исходных данных.

Рассмотрим вкратце принципы достижения монотонности и понижения размерности, которые лежат в основе неметрических алгоритмов.

Достижение монотонности. Условие монотонности означает, что порядок межточечных расстояний d_{ij} должен следовать порядку межстимульных различий D_{ij} . Для того чтобы сделать возможным последовательное сравнение этих двух порядков, различия и расстояния ранжируются в два отдельных ряда от 0 (минимальная величина) до 1 (максимальная величина). Достижение монотонности есть приведение к нулю всех проранжированных разностей $(D_{ij}-d_{ij})$, т. е.

$$\sum (D_{ij}-d_{ij})^2=0. \quad (2.2.1)$$

Положительное значение $(D_{ij}-d_{ij})$ означает, что порядок расстояния меньше порядка различия, а отрицательное — больше. Если данная конфигурация точек (полученная каким-либо произвольным способом) не удовлетворяет условию (2), то конфигурация меняется путем сжатия расстояний с большим рангом и растяжения расстояний с меньшим рангом, чем соответствующий ранг различия. С этой целью для каждой i -й точки по линии, соединяющей ее с j -й точкой, формируется вектор. Направление вектора определяется знаком разности.

Если ранг различия больше ранга расстояния, то вектор направлен от точки i к точке j , а при отрицательной разности вектор направлен обратным образом. Длина вектора зависит от величины различия $(D_{ij}-d_{ij})$. Для каждой точки i формируется $(n-1)$ подобных векторов. Их общее действие можно представить как действие $(n-1)$ -мерного вектора, приложенного к данной точке i . Перемещение всех точек таким образом приводит к новой конфигурации. Понятно, что новая конфигурация не сразу после первого шага будет удовлетворять условию монотонности, поскольку каждая точка сдвигается по компромиссному направлению. Процедура достижения монотонности носит итеративный характер и может состоять из значительного числа шагов [177].

2.2.2. Матрица попарных сходств или различий

Для многомерного шкалирования существенным является определенная организация исходного экспериментального материала в так называемую матрицу сходств. Элементом матрицы (S_{ij}) яв-

ляется некоторая мера сходства между парой стимулов i и j или обратная ей величина D_{ij} — мера различия.

Оценки различий можно получить от испытуемого разными методами. В каждом случае выбор метода шкалирования различий зависит от конкретных экспериментальных условий. Но существует разделение этих методов на два больших класса, которое зависит только от того, какая модель многомерного шкалирования используется для анализа матрицы различий — метрическая или неметрическая.

Условия, налагаемые на элементы матрицы различий в метрическом многомерном шкалировании, строго соответствуют аксиомам расстояния в геометрическом пространстве.

1. Рефлексивность различия:

$$D_{ij}=0 \quad (2.2.2)$$

подразумевает, что различие между двумя идентичными стимулами (диагональные элементы матрицы различий) должно равняться нулю.

2. Симметричность различий:

$$D_{ij}=D_{ji} \quad (2.2.3)$$

означает, что оценка различия не должна зависеть от временных или пространственных перестановок стимулов относительно друг друга при оценивании (симметричные элементы матрицы различий относительно главной диагонали).

3. Аксиома треугольника

$$D_{ij}+D_{jk}\geq D_{ik} \quad (2.2.4)$$

требует, чтобы суммарное различие между любыми двумя парами из трех данных стимулов было не меньше, чем различие между оставшейся парой стимулов.

В терминах теории измерений это означает, что субъективные оценки различий должны представлять собой величины на шкале отношений. Только в этом случае их можно рассматривать непосредственно как расстояние между точками в психологическом пространстве или субъективные расстояния.

Методы для шкалирования психологического расстояния между сложными стимулами в большей части прямо аналогичны методам одномерного шкалирования. Большинство методов вполне могут быть расширены до шкалирования многомерных различий. Однако в каждом случае испытуемый делает более сложное суждение. Прямое расширение моделей требует некоторой модификации [203]. Эти изменения определяются, во-первых, усложнением стимулов и, во-вторых, сменой содержания оценочных суждений. В одномерном случае оценка представляет величину стимула на шкале, тогда как в многомерном шкалировании оценивается психологическое расстояние между парами стимулов. Если в ситуации одномерного шкалирования шкала отношений или интерва-

лов строилась для самих оценок стимулов, то теперь эти шкалы строятся для межстимульных различий.

Несколько более слабые ограничения налагает на элементы матрицы различий модель неметрического многомерного шкалирования. В общем случае достаточно, чтобы оценки различий удовлетворяли отношениям, установленным для шкалы порядка. Методы порядкового шкалирования основываются на ясных и простых принципах, которые легко реализуются в большинстве экспериментальных ситуаций.

Например, испытуемому могут быть предъявлены все пары стимулов одновременно и он должен упорядочить их по степени сходства. Иногда порядок различия оценивается в баллах или в рангах [30].

В некоторых случаях информацию о сходствах можно получить из данных о смещении стимулов. Информацию о смещениях можно получить на основе идентификации испытуемым предъявляемых стимулов. Тогда в клетку ij матрицы заносится число, равное числу случаев, когда испытуемый идентифицировал стимул i как j [177]. Частота случаев идентификации стимула i как j может служить мерой их сходства. Испытуемому можно предложить упорядочить все стимулы в один ряд. Такое упорядочивание производится по отношению к каждому стимулу. Сходство двух стимулов оценивается по частоте их попадания в соседние участки ряда.

Пристального внимания заслуживает вариант, в котором предлагается упростить работу испытуемого, заменив задачу оценивания попарных различий более простой задачей классификации стимулов.

Пусть имеется множество многомерных стимулов (цвета, шрифта, вкусовые качества пищевых продуктов, геометрические фигуры и т. п.). Для данного множества стимулов n выбирается произвольный набор классов « k » (категорий, наименований) так, чтобы каждый стимул всегда можно было бы отнести по крайней мере к какому-нибудь одному классу. Набор классов должен исчерпывать классификацию стимулов. Например, для множества вкусовых качеств пищевых продуктов можно предложить набор из четырех основных классов (кислый, сладкий, горький, соленый). Классификация заключается в отнесении каждого данного стимула к одному или нескольким классам. Причем если стимул относится к одному классу, например «кислый» для вкуса, то класс заполняется полным весом стимула, или единицей, если же стимул относится сразу к двум классам, например «кисло-сладкий», то каждому классу приписывается по половине веса стимула. Если имеет значение место класса в названии, то тому классу, который ставится на первое место, надо приписать больше веса. Процедура распределения весов стимулов при классификации может быть самой различной, необходимо лишь, чтобы сохранялось порядковое соответствие между распределением весов по классам и предпочтением при классификации стимулов.

В результате классификации стимулов по данному набору классов строится матрица E_{ij} , в которой строка определяется номером стимула $S_1—S_n$, а столбец указывает класс ($A_1—A_k$). Элементом матрицы E_{ij} является число, показывающее вес стимула S_i по классу A_j , просуммированный по числу предъявлений. Каждая строка матрицы представляет собой вектор $\vec{R}_i$, компонентами которого служат элементы строки $E_{i1}—E_{ik}$. Все строки образуют векторное пространство реакций размерности « k » (по числу классов). В этом пространстве вводится некоторая мера различия между векторами, и тогда попарные различия всех векторов дадут матрицу субъективных различий между стимулами. Полученная таким образом матрица различий вводит данные в систему многомерного шкалирования.

Такая процедура успешно применялась Шепардом, Кэрролом [180] и Измайловым [11] к данным названия цветов Бойнтон и Гордона [60] для построения пространства цветоразличения.

2.2.3. Построение пространственной модели стимулов

Как уже было сказано, построение психологического пространства предполагает решение двух самостоятельных задач: определения минимального числа осей, необходимых и достаточных для описания структуры межстимульных различий, и вычисления числовых значений, определяющих положение каждого стимула относительно базисных осей координат.

Определение базисной размерности. Определение достаточного числа измерений основано на выборе некоторого критерия, по которому оценивается расхождение между исходной матрицей данных и вычисленными межточечными расстояниями. В идеальном случае это расхождение должно равняться нулю, но в эмпирических данных всегда присутствуют случайные ошибки — шум, величина которого чаще всего неизвестна, поэтому на практике критерий выбирается не нулевой, но достаточно небольшой.

Например, Торгерсон предлагает следующий метод для определения минимальной размерности. Вычисляется центрированная матрица скалярных произведений между стимулами. Характеристические корни этой матрицы упорядочиваются по величине. Размерность определяется по числу собственных векторов, соответствующих наибольшим характеристическим корням, так, чтобы разброс полученных координат вносил достаточно большой вклад в дисперсию (75—95%). Остальная часть дисперсии рассматривается как следствие случайных ошибок [203].

Метод определения минимального числа измерений в ходе построения пространственной модели впервые был предложен Шепардом. Он основан на общем принципе понижения размерности, который представляет собой растяжение больших расстояний и сжатие маленьких расстояний. Действительно, чтобы поместить, например, треугольник в одномерном пространстве, не нарушая условий монотонности, необходимо сжать его меньшие стороны и

растянуть большую. Процедура понижения размерности, так же как и достижение монотонности, основана на формировании множества векторов для каждой точки i , которые должны сжимать маленькие расстояния и растягивать большие. Критерием разделения расстояний на маленькие и большие служит среднее арифметическое от всех межточечных расстояний. Поскольку процедура понижения размерности ориентирована на выполнение условия полной монотонности по отношению к различиям, то вместо рангов расстояний, которые на данном шаге итерации не обязательно удовлетворяют условию монотонности, лучше брать ранг самих различий. Тогда вектор, формирующийся для точки i по отношению к точке j , будет определять направление вектора (от точки i к точке j или наоборот), а величина разности $(D_{ij}-D)$ будет определять длину вектора. Сформированные таким образом $(n-1)$ векторы для данной точки i также рассматриваются как действующие аналогично $(n-1)$ -мерному вектору. Как и в ходе достижения монотонности, на каждом шаге итерации меняется положение всех n точек [177].

При использовании подобных формальных критериев полезно учитывать, что качество аппроксимации исходных данных построенным пространством тем выше, чем больше выбранное число измерений [185]. При увеличении размерности величина ошибки монотонно убывает, поэтому предпочтительнее такое число осей r , при котором эта функция становится достаточно полой.

Формальные критерии определения размерности имеют довольно приблизительную ценность, поскольку в каждом случае выбор критерия оказывается достаточно произвольным. Более важными являются другие критерии, которые основаны на хорошей содержательной интерпретации полученного решения. Содержательная интерпретация есть конечный результат производимого анализа, и в любом случае именно она определяет и значимость построенного пространства, и правильность выбора размерности.

Поэтому некоторые авторы предлагают производить отображения отдельно в одно-, двух-, трех- и n -мерные пространства, строить оптимальные конфигурации точек и затем выбрать из них такую, которая с точки зрения содержательной интерпретации даст наилучшее решение [133; 134]. Для хорошей интерпретации существенно правильное направление осей координат. В некоторых случаях направление осей координат выбирается в ходе самого алгоритма построения пространственной модели, но в большинстве алгоритмов многомерного шкалирования оси координат имеют произвольное направление, поэтому для облегчения содержательной интерпретации используют вращение пространства с тем, чтобы получить оси, связанные с определенными группами стимулов. Аналогичным вспомогательным средством является и метод приведения к главным осям [34].

Обычно только небольшое число осей получает удовлетворительную интерпретацию, остальные измерения чаще всего являются следствием экспериментального шума. Некоторые измерения

могут быть связаны с отдельным подмножеством стимулов или с данным типом испытуемых, поэтому большой разброс, полученный по данной размерности, еще не означает ее общей важности. Из этого следует очень важный вывод, что окончательное решение не может быть основано на результатах отдельных экспериментов, а необходимо исследование независимых групп данных с привлечением различных методов многомерного шкалирования.

Вычисление координат. К настоящему времени для вычисления координат точек в субъективном пространстве разработано большое число разнообразных алгоритмов. Обзоры этих алгоритмов на русском языке можно найти в работах Терехиной, Измайлова, Шепарда [34; 36; 12; 41]. Поэтому мы не будем рассматривать их в нашей работе и перейдем к следующему разделу.

2.2.4. Построение метрической модели субъективных различий

В ходе построения пространственной модели данных необходимо измерять расстояния между точками-стимулами, чтобы соотносить их с исходными оценками различий. Для измерения расстояний в пространстве вводится метрика. Выбор метрики для психологического пространства также основывается скорее на содержательных аспектах данных, чем на формальных.

Так, Шепард предлагает условное деление стимулов на два класса в зависимости от их перцептивной целостности [178]. Имеется в виду, что одни стимулы воспринимаются как целостные образования и обычно сознательно не анализируются, например цвета, запахи, фонемы и т. п., тогда как другие стимулы явно различаются по не связанным между собой признакам, как, например, в работе Эттнива, где стимулы — плоские геометрические фигуры — различались по величине, яркости и ориентации [49]. В пространственной модели «неанализируемых» стимулов удобнее использовать евклидову метрику. Инвариантность евклидова расстояния относительно вращения системы координат (изотропность евклидова пространства) соответствует в данном случае такому типу поведения испытуемого, как если бы он оценивал различия между простыми, одномерными объектами. В случае явно «анализируемых» стимулов, когда итоговая оценка составляется как бы из последовательного добавления различий по очередному признаку, более подходит *sity-block*-метрика.

И метрика *sity-block*, и евклидова метрика являются частными случаями одной общей функции

$$d_{ij} = \left[\sum_{k=1}^r (x_{ik} - x_{jk})^p \right]^{\frac{1}{p}}, \quad (2.2.5)$$

известной как метрика Минковского. Для случая *sity-block* — $p=1$, а для евклидовой метрики — $p=2$.

Конечно, выбор метрики определяется не только «анализируемостью», и не ограничивается двумя приведенными видами

метрики. В некоторых работах предлагается решать задачу для нескольких значений p , и затем экспериментатор выбирает наиболее «интерпретируемую» модель расстояния. Например, для пространственной модели цветоразличения Крускал [133; 134], варьируя в выражении (2.5) показатель p от 1 до 5, получил, что в данном случае наиболее подходит метрика с $p=2,5$. В другой работе было показано, что в пространстве цветоразличения можно принять евклидову метрику, если использовать нелинейную форму соотношения между исходными мерами сходства и межточечными расстояниями [177].

Такие выводы все-таки носят частный характер, они связаны с конкретными экспериментальными ситуациями, тогда как для более общих выводов, как и в случае построения пространственной модели, необходимы более широкие исследования.

Существенное влияние на вид метрики может оказать инструкция, направляющая внимание испытуемого. Например, в одном из опытов Шепард [177] предъявлял испытуемым стимулы, представляющие собой окружность с одной радиальной линией. Стимулы различались между собой величиной окружности и углом наклона радиальной линии. Исследования показали, что результаты оценок зависят от того, на что больше обращает внимание испытуемый — на величину окружности или на наклон радиуса. Причем одни испытуемые оценивают стимулы только по одному какому-то признаку и стараются последовательно придерживаться выбранной стратегии, другие — стараются учитывать оба признака, а третьи — могут переключать внимание с одного признака на другой. Поэтому при проведении исследований следует искать решение отдельно для каждой фиксированной инструкции. При построении общей модели полезно сопоставлять данные, полученные для различных установок внимания.

В некоторых случаях выбор размерности пространства может определяться числом нейронных каналов, участвующих в обработке стимуляции. Тогда ориентация осей определяется вкладом возбуждений этих нейронных каналов, которые и образуют реальный базис перцептивного пространства. Такая интерпретация результатов многомерного шкалирования вытекает из психофизиологического подхода к преобразованию сенсорной информации.

Сферическая модель. Исследуя расположение точек-стимулов в перцептивном пространстве, можно обнаружить, что они рассеяны в нем неравномерно. Обычно все они лежат в тонком сферическом слое на постоянном расстоянии от центра сферы. При этом декартовы координаты перцептивного пространства определяются вкладом возбуждений нейронных каналов, участвующих в механизмах восприятия сигнала, а сферические (угловые) координаты совпадают с его субъективными характеристиками. В такой сферической модели объединяются физиологические характеристики нейронных каналов с феноменологией восприятия. Сферическая модель предполагает, что одномерных шкал вообще не существует. Даже простейшие признаки кодируются по крайней

мере двумя переменными, образующими вектор возбуждения. Субъективная характеристика в этом случае представлена участком окружности.

Так, шкала Фехнера представляет разные интенсивности на участке окружности, образованной двухкомпонентным вектором возбуждения. Шкала Стивенса, построенная на основе различий между стимулами, соответствует хордам, соединяющим точки на окружности, образующей это перцептивное пространство.

Таким образом, построение перцептивного пространства методом многомерного шкалирования решает проблему элементарных шкал, в то время как элементарные шкалы не гарантируют построения по ним сложного перцептивного пространства.

Глава 2.3

ЦВЕТОВОЙ СТИМУЛ И ЦВЕТ

2.3.1. Ощущение и восприятие цвета

Для психофизиологии цветового зрения основное содержание понятия «цвет» заключается в его сенсорных качествах, которые мы будем рассматривать в этом разделе. Представление о цвете как об ощущении, как о сенсорном образе можно получить, если в течение некоторого времени (например, 1—3 с) световое излучение наблюдать через апертуру — маленькое отверстие в большом непрозрачном экране, или как «гансфельд» — засветку всей сетчатки однородным излучением через матовую сферическую поверхность из стекла или пластмассы. Цветовые образы, которые возникают в таких лабораторных условиях, называются *апертурными цветами*. В реальном восприятии мы практически никогда не имеем дела с апертурными цветами. Восприятие оперирует *предметными* образами, в которых представлены все качества целостного зрительного образа. Кроме цвета, это величина, контур или форма, фактура, фон и др. Однако предметный образ (или коротко — перцепт) отличается от сенсорного не только большим числом базисных качеств. Перцепт обладает многими свойствами, не специфичными для сенсорных образов. Для перцепта характерны *объектность*, т. е. локализация образа во внешнем мире, жесткое связывание его с физическим объектом; *константность*, т. е. определенная независимость перцепта от изменения отдельных сенсорных качеств и условий наблюдения (длительности, освещенности, угла зрения, угловой величины, бинокулярности); *категориальность*, т. е. перцепт является в значительной степени результатом семантической интерпретации актуальных сенсорных качеств и зависит от научения, установки или ожидания, перцептивной задачи и т. д.; *целостность* — отдельные сенсорные качества могут существенно меняться в зависимости от того, в какой перцепт они входят.

Поэтому в реальном восприятии цвет, будучи всегда тесно связан с другими сенсорными качествами перцепта, переходит из класса сенсорных феноменов в класс перцептивных.

Для обозначения цветовых характеристик перцепта мы будем применять термин *предметные* цвета. Как характеристика перцепта предметный цвет всегда несет на себе отпечаток его специфических нецветовых свойств, т. е. объектности, константности и т. д. С нашей точки зрения, существует принципиальное психофизиологическое различие между апертурными цветами, как сенсорными феноменами и предметными цветами как феноменами перцептивными, поскольку в первом случае мы должны направить внимание на нейронные механизмы собственно цветового зрения, тогда как во втором случае — на нейронные механизмы восприятия вообще. Таким образом, со стороны психологии восприятия предмет психофизиологии цветового зрения ограничивается рамками феноменологии апертурных цветов.

Когда мы говорим, что апертурный цвет отличается от предметного так же, как ощущение отличается от восприятия, мы должны помнить, что это сопоставление условно, потому что и апертурный цвет, по существу, тоже является перцептом, а не ощущением, только перцептом крайне вырожденным. Кроме цвета в нем сохраняются только три сенсорных качества: пространственность (маленькое отверстие или сплошное поле), длительность и светимость (или лучистость). Это базисный набор факторов, который определяется физической природой зрительной стимуляции как пространственно-временного распределения светового излучения непосредственно на рецепторах сетчатки. В психологии зрительного восприятия его называют *проксимальным* стимулом, в отличие от реальной физической сцены, которую называют *дистальным* стимулом.

Без проксимального стимула не может быть процесса *видения*, а без процесса видения не может быть его результата — перцепта. Поэтому, строго говоря, нельзя увидеть цвет как ощущение, но можно создать такой проксимальный стимул, который вызовет перцепт, где цветовое ощущение будет значительно доминировать над остальными зрительными сенсорными и перцептивными качествами, так что произойдет фактическая редукция перцепта к сенсорному цветовому образу. Именно в этом смысле и можно апертурный цвет называть ощущением цвета, или сенсорным цветовым образом.

2.3.2. Цветовой стимул

Дистальный и проксимальный стимулы, вызывающие ощущение апертурного цвета, и есть собственно цветовые стимулы. Различие между дистальным и проксимальным стимулами определяется той средой, которая разделяет физическую сцену и рецепторную поверхность глаза. Если не считать воздуха, то основные изменения, которым подвергается дистальный стимул, вносят глазные среды: хрусталик, стекловидное тело, макулярный пиг-

мент и т. д. Мы не можем измерить пространственно-временное распределение излучения прямо на сетчатке (т. е. проксимальный стимул), мы можем измерить его только для реальной физической сцены (т. е. дистальный стимул), но, зная дистальный стимул и оптико-геометрические свойства глазных сред, мы можем *вычислить* проксимальный стимул. Поэтому когда речь идет о физических характеристиках стимуляции, то их рассматривают для дистального стимула. Если влияние глазных сред существенно, то необходимо сделать соответствующую поправку. Характеристики глазных сред сейчас хорошо известны и приводятся обычно во всех руководствах по цвету [7].

Дистальный цветовой стимул представляет собой излучение энергии, направленное от некоторого объекта в глаз и распространяющееся прямолинейно со скоростью $3 \cdot 10^{10}$ см/с. В физике есть много разделов, которые изучают физические свойства и природу таких излучений. Некоторые из этих свойств важны для психофизиологии цветового зрения, а некоторые не существенны. Так, например, совершенно неважно, является данный объект сам источником излучения или отражает излучение, получая от какого-нибудь источника. Зрительная система не в состоянии это различать. Но очень важен волновой состав излучения, потому что глаз человека реагирует на излучение только очень маленького диапазона длин волн от 380 до 760 нм, который называется *видимым спектром* излучения, или *световым излучением*. Поскольку крайние участки видимого спектра вызывают ощущение света только при очень большой интенсивности излучения, то обычно дистальный цветовой стимул ограничивается пределами диапазона 400—700 нм.

Дистальный цветовой стимул может содержать излучения всех длин волн видимого спектра. Такое излучение называется *непрерывным* спектром. Его можно представить графически, если по оси абсцисс отложить длины волн от 400 до 700 нм, а по оси ординат — энергию каждой длины волны в джоулях или эрг/с. График такой функции представляет собой кривую, форма которой зависит от распределения энергии излучения по длинам волн. Эта кривая называется *спектр-радиометрической кривой* и она содержит в себе полную физическую информацию о дистальном цветовом стимуле. Очень часто такой стимул описывают не в абсолютных энергетических единицах, а в относительных — по отношению к некоторому спектральному распределению стандартного излучателя или к некоторому фиксированному уровню энергии. В этом случае функция распределения энергии по спектру называется *спектр-фотометрической кривой*. Частными случаями этой кривой являются кривая отражения и кривая пропускания спектра. В этом случае по оси ординат откладывается соответственно коэффициент отражения или пропускания, измеряемый в процентах от энергии излучения.

Специальный интерес для психофизиологии цветового зрения представляют излучения, у которых энергия не распределена по

всему спектру, а сосредоточена в отдельных участках, содержащих одну или несколько длин волн. Такие стимулы называются *монокроматическими*. Они задаются как дельта-функции указанием длины волны и абсолютным или относительным значением энергии.

Множество всех возможных спектральных излучений бесконечномерно, а его мощность равна мощности множества функций. Но все элементы этого множества могут быть представлены в виде функции распределения энергии по спектру.

Иногда для описания дистального цветового стимула используется не длина волны, а частота излучения в диапазоне от $4 \cdot 10^{14}$ до $8 \cdot 10^{14}$ Гц (колебаний в с). Частота излучения измеряется как отношение скорости света к длине волны, поэтому, в отличие от длины волны, она не зависит от свойств среды, через которую проходит излучение, и в общем является более адекватной мерой для представления дистального стимула, чем длина волны. Однако частоту видимого спектра очень трудно измерять (слишком высокие частоты), а длину волны измерить значительно проще. Кроме того, для психофизиологических исследований более важен проксимальный стимул, чем дистальный, т. е. влияние глазных сред выносится за скобку, а для проксимального стимула характерно константное отношение длины волны к частоте. Поэтому длина волны как физическая мера цветового стимула больше распространена, чем частота.

2.3.3. Взаимоотношение апертурных и предметных цветов

Разделение цветов на апертурные и предметные, исходя из общих характеристик ощущения и восприятия, позволяет, с одной стороны, выделить то общее, что свойственно и апертурным и предметным цветам, и показать, что только это и есть цветовая характеристика перцепта, а с другой стороны, дает возможность показать, что все остальные характеристики предметных цветов, которые обычно рассматриваются как цветовые, по существу, не имеют к цветовому зрению никакого отношения, а являются характеристиками совершенно других сенсорных качеств, таких, как фактура, форма, фон и др.

Рассмотрим эксперименты, на которых основываются наши определения. Идея этих экспериментов состоит в том, чтобы показать, что «предметность» цвета определяется только несектральными характеристиками проксимального стимула, и, устраняя их влияние, мы легко преобразуем предметный цвет в апертурный, т. е. в собственно цветовой образ.

Возьмем кружок коричневого картона и поместим его в камеру Гельба. Это небольшой ящик, покрытый изнутри светопоглощающим материалом. В одном углу передней стены камеры находится небольшой источник белого света, от которого лучи направляются только на кружок картона. Кружок висит у дальней от источника задней стенки на ниточке так, что пространство вокруг

него свободно. В передней стенке камеры находится глазок, через который можно видеть только кружок картона и небольшую часть пространства вокруг него. Если между кружком картона и задней стенкой камеры поместить какой-нибудь предмет, например лист белой бумаги или цветной лоскут ткани, то, глядя в глазок, наблюдатель видит коричневый картон, тень от картона на бумаге и т. д., т. е. некоторую сцену, в которой цвет картона обладает всеми признаками «предметности». Однако, как только мы уберем из сцены фон, тотчас же наблюдатель увидит не коричневый кружок картона, а светящееся желтое пятно, как это характерно для апертурного цвета. Стоит снова ввести в стимуляцию фон, тотчас же исчезает светящийся желтый цвет и появляется коричневый кусочек картона. Причем *знание*, что произошло изменение стимульных условий, совершенно не влияет на *видение* апертурного цвета.

Другой тип экспериментов основан на стимуляции глаза паттерном диск-кольцо, в котором фоновое кольцо задается белым светом, т. е. оно ахроматическое, а тестовый диск внутри кольца — хроматический. В таком стимуле фон меняется только по энергетической составляющей излучения, а спектральная составляющая остается постоянной, но тест может меняться и по интенсивности, и спектральному составу излучения.

Рассмотрим, что произойдет, если в качестве тестового стимула взять монохроматическое излучение с длиной волны 580 нм. При условии значительного преобладания интенсивности тестового стимула над фоновым наблюдатель увидит тест как апертурный желтый цвет. При увеличении интенсивности фона мы достигнем уровня, когда воспринимаемая яркость фона и теста будет одинаковой. В этом случае ощущение светимости желтого цвета пропадает, т. е. он воспринимается не как апертурный цвет, а как кусочек желтой поверхности. Если интенсивность фона увеличить еще немного, то наблюдатель увидит не желтую, а коричневую поверхность. При очень значительном преобладании интенсивности фона над тестом возникает ощущение глубокого черного цвета, однако сильно отличающегося от черного цвета предметов (сажи или угля, например).

Аналогичный эффект возникает, если желтый тестовый стимул заменить белым, ахроматическим. В этом случае «предметность» белого цвета возникает тоже в зоне субъективного равенства яркостей фона и теста, но максимальный эффект создается, когда фон чуть-чуть преобладает над тестом. Причем одни испытуемые видят на месте тестового стимула как бы кусочек белой бумаги, другие — поверхность белой стены, третьи — какой-то предмет с белой поверхностью, однако превращение апертурного цвета в предметный происходит в любом случае.

Два типа рассмотренных здесь опытов позволяют сделать некоторые общие выводы. Во всех случаях для тестового объекта характерным было постоянство спектрального распределения энергии, а изменялся только фон. Причем фон мог отличаться от

теста и по спектральному составу, и по интенсивности, и по фактуре, и по удаленности. Апертурный цвет возникает во всех случаях, когда фоновой стимуляцией можно пренебречь, когда же фоновые стимулы по своему воздействию оказываются сопоставимы с тестовым, то это же самое спектральное распределение энергии тестового стимула воспринимается уже не само по себе, как чистый цвет, а как цветовая характеристика объекта, как окраска его поверхности. При этом спектральная характеристика фона не имеет принципиального значения. Например, в камере Гельба можно как угодно менять спектральный состав источника освещения и окраску фоновых и тестовых объектов, преобразование предметного цвета в апертурный будет происходить точно так же, только цвет может быть другим.

Это означает, что основной цветовой характеристикой объекта является апертурный цвет. Стимулом для апертурного цвета служит спектральное распределение энергии излучения, направленного от объекта к рецепторам сетчатки. Эта цветовая характеристика объекта является результатом работы сенсорных механизмов в зрительной системе человека, которые мы называем цветовым зрением, в отличие, скажем, от механизмов пространственного зрения или механизмов конфигуративного зрения и т. д. Для видения, или, как говорят психологи, для осуществления акта перцепции, необходимо, чтобы все основные механизмы зрительной системы включились в работу. В процессе восприятия эти сенсорные механизмы взаимодействуют друг с другом, поэтому вклад каждого сенсорного механизма в конечный продукт восприятия — перцепте — уже трудно выделить. Эти трудности сразу проявляются, когда мы пытаемся описывать феноменологию восприятия предметных цветов в терминах спектрального распределения излучений, т. е. в терминах, характерных только для механизмов цветового зрения, а не восприятия вообще. Этих трудностей можно избежать, если вначале выяснить, как работает каждый сенсорный механизм сам по себе, а потом искать закономерности их взаимодействия.

Отсюда понятно, почему изучение сенсорного механизма, который мы называем цветовым зрением, должно основываться на феноменологии апертурных цветов.

Таким образом, мы будем ограничиваться в своем изложении феноменологией апертурных цветов, сохраняя уверенность в правильности и полноте представления феноменальных данных и привлекая к обсуждению данные исследования предметных цветов лишь в той мере, в которой условия эксперимента позволяют контролировать влияние нецветовых характеристик стимуляции.

ПСИХОФИЗИЧЕСКАЯ ФЕНОМЕНОЛОГИЯ ЦВЕТА

Феноменология цветовых ощущений представляет собой достаточно многообразную картину.

С одной стороны, ее можно охарактеризовать тремя классами, если так можно выразиться, функциональных феноменов, которые порождаются определенной нейронной организацией цветового зрения. Это феномены цветовой чувствительности (абсолютной и дифференциальной), надпорогового различения цветов, цветового смешения.

С другой стороны, феноменология цвета может характеризоваться по результатам работы нейронной сети путем выделения отдельных свойств и качеств цветового ощущения, таких, как цветовой тон, светлота, цветовая оппонентность и т. п.

Каждая классификация в какой-то мере условна, условно и такое разделение цветовых феноменов, тем более что все они тесно взаимосвязаны. Поэтому описание одного типа феноменов так или иначе будет переплетаться с описанием другого типа. По традиции мы начнем феноменологию цвета с описания абсолютной чувствительности зрения.

2.4.1. Спектральная чувствительность зрения

Скотопическое зрение. Абсолютная сенсорная чувствительность определяется как величина, обратная абсолютному порогу. Порогом называется наименьшая величина стимульной энергии, вызывающая специфическую ответную реакцию сенсорной системы. Поэтому данную величину стимула часто обозначают термином нижний абсолютный порог, в отличие от верхнего абсолютного порога, как наименьшего стимула, вызывающего неспецифическую (обычно болевую) реакцию сенсорной системы. Для зрения нижние пороги будут определяться соответственно реакциями на энергию излучения в диапазоне 400—700 нм. Величину этой энергии можно измерить любым из пороговых методов. Если по оси абсцисс отложить длину волны монохроматического излучения, а по оси ординат величину, обратную пороговому значению энергии излучения, то мы получим функцию спектральной чувствительности зрительной системы.

Функция спектральной чувствительности глаза существенно меняется в зависимости от условий адаптации глаза. Если испытуемый находится длительное время (40—50 мин) в полной темноте (полная темновая адаптация), чувствительность становится максимальной для излучений в области 505 нм и затем симметрично понижается к концам спектра до 400 нм, с одной стороны, и 620 нм — с другой. После этого понижение чувствительности становится асимметричным. В коротковолновой области кривая

круто падает, а в длинноволновой — снижается более полого. Эта функция называется *скотопической кривой видности спектра*. Иногда говорят, что она характеризует наше ночное зрение (рис. 2.4.1).

Специальный интерес представляет вопрос об абсолютном значении энергии излучения, которое мы можем увидеть при максимально благоприятных условиях. Для точечного источника излу-

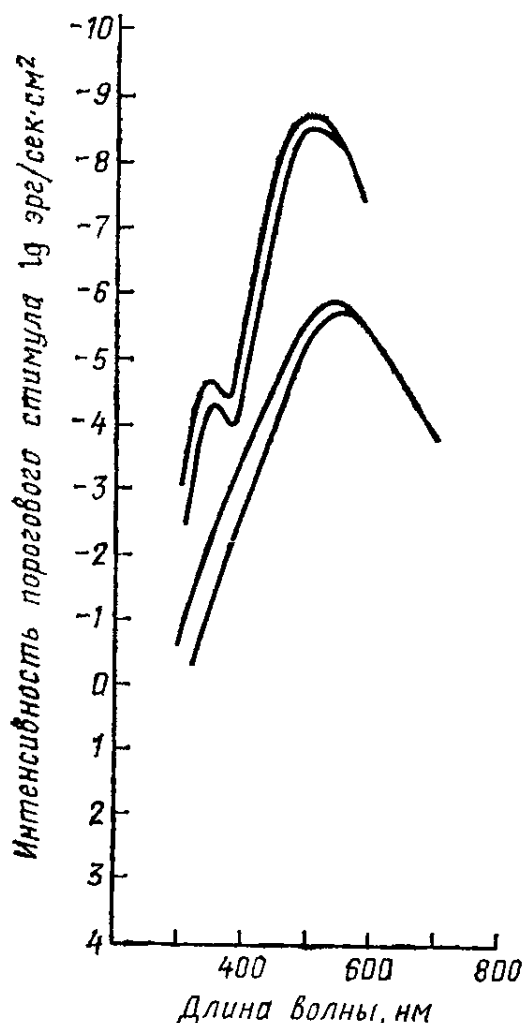


Рис. 2.4.1. Функции абсолютной спектральной чувствительности скотопического и фотопического зрения

чения длиной волны 505 нм при диаметре зрачка, равном 8 мм, человек может увидеть свет с вероятностью 0,5, если освещенность площади зрачка равна $1,4 \cdot 10^{-15}$ Вт/см².

То, что человек при этом видит, можно представить, если посмотреть ночью на очень маленькую, еле заметную звезду. На вопрос, какого она цвета, неизменно последует ответ: «белая» или «бесцветная». Ощущение бесцветного света будет одинаковым, какой бы спектральный состав излучения ни был. Поэтому восприятие слабых стимулов называется *ахроматическим*.

Если в процессе измерения чувствительности испытуемому постоянно предъявлять световой стимул (адаптирующий глаз к свету) и постепенно увеличивать освещенность адаптирующего поля, то чувствительность глаза будет постепенно снижаться. В этом случае количество световой энергии, необходимое для достижения порога, будет увеличиваться.

Увеличение порогового значения стимула и уменьшение чувствительности в этом случае не означает, что новый пороговый

стимул будет по своей ахроматичности таким же или более слабым, чем прежний. Наоборот, ахроматическое ощущение усиливается по абсолютной величине. И если сравнить между собой эти два пороговых стимула, то стимул с большей энергией воспринимается более ярким или более светлым. Это качество интенсивности ахроматического ощущения называется *субъективной яркостью*, или *светлотой*.

Термин «*светлота*» очень часто используется для характеристики отражательных свойств поверхности, в этом случае им характеризуют качество ахроматического ощущения, которое мы

обычно называем белым, серым или черным. В то же время этот термин широко используется для характеристики апертурных цветов и источников излучения, в этом случае им характеризуют качество ахроматического ощущения, которое называется ярким или тусклым. Поскольку наше основное внимание направлено на апертурные цвета, то термин «светлота» мы используем как синоним для яркости (соответственно темный — тусклый). Конечно, более естественно было бы пользоваться просто словом яркость, как это принято в англоязычной терминологии (brightness), но в связи с широким распространением в физической и технической литературе термина «яркость» как характеристики источника излучения использование этого слова в его собственном значении приводит часто к путанице. Поэтому в психофизической литературе на русском языке при использовании слова «яркость» как термина добавляют прилагательное «субъективная» или «воспринимаемая», что, по существу, является тавтологией. Для выделения других вариантов использования слова «яркость» пользуются прилагательными «фотометрическая», «энергетическая» и т. п. Мы будем пользоваться словом «яркость» в тех случаях, когда его смысл ясен из контекста, во всех других случаях к слову «яркость» будут добавляться прилагательные.

Фотопическое зрение. Функция спектральной чувствительности при увеличении световой адаптации начинает меняться. Максимум функции смещается по спектру в длинноволновом направлении, и вся функция становится более симметричной. При величине адаптирующего стимула 10^{-6} эрг/с·см², т. е. на три порядка большем, чем абсолютный пороговый стимул, сдвиг максимума достигает длины волны 555 нм, и дальнейшее увеличение адаптирующего стимула не меняет функции спектральной чувствительности. Функция с таким максимумом называется *фотопической* кривой видности спектра, она характеризует наше дневное зрение (рис. 2.4.1). Функции с максимумами чувствительности, расположенные между этими крайними положениями, называются *мезопическими*, они характеризуют сумеречное зрение.

Феномен Пуркинье. Сдвиг максимума чувствительности в коротковолновую область спектра при переходе от дневного зрения к ночному, т. е. при понижении интенсивности излучения, называется эффектом Пуркинье, по имени чешского ученого, впервые описавшего этот феномен в 1825 г. Он объясняется существованием в сетчатке человека двух типов рецепторов: палочек и колбочек, содержащих разные фотопигменты. Однако для нас сейчас важна психологическая характеристика этого феномена.

Часто при описании эффекта Пуркинье как сенсорного феномена указывают, что красные и синие цвета, одинаковые по светлоте при фотопическом уровне зрения, при скотопическом зрении кажутся неодинаковыми, а именно синие воспринимаются более светлыми, чем красные. Такое описание верно с точки зрения результата, но не совсем корректно с терминологической точки зрения. На самом деле не синие и красные цвета, а коротковолновые

и длинноволновые излучения, одинаковые по светлоте на фотопическом уровне, будут восприниматься разными по светлоте при их ослаблении до скотопического уровня.

Ахроматический диапазон (феномен Парди). Дело заключается в том, что достижение порога фотопического зрения не означает, что началось видение цвета. Это ахроматический порог. Цветовое зрение начинается при интенсивности излучения, превышающей фотопические пороги. Между фотопическим порогом и цветовым порогом существует диапазон светлоты, который можно называть фотопическим *ахроматическим диапазоном*, в отличие

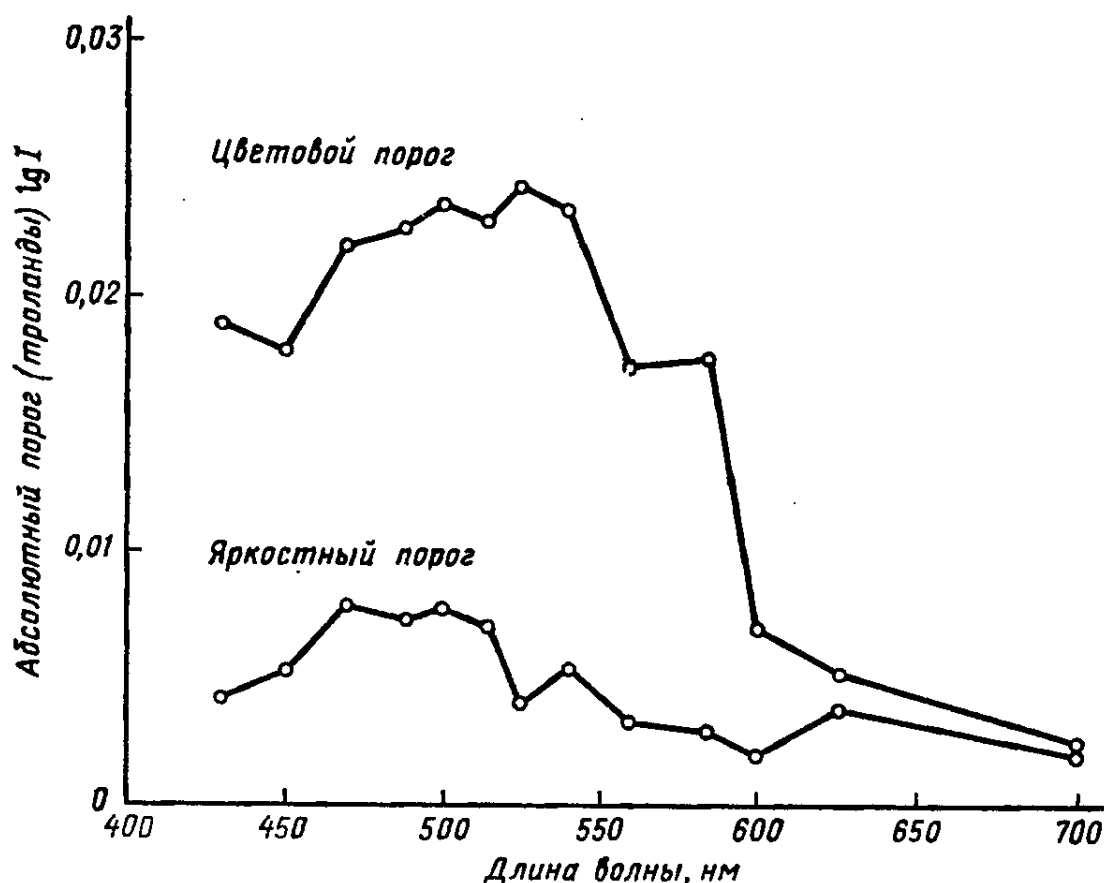


Рис. 2.4.2. Ахроматический диапазон, полученный для фовеального зрения в работах Парди [164; 165]

от скотопического ахроматического диапазона, который определяется как диапазон между скотопическим и фотопическим порогами. Величина фотопического ахроматического диапазона для излучений с разной длиной волны была измерена Парди [164; 165]. Его измерения, проведенные с тщательным контролем всех вторичных факторов, выявили, что только в крайнем длинноволновом участке спектра нет никакого ахроматического диапазона, здесь самый слабый стимул сразу же воспринимается как красный, а не бесцветный. Во всех остальных областях спектра между фотопическим порогом и цветовым порогом есть разница. Наибольшая она в области 560—580 нм и 530—540 нм. В коротковолновой области этот диапазон несколько меньше (рис. 2.4.2).

Инвариантность функции спектральной чувствительности. Функция абсолютной спектральной чувствительности представляет нам такие значения интенсивности монохроматических стимулов разной длины волны, которые необходимы для достижения одного и того же — порогового — уровня ощущения яркости, или светлоты. Зададимся вопросом: а нельзя ли определить значения интенсивности этих же стимулов, необходимые для достижения надпорогового уровня одинаковой светлоты? Экспериментальные исследования этой проблемы позволили ответить на данный вопрос утвердительно, надпороговые функции равной субъективной яркости были построены и оказались точно такими же, как и пороговые функции спектральной чувствительности. Сохранение формы функций спектральной чувствительности при изменении уровня яркости означает, что спектральная чувствительность инвариантна относительно умножения на константу (действительное положительное число). Если два разных спектральных стимула подравнять по яркости, а затем с помощью одинаковых нейтральных фильтров оба стимула уменьшить по яркости, например вдвое, они по-прежнему останутся равными, хотя оба будут более темными, чем раньше. Это свойство называется инвариантностью спектральной чувствительности [129; 130], его можно выразить следующей формулой:

$$a = b \cdot k, \quad (2.4.1)$$

где a и b — два излучения различного спектрального состава и разной яркости, а k — действительное положительное число.

В исследованиях инвариантности обнаружились новые проблемы ахроматического зрения, поскольку разные методы дают несовпадающие результаты [108; 216].

Методы измерения спектральной чувствительности. Построение надпороговых функций равной яркости производилось тремя различными методами: прямого гетерохроматического подравнивания, последовательного сдвига по спектру и фликкер-фотометрии.

В методе прямого гетерохроматического подравнивания (*matching*) испытуемый уравнивает по светлоте два (эталонный и сравниваемый) монохроматических излучения, предъявляемых последовательно или параллельно. Подравнивая к эталону различные монохроматические излучения, определяют те значения интенсивности стимулов, которые делают их равными по светлоте эталону. В качестве эталона можно брать любой монохроматический стимул надпороговой яркости.

Метод последовательного сдвига по спектру (*step-by-step*) отличается от метода гетерохроматического подравнивания тем, что сравнение производится только между соседними по спектру излучениями. Начиная с одного конца спектра, первый стимул сравнивают со вторым, второй — с третьим, третий — с четвертым и т. д., пока не дойдут до другого конца спектра.

В методе фликкер-фотометрии используется эффект слияния двух мелькающих вспышек при определенных пространственных,

временных и яркостных соотношениях. Когда в качестве меняющихся стимулов используют два разных монохроматических излучения, то возникают следующие зрительные эффекты. При низкой частоте смены стимулов они видятся как две разные по яркости и цвету вспышки. При увеличении частоты происходит цветовая фузия, стимулы кажутся одного смешанного цвета, но мелькания все еще видны. Если в этой ситуации интенсивность одного из стимулов менять, то мелькание начинает пропадать вплоть до полного слияния. Однако полное слияние получается очень редко, поэтому испытуемый должен установить минимальный уровень мелькания. При этом предполагается достижение равенства стимулов по светлоте.

Из всех этих методов наиболее воспроизводимые данные дает фликкер-фотометрия. Но проблема заключается в том, что мелькающий свет визуально очень сильно отличается от немелькающего и минимизация мелькания может быть связана вовсе не со светлотой, а с какой-нибудь другой сенсорной характеристикой стимуляции. Если бы в качестве критерия можно было использовать полное слияние мельканий, когда воспринимается постоянный свет, то эта трудность была бы устранена, но полное слияние мельканий получить трудно, а в отдельных случаях оно получается для самых разных соотношений яркостей стимулов, поэтому стимулы приходится выравнять еще при мелькающем свете.

Наиболее близкие к фликкер-фотометрии по воспроизводимости данные дает метод последовательного сдвига, тогда как прямое сравнение двух разных хроматических стимулов значительно отличается результатами. Дополнительные трудности в сравнении результатов, получаемых разными методами, вносят индивидуальные различия, а также условия наблюдения и стимуляции, которые могут перекрывать разницу, зависящую от самого метода.

Закон Эбни и феномен Гельмгольца—Кольрауша. Функция спектральной чувствительности позволяет сравнить яркости отдельных монохроматических излучений. А как сравнить яркости излучений, имеющих сложный спектральный состав? Оказывается, что в большинстве случаев ощущение яркости такого сложного излучения будет равно арифметической сумме яркостей ее монохроматических составляющих. В общем случае это означает, что ахроматические ощущения (яркости или светлоты) разных цветов будут суммироваться, если эти излучения совместить вместе. Если взять три спектральных цвета «а», «b» и «с», выравнять их визуально по яркости, а затем первые два из них уменьшить по яркости по сравнению с третьим вдвое, то с помощью таких стимулов, учитывая выражение (2.4.1), эффект суммации гетерохроматических яркостей можно выразить простой формулой

$$a + b = c. \quad (2.4.2)$$

Это свойство яркостной аддитивности нашего зрения получило

название закона Эбни (Abnu). Однако более детальные исследования аддитивности гетерохроматических яркостей выявили, что закон Эбни выполняется далеко не для всех излучений, а главным образом для широкополосных. Для узкополосных излучений выражение (2.4.2) может принимать как форму

$$a + b < c, \quad (2.4.3)$$

и тогда этот эффект называется *субаддитивностью* (Ивс, 1912; Кольрауш, 1935; Гусс и др., 1969), так и форму

$$a + b > c, \quad (2.4.4)$$

и тогда этот эффект называется *супераддитивностью* гетерохроматических яркостей [97; 98; 68].

Чем уже спектральная характеристика излучения, тем больше неаддитивность. Наибольшая неаддитивность проявляется у монохроматических излучений. А среди монохроматических неаддитивность больше для краев спектра, чем в середине. Этот феномен назвали эффектом Гельмгольца—Кольрауша, поскольку Гельмгольц первый связал его с насыщенностью цвета, а Кольрауш доказал это экспериментальными измерениями [122].

Эффект Гельмгольца—Кольрауша объясняет одну из причин расхождения данных фликкер-фотометрии и прямого сравнения яркостей разных монохроматических излучений. Еще более важным является то, что феномен Гельмгольца—Кольрауша показывает, что ахроматичность ощущения не исчерпывается таким качеством, как яркость (или светлота), характеризующим субъективную интенсивность излучения, но включает в себя еще одно качество, которое как-то связывает его с ощущением хроматичности. Далее мы будем подробно рассматривать эту вторую ахроматическую составляющую цветового зрения, а сейчас отметим прикладную важность рассмотренных данных.

Относительная спектральная чувствительность. Исследования зависимости ощущения яркости излучения от его спектрального состава проводились очень интенсивно в конце XIX и начале XX в. С одной стороны, это объяснялось быстрым распространением основных идей психофизики, но с другой стороны, развитие техники и технологии, осветительных устройств и приборов, фотографии, кино и многих других отраслей промышленности настоятельно требовало знания световой характеристики зрения. Нужна была модель зрения, которая позволила бы рассчитывать ощущение яркости, производимое данным излучением, не обращая каждый раз к довольно сложным методам визуального измерения световых ощущений. Это привело специалистов из разных областей науки и техники, связанных с излучением и светом, к соглашению, что если зафиксировать условия наблюдения, то функция спектральной чувствительности после усреднения по большому числу испытуемых и нормирования по максимуму может служить в качестве стандартной нормы для яркостной характеристики излу-

чения. Такая функция будет называться функцией относительной чувствительности зрения (рис. 2.4.3).

Поскольку для практических целей очень важна простота измерительной структуры, остановились на функции спектральной чувствительности, построенной методом фликкер-фотометрии, как обладающей свойством яркостной аддитивности для гетерохроматических излучений.

В 1924 г. функция относительной спектральной чувствительности вместе с законом Эбни была положена в основу международного стандарта для спецификации субъективной яркости спек-

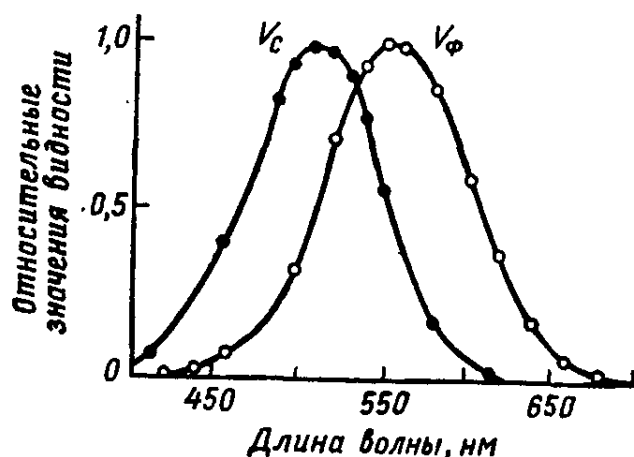


Рис. 2.4.3. Функции относительной спектральной чувствительности скотопического (V_c) и фотопического (V_f) зрения

рального излучения, так называемого фотометрического Стандартного Наблюдателя МКО-24. Функция спектральной чувствительности позволяла определить значение субъективной яркости каждого монохроматического излучения в отдельности, а закон Эбни позволял по этим отдельным яркостям определить яркость излучения, имеющего сложный спектральный состав, путем простого сложения яркостей отдельных монохроматических составляющих. Иначе говоря, яркость излучения, характеризующегося определен-

ным распределением энергии по спектру, равна интегралу функции, получающейся в результате произведения спектрофотометрической кривой на кривую спектральной чувствительности.

Рассчитанная таким методом яркость получила название *фотометрической яркости*, ей соответствует в английском языке термин «luminance». В отечественной литературе наиболее часто для обозначения фотометрической яркости применяется термин «яркость». Поэтому и в переводе с английского обычно «luminance» переводят как «яркость».

Мы уже знаем, что два излучения с разным спектральным составом и одинаковой фотометрической яркостью в общем случае не будут восприниматься одинаково яркими. Но с практической точки зрения эта разница не существенна, потому что наши ощущения зависят от такого большого числа неспецифических факторов (таких, как удаленность, угол зрения, адаптация, индивидуальные различия и т. д.), что влиянием такого фактора, как эффект Гельмгольца—Кольрауша на практике можно пренебречь. Убедительным подтверждением служит использование фотометрической спецификации яркостей излучений в науке и технике.

В то же время в научных исследованиях зрения, где неспецифические влияния на ощущение строго контролируются, необходи-

мо отличать фотометрическую яркость от светлоты (или субъективной яркости). Поэтому в зрительных экспериментах стимулы обычно выравниваются по светлоте отдельно для каждого испытуемого, а фотометрическими измерениями пользуются для спецификации аргументов психофизических функций, т. е. для обозначения стимулов. Своей простотой и доступностью фотометрическая спецификация цветовых стимулов дает исследователю большие удобства по сравнению со спектрорадиометрическими и спектрофотометрическими измерениями.

Таким образом, цветовые стимулы можно характеризовать в единицах энергии, фотометрической яркости и светлоты. В соответствии с этими единицами в зрительных экспериментах монохроматические излучения можно выравнивать в зависимости от задачи по энергии (равноэнергетический (equal energy) спектр), по фотометрической яркости (equal luminance) — равнояркий спектр, и по светлоте (равносветлый спектр — equal brightness).

2.4.2. Хроматические характеристики цвета

Традиция психофизического изложения материала требует после описания абсолютной чувствительности рассматривать дифференциальную чувствительность сенсорной системы. Однако без предварительного описания отдельных составляющих цветового ощущения дифференциальную чувствительность рассматривать невозможно. Даже при описании общей абсолютной чувствительности ахроматического и хроматического зрения нам пришлось упоминать насыщенность цвета, определение которой будет дано только теперь. Поэтому мы рассмотрим вначале все основные хроматические характеристики (или субъективные переменные) цвета, а затем перейдем к описанию дифференциальной чувствительности.

Цветовой тон спектральных стимулов. Рассмотрим вначале разложение светового луча в спектральный ряд монохроматических излучений. Наблюдая через апертуру последовательно эти монохроматические излучения, мы увидим, что с одного конца, длинноволнового, спектр начинается красным цветом, затем следуют оранжевый, желтый, зеленый, голубой, синий, а заканчивается спектр фиолетовым цветом, который вновь содержит в себе красноватый оттенок. Между соседними цветами в спектре заметны и переходные оттенки — красновато-оранжевый, желто-зеленый и т. д. Все множество различных цветовых оттенков, которые мы перечисляли, характеризуется термином *цветовой тон*. Цветовой тон является одной из основных характеристик цвета, или, по-другому, базисным сенсорным качеством цвета. Но определить это понятие можно, только обращаясь к отражению субъективного опыта в речи.

Распределение цветовых тонов в спектре не соответствует прямо распределению длин волн. На отдельных участках спектра небольшое изменение длины волны излучения может привести

к значительному изменению цветового тона, а на других участках, наоборот, даже значительное изменение в длине волны может не вызвать заметного изменения цветового тона. Зависимость цветового тона от длины волны спектрального цвета иллюстрируется двумя функциями на рис. 2.4.4. Кружки представляют данные, полученные методом кансилляций [105], а точками — данные, полученные методом многомерного шкалирования больших цветовых различий [12]. Хотя эти функции получены разными методами, они хорошо согласуются друг с другом. Рис. 2.4.4 показывает, что изменение цветовых тонов в спектре,

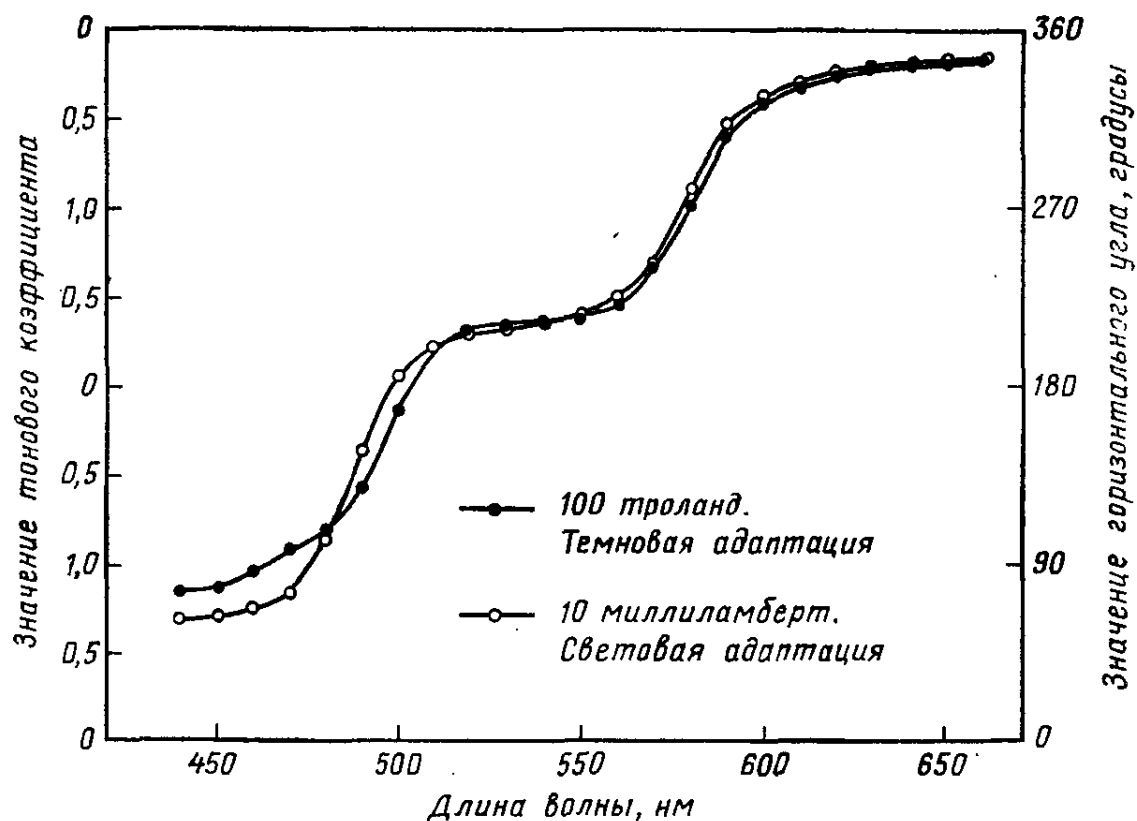


Рис. 2.4.4. Функции зависимости цветового тона от длины волны монохроматического излучения. Точками показаны данные Харвича и Джемсон [105], а кружками — данные Измайлова [12]

хотя и монотонно связано с длиной волны излучения, но имеет не гладкую форму, а ступенчатую. Три пологие части этих функций расположены в коротковолновой, средневолновой и длинноволновой частях спектра и, вероятно, определяются трехрецепторной природой входа цветового анализатора у человека.

Вообще данные, относящиеся к цветовому тону, наиболее согласованы между собой и вызывают меньше всего споров между исследователями. Здесь сказывается существенная очевидность феноменов, связанных с цветовым тоном, и далее мы еще убедимся в этом.

Смещение цветов. Нагляднее всего рассматривать феноменологию смещения цветов на данных опытов, проводимых на уста-

новке Ньютона (рис. 1.1). Смещение цветов происходит в том случае, если после линзы отдельные составляющие спектра фокусируются на одном и том же небольшом участке ($1-2^\circ$) центральной ямки сетчатки (фовеальное наблюдение). С помощью процедуры, обратной разложению белого света, спектральные цвета можно вновь смешать и получить исходный белый цвет. Ньютон показал, что любые цвета вообще можно смешивать друг с другом, образуя новые. Например, тот же белый цвет можно получить, смешивая не все цвета спектра, а только часть их. При этом в получившейся смеси уже невозможно определить исходные составляющие цвета. Однако образование новых цветов не сопровождается появлением новых цветовых тонов. За исключением белого и пурпурных цветов все остальные цветовые смеси, какими бы исходными цветами мы ни пользовались, будут иметь цветовой тон какого-либо из спектральных цветов. Полное топологическое представление о цветовых тонах можно получить из цветового круга Ньютона, в центре которого расположен белый цвет, а по периметру круга — монохроматические цвета и пурпурные (рис. 1.2). Радиусы круга представляют цветовые тона. Множество точек внутри круга представляет множество цветов, которые можно получить смешением монохроматических цветов. Какую бы точку внутри круга мы ни взяли, она всегда будет принадлежать радиусу круга, связанному с точкой периметра, т. е. с некоторым монохроматическим цветом. Это означает, что искомый цвет будет одного тона с этим монохроматическим цветом.

Результаты опытов Ньютона и других исследователей показывают, что смешение цветов подчиняется определенным закономерностям:

1. Для любого цвета определенного тона существует цвет другого, причем единственного тона, такой, что при смешении этих двух цветов получается ахроматический цвет. Цвета, таким образом связанные, называются *дополнительными по цветовому тону*.

2. При смешении двух разных цветов результирующая смесь всегда есть цвет промежуточный между исходными, так что он меньше отличается от исходных, чем исходные между собой, и при новом смешении полученного цвета с одним из исходных невозможно получить второй исходный цвет.

3. Два одинаковых цвета при смешении дадут тот же самый цвет независимо от спектрального состава исходных цветов.

Насыщенность спектральных цветов. Проведем следующий опыт. Смешаем два спектральных цвета: зеленый (530 нм) и синий (460 нм) так, чтобы цветовой тон смеси соответствовал голубому спектральному (480 нм). Мы увидим, что из двух одинаковых по тону голубых цветов смешанный по сравнению со спектральным кажется беловатым, более выцветшим. Подобное различие между цветами, имеющими одинаковый тон, определяется разной *насыщенностью* цветов. Термин «насыщенность» характеризует отличие данного цвета от белого. Белый цвет имеет нулевую насыщенность.

В серии цветов, одинаковых по тону, наиболее насыщенным является спектральный. Но разные по тону спектральные цвета имеют разную насыщенность. По краям спектра цвета более насыщенные, в середине — менее насыщенные. График зависимости насыщенности спектральных цветов от длины волны излучения приводится на рис. 2.4.5. Эти данные получены Мартином, Уэбер-

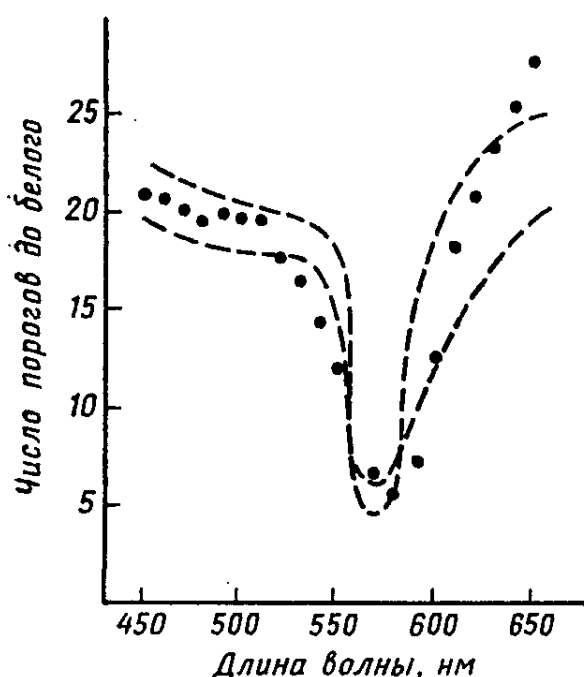


Рис 2.4.5. Функции зависимости насыщенности от длины волны монохроматического излучения. Пунктирные линии показывают данные для двух испытуемых из работы Мартина и др. [146]

тоном и Морганом (1933), которые измерили число дифференциальных порогов от белого до каждого из монохроматических цветов. Хотя разброс данных по испытуемым довольно большой, но порядковые соотношения насыщенностей спектральных цветов остаются неизменными. Наиболее насыщенными являются красные цвета, затем — синие и зеленые, а наименее насыщенные — желтые цвета спектра. Интересным свойством обладает часть спектральных цветов в диапазоне от примерно 530 нм до 675 нм. При смешении пары цветов из этого диапазона смесь по насыщенности совпадает с промежуточным спектральным цветом. Это потому, что сами спектральные цвета в этом диапазоне почти равномерно убывают по насыщенности от краев к середине (570—580 нм).

Смешение цветов (продолжение). Из двух одинаковых по тону цветов менее насыщенный цвет всегда является промежуточным между более насыщенным и белым и может быть получен их смешением. Когда смешиваются два цвета, одинаковых по насыщенности, но различных по тону, то насыщенность полученной смеси всегда меньше насыщенности исходных цветов. И чем дальше друг от друга по своему тону в спектральном ряду расположены эти исходные цвета, тем заметнее разница в насыщенности. При смешении близких по тону цветов разница по насыщенности совсем не заметна, а максимума она достигает при смешении двух дополнительных по тону цветов. Тогда полученная смесь имеет нулевую насыщенность. В общем виде эту закономерность можно сформулировать так:

4. При смешении двух разных цветов полученный цвет всегда менее насыщен, чем хотя бы один из исходных.

В частном случае, когда оба исходных цвета имеют одинаковый цветовой тон, эта закономерность сводится ко второму закону смешения цветов. Если мы возьмем цвета одинаковой насы-

щенности, то второй закон останется справедливым для цветовых тонов. Если же взять цвета одинаковые по тону и насыщенности, но разные по светлоте, то второй закон смешения цветов уже теряет смысл. Аналогичным образом третий закон смешения цветов имеет смысл только для таких характеристик цвета, как тон и насыщенность, и не относится к светлоте. Поскольку первый и четвертый законы смешения цветов относятся вообще только к одной из характеристик цвета — либо к тону, либо к насыщенности, то оказывается, что законы смешения цветов характеризуют всего два сенсорных качества цвета — тон и насыщенность. Эти два качества являются основными хроматическими характеристиками цвета, в отличие от ахроматических, одну из которых — светлоту (или яркость) мы уже рассматривали раньше. Изменение по цветовому тону и насыщенности цветового стимула называется изменением *хроматичности* стимула. В англоязычной литературе используется термин «chromaticity», который в отечественной литературе чаще всего переводится термином «цветность».

2.4.3. Влияние яркости на хроматичность спектральных цветов

Рассмотренные в предыдущем разделе характеристики спектральных цветов были получены на одном и том же уровне либо фотометрической яркости, либо светлоты. Что произойдет с этими характеристиками при изменении уровня яркости в большую или меньшую сторону?

Влияние яркости на цветовой тон. Феномен Бецольда—Брюкке. Изменение яркости спектральных стимулов в значительной степени меняет цветовые тона излучений (рис. 2.4.6). При увеличении яркости крайние коротковолновые излучения (420—460 нм) из фиолетовых превращаются в синие, то же самое происходит с голубыми и сине-зелеными цветами спектра (480—495 нм), а зеленые и зелено-желтые цвета из средневолнового участка спектра (505—560 нм) превращаются в желтые. Длинноволновые излучения при увеличении яркости (580—675 нм) также желтеют, как и средневолновые. Таким образом, при увеличении яркости все цветовые тона сдвигаются по направлению к двум тонам спектра: синему (470—480 нм) и желтому (565—575 нм). Изменение цветового тона при увеличении яркости называется феноменом Бецольда—Брюкке, по имени исследователей, впервые описавших это явление. На рис. 2.4.7 приводятся результаты измерения этого феномена для разных спектральных цветов при изменении фотометрической яркости на одну логарифмическую единицу. Эта функция была получена Парди как количественная характеристика феномена Бецольда—Брюкке [165].

При уменьшении яркости наблюдаются обратные изменения цветовых тонов спектральных стимулов. Желтые и оранжевые цвета краснеют, фиолетовые также краснеют, а желто-зеленые и сине-зеленые — зеленеют. Таким образом, при уменьшении яркости все цветовые тона спектра смещаются также по направлению

к двум тонам, но теперь уже к зеленому (495—505 нм) и красному. Четыре цветовых тона, которые не меняются при изменении яркости цвета, называются константными тонами спектра. Три из них соответствуют спектральным цветам с указанными выше длинами волн, а четвертый — красный — соответствует тону цветовой смеси излучений с длинами волн 675 и 440 нм [39].

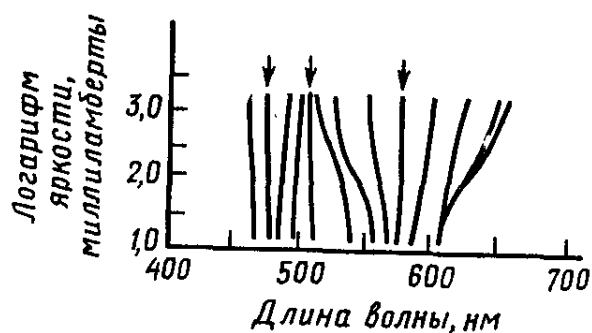


Рис. 2.4.6. Изменение цветового тона при увеличении яркости (феномен Вецольда—Брюкке). Направление вертикальной линии показывает, в какую сторону и насколько нанометров необходимо изменить длину волны излучения, чтобы цветовой тон оставался неизменным. Взято из Харвича и Джемсон [105]

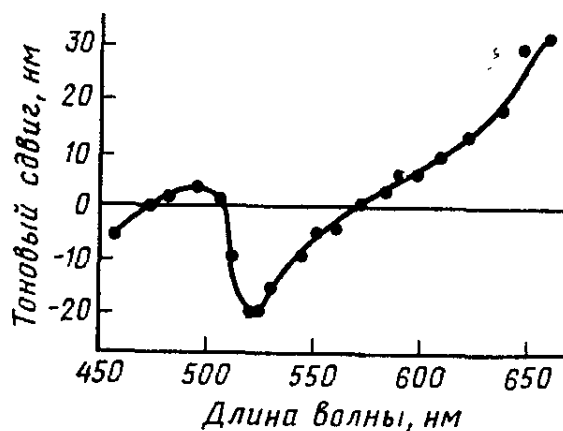


Рис. 2.4.7. Функция зависимости величины феномена Вецольда—Брюкке от длины волны монохроматического излучения. Взято из Парди [165]

Зависимость насыщенности цвета от яркости. Рассматривая ранее пороги хроматичности спектральных цветов (рис. 2.4.2), мы видели, что существует такой уровень яркости, когда одни цвета уже имеют ясно выраженную хроматичность, а другие еще ахроматичны. Однако, даже достигнув порога хроматичности, цвета еще не обладают максимальной насыщенностью. Увеличение яркости спектральных цветов над пороговым уровнем приводит к постепенному увеличению насыщенности цвета, но, достигнув максимума, насыщенность при дальнейшем увеличении яркости начинает убывать и при очень больших яркостях, близких к верхнему абсолютному порогу, цвета снова становятся ахроматическими. Значения яркостей, при которых цвета достигают максимума насыщенности, неодинаковы для разных излучений. Они наибольшие для средневолновых излучений, а к обоим концам спектра они убывают (рис. 2.4.8).

2.4.4. Геометрическая модель смешения цветов

Результаты смешения спектральных цветов удобно описывать в геометрических терминах координатного пространства. Тогда например, можно сказать, что в пространстве смешения цветов спектральный ряд от 520 до 660 нм расположен на одной геоде-

зической линии. Это пространство, очевидно, двумерно. Одним измерением служит цветовой тон, а другим — цветовая насыщенность. Такое пространство называется пространством хроматичности, или цветности.

По существу первой геометрической моделью цветности является цветовой круг Ньютона. Две полярные координаты — горизонтальный угол и расстояние до центра — однозначно определяют хроматичность любого цвета на цветовом круге и интерпретируются как цветовой тон и насыщенность. Геодезической линией смешения цветов является евклидова прямая. Эта модель только на качественном уровне описывает факты цветового смешения. Так, например, она не согласуется со свойствами смешения монохроматических цветов в диапазоне 530—675 нм.

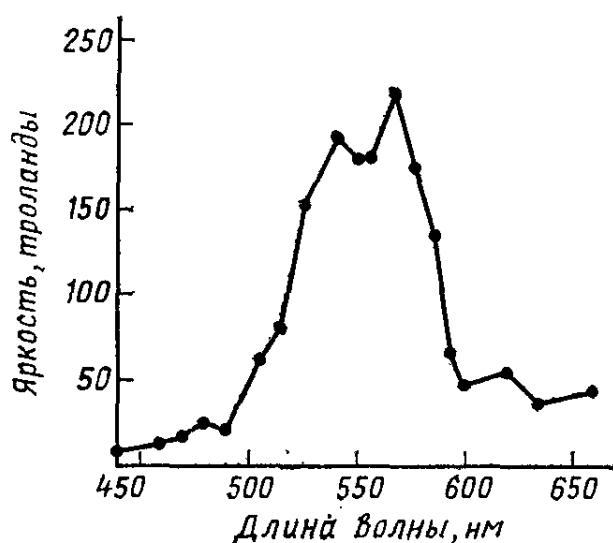


Рис. 2.4.8. Кривая, показывающая яркость монохроматического излучения, при которой его цвет воспринимается максимально насыщенным. Взято из Парди [164]

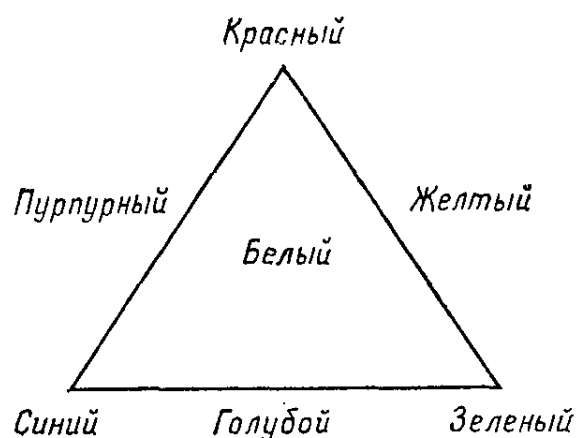


Рис. 2.4.9. Схема цветового треугольника Максвелла. Цветное изображение приводится на 4-й стороне переплета книги

Трехкомпонентность смешения цветов. Анализируя и продолжая опыты Ньютона по частичному смешению спектральных цветов, Юнг (1804) показал, что субъективно все множество цветовых тонов и белый цвет можно воспроизвести смешением всего трех правильно выбранных спектральных цветов. Правило заключается в том, чтобы ни один из этих исходных цветов нельзя было получить смешением остальных двух. Эти цвета — фиолетовый, зеленый и красный — Юнг рассматривал как базисные или первичные цвета. Цвета, которые Ньютон считал простыми, — синий, желтый и др. — являются, с точки зрения Юнга, попарными комбинациями фиолетового и зеленого, зеленого и красного и т. д. В соответствии с этой идеей Юнга цветовой круг Ньютона был трансформирован Максвеллом в равносторонний треугольник, в центре которого расположен белый цвет, а по вершинам три основных цвета (рис. 2.4.9). Цветовой треугольник Максвелла

позволяет описывать смешение цветов не только на качественном уровне, но и в количественных терминах. В качестве меры количества цвета в смеси Максвелл использовал площадь сектора вертушки Максвелла (эта установка Максвелла для смешения цветов прекрасно описана в книге Пэдхема и Сондерса «Восприятие света и цвета»). В установках, где используются монохроматические излучения, в качестве меры берется величина светового потока излучения в люменах.

Эксперименты Максвелла и Грассмана показали, что количественные данные по смешению цветов дают формальные основания распространить понятие трехкомпонентности на цвета любых хроматичностей, в том числе и тех, которые нельзя получить смешением первичных цветов, и даже тех, которые нельзя получить никаким физическим стимулом. Это означает, что трехкомпонентность не просто феномен смешения цветов, а, как считали Юнг и Гельмгольц, феноменальная характеристика любого цветового ощущения.

Понятие трехкомпонентности цветового ощущения продвинуло науку о цвете сразу в двух направлениях. С практической стороны оно послужило основой для создания колориметрии как стандартного метода спецификации цвета [38; 7]. Кроме того, оно привело Юнга к совершенно оригинальному представлению о строении зрительного анализатора, которое развилось Гельмгольцем в широко известную трехкомпонентную теорию цветового зрения.

Цветовая оппонентность. Проведем еще один опыт. К монохроматическому синему цвету (470 нм) начнем примешивать монохроматический желтый (580 нм). По мере прибавления к смеси желтого цвета синий цвет станет постепенно бледнеть, выцветать, пока не исчезнет полностью. Аналогичный эффект произойдет с желтым цветом, если к нему добавлять достаточное количество синего. И вообще любой оттенок в любой смеси можно элиминировать, т. е. получить ахроматический цвет, если добавить к смеси два из четырех основных тонов. Геринг предложил характеризовать этот феномен цветовой оппонентностью, поскольку такие цвета не дополняют, а взаимно исключают друг друга, они как бы противостоят друг другу по знаку.

Анализируя с этой точки зрения спектральный ряд, Геринг приходит к выводу, что субъективно все многообразие цветовых тонов можно охарактеризовать как производное от четырех цветов — красного, желтого, зеленого и синего, каждый из которых не содержит в себе никакого влияния, следа от трех остальных. Так, например, в желтом цвете не видно ни красного, ни зеленого, ни тем более синего, тогда как оранжевый цвет явно ощущается как красноватый с некоторой желтизной и т. д. В этом смысле таким же первичным цветом является белый цвет, в котором субъективно нет никаких других цветов. Четыре основных цвета в спектральном ряду связаны в две хроматические оппонентные пары красно-зеленую и сине-желтую. Третья оппонентная пара

ахроматическая, характеризуется она бело-черными цветами. Причем черный цвет определяется не просто как отсутствие цвета вообще, но как самостоятельный феномен [38].

Американские исследователи Лео Харвич и Доротея Джемсон разработали метод количественного измерения цветовой оппонентности — метод кансилляции или метод вычитания. В соответствии с идеей Геринга, что хроматичность любого цвета полностью определяется всего двумя из четырех попарно оппонентных цветов (одному из красно-зеленой пары и другому — из сине-желтой пары), Харвич и Джемсон предложили, что добавление к любому

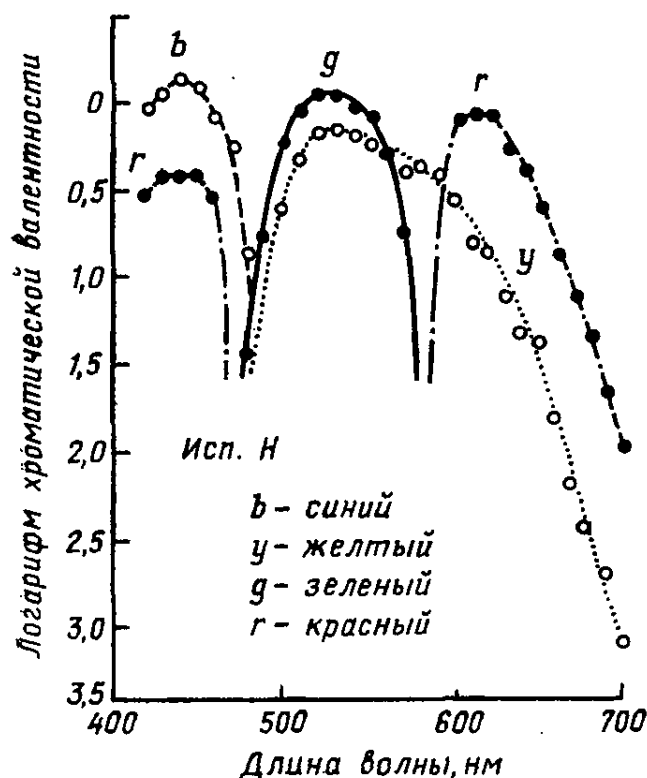


Рис. 2.4.10. Функции спектральной валентности четырех основных цветов Геринга, полученные в работе Харвича и Джемсон [105]

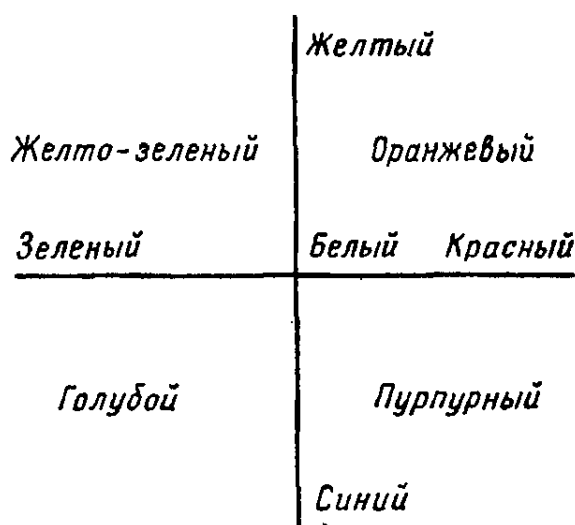


Рис. 2.4.11. Схема соотношения четырех оппонентных цветов в цветооппонентной системе Геринга. Цветное изображение приводится на 4-й странице переплета книги

цвету оставшихся двух оппонентных цветов приведет в общем случае к полному устранению хроматичности в ощущении, оставляя только ахроматическую составляющую. Так, например, хроматичность спектрального оранжевого цвета определяется красным и желтым первичными цветами. Добавление к оранжевому первичного зеленого цвета приведет к нейтрализации красного компонента в оранжевом цвете. После нейтрализации одного первичного цвета в оранжевом останется только желтый первичный. Его нейтрализуют первичным синим цветом и получают в итоге ахроматический цвет, что и требовалось доказать. Количество одного основного цвета из оппонентной пары (вычитающего), необходимое для нейтрализации второго (вычитаемого) в данном

цвете, служит количественной мерой наличия вычитаемого оппонентного цвета в данном монохроматическом цвете (рис. 2.4.10).

В геометрических терминах такое пространство цветности представляет собой двумерную поверхность с двумя взаимно ортогональными осями координат. Каждая ось координат характеризуется как одна из оппонентных систем, положительные и отрицательные значения на каждой оси характеризуют взаимоотношения оппонентных цветов в паре. Белый цвет располагается в точке пересечения осей координат, а ахроматическая оппонентная система представлена третьим измерением по оси, перпендикулярной плоскости хроматических систем (рис. 2.4.11).

Открытие цветовой оппонентности существенным образом преобразовало не только представление о феноменологии цвета, но дало ключ к пониманию главного механизма восприятия цвета и взаимодействия этого механизма с другими системами зрительного анализатора.

2.4.5. Цветовые сходства и различия

Представим себе, что у нас имеются две установки Ньютона для смешивания цветов и мы их расположим так, чтобы цветовые лучи от них проецировались на соседние участки фовеальной области сетчатки. Наблюдатель будет видеть два цвета, расположенных рядом в поле зрения, а экспериментатор может изменять цвет каждого поля в отдельности. Если мы предъявим испытуемому два монохроматических луча, например, с длиной волны 570 нм, то он увидит два одинаковых желтых цвета. Можно сказать, что такие два цвета имеют полное (максимальное) субъективное сходство и не имеют никакого субъективного различия, т. е. нулевого различия. Начнем добавлять к одному из желтых цветов монохроматический красный цвет. Это можно сделать, если вместо светонепроницаемой перегородки, которая у Ньютона ставится для ограничения доступа отдельным лучам к линзе, на пути крайнего в спектре длинноволнового излучения поставить оптический клин. Оптический клин позволяет непрерывно менять количество пропускаемого света от 0% на одном конце до 100% на другом. Сравнивая получаемую смесь со вторым желтым цветом, мы обнаружим, что новый цвет вначале почти не отличается по хроматичности от исходного, т. е. одного из компонентов смеси, но по мере добавления в смесь другого компонента — красного цвета — разница становится все более заметной, пока мы не получим оранжевый цвет, который значительно отличается от желтого. Если теперь из смеси красного и желтого цветов убирать понемногу желтый (с помощью такого же оптического клина), то различие между исходным желтым и новым цветом будет снова увеличиваться, пока мы не получим красный цвет, т. е. цвет второго компонента в смеси.

Цвет смеси *непрерывно* изменяется, если непрерывно меняется компонентный состав смеси. Грассман первый отметил это топо-

логическое свойство цветового смешения, которое существенно для хорошего пространственного представления феноменов смешения цветов [93].

Для нас же сейчас важно отметить, что непрерывное изменение хроматичности в направлении от одного цвета к другому приводит одновременно к непрерывному увеличению субъективного различия между первым цветом и смесью и в то же время к увеличению субъективного сходства между вторым цветом и смесью. Таким образом, цветовое сходство и цветовое различие являются взаимно обратными характеристиками цвета, так что максимальное сходство соответствует минимальному различию, а максимальное различие — минимальному сходству (рис. 2.4.12) [9].

Непрерывность и сходство-различие цветов являются свойствами не только хроматических составляющих цвета, но относятся также и к ахроматическим составляющим, т. е. они являются более общими феноменами, чем феномены смешения.

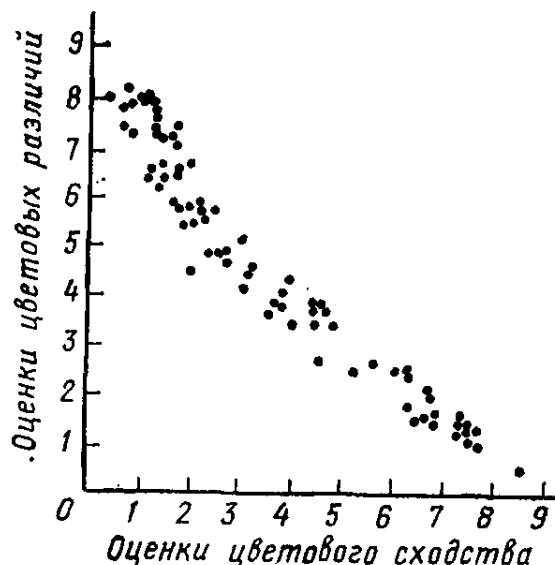


Рис. 2.4.12. Функция, связывающая цветовое сходство и цветовое различие. Взято из работы Загорской [9]. По осям отложены величины рангов, которыми оценивались сходства и различия между парами равноярких цветов. Каждая точка представляет среднее по тридцати предъявлениям пары цветов (3 исп. $\times 10$ предъявлений)

Глава 2.5

ЦВЕТОРАЗЛИЧИЕ

Обычно выделяют три класса цветовых различий. Пороговые или дифференциальные различия, малые цветовые различия, соответствующие сумме нескольких пороговых, и большие различия — от малых до максимальных [222].

2.5.1. Дифференциальная чувствительность к цветовым характеристикам

Дифференциальное цветоразличение. Дифференциальная цветовая чувствительность определяется через несколько наиболее характерных функций. Основной функцией цветоразличения считается зависимость $\Delta\lambda(\lambda)$, которая представляет собой непрерывную кривую при аргументе, меняющемся от 400 до 700 нм. На рис. 5.1 приводится классический образец такой функции, полученной Райтом и Питтом [220]. Она имеет три пика наибольшей

чувствительности в областях 440—450 нм, 480—500 нм и 580—600 нм. Между этими областями внутри спектра чувствительность несколько уменьшается, но самое резкое понижение чувствительности происходит на краях спектра, где пороги увеличиваются в 10—20 раз.

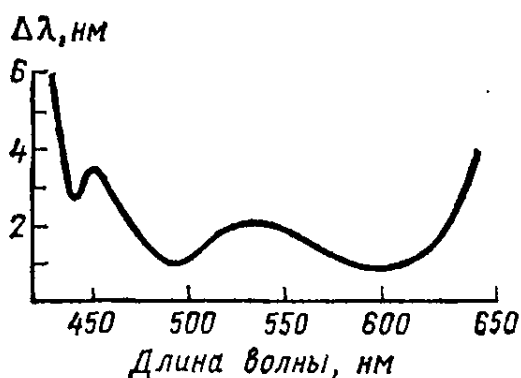


Рис. 2.5.1. Функция первого порога цветоразличения для спектральных стимулов ($\Delta\lambda(\lambda)$), выведенная Питтом и Райтом как среднее для 5 испытуемых [220]

Функция $\Delta\lambda(\lambda)$, приведенная на рис. 2.5.1, как и всякая стандартизованная функция, получена в строго фиксированных условиях (фовеальное зрение, темновая адаптация, 2°-е поле с вертикальным делением на две половины и т. д.) и является только количественным ориентиром для исследователей. Она может существенно измениться, если ее измерить для конкретного испытуемого. Для сравнения на рис. 2.5.2 приводятся индивидуальные функции цветоразличения. Среди них есть и те, по которым Райт и Питт получили свою усредненную функцию.

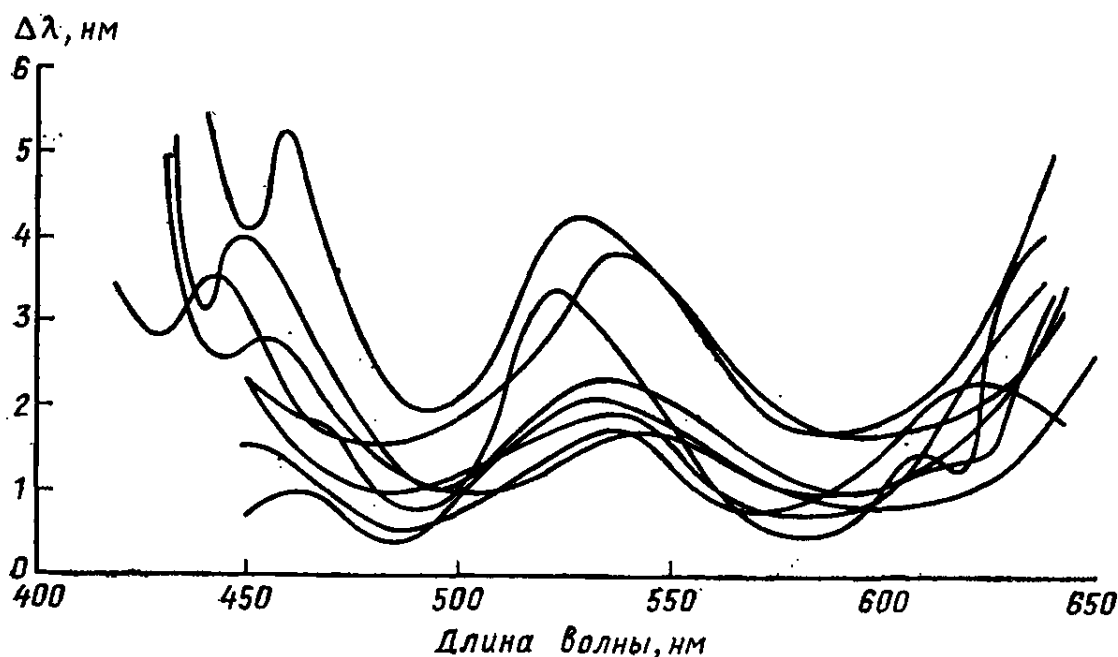


Рис. 2.5.2. Индивидуальные функции порогового цветоразличения. В их число входят и данные испытуемых Питта и Райта. Взято из Грехема [92]

Мы видим, что меняются не только величины дифференциальных порогов для одного и того же аргумента (сдвиг по вертикали), но и положение минимумов и максимумов чувствительности в спектре. Более того, меняется даже число пиков наибольшей чувствительности. У некоторых испытуемых, например, нет коротковолнового пика, как у остальных испытуемых, у некоторых ис-

пытуемых [112] в крайней длинноволновой области может появиться дополнительно четвертый пик. Однако кривая Райта и Питта — все-таки наиболее типичный случай, и поэтому все остальные модификации обычно рассматриваются как влияние индивидуальных различий или как влияние вторичных параметров цветовой стимуляции (длительности, величины, формы и т. д.). Влияние этих параметров может быть очень существенным, но, зная типичную, базисную функцию $\Delta\lambda(\lambda)$, их всегда можно однозначно выявить.

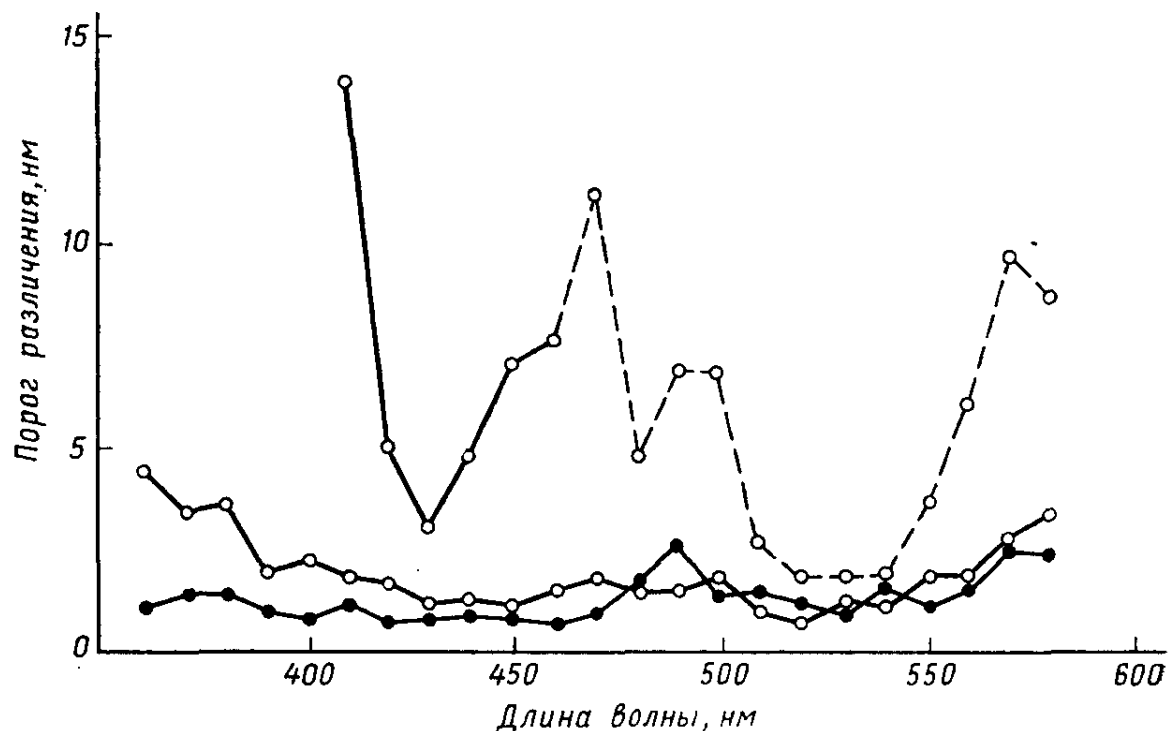


Рис. 2.5.3. Зависимость функции порогового цветоразличения от уровня яркости спектральных цветов

В данной книге эти влияния рассматриваться не будут, для справок можно обратиться к руководствам Вышецки, Стайлса и Грехема [222; 92].

Влияние интенсивности излучения на дифференциальное цветоразличение. На рис. 2.5.3 приведены функции, полученные Сигелем для трех уровней фотометрической яркости спектральных стимулов 0,1; 1,0 и 10,0 футламберт [181]. (Таблица соотношений между различными единицами фотометрической яркости приводится в приложении 1.) Сравнение этих функций друг с другом иллюстрирует асимметричность изменений порогов цветоразличения при увеличении и при уменьшении яркости. Увеличение яркости от среднего уровня практически не меняет величину порогов по всему спектру, тогда как на низком уровне яркости чувствительность резко ухудшается, особенно в средневолновой (500—550 нм) и коротковолновой (менее 470 нм) части спектра, а также в крайней длинноволновой части спектра (610 нм и более).

Менее всего меняется область желтых цветов (560—600 нм). Отсюда можно сделать вывод, что в некотором среднем диапазоне яркостей дифференциальная чувствительность к изменению длины волны остается постоянной, и только значительное уменьшение яркости излучения сказывается на цветоразличении.

Разложение функции чувствительности к цветоразличению на составляющие. Функция $\Delta\lambda(\lambda)$, которую мы рассматривали выше, представляет собой на самом деле интегративную характеристику хроматической чувствительности, поскольку цветоразличение определяется, с одной стороны, через различение цветового

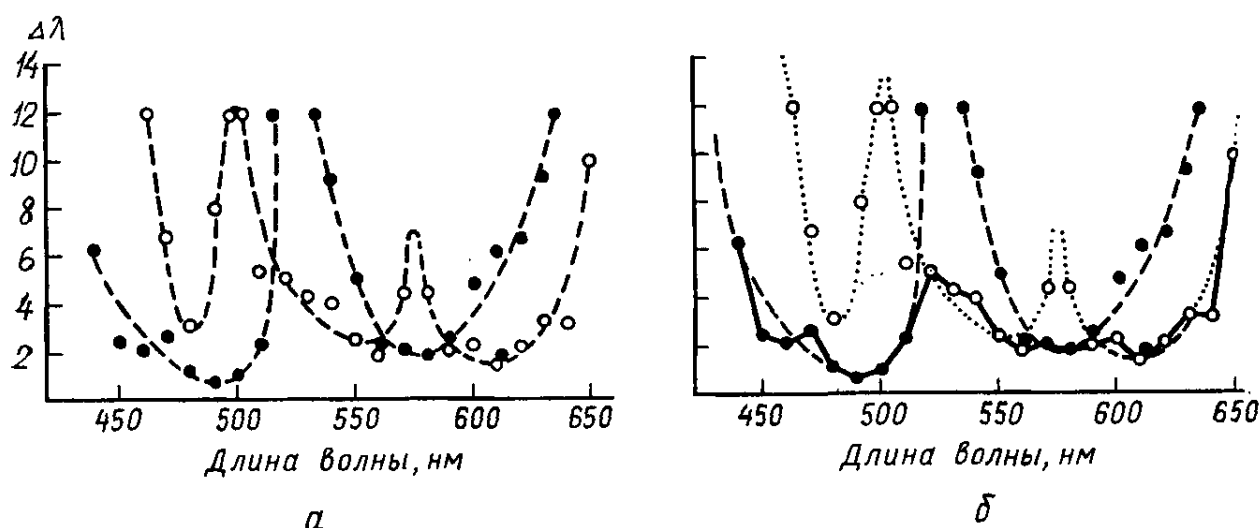


Рис. 2.5.4. Разложение функции порогового цветоразличения на тоновую и насыщенную компоненты. Взято из Измайлова [12]; *а* — точки показывают первые пороги цветового тона для монохроматических стимулов, а кружки — первые пороги насыщенности. Пунктирные линии показывают аппроксимацию точек U-образными кривыми; *б* — точки и кружки обозначают данные в соответствии с рис. 2.5.4 *а*. Сплошная линия представляет собой огибающую наименьших значений тоновых и насыщенностных порогов. По своей форме эта огибающая аналогична функции порогового цветоразличения, показанной на рис 2.4.1

тона и насыщенности, с другой стороны, через красно-зеленую и сине-желтую хроматические составляющие. При построении функции испытуемый определяет общее изменение хроматичности, не специфицируя в каждом отдельном случае, по какой из составляющих производилась оценка. Провести экспериментальные измерения вклада отдельных составляющих в функцию $\Delta\lambda(\lambda)$ слишком сложно с методической точки зрения, однако можно построить эти функции теоретически, в рамках определенной модели цветоразличения. Примерами такого типа разложения функции цветоразличения на составляющие являются графики на рис. 2.5.4 и 2.5.5.

На одном из них (рис. 2.5.4) функция первого порога цветоразличения $\Delta\lambda(\lambda)$ разлагается на тоновую и насыщенностную составляющие [12], а на другом (рис. 2.5.5) функция цветоразличения показана как производная от двух цветоопponentных систем $r-g$ и $b-y$ [59].

На рис. 2.5.4 *а, б* точками показаны пороговые значения различения цветового тона, а кружками — пороги различения насыщенности. Сплошная линия на рис. 2.5.4 *б* показывает, что функцию цветоразличения можно интерпретировать как огибающую нескольких простых *U*-образных составляющих (пунктирные линии) — двух тоновых и трех насыщенностных (рис. 2.5.4 *а*). Тоновые функции имеют максимумы чувствительности (минимальные пороги) в сине-голубой (490 нм) и желтой (580 нм) областях спектра, а насыщенностные в желто-зеленой (560 нм) и оранжево-красной (610 нм). Третья составляющая равноярких спектральных цветов по насыщенности располагается в коротковолновой части спектра с максимумом чувствительности в области 480 нм, но в этой же области спектра тоновые пороги значительно меньше, поэтому эта составляющая насыщенности существенного вклада в функцию цветоразличения не вносит.

Совершенно аналогичная картина приведена на рис. 2.5.5. Здесь функция первого порога цветоразличения построена как огибающая выходных характеристик *r—g* и *b—y* каналов. Исходные функции, приведенные на рис. 2.5.5, также представляют собой, по существу, простые *U*-образные функции с максимумами чувствительности в тех же самых областях спектра, что и функции на рис. 2.5.4.

Теоретические принципы, лежащие в основе анализа функций цветоразличения, представленных на рисунках 2.5.4 и 2.5.5, существенно различаются. В первом случае функция цветоразличения связывается с центральными механизмами цветового анализа излучений, характеризующими детекторный уровень цветового анализатора в рамках трехстадийной концепции цветового зрения, а во втором — с прецентральными, оппонентными механизмами анализа в рамках двухстадийной концепции цветового зрения. Эти концепции в общем виде уже рассматривались в историческом экскурсе в начале книги и будут более детально рассмотрены ниже, в третьей части книги.

Функция первого порога насыщенности. Рассмотрим следующий опыт. Пусть фотометрическое поле освещается белым светом с интенсивностью L_w . Будем добавлять к белому свету монохроматическое излучение L_λ , пока испытуемый не заметит появления хроматичности в поле. Измеряя каким-либо из пороговых методов величину ΔL_λ , необходимую для обнаружения хроматичности

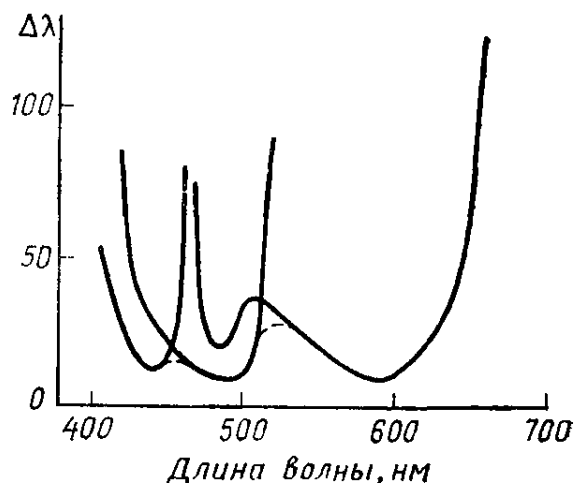


Рис. 2.5.5. Разложение функции порогового цветоразличения на красно-зеленую и сине-желтую цветооппонентные составляющие. Взято из Бойнтон [59]

у разных длин волн, мы сможем построить функцию $(L_w + \Delta L_\lambda)/\Delta L_\lambda(\lambda)$. Такая функция, полученная Пристом и Бриквуде для двух испытуемых [163], а также Мартином, Уэбертоном и Морганом для трех испытуемых, приводится на рис. 2.5.6 [146]. Видно, что наименьшее отношение эта дробь имеет для желтых цветов спектра, а наибольшее — для синих.

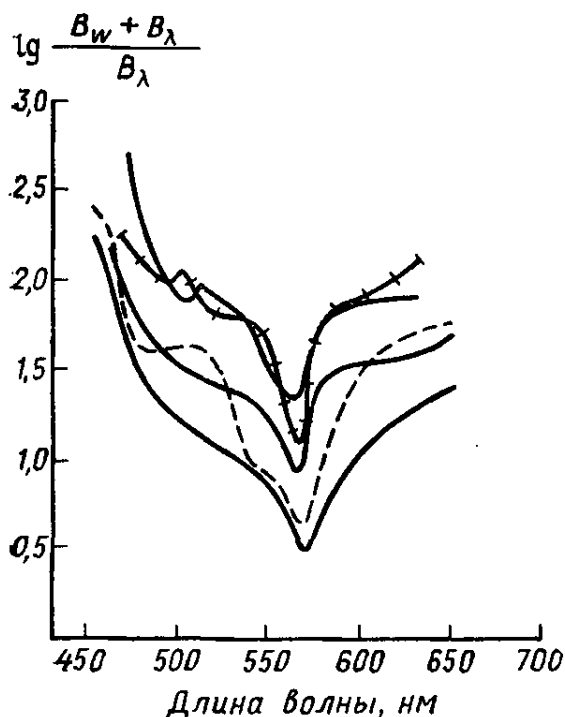


Рис. 2.5.6. Значения первого порога насыщенности для спектральных стимулов, полученные в работах Приста и Бриквуде [163] и Мартина и др. [146].
Взято из Хартриджа [39]

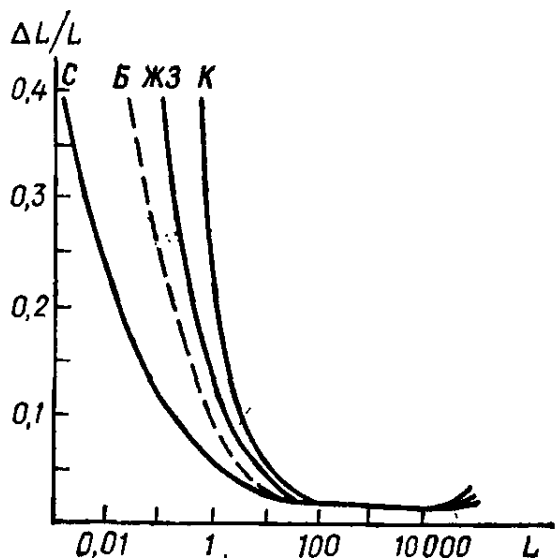


Рис. 2.5.7. Пороговые функции яркостей $\Delta L/L(L)$ для излучений разного спектрального состава (синего, белого, желто-зеленого и красного), полученные Кёнигом и Бродхуном [124]. Взято из Федорова [38]

Совершенно иная картина получается, если процедуру опыта изменить, добавляя к спектральному цвету белый, а не наоборот, как в предыдущем случае. При такой процедуре отношение $(L_w + \Delta L_\lambda)/\Delta L_\lambda$ останется константным для разных длин волн. Харвич и Джемсон, исследовавшие этот феномен, объясняют его влиянием хроматической адаптации, которая неизбежна, если в начале предъявлять хроматическую компоненту смеси [105].

Влияние яркости на функцию первого порога насыщенности было исследовано Парди [164; 165], который показал, что увеличение исходного уровня яркости белого света, к которому добавляется хроматический свет, вызывает для некоторых излучений (485–605 нм) линейное увеличение дифференциального порога (ΔL_λ), тогда как для коротковолновых (менее 470 нм) и длинноволновых излучений (более 630 нм) величина порога практически

Таблица 2.5.1

Влияние интенсивности на величину первого дифференциального порога насыщения для монохроматических излучений
(по данным Парди [164])

№ п/п	Длина волны (нм)	Интенсивность белого света (троланды)					
		200	300	400	500	600	700
1	440	1,5	1,9	2,4	2,8	3,4	4,1
2	455	2,3		3,3		4,6	
3	470	6,4	7,6	10,0	12,6	15,0	18,7
4	485	10,4	15,8	20,0	27,8	35,0	55,0
5	505	15,5	25,0	37,3	52,0	60,0	
6	540	16,2	31,2	42,0	60,0	72,0	91,0
7	575	29,0	50,0	92,0	120,0	170,0	230,0
8	605	18,0	24,6	35,8	49,0	65,0	81,0
9	630	7,3	10,8	13,3	15,4	18,0	25,5
10	660	4,0	7,0	8,4	11,0	13,0	13,7

не меняется. Приведенные в табл. 2.5.1 данные, взятые из работы Парди, иллюстрируют это влияние [164].

Дифференциальная чувствительность к яркости. Функции дифференциальной чувствительности к изменениям интенсивности излучения были получены исследователями раньше всего. Наиболее показательными в этом плане являются данные Кенига и Бродхуна [124], измеривших зависимость $\Delta L/L$ от L для монохроматических излучений с разной длиной волны (рис. 2.5.7). Их данные показывают, что у этих функций есть общий участок в диапазоне интенсивностей примерно 4 лог. ед., где отношение $\Delta L/L$ константно, а за пределами этого участка функции расходятся.

Расхождение функций, полученных Кенигом и Бродхуном, в диапазоне очень малых интенсивностей (менее 1 лог. ед.) иногда интерпретируется как влияние палочкового аппарата сетчатки [38]. Кинетика выцветания и восстановления палочкового пигмента (родопсина) и колбочковых пигментов (эритролаба и хлоролаба) действительно разная. В кинетическом уравнении зрительных пигментов

$$\frac{dp}{dt} = \frac{1-p}{k} - \frac{Ip}{kI_0}, \quad (2.5.1)$$

где k — константа, характеризующая скорость процессов выцветания и восстановления пигмента; p — количество невыцветшего пигмента; I — интенсивность света, приводящая к выцветанию пигмента; I_0 — интенсивность света, которая приводит к выцветанию $1/k$ -той пигмента в секунду.

Для родопсина $k=400$, а для хлоролаба и эритролаба $k=120$ [59], что означает существенно большую скорость процессов выцветания и восстановления у колбочковых пигментов.

Однако окончательной такую интерпретацию считать нельзя, поскольку пока не известны кинетические характеристики циано-

лаба (пигмента коротковолновых колбочек). В случае отличия константы k в уравнении (2.5.1) для цианолаба от константы для других колбочковых пигментов расхождение функции $\Delta L/L(L)$ будет означать, что психофизическая функция, устанавливающая связь между воспринимаемой яркостью и интенсивностью излучения, должна включать в себя в качестве одного из параметров спектральный состав излучения. Далее, при рассмотрении данных, основанных на оценках надпороговых различий между излучениями разного спектрального состава, мы убедимся, что это действительно так.

Небольшое расхождение функций $\Delta L/L(L)$ для высоких уровней интенсивности, полученное Кенигом и Бродхуном, объясняется вторичными факторами стимуляции, такими, как площадь [188] или длительность [121] фоновой интенсивности. Стайлс показал, что $\Delta L/L$ сохраняется константным вплоть до уровня фона в 10^5 кд/м² [195].

2.5.2. Надпороговые цветовые различия

В предыдущем разделе рассматривалась дифференциальная чувствительность зрительной системы по отдельным цветовым характеристикам, таким, как светлота, насыщенность, цветовой тон. Все рассмотренные выше функции характеризуют чувствительность зрительной системы только в одном направлении цветового пространства, от одной исходной точки к другой. Так, измерение чувствительности к изменению длины волны излучения в одной точке спектра, например 490 нм, делается независимо от измерения чувствительности в любой другой части спектра. Далее необходимо отметить, что все эти функции представляют собой *функции первого порога*, т. е. определяется только один, первый шаг в данном направлении. Такой тип измерений можно назвать измерением *локального цветоразличения*.

Теперь мы рассмотрим новый тип цветовых измерений, характеризующих различие, во-первых, в разных направлениях цветового пространства и, во-вторых, по всей длине направления, определяемого парой цветовых точек. Этот тип измерений можно назвать измерением *больших цветовых различий* или исследованием *глобального цветоразличения*.

Эллипсы Мак Адама. В 1942 г. Мак Адам опубликовал результаты исследования, которое проводилось по заказу «Истман Кодак Компани» [139]. Одной из целей этого исследования была разработка научного обоснования для получения патента на «желтый Кодак», который мог бы служить фирменным знаком компании. Физические измерения не могли обеспечить однозначного определения цвета вследствие феномена метамеричности световых излучений разного спектрального состава. Поэтому Мак Адам разработал новый подход к решению проблемы, который позволял бы решить ее в общем виде, т. е. определять идентичность любых двух или более цветов. Подход основывался на выявле-

нии общей «единицы цветоразличения», с помощью которой можно было бы измерить субъективное расстояние между любой парой цветов в цветовом пространстве.

Мак Адам выбрал 25 эталонных цветов так, чтобы они представляли все области пространства равноярких апертурных цветов, и в этих областях измерил дифференциальные пороги различения. Для каждой из 25 цветовых точек пороги определялись в восьми различных направлениях. Каждое направление задавалось двумя выравненными по фотометрической яркости светофильтрами. Испытуемый должен был подравнять по хроматичности две равнояркие половинки двухградусного фотометрического поля, на одной из которых предъявлялся эталонный цвет, а на другой — смесь из пары цветов, определяющих одно из восьми направлений. Мерой дифференциальной чувствительности служило стандартное отклонение в серии подравниваний, полученных для одной и той же пары светофильтров. Для представления своих измерений Мак Адам использовал хроматическую диаграмму МКО-31. Использование хроматической диаграммы МКО, кроме удобства представления дифференциальных характеристик для равноярких цветов, позволяло Мак Адаму одновременно проверить однородность самой хроматической диаграммы МКО-31. В случае идеальной однородности хроматической диаграммы разброс стандартных отклонений подравниваний относительно каждого эталонного цвета в восьми направлениях, заданных сравниваемыми цветами, должен был равняться нулю. Следовательно, точки, отложенные от эталонного цвета на расстоянии одного стандартного отклонения, образовали бы правильный круг, и диаметр такого круга для всех эталонных цветов должен был равняться константе. В этом случае результаты измерений Мак Адама дали бы простую и общую для всех цветов процедуру идентификации. Два цвета можно было бы считать идентичными, если расстояние между точками, представляющими их на хроматической диаграмме МКО-31, было бы меньше или равно единице различения, полученной Мак Адамом. Однако результаты Мак Адама показали существенную неоднородность хроматической диаграммы МКО-31 — области, образованные точками разброса подравниваемых к эталону смесей, имели эллиптическую форму и совершенно разные размеры (соотношением 1 : 30).

Поэтому Мак Адам построил серию номограмм, которые позволяли определять метрические коэффициенты в уравнении квадратичной формы, представляющей ΔS — субъективное расстояние между цветами на хроматической диаграмме МКО-31:

$$\Delta S^2 = a_{11} (\Delta x)^2 + 2a_{12} (\Delta x \Delta y) + a_{22} (\Delta y)^2, \quad (2.5.2)$$

где Δx и Δy — разница координат пары цветов на хроматической диаграмме xy , a_{ij} — метрические коэффициенты.

Для однородной хроматической диаграммы $a_{11} = a_{22} = 1$ и $a_{12} = 0$. В данном же случае метрические коэффициенты были так сложно связаны с координатами x и y цветовых точек, что ана-

литической формы для их выражения найти не удалось и Мак Адаму пришлось строить свои номограммы.

На рис. 2.5.8а показаны 25 эллипсов Мак Адама, представленных на хроматической диаграмме МКО-31. На рис. 2.5.8б приводятся некоторые из этих эллипсов в более крупном масштабе.

Опыты Мак Адама знаменуют собой переломный момент в истории исследований цветового зрения. С одной стороны, они

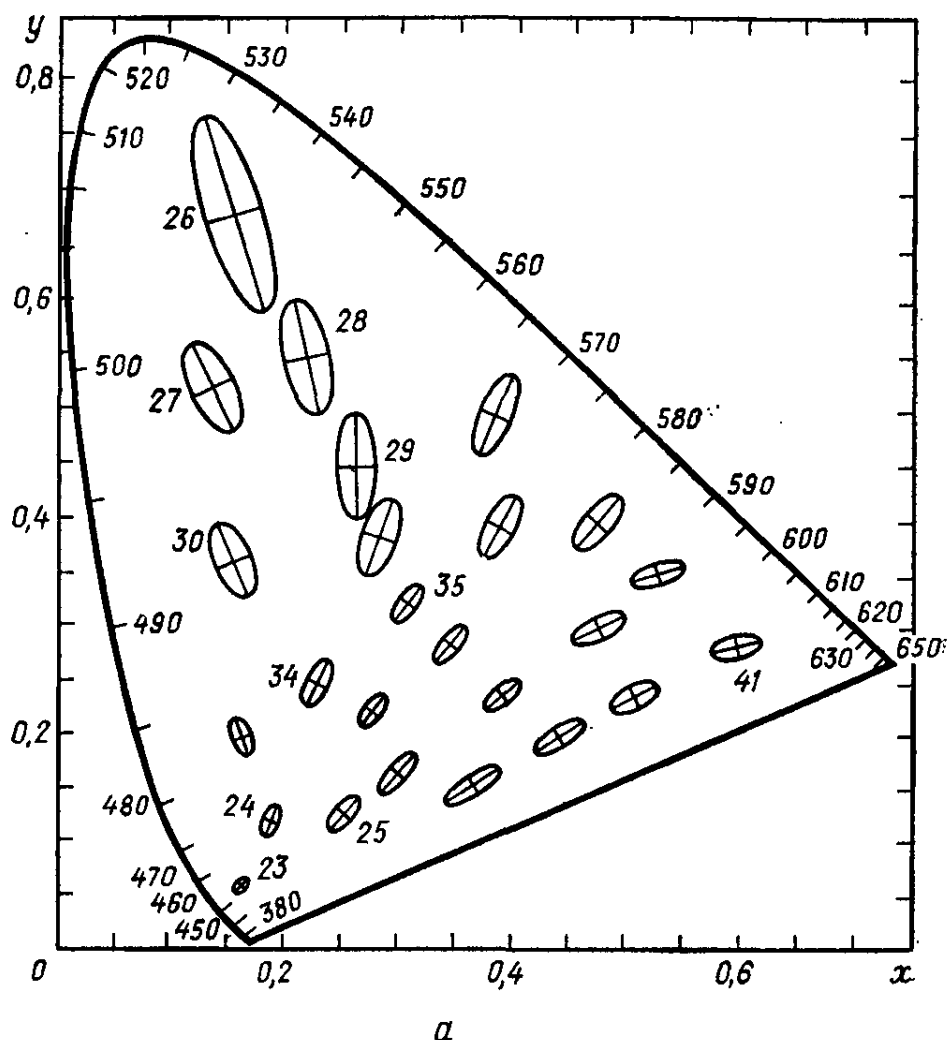


Рис. 2.5.8а — локусы порогов различения равнотонных неспектральных стимулов, представленные на хроматической диаграмме МКО-31 (эллипсы Мак Адама). Номер у эллипса соответствует обозначениям в работе Мак Адама [139], откуда взяты эти данные. Все эллипсы для наглядности увеличены в 10 раз

дали начало новому направлению исследований цветоразличения, связанному с построением многомерных областей чувствительности. В работах Брауна и Мак Адама [64], Брауна [62; 63], Мак Адама [140] и Выщецкого и Филдера [221] было исследовано влияние на цветоразличение индивидуальных характеристик зрения, уменьшение поля сравнения, уменьшение уровня яркости, включение яркости как еще одной размерности стимулов, т. е. построение трехмерных областей дифференциальной чувствительности и т. д. С другой стороны, они дали новый метод решения

проблемы перехода от пороговых различий к большим, надпороговым различиям. Эллипсы Мак Адама до настоящего времени служат одним из решающих тестов на однородность цветового пространства [222; 7]. Но есть еще одна проблема цветоразличения, которую также можно проиллюстрировать на результатах опытов Мак Адама.

Неаддитивность цветовых различий. На рис. 2.5.8а, б, в величина эллипсов увеличена по отношению к диаграмме в 10 раз, т. е. расстояние от точки эллипса до центра равно 10 станд. откл. Мак Адам сделал это лишь для удобства графического представ-

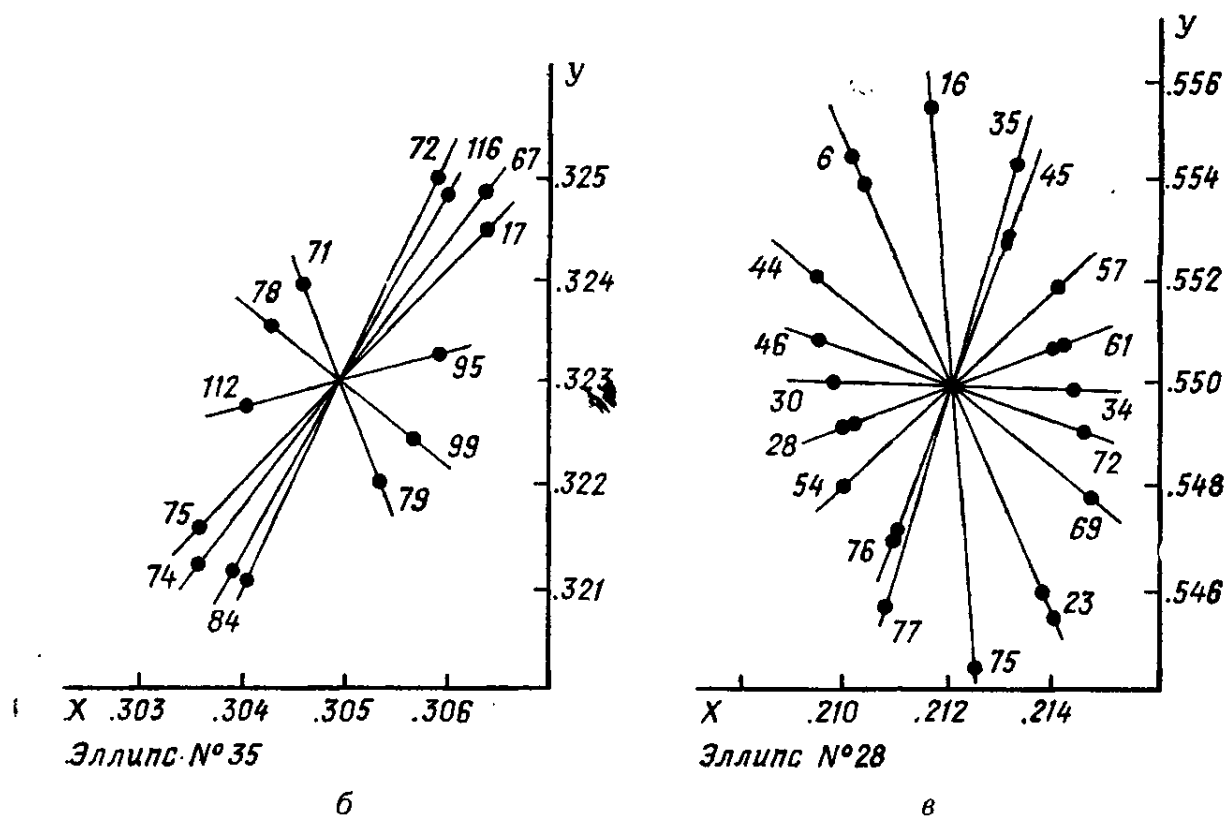


Рис. 2.5.8 б, в — эллипсы № 35 и № 27 из рис. 2.5.8 а, представленные в более крупном масштабе. Точки на концах диаметров показывают расстояние в одно стандартное отклонение от центрального цвета для смеси пары цветовых стимулов, подравниваемой к центральному. Числа около точек соответствуют номерам фильтров, использованных в работе Мак Адама [139]

ления данных. Но такая операция могла бы иметь содержательное значение в случае, если бы хроматическая диаграмма МКО-31 была бы однородной. Увеличение (или уменьшение) диаметра эллипса в n раз означало бы изменение уровня цветовой толерантности [7], т. е. изменение величины допуска на ошибку при идентификации цветов. Результаты Мак Адама показывают, что хроматическая диаграмма МКО-31 не позволяет осуществлять метрических операций с межточечными расстояниями, поскольку они не сохраняются при изменении направления измерения и при изменении места измерения. Однако, даже если оба условия выполнялись бы на хроматической диаграмме МКО-31, т. е. области

неразличия образовали бы одинаковые окружности, это не означало бы еще ее однородности относительно цветовых различий. Эти условия необходимы, но недостаточны для определения однородного цветового пространства.

Дело в том, что цветовые различия обладают свойством неаддитивности. Это означает, что если мы выберем единицу цветового различия (например, одно стандартное отклонение по данным подравнивания, как это делал Мак Адам), то 10-кратное увеличение этой единицы вовсе не даст 10-кратного увеличения цветового различия.

Мак Адам, исследуя этот феномен, обнаружил, что для малых надпороговых различий наблюдается систематическая недооценка воспринимаемой величины по сравнению с вычисленной суммой нескольких малых различий [141]. Если, например, взять два равноярких цвета A и B , смешением этих цветов получить третий цвет B так, чтобы он имел такую же яркость, но отличался по хроматичности одинаково от A и от B , то сравнение пары AB с парой AB или BB показывает, что различие между цветами A и B не будет в два раза большим, чем между цветами A и B или B и B . Иначе говоря, для малых цветовых различий оказывается, что

$$\Delta AB < \Delta AB + \Delta BB. \quad (2.5.3)$$

Это означает, что цветоразличение характеризуется субаддитивностью. Для коррекции субаддитивности цветовых различий Мак Адам предложил использовать степенную функцию

$$\Delta S = (\sum \Delta d)^k, \quad (2.5.4)$$

где Δd — малое цветовое различие, а $k < 1$.

Последующие исследования метрических свойств цветоразличения в этом направлении были проведены Джаддом [115]. Он также получил неаддитивность малых цветовых различий, но с другим показателем степени в выражении (2.5.4). Сравнение своих результатов с результатами Мак Адама [141] и других авторов привело его к выводу, что степень неаддитивности прямо зависит от величины сравниваемых единиц. Чем больше исходные величины сравниваемых различий, тем больше наблюдаемая неаддитивность.

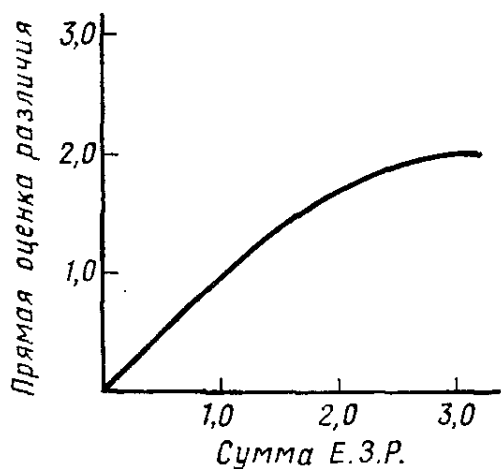


Рис. 2.5.9. График зависимости надпороговых цветовых различий от суммы пороговых различий. Оси представлены в радианной мере [12]

Сопоставление этих данных с данными шкалирования одновременно малых, средних и больших цветовых различий в работах Кранца [128], Измайлова [12], Соколова, Измайлова [184] показывает, что степень неаддитивности является однотипной моно-

тонной функцией цветового различия как для малых, так и для больших различий. На рис. 2.5.9 приводится график зависимости прямых оценок воспринимаемых различий от суммы едва заметных различий, взятый из работы Измайлова [12].

В третьей части книги эта модель будет рассматриваться более детально, а сейчас только отметим, что форма этой функции свидетельствует о неоднородности феномена неаддитивности. Для малых цветовых различий (вплоть до пороговых) неаддитивность почти не проявляется, и здесь показатель степени в выражении (2.5.4) будет близок к 1. У средних цветовых различий неаддитивность выражена сильнее и соответственно показатель степени в уравнении (2.5.4) должен постепенно уменьшаться, а для наибольших цветовых различий происходит «насыщение» приращения функции, здесь увеличение числа порогов практически не меняет величины воспринимаемого различия. Это объясняет трудности, с которыми сталкиваются исследователи, когда пытаются применить к измерению больших различий методологию, разработанную для измерения пороговых различий [59].

2.5.3. Субъективное цветовое пространство

Измерение больших цветовых различий. Новая методология шкалирования цветовых различий сформировалась в 60-х и 70-х гг. благодаря интенсивному развитию нового направления в математической психологии, называемого многомерным шкалированием (см. гл. 2.2). Интересно отметить, что развитие методов многомерного шкалирования оказалось очень тесно связано с исследованиями цветового зрения. Обширные и разноплановые исследования цветоразличения предоставляют удобный материал для проверки эффективности разрабатываемых в многомерном шкалировании алгоритмов. В свою очередь применение различных вычислительных алгоритмов к одним и тем же данным цветоразличения позволило выявить некоторые скрытые характеристики структуры цветовых различий.

Хотя некоторые процедуры измерения надпороговых различий между стимулами применяются с незапамятных времен [55], по-настоящему, как психофизические методы, они стали разрабатываться только в нашем веке, главным образом в работах Стивенса и его сотрудников [190; 191; 192], а также в работах шведской психофизической школы [83; 80]. Однако в исследованиях цветового зрения эти методы не получили широкого распространения. Наиболее известными измерениями такого рода являются функции видимой светлоты поверхности, аргументом которых служит яркостный коэффициент отражения, меняющийся от нуля (идеальный черный) до 100% (идеальный белый), а также функции насыщенности монохроматических цветов, аргументом которых является чистота цвета в процентах [222; 160]. Примером типичного отношения к оценкам больших цветовых различий может служить точка зрения Вышецки и Стайлса — одних из наиболее

авторитетных представителей цветовой науки, изложенная в их руководстве по цвету [222]:

«... Как бы ни оценивалась точность суждений об относительной величине двух цветовых различий, она значительно уступает точности цветового подравнивания ... Когда различия в светлоте или хроматичности становятся большими, наблюдателю очень трудно оценить их величину. В общем оценка очень больших различий в цвете представляет малую практическую ценность. Принципиальный интерес представляет изучение малых различий и различий, которые наблюдатель находит едва заметными или пороговыми, поскольку последние могут рассматриваться как естественные единицы при измерении больших различий» [222, с. 451].

Как видно из этой ссылки, существенным недостатком методов измерения больших цветовых различий считается малая достоверность данных. Этот справедливый упрек имеет отношение не только к оценкам цветовых различий, но и вообще к методам прямого оценивания величины стимула [24], а для науки о цвете, где имеется внушительный массив работ, проведенных колориметрическими и пороговыми методами, результаты измерения больших цветовых различий кажутся особенно незначительными и чаще именно поэтому сами методы рассматриваются как второстепенные.

Но внимательный анализ данных показывает, что все блестящие достижения колориметрических и пороговых методов связаны главным образом с построением частных цветовых функций, которые рассматривались в предыдущих разделах книги. В то же время существует ряд более общих проблем, которые до настоящего времени все еще не имеют окончательного решения.

Одной из таких фундаментальных проблем в психофизике цветового зрения является проблема построения однородного цветового пространства, в котором точки представляют отдельные апертурные цвета, а расстояния между точками пропорциональны воспринимаемым различиям между цветами.

В западно-европейской и американской литературе для обозначения этого свойства цветового пространства — быть одинаковым во всех участках относительно воспринимаемых различий — применяется термин «uniform» — однородное (например, Джадд [113]; Джадд и Вышецки [7]; Вышецки и Стайлс [222] — «uniform color scale», «uniform color space»). В отечественной литературе чаще используется термин «равноконтрастное» (Мешков, [21]), поэтому при переводе зарубежной литературы по восприятию цвета термин «uniform» также переводят как «равноконтрастное» (см., например, Джадд, Вышецки [7]).

В наших работах используется термин «изотропное цветовое пространство», чтобы подчеркнуть однородность относительно цветоразличения во всех направлениях пространства [12; 29].

Как показывает опыт, решить эту проблему в традиционных терминах колориметрических или пороговых измерений очень ма-

ло надежды. Существуют трудности, связанные с предположением, которое вслед за Фехнером делает большинство исследователей, что метрика малых и больших различий одна и та же, и в этом смысле большое различие есть не что иное, как аддитивная комбинация малых различий [222; 25].

Мы уже видели, что это предположение не соответствует экспериментальным данным. С нашей точки зрения, проблему построения изотропного цветового пространства надо решать не столько по данным о локальной метрике цветового пространства, характеризующей пороговое цветоразличение, но главным образом на основе данных о *глобальной* метрике, которая определяется структурой больших цветовых различий.

Построение цветового пространства методами многомерного шкалирования. Метод многомерного шкалирования позволяет исследовать две основные проблемы, возникающие при построении цветового пространства, — определение базисной размерности и метрики. Как мы увидим ниже, хотя математически эти характеристики пространства совершенно независимы, в цветовом пространстве они связаны через ограничения содержательного характера.

Одну из первых работ по анализу матрицы сходств между апертурными цветами провел в 1954 г. Экман [81].

14 спектральных стимулов равной интенсивности, полученных с помощью фильтров, попарно предъявлялись испытуемым, которые оценивали степень качественного сходства в рангах от 0 (полное отсутствие сходства) до 4 (идентичность). Оценки сходства усреднялись и сводились в матрицу (14×14) (табл. 2.5.2). Элементы матрицы линейно трансформировались в шкалу от нуля до единицы, и новая матрица анализировалась с помощью центроидного метода.

Экман на основе матрицы сходства выделил пять факторов, которые он интерпретировал как основные признаки цветового тона: фиолетовый, синий, зеленый, желтый и красный. Построив графики веса фактора (ордината) относительно длины волны стимулов (абсцисса), Экман получил для этих факторов кривые, которые он соотносил с характеристиками цветовых модуляторов сетчатки, полученных Гранитом [6].

Интерпретация Экмана была подвергнута критике как слишком сложная, и ряд авторов попытались проанализировать данные Экмана различными методами многомерного шкалирования. Рассмотрим данные Кумбса [72], который вновь проанализировал матрицу сходств, полученную Экманом. Из 14 стимулов, использованных Экманом, Кумбс взял только 8, но так, чтобы в них входили все цвета, которые трактовались Экманом как основные факторы. Цвета, выбранные Кумбсом, отмечены в табл. 2.5.2 дополнительными буквами A, B, C, D, E, F, G, H. Для анализа матрицы сходств Кумбс использовал неметрическую модель многомерного шкалирования, развиваемую Хейсом и Беннетом в 1956 г., и получил двумерное пространство, в котором круговая

Таблица 2.5.2

Матрица различий (по Экману [81]). Латинскими буквами обозначены стимулы, анализировавшиеся в работе Кумбса [72]

№ п/п	Длина волны (нм)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
		A	A		B	C		D		E	F		G	H	
1	434	.86	.42	.42	.42	.18	.06	.07	.04	.02	.07	.09	.12	.13	.16
2	445		.50		.44	.22	.09	.07	.07	.02	.04	.07	.11	.13	.14
3	465				.81	.47	.17	.10	.08	.02	.01	.02	.01	.05	.03
4	472					.54	.25	.10	.09	.02	.01	0	.01	.02	.04
5	490						.61	.31	.26	.07	.02	.02	.01	.02	0
6	504							.62	.45	.14	.08	.02	.02	.02	.01
7	537								.73	.22	.14	.05	.02	.02	0
8	555									.33	.19	.04	.03	.02	.02
9	584										.58	.37	.27	.20	.23
10	600											.74	.50	.41	.28
11	610												.76	.62	.55
12	628													.85	.68
13	651														.76
14	674														

последовательность стимулов соответствует изменению длины волны (рис. 2.5.10). Вращение данного пространства позволило Кумбсу соотнести одну ось пространства с красно-зеленым направлением, а другую — с желто-синим, что хорошо согласуется с оппонентной структурой цвета. Кумбс делает вывод о достаточности двумерного евклидова пространства для описания данных цветоразличения. Аналогичные результаты получил Шепард [177] при анализе матрицы сходств Экмана неметрическим многомерным шкалированием. Расположение 14 цветовых точек в двумерном евклидовом пространстве, которое получил Шепард, так же, как и в работе Кумбса, имеет явную оппонентную структуру (рис. 2.5.11). Четыре фактора — «красный», «зеленый», «си-

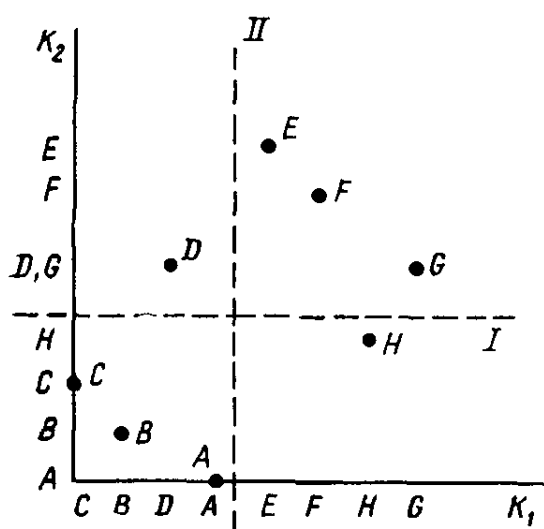


Рис. 2.5.10. Конфигурация цветowych точек в двумерном евклидовом пространстве, полученная Кумбсом [72] в результате анализа данных Экмана [81]

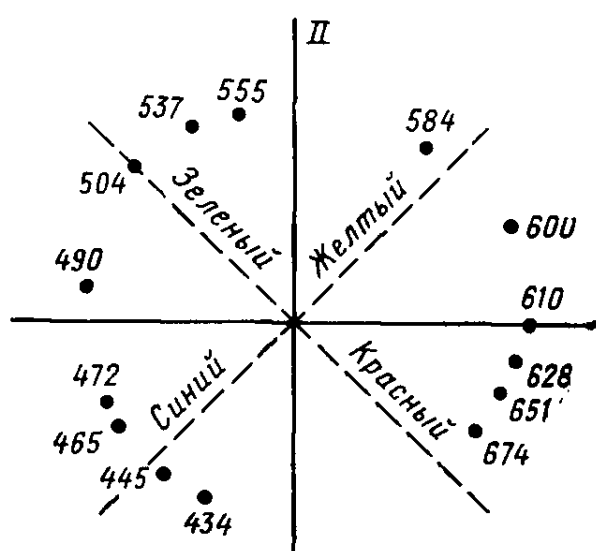


Рис. 2.5.11. Конфигурация цветowych точек в двумерном евклидовом пространстве, полученная Шепардом [177] в результате анализа данных Экмана [81]

ний» и «желтый» — организованы в две биполярные системы, причем «синий» фактор включает в себя и синие и фиолетовые цвета. Однако результаты Кумбса и Шепарда не так отличаются от результатов Экмана, как это кажется на первый взгляд. В частности, основные характеристики цвета, выделенные здесь (красный, зеленый, синий, желтый), такие же, как у Экмана, и лишь организованы более компактным образом в биполярной системе координат. Что касается пятого фактора, то его действие элиминировать можно только в неметрическом пространстве, которое строили Кумбс и Шепард, а в случае линейного метрического решения, которое проводил Экман, его влияние остается довольно значимым.

Это иллюстрируется в работе Стоун и др. [196], в которой была несколько модифицирована обработка исходных данных Экмана. Усредненная матрица сходств ($n \times n$), где n — число сти-

мулов, с единицами по главной диагонали трактовалась как множество n -столбцовых векторов, каждый из которых состоит из n компонент. Попарный коэффициент корреляций между всеми векторами дает $n(n-1)/2$ корреляций. Они представляют собой матрицу корреляционных сходств. Оценки корреляционного сходства показывают полное тождество (при $r=1$), отсутствие сходства ($r=0$) и противоположность как систематическое несходство ($r=-1$). Полученная матрица сходств отличается от обработки Экмана тем, что она выявляет не только положительную корреляцию,

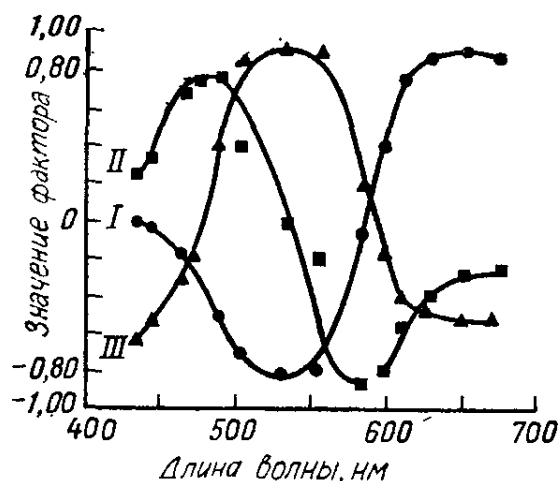


Рис. 2.5.12. Функции зависимости координат трехмерного евклидова пространства от длины волны спектрального цвета, полученные Стоуном и др. [196] в результате анализа данных Экмана [81]

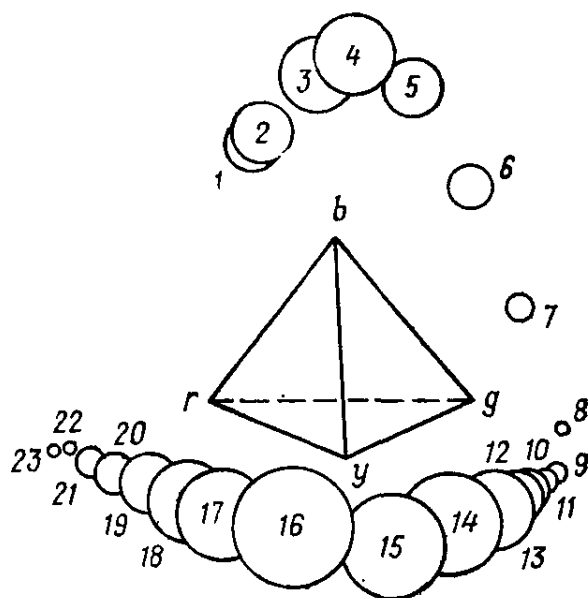


Рис. 2.5.13. Положение цветных точек в трехмерном евклидовом пространстве, полученном Шепардом и Кэрроллом [180] в результате анализа данных Бойнтон и Гордона [60]. Номера точек соответствуют последовательности длин волн спектральных цветов от 440 до 660 нм с шагом в 10 нм

ляцию, но и отрицательную тоже. Матрица корреляционных сходств обрабатывалась методом главных компонент, и было выделено три фактора. При этом два из них были биполярными. По первому фактору разводились красные и зеленые стимулы, а по второму — синие и желтые. Третий фактор имел сходство с фактором «фиолетовый» у Экмана, однако косое вращение этого фактора позволило интерпретировать его иначе. После этого вращения был построен график зависимости весов по трем факторам от длины волны (рис. 2.5.12). График показывает качественное сходство кривых с оппонентными характеристиками цветового зрения по Харвичу и Джемсон [105]. Первый фактор интерпретируется как красно-зеленая характеристика, второй — как сине-желтая, а третий — как бело-черная. Работы по анализу матрицы сходств Экмана различными методами показывают в общем не-

противоречивые результаты [81]. Линейное решение приводит к пяти факторам — красный, зеленый, желтый, синий и фиолетовый (или белый), которые могут быть организованы в трехмерном пространстве в биполярную систему декартовых координат. Неметрическое решение дает более простое двумерное пространство, организованное из четырех факторов, но это происходит за счет ослабления соответствия с исходными данными.

Вопрос базисной размерности цветового пространства специально рассматривался Крускалом, который анализировал неметрическим многомерным шкалированием данные по цветоразличению стимулов равной яркости, но разного цветового тона и насыщенности. Варьируя показатели степени (p) в выражении, характеризующем метрику пространства от 1 до 5, Крускал определил, как мы уже говорили выше, что наилучшее соответствие исходным данным дает метрика с $p=2,5$ [133; 134].

То есть размерность субъективного пространства цветоразличения для цветов равной яркости может оказаться больше двух.

Основательное подтверждение этого положения можно найти в работе Шепарда и Кэрролла, в которой как один из частных вопросов рассматривалась проблема определения базисной размерности субъективного пространства цветоразличения равноярких цветов [180]. Эту проблему авторы рассматривали на основании одной серии экспериментальных данных Бойнтон и Гордона [60]. Мы подробно остановимся на этих опытах, поскольку полученный Бойнтоном и Гордоном экспериментальный материал будет анализироваться нами в дальнейшем с различных точек зрения и в результате этого анализа будут сделаны существенные выводы о структуре субъективного пространства цветоразличения.

Бойнтон и Гордон [60] исследовали зависимость цветоразличения от яркости стимулов у трех нормальных испытуемых методом называния цветов. Испытуемым предъявлялись 23 монохроматических стимула с длиной волны от 440 до 660 нм, с шагом в 10 нм. Испытуемые должны были произвести классификацию стимулов по четырем цветовым классам с названиями: синий, зеленый, желтый, красный. Если стимул оценивался как промежуточный между двумя классами, то он назывался двойным названием, например, «сине-зеленый», причем на первое место ставилось то название, цвет которого в стимуле был субъективно более выражен. При обработке результатов всем классам приписывались веса в зависимости от места. Если стимул принадлежал только к одному классу, то соответствующему названию для этого стимула приписывался вес 3, если для обозначения стимула использовалась комбинация из двух названий, как в примере с сине-зеленым цветом, то первому классу «синий» приписывается вес 2, а второму классу «зеленый» — вес 1. Стимулы предъявляются по 25 раз каждый, и взвешенная частота отнесения стимула к каждому из классов служит мерой субъективной оценки стимула. Откладывая по оси абсцисс длину волны стимула, а по оси ординат меру субъективной оценки по данному классу, Бойнтон и

Гордон строили функцию называния цветов. Меняя яркость стимулов на двух уровнях 100 и 1000 тролланд, Бойнтон и Гордон могли судить по изменению функции называния цветов о зависимости цветоразличения от уровня яркости.

Для того чтобы применить к этим данным аппарат многомерного шкалирования, Шепард и Кэрролл рассматривали каждый стимул как вектор названий (см. гл. 2.2). Компонентами вектора служили взвешенные частоты названий. Число компонент определяется числом классов, поэтому все векторы были в данном случае четырехкомпонентными. Между векторами вводилась некоторая мера близости («сити-блок» в одном случае и евклидова мера в другом) и вычислялись все попарные близости. Матрица этих $n(n-1)/2$ близостей, где n — это число стимулов, вычислялась для данных на уровне яркости в 100 тролландов, усредненных по трем испытуемым. Полученная матрица анализировалась различными методами многомерного шкалирования. Было показано, что пространственная модель не зависит от выбранной меры близости между векторами реакций. Решение, когда исходные различия интерпретировались в евклидовой метрике, не отличалось от решения, когда эти же различия интерпретировались в «сити-блок» метрике. Кроме того, пространственная модель оказалась независимой и от используемого для анализа алгоритма многомерного шкалирования. Эти результаты привели авторов к выводу о существовании жесткости структуры пространства цветоразличения.

При этом оказалось, что в зависимости от того, какой принимали критерий приближения межточечных расстояний к исходным мерам близости, менялась размерность полученного пространства.

В случае требования глобальной линейности между исходными мерами близости и межточечными расстояниями минимальная размерность полученного евклидова пространства равнялась трем. В трехмерном пространстве 23 точки, представляющие монохроматические цвета, располагались так, что линия, соединяющая последовательно от первого до двадцать третьего стимула, образовывала одномерную криволинейную траекторию с изгибами в области синего цвета, зеленого и желтого (рис. 2.5.13).

Поскольку Шепард и Кэрролл ориентировались на физическую переменную в стимуляции, а в данном случае это была только длина волны, то трехмерное решение не совмещалось с такой интерпретацией.

Ограничив отношение между исходными данными и межточечными расстояниями требованием глобальной монотонности, Шепард и Кэрролл для этих же данных получили уже двумерное пространство (рис. 2.5.14). И в этом случае все точки явно лежали на единственной кривой, изгибы которой приходились на те же самые области синего, зеленого и желтого цветов. А когда условие глобальной монотонности было заменено условием локальной монотонности, все точки удалось расположить на прямой линии. Это единственное измерение можно было интерпретировать

как субъективную характеристику физической переменной — длины волны стимула (рис. 2.5.15).

Анализируя полученные результаты, Шепард и Кэрролл обращают внимание на реципрокные отношения между простотой самого пространственного представления исходных данных и простотой той связи, которую устанавливает это представление с исходными данными. В первом случае более сложное трехмерное

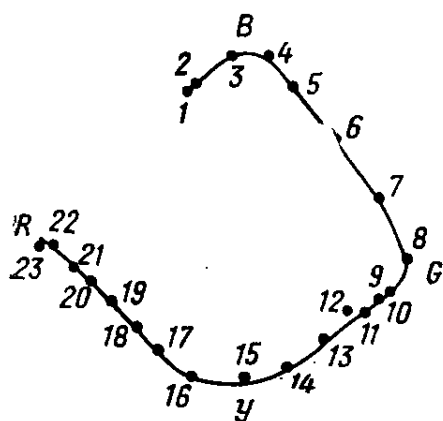


Рис. 2.5.14. Траектория спектральных цветов в двумерном евклидовом пространстве. Обозначения те же, что и на рис. 2.5.13

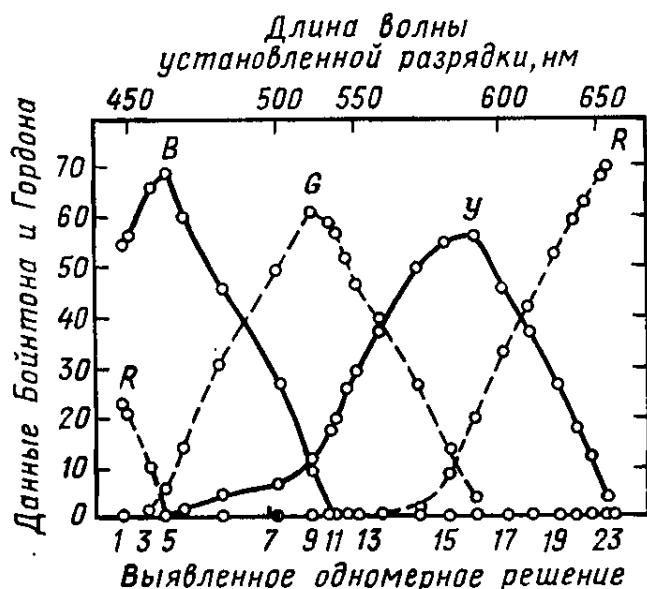


Рис. 2.5.15. Траектория спектральных цветов в одномерном евклидовом пространстве (ось абсцисс внизу), полученном Шепардом и Кэрроллом [180] в результате анализа данных Бойнтон и Гордона [60]. Графики характеризуют зависимость частот называния основных цветов (R, G, B, Y) от положения цветовой точки на одномерной шкале

решение имеет преимущество линейной связи с исходными данными, тогда как самое простое одномерное решение платит за свою экономичность крайней нелинейностью связи с исходными данными.

К приведенным выше положениям необходимо добавить еще один содержательный критерий определения истинной размерности субъективного пространства — критерий нейрофизиологической интерпретации полученных результатов. В этом смысле представляется маловероятным существование единственного сенсорного механизма, функционирующего по такому сложному принципу, как это определяется одномерным решением. Многочисленные данные по работе цветового анализатора скорее говорят о наличии нескольких, но в общем-то простых и однотипно функционирующих механизмов, как это предполагается в трехмерном решении.

Однако трехмерное решение сталкивается с существенной трудностью при традиционной интерпретации субъективных ха-

рактистик аппертурных цветов. Общепринятое представление состоит в том, что равнояркие цвета характеризуются только двумя независимыми субъективными переменными — это, например, цветовой тон и насыщенность или две хроматические оппонентные системы и т. д.

2.5.4. Неевклидовость цветового пространства

Рассмотренные в предыдущих разделах данные различения аппертурных цветов обнаружили существенную неевклидовость цветового пространства. Во-первых, данные локального цветового различения, полученные Мак Адамом [139; 140], Брауном и Мак Адамом [64], Райтом [219] и другими авторами в аналогичных работах, показывают, что области дифференциальной чувствительности в пространстве равноярких цветов не могут быть представлены евклидовой квадратичной формой, а только в виде поверхности, имеющей ненулевую гауссову кривизну.

Во-вторых, исследования соотношения между едва заметными и надпороговыми различиями (Мак Адам [141]; Джадд, [115]; Измайлов [12]) выявляют нелинейность этого соотношения, вызванную неаддитивностью цветоразличения.

В-третьих, данные глобального цветоразличения (Крускекел [133; 134]; Шепард и Кэрролл [180], Измайлов [12]) показывают, что условие глобальной линейности пространства цветоразличения по отношению к воспринимаемым различиям между цветами неизбежно приводит к увеличению размерности евклидова цветового пространства.

Согласование этих разнообразных данных оказывается возможным в рамках сферического пространства цветоразличения, полученного в работах Соколова и др. [28; 30], Измайлова, Соколова [16], Измайлова [12], Соколова, Измайлова [29]. Рассмотрим две серии экспериментов по надпороговому различению, проанализированных методом многомерного шкалирования.

Цветовое пространство монохроматических излучений. В табл. 2.5.3 приведены оценки попарных различий между 16 монохроматическими цветами и белым, полученные в работе Измайлова [12]. Монохроматические стимулы создавались с помощью узкополосных интерференционных фильтров, а ахроматический стимул — с помощью фотопленки с коэффициентом пропускания, примерно одинаковым для всех длин волн от 400 до 700 нм. Все цветовые стимулы были выравнены по светлоте и предъявлялись испытуемым последовательными парами, каждая пара по 10 раз. Эти оценки представляют собой суммарную величину по 10 предъявлениям, усредненную по трем испытуемым.

Анализ матрицы различий проводился метрическим методом многомерного шкалирования по алгоритму Торгерсона [203]. Этот анализ подтвердил, что при заданном условии глобальной линейности между исходными оценками цветовых различий и межточечными расстояниями в цветовом пространстве (т. е. усло-

Матрица цветовых различий, полученная усреднением данных по трем испытуемым (Д., К. и Т.)

Длина волны (нм)	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Характеристические корни
425	1		12	21	24	28	65	65	68	70	74	75	74	71	68	66	65	60	14 860
440	2			14	19	24	61	62	64	73	74	76	76	72	69	68	68	59	9 900
450	3				5	16	58	62	62	70	73	76	77	73	70	70	70	57	2 416
460	4					10	58	61	61	68	74	77	81	74	73	71	71	54	740
466	5						56	58	62	69	72	77	79	77	75	73	74	68	635
520	6							8	27	53	60	68	73	79	84	84	84	59	394
525	7								25	50	55	63	73	79	83	84	84	57	286
554	8									39	41	52	68	72	77	77	78	40	194
570	9										15	33	46	51	62	63	67	30	126
575	10											26	42	48	61	62	65	32	100
600	11												29	41	48	50	53	45	32
613	12													12	27	29	32	53	0
625	13														17	20	24	60	—16
635	14															4	10	63	—72
650	15																7	64	—144
675	16																	66	—194
Белый	17																		—352

вии полной однородности цветового пространства относительно различий) решением может быть только трехмерное евклидово пространство. В последнем столбце табл. 2.5.3 приводятся собственные значения матрицы, которые характеризуют вклад каждой из осей n -мерного евклидова пространства в структуру цветовых различий. Теоретически минимальная размерность действительного евклидова пространства определяется числом положительных собственных значений, однако вследствие случайных ошибок в исходных данных дополнительно могут появиться небольшие (положительные или отрицательные) собственные значе-

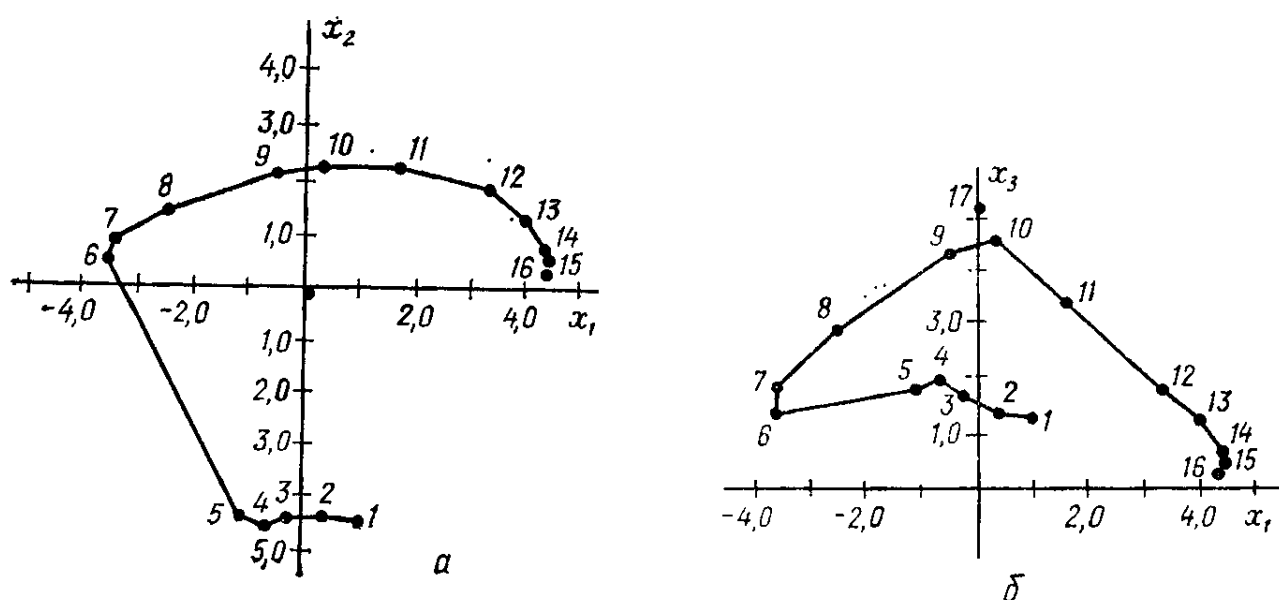


Рис. 2.5.16. Положение цветовых точек, представляющих монохроматические стимулы от 425 до 675 нм и белый цвет в трехмерном евклидовом пространстве: *а* — проекция точек на плоскости X_1X_2 ; *б* — проекция точек на плоскость X_1X_3 . Длина волны для каждой цветовой точки приводится в табл. 2.5.3

ния, поэтому размерность определяется только по числу больших собственных значений. По данным табл. 2.5.3, видно, что таких значений только три, они на порядок превышают остальные собственные значения. При таком большом формальном вкладе третьего измерения в структуру равноярких цветов пренебречь им можно было бы только в случае наличия веских содержательных аргументов против. Но содержательный анализ полученной конфигурации с точки зрения ее цветовых характеристик показывает, что третье измерение является психофизически значимой цветовой составляющей.

Это иллюстрируется проекцией цветовых точек на две плоскости трехмерного евклидова пространства X_1X_2 и X_1X_3 (рис. 2.5.16а, б). На плоскости X_1X_2 траектория цветовых точек точно соответствует расположению цветов на круге Ньютона, представленном на рис. 1.2. Это означает, что первые две координаты евклидова пространства определяют цветовой тон стимулов. Проекция точек на плоскость X_1X_3 показывает, что третья

ось евклидова пространства характеризует ахроматическую составляющую цвета: наибольшее значение этой координаты имеют белый и желтые цвета спектра (точки 17, 9 и 10), а наименьшее значение — красные цвета (точки 14, 15, 16), имеющие почти нулевую ахроматическую компоненту. Таким образом, не только цветовой тон определяется двумя евклидовыми координатами, но и изменение цветовой насыщенности также определяется двумя взаимоперпендикулярными направлениями в евклидовом пространстве: одно из них представлено радиальным направлением на плоскости X_1X_2 , а другое — направлением оси X_3 .

Сферичность цветового пространства. Главной особенностью приведенной на рис. 2.5.16 а, б конфигурации цветowych точек является то, что они заполняют не все евклидово пространство, а образуют в нем поверхность постоянной положительной кривизны — сферическую поверхность.

Доказательство сферичности полученной многомерным шкалированием конфигурации точек заключается в том, чтобы показать, что для заданной конфигурации точек всегда можно найти геометрический центр, т. е. точку, которая расположена на одинаковом расстоянии от всех имеющихся цветowych точек. При этом между исходными оценками различий и межточечными расстояниями должна сохраняться высокая степень линейной корреляции. Поскольку расстояния от центра сферы до каждой точки получены из экспериментальных данных, они могут флуктуировать вследствие ошибок в оценках испытуемых. Поэтому на практике ищется такая точка в качестве центра сферы, для которой разброс этих расстояний (радиусов) минимален. Для поиска применяется итерационная процедура, которая минимизирует стандартное отклонение радиусов, вычисляемых на каждом шаге, от среднего радиуса. В качестве начальной точки берется центр тяжести исходной конфигурации. После нахождения оптимального в указанном смысле центра вся конфигурация точек линейно сдвигается так, чтобы центр сферы совпадал с началом осей координат. Разброс радиусов измеряется коэффициентом вариации в процентах отношения стандартного отклонения к среднему радиусу.

Таким образом, сферичность оценивается по тому, насколько малая вариативность радиусов может быть получена при максимально возможном коэффициенте корреляции между исходными оценками различий и межточечными расстояниями. Приведенные в табл. 2.5.4 данные показывают, что разброс радиусов, т. е. «толщина» сферического слоя, в котором расположены цветowych точки, менее 8% от среднего радиуса. Учитывая высокий коэффициент корреляции (0,995) и величину разброса самих оценок межстимульных различий, которая достигает 10—20% от средней оценки [184; 24], можно утверждать, что полученная конфигурация точек действительно располагается на поверхности сферы в трехмерном евклидовом пространстве.

Вращение цветового пространства. Полученная система координат цветового пространства не связана в многомерном шкали-

ровании с конфигурацией точек, поскольку анализ данных проводится в терминах расстояний, которые в евклидовом пространстве не зависят от выбранной системы координат (см. гл. 2.2). Выбор системы координат при построении сферического цветового пространства определяется дополнительными ограничениями, которые следуют из цветооппонентной характеристики цвета [16; 12; 29]. Для введения этих ограничений предлагается использовать феномен константных тонов спектра, которые рассматриваются как геринговские «чистые» цвета — «синий» (465 нм), «зеленый» (500 нм), «желтый» (575 нм) и «красный» (смесь 440 и 675 нм).

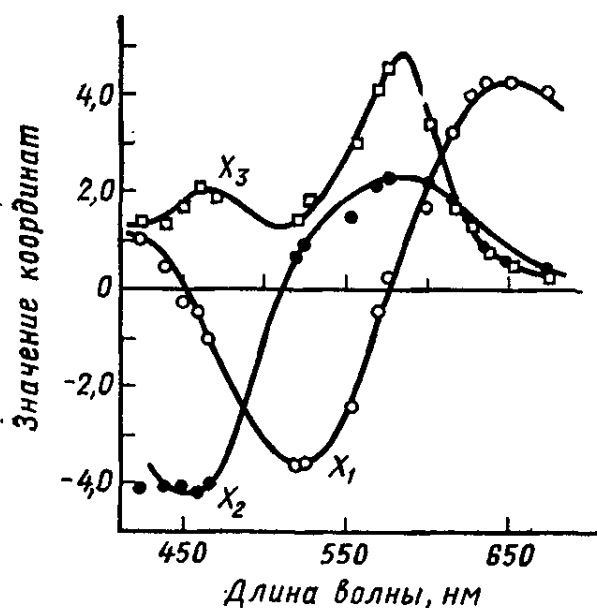


Рис. 2.5.17. Функции трех декартовых координат цветовых точек в зависимости от длины волны стимулов, полученные в работе [14]

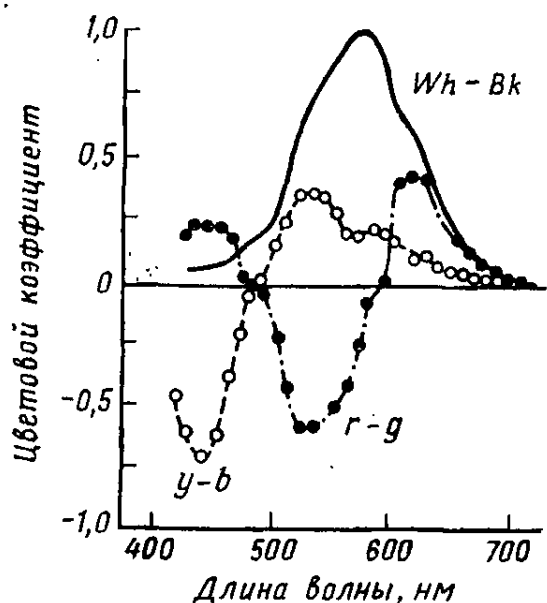


Рис. 2.5.18. Цветооппонентные функции $(r-g)$ и $(g-b)$, полученные в работе Харвича и Джемсон [105] методом кансильаций. Ахроматическая функция $(Wh-Bk)$ получена как фотопическая кривая видности

Эти «чистые» цвета образуют две цветооппонентные пары, которые могут определять направление двух взаимоортогональных осей цветового пространства X_1 и X_2 . Если, например, первую ось пространства ориентировать по красному и зеленому константным тонам спектра, то вторая ось должна быть ориентирована соответственно по синему и желтому константному тону.

Для получения единственного решения в трехмерном евклидовом пространстве достаточно определить только три точки по отношению к искомой системе координат. Для приведенных в табл. 2.5.3 данных это несложно сделать, например, по стимулам с длиной волны 486, 575 и 650 нм. Полученные в результате такого вращения координаты цветовых точек в трехмерном евклидовом пространстве приведены в табл. 2.5.4.

На рис. 2.5.17 показаны функции, которые характеризуют полученные оси координат относительно монохроматических излу-

ний равной яркости. Две из них — X_1 и X_2 — согласуются с красно-зеленой и сине-желтой оппонентными функциями, полученными в работе Харвича и Джемсон [105] и приведенными на рис. 2.5.18. Третья функция — X_3 представляет собой характеристику, обратную функции насыщенности спектральных цветов, полученной в работе Мартина и др. [146]. В связи с этим она получила название функции белизны равнояркого спектра [13].

Нормирование цветовой сферы. Особое внимание необходимо обратить в данном случае на отсутствие систематических сдвигов в флуктуации радиусов цветowych точек (табл. 2.5.4). Это озна-

Таблица 2.5.4

Координаты цветowych точек в трехмерном евклидовом пространстве и показатель сферичности цветowego пространства

№ п/п	Длина волны, (нм)	X_1	X_2	X_3	R
1	425	10,5	—43,0	13,4	46,2
2	440	4,2	—42,4	13,4	44,7
3	450	—3,4	—42,3	17,0	45,7
4	460	—5,8	—43,8	20,2	48,6
5	466	—10,9	—41,2	18,4	46,4
6	520	—36,6	5,5	14,1	39,6
7	525	—35,7	8,4	18,0	40,9
8	554	—24,9	14,4	28,5	40,1
9	570	—5,0	21,4	43,1	48,4
10	575	3,1	22,8	45,8	51,2
11	600	16,7	22,2	33,5	43,5
12	613	32,6	18,8	17,0	41,3
13	625	39,5	13,7	13,5	43,9
14	635	44,0	8,0	6,6	45,2
15	650	44,5	6,0	5,9	45,3
16	675	43,7	3,8	3,1	44,0
17	Белый	0,44	—0,6	51,2	51,2

Средний радиус	45,1
Стандартное отклонение	3,5
Коэффициент вариации, %	7,8
Коэффициент корреляции	0,995

чает, что этими флуктуациями можно пренебречь как ошибками, связанными со случайными помехами в экспериментах. Нормирование координат цветовой точки по ее радиусу позволяет представить все цвета точками на поверхности единичной сферы:

$$x_{1\lambda}^2 + x_{2\lambda}^2 + x_{3\lambda}^2 = 1,$$

где

$$x_{i\lambda} = \frac{X_{i\lambda}}{R_i} \quad i = 1, 2, 3, \lambda = 1, 2, \dots, n. \quad (2.5.5)$$

Сферическое пространство смешанных цветов. Результаты шкалирования надпороговых различий между смешанными цвета-

ми описываются в работах Соколова и Измайлова [184; 29]. Цветовые стимулы формировались на экране цветного телевизора путем комбинации напряжений на трех электронных пушках кине-

Таблица 2.5.5

Матрица субъективных различий (среднее по 15 испытуемым)

Название цвета	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Синий	1		11	42	60	60	61	68	73	76	57	47	52	62
Голубой	2			34	58	60	57	61	72	75	56	50	50	55
Сине-зеленый	3				36	41	42	50	60	66	56	47	49	33
Зеленый	4					18	29	55	68	68	67	63	68	46
Зелено-желтый	5						19	54	63	69	67	60	62	43
Желто-зеленый	6							37	52	56	54	51	58	29
Желтый	7								24	32	43	44	44	36
Оранжевый	8									8	45	45	48	53
Красный	9										43	49	44	53
Пурпурно-красный	10											22	12	48
Пурпурно-синий	11												7	33
Пурпурный	12													44
Белый	13													

Таблица 2.5.6

Координаты цветовых точек в евклидовом пространстве (среднее по 15 испытуемым)

Название цвета	№	X ₁	X ₂	X ₃	R
Синий	1	14,6	37,5	10,9	41,7
Голубой	2	15,2	34,0	13,2	39,5
Сине-зеленый	3	19,6	11,6	32,7	39,9
Зеленый	4	32,7	-14,6	29,1	46,1
Зелено-желтый	5	29,1	-14,5	33,8	46,9
Желто-зеленый	6	15,2	-16,7	35,6	42,2
Желтый	7	-16,1	-14,0	32,6	38,9
Оранжевый	8	-30,8	-15,6	23,4	41,7
Красный	9	-35,1	-16,8	21,6	44,5
Пурпурно-красный	10	-26,1	16,8	32,2	44,8
Пурпурно-синий	11	-17,1	20,2	35,3	44,1
Пурпурный	12	-22,7	21,7	32,9	45,5
Белый	13	1,8	1,3	44,4	44,5

Средний радиус	43,1
Стандартное отклонение	2,6
Коэффициент вариации, %	6,1
Коэффициент корреляции	0,983

скопа. Оценки попарных цветовых различий, усредненные по 15 предъявлениям каждой пары, приводятся в табл. 2.5.5. Пространство цветоразличения, полученное в результате анализа матрицы различий метрическим методом многомерного шкалиро-

вания, по своей структуре совершенно идентично пространству монохроматических цветов. Смешанные цвета располагаются также на поверхности сферы в трехмерном евклидовом пространстве, и их положение согласуется с законами смешения цветов (табл. 2.5.6, рис. 2.5.19).

Сферическое цветовое пространство, построенное по данным «называния цветов». К аналогичным результатам приводит также анализ методом многомерного шкалирования данных названия цветов. Рассматривая ранее исследование Шепарда и Кэрролла [180], мы уже видели, что условие глобальной линейности, накладываемое на связь межточечных расстояний с исходными мерами «близостей» между цветами, приводит к трехмерному решению. Однако точки, представляющие монохроматические цвета, располагаются в трехмерном пространстве на одномерной кривой; они упорядочены в соответствии с последовательностью длин волн в спектре (рис. 2.5.13). В работе Измайлова показано, что точки этой кривой с большой точностью описываются уравнением сферы в трехмерном евклидовом пространстве (табл. 2.5.7 и рис. 2.5.19) [12; 14]. В работе [14] техника, предложенная Шепардом и Кэрроллом, применялась к данным названия цветов, среди которых были не только монохроматические, но и белые цвета разной яркости. Исходные данные, полученные методом названия цветов, отличались от данных Бойнтон и Гордона тем, что для классификации применялось не четыре класса (красный, желтый, зеленый, синий), а пять — был добавлен еще один класс названий (белый). Кроме того, при классификации позволялось использовать не только одинарные или двойные комбинации названий («красный» или «желто-красный»), но и тройные (например, «желто-бело-красный» или «бело-сине-зеленый» и т. д.).

Результаты этого исследования (более детально они рассматриваются ниже в разделе 4.3.4) показали, что цвета, различающиеся одновременно по тону, насыщенности и светлоте, можно расположить только в четырехмерном евклидовом пространстве,

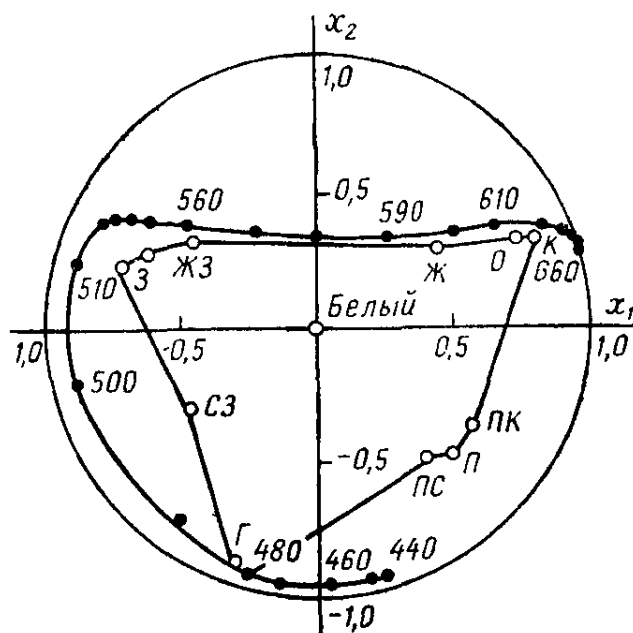


Рис. 2.5.19. Сравнение конфигурации смешанных цветов (кружки), полученных по прямым оценкам цветовых различий, с монохроматическими цветами (точки), полученными методом названия. Рисунок представляет проекцию точек в трехмерном евклидовом пространстве на плоскость X_1X_2 . Кружками представлены данные из работы Соколова и Измайлова [184], а точками — данные из работы Измайлова [12]

Координаты точек в евклидовом трехмерном пространстве
(100 троланд, среднее по трем испытуемым) [60]

№ п/п	Длина волны, (нм)	X_1	X_2	X_3	R
1	440	16,7	—41,7	10,2	46,1
2	450	15,3	—44,1	10,9	47,9
3	460	9,8	—56,4	13,2	58,8
4	470	—1,1	—61,3	16,5	63,5
5	480	—7,8	—50,2	16,6	53,5
6	490	—19,4	—32,7	18,2	42,2
7	500	—35,3	—12,4	15,9	40,7
8	510	—44,7	7,1	19,2	49,2
9	520	—42,4	16,1	23,8	51,3
10	530	—39,3	16,1	26,4	50,0
11	540	—36,8	16,7	30,4	50,6
12	550	—32,5	16,3	33,2	49,2
13	560	—27,0	17,0	40,5	51,6
14	570	—14,5	18,6	50,4	55,7
15	580	—2,6	19,1	52,5	66,0
16	590	11,9	21,1	51,7	57,1
17	600	23,0	20,8	40,3	50,9
18	610	28,6	21,2	31,6	47,6
19	620	35,3	21,4	19,6	45,7
20	630	39,1	21,3	11,9	46,1
21	640	41,2	20,6	6,56	46,6
22	650	45,2	20,5	—0,7	49,7
23	660	46,1	19,6	—3,9	50,2

Средний радиус	50,4
Стандартное отклонение	5,2
Коэффициент вариации, %	10,4
Коэффициент корреляции	0,99

если исходить, как и для равноярких цветов, из условия линейного соответствия между цветовыми различиями и межточечными расстояниями. Множество всех цветовых точек, как и в случае равноярких цветов, располагалось на поверхности трехмерной сферы так, что одна сферическая координата точки соответствовала цветовому тону, другая — цветовой насыщенности, и третья — светлоте цвета. Каждое подмножество равноярких цветов в четырехмерном евклидовом пространстве располагалось в трехмерном евклидовом подпространстве, изоморфном трехмерному пространству, полученному отдельно для равноярких цветов. На рис. 2.5.20а приводится проекция всех цветовых точек, и монохроматических и белых в том числе, на плоскость двух первых (хроматических) координат четырехмерного евклидова пространства, аналогично данным, полученным по оценкам прямых цветовых различий и по данным названия цветов для равноярких цветов (рис. 2.5.19).

Цветовые точки, представляющие один и тот же монохроматический стимул на разных уровнях яркости, могут существенно

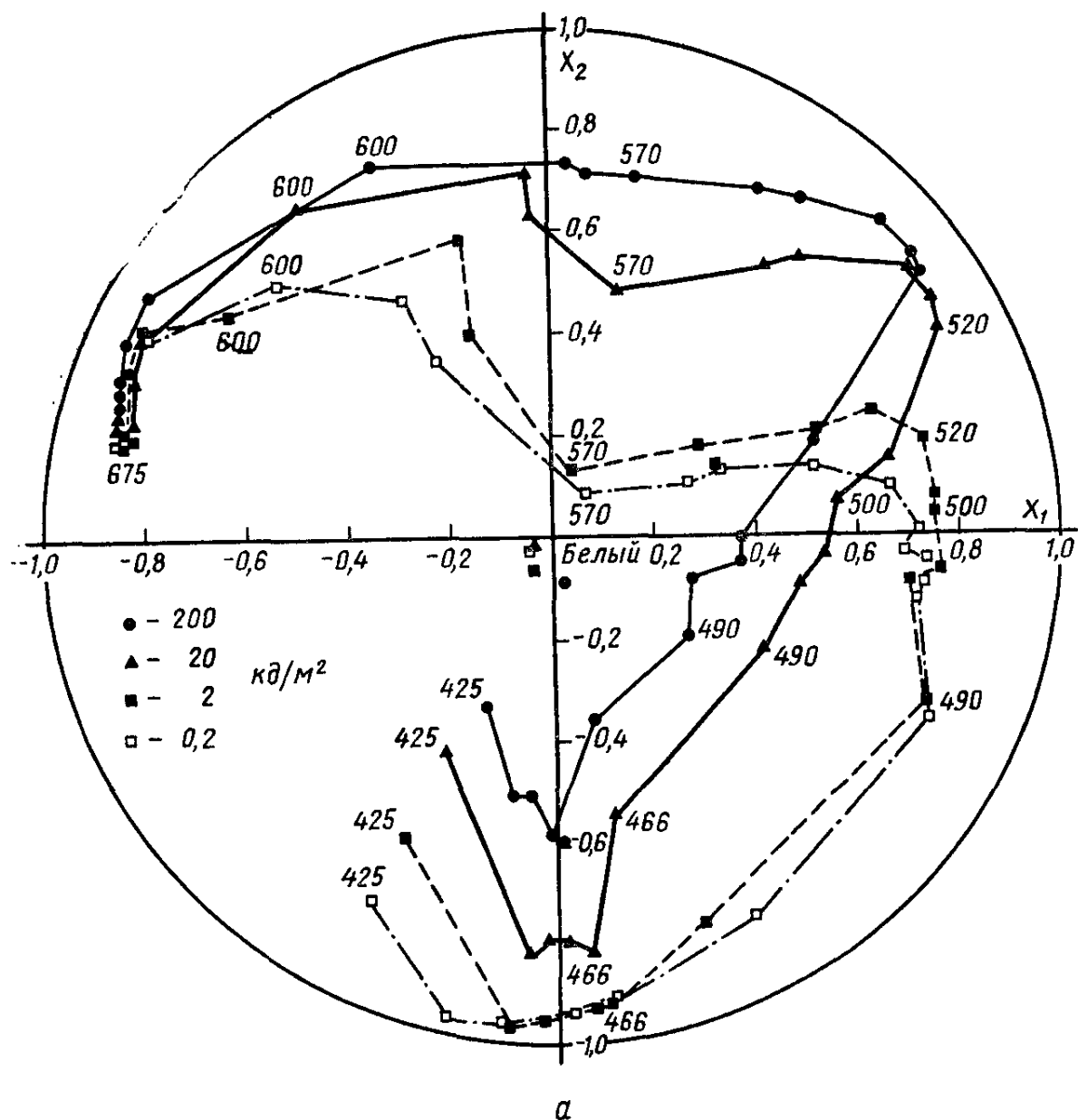
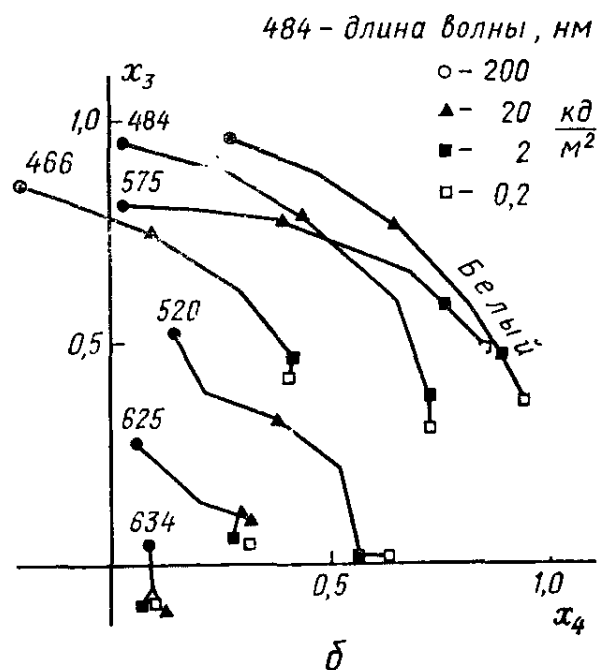


Рис. 2.5.20. Положение монохроматических цветов и белого цвета различной яркости в четырехмерном евклидовом пространстве: а — проекция на плоскость хроматических осей цветового пространства аналогично рисункам 2.5.19 и 2.5.16 а. Каждая линия связывает монохроматические цвета одного уровня яркости [14]; б — проекция на плоскость двух ахроматических осей цветового пространства аналогично рисунку 2.5.22. Каждая линия связывает цвета одной длины волны (или белый цвет), но разной яркости



различаться по своему положению в хроматическом подпространстве (например, точки, представляющие стимул с длиной волны 570 нм, или 490 нм на рис. 2.5.20 а), а могут и сливаться в одну точку (например, для стимулов с длиной волны 650 нм, или для нейтральных цветов, которые спроецированы в точке пересечения осей координат). Но независимо от этого они по своим ахроматическим характеристикам могут также различаться или не различаться, как это иллюстрируется рисунком 2.5.20 б, где показана проекция монохроматических цветов и белого разных уровней яркости на плоскость ахроматических координат четырехмерного цветового пространства.

Таким образом можно сделать вывод, что цветоразличение характеризуется достаточно сложной структурой и не может рассматриваться в рамках каких-либо частных цветовых характеристик, например, только тона и насыщенности, или только цветооппонентных функций и т. д. При анализе цветоразличения необходимо учитывать структуру всего цветового пространства, включающего все характеристики апертурных цветов.

Возможность такого общего подхода к построению цветового пространства дает метод многомерного шкалирования больших цветовых различий. Преимущества этого подхода заключаются не только в системности описания цветоразличения, но и в существенной апостериорности полученного решения. При построении цветового пространства исследователь исходит только из одного условия — глобальной линейности между цветовыми различиями и межточечными расстояниями.

2.5.5. Неевклидовость ахроматического пространства

Основной ахроматической составляющей апертурного цвета является светлота. Диапазон ее изменения от ослепительно яркого цвета до очень темного вмещает в себя значительно больше дифференциальных порогов (≈ 300 е. з. р.), чем диапазон изменений цветового тона (≈ 150 е. з. р., включая пурпурные) или насыщенности (от 10 до 30 е. з. р.). Основываясь на характеристиках дифференциальной чувствительности (рис. 2.5.7), Фехнер вывел психофизическую функцию светлоты в виде

$$B = a \log L + b. \quad (2.5.6)$$

Шкалирование надпороговых значений стимулов, которое применил Стивенс [190; 191], а вслед за ним и другие исследователи (Экман и др. [83]), дало результаты, представляющие не логарифмическую, а степенную функцию:

$$B = nL^h + m. \quad (2.5.7)$$

Эта функция показана на рис. 2.5.21. Ее оси заданы в логарифмических координатах.

Расхождение между двумя психофизическими функциями вызвало оживленные дискуссии и попытки выяснить, какая из них бо-

лее точно описывает феноменологию зрения. Однако большое число экспериментальных исследований проблемы не дало желаемого результата. В связи с этим возникла идея рассматривать их как частные случаи некоторой более общей характеристики зрения, выражаемой в виде обобщенной психофизической функции [8].

Несколько иное решение проблемы предлагается в работе Соколова и Измайлова [29]. Оно основано на том же самом подходе многомерного шкалирования больших цветовых различий, который применялся для исследования цветоразличия. Анализ

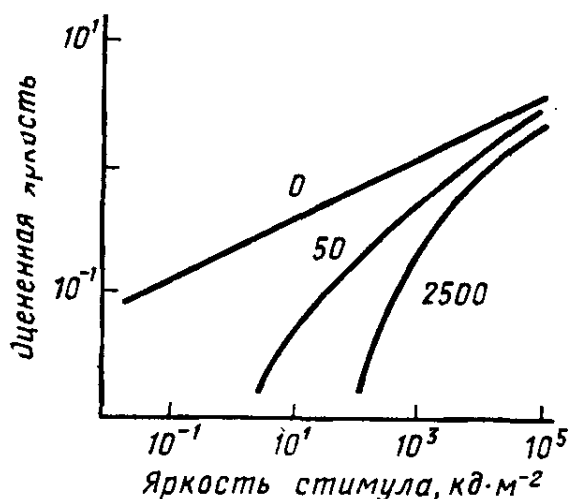


Рис. 2.5.21. Зависимость оценки величины воспринимаемой яркости от интенсивности стимула для трех уровней адаптации, получения в работе Дж. Стивенса и С. Стивенса [192]. Оси представлены в логарифмическом масштабе

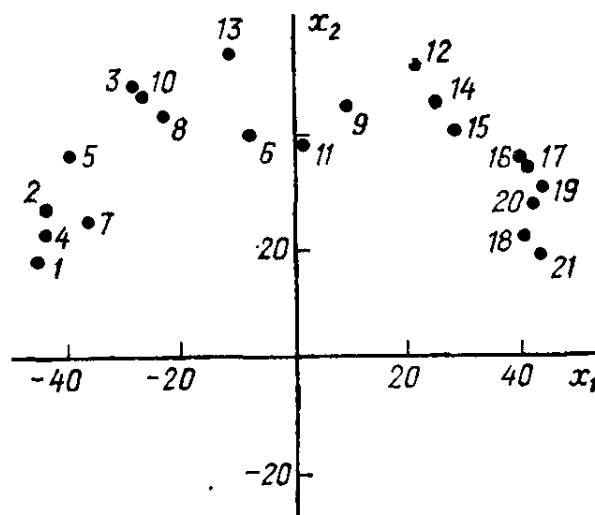


Рис. 2.5.22. Положение ахроматических сигналов разной яркости в двумерном евклидовом пространстве, полученное в работе Соколова и Измайлова [29]. Стимульные характеристики точек приведены в табл. 2.5.8

матрицы оценок попарных различий между ахроматическими стимулами, меняющимися от очень яркого (яркий диск, окруженный темным кольцом) до черного (темный диск, окруженный ярким кольцом), методом метрического многомерного шкалирования, привел к решению в виде двумерного евклидова пространства.

Вычисленные расстояния между точками коррелировали с исходными оценками различий с коэффициентом 0,98. Сами точки располагались не на всей плоскости, а образовали дугу, занимающую почти половину окружности с 10-процентным разбросом радиусов относительно этой дуги (табл. 2.5.8).

На рис. 2.5.22 показано положение яркостных точек в субъективном ахроматическом пространстве. Нумерация точек соответствует нумерации стимулов в табл. 2.5.8, а их расположение вдоль дуги окружности точно соответствует визуальной яркости этих стимулов. Наиболее темными оказываются стимулы 1, 4 и 7, у них самый яркий окружающий фон при относительно темном

Таблица 2.5.8

Координаты цветowych точек в двумерном евклидовом пространстве
и показатели сферичности полученной конфигурации точек
(средний радиус, стандартное отклонение радиусов от среднего,
коэффициент вариации радиусов)

№ п/п	Яркость, кд/м ²		X ₁	X ₂	R
	фон	тест			
1	100	0,2	—45	19	49
2	10	0,2	—44	27	52
3	1	0,2	—28	50	57
4	100	1,0	—44	23	50
5	10	1,0	—40	37	54
6	1	1,0	—8	41	42
7	100	2,0	—36	25	44
8	10	2,0	—22	44	49
9	1	2,0	+10	45	46
10	100	10,0	—27	47	54
11	10	10,0	1	38	38
12	1	10,0	+22	52	56
13	100	20,0	—11	54	55
14	10	20,0	+25	46	52
15	1	20,0	+28	41	50
16	100	100,0	+40	36	54
17	10	100,0	+41	35	54
18	1	100,0	+41	22	47
19	100	200,0	+44	31	54
20	10	200,0	+42	29	51
21	1	200,0	+43	20	47

Средний радиус	50,2
Стандартное отклонение	5,0
Коэффициент вариации, %	10,0
Коэффициент корреляции	0,978

центральном диске, а наиболее светлыми являются стимулы 18 и 20, у которых, наоборот, наиболее темный фон по сравнению с очень ярким центральным диском. В соответствии с этим они располагаются на противоположных концах дуги.

Расположение ахроматических цветов на дуге окружности, полученное исходя из условия евклидовой метрики различий между стимулами, показывает, что ахроматические различия также характеризуются неаддитивностью, как и хроматические. Как мы уже обсуждали, в этом случае неизбежно должно возникать расхождение между измерениями пороговых различий и надпороговых.

В сферическом пространстве ахроматических цветов, приведенном на рис. 2.5.22, абсолютное значение светлоты определяется горизонтальным углом, отсчитываемым от оси X₁ против часовой стрелки. Величины этого угла для экспериментальных точек хорошо согласуются со значениями яркости, полученными в соответствии с логарифмическим законом Фехнера (рис. 2.5.23). А евкли-

довы расстояния между точками также хорошо согласуются с прямыми оценками светлоты, которые можно вывести из степенного закона Стивенса (рис. 2.5.24).

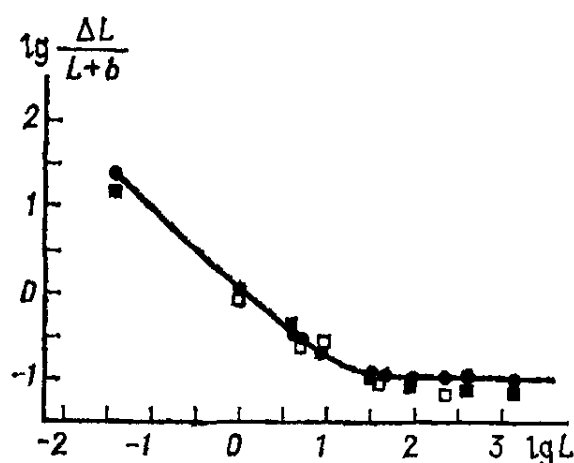


Рис. 2.5.23. Функция порогового различения яркостей, выведенная из данных надпорогового различения в работе Соколова и Измайлова [29]. Пустые и закрашенные квадратики представляют пороговые измерения, по данным Штейнгардта [188] и Мюллера [153; 154]

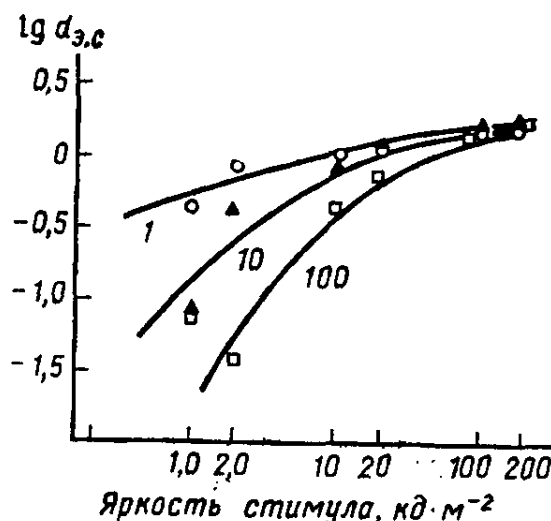


Рис. 2.5.24. Зависимость воспринимаемого различия между ахроматическими стимулами от интенсивности стимула для трех значений фоновой яркости. Оси представлены в логарифмическом масштабе. Взято из работы Соколова и Измайлова [29]

Это означает, что разница между логарифмическим и степенным законами в приложении к светлоте излучения определяется неевклидовой структурой ахроматического пространства, в котором пороговые и надпороговые различия описываются разными функциями.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Глава 3.1

ФОТОРЕЦЕПЦИЯ

В настоящее время выделено два параллельных пути обработки зрительной информации: сетчатка — таламус — кора и сетчатка — переднее двухолмие — кора. Цветовой анализ излучения осуществляется последовательно нейронными структурами сетчатки, таламуса (наружное коленчатое тело) и коры больших полушарий головного мозга. Относительный вклад каждой из этих структур определяется уровнем развития животного. Наиболее близкими к человеку — анатомически и филогенетически — являются обезьяны, цветное зрение которых, как показано в обширных поведенческих исследованиях Де Валуа [209], в основных своих проявлениях совпадает с цветовым зрением человека. Поэтому при рассмотрении нейронных механизмов цветового зрения акцент будет сделан — там, где это возможно, — на данных, полученных в опытах на обезьянах.

3.1.1. Морфология рецепторов сетчатки

Общее строение сетчатки. Сетчатка глаза, выстилающая внутреннюю поверхность глазного яблока, в процессе онтогенеза развивается из передней стенки мозга. У позвоночных она инвертирована, и свет, прежде чем достичь слоя фоторецепторов, проходит через всю сетчатку.

Принципиальная организация сетчатки одинакова у всех позвоночных (рис. 3.1.1). Однако структура синаптических связей между нейронами различна у животных разных видов. Наибольшее разнообразие в организации синаптических связей встречается во внутреннем плексиформном слое, образованном отростками биполярных, амакриновых и ганглиозных клеток. По характеру связей в этом слое выделяют «сложный» тип организации сетчатки, свойственный низшим позвоночным и птицам, и «простой» тип, свойственный млекопитающим (рис. 3.1.2). Так, у лягушек и птиц этот слой очень хорошо выражен. Он делится на ряд подслоев, в которых преобладают амакрино-амакриновые и амакрино-ганглиозные синапсы. У приматов этот слой меньше по размерам с нечетким делением на подслои и преобладанием прямых «биполяр-ганглиозная клетка» синапсов. У низших позвоночных и птиц выделение простых признаков объекта происходит уже в сетчатке, что тесно связано с усложнением там синаптических взаимодействий нейронов и многочисленностью латеральных связей.

Морфология сетчатки коррелирует с экологическими условиями обитания животного: варьируют типы фоторецепторов, выраженность слоев.

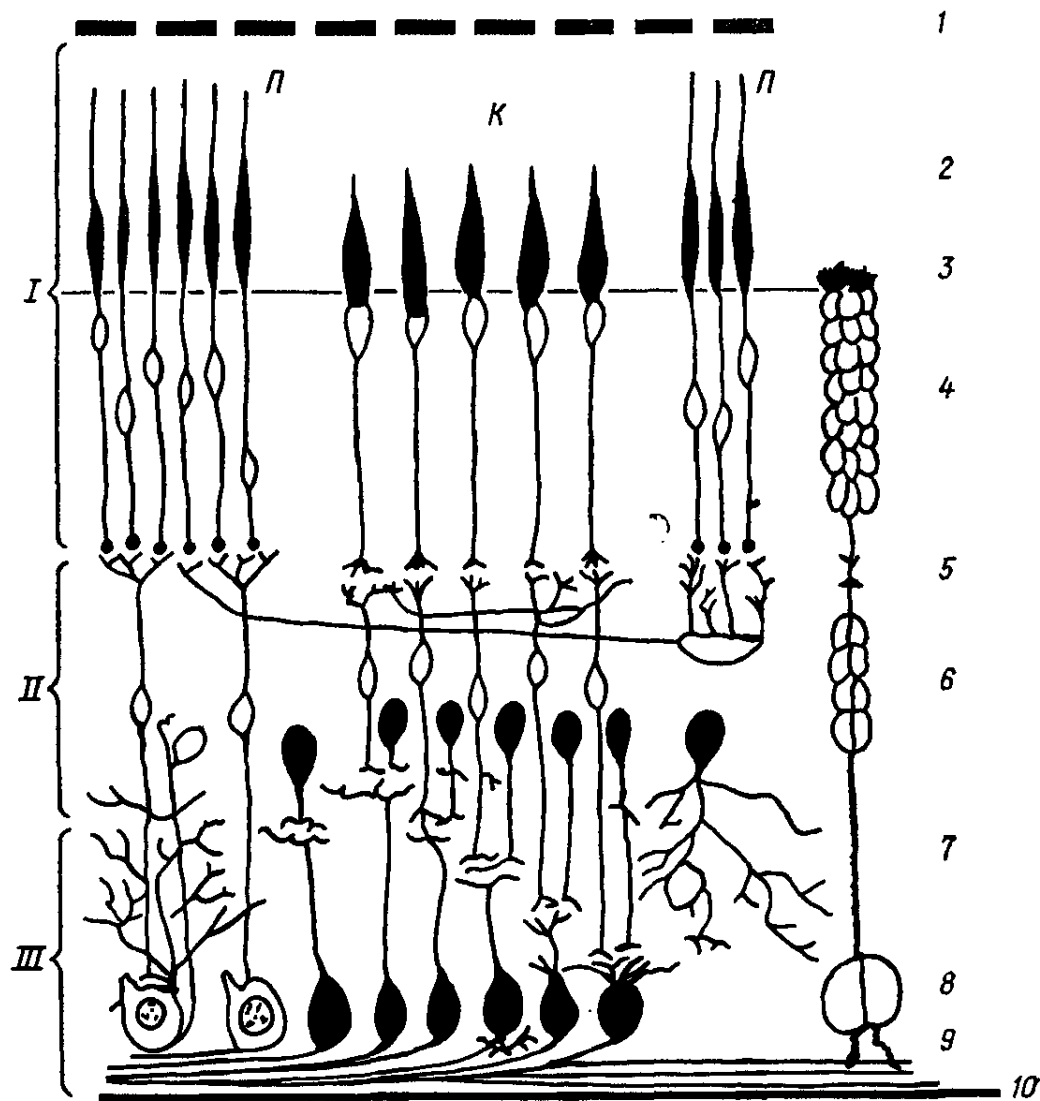


Рис. 3.1.1. Строение сетчатки позвоночных: I, II, III — первый, второй и третий нейроны зрительной системы; 1 — слой пигментного эпителия, 2 — слой палочек (П) и колбочек (К), 3 — наружная пограничная мембрана, 4 — наружный зернистый (ядерный) слой (клеточные ядра рецептора), 5 — наружный межзернистый (плексиформный) слой (синапсы рецепторов с нейронами второго порядка), 6 — внутренний зернистый (ядерный) слой (тела горизонтальных, биполярных и амакриновых клеток), 7 — внутренний межзернистый (плексиформный) слой (синапсы биполярных, амакриновых и ганглиозных клеток между собой), 8 — ганглиозные клетки, 9 — волокна зрительного нерва, 10 — внутренняя пограничная мембрана, М — волокно (клетка) Мюллера

Строение, типы и распределение фоторецепторов по сетчатке. Сетчатки большинства позвоночных содержат рецепторы скотопической системы зрения — *палочки* и рецепторы фотопической системы — *колбочки*. Палочки и колбочки имеют общую схему

строения. В них выделяют наружный сегмент, в мембранных дисках которого локализуется зрительный пигмент, внутренний сегмент, содержащий митохондрии, и аппарат Гольджи (энергетиче-

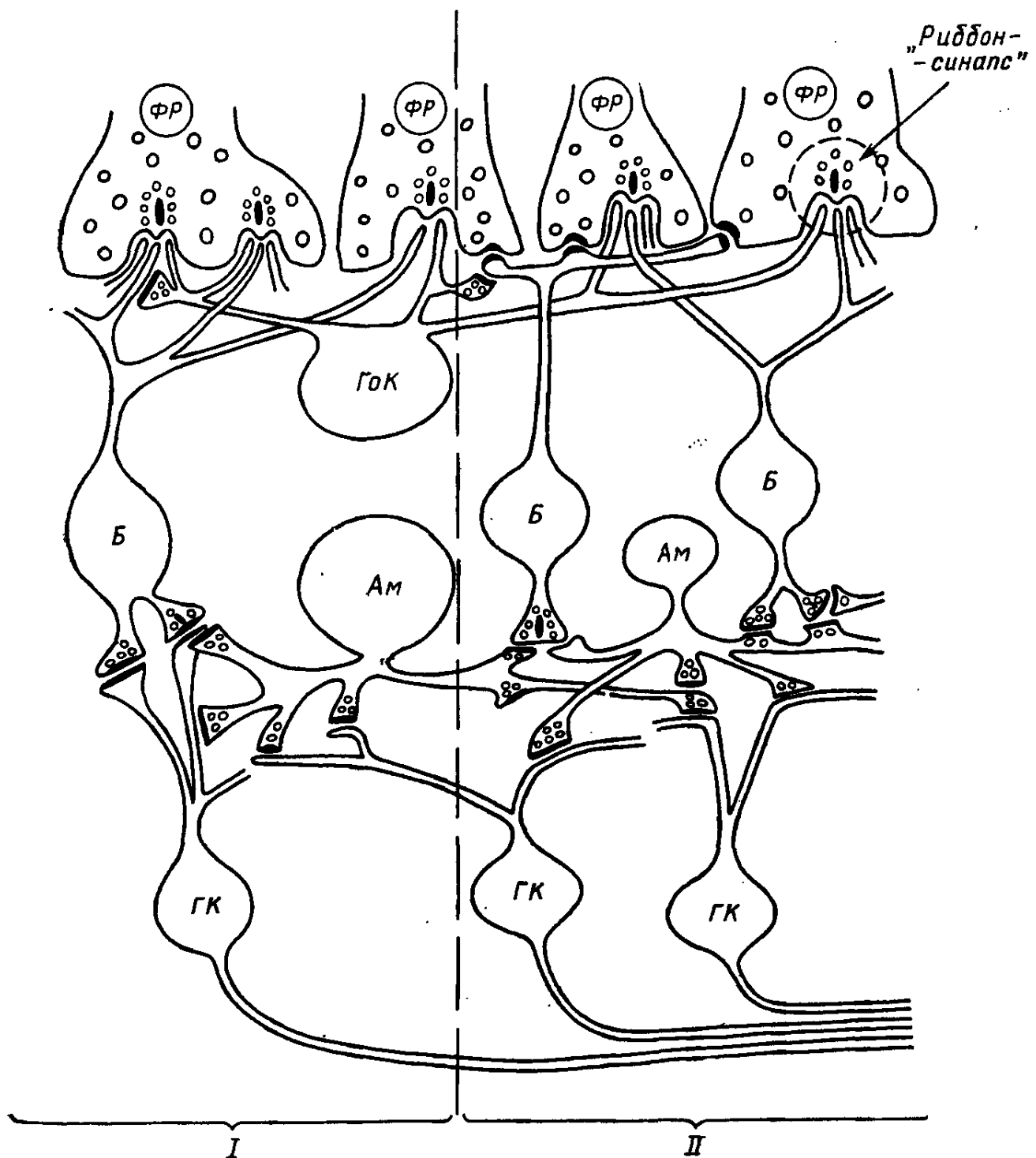
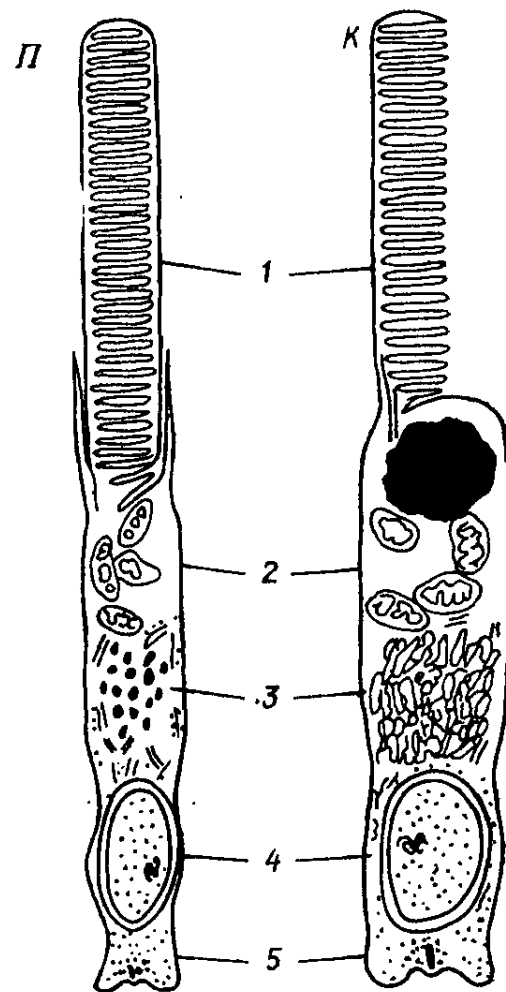


Рис. 3.1.2. «Простой» (I) и «сложный» (II) типы синаптической организации сетчатки. ФР — фоторецепторы, Гок — горизонтальные клетки, Б — биполярные клетки. Ам — амакриновые клетки, ГК — ганглиозные клетки

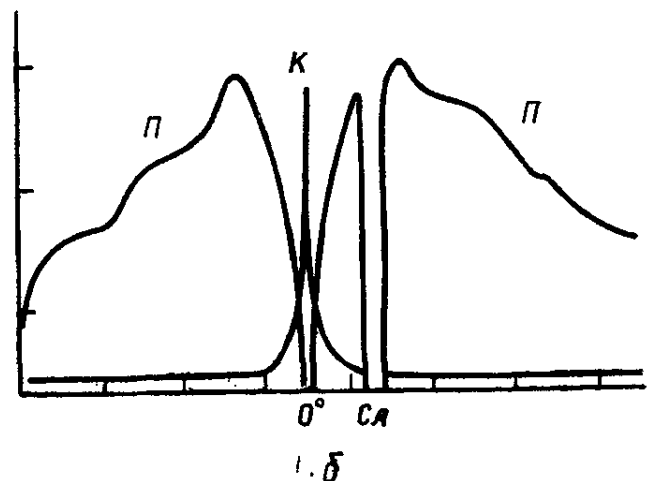
ский центр фоторецепторов), тело с клеточным ядром и синаптическую ножку (рис. 3.1.3). Соединительная ножка, связывающая наружный и внутренний сегменты фоторецепторов, содержит

9 пар фибрилл. Таким образом, фоторецепторы позвоночных относят к так называемым цилиарным рецепторам, образующимся в процессе развития за счет разрастания мембраны жгутика или реснички. Методами электронной микроскопии выявлены отличия в строении наружных сегментов палочек и колбочек: у колбочек фоторецепторные мембраны дисков, содержащие зрительный пигмент, образованы складками наружной плазматической мембраны фоторецептора, а у палочек диски структурно изолированы от наружной мембраны фоторецептора и расположены стопкой, содержащей от 300 до 1000 дисков (рис. 3.1.3а). Стопки дисков непрерывно — в режиме суточного ритма освещенности — обновляются: старые диски в апикальной части фоторецептора фагоцитируются лизосомами пигментного эпителия и заменяются новыми, образующимися в базальной части и продвигающимися вдоль наружного сегмента. У лягушек наружный сегмент палочек обновляется за 2 месяца. У колбочек синтез новых белков для фоторецепторных



а

Рис. 3.1.3. Фоторецепторы позвоночных: а — строение палочки (П) и колбочки (К). 1 — наружный сегмент с дисками, 2 — эллипсоид (скопление митохондрий), 3 — параболоид (гранулы гликогена), 4 — ядро, 5 — синаптическая область; б — распределение палочек (П) и колбочек (К) по сетчатке (левый глаз). 0° — фовеа, Сл — слепое пятно



б

мембран происходит непрерывно по всему наружному сегменту одновременно. Это связано с тем, что колбочки в течение всей жизни сохраняют одни и те же «диски» (впячивания наружной мембраны) и обновляются только их структурные компоненты (белки, молекулы зрительного пигмента, фосфолипиды).

У многих позвоночных (рептилии, птицы), кроме млекопитающих, во внутреннем сегменте колбочек содержатся масляные капли, могущие выполнять функции интраокулярных фильтров. У дневных животных эти капли окрашены каротиноидами в красный, желтый или желто-зеленый цвета, у ночных — они бесцветные, поглощающие в ультрафиолетовой области спектра. Цветные капли как светофильтры не пропускают синюю часть спектра, что может уменьшать хроматическую абберацию и усиливать цветовой контраст.

В «сложных» сетчатках низших позвоночных рецепторы характеризуются большим разнообразием, чем в «простых» сетчатках у млекопитающих. Так, в сетчатке рыб содержатся не только одиночные колбочки, но и отсутствующие у млекопитающих двойные, тройные и даже четверные колбочки, миниатюрные (карликовые) колбочки. Основной и дополнительный члены «составных» колбочек электрически связаны между собой и содержат разные фотопигменты. Не менее шести типов колбочек обнаружено в сетчатке птиц и черепах.

Распределение фоторецепторов в «простых» и «сложных» сетчатках различно. Так, у рыб они распределены равномерно по сетчатке. У амфибий в центре сетчатки увеличена плотность всех клеток в 2—3 раза, и только у пресмыкающихся в центре сетчатки появляется область — «центральное пятно» или «центральная полоска» (у черепах) — с повышенным содержанием колбочек. У млекопитающих фоторецепторы распределены по сетчатке неравномерно (рис. 3.1.36). Плотность колбочек максимальна в области «желтого пятна» (макулы). Соотношение между колбочками и ганглиозными клетками достигает 1:1. У большинства птиц существует вторая фовеа в темпоральной (височной) области сетчатки на расстоянии около 6 мм от центральной. В сетчатке человека насчитывается $110 \div 125$ млн палочек и $4 \div 7$ колбочек.

Связи фоторецепторов между собой и нейронами второго порядка (биполярными и горизонтальными клетками). В электронно-микроскопических исследованиях выявлены электрические синапсы щелевого типа (расстояние между примыкающими мембранами $2 \div 4$ нм) как между однотипными рецепторами (например, коротковолновыми колбочками), так и разных типов (например, между палочкой и колбочкой, между средне- и длинноволновой колбочками). Щелевые синапсы обнаружены и в сетчатке низших позвоночных и млекопитающих (у кошки). Электронно-микроскопическое изучение препаратов сетчатки черепахи, импрегнированных по методу Гольджи, выявило между рецепторами разного типа не только щелевые, но и электрические синапсы типа «плотный контакт» (слияние мембраны), а также химические синапсы. Таким образом, уже на начальном этапе обработки сигнала может происходить взаимодействие между палочковой скотопической и колбочковой фотопической системами зрения, а также между колбочками с разной спектральной чувствительностью.

Синаптические окончания палочек и колбочек образуют специализированные соединения (т. е. «риббон—синапсы», или ленточные синапсы) с терминалями дендритов биполярных клеток, дендритов и аксонов горизонтальных клеток (рис. 3.1.2). Такие специализированные соединения представляют собой диады или триады, в которых центральный отросток — как правило, это дендрит биполяра — находится непосредственно под синаптической лентой рецептора, а по бокам расположены терминали дендритов горизонтальных клеток. Множество таких диад и триад группируется вокруг синаптических лент на синаптических ножках палочек и колбочек.

Согласно одной из гипотез синаптического взаимодействия рецепторов с биполярами и горизонтальными клетками, основанной на теории локальных цепей, сигнал от рецепторов поступает на горизонтальную клетку и через локальный участок ее мембраны синаптически воздействует на биполяр. В результате биполяр имеет спектральную характеристику горизонтальной клетки. Кроме того, горизонтальная клетка выполняет функцию инвертора. Это приводит к удвоению типов биполярных клеток по отношению к числу типов горизонтальных клеток.

3.1.2. Зрительные фотопигменты

Кванты света поглощаются в рецепторах специализированными молекулами — зрительными фотопигментами. Зрительные пигменты были открыты независимо друг от друга немецкими физиологами Ф. Боллем и В. Кюне в 1877—1879 гг. Ф. Болль заметил, что выделенная из зрительного бокала лягушки сетчатка поначалу выглядит красной, а затем, выцветая на свету, становится желтой и, наконец, совсем бесцветной. В. Кюне нашел, что в нормально функционирующем глазу животного цвет сетчатки после интенсивного освещения светом восстанавливается, если животное снова поместить в темноту. На основе этих наблюдений был сделан вывод о наличии в сетчатке глаза светочувствительного вещества (пигмента), концентрация которого уменьшается на свету и восстанавливается в темноте.

Зрительные пигменты — это сложные молекулы хромолиппротеидов, состоящие у позвоночных и беспозвоночных животных из двух основных частей: хромофора (красящей части молекулы, определяющей цвет рецептора при освещении) и белка (опсина). Хромофор определяет максимум и интенсивность поглощения света в пигменте и представляет собой альдегид спиртов — витаминов A_1 и A_2 . Названия этих альдегидов — ретиналь-1 и ретиналь-2. Наличие добавочной двойной связи в ретинале-2 приводит к сдвигу максимума спектра поглощения в длинноволновую область. Ретиналь присоединяется к опсину — белковой мутации, имеющейся только в фоторецепторах. Выделяют опсин палочек — скотопсин и колбочек — фотопсин. Скотопсин состоит из 230—270 аминокислотных остатков, последовательность которых пока не определена.

О фотопсине известно мало: имеются лишь данные о его спиральной конфигурации. Собственно светопоглощающая часть молекулы пигмента, ретиналь, является разновидностью каротиноидов — пигментов, наиболее распространенных в фотосинтезирующих тканях растений и животных.

Спектральные характеристики пигментов определяются комбинациями одного из ретиналей с той или иной разновидностью опсинов, многообразие которых и определяет многообразие зрительных пигментов у разных животных. Так, соединение скотопсина с ретиналем-1 приводит к образованию пигмента палочек — родопсина с максимумом поглощения при $\lambda = 500$ нм, а соединение его с ретиналем-2 образует другой палочковый пигмент — порфиросин с максимумом поглощения при $\lambda = 525$ нм. Комбинации ретиналя-1 с разного вида фотопсинами в сетчатке человека и обезьяны образуют колбочковые пигменты с максимумами поглощения при $\lambda = 445$ нм, $\lambda = 535$ нм и $\lambda = 570$ нм, называемые соответственно цианолабом, хлоролабом и эритролабом. Светопоглощающие свойства пигментов определяются именно взаимодействием хромофора и опсина: максимумы поглощения хромофора и опсина, взятых отдельно, локализуются в области $\lambda = 278$ нм (ретиналь-1) и $\lambda = 378$ нм (скотопсин), тогда как их соединение — родопсин — имеет максимум поглощения при $\lambda = 500$ нм. Максимум поглощения — это один из параметров спектральной характеристики пигмента, определяющей в целом эффективность поглощения пигментом квантов света (фотонов) разных длин волн (рис. 3.1.4а). Первые измерения спектров поглощения пигментов в отдельных колбочках сетчатки обезьяны и человека были проведены Брауном и Уолдом [65] и Марксом с соавторами [145] с применением специально для этих целей разработанного метода микроспектрофотометрии. Препарат сетчатки размещался под микроскопом, который позволял под визуальным контролем фокусировать пучок света той или иной длины волны на наружном сегменте фоторецептора, где содержится пигмент. Затем для каждой длины волны отдельно проводились измерения количества света, прошедшего через колбочку и не поглощенного ею (разница между количеством света, поданного на колбочку, и количеством света, пропущенного ею, характеризовала эффективность поглощения пигментом фотонов данной длины волны). Измерения повторялись после выцветания пигмента в результате интенсивного освещения (референтные измерения). В результате вычитания второго ряда измерений из первого получали дифференциальный спектр поглощения пигмента в виде функции световой чувствительности от длины волны излучения.

Из рис. 3.1.4а видно, что пигменты обладают широкополосными, сильно перекрывающимися спектрами поглощения. Все фотопигменты имеют дополнительный, характерный для каротиноидов, максимум поглощения (так называемый «цис-пик» или «β-пик»), равный $2/3$ от основного максимума. Для пигментов, основные максимумы поглощения которых локализованы в коротко- и

«средневолновой» частях спектра, *цис*-пик приходится на ультрафиолетовую область и на анализе излучений из видимого спектра не сказывается. Если, далее, при построении функций

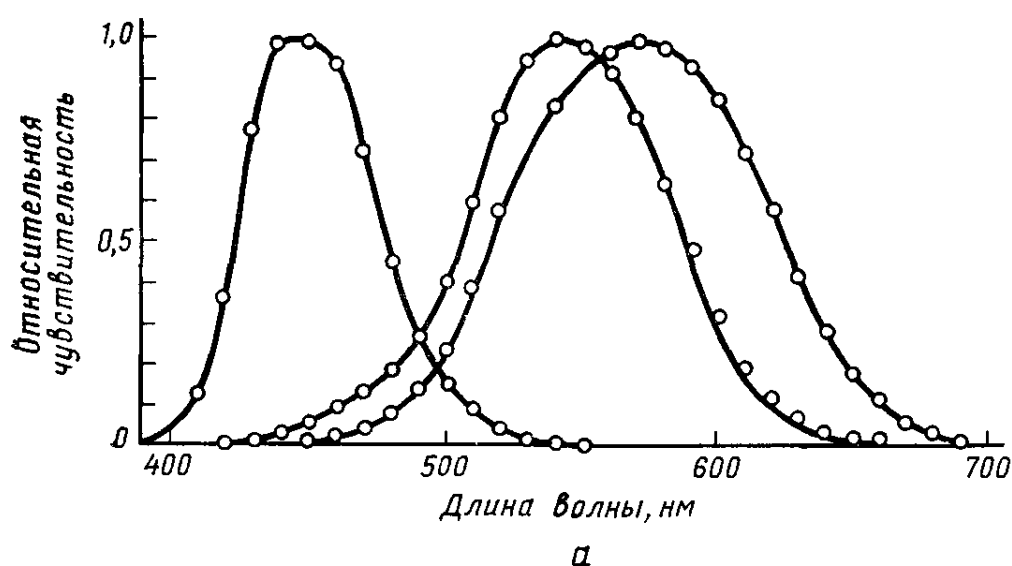
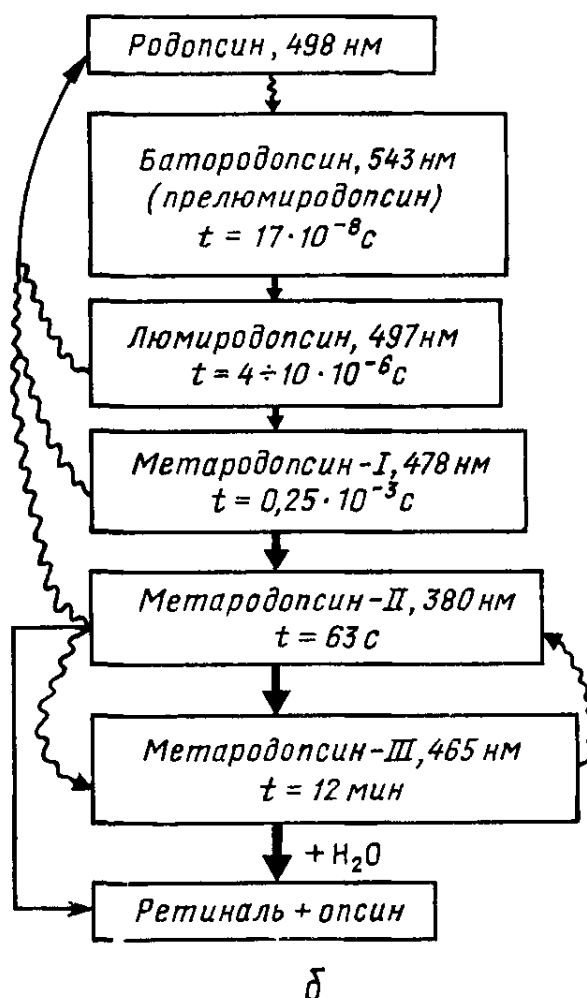


Рис. 3.1.4. Фотопигменты: а — спектры поглощения пигментов в трех типах колбочек сетчатки приматов; б — фотолиз родопсина. Волнистые линии — реакции с участием света, прямые стрелки — темновые реакции



спектральной чувствительности пигментов шкалу длин волн (ось абсцисс) перевести в шкалу частот, то спектры поглощения всех пигментов, включающих разные опсины, но один и тот же ретиналь (например, ретиналь-1), будут иметь одну и ту же форму.

При таком представлении данных, впервые предложенном Дартналом (1953) для пигментов на базе ретиналя-1, спектры поглощения разных фотопигментов отличаются между собой только положением максимума. А тогда, зная максимум поглощения пигмента, мы можем восстановить форму его спектра поглощения сначала в координатах «частота излучения — чувствительность», а затем, используя отношение $c = \lambda \cdot f$, и в координатах «длина волны — чувствительность». Такой метод восстановления спектра поглощения неизвестного пигмента по данным лишь о его максимуме получил название метода номограмм. Метод номограмм широко используется также в нейрофизиологии цветового зрения при решении вопроса о числе и типе фотоприемников, конвергирующих на тот или иной цветочувствительный нейрон: сравнивается функция спектральной чувствительности нейрона с той или иной номограммой (или их комбинацией).

Многообразие фотопигментов в животном мире коррелирует с разнообразием экологических условий обитания. У рыб и амфибий в сетчатке может содержаться одновременно родопсин и порфиросин, соотношение которых меняется в течение жизни особи: у проходных рыб замена родопсина порфиросином предшествует переходу из соленой воды в пресную и наоборот. Связь набора пигментов с экологией обитания не является жесткой: изменения в составе пигментов могут быть вызваны сезонными изменениями и циркадными ритмами.

Фотоизомеризация. Реакция фотопигмента на свет определяется числом поглощенных квантов независимо от длины волны и энергии излучения: например, поглощенные родопсином 10 квантов света при $\lambda = 430$ нм вызывают в нем такие же структурные изменения (рис. 3.1.4б), как и 10 поглощенных квантов света при $\lambda = 500$ нм. И спектральная избирательность (спектр поглощения) пигмента определяется лишь разной вероятностью поглощения квантов света из разных участков видимого спектра. Таким образом, зрительные пигменты и в конечном счете фоторецепторы работают как «счетчики квантов света», различающиеся между собой лишь вероятностью поглощения фотонов разных длин волн. При поглощении одной молекулой родопсина 1 кванта света происходит изменение пространственной конфигурации одной молекулы ретиналя — фотоизомеризация, состоящая в трансформации 11-*цис*-формы ретиналя в полностью *транс*-форму (рис. 3.1.4б). Фотоизомеризация сопровождается циклом фотохимических реакций, за расшифровку которых Г. Уолду в 1930 г. была присуждена Нобелевская премия. Конечные продукты фотоизомеризации — полностью *транс*-ретиналь и опсин. Все промежуточные реакции до стадии метародопсин-II обратимы: продукты этих реакций могут быть снова превращены в родопсин через обратную *транс*-ретиналь-изомеризацию. Это означает, что до метародопсина-II в молекуле пигмента не происходит значительных конформационных изменений. На стадии метародопсина-II происходит отрыв ретиналя от белковой части молекулы. Из всех

стадий изомеризации только первая — превращение родопсина в прелюмиродопсин (батородопсин) — нуждается в свете. Все остальные реакции протекают в темноте. Аналогичным образом проходит фотоизомеризация и в колбочковых пигментах.

Таким образом, фотоизомеризация — это молекулярный триггерный (пусковой) механизм фоторецепции, состоящий в изменении пространственной конфигурации молекулы зрительного пигмента. Последнее делает понятным, почему природа выбрала в качестве зрительного пигмента каротиноиды: наличие двойных связей в ретинале определяет возможности его изомеризации и его высокую реактивность. Вокруг каждой двойной связи может происходить вращение частей молекулы, ее изгибание в пространстве. Такая форма наименее стабильна и наиболее чувствительна к температуре и свету. В природе обнаружены различные виды ретиналя — 7, 9, 11, 13-*цис*-формы, 9,13-*дицис*-форма, но в зрительных пигментах ретиналь всегда находится в 11-*цис*-форме.

Ресинтез пигмента в фоторецепторах происходит непрерывно на свету и в темноте с участием фермента ретиненизомеразы и состоит в обратной изомеризации ретинала из трансформы в 11-*цис*-форму. В колбочках этот фермент находится в самих рецепторах, в палочках — в пигментном эпителии, куда после отрыва от опсина переходит *транс*-ретинал и где осуществляется его изомеризация в 11-*цис*-форму. При этом ретиналь витамина А используется повторно, а белок синтезируется в рибосомах внутреннего сегмента. Предполагают, что рекомбинация 11-*цис*-ретиналя с опсином происходит спонтанно. В пигментном эпителии локализуется около 11% витамина А (ретинала) из 13%, приходящихся на весь глаз. Витамин А образуется в печени за счет разрыва цепи каротиноида, содержащегося в пище, на две части и присоединения воды. Специальным ретинолсвязующим белком витамин А транспортируется в пигментный эпителий, где окисляется до ретиналя. При дефиците витамина А наступает так называемая «куриная слепота» — понижение абсолютной световой чувствительности, особенно сильно сказывающееся на видении в сумерках, переходящее в постоянную слепоту из-за разрушения белка, нестабильного в свободном состоянии. Поэтому при заболевании «куриной слепотой» рекомендуют есть морковь, содержащую провитамин А — бета-каротин.

Каждый фоторецептор содержит только один фотопигмент, характеризующийся тем или иным спектром поглощения. В этой связи выделяют коротко-, средне- и длинноволновые колбочки, содержащие у приматов пигменты с максимумами поглощения соответственно при 445 нм, 535 нм и 570 нм. У пресноводных рыб длинноволновая колбочка содержит пигмент с максимумом поглощения при 620 нм, что коррелирует с формой спектрального распределения света в их среде обитания. Иногда по традиции, оставшейся со времен трехкомпонентной гипотезы Юнга—Гельмгольца, эти колбочки называют сине-, зелено- и красно-чувствительными рецепторами. Но со второй половины XX в., когда бы-

ло выяснено, что никакой фоторецептор сам по себе спектрально-го анализа не осуществляет, а только реагирует на число поглощаемых фотонов независимо от длины волны излучения, эти цвет-овые названия рецепторов используют только в метафорическом смысле. Классификация палочек, например, у лягушки, на «зеле-ные» и «красные» в ряде случаев основана не на спектральной чувствительности содержащегося в них пигмента, а на окраске тел рецепторов в проходящем свете. Так, «зеленые» палочки со-держат пигмент с максимумом поглощения при 432 нм, поэтому при освещении белым светом они поглощают коротковолновые излучения, пропуская все остальные длины волн, и при визуаль-ном контроле выглядят зеленоватыми.

В сетчатке рыб отмечена связь между длиной колбочки и спектральным типом содержащегося в ней пигмента: самые ко-роткие из них содержат коротковолновый пигмент, а самые длин-ные — длинноволновой. Эберли [79] предположила, что это мо-жет быть одним из механизмов борьбы с хроматической абerra-цией. Вследствие хроматической аберрации резкое изображение средневолновых излучений расположено глубже (дальше от хру-сталика) резкого изображения коротковолнового излучения, а фокус для длинноволновых излучений локализован еще дальше. Достаточно расположить коротко-, средне- и длинноволновые ре-цепторы на соответствующих уровнях, чтобы все части спек-трального излучения фокусировались на рецепторах одинаково резко. Этим, возможно, и объясняется то, что в сетчатке рыб оди-ночные колбочки с короткими члениками содержат коротковол-новый пигмент, а у двойной колбочки наиболее длинный членик содержит длинноволновый пигмент, а более короткий — коротко-или средневолновый пигмент. Двойные колбочки с равными по длине члениками содержат один и тот же пигмент.

3.1.3. Электрофизиология фоторецепторов

Фотоизомеризация и мембранный потенциал. Проблема «по-средника». Реакцией фоторецептора позвоночных на свет явля-ется гиперполяризация, возникающая в результате уменьшения проницаемости плазматической мембраны наружного сегмента для ионов Na^+ . До настоящего времени не выяснен механизм, посредством которого фотоиндуцированные превращения зри-тельного пигмента приводят к изменению натриевой проводимо-сти (механизм «трансдукции»). Предполагается, что трансдукция осуществляется с помощью внутриклеточного химического по-средника. Предположение возникло из чисто формальных требо-ваний динамической модели фотопотенциала [52], было под-креплено в дальнейшем рядом экспериментальных данных. Элек-тронно-микроскопическими методами было обнаружено, что диски палочек, содержащие родопсин, структурно и электрически разобщены с плазматической мембраной (между ними $100 \div 200 \text{ \AA}$ в местах наиболее близкого смыкания). Таким образом,

требуется переносчик сигнала с диска на поверхностную мембрану. Статистический анализ темнового «электрического шума» в наружных сегментах рецепторов показал, что фотолиз одной молекулы пигмента приводит к закрытию $300 \div 400$ натриевых каналов в палочке и около 25 каналов в колбочке. Откуда следует, что одна молекула пигмента не может служить регулятором отдельного канала и необходим посредник, осуществляющий «размножение» сигнала. В начале 70-х годов на роль внутриклеточного посредника были предложены ионы кальция и циклические нуклеотиды (циклический аденозинмонофосфат — цАМФ, и циклический гуанозинмонофосфат — цГМФ). По «кальциевой гипотезе» свет вызывает выход Ca^{2+} из дисков в наружных сегментах палочек (вход ионов Ca^{2+} в наружные сегменты колбочек), который диффундирует к плазматической мембране и блокирует натриевые каналы. Светоиндуцированный выход ионов Ca^{2+} можно зарегистрировать кальцийчувствительными электродами. Повышение содержания Ca^{2+} на свету происходит довольно быстро и в количествах, достаточных для вызова ответа фоторецептора. Однако искусственно вызванные изменения концентрации Ca^{2+} не воспроизводят полностью влияния реального света на кинетику и чувствительность фоторецепторного потенциала. Поэтому кальциевую гипотезу безоговорочно принять невозможно.

Согласно другой, альтернативной, гипотезе в темноте цГМФ (цАМФ) держит открытыми натриевые каналы и натрий входит в клетку. На свету распад пигмента активирует фосфодиэстеразу, которая разрушает цГМФ (цАМФ), что сопровождается закрытием натриевых каналов и, как следствие, гиперполяризацией рецептора. Циклические нуклеотиды являются универсальными внутриклеточными посредниками в нервной системе — участвуют в синаптической передаче, рецепции гормонов, регуляции внутриклеточного кальция, фосфорилировании ферментов и сократительных белков. Обесцвечивание одной молекулы пигмента приводит к гидролизу $1000 \div 2000$ молекул цГМФ за $100 \div 300$ мс, что сравнимо со временем развития рецепторного потенциала при пороговых интенсивностях света. Наружные сегменты фоторецепторов содержат фермент гуанилатциклазу, синтезирующую цГМФ из АТФ, и в небольших количествах — фермент аденилатциклазу, опосредующую синтез из АТФ цАМФ. Однако проводимость натриевых каналов наружного сегмента палочки не зависит от концентрации цГМФ. С другой стороны, свет вызывает большие изменения в метаболизме молекул цГМФ, а экспериментально индуцированные изменения в метаболизме цГМФ оказывают большое влияние на кинетику и чувствительность реакции фоторецептора. Эти данные свидетельствуют о том, что синтез цГМФ может играть важную регуляторную роль в механизме генерации ответов фоторецепторов, даже если цГМФ сам по себе и не является посредником, контролирующим натриевые каналы. Наличие каскада ферментативных реакций, ре-

гулирующих уровень цГМФ, показано только в палочках. В колбочках светорегулируемым является, по-видимому, цАМФ.

Ни «кальциевая», ни «цикло-нуклеотидная» гипотезы по отдельности не могут объяснить механизма трансдукции. Все больше данных в пользу их совместного действия. Согласно одной из последних гипотез [127] посредником в процессе трансдукции является кальций, высвобождение которого из дисков и обратный захват регулируются цМГФ как частью системы сервоконтроля.

Ионные механизмы реакций фоторецепторов. Структурное разделение рецепторов на наружный и внутренний сегменты соответствует функциональным различиям ионных каналов и механизмов их регуляции в наружном и внутреннем сегментах. Мембрана наружного сегмента рецептора позвоночных содержит только натриевые ионные каналы, управляемые светом через систему трансдукции. Мембрана внутреннего сегмента обладает селективной проницаемостью к ионам Ca^{2+} , Cl^- и K^+ . Калиевые каналы делятся на два типа: вольт-зависимые и Ca^{2+} -зависимые. Ионные каналы внутреннего сегмента отличаются от ионных каналов наружного сегмента тем, что они не чувствительны к свету и являются вольт-зависимыми. В мембране внутреннего сегмента имеется также натрий-калиевый насос.

В темноте мембрана фоторецептора максимально проницаема для ионов Na^+ и K^+ и значительно меньше для ионов Cl^- и Ca^{2+} , что определяет темновой уровень мембранного потенциала в $-35 \div -45$ мВ, близкий к потенциалу равновесия возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП). Темновой ток поддерживается непрерывной работой АТФ-зависимого натрий-калиевого насоса во внутреннем сегменте, закачивающего калий в клетку и выводящего натрий наружу. Ионы натрия входят в наружный сегмент, а ионы калия выходят из внутреннего в соответствии со своими электрохимическими градиентами (в палочках потенциал равновесия для Na^+ равен $+5 \div +10$ мВ, для K^+ — $-60 \div -65$ мВ). Суммарный темновой потенциал ($-35 \div -45$ мВ) равномерно распределен по всей оси рецептора и имеет одно и то же значение в наружном и внутреннем сегменте. Мембранный потенциал рецептора в темноте V_m равен:

$$V_m = E_{\text{Na}} - \frac{R_{\text{Na}}}{R_{\text{Na}} + R_{\text{K}}} \cdot (E_{\text{Na}} + E_{\text{K}}), \quad (3.1.1)$$

где E_{Na} и E_{K} — потенциалы равновесия (потенциалы Нернста) для ионов натрия и калия соответственно. Сопротивление мембраны определяется как эквивалентное сопротивление натриевых и калиевых каналов:

$$R = \frac{R_{\text{Na}} \cdot R_{\text{K}}}{R_{\text{Na}} + R_{\text{K}}}, \quad (3.1.2)$$

Уравнение (3.1.1) и (3.1.2) следует из эквивалентной электри-

ческой схемы фоторецепторной мембраны, составленной с учетом проводимости для двух основных потенциалобразующих ионов: калия и натрия. На свету внутренний трансдуктор («посредник»: Ca^{2+} , цГМФ или цАМФ) блокирует натриевые каналы наружного сегмента, что приводит к гиперполяризации рецептора, которая электротонически достигает внутреннего сегмента. Закрытие натриевых каналов сопровождается увеличением сопротивления мембраны наружного сегмента с $10^3 \div 10^4$ ом·см² в темноте до 10^6 ом·см² на свету. При уменьшении натриевой проводимости потенциал фоторецептора определяется в основном проводимостью по калию: действительно, при больших яркостях света, когда все натриевые каналы закрыты, мембранный потенциал рецептора близок к потенциалу Нернста для ионов калия. Изменение мембранного потенциала на свету — это результат не только блокады натриевых каналов наружного сегмента под воздействием света, но и последующего подключения вольт-зависимых кальциевых и калиевых ионных каналов мембраны внутреннего сегмента. Потенциал-зависимые кальциевые каналы имеют важное значение, поскольку вход кальция в пресинаптическую часть фоторецептора определяет выход медиатора. Фоторецептор реализует градуальное управление выходом медиатора. Гиперполяризация, вызванная светом, ведет к закрытию потенциал-зависимых кальциевых каналов и уменьшению концентрации свободного кальция в клетке, что в свою очередь уменьшает выход квантов медиатора из пресинаптической части рецептора.

Таким образом, гиперполяризационная реакция рецептора на свет является прекращением длящейся в темноте деполяризации мембраны. Необычность ситуации в том, что стимулом, возбуждающим фоторецептор (деполяризующим его), служит здесь не свет, а темнота. Это отличие его от рецепторов других модальностей у позвоночных, генерирующих рецепторный потенциал в виде деполяризации, а также от фоторецепторов беспозвоночных, реакция которых на свет носит деполяризационный характер. Различия в знаке реакции фоторецепторов позвоночных и беспозвоночных связывают с различиями в эволюционном развитии фоторецепторов разных типов: 1) рабдомерный тип фоторецептора у беспозвоночных (моллюски, черви, членистоногие) связан всегда с деполяризацией на свету и 2) ресничный (жгутиковый) тип фоторецепторов у позвоночных — с гиперполяризацией.

3.1.4. Реакции фоторецепторов на световое излучение

Суммарный ответ фоторецептора на поток квантов той или иной длины волны света складывается из элементарных дискретных гиперполяризационных реакций, каждая из которых имеет амплитуду 0,2 мВ и возникает на 1 фотон. Отдельный поглощенный фоторецептором квант света с вероятностью 0,7 вызы-

вает фотоизомеризацию молекулы пигмента. В темноте дискретные реакции наблюдаются в наружном сегменте и в отсутствие светового сигнала, что связано со спонтанным (тепловым) распадом молекул фотопигмента. Например, при комнатной температуре в наружном сегменте палочки жабы регистрируется в среднем 1 дискретный ответ за 40—50 с («темновой шум»). Дискретная реакция на 1 фотон сама складывается из большого числа еще более элементарных актов — закрывания отдельных натриевых каналов. По расчетам разных авторов, изомеризация одной молекулы пигмента приводит в результате трансдукции к закрыванию в наружных сегментах палочек от 100 до 300 натриевых каналов, в наружных сегментах колбочек — от 20 до 40. По оценкам разных авторов, эффект поглощения 1 фотона составляет от 200 мкВ до 6 мВ для палочек и около 100 мкВ для колбочек. Интересно, что вывод о способности отдельной палочки реагировать на 1 квант света был сделан, по данным психофизических экспериментов, на человеке еще в 1942 г. [102].

При увеличении интенсивности света суперпозиция дискретных ответов образует суммарное отклонение фоторецепторного потенциала. Закрывание натриевых каналов под влиянием света ведет к возрастанию сопротивления мембраны рецептора. При этом рецептор гиперполяризуется. Амплитуда гиперполяризационного рецепторного потенциала тем больше, чем выше интенсивность света:

$$V, \text{ мВ} = k \cdot \log J,$$

где k — коэффициент пропорциональности, подбираемый так, чтобы V было выражено в мВ. Эта зависимость отражает средний уровень интенсивностей. В зоне слабых раздражений ответ линейно зависит от числа квантов на входе. При очень сильных интенсивностях потенциал достигает плато в области насыщения. Зависимость между амплитудой рецепторного потенциала и интенсивностью света любой длины волны в общем виде описывается уравнением Михаэлиса — Ментон:

$$\frac{V}{V_{\max}} = \frac{I}{I + \sigma}, \quad (3.1.3)$$

где V — амплитуда ответа, I — интенсивность света, $V_{\max}$ — максимально возможная амплитуда ответа, σ — константа, равная интенсивности света, при которой $V = \frac{V_{\max}}{2}$; n — показатель, определяющий наклон кривой и варьирующий в зависимости от вида животного и типа фоторецептора. При слабом свете, когда $I + \sigma \cong \sigma$, $V = \frac{V_{\max} \cdot I}{\sigma}$, ответ рецептора линейно связан с интенсивностью. При больших яркостях света V достигает $V_{\max}$ («насыщения») и поглощение фотонов перестает быть эффективным. Насыщение ответа происходит при поглощении от-

дельным фоторецептором всего лишь нескольких сот фотонов (обесцвечивание менее 1% молекул пигмента). Число квантов света, при поглощении которых потенциал темноадаптированного фоторецептора достигает $\frac{V_{\max}}{2}$, для разных видов животных (жаба, саламандра, крыса, обезьяна) варьирует в небольших пределах — от 30 до 50. Уравнением Михаэлиса — Ментон описывается также зависимость от интенсивности света натриевой проницаемости наружного сегмента и величины фототока, регистрируемого в условиях фиксации мембранного потенциала фоторецептора. Физико-химические механизмы, лежащие в основе уравнения Михаэлиса — Ментон, применительно к фоторецептору, пока не ясны, но указывают на роль ферментативных реакций.

Принцип унивариантности. Зависимость амплитуды ответа фоторецептора от интенсивности света (амплитудная функция) имеет одну и ту же форму и наклон для спектральных стимулов разных длин волн в том случае, когда реакция фоторецептора определяется только одним пигментом. Это следует из так называемого «принципа унивариантности», сформулированного Нака и Раштоном [156; 157]. Согласно этому принципу фотохимический эффект, вызываемый поглощенным фотоном в наружном сегменте, не зависит от длины волны света. И тогда реакции рецептора на стимулы разного спектрального состава, выравненные по числу поглощаемых (эффективных) фотонов, должны быть идентичны по амплитуде и форме ответа. Отклонение от принципа унивариантности, выражающееся, в частности, в различиях между амплитудными функциями для излучений разных длин волн, свидетельствует о конвергенции сигналов, передаваемых пигментами с разной спектральной характеристикой. Таким образом, отклонение от принципа унивариантности может служить своего рода тестом на отсутствие или наличие взаимодействия на уровне отдельных фоторецепторов.

Спектральные характеристики рецепторов. Первые электрофизиологические записи реакций фоторецепторов позвоночных были сделаны японским ученым Томота с сотрудниками в 1965—1967 гг., зарегистрировавшим ответы колбочек сетчатки карпа на равноквантовые монохроматические стимулы разных длин волн [202]. Этот метод принято называть методом «постоянного стимула». Такими постоянными стимулами являются монохроматические излучения, выравненные по числу квантов. Оказалось, что амплитуды гиперполяризационной реакции отдельной колбочки меняются с изменением длины волны равноквантового излучения по-разному в зависимости от типа колбочки. Одни колбочки (B-) имеют максимум гиперполяризации при излучении с длиной волны 460 нм, другие (G-) — при 535 нм и третьи (R-) — при 620 нм (рис. 3.1.5a). В последующих за этим исследованиях было обнаружено, что аналогичными широ-

кополосными функциями спектральных реакций обладают колбочки и палочки у широкого ряда позвоночных (лягушка, черепаха, белка, кошка, обезьяна).

Функция спектральных реакций не совсем точно отражает характеристику спектральной чувствительности фоторецептора, так как ее форма зависит от уровня интенсивности равноквантовых излучений, служащих постоянными стимулами. Для построения «кривой спектральной чувствительности» используется метод равных ответов (рис. 3.1.5а). С этой целью для каждого монохроматического стимула определяется интенсивность излучения, необходимая для того, чтобы вызвать гиперполяризационную реакцию заданной амплитуды (например, «А»). Интенсивность светового стимула I_i принято выражать в логарифмических единицах относительно максимальной величины равноквантового потока света I_0 , определяемой мощностью источника световой энергии и свойствами оптической системы фотостимуляции ($\lg \frac{I_i}{I_0}$). Затем определяется λ_j — длина волны монохроматического стимула, при которой (для вызова фиксированного ответа «А») требуется наименьшее количество энергии стимуляции:

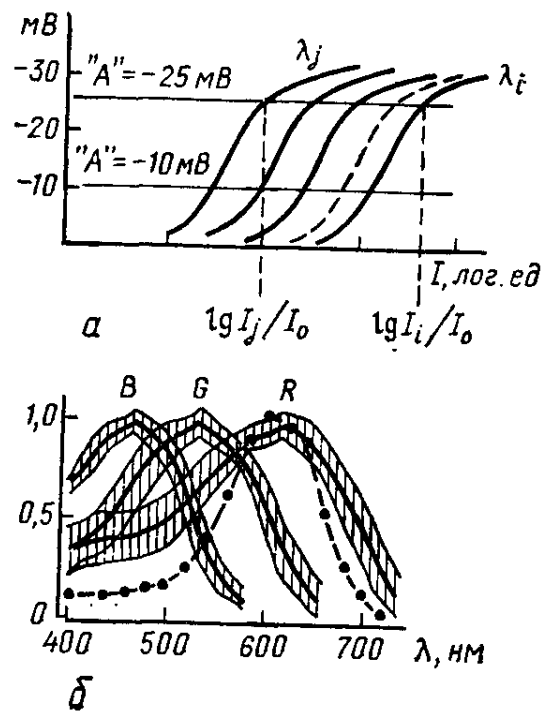


Рис. 3.1.5. Электрические реакции фоторецепторов позвоночных: а — амплитудные функции колбочек; б — функции спектральных реакций В-, G- и R-колбочек сетчатки карпа [202]. Разброс данных обозначен штриховкой. Точками изображена кривая спектральной чувствительности R-колбочки. По оси абсцисс — длина волны, нм, по оси ординат — пронормированные по максимуму значения функций

$\lg \frac{I_i}{I_0} = \min$. Интенсивность каждого монохроматического стимула, вызвавшего такой же по величине ответ «А», нормируется по этому минимуму, и по этим нормированным значениям строится график

функции относительной спектральной чувствительности клетки, где по оси абсцисс откладывается длина волны спектрального стимула, а по оси ординат — значения отношения интенсивностей в процентах.

Сравнение функций спектральной чувствительности фоторецепторов со спектрами поглощения содержащихся в них пигментов показало, что в большинстве случаев каждому фоторецептору соответствует свой отдельный фотопигмент. Отличие спектральных характеристик разных фоторецепторов определяется использованием разных пигментов, отличающихся спектрами поглощения. Показательным в этом отношении является соответствие ме-

жду спектрами поглощения пигментов и функциями спектральных реакций одиночных колбочек в сетчатке рыб (рис. 3.1.5б).

Из анализа формы функции спектральной чувствительности и функции спектральных реакций (рис. 3.1.5а, б) отдельного фоторецептора следует, что для каждого из них в отдельности *излучения разного спектрального состава качественно неразличимы*. Фотохимический эффект фотона не зависит от его длины волны, которая определяет только вероятность взаимодействия кванта света с молекулой пигмента. Это справедливо в отношении каждой молекулы пигмента независимо от состояния других молекул, например от их распада под действием света. Отсюда следует аддитивность воздействия излучений на отдельный фоторецептор: если два излучения воздействуют на один и тот же приемник в одно и то же время, то реакция приемника будет равна сумме реакций, вызываемых действием этих же излучений по отдельности. Отсюда же следует постоянство спектра поглощения пигмента и спектральной чувствительности содержащего его фоторецептора при разных уровнях освещения. Эти фундаментальные свойства фоторецепторов — качественная тождественность эффекта разных излучений и постоянство спектральной чувствительности — лежат в основе *«принципа универсальности»*. Однако случаются отклонения от этого классического правила. Так, палочки содержат иногда смесь пигментов. Избирательная цветовая адаптация может изменять соотношение пигментов, входящих в смесь, и тем самым изменять спектральную чувствительность фоторецептора. Другой причиной нарушения стабильности реакций фоторецептора может служить самоэкранирование фотопигмента в наружных сегментах: поверхностно лежащие слои молекул являются нестабильным цветным светофильтром на пути света к более глубоко расположенным молекулам, что отражается на постоянстве спектральной характеристики фоторецептора.

Электрические контакты между рецепторами. Электронно-микроскопические и электрофизиологические данные свидетельствуют о том, что соседние фоторецепторы одного типа (*G*- или *R*-колбочки, палочки) связаны между собой электрическими сигналами в единую проводящую сеть — синцитий (синцитий *G*-колбочек, синцитий *R*-колбочек, синцитий палочек). В силу этого потенциал, генерируемый в одном фоторецепторе, «растекается» по сети связанных с ним рецепторов. Таким образом, выходная реакция рецептора зависит не только от числа поглощенных квантов света в его собственном наружном сегменте, но к ней добавляется и влияние реакций соседних рецепторов. Для колбочек это влияние распространяется на расстояние до 50 мкм, для палочек — до 250 мкм.

В опытах на некоторых животных обнаружены связи между рецепторами разного типа: между *G*- и *R*-колбочками черепахи [123; 159] и даже между палочками и колбочками [50]. «Неуниверсальность» спектральных ответов описана также для случая

двойных колбочек [168], основной и дополнительный членики которых могут взаимодействовать посредством близкого смыкания мембран. Однако такие связи между фоторецепторами разного типа достаточно слабы и выявляются лишь в специальных экспериментальных условиях, минимизирующих взаимодействие между фоторецепторами одинакового спектрального класса.

Усилительное взаимодействие между фоторецепторами разного типа приводит к «смещению цветовых сигналов» и, как следствие, к уменьшению цветового и яркостного контрастов, к «размыванию» границ объекта.

Тормозные взаимодействия между рецепторами. Если в пределах зоны с диаметром $50 \div 70$ мкм колбочка усиливает выходную реакцию под влиянием реакции соседних рецепторов, то освещение окружения этой зоны может вызывать некоторую деполяризацию в колбочке, т. е. уменьшать реакцию. Считается, что в основе такого тормозного воздействия между далеко расположенными друг от друга колбочками (внешний диаметр тормозной зоны варьирует в пределах от 200 мкм до 5 мм) лежит система отрицательной обратной связи между колбочками и горизонтальными клетками. Существует две гипотезы, по-разному объясняющие работу механизма обратной связи. Согласно «химической гипотезе» в темноте с горизонтальных клеток на фоторецепторы поступает гиперполяризующий медиатор (предполагают ГАМК). И тогда гиперполяризация горизонтальной клетки на свету уменьшает выделение тормозного медиатора и вызывает деполяризацию в колбочках, являющуюся, таким образом, уменьшением ТПСР.

Однако эффект обратной связи нестабилен, наблюдается не всегда (в колбочках карпа и карася он, как правило, вообще отсутствует) и быстро исчезает в ходе опыта. Нет до сих пор и определенных морфологических данных о наличии химических синапсов от горизонтальных клеток к колбочкам. Эти трудности обходит «электрическая гипотеза» обратной связи. Данная гипотеза объясняет обратное влияние горизонтальных клеток на рецепторы утечкой электрического тока в самом химическом синапсе, связывающем фоторецептор с горизонтальной клеткой [69]. Этот ток, генерируемый горизонтальной клеткой под воздействием света, неизбежно затекает «обратно» в синаптическую щель, окружающую инвагинирующий отросток горизонтальной клетки, и вызывает падение напряжения, которое фактически оказывается приложенным к пресинаптической мембране рецептора и поэтому влияет на выделение из нее медиатора. Этот эффект распространяется на любой химический синапс, но здесь он особенно силен, учитывая глубокое вращение отростков этих клеток внутрь синаптических образований рецептора. Сделанная на основании гипотезы физическая модель качественно воспроизводит феноменологию проявления обратной связи как между колбочками и рецепторами, так и в нейронах второго порядка между биполярами и горизонтальными клетками [69].

Число и типы фоторецепторов, необходимых для различения цветов. Согласно «принципу унивариантности» наличие одного типа фоторецепторов недостаточно для различения цветов: в этом случае излучения любого спектрального состава могут быть уравнены для глаза путем изменения только их энергии. Чтобы цветоразличение было возможно, необходимо как минимум два типа рецепторов с разной спектральной чувствительностью. Тогда излучения с разным спектральным составом будут возбуждать их в разных соотношениях. Анализ этих соотношений осуществляется уже нейронными структурами последующих уровней.

Традиционно цветное зрение связывают с работой колбочковой (фотопической) системы рецепторов. В сетчатке у животных с развитым цветовым зрением (человек, обезьяна, черепаха, некоторые рыбы) имеется три типа колбочек с максимумами чувствительности в коротко-, средне- и длинноволновом участках спектра. Различные типы нарушений цветоразличения сопровождаются редукцией различных типов колбочек: у протанопов («краснослепых») отсутствуют колбочки, содержащие пигмент с максимумом поглощения в длинноволновой области спектра, у дейтеранопов («зеленослепых») — колбочки с средневолновым пигментом. Имеются данные об участии в цветовом зрении также и палочек. У травяной лягушки *Rana temporaria* в различении коротковолновых излучений участвуют «зеленые» (432 нм) и «розовые» (502 нм) палочки. Причем в диапазоне средних (мезопических) интенсивностей внешнего освещения эти два типа палочек работают совместно с колбочками (575 нм). Имеется ряд исследований, доказывающих участие палочек в цветоразличении и при фотопических уровнях освещенности [187].

Наличие системы фоторецепторов разного типа является необходимым, но не достаточным условием для цветового зрения. Так, у кошек в сетчатке имеются колбочки и палочки, но, по данным поведенческих опытов, цветное зрение у них практически отсутствует. В нейрональных структурах должны быть заложены алгоритмы, позволяющие по распределению возбуждений в слое рецепторов определять цвет объекта. У низших позвоночных такие алгоритмы реализуются скорее всего в последующих за фоторецепторами клеточных слоях самой сетчатки. У высших животных системы цветокодирующих нейронов сконцентрированы в структурах наружного коленчатого тела и коры.

АНАЛИЗ СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА ИЗЛУЧЕНИЙ НЕЙРОНАМИ СЕТЧАТКИ

3.2.1. Горизонтальные клетки

Морфология. Горизонтальные клетки располагаются в сетчатке сразу за фоторецепторами в дистальных отделах внутреннего ядерного слоя. Размеры сомы этих клеток варьируют в пределах $50 \div 200$ мкм. Часть клеток имеет аксоны, которые у большинства позвоночных контактируют с рецепторами и лишь у рыб (каarp, карась) оканчиваются в проксимальной области внутреннего ядерного слоя. Горизонтальные клетки залегают в несколько слоев, число которых у разных животных варьирует от 1 до 4. Для каждого отдельного слоя характерно упорядоченное расположение клеток в виде периодических решеток, согласующихся с мозаикой рецепторов. Функциональное назначение мозаичной организации рецепторного и нервных слоев остается пока невыясненным. Между клетками одного слоя имеются электрические синапсы типа «gap junction» (щелевой контакт — тесное смыкание мембран двух соседних клеток с шириной синаптической щели $20\text{—}100$ Å) и типа «tight junction» (плотный контакт — когда мембраны соседних клеток сливаются). В наружном синаптическом слое есть также химические синапсы между телами и отростками неидентифицированных клеток (возможно, из разных слоев).

В морфологической организации сетчатки млекопитающих имеются особенности, отличающие ее от сетчатки низших позвоночных: горизонтальные клетки здесь менее крупны, менее разнообразны по форме сомы и ветвлению отростков и образуют меньшее число слоев [212; 88].

По типу преимущественных контактов с теми или иными видами рецепторов выделяют колбочковый, палочковый и «смешанный» типы клеток.

Передача сигнала от фоторецептора к горизонтальной клетке. В темноте рецепторы позвоночных непрерывно выделяют медиатор, деполяризующий горизонтальные клетки. Гиперполяризация фоторецептора светом приводит к уменьшению выделения медиатора и, как следствие, к гиперполяризации горизонтальной клетки. Под влиянием медиатора в темноте субсинаптическая мембрана горизонтальной клетки проницаема для ионов Na^+ и Cl^- . Каналы субсинаптической мембраны проницаемы, по-видимому, также для ионов K^+ . В отсутствие света мембранный потенциал горизонтальной клетки определяется в основном каналами субсинаптической мембраны и варьирует в пределах $-5 \div -25$ мВ.

Несинаптическая мембрана горизонтальных клеток обладает резко выраженной нелинейностью: ее сопротивление падает при

гиперполяризации на свету и возрастает при деполяризации в темноте. Нелинейность определяется работой потенциал-зависимых K^+ и Ca^{2+} каналов. Проницаемость для K^+ возрастает при гиперполяризации и уменьшается при деполяризации. Проводимость для Ca^{2+} возрастает при деполяризации ниже, чем $-50 \div -40$ мВ.

Таким образом, сопротивление субсинаптической и несинаптической мембран меняется в противоположные стороны при изменении освещенности. При этом общее сопротивление мембраны клетки остается постоянным, что создает одинаковые условия для распространения по слою горизонтальных клеток потенциалов разной величины [3]. Нелинейные свойства несинаптической мембраны позволяют клетке усиливать медленные потенциалы и способствуют передаче потенциалов по длинному аксону ($300 \div 400$ мкм) от которого отводятся примерно такие же ответы, как и от сомы [37].

Нелинейная соматическая мембрана горизонтальных клеток является частью системы с обратными связями «рецептор — горизонтальная клетка», которая в целом может вести себя линейно, компенсируя нелинейности отдельных своих компонентов (субсистем): процессов поглощения квантов света, мембраны рецептора синаптической передачи и др. Об этом свидетельствуют данные по линейной суммации реакций колбочек на мембране горизонтальных клеток [67; 205]. Согласно этим данным, функции спектральных реакций горизонтальных клеток L^- , R^+G^- и $G^+R^-B^-$ (Y^+B^-)-типов в линейном диапазоне работы клеток и при небольших энергиях света с высокой точностью (5%) аппроксимируются линейной комбинацией «взвешенных» значений функций спектральных реакций B^- , G и R -колбочек. Степень линейности реакций горизонтальных клеток зависит не только от условий стимуляции, но и от того, какая фаза ответа берется в качестве критерия при построении спектральных функций — пик или плато. Последнее больше подвержено поздним меж- и пострецепторным взаимодействиям, связанным с адаптацией и вносящим основной вклад в нелинейность реакций. Поэтому связь между плато реакции колбочки и плато реакции горизонтальной клетки можно считать линейной лишь в диапазоне малых интенсивностей, где не функционируют потенциал-зависимые калиевые каналы несинаптической мембраны и механизм обратной связи.

Спектральные характеристики горизонтальных клеток. На белый свет все клетки отвечают довольно медленным гиперполяризационным отклонением трансмембранной разности потенциалов (время достижения максимума у колбочковых клеток $50 \div 100$ мс), которая возвращается к исходному уровню темнового потенциала лишь после прекращения действия света. Такую реакцию, впервые зарегистрированную венесуэльским исследователем Светихиным в 1953 г., принято называть S -потенциалом (от англ. «slow» — медленный). S -потенциалы зарегистрированы в сетчатках всех позвоночных, имеющих горизонтальные клетки.

По реакциям на спектральные стимулы клетки делятся на два типа: яркостные *L* (от англ. «luminosity») — клетки, отвечающие гиперполяризацией на свет любой длины волны, и цве-

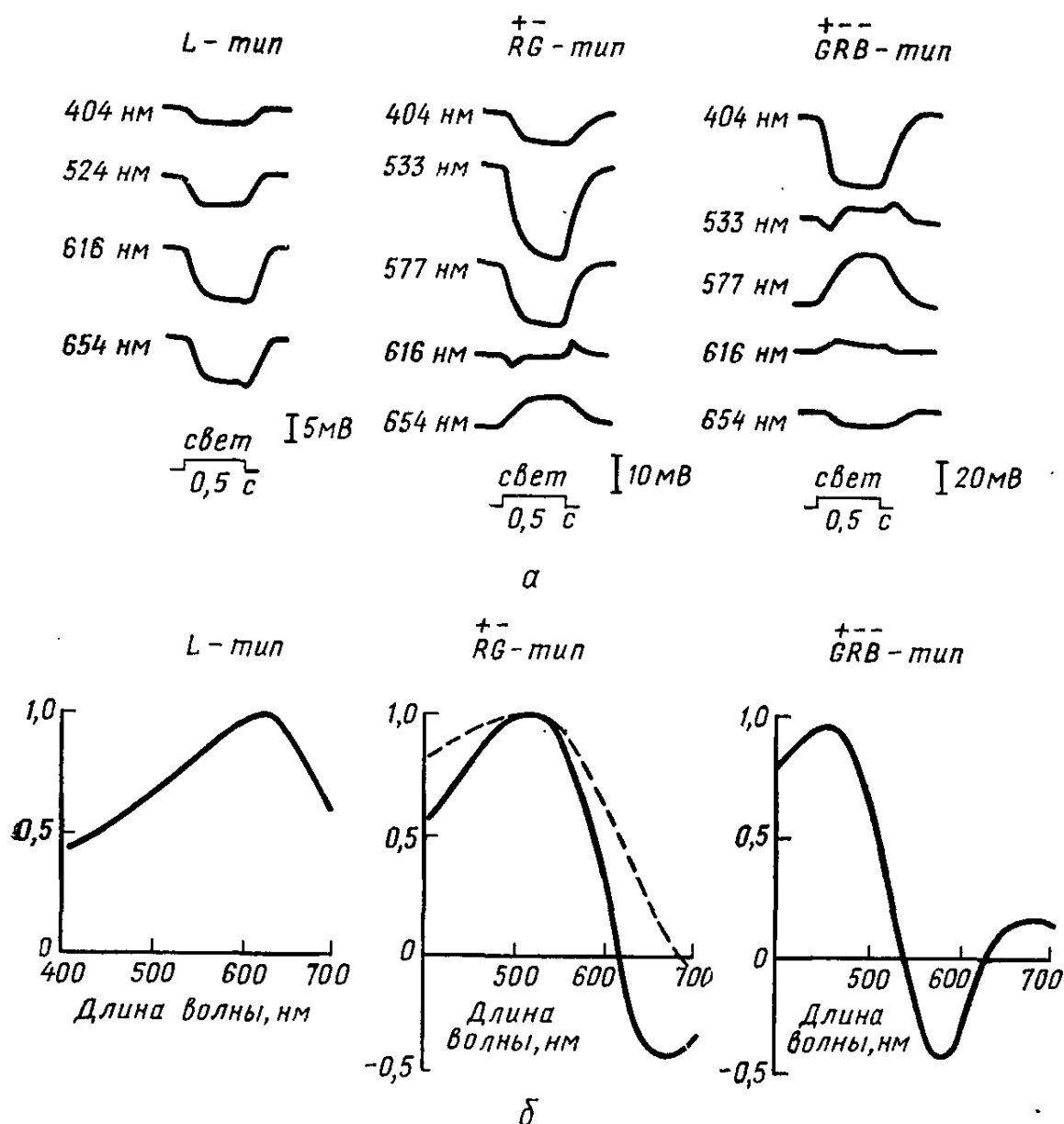


Рис. 3.2.1. Типы горизонтальных клеток: *a* — реакции фотопических горизонтальных клеток на монохроматические стимулы разных длин волн, нм. Отклонение линии мембранного потенциала клетки вверх означает деполяризацию, вниз — гиперполяризацию; *б* — функции спектральных реакций горизонтальных клеток трех типов. Штрихом показана функция спектральных реакций *RG*-клетки при больших энергиях (большой площади или интенсивности) спектральной стимуляции. По оси абсцисс — длина волны, нм, по оси ординат — пронормированные по максимуму значения функций (вверх от оси абсцисс — гиперполяризация, вниз — деполяризация).

товые *C* (от англ. «colour») — клетки, полярность ответа которых меняется в зависимости от длины волны светового стимула (рис. 3.2.1а).

Функции спектральных реакций *L*-клеток (рис. 3.2.1 б) у разных животных и в сетчатке одного животного широко варьируют

по форме и положению максимума. Так, в сетчатке костистых рыб обнаружены *L*-клетки с пиками реакций на 460—495 нм, 525—580 нм и 600—680 нм. Часть *L*-клеток контактирует только с колбочками (колбочковые клетки), часть — только с палочками (палочковые *L*-клетки). Антагонистическое взаимодействие палочковых и колбочковых сигналов в отдельных *L*-клетках обнаружено в сетчатках черепахи, кошки, саламандры, обезьяны. Одновременные контакты с фоторецепторами разного типа определяют сложную (с несколькими пиками) форму функций спектральных реакций *L*-клеток и их зависимость от условий световой и хроматической адаптации. Вклад колбочек разного типа в реакции клеток *L*-типа также варьирует. Электрофизиологически — по функциям спектральной чувствительности, получаемым методом равных ответов, — выявлены клетки, связанные только с *R*-колбочками или с *R*- и *G*-колбочками, или со всеми тремя колбочками. В определенном диапазоне интенсивностей стимуляции функции спектральной чувствительности *L*-клеток аппроксимируются линейной комбинацией функций спектральной чувствительности соответствующих типов колбочек.

Располагаясь в один слой, клетки *L*-типа связаны между собой электрически в синцитиальную сеть. Об этом свидетельствуют большие размеры их рецептивных полей, а также прямые опыты с пропусканием тока через микроэлектрод в одну *L*-клетку и отведением потенциала через другой микроэлектрод из соседней *L*-клетки. Размеры рецептивных полей *L*-клеток, варьирующие в диаметре от 300 мкм до 5 мм, значительно превышают протяженность их дендритных ветвлений. Принято считать, что рецептивные поля *L*-клеток круглые и не имеют деления на оппонентные друг к другу центре и периферию. Однако результаты отдельных работ последних лет свидетельствуют о более сложной организации рецептивного поля. На лягушке и черепахе методами морфологии и электрофизиологии получены данные, что рецептивные поля клеток *L*-типа имеют форму эллипса, определенным образом ориентированного в плоскости сетчатки. Исследования методами тонкой морфологии и локальной световой стимуляции показали, что огромное по размерам рецептивное поле горизонтальной клетки обладает локальной анизотропией — неодинаковостью в морфологической организации и свойствах реакций в разных участках. Локальная анизотропия свидетельствует о функциональной неоднородности рецептивных полей и возможности локальной обработки информации в разных его зонах.

Амплитудные функции *L*-клеток, так же как и амплитудные функции фоторецепторов, описываются уравнением Михаэлиса — Ментон [3.1.3]. Однако амплитудные функции горизонтальных клеток имеют более крутой наклон: на одно и то же изменение в интенсивности цвета они реагируют большим изменением потенциала, нежели рецепторы.

Пространственная суммация спектральных сигналов в рецептивных полях *L*-клеток не всегда носит линейный характер и за-

зависит от интенсивности света. О более сложном, нежели простая алгебраическая суммация, взаимодействии сигналов в рецептивных полях клетки *L*-типа свидетельствует и «эффект усиления» [20; 156, 157]. Длинноволновый фон усиливает реакцию *L*-клетки на коротковолновое излучение. Эффект усиления проявляется и при фоновом освещении нейтральным светом, возбуждающим все типы рецепторов: реакция на ахроматический тестовый стимул возрастает при условии слабого нейтрального фона. Эффект отсутствует, если тестовый и фоновый сигналы (например, длинноволновое излучение) возбуждают один тип рецепторов. Это доказывает, что суть дела именно во взаимодействии сигналов от разных рецепторов.

Форма функций спектральных реакций колбочковых *L*-клеток близко совпадает с формой кривой видности животного в фотопических условиях, оптимальных для различения спектральных излучений [197]. Это, а также суммация *L*-клетками сигналов от колбочек всех типов на большой площади сетчатки являются основанием для отнесения их к «яркостным» каналам сетчатки. Однако форма спектральной характеристики *L*-клетки не полностью совпадает с кривой видности, которая определяется вкладом не только *L*-, но и *S*-клеток. По современным данным, *L*-клетки принимают участие и в формировании спектральной оппонентности клеток *S*-типа через механизм обратной связи с разными колбочками.

Горизонтальные клетки *S*-типа меняют полярность реакций (гиперполяризация — деполяризация) в зависимости от длины волны света, и поэтому их относят к цветокодирующим клеткам. Три основные разновидности клеток *S*-типа описаны в сетчатке рыб и черепахи: R^+G^- , деполяризующиеся длинноволновым и гиперполяризующиеся коротко- и средневолновыми излучениями; $G^+R^-B^-$, деполяризующиеся средневолновым и гиперполяризующиеся коротко- и длинноволновыми излучениями, и Y^+B^- , деполяризующиеся средне- и длинноволновыми и гиперполяризующиеся коротковолновым излучениями (рис. 3.2.1а) Y^+B^- -клетки, по-видимому, не являются самостоятельным типом клеток и по ряду критериев представляют собой разновидность $G^+R^-B^-$, клеток с редуцированным длинноволновым входом. В сетчатке высших животных, в том числе у приматов, клетки *S*-типа пока не обнаружены. Синаптические контакты *S*-клеток с рецепторами строго избирательны. По данным морфологии, R^+G^- -клетки получают сигналы в основном от *G*-колбочек, $G^+R^-B^-$ и Y^+B^- — от *B*-колбочек. Установлено, что каждый тип *S*-реакций генерируется своим морфологическим типом горизонтальных клеток, образующим отдельную синцитиальную сеть (электрический синцитий R^+G^- -клеток, синцитий $G^+R^-B^-$ -клеток). Рецептивные поля *S*-клеток принципиально сходны с рецептивными полями *G*-клеток: их размеры могут достигать 5÷6 мм в диаметре, они не имеют пространственного деления на центр и периферию, изотропны — в каждой точке ре-

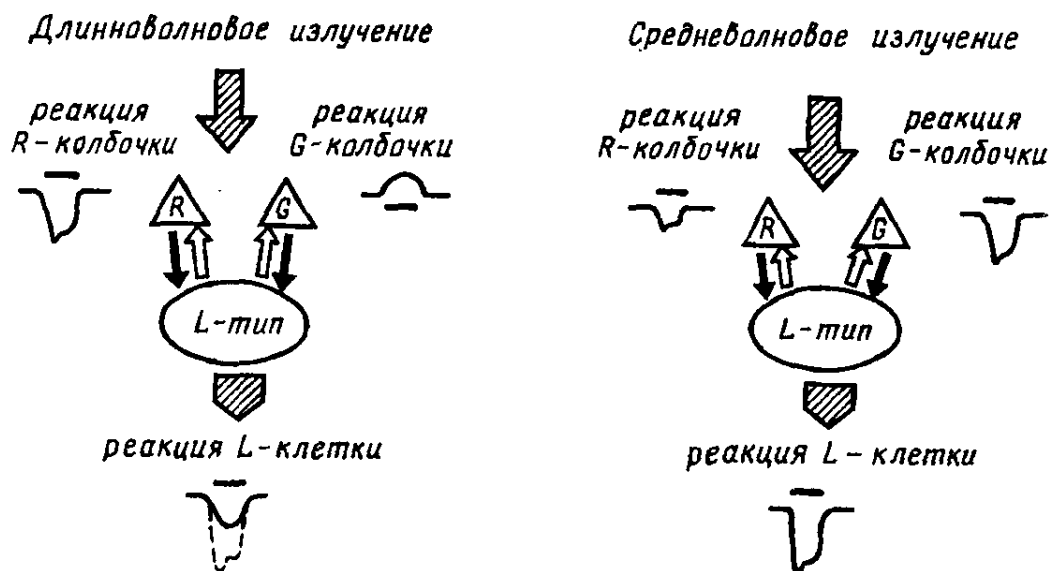
цептивного поля спектральные свойства C -клетки примерно одинаковы. Зависимость амплитуды спектральных реакций C -клетки, так же, как и L -клетки, хорошо аппроксимируется уравнением Михаэлиса — Ментон [3.1.3]. Однако реакции C -клеток в большей степени, нежели реакции клеток L -типа, зависят от суммарной энергии излучения и условий световой и хроматической адаптации. Так, большие размеры или высокая интенсивность стимула могут приводить к нарушению спектральной оппонентности R^+G^- -клеток (рис. 3.2.1), поскольку при увеличении и площади и интенсивности света происходит резкое увеличение общего потока квантов P , достигающих сетчатки:

$$P = I \times S,$$

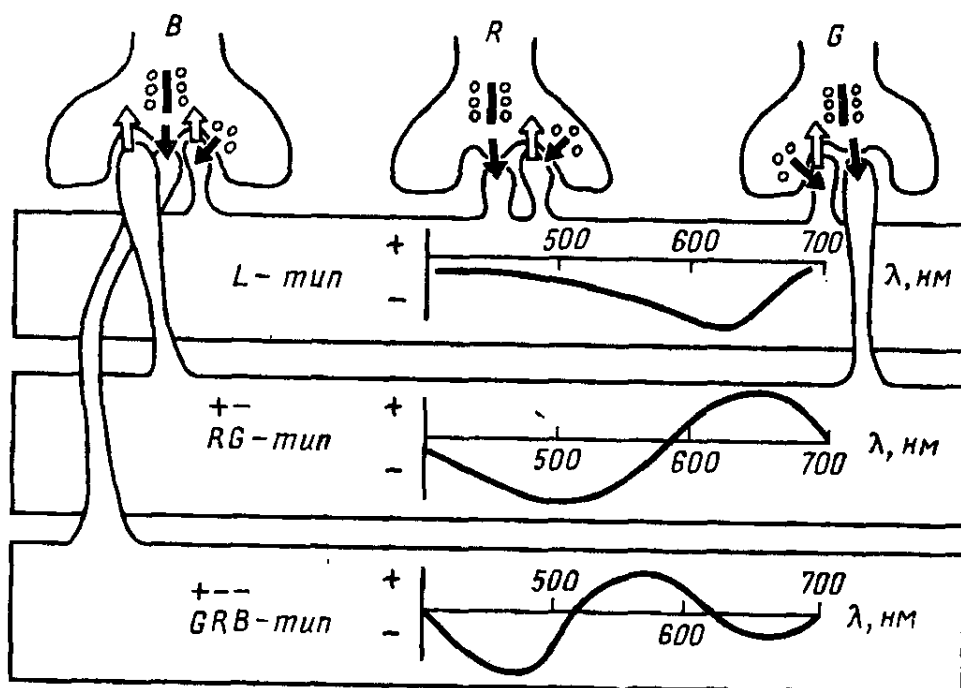
где I — число квантов, поступающих в единицу времени на единицу площади сетчатки, S — площадь засвета. При избирательном воздействии адаптирующим светом на один из рецепторных входов C -клетки увеличиваются ее реакции с других входов: на средневолновом фоне увеличиваются реакции R^+G^- -клетки на длинноволновые излучения. Все вышеперечисленное определяет сложный характер зависимости реакций клеток C -типа от размеров и интенсивности спектрального стимула, а также условий световой и хроматической адаптации.

Гиперполяризация R^+G^- -, Y^+B^- - и $G^+R^-B^-$ -клеток возникает при освещении тех типов колбочек, с которыми они имеют прямые синаптические контакты. Ионные механизмы гиперполяризационных ответов C -клеток идентичны механизмам генерации гиперполяризационных реакций субсинаптической мембраной L -клеток. Относительно способов формирования реакций на цвета из других областей спектра существует две гипотезы. Согласно первой, G -колбочки получают сигналы обратной связи с инверсией знака от L -клеток, а синие колбочки — от R^+G^- -клеток (рис. 3.2.2 а, б) [189]. И тогда длинноволновое излучение, гиперполяризующее R -колбочки и L -клетки, вызывает через обратную связь деполяризацию G -колбочек и связанных с ними R^+G^- -клеток. Средневолновое излучение, гиперполяризующее R^+G^- -клетки, вызывает через обратную связь деполяризацию B -колбочек и связанных с ними Y^+B^- - и $G^+R^-B^-$ -клеток. Длинноволновый сигнал, дважды пройдя через систему обратной связи с инверсией знака, снова становится гиперполяризующим в $G^+R^-B^-$ -клетках (от L -клетки к G -колбочке, от нее к R^+G^- -клетке через прямые синапсы и от R^+G^- -клетки к B -колбочке через обратную связь, от B -колбочки к $G^+R^-B^-$ -клетке). Эта гиперполяризация слабо выражена в $G^+R^-B^-$ -клетках и совсем незаметна в Y^+B^- -клетках.

Рядом исследователей разрабатывается гипотеза, согласно которой тормозные и возбуждающие медиаторы поступают на C -клетки прямо и независимо от колбочек разного типа [66]. Баланс в притоке этих медиаторов, воздействующих на разные ионные каналы субсинаптической мембраны горизонтальных клеток, определяет полярность ответа клетки. При этом разница в ла-



а



б

Рис. 3.2.2. Взаимодействие между колбочками и горизонтальными клетками: а — влияние обратной отрицательной связи на спектральные реакции горизонтальной клетки L-типа и колбочек R- и G-типов: б — схема прямых (черные стрелки) и обратных (белые стрелки) взаимодействий между горизонтальными клетками L-, RG- и GRB-типов и колбочками B-, G- и R-типов (Стелл, Лайтфут, 1975). Описание см. в тексте

тентности реакций на разные цвета объясняется разницей в кинетике взаимодействия медиаторов с постсинаптической мембраной, как это известно для биполяров: в сетчатке черепахи латентный период деполяризационных реакций в центре рецептивного поля *on*-биполяра заметно больше латентного периода гиперполяризационных реакций в центре рецептивного поля *off*-биполяра [87].

Существует тесная связь между наличием в сетчатке горизонтальных клеток *C*-типа и способностью низших позвоночных к различению цветов. По данным Тамура и Нива, клетки *C*-типа обнаруживаются в сетчатках у рыб с хорошо выраженной способностью к цветоразличению (каarp, золотая рыбка, кефаль) и не регистрируются в сетчатках у цветослепых рыб [198]. По мнению этих авторов, регистрация *S*-потенциалов является удобным методом изучения цветового зрения у рыб, особенно у тех, которые малодоступны для исследования поведенческими методами. Редукция системы колбочек в сетчатке рыб сопровождается редукцией слоев и типов горизонтальных клеток и, как следствие, приводит к разного рода нарушениям цветового зрения. Так, у хищной рыбы *Nannacara anomala* с дихроматическим цветовым зрением имеется только один колбочковый *C*-тип горизонтальных клеток, возможно достаточный для генерации *RG*-потенциалов [215]. У альбиносов форели потеря одного типа колбочек сопровождается потерей двух слоев горизонтальных клеток [47].

Таким образом, горизонтальные клетки не только обеспечивают латеральные связи между рецепторами, контролируя адаптационные изменения в сетчатке и участвуя в механизмах пространственного контраста и дирекциональной чувствительности. Результаты ряда работ указывают на их участие в формировании спектральных и пространственных свойств рецептивных полей цветокодирующих и ахроматических биполяров. В настоящее время исследуются пути такого участия: через обратные связи с фоторецепторами или же через прямые контакты с биполярами. Имеются данные и об участии горизонтальных клеток в формировании реакций ганглиозных клеток сетчатки [19; 155]. В отдельных случаях реакции горизонтальных клеток на цвет могут коррелировать с реакциями на цвет ганглиозных [186] и амакриновых клеток. На возможность участия горизонтальных клеток в генерации цветовых реакций выходных элементов сетчатки указывает тот факт, что часть из них имеет аксоны, мембрана которых обладает способностью к бездекрементному проведению сигнала [217].

По данным некоторых авторов, *L*-клетки кодируют яркость излучения, так как форма их функций спектральных реакций близко совпадает с формой функции чувствительности глаза к спектральным стимулам [197; 198].

Надо отметить, что функции спектральных реакций *L*-клеток по форме также близки к спектральному распределению энергии, характеризующему дневной «белый» свет в среде обитания животного. Так, пресные воды на глубинах обитания карпа (1 ÷ 4 м) имеют максимум пропускания излучения в длинноволновой области спектра (590 ÷ 630 нм). В этой же части спектра локализуется максимум спектральных реакций *L*-клеток этих животных. Это значит, что белый свет для рыб отличается по спектральному составу от белого света для человека большим содержанием оранжевых и красных тонов.

3.2.2. Биполярные клетки

Биполяры on- и off-типов. Биполярные клетки связывают рецепторные входы сетчатки с ее выходными элементами — ганглиозными клетками. Через биполяры каждая ганглиозная клетка соединена со многими тысячами фоторецепторов и каждый рецептор — с несколькими ганглиозными клетками.

При всем многообразии морфологических типов физиологически выделяют два основных типа этих клеток: деполяризационные (*on*-клетки) и гиперполяризационные (*off*-клетки) [42]. *On*-биполяры реагируют деполяризацией на освещение центра рецептивного поля пятном света с диаметром $100 \div 200$ мкм (это примерно соответствует области ветвления дендритов биполярной клетки), а *off*-биполяры на тот же стимул реагируют гиперполяризацией [119]. Освещение периферии рецептивного поля вызывает в клетках обоих типов обратные реакции. По характеру связей с фоторецепторами биполяры делятся на палочковые и колбочковые. Одна часть колбочковых биполяров избирательно связана с *G*-колбочками, другая часть — с *B*-колбочками. «Смешанные» биполяры контактируют с двумя: либо с *R*- и *G*-колбочками, либо с *G*- и *B*-колбочками.

В наружном плексиформном слое биполяры связаны с фоторецептором синаптическими контактами двух типов: базальными (или поверхностными) и ленточными (или инвагинирующими) (рис. 3.1.2). Возможно, что базальные контакты принадлежат *off*-биполярам, а инвагинирующие — *on*-биполярам [166]. Во внутреннем плексиформном слое биполяры контактируют с отростками амакриновых и ганглиозных клеток через ленточные синапсы с двумя постсинаптическими элементами (диады). В большинстве диад у лягушек оба постсинаптических нейрона — отростки амакринов. У приматов доминируют диады, в которых один постсинаптический элемент — отросток амакриновой, а другой — отросток ганглиозной клетки. Аксоны *on*- и *off*-биполяров оканчиваются в разных подслоях внутреннего синаптического слоя — проксимальной и дистальной частях соответственно. В разных отделах внутреннего плексиформного слоя оканчиваются и отростки палочковых и колбочковых биполяров.

Биполярные клетки представляют в сетчатке прямой, или вертикальный путь прохождения сигнала от рецепторов к ганглиозным клеткам.

Спектральные характеристики биполярных клеток. Характеристики рецептивных полей биполяров по отношению к стимулам разного спектрального состава приведены в табл. 3.2.1. Здесь показаны ахроматические клетки, которые получают сигналы разного знака от колбочек одного и того же типа, затем цветовые клетки, у которых пространственная организация рецептивного поля связана с разными рецепторами, и, наконец, клетки, рецептивные поля которых характеризуются двойной спектральной оппонентностью: они реагируют деполяризацией на стимуляцию

Типы колбочковых биполяров

Тип	Структура концентрического рецептивного поля (РП)		Объект
	центр	периферия	
Ахроматические биполяры			
R^+R^-	R^+	R^-	черепаха
R^-R^+	R^-	R^+	черепаха
Цветокодирующие биполяры			
R^+G^-/R^-G^+	R^+G^-	R^-G^+	камп
R^-G^+/R^+G^-	R^-G^+	R^+G^-	камп
R^+G^-/R^-G^-	R^+G^-	R^-G^-	черепаха
R^+G^-/R^+G^+	R^+G^-	R^+G^+	черепаха
R^+B^-	R^+B^-	—	шпорцевая лягушка
$R^+G^+B^-$	$R^+G^+B^-$	—	шпорцевая лягушка

Обозначения: «+» — деполяризация, «—» — гиперполяризация; B , G и R — входы соответственно от сине-, зелено- и красночувствительных колбочек.

центра РП длинноволновым излучением и гиперполяризацией на стимуляцию центра РП средневолновым излучением. Такая же стимуляция периферии дает противоположные по знаку реакции. В сетчатке карпа число таких клеток составляет $\sim 25\%$ от общего числа зарегистрированных биполяров [120]. Необычно организованы РП цветовых биполяров в сетчатке шпорцевой лягушки [223]. Во-первых, они однородны, без деления на центр и периферию. Во-вторых, они обнаруживают необычный тип opponentности — между длинноволновыми и коротковолновым излучениями (R^+B^-): гиперполяризуются на коротковолновый свет, возбуждающий «зеленые» палочки ($\lambda_{\max}=445$ нм), и деполяризуются на длинноволновый свет, возбуждающий колбочки ($\lambda_{\max}=612$ нм). При мезопическом уровне освещения они начинают деполяризоваться в ответ на средневолновое излучение, возбуждающее «розовые» палочки ($\lambda_{\max}=524$ нм).

У черепахи цветовые биполяры отвечают деполяризацией на красное пятно и гиперполяризацией на зеленое, а при освещении кольцом гиперполяризуются (или деполяризуются) как на красный, так и на зеленый свет [224].

Таким образом, организация рецепторных входов биполярных клеток обеспечивает одним клеткам синергизм реакций на разные излучения, а другим — антагонизм. У низших позвоночных биполяры непосредственно участвуют в формировании цветоселективных свойств ганглиозных клеток. Так, у шпорцевой лягушки гиперполяризация биполяров на коротковолновое излучение

сопровождается «on»-реакцией спектрально-оппонентных ганглиозных клеток, а большое число ($\sim 25\%$) биполяров с двойной спектральной оппонентностью в сетчатке карпа хорошо коррелирует с большим числом ганглиозных клеток с аналогичными свойствами ($\sim 63\%$).

Механизмы генерации реакций биполяров. Реакция биполяра на свет в центре рецептивного поля является результатом прямой передачи сигнала от рецепторов, синаптически связанных с его дендритными отростками. При этом биполяры ведут себя сходно с горизонтальными клетками, т. е. в темноте медиатор фоторецептора деполяризует их, увеличивая проводимость по натрию, а гиперполяризация на свету возникает в результате уменьшения поступления этого медиатора. Не до конца ясны ионные механизмы генерации реакций *on*-биполяров. По данным Тойода и др., деполяризация *on*-биполяра на освещение центра его рецептивного поля является результатом действия двух различных механизмов: увеличения проницаемости для ионов натрия (в синапсах с палочками) и уменьшения проницаемости для ионов калия (в синапсах с колбочками) [204]. Об отличии синаптических входов *on*-биполяров от входов *off*-биполяров свидетельствует и более медленная кинетика взаимодействия медиатора с постсинаптическими каналами в *on*-биполярах [73].

Реакция биполяра на освещение периферии рецептивного поля определяется горизонтальными клетками. Так, искусственная гиперполяризация горизонтальной клетки вызывает в биполярах тот же ответ, что и освещение периферии, а деполяризация — реакцию обратного знака [37]. Функция спектральной чувствительности, измеренная при стимуляции периферии рецептивного поля, аппроксимируется линейной комбинацией функций спектральной чувствительности горизонтальных клеток *L*- и *S*-типов [224].

Биполяры *on*- и *off*-типов образуют множество параллельных каналов прямой передачи информации от фоторецепторов на ганглиозные клетки. Сложная организация рецептивных полей — сочетание пространственной оппонентности с цветовой — делает их реакции на спектральный состав излучения качественно отличными от реакций фоторецепторов и горизонтальных клеток.

3.2.3. Амакриновые клетки

Амакриновые клетки получают входные сигналы от биполяров и других амакриновых клеток и посылают сигналы к ганглиозным клеткам или к другим биполярам.

Разнообразие их морфологических типов в сетчатке позвоночных зависит от вида животного: в сетчатке черепахи описано 27 разновидностей, в сетчатке кошки — 22, приматов — 6 [42]. Действует, как и в случае с биполярами, правило, по которому чем шире в сетчатке данного животного внутренний плексиформный слой и чем больше в нем подслоев, тем больше разновидностей амакриновых и биполярных клеток. «Сложные сетчатки»

лягушек, рыб и птиц отличаются от «простых сетчаток» высших животных многообразием морфологических типов биполярных и амакриновых клеток. В сетчатках лягушки и птиц преобладают амакрино-амакриновые и амакрино-ганглиозные синапсы, а у приматов преимущественное положение занимают прямые синапсы между биполярными и ганглиозными клетками.

Несмотря на многообразие морфологических типов амакриновых клеток по электрофизиологическим критериям, среди них выделяют только два класса: фазические и тонические [119].

На включение и выключение широкополосного или монохроматического света фазические клетки отвечают преходящей деполяризацией, на которую накладываются «псевдоспайки». От истинных потенциалов действия псевдоспайки отличаются большей длительностью (>2 мс) и зависимостью амплитуды от интенсивности света, противоречащей закону «все или ничего». Округлые рецептивные поля фазических амакриновых клеток достигают $1 \div 2$ мм в диаметре, что в $2 \div 10$ раз превышает размах их дендритных ветвлений, и не имеют деления на антагонистические друг другу центр и периферию. Функции спектральной чувствительности клеток этого типа, построенные отдельно по *on*- и *off*-компонентам реакции, совпадают между собой и воспроизводят спектральную чувствительность преимущественно *R*-колбочек [119; 70].

Тонические амакриновые клетки могут менять полярность своих ответов в зависимости от длины волны излучения [119; 70].

По свойствам реакций на спектральные стимулы тонические амакриновые клетки близки к горизонтальным клеткам *L*- и *S*-типов, а по организации рецептивных полей — к биполярам. Однако к настоящему времени не ясно, какое отношение к кодированию цвета имеют амакриновые клетки. Возможно, что, модулируя передачу сигнала в звене «биполяр — ганглиозная клетка», они участвуют в формировании цветоизбирательности ганглиозных клеток аналогично тому, как горизонтальные клетки, модулируя синаптическую передачу от рецепторов к биполярам, формируют периферию рецептивного поля биполярной клетки.

3.2.4. Ганглиозные клетки

Анализ излучения в сетчатке завершается в слое ганглиозных клеток, реакции которых, состоящие из последовательностей импульсов, передаются в подкорковые зрительные центры — верхнее двухолмие и наружное коленчатое тело.

Морфологические типы ганглиозных клеток. В течение последних десятилетий проведено большое число исследований морфологии ганглиозных клеток сетчатки у животных разного уровня эволюционного развития [42]. Данные этих исследований представляют интерес в связи с интенсивным развитием в современных нейронауках структурно-функционального подхода, основан-

ного на выявлении закономерных связей между морфологией и функцией нейронных образований мозга.

Морфологические классификации клеток делаются на основе признаков, которые наиболее информативны с точки зрения описания возможных функций. Это: 1) геометрия дендритного дерева (форма, размах); 2) уровень ветвления дендритов во внутреннем плексиформном слое, от которого зависят их контакты с определенными типами нижележащих нейронов и соответственно свойства рецептивных полей; 3) проекция аксонов в вышележащие структуры мозга.

Наиболее распространена морфологическая классификация ганглиозных клеток на α -, β - и γ -типы [58], соответствующая физиологической классификации на Y -, X - и W -типы. Существует, однако, ряд переходных форм, что говорит об определенной условности этой классификации ганглиозных клеток.

Электрофизиологическая классификация ганглиозных клеток. Существует три основные системы классификации ганглиозных клеток: 1) *on*-, *off*-, *on-off*-клетки;

2) фазические и тонические клетки;

3) X -, Y - и W -клетки.

Фазические клетки генерируют короткие по времени (фазные) *on*-, *off*- или *on-off*-разряды импульсов, а тонические клетки отвечают длительным изменением своей импульсной активности (возбуждением или торможением) в ответ на изменение интенсивности или спектрального состава излучения. В сетчатке обезьяны фазические клетки имеют концентрические рецептивные поля, центр и периферия которых имеют один и тот же колбочковый вход от G^- или R^- , но не B^- колбочек [89]. Локализуются фазические клетки, как правило, на периферии сетчатки. Их аксоны проецируются в крупноклеточные (магноцеллюлярные) слои НКТ, а аксоны тонических клеток — в мелкоклеточные (парвоцеллюлярные) слои НКТ. Афферентация верхних бугров четверохолмия, где локализованы нейронные механизмы движений глаз, осуществляется исключительно фазическими клетками, которые, таким образом, выполняют специальные функции в окуломоторной системе. Включенностью фазических клеток в систему детекции движения и управления движениями глаз объясняется, по-видимому, и тот факт, что скорость проведения возбуждения по аксону фазической клетки выше скорости проведения в аксоне спектрально-оппонентной тонической клетки [173].

Классификация ганглиозных клеток на X -, Y - и W -типы предложена Энрот-Кугелем и Робсоном по результатам работ на кошке [84]. Их отличительные свойства представлены в табл. 3.2.2. X -клетки во многом сходны с тоническими клетками, а Y -клетки — с фазическими клетками сетчатки приматов. Предполагается соответствие между морфологическими классами β , α и γ и физиологическими типами X , Y и W [42].

Существует еще одна классификация ганглиозных клеток — на A - и B -типы, основанная на характеристике входов: клетки

Ганглиозные клетки X-, Y- и W-типов

Отличительные свойства	Тип клетки		
	X	Y	W
Величина центра рецептивного поля	0,15—1,0°	0,5—2,5°	0,4—2,5°
Тип реакции	тонический (при световой адаптации — фазический)	фазический (при световой адаптации — тонический)	тонический или фазический
Локализация в сетчатке	центр	периферия	центр и периферия
Скорость проведения в аксонах	15—23 м/с	30—40 м/с	3—10 м/с
Пространственная суммация сигналов в рецептивном поле	линейная	нелинейная	—
Структура рецептивного поля	on-центр и off-периферия (или наоборот)	on- и off-зоны рецептивного поля пространственно совмещены	on- и off-зоны пространственно совмещены
Оптимальный стимул	локальный стационарный стимул (свет или темнота)	движущиеся с разной скоростью и в разных направлениях локальные стимулы	смещение всего изображения по рецептивному полю
% от общего числа ГК	40	10	50
Проекция в зрительные центры	мелкоклеточные слои НКТ	верхнее двухслойное и крупноклеточные слои НКТ	верхнее двухслойное (90%) и НКТ (10%)

А-типа получают сигналы преимущественно от биполяров, а В-типа — от биполяров и амакринов. Клетки А- и В-типов образуют два различных функциональных класса. А-клетки имеют небольшие по размеру рецептивные поля и обладают высокой абсолютной чувствительностью к свету, а В-клетки имеют сложные рецептивные поля с хорошо выраженной избирательностью к направлению движения стимула [144].

В терминологии перечисленных выше классификаций к спектральному анализу излучения имеют отношение следующие типы ганглиозных клеток: тонические on-, off- или on-off-клетки; клетки X-типа и клетки А-типа.

Кодирование цвета ганглиозными клетками сетчатки. Гранит (1955) первым использовал микроэлектроды для анализа механизмов кодирования цвета в слое ганглиозных клеток. Он выделил клетки, реагирующие на широкий спектр излучений (доминаторы), и клетки, селективно настроенные на узкий диапазон длин волн (модуляторы). Доминаторам приписывалась функция коди-

рования яркости цвета, а модуляторам — функция кодирования цветового тона. В последующих работах других авторов установлено, что модуляторы являются «редуцированным вариантом» так называемых спектрально-оппонентных клеток, которые возбуждаются на одни длины волн и тормозятся на другие.

Таблица 3.2.3

Типы рецептивных полей спектрально-оппонентных ганглиозных клеток и нейронов НКТ обезьяны

а) R/G клетки

Структура концентрического РП	Концентрические РП				Однородные РП		Процент от общего числа клеток (ахроматических и хроматических)
	R^+ G^-	G^+ R^-	R^- G^+	G^- R^+	G^+R^-	G^-R^+	
	Процент от общего числа цветооппонентных нейронов						
Ганглиозные клетки	22	16	6	6	1	—	48
НКТ	29	12	13	5	2	—	62

б) Y/B клетки

Структура концентрического РП	Концентрические РП				Однородные РП		Процент от общего числа клеток
	B^+ Y^-	B^- Y^+	Y^+ B^-	Y^- B^+	B^+Y^-	B^-Y^+	
	Процент от общего числа цветооппонентных клеток						
Ганглиозные клетки	9	1	1	1	4	1	18
НКТ	2	—	—	—	3	1	6

Примечание. Таблица составлена по данным Гуреса и Зренера [91].

Оппонентные клетки делятся на R/G - и Y/B -типы (табл. 3.2.3). R^+/G^- -клетка возбуждается в ответ на длинноволновое излучение и тормозится в ответ на средневолновое излучение. Y^+/B^- -клетки возбуждаются средне- и длинноволновым излучением и тормозятся коротковолновым. Обратный тип реакций наблюдается у R^-/G^+ - и Y^-/B^+ -клеток. Сигналы от фоторецепторов разного типа представлены в рецептивных полях оппонентных ганглиозных клеток упорядоченно и, как правило, пространственно разнесены. В сетчатке карповых рыб и суслика обнаружены ганглиозные клетки с двойной спектральной оппонентностью, рецептивные по-

для которых устроены аналогично рецептивным полям биполяров с двойной спектральной оппонентностью. Клетки этого типа дают *on*-ответы на длинноволновый стимул и *off*-ответы на средневолновое освещение центра рецептивного поля и обратные реакции на аналогичную стимуляцию периферии [76; 148]. В сетчатке обезьяны описан небольшой процент клеток ($\sim 2\%$), селективно настроенных на выделение длинноволновых излучений [227]. Их спектральная чувствительность к длинноволновому свету в ~ 30 раз превышает чувствительность к свету в средне- и коротковолновых частях спектра.

Аналогично цветовым горизонтальным и биполярным клеткам каждый тип оппонентных ганглиозных клеток характеризуется своей формой функций спектральных реакций, где информативным является положение максимумов и «нейтральной точки» (рис. 3.2.3а, б). В области нейтральной точки клетка меняет характер своих реакций с возбуждения на торможение или наоборот. В этой точке спектра реакции клеток практически не отличимы от фона, что свидетельствует об одинаковой выраженности здесь процессов возбуждения и торможения, запускаемых фоторецепторами разного типа.

Фоторецепторные входы ганглиозных клеток. Большая часть клеток *Y/B*- и *R/G*-типов имеют концентрически организованные рецептивные поля с делением на центр и периферию, которые получают сигналы от колбочек разного типа. В рецептивных полях *R/G*-клеток входами служат *R*- и *G*-колбочки, а в рецептивных полях *Y/B*-клеток — с одной стороны, *B*-колбочки, а с другой — *G* или *R* (или *G* и *R* одновременно). У небольшой части клеток, роль которых в цветовом зрении неясна, центр рецептивного поля представлен *G*-колбочками, а периферия — *B*- и *R*-колбочками [152].

В сетчатке обезьяны оппонентные клетки *R/G*- и *Y/B*-типов составляют $\sim 60\%$ от общего числа ганглиозных клеток (остальные $\sim 40\%$ являются ахроматическими). В сетчатке карповых рыб доминируют *R/G*-клетки с двойной спектральной оппонентностью, которые у приматов регистрируются только на уровне коры [90].

Среди оппонентных клеток с соотношением 3:2 преобладают клетки с *on*-центром по сравнению с *off*-центром. Однако в отдельном локусе сетчатки регистрируются, как правило, оппонентные клетки всех типов [227]. Размеры центра рецептивного поля у *R/G*-клеток варьируют в пределах $0,1 \div 0,3^\circ$, у *Y/B*-клеток — в пределах $0,5 \div 2^\circ$. У *R/G*-клеток латентный период реакций в центре рецептивного поля составляет $\sim 20 \div 30$ мс, а на периферии — $\sim 40 \div 60$ мс. Латентность реакций *Y/B*-клеток соответственно на ~ 30 мс больше. Кроме того, у *Y/B*-клеток наблюдаются длительные разряды последствия ($200 \div 400$ мс). Все это ограничивает временные разрешающие способности *Y/B*-канала: так, ганглиозные клетки *R/G*-типа «отслеживают» мелькания света с частотой $60 \div 70$ Гц, а *Y/B*-типа — с частотой $35 \div 40$ Гц [227].

Взаимодействие между центром и периферией рецептивного поля, определяющее реакцию ганглиозной клетки, зависит от спектральных, временных и пространственных характеристик стимула, от выраженности связи с фоторецепторами разных типов. Кроме того, различные типы клеток по-разному представлены в разных локусах сетчатки.

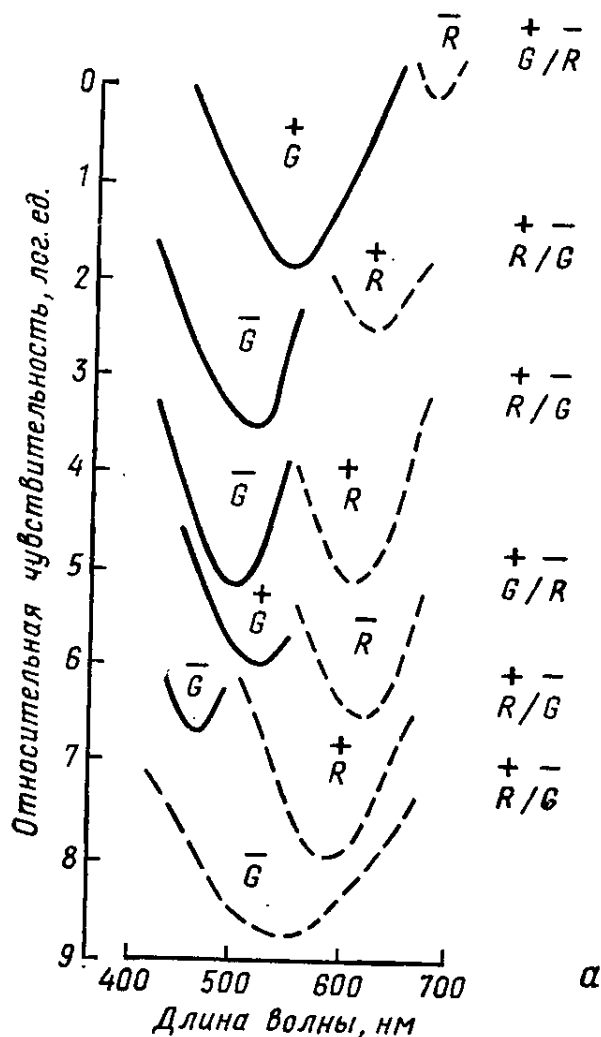
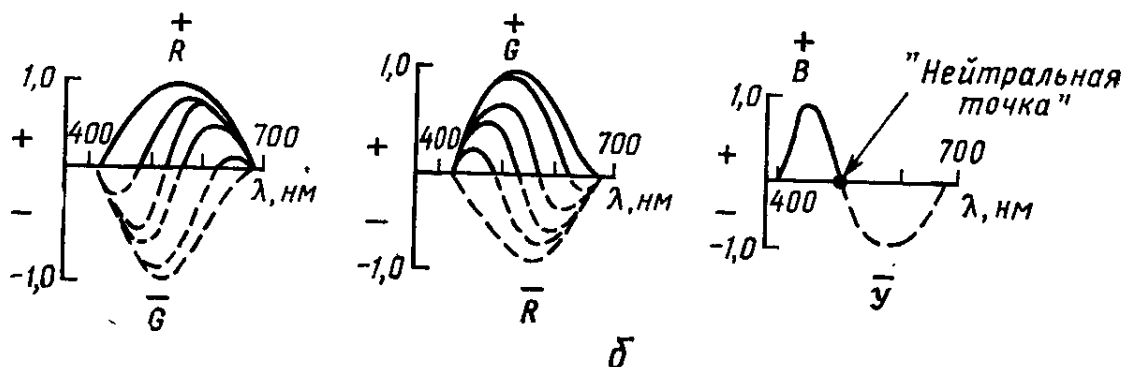


Рис. 3.2.3. Разные степени доминирования G- и R-колбочек в реакциях спектрально-оппонентных ганглиозных клеток. Взято из Зренера [227]: а — функции спектральной чувствительности для 6 разных клеток RG-типа, зарегистрированных при одних и тех же условиях стимуляции. Для удобства сравнения функции смещены относительно друг друга по оси ординат; б — варьирование формы функций спектральных реакций среди ганглиозных клеток RG-, GR- и BY-типов. По оси абсцисс — длина волны, нм; по оси ординат — проноормированные по максимуму значения функций; «+» — возбуждение, «-» — торможение.



Соотношение в выраженности процессов возбуждения и торможения в рецептивном поле при одних и тех же условиях стимуляции варьирует как функция от соотношения связей клетки с колбочками разных типов. Как правило, доминирует один из колбочковых входов и второй колбочковый вход определяется в условиях селективной хроматической адаптации. Только у небольшого числа R/G-клеток (~14%) разные колбочковые входы

представлены в РП одинаково эффективно [227]. Степень доминирования того или иного входа определяет форму функций спектральных реакций клетки. Так, при доминировании *R*-колбочек нейтральная точка функции клетки *R/G*-типа локализуется в области 480 нм, а при доминировании *G*-колбочек — в области 630 нм. Наличие разных степеней доминирования между колбочками разных типов объясняет практически непрерывную градацию цветооппонентности среди клеток *R/G*-типа (рис. 3.2.3 б). Одновременно варьируют максимумы функции спектральных реакций: при доминировании *R*-колбочек у *R/G*-клеток может формироваться *Y/B*-оппонентность, и только хроматическая адаптация позволяет выяснить, образуется ли эта оппонентность с участием *B*- или *G*- и *R*-колбочек. Такая гетерогенность клеток *R/G*-типа может служить механизмом усиления локальных перепадов слабой яркости, образованных двумя соседними областями разного цвета. В отличие от клеток *R/G*-типа *Y/B*-клетки не обнаруживают заметной вариабельности в коэффициентах связи с колбочками и их функции спектральных реакций стабильны.

В каждом локусе сетчатки представлены *R/G*-клетки с разным соотношением вкладов *G*- и *R*-колбочек. Однако степень доминирования тех или иных колбочек в рецептивных полях клеток меняется систематическим образом от фовеа к периферии: в центре преобладают *R/G*-клетки, реакции которых определяются в основном *G*-колбочками, а на периферии — *R/G*-клетки, в реакциях которых доминируют вклады от *R*-колбочек (рис. 3.2.4). И хотя *G*-колбочки доминируют по всей сетчатке в количественном отношении, это не означает их доминирование в функциональном смысле [142].

По небольшому числу данных, форма функции спектральных реакций и абсолютная чувствительность *Y/B*-клеток не меняются с изменением локализации в сетчатке [227].

Динамические характеристики рецептивных полей ганглиозных клеток. Спектральная оппонентность ганглиозных клеток зависит от размеров цветового сигнала. При небольших размерах стимула, сравнимых с центром рецептивного поля клетки, оппонентность нарушается и клетка становится ахроматической (неоппонентной) с доминированием в реакциях вклада колбочек одного типа в центре рецептивного поля. Ослабление оппонентности происходит и при стимуляции цветами небольших интенсивностей, вызывающих реакции колбочек одного типа преимущественно в центре рецептивного поля, где клетка имеет более высокую абсолютную чувствительность по сравнению с периферией.

Как суммируются сигналы от колбочек разного типа в площади рецептивного поля ганглиозной клетки? По данным Дюк и Спекройзе (1984), такая суммация у большей части *R/G*-клеток носит линейный характер. Это означает, что реакцию клетки (*P*) на комбинацию цветовых стимулов λ_1 и λ_2 можно воспроизвести простой суперпозицией реакций отдельно на λ_1 и λ_2 :

$$P(\lambda_1 + \lambda_2) = P(\lambda_1) + P(\lambda_2).$$

В сетчатке карпа ганглиозные клетки с линейной суммацией — это, как правило, R/G -клетки с двойной спектральной оппонентностью, размеры центра рецептивного поля которых сопо-

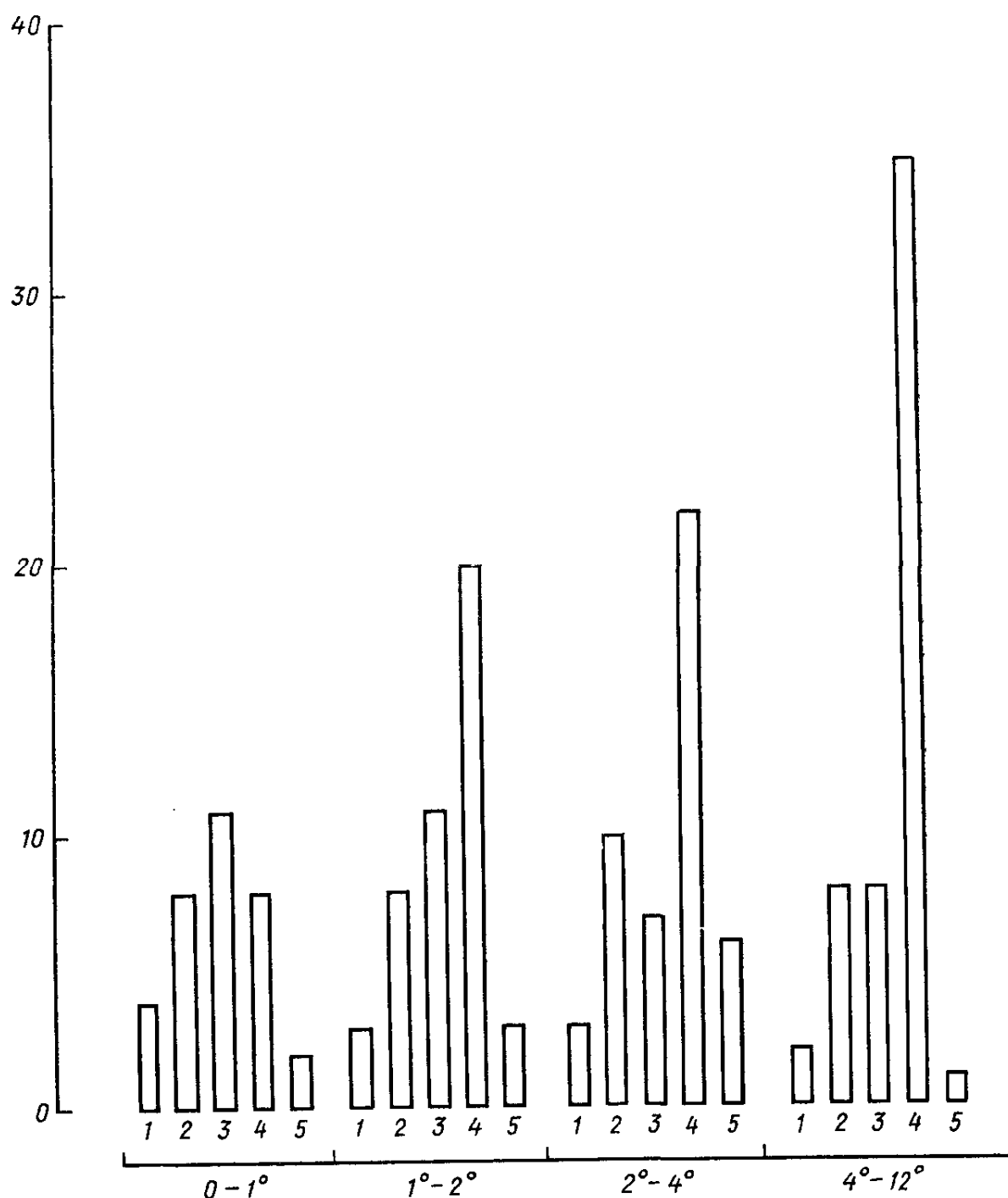


Рис. 3.2.4. Степень доминирования G - и R -колбочек в рецептивных полях RG -клеток из разных локусов сетчатки: 1 — доминируют исключительно G -колбочки, 5 — исключительно R -колбочки, 2÷4 — промежуточные (между 1 и 5) степени доминирования, 0° — фовеа

ставимы с размерами рецептивного поля биполяров с двойной спектральной оппонентностью [120]. Оппонентные клетки являются, как правило, клетками тонического X -типа, которые по определению их классификации отличаются от ахроматических

У-клеток линейным характером пространственных взаимодействий сигналов в рецептивном поле.

У высших позвоночных животных глаз находится в непрерывном движении. При этом цветное изображение непрерывно перемещается по сетчатке и нейроны стимулируются последовательностью быстро сменяющих друг друга локальных перепадов.

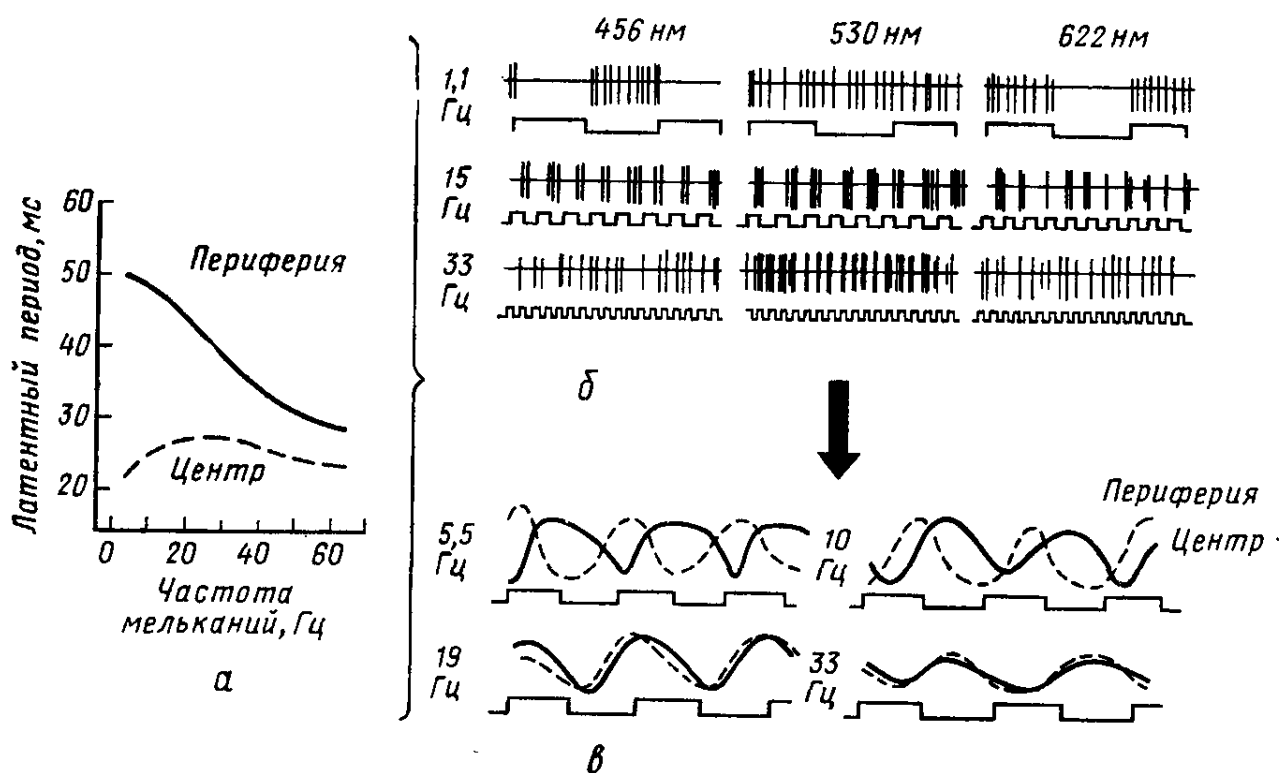


Рис. 3.2.5. Временные взаимодействия между центром и периферией рецептивного поля ганглиозных клеток: *а* — различия в латентности возбуждения *RG*-клетки при стимуляции центра (пунктир) и периферии (сплошная линия) ее рецептивного поля мелькающим светом разной частоты; *б* — реакции *RG*-клетки на мелькающие вспышки синего (456 нм), зеленого (530 нм) и красного (622 нм) цвета разной частоты, Гц; *в* — реакции отдельно центра (сплошная линия) и периферии (пунктир) рецептивного поля *RG*-клетки на мелькающие монохроматические стимулы (соответственно, 456 нм и 622 нм) разной частоты, Гц. Реакции (частота спайков) представлены в виде аналогового сигнала

яркости и цвета. Как будет клетка различать цвета в этих условиях? Для изучения этого вопроса используется мелькающий свет — стимуляция последовательности вспышек, следующих друг за другом с определенной частотой (разной для разных последовательностей). Этими методами выявляется, что решающее значение для реакций клеток на цвет в условиях сканирования глазом сцены имеют временные взаимодействия между центром и периферией рецептивного поля. Так, в рецептивном поле любой оппонентной ганглиозной клетки существуют различия в латентности возбуждения в центре ($\sim 20 \div 30$ мс, *R/G*) и на периферии (~ 50 мс, *R/G*). Уменьшение этих различий при высоких частотах стимуляции ($20 \div 30$ Гц) приводит к тому, что фазы воз-

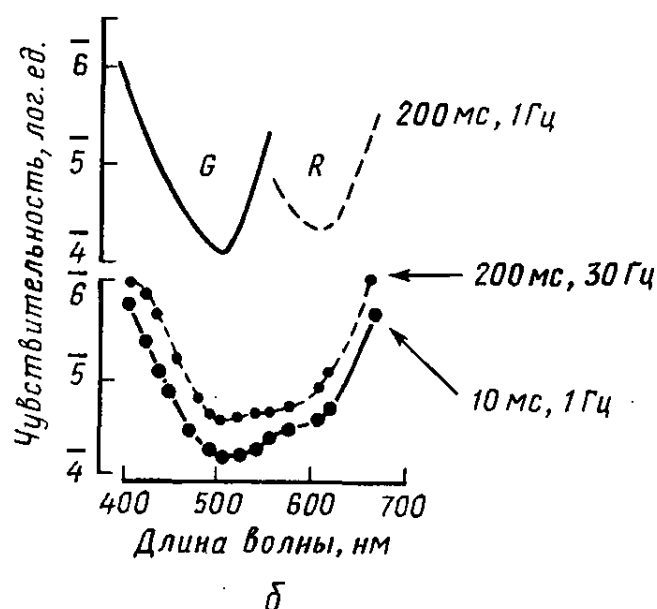
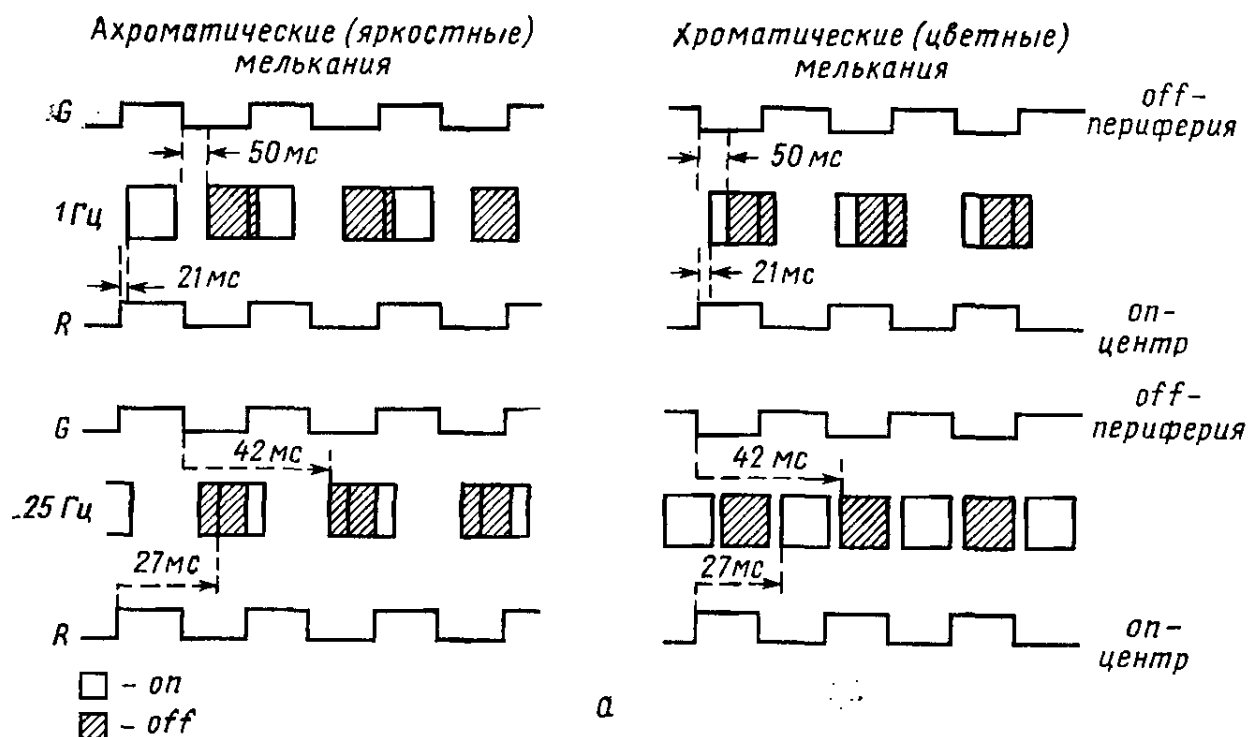


Рис. 3.2.6. Реакции центра и периферии рецептивного поля RG -клетки при низких и высоких частотах спектральной стимуляции: *а* — схематическое изображение реакций *оп*-центра и *off*-периферии соответственно на красный (R) и зеленый (G) мелькающие стимулы, Гц; в мс указаны лагенты возбуждения центра и периферии при разных частотах стимуляции (см. рис. 3.2.15 *а*). В условиях стимуляции, указанных слева, человек видит мелькающие вспышки, различающиеся по яркости. В условиях стимуляции, указанных справа, человек видит чередующиеся вспышки красного и зеленого цветов; *б* — спектральная чувствительность RG -клеток при низких (1 Гц) и высоких (30 Гц) частотах, больших (200 мс) и коротких (10 мс) длительностях спектральной стимуляции

буждения и торможения в центре рецептивного поля совпадают по времени и соответственно с фазами возбуждения и торможения на периферии рецептивного поля (рис. 3.2.5). В итоге спектральный антагонизм (оппонентность) центра и периферии, проявляющийся при низкочастотной и стационарной стимуляции, превра-

щается в синергизм при высоких частотах стимуляции. Оппонентная клетка теряет спектральную избирательность и становится ахроматической (рис. 3.2.6). Оптимальные условия синхронизации в работе центра и периферии рецептивного поля индивидуальны для каждой оппонентной клетки и зависят от интенсивности и спектрального состава фонового освещения, от цвета тестовых стимулов. Перестройка временных взаимодействий в рецептивных полях оппонентных клеток при высоких частотах стимуляции может иметь адаптивное значение [227]. Стационарный объект (вариант низкочастотной стимуляции) выделяется из равного по яркости фонового окружения путем анализа цветовых различий с участием оппонентных нейронов. При наблюдении быстродвижущегося объекта первостепенное значение приобретает анализ яркостных различий, к выделению которых в этой ситуации и подключается наряду с системой Y -нейронов система оппонентных ганглиозных клеток. Таким образом, спектрально-оппонентные ганглиозные клетки обнаруживают функциональную пластичность: в зависимости от условий восприятия они могут участвовать в выделении как цветовых (стационарный объект), так и яркостных (движущийся объект) контрастов. Это объясняет, почему движущийся объект видится нами бесцветным.

Ахроматические спектрально-неоппонентные ганглиозные клетки. В сетчатке обезьяны около 40% ганглиозных клеток не обнаруживают спектральной оппонентности [227]. Часть из них являются фазическими (25%), часть — тоническими (15%). Функции спектральной чувствительности и тонических и фазических ахроматических клеток широкоплосны с пиком на длине волны 550 нм. До настоящего времени неясно, с колбочками каких типов связаны эти клетки — только с G , только с R или с G и R одновременно. При отсутствии спектральной оппонентности ахроматические клетки обнаруживают пространственную оппонентность в рецептивном поле, где центр и периферия запускаются колбочками одного типа (например, R^+/R^- , G^-/G^+ или G^+R^+/G^-R^-).

Среди ахроматических клеток тонического типа выделяют B -нейроны, возбуждающиеся при увеличении интенсивности света, и D -нейроны, возбуждающиеся при затемнении (от англ. «bright» — световой и «dark» — темновой) [116; 117]. При постепенном увеличении интенсивности освещения частота импульсации B -нейронов монотонно увеличивается, а D -нейронов монотонно уменьшается (рис. 3.2.7). Каждому участку сетчатки соответствует свой набор B - и D -нейронов. В итоге в любом локусе сетчатки действие света вызывает одновременное возбуждение B -нейронов и торможение D -нейронов, а темнота — возбуждение D -нейронов и торможение B -нейронов. Ответы B - и D -нейронов устойчивы и сохраняются в течение всего времени действия стимула.

На рис. 3.28 представлены все типы описанных выше хроматических и ахроматических клеток в соответствии с распределением

их по сетчатке обезьяны. Видно, что клетки с *on*-центром преобладают над клетками с *off*-центром. Это совпадает с данными морфологии о том, что подслоем «а», содержащий окончания биполяров и ганглиозных клеток *off*-типа, образует только 1/3 внутреннего плексiformного слоя, основная часть которого (подслой «в») занята отростками биполяров и ганглиозных клеток *on*-типа [158]. Если в центре сетчатки (0—1°) представлены клетки,

получающие сигналы от колбочек всех трех типов, то на периферии доминируют клетки с входами от *R*- и *B*-колбочек. Таким образом, нормальное трихроматическое зрение приматов — и это согласуется с данными психофизики — ограничено фовеальной областью сетчатки [61]. Периферическое цветовое зрение обнаруживает дихромазию типа дейтеранопии или дейтераномалии.

На *R/G*-клетке суммируются с разным знаком и весом сигналы от *G*- и *R*-колбочек. Нейтральная точка функции спектральных реакций у большей части *R/G*-клеток локализуется в области 560—570 нм, что коррелирует с длиной волны света, вызывающего

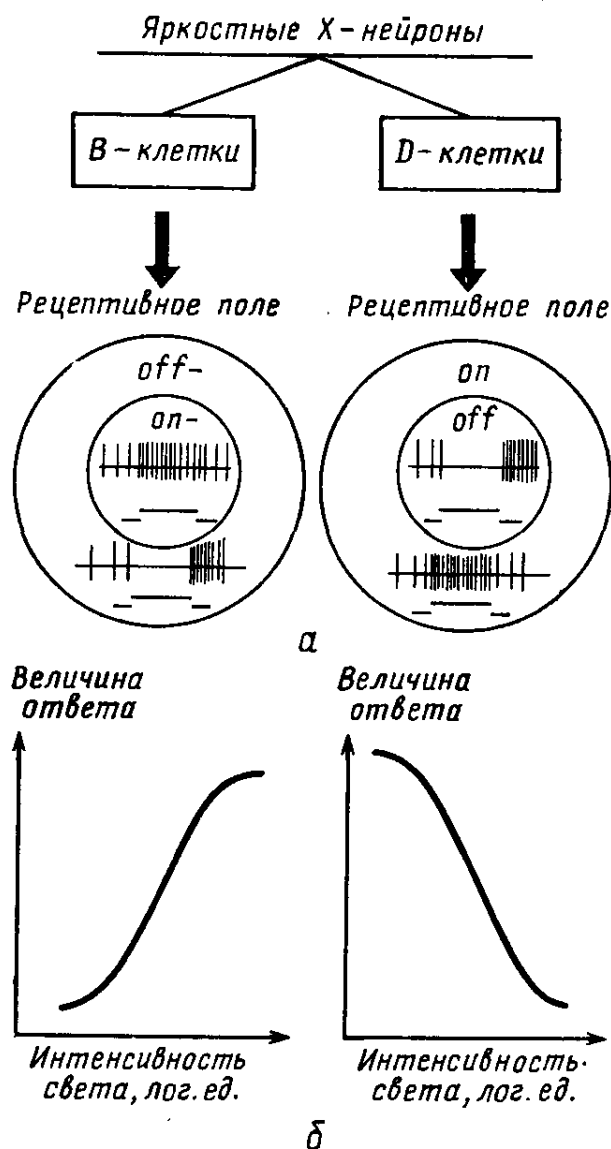


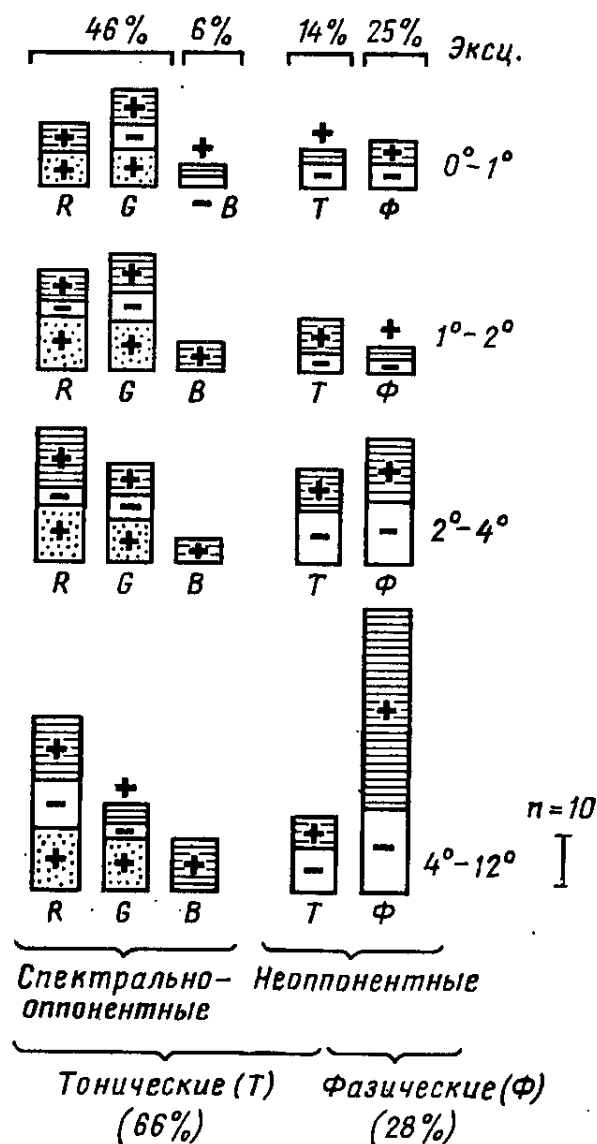
Рис. 3.2.7. Ганглиозные клетки *B*- и *D*-типов: а — структура концентрических рецептивных полей *B*- и *D*-клеток; б — зависимость импульсации *B*- и *D*-нейронов от интенсивности освещения

ощущение белого цвета у тританопов (у лиц с нарушением различения сине-желтых цветов и редукцией *Y/B*-системы). Однако положение нейтральной точки широко варьирует по спектру (от 480 нм до 630 нм) в зависимости от соотношения вкладов в реакции клеток *G* и *R*-колбочек (рис. 3.2.3б), формируя различные формы реакций клеток в рамках одного *R/G*-типа. Такая гетерогенность клеток *R/G*-типа может служить механизмом усиления локальных перепадов яркости, образованных двумя примыкающими областями одного цвета [227].

По данным Дюк и Снекройзе, суммация цветовых сигналов в рецептивных полях *R/G*-клеток линейна [78]. При некоторых

уровнях фонового освещения у части *R/G*-клеток обнаруживаются отклонения от линейности, проявляющиеся в эффектах «адаптационного торможения» и «адаптационного растормаживания» [32; 144]. Освещение периферии ганглиозной клетки цветом, который тормозит ее, растормаживает (облегчает) ответ центральной зоны, если он был заторможен до этого фоновым цветом в центре поля («адаптационное растормаживание»). Если один участок центра освещен ранее, а второй участок освещается позднее, то ответ на засвет второго локуса уменьшается («адаптационное торможение»). Процессы адаптации усложняют антагонистические отношения между центром и периферией рецептивного поля, вызывая отклонения от линейности в суммации цветовых сигналов.

Рис. 3.2.8. Распределение спектрально-опponentных и ахроматических ганглиозных клеток по сетчатке обезьяны (Зреннер, 1983). Заштрихованные блоки — клетки с *on*-центром рецептивного поля (+), белые блоки — клетки с *off*-центром (—), блоки с точками — клетки, у которых не удалось определить центр и которые реагировали возбуждением в любой точке своего РП (+). *B*-, *G*- и *R*-типы колбочек, доминирующих в центре РП. Общее число клеток, по которому составлена диаграмма, — 385. Эксц. — эксцентриситет на сетчатке, в градусах (0° — фовеа)



Временные взаимодействия между центром и периферией рецептивного поля играют существенную роль в формировании спектральных реакций *R/G*-клеток на мелькающие цветовые стимулы, имитирующие в эксперименте смещения цветного изображения при движении глаз. Они объясняют возникновение у человека ощущений цвета в условиях гетерохромной фликерметрии (рис. 3.2.6). Так как нарушение спектральной опponentности ганглиозных клеток при высоких частотах стимуляции связано с синергизмом в работе центра и периферии рецептивного поля, то логично думать, что стимульные условия, десинхронизирующие их взаимодействие, будут приводить к возникновению ощущения

цвета. Действительно, такое наблюдается при вращении диска «Фехнера — Бенхэма». Черно-белые полосы диска при вращении с частотой $5 \div 15$ Гц вызывают ощущения разных цветов. Механизмом этой иллюзии может быть десинхронизация в реакциях центра и периферии рецептивного поля (фазовый сдвиг) оппонентной ганглиозной клетки, вызываемая полосами разной длины и ширины и аналогичная той, что наблюдается при низкочастотной гетерохромной стимуляции (рис. 3.2.6) [227].

На Y/B -клетках антагонистически взаимодействуют сигналы от колбочек B -типа, с одной стороны, и G - или R -типов (или G - и R -типа одновременно) — с другой. В сетчатке приматов клетки этого типа редки ($\sim 6\%$). Их рецептивные поля, как правило, не имеют деления на центр и периферию. У большинства Y/B -клеток ($\sim 5,7\%$) вход от рецепторов B -типа — возбуждающий [227]. Нейтральная точка функций спектральных реакций Y/B -клеток локализуется в области $490\text{—}500$ нм, соответствующей области белого цвета для протанопов и дейтеранопов (редукция R/G -системы). По сравнению с R/G -клетками клетки Y/B -типа генерируют длиннolatентные реакции на включение света и длительные разряды последействия на выключение света. В отличие от R/G -клеток их функции спектральных реакций стабильны и не меняются с эксцентриситетом на сетчатке (рис. 3.2.3). Большая латентность реакций Y/B -клеток проявляется в психофизических опытах по наблюдению движущейся полосы, одна половина которой голубого цвета, а другая — красного: возникает ощущение, что синяя часть отстает от красной [151]. Временными параметрами реакций Y/B -клеток определяются особенности временной суммации сигналов в их рецептивных полях: если R/G -клетки «отлеживают» вспышки света с частотой до $60\text{—}70$ Гц, то Y/B -клетки — с частотой до 35 Гц [91]. Особенности B/Y -системы ганглиозных клеток связывают с особенностями B -колбочек, отличающими их от колбочек G и R -типов и сближающими с палочками [227].

Таким образом, Y/B -система ганглиозных клеток обладает рядом специфических черт по сравнению с R/G -системой. Если считать, что передача информации связана с фазой возбуждения нейрона, то Y/B -клетки передают информацию только о синем цвете, так как являются в своем большинстве клетками Y^-/B^+ -типа. И тогда сигналы о желтом цвете формируются или в НКТ, или в системе ганглиозных клеток R/G -типа (рис. 3.2.3). Это справедливо по крайней мере для сетчатки приматов [227], Y/B -клетки плохо возбуждаются излучениями с длиной волны больше 500 нм и хорошо — белым светом.

Рассмотренные выше типы рецептивных полей ганглиозных клеток обнаруживают двойственную типологию. В сетчатке низших позвоночных (рыб, лягушек) наблюдаются два типа спектрально-оппонентных клеток. Одни характеризуются *пространственной спектральной оппонентностью* рецептивного поля, когда пространственно разные части рецептивного поля (центр и пери-

ферия) представляют разные типы рецепторов, а другие — *функциональной спектральной opponентностью*, когда одна и та же часть рецептивного поля представлена разными рецепторами, — это клетки с двойной спектральной opponентностью.

Показательно, что в сетчатке высших позвоночных (например, обезьян) клеток с двойной спектральной opponентностью практически нет, зато, как мы увидим далее, они появляются на более высших (корковых) уровнях цветового анализатора излучений.

Все это свидетельствует о том, что только клетки второго типа могут участвовать в цветовом анализе излучений, тогда как клетки первого типа настроены скорее всего на выделение пространственных характеристик стимуляции (края, контрасты и т. д.).

3.2.5. Мюллеровские клетки. Электроретинограмма

Важным элементом сетчатки являются мюллеровские клетки нейроглии, пронизывающие ее по поперечнику. Особенностью нейроглии является то, что, не участвуя непосредственно в передаче зрительной информации, она обеспечивает нормальную жизнедеятельность и функционирование нейронов. Передача информации нервной клеткой связана с активацией натриевых и кальциевых каналов, по которым соответствующие ионы входят в клетку. Деполяризация нейрона, являющаяся следствием входа натрия в клетку, приводит к открытию калиевых каналов и выходу калия из клетки. Клетки нейроглии активно поглощают избыточный калий, нормализуя состав окружающей нейронной среды. При этом глиальные клетки сами деполяризуются. Эта деполяризация глиальных клеток является признаком активности нейронов. Внутриклеточная регистрация от мюллеровских клеток показывает, что в них возникают два деполяризационных потенциала — на включение и выключение света, связанные со срабатыванием биполяров сетчатки. Эти деполяризационные потенциалы мюллеровских клеток образуют «*b*»- и «*d*»-волны, которые наряду с «*a*»-волной, связанной с работой рецепторов, и «*c*»-волной, отражающей активацию клеток пигментного эпителия, образуют электроретинограмму (ЭРГ). Таким образом, «*b*»- и «*d*»-волны ЭРГ служат косвенными показателями возбуждения биполярных клеток.

В ЭРГ, как комплексной реакции сетчатки на действие светового стимула, представлена работа систем, детектирующих разные признаки раздражителя. Для того чтобы из этой комплексной ЭРГ-реакции выделить показатель, отражающий работу цветокодирующей системы, необходимо представить стимульный материал в такой форме, при которой сетчаткой воспринимался бы только один признак раздражителя, а именно его цвет. Это условие может быть выполнено, если раздражители предъявлять не в виде отдельных световых вспышек, а в виде последовательно-

стей мгновенно заменяемых цветов. Использование метода замены [2; 10] позволяет, во-первых, устранить влияние на реакцию сетчатки посторонних, не контролируемых в эксперименте факторов, поскольку в этом случае на сравниваемые стимулы они действуют одинаково, и, во-вторых, дает возможность зарегистрировать ЭРГ на *различие* между цветами. При предъявлении мгновенно заменяемых стимулов, выравненных по всем параметрам, кроме цвета, зарегистрирована волна ЭРГ, отражающая процессы цветоразличения в сетчатке [10]. Амплитуда этой волны, пропорциональная воспринимаемому цветовому различию независимо от интенсивности стимула, является электроретинографическим показателем степени цветового различия между сравниваемыми стимулами. Использование двух стимулов одного и того же цвета приводит к исчезновению этой «цветовой» волны, т. е. к «нулевой» реакции сетчатки. Это доказывает, что данная волна действительно отражает только цветовое различие между стимулами.

Использование амплитуды «цветовой» волны ЭРГ в качестве меры цветового различия дает возможность построить методами многомерного шкалирования перцептивное цветовое пространство и оценить с его помощью цветоразличительные способности животного.

Место сетчатки в общей системе цветокодирующих механизмов зрительной системы. Современные электрофизиологические данные свидетельствуют о том, что в сетчатке осуществляется комплексный анализ сенсорной информации до ее поступления в зрительные центры [149; 111]. Степень участия сетчатки в обработке зрительных сигналов зависит от степени кортикализации зрительной функции. Так, у млекопитающих с хорошо развитой ретино-геникуло-стриарной системой зрительных проекций выход каждой отдельной ганглиозной клетки неспецифичен в отношении признаков объекта и анализ и синтез зрительной информации происходит в коре. У низших позвоночных (рыбы, амфибии, рептилии, птицы) световые сигналы поступают в мозг по ретино-тектальному пути [210]. Эти животные имеют сложно устроенную сетчатку, из которой в оптический тектум (центр зрительных проекций) проецируется высокоспециализированная система из ограниченного набора детекторов [17; 149]. Таким образом, чем ближе к сетчатке располагается зрительный центр в нервной системе животного, тем сложнее операции по анализу световых стимулов, приходящиеся на долю сетчаточных элементов. Справедливость этого положения в отношении процессов цветокодирования можно проиллюстрировать при рассмотрении иерархической организации цветовых нейронов в зрительной системе [76]. Иерархия цветокодирующих клеток означает, что чем ближе к зрительным центрам локализуется нейрон в системе зрительных проекций, тем сложнее организовано его цветовое рецептивное поле. Так, у обезьяны спектрально-оппонентные клетки с двойной оппонентностью и клетки со сложными и сверхсложными цвето-

выми рецептивными полями обнаруживаются только в коре и в очень небольшом числе в НКТ. У золотой рыбки аналогичные нейроны со сложными спектральными свойствами регистрируются уже на уровне сетчатки. Выходы сетчатки золотой рыбки проецируются в средний мозг, где завершается анализ сигнала о цвете у данного животного [53]. Таким образом, анализ спектрального состава излучения в сетчатке непосредственно предшествует здесь завершающим процессам цветокодирования в зрительном центре. Это, по-видимому, и обуславливает комплексный характер обработки цветовых признаков стимула в сетчатке: основные операции по извлечению информации о спектральном составе света реализует сетчатка, а мозговой центр использует ее для идентификации цвета (цветоконстантные детекторы) и выделения других параметров изображения (детекторы цветовых границ).

Глава 3.3

НЕЙРОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ КОДИРОВАНИЯ ЦВЕТА В НАРУЖНОМ КОЛЕНЧАТОМ ТЕЛЕ

Волокна зрительного нерва оканчиваются на клетках правого и левого наружного (латерального) коленчатого тела (НКТ). НКТ — это основной подкорковый центр зрительной системы, локализующийся в таламусе и осуществляющий переработку информации, получаемой от сетчатки.

3.3.1. Организация афферентных входов

У рыб, амфибий, рептилий, птиц НКТ развито слабо. У насекомых и грызунов оно четко подразделяется на дорсальный и вентральный отделы, имеющие различный нейронный состав. Дорсальный отдел — основной для окончания зрительных волокон (аксонов ганглиозных клеток). Он имеет слоистое строение — 4 слоя у хищных, 6 слоев у приматов, у насекомых и грызунов слоистость выражена плохо. По размеру сомы и аксо-дендритного ветвления все клетки НКТ делят на мелкие и крупные, которые у приматов расположены в разных слоях — двух крупноклеточных (магноцеллюлярных) и четырех мелкоклеточных (парвоцеллюлярных). Нейронам магно- и парвоцеллюлярных слоев приписываются разные функции в анализе световых излучений.

В НКТ направляются все аксоны ганглиозных клеток X-типа и частично аксоны клеток Y- и W-типов. Сигналы от правого и левого глаза поступают в разные слои НКТ. У обезьян и человека 1, 4 и 6 слои НКТ связаны с контрлатеральной сетчаткой, а 2, 3 и 5 — с ипсилатеральной. Зрительные волокна на пути от сетчатки к НКТ перераспределяются в зрительном перекресте (хиазме) таким образом, что к НКТ приходят волокна только от одной половины сетчатки каждого глаза — от темпоральной по-

ловины ипсилатеральной сетчатки и от назальной половины контрлатеральной сетчатки. И на ту и на другую части сетчатки проецируется одна и та же — контрлатеральная — половина поля зрения. Таким образом, на каждое НКТ проецируется только контрлатеральная половина поля зрения.

В пределах одного слоя НКТ ретинальные входы распределены по принципу ретино-топической проекции («точка в точку»), т. е. каждому локусу сетчатки соответствует свой, строго определенный локус («адрес») в слое НКТ. В результате пространственное распределение возбуждения в слое ганглиозных клеток сетчатки «картируется» (воспроизводится в некотором масштабе) пространственным распределением возбуждения нейронов в разных слоях НКТ. Строгий топографический порядок связей наблюдается и между клетками из разных слоев. Проекция каждой точки поля зрения во всех слоях находится непосредственно одна под другой, так что можно выделить колонкообразный участок, пересекающий все слои НКТ и соответствующий проекции локальной области поля зрения.

3.3.2. Спектрально-опponentные и ахроматические нейроны

По реакциям на белый свет нейроны НКТ, как и ганглиозные клетки сетчатки, делятся на нейроны *on*-, *off*- и *on-off*-типов, на фазические и тонические. По реакциям на спектральные стимулы нейроны НКТ делят на спектрально-опponentные и ахроматические. Наиболее подробно свойства этих клеток изучены в лабораториях известных американских ученых Хьюбела и Визеля и Де Валуа (1975) на НКТ обезьяны [40; 209]. Де Валуа с сотрудниками представили данные о наличии в НКТ разных типов опponentных и ахроматических нейронов (рис. 3.3.1): R^+/G^- -нейроны, увеличивающие частоту фоновых разрядов при стимуляции центра рецептивного поля длинноволновым излучением и уменьшающие ее при стимуляции периферии рецептивного поля средневолновым излучением, и R^-/G^+ -нейроны, обнаруживающие обратное направление реакций при той же стимуляции; клетки Y^+/B^- -типа, тормозящиеся коротковолновыми и возбуждающиеся средне- и длинноволновыми излучениями, и Y^-/B^+ -типа, реагирующие противоположным образом; неопponentные Wh^+/Bl^- -клетки, возбуждающиеся стимулами любой длины волны с максимумом реакций при 560—580 нм, и Wh^-/Bl^+ -клетки, тормозящиеся излучениями из любой области спектра с максимумом торможения при 560—580 нм. Де Валуа сгруппировал эти нейроны в три цветовых канала: красно-зеленый, RG желто-синий, YB , и бело-черный, Wh/Bl . Последний канал включает в себя Wh/Bl -клетки, являющиеся аналогами ганглиозных клеток B - и D -типов, кодирующих «свет» и «темноту». Типы функционально-пространственной организации рецептивных полей опponentных нейронов НКТ приведены в табл. 3. Видно, что и по строению, и по частоте встречаемости разных типов нейроны НКТ мало отличаются от

ганглиозных клеток сетчатки. Нейроны с оппонентными рецептивными полями составляют 60—80% от общего числа клеток НКТ, где преобладают RG -клетки (50—60% от общего числа оп-

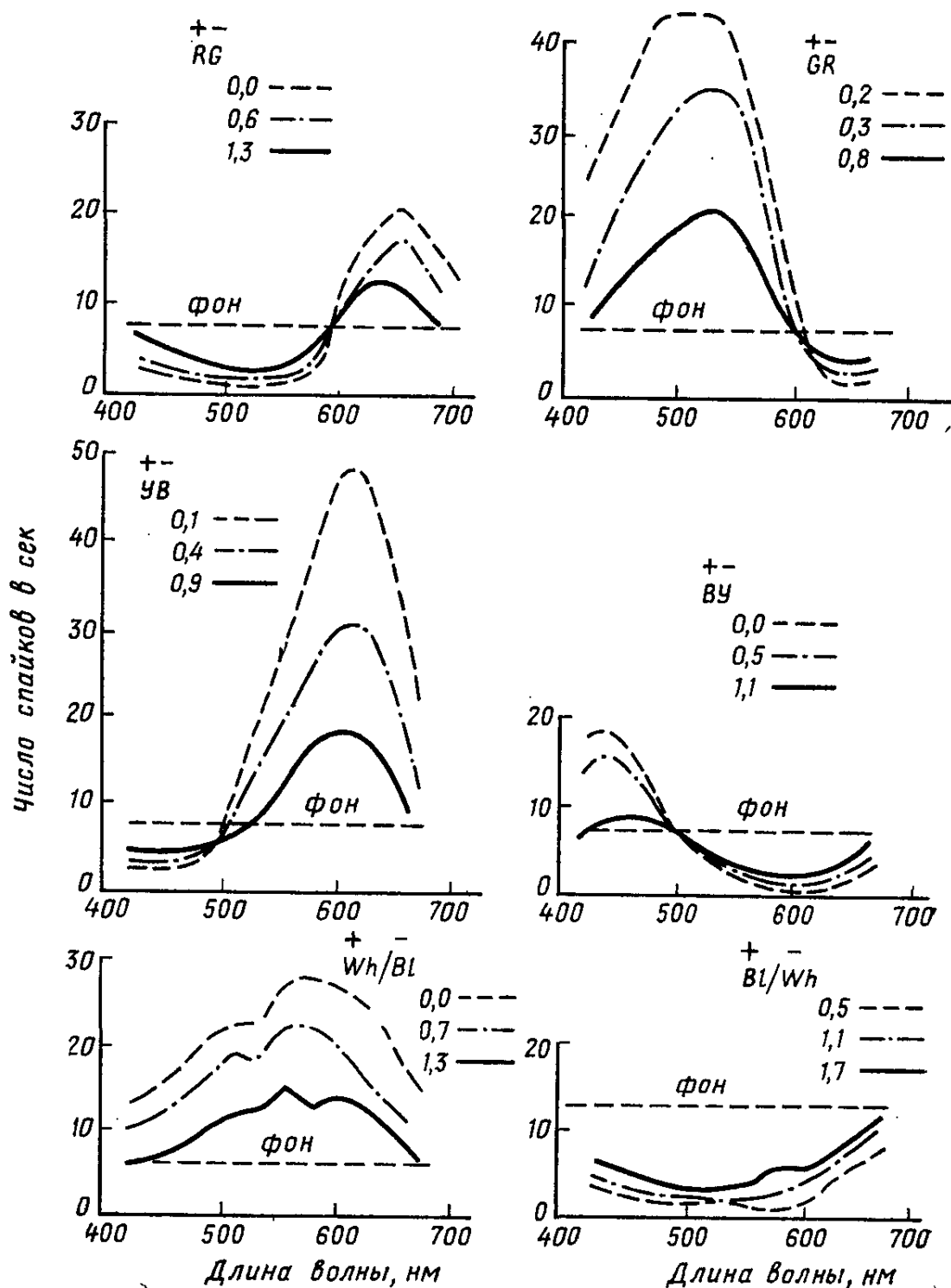


Рис. 3.3.1. Функции спектральных реакций оппонентных ($R+G^-$, $G+R^-$, $Y+B^-$, $B+Y^-$) и ахроматических (Wh/Bl , Bl/Wh) нейронов НКТ обезьяны [209]. Три кривые на каждом графике представляют реакции клеток на спектральные стимулы разных интенсивностей (плотности нейтральных светофильтров указаны рядом, лог. ед.)

понентных нейронов). Рецептивные поля оппонентных и ахроматических нейронов НКТ формируются с участием тех же типов фоторецепторов, что и соответствующие типы ганглиозных кле-

ток. Однако, в отличие от последних, многие и ахроматические и оппонентные клетки НКТ получают сигналы от палочек. У *RG*- и *YB*-клеток это выражается в «разрушении» оппонентных свойств при темновой адаптации, что сопровождается увеличением абсолютной световой чувствительности в тысячи раз и сдвигом Пуркинье [40].

В НКТ обезьяны имеются нейроны, у которых центр и периферия рецептивного поля связаны с одним и тем же рецептором: либо *R*-, либо *G*-типа. Такое поле функционирует как обычное концентрическое: хорошо активируется локальным воздействием на центр и слабо — диффузным освещением или затемнением всей площади. Но это свойство сочетается с максимальной чувствительностью к свету с определенной длиной волны.

Все нейроны с оппонентными рецептивными полями в НКТ принадлежат к нейронам тонического типа. Фазические клетки, как правило, не обнаруживают оппонентности.

RG-, *YB*- и *Wh/Bl*-типы нейронов описаны в НКТ и других животных — белки, суслика, кролика, кошки. В НКТ суслика обнаружены также клетки с двойной спектральной оппонентностью, которые у обезьяны имеются только в коре.

3.3.3. Особенности нейронов парво- и магноцеллюлярных слоев

По современным данным, нейроны НКТ, участвующие в кодировании цвета, локализованы в парвоцеллюлярных слоях [77; 74]. Здесь сконцентрированы тонические клетки *RG*- и *YB*-типов, для которых характерна линейная суммация колбочковых сигналов по площади рецептивного поля. Нелинейность возникает, как и у оппонентных ганглиозных клеток сетчатки, лишь в специальных условиях адаптации. Среди нейронов этих слоев выделяют две большие группы: широкополосные *Wb*-клетки (от англ. «wide band») и узкополосные *Nb*-клетки (от англ. «narrow band»). *Nb*-клетки избирательно возбуждаются в узком диапазоне длин волн, как правило из коротко- или длинноволновой части спектра, и тормозятся на остальные. *Wb*-клетки реагируют возбуждением в более широком диапазоне длин волн и торможением — в небольшой области спектра. При стимуляции белым светом *Wb*-нейроны ведут себя как ганглиозные клетки *B*-типа, а *Nb*-нейроны — как клетки *D*-типа. Оказалось, что реакции *Wb*- и *Nb*-клеток по-разному зависят от отношения яркости стимула, освещающего центр рецептивного поля, к яркости фона (ахроматического или хроматического): при яркостях центрального стимула, больших яркости фона, активируются *Wb*-клетки, при яркостях, меньших яркости фонового окружения, — *Nb*-клетки. Таким образом, *Wb*-нейроны реагируют на излучение, которое ярче фона, а *Nb*-нейроны — когда стимулы темнее фона. Эти нейрофизиологические данные хорошо коррелируют с феноменологией зрения, когда видение цвета определяется не только спектраль-

ным составом излучения, но и яркостным контрастом стимула и фона. Интересно в этой связи, что максимально насыщенными цвета, кроме красных, воспринимаются не на темном фоне, а на светлом ахроматическом фоне [13]. Например, синий цвет наблюдается максимально насыщенным, тогда как его яркость составляет лишь $\sim 10\%$ от яркости фона, т. е. в условиях, оптимальных для активации *Nb*-нейронов [227].

Клетки *Nb*- и *Wb*-типов не исчерпывают всей популяции нейронов в мелкоклеточных слоях, включающих также *Wh/Bl*-нейроны и нейроны, имеющие промежуточные между *Nb*- и *Wb*-типами свойства.

Магноцеллюлярные слои также состоят из оппонентных нейронов с пространственно разнесенными в рецептивном поле входами от колбочек разного типа. Часть авторов связывают нейронные сети этих слоев с кодированием яркости [91], другая часть — с кодированием движущихся объектов [77]. В пользу последней точки зрения свидетельствуют такие свойства нейронов из крупноклеточных слоев, как выраженная чувствительность к высоким временным частотам, высокая контрастная чувствительность и большие рецептивные поля.

Функциональные различия между нейронами из парво- и магноцеллюлярных слоев во многом определяются организацией их афферентных входов. В НКТ обезьяны ретинальные волокна от фазических и тонических ганглиозных клеток оканчиваются соответственно в крупно- и мелкоклеточных слоях. По свойствам реакций и строению РП фазические и тонические нейроны у обезьяны напоминают *Y*- и *X*-нейроны в зрительной системе кошки, у которой аксоны этих клеток также оканчиваются в разных слоях НКТ. Из различий в детекторных свойствах *Y*- и *X*-нейронов вытекают функциональные различия образуемых ими слоев НКТ: тонические нейроны мелкоклеточных слоев участвуют в анализе интенсивности и спектрального состава излучения в центре поля зрения, а фазические нейроны крупноклеточных слоев — резких перепадов в освещенности (например, при перемещении объекта) на периферии поля зрения. По-видимому, фазические ганглиозные клетки, нейроны верхнего двухолмия и крупноклеточных слоев НКТ включены в систему контроля быстрых саккадических движений глаз.

Анатомическая сегрегация нейронов с разными функциональными свойствами наблюдается уже в сетчатке, где отростки биполяров и ганглиозных клеток *on*- и *off*-типов локализуются в разных подслоях внутреннего синаптического слоя. Такое «анатомическое обособление» нейронных систем, образующих разные каналы передачи информации, является общим принципом в построении анализаторных структур и наиболее ярко выражено в колончатой организации коры.

3.3.4. Корреляция спектральных характеристик нейронов НКТ с феноменологией цвета

Реакции *RG*-, *YB*- и *Wh/Bl*-нейронов НКТ хорошо коррелируют с данными психофизических опытов. Де Валуа с соавторами [207] протестировали цветоразличительные «способности» оппонентных и ахроматических клеток НКТ обезьяны методом замены равноярких цветовых стимулов. Они обнаружили, что *Wh/Bl*-нейроны не реагируют на цветовые различия («путают» цвета, выравненные по яркости). Кривые спектральной чувствительности этих клеток совпадают по форме с фотопической кривой видности животного. Наименьшие пороги цветовых различий ($\Delta\lambda$, нм) для вызова стандартной реакции имеют нейроны *RG*-типа в длинноволновой области спектра (570—620 нм), а *YB*-нейроны — в длинно- и коротковолновой частях (480—500 нм и 580—620 нм) (рис. 3.3.2). Таким образом, спектрально-оппонент-

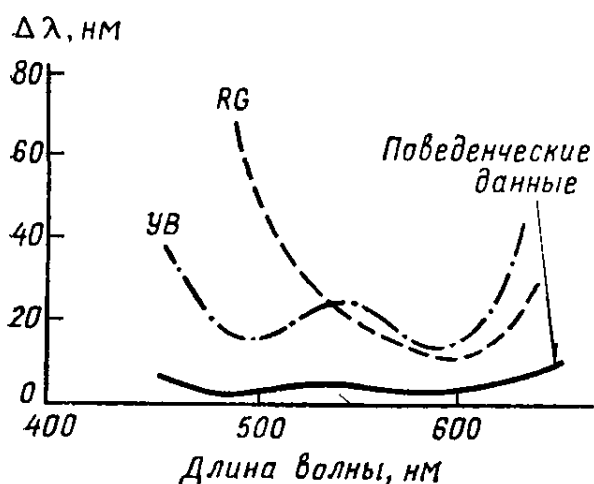


Рис. 3.3.2. Функции цветоразличения, $\Delta\lambda(\lambda)$ обезьяны, полученные методом замены равноярких цветовых стимулов в поведенческих опытах и по реакциям спектрально-оппонентных (*RG*, *YB*) нейронов НКТ [207]

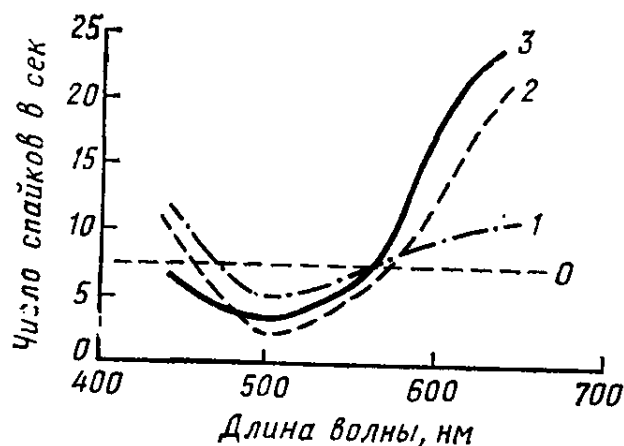


Рис. 3.3.3. Реакции *RG*-нейронов НКТ обезьяны на равнояркие цветовые стимулы разной насыщенности [208]. 0÷3 — разные степени насыщенности цветовых стимулов (0 — белый цвет, 3 — монохроматический цвет)

ные нейроны НКТ могут составлять механизм (или его часть) для реализации функции цветоразличения в зрительной системе. Интересны в этой связи данные о цветоразличительных способностях беличьих обезьян (*squirrel monkey*), самки которых являются нормальными трихроматами, а самцы — дихроматами (протанопами), плохо различающими длинноволновую часть спектра ($\lambda > 640$ нм) [110]. Оказалось, что если в НКТ самок регистрируются как *RG*-, так и *YB*-клетки, то в НКТ самцов *RG*-система цветооппонентных клеток практически полностью редуцирована. Де Валуа и Маррокко, меняя цвета по насыщенности, показали, что если направление реакций *RG*- и *YR*-клеток (торможение или возбуждение) зависит от длины волны стимула, то амплитуда

ответа зависит от насыщенности при условии, что интенсивность по-разному насыщенных цветов при этом не меняется (рис. 3.3.3) [208].

Имеется положительная корреляция между степенью развитости цветового зрения животного и выраженностью системы оппонентных нейронов в НКТ. Так, в НКТ макаки, цветовое зрение которой близко к цветовому зрению человека, оппонентные клетки составляют 60—70% от общего числа регистрируемых нейронов. А в НКТ кошки, цветоразличительные способности которой крайне ограничены, спектрально-оппонентные клетки составляют всего несколько процентов [161].

Итак, система спектрально-оппонентных нейронов в НКТ мало отличается от таковой в слое ганглиозных клеток. Сходная организация рецептивных полей нейронов сетчатки и нейронов НКТ является основанием для широко распространенного мнения о том, что НКТ — это релейная (передающая) «станция». Однако с учетом усиления латерального торможения в НКТ можно думать, что смысл такого дублирования состоит в необходимости чисто количественного усиления тех эффектов, которые обеспечиваются концентрической организацией рецептивного поля: выделение и обострение контрастов [32; 33]. Возможна также «коррекция» на уровне НКТ афферентного потока со стороны других отделов мозга [32].

Глава 3.4

КОРКОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

3.4.1. Зрительные зоны коры мозга

В коре мозга высших позвоночных (обезьяны) выделяют до 12 зон (полей), связанных со зрением и занимающих ~60% всей площади коры. Наиболее тщательно изучены характеристики нейронов, локализующихся в полях [17, 18, 19] (по Бродману) затылочных долей левого и правого полушарий и зоне V4 (рис. 3.4.1). В поле 17 (по-другому эта область называется стриарной корой, или первой зрительной областью, V1) оканчивается большая часть волокон из НКТ, и поэтому его называют первичной зрительной корой. Поля 18 (парастриарная кора, или зрительная область, V2) и 19 (перистриарная кора, или зрительная область, V3) относят к вторичным проекционным зонам зрительной коры и объединяют под названием «паравизуальная кора». Поля 18 и 19 получают афферентные входы от поля 17, а V4 — от полей 18 и 19 (рис. 3.4.1).

Афферентные входы поля 17 организованы, как и в НКТ, по принципу ретинотопической проекции. При этом участок коры, соответствующий тому или иному участку сетчатки, пропорционален не абсолютной площади проецируемой области, а concentra-

ции приходящихся на нее фоторецепторов. Поэтому большая часть стриарной коры приходится на долю фовеа. Ретинотопическая проекция, хотя и менее четкая, существует также в паравизуальной коре и отсутствует в V4. В результате зрительного перекрестка (в области хиазмы) левая и правая половины поля зрения представлены соответственно в правом и левом полушариях мозга. При этом симметричные точки обоих полушарий связаны между собой комиссуральными волокнами, входящими в состав мозолистого (каллозального) тела.

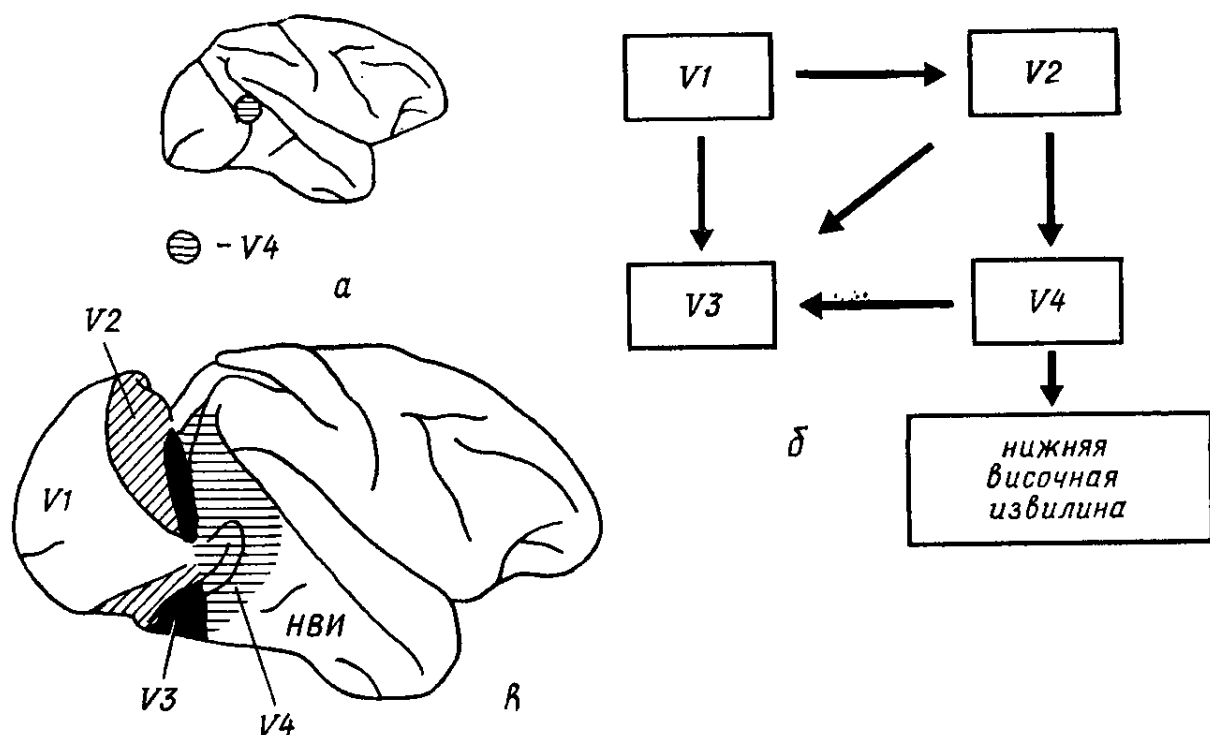


Рис. 3.4.1. Зрительные зоны коры мозга: а — локализация зоны V4 (правое полушарие, вид сбоку); б — локализация зон V1÷V4 в правом (частично вскрытом) полушарии мозга, вид сбоку; в — взаимоотношения между зрительными зонами мозга. Стрелками указаны направления связей

Основная масса зрительных волокон в составе зрительной радиации, берущих начало в дорсальном ядре НКТ, оканчивается в слое IV поля 17. В коре обезьян и кошек афферентное волокно дает до 12—22 ветвей и контактирует с 5—10 тыс. нейронов.

3.4.2. Цветовые рецептивные поля корковых клеток

В первичной и вторичных проекционных зонах зрительной коры обезьяны выделены 4 типа нейронов, общим свойством которых является реакция только на узкополосные спектральные стимулы, а не на широкополосные сигналы любой формы [150]. Цветовые нейроны с концентрическими рецептивными полями обнаруживают двойную цветовую оппонентность: например, реагируют по типу R^+G^- в центре рецептивного поля и по типу R^-G^+

на периферии (или, наоборот, R^-G^+ в центре, а R^+G^- — на периферии) (рис. 3.4.2). Выделяются два типа оппонентных клеток — R/G и B/Y , но преобладают клетки R/G -типа. Максимальная активация таких клеток, как и аналогичных нейронов с двойной цветовой оппонентностью в сетчатке и НКТ, достигается при одновременном засвете центра и периферии рецептивного поля разными излучениями. Нейроны этого типа получают прямые входы от НКТ и представляют первый этап обработки информации о цвете в коре. Клетки с концентрическими цветооппонентными рецептивными полями локализуются преимущественно в IV слое.

У большинства нейронов коры рецептивные поля имеют не концентрическую, а более сложно организованную форму. По классификации Хьюбеля и Визеля, зрительные РП подразделяются помимо концентрических на «простые», «сложные» и «сверхсложные» [40]. Существуют нейроны с «простыми» РП, которые обнаруживают двойную оппонентность, так же как и нейроны с концентрическими РП (рис. 3.4.2). Однако они реагируют только на цветовые полосы или края определенной ориентации. Другой тип нейронов со «сложными» РП (квадратной или прямоугольной формы) реагирует только на движущиеся монохроматические полосы или края соответствующей ориентации. Они обладают узкой спектральной чувствительностью, т. е. высокой избирательностью к спектральному составу излучения, и генерируют *оп*-ответы. Таким образом, нейроны этого типа получают *оп*-сигналы только от R - или только от G -колбочек и антагонистические входы от колбочек противоположного типа (G -или R -типа соответственно). Нейроны третьего типа со «сверхсложными» РП реагируют на движущиеся монохроматические и определенным образом ориентированные края или полосы, которые ограничены по длине с обеих сторон. Как и «сложные» клетки, эти нейроны обладают острой избирательностью к спектральному составу излучения. В соответствии с иерархической схемой Хьюбеля и Визеля [40] нейроны с концентрическими, «простыми», «сложными» и «сверхсложными» РП образуют последовательно усложняющиеся этапы анализа цветовых сигналов в коре. Это находит отражение в характере распределения нейронов с цветовыми рецептивными полями по слоям коры. Если клетки с концентрическими и «простыми» РП обнаруживаются в основном в III и IV (афферентном) слоях, тесно связанных с входами от

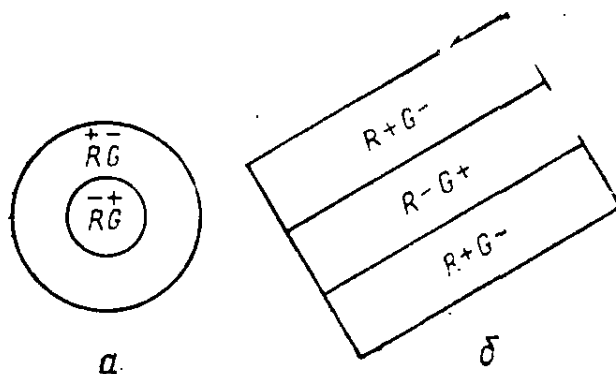


Рис. 3.4.2. Рецептивные поля (РП) цветовых нейронов зрительной коры: а — концентрические РП с двойной спектральной оппонентностью; б — «простые» РП с двойной спектральной оппонентностью

НКТ, то клетки со «сложными» и «сверхсложными» РП — в верхних (II и верхняя часть III слоя) и нижних (V и VI) слоях, где реализуются более тонкие процессы анализа зрительных сигналов. В поле 17 на участке, соответствующем 2° фовеа, локализуется ~40% цветочувствительных нейронов стриарной коры [226]. С увеличением эксцентриситета на сетчатке до 20° число цветочувствительных нейронов в соответствующем ретинотопическом участке коры уменьшается до 2%. Это согласуется с характером распределения в сетчатке ганглиозных клеток с цветовыми рецептивными полями и свидетельствует о том, что трихроматическое зрение приматов связано главным образом с фовеальной областью.

В соответствии со строением своего РП «простые», «сложные» и «сверхсложные» клетки могут детектировать цветовые и яркостные различия вдоль контуров изображения. Среди этих нейронов обнаружены такие, которые реагируют только на яркостное различие, только на цветовое различие (на различия в хроматичности независимо от различий по яркости) и на то и другое различия одновременно.

3.4.3. Детекторы спектральных излучений

Первые сообщения о цветовых нейронах детекторного типа сделаны Гранитом при исследовании аксонов зрительного нерва лягушки [6]. Гранит выявил, что аксоны ганглиозных клеток избирательно активировались на стимулы с узким диапазоном длин волн в разных участках спектра («модуляторы»). Вслед за Гранитом Де Валуа описал избирательные к цвету нейроны-модуляторы в НКТ макаки [209]. Однако в последующих работах Де Валуа показал, что эти нейроны являются на самом деле оппонентными и более широкополосными: низкий уровень спонтанной активности и высокий уровень шума в предыдущих опытах не позволили выделить тормозную периферию в РП «модуляторов». Сходные причины могли повлиять и на результаты Гранита. К тому же Гранит работал пороговыми методами, а в этих условиях форма функции спектральных реакций может сильно варьировать в зависимости от небольших колебаний в уровне адаптации. В то же время данные Гранита относятся к низшим позвоночным, у которых нейроны сетчатки обладают ярко выраженными детекторными свойствами [17].

Более определенные данные о детекторах цвета получены при изучении стриарной коры обезьяны, где цветоселективные нейроны не меняли своей спектральной избирательности с изменением условий световой адаптации и интенсивности стимуляции [48; 137]. В работе Ваутин и Доу обнаружены корковые нейроны поля 17, избирательно возбуждающиеся в узком диапазоне длин волн с максимумом реакций в области 450 нм, 506 нм, 577 и 656 нм (у каждой клетки свой максимум) [211]. Эти максимумы соответствуют положению в спектре «основных цветов» у чело-

века и обезьяны — «синего» (450 нм), «зеленого» (506 нм), «желтого» (577 нм) и «красного» (656 нм). Все эти узкоселективные нейроны имели рецептивное поле с оппонентной к центру периферией. По-разному они реагировали на белый свет: с пиками на 656 нм и 506 нм — слабо, на 450 нм и 577 нм — средне. В этой же зоне коры обнаружены клетки, реагирующие на широкий спектр монохроматических излучений с пиками возбуждения при 506 нм и 656 нм. Эти нейроны напоминают широкополосные *Wb*-клетки в НКТ. Широкополосные нейроны максимально возбуждались при предъявлении белого света. Таким образом, в стриарной коре имеется два типа спектрально-селективных детекторов: 1) с концентрическими рецептивными полями и 2) с «простыми», «сложными» или «сверхсложными» полями.

Между цветочувствительными клетками поля 17 и полей 18—19 имеются определенные различия. Во-первых, в паравизуальной коре вообще больше нейронов со «сложными» и «сверхсложными» РП и соответственно больше и аналогичных цветовых нейронов. Во-вторых, клетки поля 18 с двойной цветовой оппонентностью и концентрическими РП реагируют на цветные пятна определенных размеров так же, как и «сложные» клетки на элементы контура, — независимо от положения стимула в РП. Часть этих клеток реагируют на световые пятна определенных размеров независимо от длины волны излучения и в пределах участка поля зрения, превышающего оптимальные размеры светового стимула. В соответствии с такими свойствами данные нейроны были отнесены к клеткам со «сложными РП без ориентационной избирательности» («complex—unoriented») [107]. Они отличаются от обычных концентрических с центр-периферической организацией РП так же, как «простые» клетки отличаются от «сложных». Усложнение цветовых свойств нейронов в полях 18—19 может быть результатом того, что информация, выделенная нейронами поля 17, проходит в них дальнейшую обработку.

3.4.4. Организация каналов из тонических неоппонентных клеток

Большое значение для понимания функциональной организации нейронной сети, анализирующей световое излучение, имеет классификация корковых нейронов, предложенная Юнгом и Баумгартнером [117]. Они выделили пять типов нейронов в зрительной коре кошки, из которых один тип (А) не связан прямо с клетками НКТ и сетчатки, а, вероятно, представляет собой стабилизирующую систему, поддерживающую фоновый уровень возбуждения коры. Эти клетки отвечают при электрическом раздражении клеток таламуса или вестибулярного аппарата и не реагируют на раздражение рецепторных клеток диффузным светом.

Остальные четыре типа (В, С, D и E) характеризуются прямой зависимостью активности от светового воздействия на сетчатку.

В-клетки характеризуются возбудительной реакцией на включение света и сохраняют реакцию на время действия стимула. Выключение света вызывает у этих клеток сильную тормозную реакцию по сравнению с фоновой активностью. Они соответствуют тоническим *on*-нейронам сетчатки.

С-клетки характеризуются тормозными реакциями как на включение светового пятна, так и на выключение. В отличие от **В-нейронов** они дают только фазический ответ на стимул.

Д-нейроны характеризуются возбуждением при выключении светового пятна и торможением при его включении. Как и **В-клетки**, они дают тоническую реакцию, которая определяется длительностью периода выключения света. Эти нейроны соответствуют тоническим *off*-клеткам сетчатки.

Е-нейроны дают тормозную фазическую реакцию на включение света, которая через некоторое время сменяется возбуждением. При выключении света эти клетки дают возбуждающую тоническую реакцию.

Е-нейроны отличаются от **Д-нейронов** тем, что имеют тенденцию к оформленной в контур стимуляции. Чем больше диффузен свет, чем более равномерно он распределен по сетчатке, тем большая вероятность, что при активном торможении **Д-клеток** **Е-клетки** не изменяют своей фоновой активности. И наоборот, чем более выражен контур светового пятна, тем более вероятна сильная тормозная реакция **Е-нейронов** при незначительных изменениях активности **Д-клеток**.

В этой типологии нейронов коры мы считаем наиболее важными для цветового зрения два типа: **В-** и **Д-клетки**. Поэтому ганглиозные клетки, обладающие этими же характеристиками, мы называем также **В-** и **Д-нейронами** аналогично **В-** и **Д-клеткам** стриарной коры. Юнг показал, что реакции обеих клеток в зрительной коре обладают ярко выраженной реципрокностью по отношению к одному и тому же изменению освещенности [116; 117]. Это объясняется тем, что рецептивные поля **В-** и **Д-клеток** почти полностью перекрываются.

Другой очень важной характеристикой **В-** и **Д-клеток** является тоническая реакция на световой сигнал. Это также свойственно ганглиозным клеткам сетчатки и клеткам НКТ. В связи с этим можно говорить о связанности клеток сетчатки, НКТ и коры в специализированную нейронную сеть (канал).

3.4.5. Цветовые колонки

Нейроны коры со сходными свойствами группируются в вертикальные столбцы (колонки), идущие радиально от поверхности коры к белому веществу. При микроэлектродном исследовании это проявляется в том, что по мере погружения электрода в глубину коры (перпендикулярно к ее поверхности) по ходу встречаются нейроны с близкими свойствами. Морфологически колон-

ки выявляются, в частности, по преобладанию вертикальных связей между нейронами внутри колонки над горизонтальными связями между соседними колонками. Деление коры мозга на вертикальные элементарные единицы, объединяющие нейроны из разных слоев, обнаружил методами гистологии Лоренте де Но (1943). Методами электрофизиологии это было подтверждено в работах В. Маунткасла на соматосенсорной коре кошки, где им показано, что механосенсорные клетки сгруппированы в колонки в соответствии с модальностью (прикосновение, давление и др.) [43]. Колонки имеют вид встроенных в кору трехмерных прямоугольных блоков разной величины: если смотреть на поверхность коры сверху, то это будут пластины с размерами по ширине от $20 \div 50$ мкм до $250 \div 500$ мкм и по длине — от 1 мм и более.

Основную информацию о колончатой организации зрительной коры дали работы Хьюбела и Визеля, которые применили меченые аминокислоты, используя для своих целей предложенный американским ученым Л. Соколовым метод оценки активности мозга с помощью 2-дезоксиглюкозы, меченной радиоактивным изотопом углерода [40]. Суть метода состоит в том, что меченая аминокислота, поглощаемая клетками сетчатки, доставляется к нейронам коры через НКТ и там поглощается тем интенсивнее, чем выше активность коркового нейрона. Последнее объясняется включением дезоксиглюкозы, имитирующей глюкозу, в метаболический цикл. Таким образом, радиоактивными оказываются те участки коры, которые активируются данным стимулом. Эти участки обнаруживаются, если срезы мозга прижать к фотопластинке, чувствительной к радиоактивному излучению. С помощью этого метода Хьюбел и Визель продемонстрировали наличие колонок глазодоминантности и ориентации линий в зрительной коре обезьяны. По современным электрофизиологическим и морфологическим данным, цветочувствительные нейроны коры объединены в такие же функциональные блоки — колонки.

Первые сведения о цветовых колонках получены Майклом в работах на стриарной коре обезьян Старого Света [150]. В цветовой колонке, объединяющей цветочувствительные нейроны из разных слоев — от поверхности коры до белого вещества, клетки реагируют только на монохроматические излучения в узком диапазоне спектра. Каждая колонка детектирует специфическую полосу спектра. Цветовые колонки чередуются: колонка с нейронами, селективно выделяющими область $490\text{—}500$ нм (максимум реакций), сменяется колонкой с нейронами, настроенными на выделение области 610 нм, и т. д. В ширину цветовые колонки достигают $100 \div 250$ мкм и в длину — нескольких миллиметров. Границы цветовых колонок не совпадают с границами колонок, организованных по другим признакам. Объединяясь в цветовую колонку по признаку спектральной избирательности, цветочувствительные нейроны могут различаться по другим свойствам: могут иметь разное строение РП (концентрические «простые», «сложные», «сверхсложные»), разную ориентационную избира-

тельность, различаться по глазодоминантности. В пределах одной цветовой колонки клетки с концентрическими и «простыми» РП имеют одну и ту же оппонентность (R^+G^- в центре РП и R^-G^+ на периферии или наоборот), а «сложные» и «сверхсложные» клетки — спектральную чувствительность, совпадающую со спектральной чувствительностью *оп*-компонента клеток с концентрическими и «простыми» РП.

Новые возможности в изучении функциональной организации зрительной коры открывает гистохимический метод окраски нейронов соответственно содержанию в них митохондриального фермента цитохромоксидазы [118]. Активность фермента является показателем высокоэнергетических метаболических процессов, протекающих в отдельных частях нейрона и в отдельных нейронных сетях. Распределение цитохромоксидазы в слоях коры, выявляемое после специальной гистохимической обработки методами световой или электронной микроскопии, коррелирует с местами концентрации возбуждающих синапсов и местами активного трансмембранного транспорта ионов натрия [118]. С применением этого метода в полях 17 и 18 коры обезьяны выделены подобласти (в виде темных пятен) с повышенным содержанием фермента цитохромоксидазы, чередующиеся с зонами (в виде светлых пятен) с пониженной концентрацией фермента [138; 107].

Оказалось, что обнаруженные гистологические различия соответствуют различиям функциональным: цитохром-темные области объединяют цветочувствительные нейроны, а цитохром-светлые — нейроны-детекторы ориентаций линий и углов. В отдельную цитохром-темную зону, имеющую вид пятна или полосы $0,5 \times 1$ мм, входят цветочувствительные клетки из 2, 3, 4В, 5 и 6 слоев, не обладающие ориентационной чувствительностью. Они имеют концентрические РП и делятся на три группы: 1) ахроматические нейроны типа широкополосных *Wb*-клеток НКТ; 2) *RG*-нейроны с двойной цветовой оппонентностью и 3) *YB*-нейроны с двойной цветовой оппонентностью. *RG*- и *YB*-клетки с двойной цветовой оппонентностью не реагируют на белый свет и однородные цветковые вспышки. Их реакции были максимальны при одновременном засвете центра и периферии РП оппонентными излучениями.

Небольшая часть цитохром-светлых зон состоит из цветочувствительных нейронов, сочетающих цветовую и ориентационную избирательность. Светлые зоны связаны только между собой, но не с темными зонами. Цитохром-темные области поля 18 связаны, с одной стороны, с аналогичными зонами поля 17 и, с другой, с зоной *V4*, где сконцентрированы исключительно цветокодирующие нейроны. Эти данные свидетельствуют в пользу колончатой организации нейронных структур цветовых каналов в коре и их независимости от нейронных каналов по обработке информации о форме объекта. Интересно в этой связи, что цитохром-темных областей с цветочувствительными нейронами не обнаружено в зрительной коре кошки, цветовое зрение которой развито слабо [100; 138].

3.4.6. Особенности процессов кодирования цвета в престриарной зоне V4

В престриарной коре обезьяны выделяют зону V4, специфическим образом связанную с кодированием цвета (рис. 3.4.1). V4 получает основные афферентные входы от полей 18 и 19 и частично от поля 17. Из V4 сигналы поступают в нижневисочную кору. В V4 представлена только центральная часть поля зрения ($20 \div 30^\circ$). РП нейронов этой зоны имеют небольшой по размерам ($\leq 0,5^\circ$) возбуждающий центр и обширную «молчащую» периферию ($\geq 15 \div 20^\circ$), наличие которой можно выявить только по ее тормозному влиянию на реакцию центра. За счет больших размеров периферии рецептивные поля нейронов V4 в среднем в 30 раз превышают по площади РП нейронов стриарной коры. Тормозное воздействие периферии РП максимально, если свойства проецируемого на нее стимула совпадают (или близки) со свойствами стимула, возбуждающего центр (размеры, спектральный состав и др.). В зоне V4 отсутствует ретинотопическая проекция.

Свойства цветовых клеток различных зон коры, включая зону V4, подробно изучены английским исследователем С. Зеки [226]. Им описаны три типа корковых нейронов: цветооппонентные нейроны и нейроны, избирательные к определенному узкому диапазону длин волн в зоне V1, и цветокодирующие — в зоне V4. Цветооппонентные клетки генерируют *on*-ответы на один диапазон длин волн и *off*-ответы — на другой. Свойства большинства этих клеток совпадают со свойствами аналогичных нейронов НКТ и сетчатки (за исключением клеток с двойной цветовой оппонентностью). Нейроны из второй группы избирательно реагировали на узкий диапазон длин волн в спектре. Реакции этих клеток на цветные поверхности, освещаемые различным светом, зависели от общего спектрального состава отраженного от поверхности света: чем больше в отраженном от объекта свете было длин волн, к которым был чувствителен данный нейрон, тем больше была его реакция. Активация нейронов этого типа, как и цветооппонентных клеток, зависела от порядка, в котором стимулы разных длин волн вводились в РП. Например, если клетке, чувствительной к длинноволновому излучению, предъявляли в ее рецептивное поле квадратик красного цвета, освещенный длинноволновым излучением, то клетка активировалась, а затем, когда к освещению красного квадрата добавляли другие длины волн, то эта клетка тормозилась. При таком добавлении средне- и коротковолнового освещения количество красного цвета в отраженном от экрана дисплея свете не изменялось и стимул по-прежнему был виден как красный. Однако если освещали красный квадратик в обратном порядке — сначала синим и зеленым, а потом добавляли красный цвет, то вначале клетка не отвечала, а возбуждалась только при добавке красного освещения. Таким образом, несмотря на то что окончательный цвет поверхности экрана оставался неизменным, а менялась очередность, с которой его поверхность

освещалась излучениями с разными длинами волн, реакции цветооппонентных и спектрально-избирательных нейронов при этом могли резко меняться.

По данным Зеки, клетки первых двух групп составляли большинство среди цветочувствительных клеток стриарной коры и меньшинство — среди нейронов V4. Основную часть цветовых нейронов V4 образовывали клетки третьей группы — цветокодирующие клетки. Эти нейроны реагировали избирательно на тот или иной цвет поверхности независимо от спектрального состава освещения и независимо от последовательности, в которой внешние источники света освещают изображение стимула. Однако важным условием их максимальной активации является освещение объекта излучениями из всех трех областей спектра — коротко-, средне- и длинноволновой. При монохроматическом освещении эти клетки не реагируют на оптимальный для них стимул. Ответы этих нейронов не зависели от величины и формы цветового сигнала, от скорости и направления его движения. Ширина полосы спектра, в которой активируются нейроны поля V4, составляла в среднем 10—20 нм. Чаще всего встречались клетки с чувствительностью в полосе 480, 500 и 620 нм, реже — в полосе 550—570 нм. Отмечены нейроны, реагировавшие только на пурпурный и белый цвета. В совокупности спектральная чувствительность всей популяции нейронов V4 перекрывает диапазон видимого спектра. Клетки V4 организованы в вертикальные колонки, каждая из которых сигнализирует свой цвет: имеются «красные», «синие», «зеленые», «белые» и другие колонки. Таким образом, реакции цветокодирующих нейронов коррелируют с субъективно воспринимаемым человеком цветом, т. е. с цветом как с перцептом.

Связь нейронов поля V4 с цветокодированием является в настоящее время предметом интенсивной научной дискуссии. По данным Шейн и др., цветоспецифичные нейроны в V4 составляют всего ~20% от общего числа регистрируемых клеток, что почти не отличается от содержания таких нейронов в других зрительных областях [172]. В опытах Крюгер и Фишера [132] 90% клеток из 300, зарегистрированных в зоне V4 макаки-резуса, хорошо реагировали на нейтральный свет. Остальные 10% не реагировали ни на белый, ни на спектральный цвета. Из 90% клеток, реагировавших на нейтральный свет, ~7% селективно выделяли свою специфическую область спектра (красную, зеленую, синюю и желтую) и слабо возбуждались белым и другими цветами. Из этих 7% большая часть нейронов реагировала на красный цвет — цвет точки фиксации глаз обезьяны в опытах. Таким образом, Крюгер и Фишер не обнаружили в этой области нейронов с такой цветовой избирательностью, как это описано у Зеки. Причиной расхождения последних работ с работой Зеки, регистрировавшего в V4 до 90% цветоселективных клеток, могут быть различия в условиях содержания животного во время эксперимента. В опытах Зеки животное было анестезировано и обездви-

жено, вследствие чего экстраретинальные входы коры были заторможены и функционировали только сетчаточные, чисто афферентные входы. Не исключены и другие, не менее важные причины, объясняющие расхождения в данных, — трудности анатомической идентификации области V4, уровень анестезии, влияние светового или хроматического фона, способ стимуляции и выбор стимулов. Например, Зеки в своих работах использовал «мондриан» — цветную матрицу на экране дисплея, освещаемую тремя источниками света из длинно-, средне- и коротковолновых областей спектра [135]. Далее, авторы не указывают полушарие мозга, в котором осуществлялась регистрация, хотя из литературы известны различия между правым и левым полушариями в способах обработки сенсорной информации. В правом полушарии локализуют механизмы детального описания образа, а в левом — механизмы схематического (обобщенного) описания, связанного с выделением ограниченного числа главных информативных признаков [22]. Не исключено, что такая специализация полушарий распространяется и на цветовое зрение. В пользу этого могут свидетельствовать данные о различиях в восприятии яркости и насыщенности цветов людьми с доминированием правого или левого глаза [170]. Все вышеперечисленное затрудняет сравнение данных разных авторов и не позволяет категорично отрицать роль V4 в цветовом зрении.

Обобщая, можно выделить в ретино-таламо-кортикальном пути преобразования зрительной информации две подсистемы X-нейронов, ответственных, по крайней мере, за восприятие цвета и формы, и Y-нейронов, связанных с восприятием движения. Цветовое кодирование в X- и Y-нейронах выполняет разные функции. X-нейроны выделяют цветовые свойства как таковые и, кроме того, участвуют в выделении цветовых контуров. В Y-нейронах цветовое кодирование используется для выделения движущихся объектов на цветовом фоне. X-нейроны образуют основу для трех каналов параллельной обработки информации: для выделения элементов контура (в том числе с использованием цветового кодирования) с последующим опознанием изображения в клетках инферотемпоральной коры; для цветокодирующих нейронов константного типа в V4; и для пространственной константности в нейронах париетальной коры.

Собственно цветовое кодирование образует отдельный канал, который начинается на уровне колбочек и включает, далее, фотопические горизонтальные клетки, биполяры и ганглиозные клетки X-типа и X-нейроны с двойной оппонентностью наружного колпчатого тела. Завершается система кодирования цвета спектрально-селективными нейронами зрительной коры аконстантного типа.

Информация, выделенная из светового излучения этой системой цветового анализатора, распределяется далее в различные зоны коры, где она используется для построения более сложных психических феноменов. Например, можно предположить, что

включение цвета в образ восприятия — перцепт — осуществляется через цветоконстантные нейроны поля $V4$, а включение цвета в мнемические феномены (например, образы представления цвета) осуществляется с помощью клеток лобной коры, которая обеспечивает сохранение «контекста, временной организации событий» [23]. Такая же информация может поступать в зоны формирования речи, где она используется для генерации цветовых названий.

Современная психофизиология еще только подходит к установлению связей между нейронными механизмами различных психических функций, но можно с большой долей уверенности полагать, что именно в этом направлении будут сосредоточены усилия психофизики, нейрофизиологии и психофизиологии в ближайшие десятилетия.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Глава 4.1

ОДНОСТАДИЙНЫЕ МОДЕЛИ

4.1.1. Теория и модель в науке

Научная теория — это некоторая языковая структура, которая с помощью логики и интуиции связывает в систему одну группу экспериментальных феноменов и на основе этой связи позволяет формально выводить другие группы экспериментальных данных, а иногда и предсказывать совершенно новые феномены. Когда феноменология (результаты наблюдений или опытов) представлена в количественном выражении в виде графиков, таблиц или уравнений, в качестве языка можно использовать математику и соответственно строить математическую теорию.

Частным случаем теории является модель, которая позволяет проверить один или несколько аспектов теории путем конкретизации (обычно упрощающей) некоторых фундаментальных положений, лежащих в основании теории. Модель выполняет две важнейшие функции: компактного представления накопленных данных и рабочей гипотезы. После того как модель построена и следствия из нее выведены, она подвергается экспериментальной проверке. В науке известно два основных типа полезных моделей: *отвергающие* и *развивающие* теорию [167].

Например, модель дихроматического зрения, построенная на основе трехкомпонентной теории цветового зрения, предсказывает, что дейтеранопы в связи с потерей зеленочувствительного приемника из всего набора тонов спектра сохраняют в своем зрении только синие и красные тона и теряют голубые, зеленые, желтые и оранжевые, т. е. те, которые формируются за счет участия зеленочувствительного приемника. Это предсказание вступает в противоречие с экспериментальными данными, которые показывают, что у дейтеранопов как раз желтые тона сохраняются, а красные, наоборот, пропадают.

В данном случае модель дихроматического зрения выступает в роли отвергающей теорию модели. Однако выявленное моделью рассогласование теории и эксперимента не обязательно отвергает теорию полностью, оно может быть связано с отдельными ее положениями, которые необходимо отвергнуть или изменить так, чтобы модельные результаты согласовывались с экспериментальными.

В нашем примере дефект трехкомпонентной теории содержится в положении об одностадийной структуре цветового зрения, т. е. представлении, что информация от трех рецепторов поступает не-

посредственно в систему порождения образа цветового восприятия. Изменив это положение введением второй стадии переработки информации (стадии оппонентных механизмов), можно согласовать теорию и эксперимент с помощью новой модели. В данном случае модель дихроматического зрения будет включать пострецепторный блок красно-зеленого и сине-желтого оппонентных каналов переработки информации, и в такой модели трехкомпонентная теория не будет отвергаться.

Более того, оказывается, что такая модель дихроматического зрения одним из своих следствий будет иметь новый тип дихроматизма (так называемую тетартонопию), существование которой экспериментальными исследованиями ранее обнаружено не было, а определилось только после теоретических разработок. В таких случаях модель дихроматического зрения будет развивать теорию, дополнять ее новыми следствиями и выводами, т. е. она будет относиться к развивающим теорию моделям.

Кроме полезных моделей нередко в науке встречаются и бесполезные, так называемые модели *ad hoc* (от лат. к случаю). Остроумный вариант такого типа моделей придумал Пост [167; 222]. Представим себе фермера, предлагает Пост, который хочет сделать в ограде деревянную калитку. Его интересует, какой длины должно быть диагональное крепление l при определенной длине основания x и высоте y калитки. Он умеет измерять длины предметов, но не подозревает о существовании теоремы Пифагора, предполагая в этой связи, что в прошлом этот фермер был специалистом по колориметрии [222]. Пытаясь выяснить, как связаны между собой длины элементов калитки, он придумывает следующую модель:

$$l = x + y. \quad (a)$$

Обоснование своей модели он видит в совпадении некоторых общих соотношений между свойствами реальных длин и характеристиками модели. В частности, при увеличении длины основания или высоты калитки длина диагонального элемента увеличится, и это учитывается моделью. Далее, при $x=0$, или $y=0$, l будет равно длине оставшейся стороны калитки и т. д. Но, как только он пытается *вычислить* в модели по длинам сторон длину диагонали, он каждый раз получает некоторое расхождение между расчетом и практически требуемой длиной. В калитке диагональ почему-то всегда меньше. И вот, чтобы объяснить расхождение между своей моделью и реальными измерениями, фермер вводит новый феномен «сокращение калитки» и включает этот феномен в свою модель:

$$l = k \cdot (x + y). \quad (б)$$

Исследуя свойства k , фермер устанавливает, что k не просто меньше или равно единице, а представляет собой довольно сложную функцию от x и y (рис. 4.1.1). Построив распределения ко-

эффекта k от x и y , фермер со спокойной душой считает проблему решенной.

Можно представить себе его разочарование, когда он попытается применить эту модель для расчетов калитки не прямоугольной, а, например, трапециевидной формы. Один из верных способов избежать моделей фермерского типа — это включить в структуру модели как можно большее число различных феноменов. Модель одного феномена — это практически всегда решение *ad hoc* [94]. Но еще важнее добиваться содержательной интер-

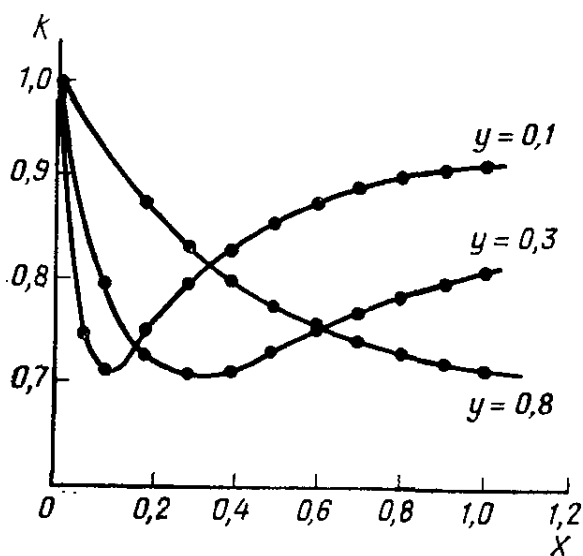


Рис. 4.1.1. Функция зависимости эффекта «сокращения калитки» от длины основания калитки (x) и высоты (y)

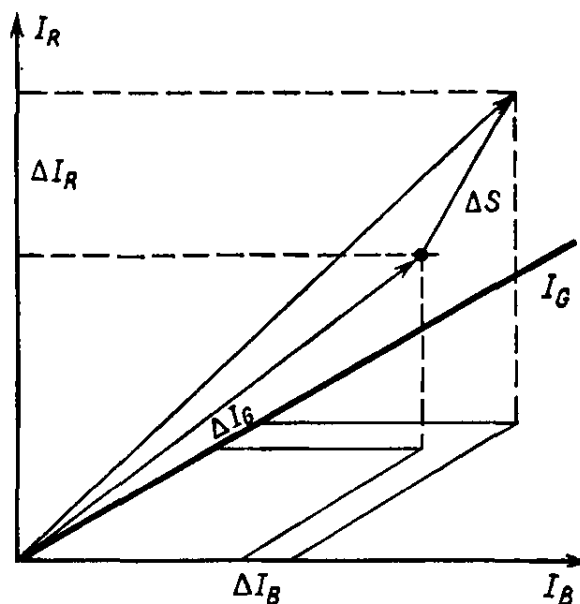


Рис. 4.1.2. Зависимость общего порогового различия ΔS от порогового изменения в активности рецепторов, представленная в метрике трехмерного евклидова пространства

претации *всех* характеристик модели, избегая математических структур, которые не переводятся на язык психофизиологических феноменов. Особенностью психофизиологических моделей является то, что они должны объединить в себе и психофизические закономерности, и нейрофизиологические механизмы. Психофизиологическая модель строится из нейроноподобных элементов таким образом, чтобы на выходе всей модели получать психофизиологические зависимости. При этом каждый нейроноподобный элемент модели должен воспроизводить реакции реального нейрона, участвующего в осуществлении моделируемой функции.

Проверка психофизиологической модели осуществляется путем построения предсказанных на основе модели психофизических закономерностей и характеристик тех реальных нейронов, которые были постулированы в модели. При подтверждении модели она используется для новых предсказаний. При ее расхождении с опытом модель модифицируется так, чтобы она охватывала всю совокупность экспериментальных данных.

Математические модели цветового зрения, которые будут рассматриваться в последующих разделах, принадлежат к категории полезных моделей.

4.1.2. Модель Гельмгольца

Автором первой математической модели различения цветов был Герман фон Гельмгольц [103; 162]. Он разработал ее незадолго до смерти в 1894 г., основываясь на своей теории цветового зрения. На модель Гельмгольца уже много лет ссылаются только как на начальную точку в истории математических моделей цвето-различения [92; 222]. Действительно, модель Гельмгольца очень быстро обнаружила свою несостоятельность в решении проблемы цветоразличения, но тем не менее она имеет не только исторический, но и теоретический интерес. Целый ряд идей, лежащих в основе модели Гельмгольца, без изменений входит во все последующие модели. Такова, например, идея применения в качестве модели различения цветов метрического многомерного пространства, в котором точки представляют отдельные цвета, а межточечные расстояния — соответственно цветовые различия. Затем Гельмгольцу принадлежит также идея физиологической интерпретации осей цветового пространства. В связи с этим будет полезно рассмотреть главные положения модели Гельмгольца.

Построение модели Гельмгольц начал с решения следующей проблемы: как можно различать цвета, основываясь на изменении интенсивности трех базисных процессов R , G , B , протекающих в приемниках сетчатки?

Пусть ΔI_R , ΔI_G и ΔI_B представляют минимальные величины изменения интенсивности, приводящие к активации соответствующие приемники, а ΔS — величина минимального цветового различия. Тогда ответом на вопрос будет следующее уравнение:

$$\Delta S = F(\Delta I_R, \Delta I_G, \Delta I_B). \quad (4.1.1)$$

Каким психофизиологическим требованием должна удовлетворять функция F в выражении (4.1)? Во-первых, ΔS не может быть отрицательным, поскольку цветовое различие не может быть меньше нуля (т. е. различия двух идентичных цветов). Далее, при $\Delta S = 0$ должно выполняться $\Delta I_R = \Delta I_G = \Delta I_B = 0$, поскольку цветовое различие может исчезнуть только в том случае, если ни один из приемников не меняет своей активности. Самая простая функция, которая удовлетворяет таким требованиям, это:

$$(\Delta S)^2 = (\Delta I_R)^2 + (\Delta I_G)^2 + (\Delta I_B)^2, \quad (4.1.2)$$

что в геометрических терминах может быть представлено как расстояние в трехмерном евклидовом пространстве (рис. 4.1.2).

Следующий вопрос, на который отвечал Гельмгольц, касался психофизической характеристики чувствительности приемников: сетчатки. Здесь Гельмгольц принял Фехнеровскую идею

$$\Delta S = k \frac{\Delta I}{I} \quad (4.1.3)$$

для каждого из приемников, но несколько модифицировал выражение (4.3), введя константы для учета изменений на очень низких и очень высоких уровнях интенсивности:

$$\Delta I_R = HR \frac{dx}{x}; \quad \Delta I_G = HG \frac{dy}{y}; \quad \Delta I_B = HB \frac{dz}{z}, \quad (4.1.4)$$

где

$$H = \frac{1}{1 + ax + by + cz} \quad (4.1.5)$$

и

$$R = \frac{Rx}{\alpha + x}; \quad G = \frac{Gy}{\beta + y}; \quad B = \frac{Bz}{\gamma + z}. \quad (4.1.6)$$

Константы α , β , γ интерпретировались Гельмгольцем как характеристики «собственного света» сетчатки, а термин H был введен для сохранения закона Вебера при максимальных уровнях яркости света.

Проверку своей модели Гельмгольц начал с расчета величины расстояния, соответствующей едва заметному различию. Для этого он упростил задачу, перейдя к измерению только яркостного различия между цветами.

Допустим, мы изменили яркость цвета на некоторую величину. Различие между бывшим и новым цветами также выражается как ΔS . При этом изменении активность цветоприемников изменяется в одном и том же отношении так, что

$$\frac{\Delta x}{x} = \frac{\Delta y}{y} = \frac{\Delta z}{z} = \Delta p. \quad (4.1.7)$$

Отсюда, учитывая уравнения (4.1.2) и (4.1.4), можно записать

$$(\Delta S)^2 = H \cdot (R^2 + G^2 + B^2) \Delta p.$$

Принимая, что на высоких уровнях яркости $H=1$, а R , G и B приближаются к константе k , Гельмгольц получил

$$(\Delta S)^2 = 1 \cdot (3k^2) \Delta p. \quad (4.1.8)$$

Использував теперь для расчета экспериментальные данные Кенига и Дитеричи [125] по различению яркостей, Гельмгольц вывел, что величина ΔS равна 0,018. Эту константу он использовал для вычисления функции цветоразличения $\Delta\lambda(\lambda)$ и получил хорошее соответствие между теоретической и экспериментальной функциями. На рис. 4.1.3 показаны две эти функции, сплошная линия.

представляет экспериментальные измерения Кенига и Дитеричи, а пунктирная — расчеты в модели Гельмгольца.

Когда же Гельмгольц попытался вывести из своей модели функции спектральной чувствительности первичных приемников, которые были бы согласованы с уже выведенной функцией цветоразличения, он потерпел неудачу. Полученные функции спектральной чувствительности имели два пика и очень мало соответствовали характеристикам приемников, на которых базировалась трехкомпонентная теория. Такие функции спектральной чувствитель-

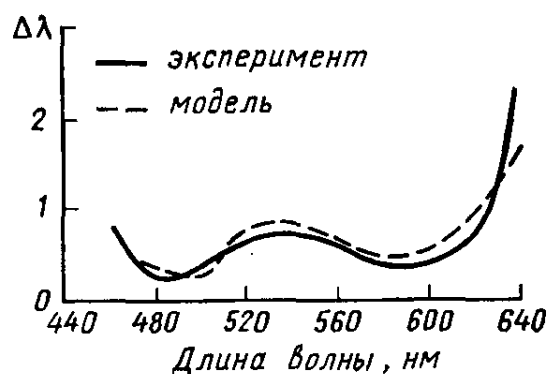


Рис 4.1.3. Сравнение экспериментальной функции цветоразличения [125] с теоретической функцией, выведенной из одностадийной модели Гельмгольца. Взято из Грехема [92]

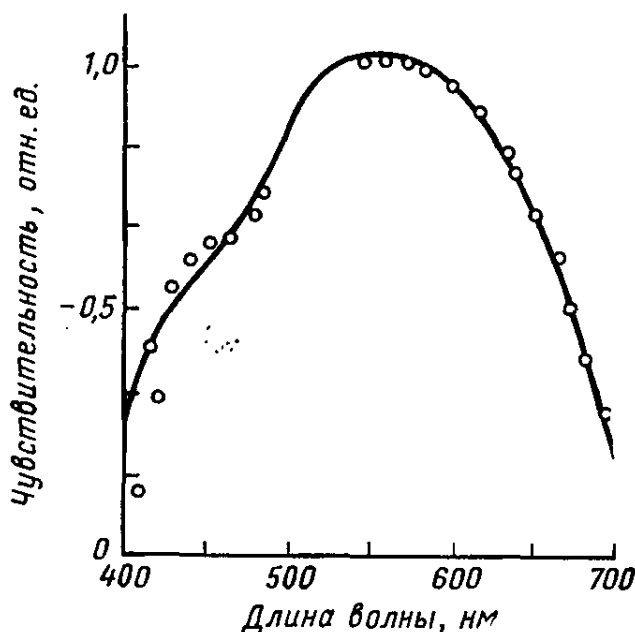


Рис. 4.1.4. Функция фотохимической спектральной чувствительности, полученная методом последовательного сдвига по спектру (точки). Линия представляет теоретические данные, выведенные из модели Стайлса

ности, хорошо согласующиеся с требованиями трехкомпонентной теории, уже были выведены Кенигом и Дитеричи на основании экспериментов по смешению цветов [126].

После Гельмгольца многие исследователи пытались найти более удачное решение, модифицируя различные параметры модели. В частности, Шредингер [175] модифицировал модель Гельмгольца, заменив выражение (4.1.3) следующей формой:

$$\Delta S = k \frac{\Delta I}{\sqrt{I}}. \quad (4.1.9)$$

Шредингер вывел из своей модели функции спектральной чувствительности первичных приемников, которые были согласованы с данными смешения цветов Кенига и Дитеричи [126], однако в этом случае оказалось невозможным вывести функцию цветоразличения из модели Шредингера [222].

Таким образом, модели Гельмгольца и Шредингера показывали, что функция цветоразличения не имеет прямой связи с функциями чувствительности приемников сетчатки, что служило решающим аргументом для отвержения трехкомпонентной одностадийной теории цветового зрения.

4.1.3. Модель Стайлса

Последняя серьезная попытка реанимации одностадийной трехкомпонентной теории была сделана Стайлсом [194]. Стайлс основывался на большом массиве измерений, проведенных методом двухцветного порога [193; 222]. По результатам этих измерений Стайлс вывел свои функции спектральной чувствительности рецепторов сетчатки. Это привело его к выводу, что вклад каждого приемника в цветоразличение не одинаков, он рассчитал пропорции вкладов приемников и изменил выражение (4.1.3) следующим образом:

$$\Delta S = \frac{f(I)}{K} \cdot \Delta I, \quad (4.1.10)$$

где $K_R = 1,28$; $K_G = 1,65$ и $K_B = 7,25$.

Функция f по Стайлсу характеризуется выражением

$$f(I) = \frac{9}{1 + 9 \cdot I}. \quad (4.1.11)$$

Тогда общее выражение для цветового различия будет иметь вид

$$(\Delta S)^2 = \left(\frac{9K_R}{1 + 9R} \Delta R \right)^2 + \left(\frac{9K_G}{1 + 9G} \Delta G \right)^2 + \left(\frac{9K_B}{1 + 9B} \Delta B \right)^2. \quad (4.1.12)$$

Из модели Стайлса оказалось возможным вывести значительно больше цветовых функций, чем из всех предыдущих моделей, построенных в рамках трехкомпонентной теории. В частности, Стайлс вывел функцию чувствительности к яркости для фотопического зрения, которая очень хорошо согласовывалась с экспериментальной функцией, полученной методом последовательного сдвига по спектру (рис. 4.1.4); далее, Стайлс показал, что функция цветоразличения $\Delta\lambda(\lambda)$, выведенная из его модели, также хорошо согласуется с экспериментальными данными. Некоторые проблемы возникли у Стайлса при построении на основе его модели однородного хроматического пространства. Построение такого пространства Стайлс основывал на определении метрических коэффициентов для локусов порогового различения, аналогичных эллипсам Мак Адама. В результате Стайлс получил поверхность с отрицательной кривизной, причем кривизна ее была максимальной для пурпурных цветов (на хроматической диаграмме МКО-31 это область с координатами $x=0,32$, $y=0,14$), а от этой области во все стороны монотонно убывала. Это означало су-

существенное расхождение с результатами Мак Адама. Кривизна поверхности по эллипсам Мак Адама получается положительной на большей центральной части хроматической диаграммы и только по краям диаграммы имеет отрицательные значения [139; 182]. Необходимо учитывать, однако, что представленные на хроматической диаграмме МКО-31 расчеты Стайлса качественно хорошо согласуются с экспериментальными данными Мак Адама, расхождения метрических коэффициентов нельзя считать принципиальными, поскольку уже 15%-ная ошибка измерений (при цветовом подравнивании ошибка может достигать и 30%) не позволяет оценить достаточно надежно кривизну поверхности по данным локального цветоразличения [85].

Попытки Стайлса расширить класс цветовых функций, выведенных из модели, оказались неудачными [222], и дальнейшего развития модель Стайлса уже не имела. На наш взгляд, причина отхода модели Стайлса на второй план заключалась не столько в отдельных недостатках самой модели (модель Стайлса как раз отличается большими возможностями для дальнейшего развития по отдельным характеристикам), сколько в общем изменении отношения к одностадийной концепции цветового зрения. Именно в 50-е и 60-е гг. в цветовой науке произошел коренной переход от одностадийной к двухстадийной концепции цветового зрения.

Глава 4.2

ДВУХСТАДИЙНАЯ ТЕОРИЯ И ЕЕ МОДЕЛИ

4.2.1. Модель Харвича и Джемсон

В историческом экскурсе в начале книги мы рассматривали причины отвержения одностадийной концепции и замены ее двухстадийной. И хотя первые идеи о втором звене цветового анализатора появились еще в начале нашего века, реально, в качестве сформировавшейся теории, двухстадийная концепция появляется только в 50-е годы. Первую математическую модель, основанную на широком круге экспериментальных измерений, предложили американские исследователи Харвич и Джемсон [104; 105].

Исходным массивом экспериментальных данных, которые использовали Харвич и Джемсон для построения своей модели, послужили функции спектральной валентности четырех геринговских цветов, которые были измерены методом кансилляций (рис. 2.4.10 и 2.5.18).

Поскольку эти функции были получены для равноэнергетического спектра, Харвич и Джемсон определили матрицу линейных коэффициентов, которые связывают функции спектральной валентности с функциями смешения цветов. (Как и большинство исследователей, Харвич и Джемсон использовали для этого функции Стандартного Наблюдателя МКО-31). Это показало, что в модели

Харвича и Джемсон выполняется вся феноменология смешения цветов:

$$\begin{aligned}(r-g) &= k_1 \cdot [1.01\bar{x} - \bar{y}], \\ (y-b) &= k_2 \cdot [0.4\bar{y} - 0.4\bar{z}], \\ (\omega-s) &= (k_3 - k_4) \cdot [0.01\bar{x} + 40\bar{y}] \simeq k_5\bar{y}.\end{aligned}\tag{4.2.1}$$

Последняя функция $(\omega-s)$ от длины волны представляет дифференциальную активность четырех нейрональных механизмов (r, g, b, y) , имеющих одинаковые значения относительной спектральной чувствительности, но разные — абсолютной, она представляет ахроматическую составляющую в модели Харвича и Джемсон. Коэффициенты k зависят от яркостного уровня стимулов и, в частности, для условий экспериментов Харвича и Джемсон они равны:

$$k_1 = k_2 = k_3 = 1, \quad k_4 = 0,95, \quad k_5 = 2,0.$$

Нетрудно видеть, что, варьируя коэффициенты, можно очень гибко управлять структурой модели, но отсутствие содержательной интерпретации этих коэффициентов существенно умаляет их ценность и приближает саму модель к типу моделей *ad hoc*.

Мы не будем здесь подробно рассматривать математические выкладки, позволяющие рассчитать то большое число цветовых функций, которые приводятся в работах Харвича и Джемсон. Все подробности можно найти в руководстве Грехема [92]. В качестве примера рассмотрим только, как измеряется в модели Харвича и Джемсон первый порог насыщенности. (Экспериментальные измерения этой функции уже приводились на рис. 2.5.6.) Исходя из уравнений (4.2.1) показатель насыщенности спектрального света определяется следующим образом:

$$P_\lambda = \frac{(|r-g| + |y-b|)_\lambda}{(|\omega-s|)_\lambda}.\tag{4.2.2}$$

Выражение (4.2.2) определяет вклад хроматической и ахроматической компонент в показатель насыщенности P_λ для единицы яркости. Для любого выбранного значения яркости L_λ надо вместо единицы в числителе и знаменателе проставить это значение и тогда получится

$$P_\lambda = \frac{L_\lambda \cdot (|r-g| + |y-b|)_\lambda}{L_\lambda \cdot (|\omega-s|)_\lambda}.\tag{4.2.3}$$

Условия эксперимента для измерения первого порога насыщенности (см. ч. 2, гл. 5) предусматривают, что не только ахроматическая компонента спектрального света участвует в выражении (4.2.3), но и константная ахроматическая компонента белого све-

та, к которому подмешивается спектральный. Поэтому для смеси белого и спектрального света выражение (4.2.3) примет вид

$$P_{\lambda} = \frac{L_{\lambda} (|r-g| + |y-b|)_{\lambda}}{L_{\lambda} (|w-s|_{\lambda} + L_w (w-s)_{\lambda})}. \quad (4.2.4)$$

Пороговое значение P_{λ} также есть некоторая константа, поскольку в однородном цветовом пространстве пороговая величина везде сохраняется константной по определению. Таким образом, в уравнении (2.4) оказываются известными все параметры, за исключением L_{λ} . Подставив для каждой длины волны в выражении (4.2.4) значения $|r-g|_{\lambda}$, $|y-b|_{\lambda}$, $|w-s|_{\lambda}$ из уравнений (4.2.1) и пользуясь константами P_{λ} и L_w , можно определить L_{λ} и рассматривать его как приращение от нулевого значения, т. е.

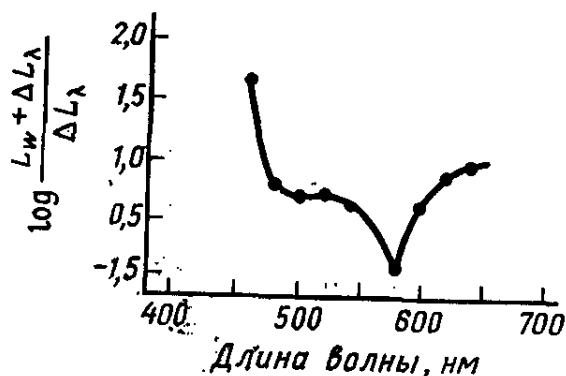


Рис. 4.2.1. Функция первого порога насыщенности для монохроматических цветов, выведенная Харвичем и Джемсон из двухстадийной модели

$$\Delta L_{\lambda} = L_{\lambda} - 0,$$

и соответственно определить для каждой длины волны отношение

$$(L_w + \Delta L_{\lambda}) / \Delta L_{\lambda}.$$

Функция $(L_w + \Delta L_{\lambda}) / \Delta L_{\lambda}$ от длины волны, полученная Харвичем и Джемсон, довольно хорошо соответствует экспериментальным измерениям (рис. 4.2.1).

4.2.2. Модель Воса и Уолравена

Из математических моделей, разрабатываемых в рамках двухстадийной концепции, наиболее развитой в настоящее время является шаровая модель Воса и Уолравена [213; 214]. Вос и Уолравен приняли на вооружение все основные идеи Гельмгольца, за исключением характеристики дифференциальной чувствительности рецепторных приемников. Здесь они использовали идею Шредингера о том, что рецепторы работают не по закону Вебера, а по закону корня квадратного, или, как он сейчас называется, по закону Де Врие—Роуза [56; 51; 29]. Обоснование такой характеристики рецепторов они определяют тем, что на низких уровнях яркости, где закон Вебера не выполняется, дифференциальная чувствительность рецептора ограничивается фотонным шумом. В этом случае отношение сигнал/шум на выходе рецептора можно интерпретировать в терминах пуассоновского распределения:

$$P (\text{сигнал/шум}) = \frac{[dN]}{\sqrt{N}}, \quad (4.2.5)$$

где N — среднее число поглощенных квантов энергии за единицу времени.

Оставляя в силе положение Гельмгольца, что общие выходные характеристики приемников сетчатки должны быть положительны и определяться квадратичной формой, Вос и Уолraven определяют первую (рецепторную) стадию следующим образом:

$$(ds)^2 = \left(\frac{dR}{\sqrt{R}} \right)^2 + \left(\frac{dG}{\sqrt{G}} \right)^2 + \left(\frac{dB}{\sqrt{B}} \right)^2, \quad (4.2.6)$$

где R , G и B — выходные реакции рецепторов.

Выражение (4.2.6), представленное в виде системы взаимортогональных координат R , G и B , характеризует цветовой стимул как точку в трехмерном евклидовом пространстве с осями $\sqrt{R}$, $\sqrt{G}$ и $\sqrt{B}$. Длина радиуса-вектора цветовой точки в таком пространстве, определенная как

$$T^2 = (\sqrt{R})^2 + (\sqrt{G})^2 + (\sqrt{B})^2, \quad (4.2.7)$$

будет характеризовать яркость цвета как сумму реакций рецепторов

$$T = R + G + B. \quad (4.2.8)$$

В этом случае цветовое пространство Воса и Уолravenа представляет собой шар в трехмерном евклидовом пространстве, где декартова система координат интерпретируется как активность трех рецепторов сетчатки, а длина радиуса-вектора цветовой точки внутри шара представляет яркость цветового стимула. Равнояркие цвета располагаются в этом пространстве на поверхности шара фиксированного радиуса.

Однако различение сигналов связано не с первой стадией анализа, а со второй. Вторую стадию анализа представляют один яркостный (неоппонентный) канал T (уравнение 4.2.8) и два хроматических (оппонентных) канала F и S . Хроматические каналы так же, как и яркостный, определяются из выходных реакций рецепторов:

$$F = R/G \quad (\text{красно-зеленый канал}) \quad (4.2.9)$$

и

$$S = (R + G)/B. \quad (\text{желто-синий канал})$$

Цветовое различие определяется работой этих трех каналов L , F и S следующим образом:

$$(dS)^2 = k_1 \left(\frac{dS}{\tau_S} \right)^2 + k_2 \left(\frac{dF}{\tau_F} \right)^2 + k_3 \left(\frac{dL}{\tau_L} \right)^2. \quad (4.2.10)$$

В уравнении (4.2.10) параметры τ характеризуют фактор неопределенности стимула, а константы k определяют вес каждого из каналов на второй стадии в цветоразличении.

В шаровой модели Воса и Уолravenа оппонентные каналы F и S представлены широтой и долготой так, что каждый стимул,

представленный точкой шара, может быть задан как в системе декартовых координат R , G и B , так и в системе полярных координат F , S и T (рис. 4.2.2).

С помощью основных уравнений (4.2.6; 4.2.10) Вос и Уолравен смогли вывести целый ряд цветовых функций для разных уровней яркости и для разных типов цветового зрения (трихроматического и дихроматического). Хотя количественное совпадение теоретических и экспериментальных функций не всегда было одинаково

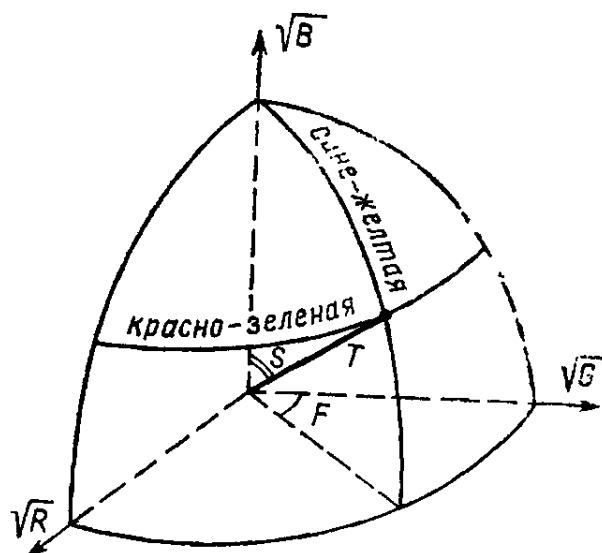


Рис. 4.2.2. Шаровая модель Воса и Уолравена. Три декартовы координаты представляют три рецепторных механизма, а три шаровые координаты — красно-зеленую, синие-желтую и яркостную характеристики. Взято из Воса и Уолравена [213; 214]

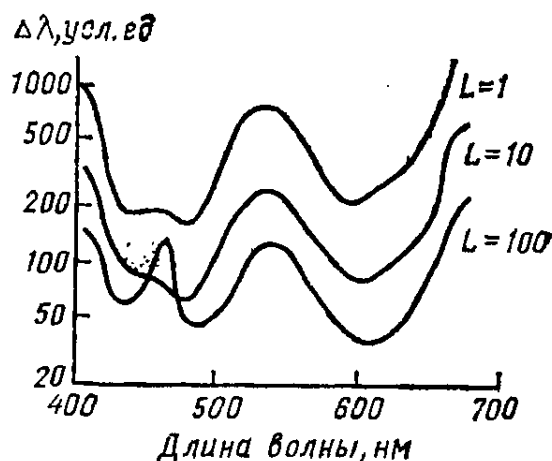


Рис. 4.2.3. Функции цветоразличения для низкого, среднего и высокого уровней яркости спектральных цветов, выведенные Восом и Уолравеном из двухстадийной модели. Взято из Воса и Уолравена [213; 214]

хорошим, качественно теоретические функции полностью соответствовали экспериментальным. В качестве примера на рис. 4.2.3 приведены функции цветоразличения $\Delta\lambda(\lambda)$ для трех уровней яркости: низкого, среднего и высокого. Их можно сравнить с рис. 2.5.3, на котором приводятся аналогичные данные Сигеля [181].

Вывод цветовых функций с учетом разных уровней яркости в модели Воса и Уолравена является существенным продвижением в разработке двухстадийной концепции, однако отсутствие содержательной интерпретации коэффициентов в уравнении (4.2.10) (как и в примере с моделью Харвича и Джемсон) дает слишком много степеней свободы модели и тем самым ограничивает ее психофизиологический смысл.

ТРЕХСТАДИЙНАЯ МОДЕЛЬ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

4.3.1. Достижения и недостатки одно- и двухстадийных теорий

Главным достижением XIX в. в исследовании цветового зрения явилась математическая модель смещения цветов, основанная на трехкомпонентной теории Юнга—Гельмгольца. Ее теоретическое значение состояло в установлении прямой связи между феноменами цветового смещения и тремя светочувствительными приемниками сетчатки, а практическое — в разработке системы спецификации цвета по спектральному составу излучения (Стандартный Наблюдатель МКО-31) [7; 222].

Последующая работа исследователей была направлена на попытку расширить эту модель за счет включения в нее феноменов цветоразличения. Конец XIX в. и первая половина XX в. отмечены многочисленными, но неудачными попытками решить эту проблему в рамках трехкомпонентной теории. Эти неудачи привели к пересмотру теоретических позиций и разработке новой, двухстадийной теории цветового зрения, в которой периферическое рецепторное звено анализа спектрального состава излучения было дополнено центральной системой двух цветоопponentных и одного яркостного неопponentного механизмов. Частичный обзор этих подходов, изложенный в двух первых главах этой части, и ранее, в историческом экскурсе, дает некоторое представление о проблемах. Более полный и подробный обзор можно найти в работах Грехема [92], Джадда и Вышецки [7], а также Вышецки и Стайлса [222].

Наиболее распространенная математическая модель двухстадийной теории представляет собой трехмерное цветовое пространство, в котором три декартовы координаты характеризуют один неопponentный яркостный канал и два цветоопponentных — хроматических канала зрительной системы. Субъективные психофизические характеристики цвета в такой модели определяются цилиндрическими координатами так, что горизонтальный угол в плоскости хроматических координат представляет цветовой тон, вертикальная относительно этой плоскости ось — воспринимаемую яркость (светлоту), а радиальное расстояние от вертикальной оси — насыщенность цвета (рис. 4.3.1). В предыдущей главе рассматривалась одна из первых моделей такого типа (модель Харвича и Джемсон), но аналогичные модели предлагаются и в других работах (см., например, Де Валуа [209] или Бертудис и Глезер [5; 54]).

Другой тип двухстадийной модели представляет модель Воса и Уолравена, где три евклидовы координаты интерпретируются как три рецепторных приемника, а две цветоопponentные и яркостная системы представлены шаровыми координатами этого пространства (двумя углами и радиусом соответственно). Цветовой тон и насыщенность при фиксированной яркости определяются соответ-

ственно долготой и широтой на поверхности шара определенного радиуса (рис. 4.2.2).

Математические модели цветового зрения, основанные на двухстадийной теории, успешно решили задачу описания в единых терминах как смещения цветов, так и дифференциальной чувствительности к яркостным и цветовым характеристикам излучения.

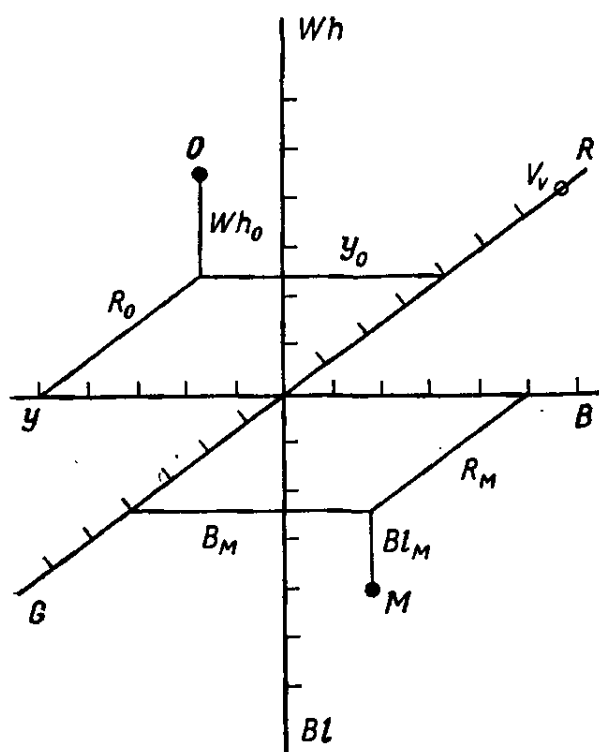


Рис. 4.3.1. Трехмерная двухстадийная модель цветового зрения. Декартовы координаты представляют две хроматические $R-G$, $b-y$ и одну яркостную $Wh-Bl$ составляющие цвета (точка O или M). Цилиндрические координаты точки в этом же пространстве представляют психофизические характеристики цвета (тон, насыщенность, светлоту)

Материалы части II этой книги показывают, что двухстадийная теория получает существенное подтверждение со стороны нейрофизиологии цветового зрения. Методами микроспектрофотометрии и методами регистрации электрической активности одиночных рецепторных и нервных клеток было доказано существование трех типов рецепторов в сетчатке человека и животных с трихроматическим зрением, а также наличие в сетчатке, НКТ и коре нейронов с различными цветоопонентными характеристиками.

Благодаря этим достижениям психофизические и нейрофизиологические исследования цветового зрения не только расширялись, но и углублялись, и в результате были получены новые данные по различению яркости и цвета, показывающие что цветовое зрение характеризуется более сложной организацией, чем это следует из двухстадийной теории. Психофизические исследования выявили две такие существенные

особенности цветового зрения: во-первых — обнаружилась неаддитивность цветоразличения, что поставило проблему согласования шкал малых и больших различий в рамках одной метрической модели; во-вторых — было показано, что ахроматическое зрение не ограничивается светлотой, т. е. собственно яркостной характеристикой излучения, а включает в себя другую ахроматическую составляющую, которая совместно с хроматической составляющей формирует насыщенность цвета.

С этим положением согласуются результаты нейрофизиологических исследований, которые показывают, что в зрительной системе передача информации не только о спектральном составе излучения, но и об интенсивности излучения идет по двум реципрокным каналам: при усилении яркости излучения одни клетки моно-

тонно увеличивают свою активность, а другие — так же монотонно уменьшают свою активность, а при ослаблении наоборот — активируется второй тип нейронов, а первый тип инактивируется. Перекрытие рецептивных полей этих клеток дает возможность рассматривать их как одну двухканальную систему, функционирующую по реципрокному принципу Юнга.

Эти данные позволяют отнестись критически к двум важнейшим априорным положениям двухстадийной концепции цветового зрения, которые входят во все ее математические модели. Первое положение касается тождественности метрических структур порогового и надпорогового цветоразличения в том смысле, что надпороговое различие есть просто интеграл пороговых различий. Второе положение — о сохранении так называемой трехмерности цветовых характеристик на разных стадиях анализа сигналов. На рецепторном уровне — это три светочувствительных приемника, на клеточном уровне — три нейронных механизма: красно-зеленый, сине-желтый и яркостный. Этому соответствуют трехкомпонентность цветового смещения и трехмерность сенсорного образа — цветовой тон, насыщенность и светлота.

Рассмотрим для примера трудности, которые возникают в трехмерной модели при описании насыщенности цвета. Поскольку в кодировании цветового тона участвуют оба цветоопponentных канала, а третий канал передает только яркостную информацию, то для насыщенности не остается независимого механизма. То есть либо информация о насыщенности передается только в системе цветоопponentных каналов (это позволяет представить ее в трехмерной модели независимой характеристикой, но не согласуется с психофизическими данными, показывающими, что насыщенность определяется не только хроматической, но и ахроматической составляющей цветового зрения), либо в кодировании насыщенности участвует яркостный канал цветового зрения, но тогда насыщенность не может быть представлена в трехмерной модели независимо от светлоты, что опять же противоречит психофизической феноменологии.

Принципиально новый подход к построению математической модели цветового зрения, который в этой книге обозначен как трехстадийная концепция, открывает нейрофизиологическая теория детекторов и психофизический метод многомерного шкалирования больших, надпороговых различий. Примеры таких подходов моделей рассматриваются в последующих разделах этой главы.

4.3.2. Модель Гуса

В последние несколько лет внимание исследователей привлекает модель, разрабатываемая Гусом и его сотрудниками [96; 98; 99]. Она основывается на концепции Мюллера, которую иногда называют трехстадийной, поскольку опponentные каналы в этой концепции подвергаются двухкратному преобразованию. Од-

нако, поскольку эти преобразования не меняют качественно оппонентный характер функций, а служат лишь количественным уточняющим фактором, теория Мюллера относится по существу к двухстадийным концепциям, в которых первая стадия характеризует рецепторный уровень, а вторая стадия — систему оппонентных каналов, передающих информацию прямо в центральные механизмы восприятия, только здесь она интерпретируется совместно с другими сенсорными качествами в виде отдельных характеристик целостного предметного образа.

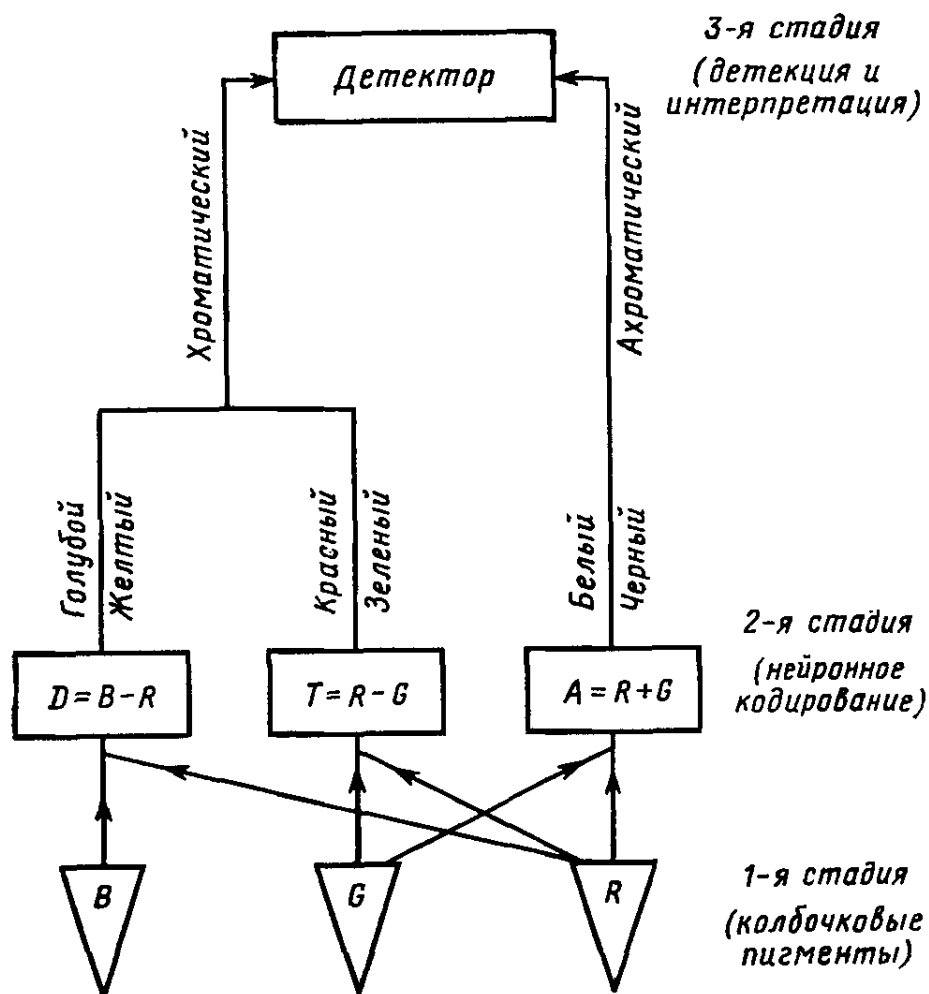


Рис. 4.3.2. Блок-схема «трехстадийной» модели Гуса и др. [98; 99]. (описание в тексте)

Это хорошо видно на рис. 4.3.2, где изображена блок-схема нейронной сети, реализующей цветовой анализ излучений в соответствии с моделью Гуса, Месиффа и Бенцшавеля [99]. Рецепторная стадия в этой модели характеризуется тремя функциями спектральной чувствительности $\bar{r}$, $\bar{g}$ и $\bar{b}$, соответствующими функциям рецепторных пигментов, найденным Смитом и Покорни (1975). На второй стадии активность рецепторов преобразуется в два оппонентных (T , D) и один неоппонентный (A) каналы следующим образом:

$$\begin{aligned}
T &= m_1 \cdot (0,955\bar{r} - 1,284\bar{g}), \\
D &= m_2 \cdot (-0,025\bar{r} + 0,048\bar{b}), \\
A &= m_3 \cdot (0,597\bar{r} + 0,365\bar{g}).
\end{aligned}
\tag{4.2.1}$$

От трех каналов T , D и A информация передается к детекторам цвета, представляющим «третью» стадию в модели Гуса и соавторов. Однако в модели не рассматривается, какая именно переработка информации происходит на этом уровне, т. е. в чем специфичность этого уровня.

4.3.3. Трехстадийная модель ахроматического зрения

В работах Фомина и др. [45], Соколова и Измайлова [29] рассматривается трехстадийная модель ахроматического зрения, базирующаяся на принципе двухканального кодирования интенсивности в зрительной системе [117] и разделении яркостной составляющей излучения от собственно ахроматической составляющей цвета [13].

Блок-схема такой модели приведена на рис. 4.3.3. На первой стадии анализ интенсивности излучения осуществляется фотопическими рецепторами сетчатки. Принципы этой работы рецепторов изложены во многих руководствах по психофизике и физиологии зрения (см., например, Вышецки и Стайлс [222]). Суммарный сигнал от трех типов рецепторов сетчатки ($\log L$) передается в нейрональную сеть, которая содержит два реципрокно функционирующих канала — световой (B) и темновой (D). Эта двухканальная сеть представляет вторую стадию анализа интенсивности излучения.

B -канал преобразует приходящий к нему сигнал по закону синуса:

$$\log L \rightarrow \sin \log L, \tag{4.3.2a}$$

а D -канал — по закону косинуса:

$$\log L \rightarrow \cos \log L. \tag{4.3.2б}$$

Выходы двух каналов конвергируют на набор нейронов-детекторов $T_1, \dots, T_n$. Таким образом, каждый детектор имеет два входных синапса для B -канала и D -канала. Каждый из этих входов характеризуется определенным коэффициентом синаптической передачи. Каждый детектор отличается своим специфическим набором этих коэффициентов, его можно назвать двумерным вектором связей.

В соответствии со сферической моделью ахроматического зрения, рассмотренной в работах Фомина и др. [45] и Соколова, Измайлова [29], коэффициенты связей каждого детектора подчиняются закону сферичности

$$\beta_i^2 + \sigma_i^2 = 1, \tag{4.3.3}$$

где β_i и σ_i — коэффициенты связи B - и D -каналов с i -м детектором. Сигнал, приходящий на i -й детектор от B -нейрона, преобразуется после синаптической передачи в

$$\sin \log L_i \rightarrow \beta_i \sin \log L_i, \quad (4.3.4)$$

а сигнал, приходящий на этот же детектор от D — нейрона — в

$$\cos \log L_i \rightarrow \sigma_i \cos \log L. \quad (4.3.5)$$

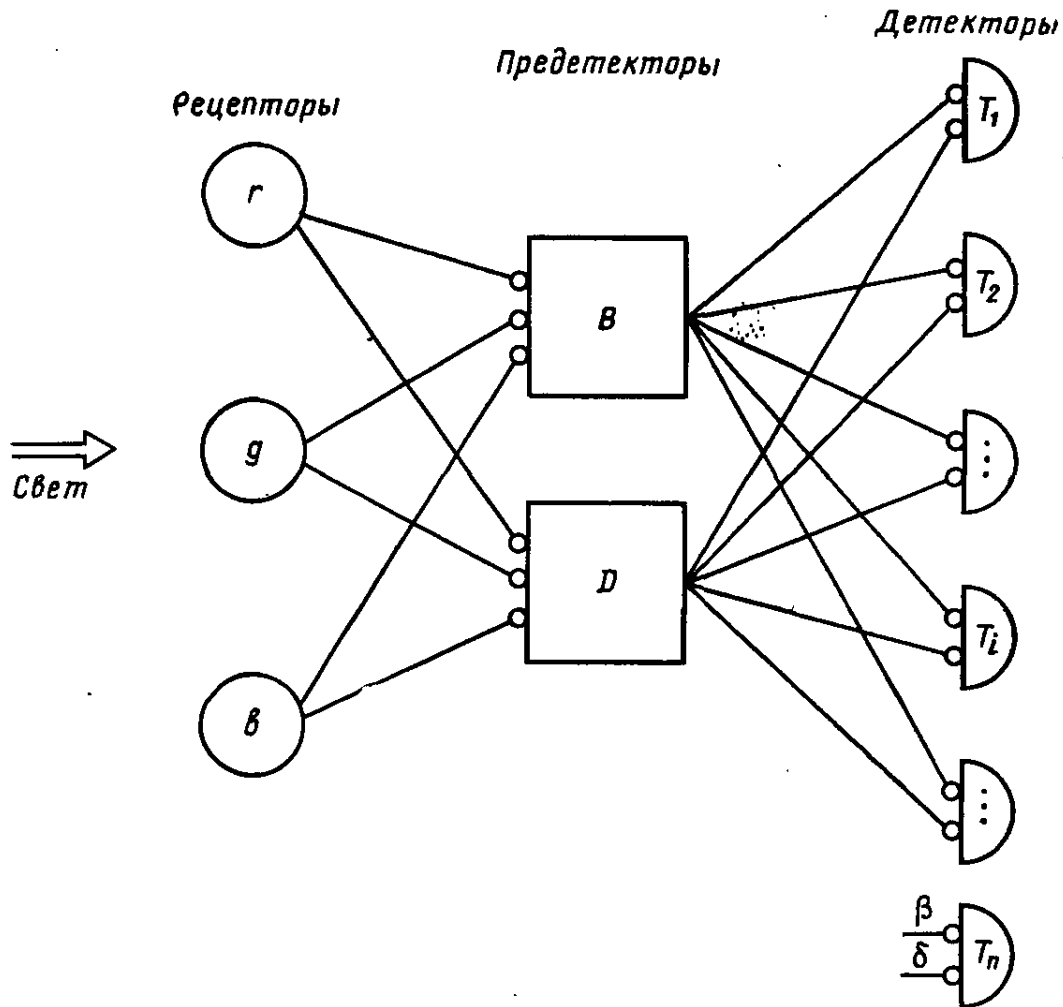


Рис. 4.3.3. Блок-схема трехстадийной модели ахроматического зрения (описание в тексте)

Каждый i -й детектор интенсивности интегрирует оба этих сигнала в величину T , равную скалярному произведению вектора возбуждений предетекторов на вектор связи i -го детектора с предетекторами:

$$T = \beta_i \sin \log L + \sigma_i \cos \log L. \quad (4.3.6)$$

Из выражений (4.3.3) и (4.3.6) следует, что, несмотря на то что на каждый детектор поступает один и тот же выходной сигнал от предетекторов, величина возбуждения T для каждого детектора будет разной, но один из них, и всегда только один, будет иметь максимальное возбуждение $T_{\max} = 1$. Это детектор, у которого век-

тор связей $\beta_i \delta_i$ будет коллинеарен вектору возбуждения преддетекторов $[\sin \log L, \cos \log L]$, т. е. выражение (4.3.6) будет эквивалентно выражению (4.3.3).

Таким образом, анализ светового излучения, который начинался на уровне рецепторов, завершается избирательным возбуждением специализированного коркового нейрона — детектора. В этот анализ включается вся сеть, все три ее звена: рецепторы, двухканальная система преддетекторов и детекторы. Причем детекторы в этой модели играют основную роль в яркостной спецификации излучения, которая становится возможной именно благодаря структуре синапсов детектора. Поэтому детекторы представляют третью стадию сенсорного анализа излучения, а не часть системы перцептивной интерпретации, как в модели Гуса и др. [99].

Представим вектор возбуждения на графике (рис. 4.3.4), где по осям отложено возбуждение нейронов D -канала (ось абсцисс) и B -канал (ось ординат). Обозначим их кратко B - и D -нейронами.

При отсутствии света B -нейрон не возбужден, а D -нейрон возбужден максимально. Вектор возбуждения совпадает с осью абсцисс. При максимально ярком свете B -нейрон возбужден максимально, а D -нейрон заторможен. Вектор возбуждения совпадает с осью ординат. При разной яркости света вектор возбуждения занимает различные промежуточные положения. Яркость света, определяя соотношение возбуждения B - и D -нейронов, однозначно связана с направлением двумерного вектора возбуждения. При изменении яркости стимула вектор меняет свое направление в пределах от 0 до 90°. Точки на участке окружности между 0 и 90° соответствуют отдельным селективным детекторам интенсивности. При этом номер максимально возбужденного детектора однозначно связан с направлением вектора возбуждения. Минимальный угол, разделяющий соседние селективные детекторы, характеризует разностный порог между едва заметно различными сигналами Δd . Угол, разделяющий селективные детекторы, является мерой субъективного различия между сигналами, которые привели к возбуждению соответствующие селективные детекторы. Дуга, стягивающая этот угол, соответствует суммарному числу Δd . Воспринимаемое различие между сигналами i и j измеряется евклидовым расстоянием между концами векторов возбуждений, вызванных сравниваемыми стимулами (d_{ij}):

$$d_{ij}^2 = [\sin \log L_i - \sin \log L_j]^2 + [\cos \log L_i - \cos \log L_j]^2. \quad (4.3.7)$$

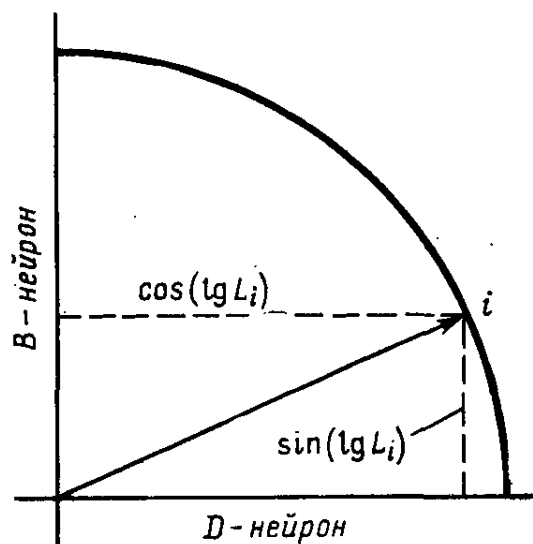


Рис. 4.3.4. Спецификация яркости светового излучения в сферической модели ахроматического зрения [29]

Это значит, что субъективные различия измеряются хордами, стягивающими соответствующие дуги. Такая метрика отражает эффект субъективной недооценки больших субъективных различий по отношению к сумме пороговых различий. Это выражение легко упрощается как разность синусов и разность косинусов:

$$d_{ij}^2 = \left(2 \cos \frac{\log L_i + \log L_j}{2} \sin \frac{\log L_i - \log L_j}{2} \right)^2 + \\ + \left(-2 \sin \frac{\log L_i + \log L_j}{2} \sin \frac{\log L_i - \log L_j}{2} \right)^2.$$

Произведем возведение в квадрат и вынесение за скобки и получим

$$d_{ij}^2 = 4 \left(\sin^2 \frac{\log L_i - \log L_j}{2} \right) \left(\cos^2 \frac{\log L_i + \log L_j}{2} + \sin^2 \frac{\log L_i + \log L_j}{2} \right).$$

Упростим выражение в скобках, что даст

$$d_{ij}^2 = 4 \sin^2 \left(\frac{\log L_i - \log L_j}{2} \right) \cdot 1,$$

откуда

$$d_{ij} = 2 \sin \left(\frac{1}{2} \log \frac{L_i}{L_j} \right). \quad (4.3.8)$$

После введения поправочных коэффициентов для очень маленьких и очень больших яркостей получим

$$d_{ij} = 2 \sin \left(\frac{A}{2} \log \frac{L_i + B}{L_j} \right), \quad (4.3.9)$$

где A — коэффициент, нормирующий различие по максимуму яркости, B — поправка для пороговой яркости. Эти коэффициенты характеризуют максимальное и минимальное (1 порог) различия соответственно.

4.3.4. Трехстадийная модель хроматического зрения

Результаты многомерного шкалирования больших цветовых различий между равнояркими стимулами, рассмотренные в гл. 5 первой части книги, позволяют построить трехстадийную модель хроматического зрения. Блок-схема этой модели, взятая из работы Соколова и Измайлова [29], приведена на рис. 4.3.5. Как и в случае модели ахроматического зрения, входное звено этой нейронной сети, осуществляющей хроматический анализ световых излучений, представлено тремя типами рецепторов с максимумами чувствительности в коротковолновой, средневолновой и длинноволновой частях видимого спектра. Далее информация обрабатывается в системе двух оппонентных хроматических каналов ($r-g$ и $y-b$) и одного неоппонентного ахроматического канала ($Wh-bk$).

Выходы этих каналов имеют синаптические связи с цветоселективными нейронами коры — детекторами цвета. Как показано в работах Измайлова [12; 14], Соколова, Измайлова [184; 29], коэффициенты связей каждого детектора с тремя преддетекторными каналами также характеризуются сферической структурой

$$\alpha_i^2 + \gamma_i^2 + \varphi_i^2 = 1. \quad (4.3.10)$$

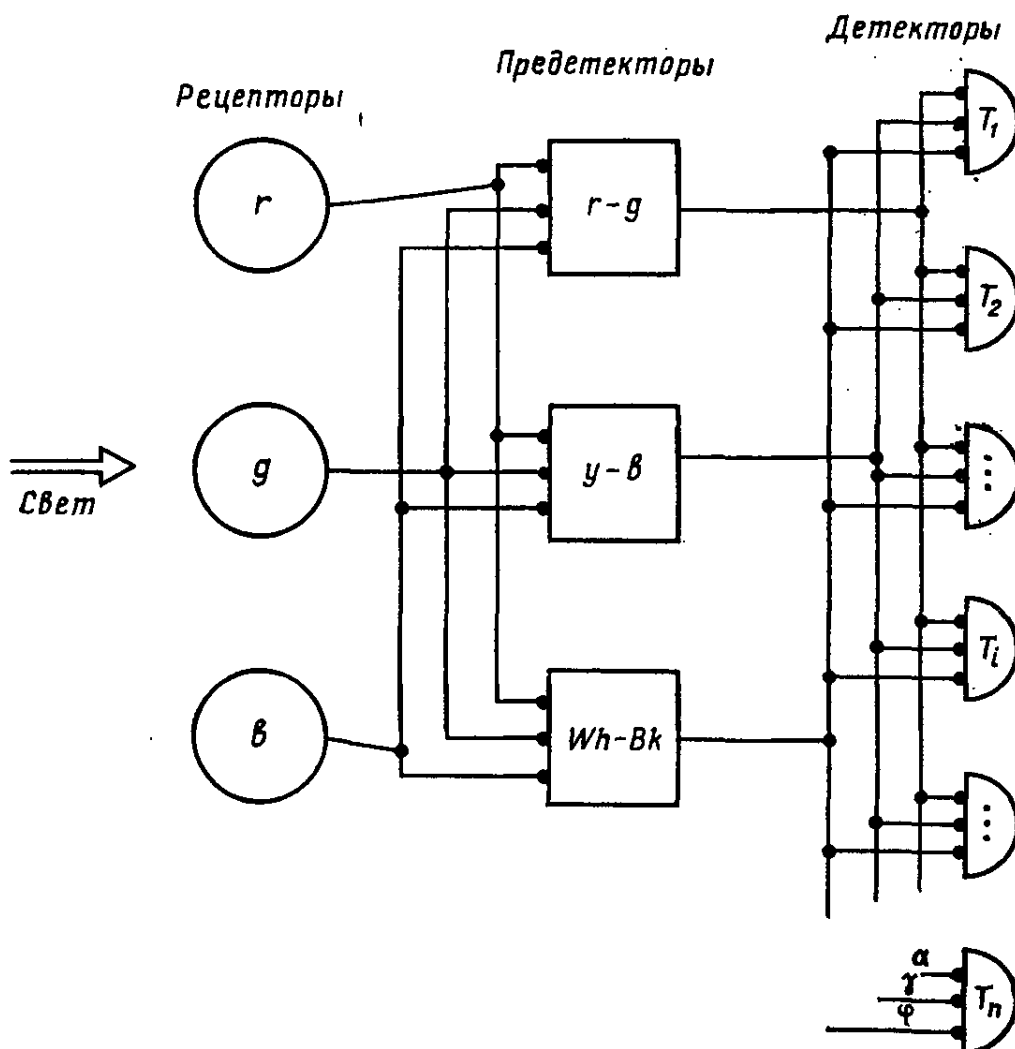


Рис. 4.3.5. Блок-схема трехстадийной модели хроматического зрения (описание в тексте)

В работах Соколова и Измайлова [184; 29] приводится система преобразований, связывающая эти три характеристики (α , γ , φ) с функциями смещения цветов МКО-31 ($\bar{X}$, $\bar{Y}$, $\bar{Z}$):

$$\begin{aligned} X_1 &= 0,922\bar{X} - 0,853\bar{Y} - 0,069\bar{Z}, \\ X_2 &= 0,173\bar{X} + 0,189\bar{Y} - 0,036\bar{Z}, \\ X_3 &= 0,344\bar{X} + 0,346\bar{Y} + 0,132\bar{Z}, \\ R^2 &= (X_1^2 + X_2^2 + X_3^2), \\ \alpha &= X_1/R, \quad \gamma = X_2/R, \quad \varphi = X_3/R. \end{aligned} \quad (4.3.11)$$

Трехстадийная модель хроматического зрения, основанная на экспериментальных данных по оценке больших цветовых различий, позволила теоретически описать не только феномены смешения цветов [12], но и вывести аналитически все функции порогового цветоразличения (рис. 2.4.5, 2.5.17; 2.5.46) [29; 14].

4.3.5. Общая трехстадийная модель цветового зрения

Результаты экспериментального исследования взаимосвязи между нейрональной сетью ахроматического зрения, представленной на рис. 4.3.3, и нейрональной сетью хроматического зрения, представленной на рис. 4.3.5, было проведено в работе Измайлова [14].

С этой целью методом многомерного шкалирования была построена пространственная модель различения монохроматических и ахроматических цветов разной яркости. В результате анализа оказалось, что множество цветов разной яркости можно расположить только в четырехмерном евклидовом пространстве, если исходить из условия линейных соотношений между цветовыми различиями и межточечными расстояниями.

Как и в случае только ахроматических или только хроматических стимулов, цвета разной яркости заполняют не все четырехмерное пространство, а образуют в нем гиперсферу. Случайные отклонения цветовых точек от гиперсферы, измеряемые как вариативность радиуса гиперсферы, не превышают 14%.

Сферическая модель цветового зрения, основанная на этих данных, позволила установить, что каждый цвет может быть представлен как в системе четырех нейрофизиологических характеристик (красно-зеленый, сине-желтый, световой и темновой каналы зрительной системы), определяемых декартовыми координатами цветовой точки, так и в системе психофизических характеристик (цветовой тон, насыщенность, светлота), определяемых сферическими координатами этой же цветовой точки. При этом две хроматические характеристики цвета (красно-зеленая и сине-желтая), будучи представлены как функции двух первых координат спектральных цветов от длины волны, полностью совпадают с аналогичными характеристиками, полученными для равноярких цветов (рис. 2.5.17), а две другие, ахроматические характеристики (световая и темновая), будучи представлены как функции третьей и четвертой координат ахроматических цветов от яркости, полностью совпадают с аналогичными характеристиками, полученными ранее только для ахроматических стимулов [29; 14]. Кроме того, оказалось, что ахроматическая координата хроматического пространства, представленная в уравнении 4.3.10 символом φ , является производной от двух ахроматических координат четырехмерного цветояркостного пространства так, что

$$\varphi^2 = \beta^2 + \sigma^2. \quad (4.3.12)$$

Таким образом, удалось выявить, что общая нейрональная сеть, осуществляющая в зрительной системе цветовой анализ спектрального состава и интенсивности излучения, представляет собой трехзвенную структуру, блок-схема которой уже была приведена на рис. 1.5 в историческом обзоре. Входное рецепторное звено этой сети остается неизменным при анализе как спектрального состава, так и интенсивности излучения. Второе, пострецепторное (или преддетекторное) звено представляет собой две однотипные подсистемы (хроматическую и ахроматическую), каждая из которых состоит из двух реципрочно активирующихся каналов ($r-g$ и $y-b$ в хроматической подсистеме и B и D в ахроматической).

Информация из этих четырех каналов передается на множество цветowych детекторов, представляющих третье звено нейрональной сети. Синаптические входы каждого детектора характеризуются сферической структурой так, что

$$\alpha_i^2 + \gamma_i^2 + \beta_i^2 + \sigma_i^2 = 1, \quad (4.3.13)$$

где i — индекс детектора.

При анализе ахроматических сигналов активируются только световой и темновой каналы, которые передают возбуждения на входы β и σ детекторов. Хроматические планы не активируются, через входы α и γ идет нулевая информация, и поэтому общая нейрональная сеть функционирует в редуцированном виде, как это и наблюдается в опытах с ахроматическими сигналами (рис. 2.5.22 и уравнение 4.3.3).

При анализе равноярких цветов активируются все четыре канала пострецепторной сети, но, хотя абсолютные значения возбуждений в каналах B и D меняются при изменении стимулов, отношение возбуждений остается константным, поэтому общая нейрональная сеть также функционирует в редуцированном виде, хотя и иначе, чем в предыдущем случае (уравнение 4.3.10 и 4.3.12).

И только когда излучение меняется и по спектральному составу, и по интенсивности, можно наблюдать общую работу всех элементов цветового анализатора.

Представленная на рис. 1.5 модель цветового анализатора предусматривает три стадии анализа излучения. На первой, рецепторной стадии излучения классифицируются только по качественному признаку: одинаковые — разные. На второй, преддетекторной стадии осуществляется дальнейшая дифференциация излучений на хроматические и ахроматические за счет функционирования двух независимых механизмов для кодирования сенсорного образа. Один из них служит нейрофизиологической основой такой сенсорной характеристики цвета, как цветовой тон, а другой — основой светлоты цвета. На третьей стадии — детекторной — осуществляется интеграция этих характеристик — хроматической и ахроматической — в целостный сенсорный образ. В процессе этой специфически нейрональной интеграции формируются не только две основные сенсорные характеристики стимула — тон и светлота, но

дополнительно, за счет сферической структуры синапсов детектора, образуется еще одна цветовая характеристика — насыщенность.

Это означает, что насыщенность, в отличие от цветового тона и светлоты, является исключительно психофизиологической характеристикой и объясняет, почему она не имеет своего физического коррелята.

В заключение необходимо отметить, что специфика трехстадийной концепции цветового зрения, развиваемой авторами этой книги, заключается в том, что обоснование необходимости третьей стадии анализа светового излучения прямо следует из структуры сферической модели различения цветовых стимулов, в которой набор оппонентных (хроматических) и неоппонентных (ахроматических) характеристик излучения преобразуется в систему тон — насыщенность — светлота за счет специальной сферической структуры взаимоотношения между этими характеристиками. А структура сферической модели в свою очередь следует непосредственно из экспериментальных измерений больших надпороговых различий.

Таким образом, если одностадийная концепция базировалась на опытах по смешению цветов, двухстадийная концепция — на исследованиях цветовой оппонентности и порогового цветоразличения, то трехстадийная концепция базируется на исследованиях надпорогового цветоразличения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ развития моделей цветового зрения показывает, как постепенно в них вовлекаются данные о все более высоких уровнях нейронных механизмов зрительной системы. Первые модели ограничивались рецепторным уровнем. Следующим шагом было включение в модели пострецепторных механизмов, формирующих специфические хроматические и ахроматические каналы. Формирование этих каналов начинается в сетчатке, продолжается на уровне нейронов наружного коленчатого тела и завершается в стриарной коре. И наконец, нейрофизиологические исследования текущего десятилетия, направленные на раскрытие функций корковых клеток зрительной системы, дают веские основания для включения в модель третьей, детекторной стадии кодирования цвета, реализуемой нейронами циркумстриарной коры (зона V4). Если зона V1 организована по ретинотопическому принципу с горизонтальной сегрегацией аконстантных цветочувствительных нейронов по слою IV, то V4 организована на основе сочетания топологии зрительного поля со свойством цветовой константности ее цветокодирующих нейронов. В работах Зеки [226] описан вклад нейронов в V4 в цветовое кодирование, а в работе Шейн с соавторами [172] показано, что большое число клеток V4 селективно в отношении ориентации, длины и ширины полосок, а также пространственной частоты, фазы и величины пространственной решетки. V4 образует основной зрительный вход для инферотемпоральной коры, ответственной за распознавание как цветового, так и конфигуративного признаков объекта. Животные с разрушенным V4 страдают грубыми нарушениями в дифференцировке формы и цвета. Цветовые детекторы преобразуют входное излучение (проксимальный стимул) в сенсорный код, наглядным образом которого является апертурный цвет. Этим преобразованием завершается работа локального цветового анализатора — нейронной сети из рецепторов, цветовых каналов (нейронов-преддетекторов) и детекторов. Информация, выделенная из проксимального стимула локальным цветовым анализатором, передается в самые разные отделы мозга. Наиболее интересным для психофизиологии цветовосприятия является процесс включения этой информации в построение образа зрительного восприятия, в предметный цвет.

Для формирования перцептивного цветового образа — предметного цвета — необходимо согласование информации, поступающей от локальных цветовых анализаторов и представляющей разные пространственные зоны проксимального стимула, с информацией об общем освещении зрительного поля, о текстуре и контурных характеристиках предмета. Раскрытие механизмов формирования предметного цвета (цветового перцепта) требует, таким

образом, комплексного подхода, основанного на изучении разных форм зрительного восприятия. С этой точки зрения психофизиологическое изучение структуры локальных цветовых анализаторов, которому в основном и посвящена данная книга, является лишь начальным, но необходимым этапом большого междисциплинарного исследования восприятия цвета — одного из самых загадочных процессов психического отражения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бардин К. В. Проблема порогов чувствительности и психофизические методы. М., 1976.
2. Бонгард М. М. Колориметрия на животных//Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. С. 239—242.
3. Бызов А. Л. Взаимодействие между горизонтальными клетками сетчатки черепахи//Нейрофизиология. 1975. Т. 7. С. 279—286.
4. Вудвортс Р., Шлоссберг Г. Психофизика. Ч. II. Шкалирование//Проблемы и методы психофизики/Под ред. Асмолова А. Г. и Михалевской М. Б. М., 1974. С. 174—228.
5. Глезер В. Д. Зрение и мышление. Л., 1985.
6. Граит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., 1957.
7. Джадд Д., Вышецкий Г. Цвет в науке и технике. М., 1978.
8. Забродин Ю. М., Лебедев А. Н. Психофизиология и психофизика. М., 1977.
9. Загорская Л. Я. Модель соотношения оценок сходства и различия цветов. Дипломная работа. М., 1986.
10. Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А. Хроматическая составляющая электроретинограммы лягушки//ВНД. 1986. Т. 36, вып. 6. С. 1100—1107.
11. Измайлов Ч. А. Опыт построения метрической модели по данным классификации//Количественные методы в гуманитарных науках/Под ред. Ковальченко И. Д. М., 1979. С. 123—135.
12. Измайлов Ч. А. Сферическая модель цветоразличения. М., 1980.
13. Измайлов Ч. А. Многомерное шкалирование ахроматической составляющей цвета//Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. М., 1981. С. 98—110.
14. Измайлов Ч. А. Восприятие цвета (механизмы и модели). Диссертация на соискание ученой степени доктора психологических наук. М., 1985.
15. Измайлов Ч. А., Михалевская М. Б. Общий практикум по психологии. Психологические измерения. М., 1983.
16. Измайлов Ч. А., Соколов Е. Н. Метрические характеристики сферической модели цветоразличения//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1978. № 2. С. 47—61.
17. Леттвин Д., Матурана Х., МакКаллок В., Питтс В. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки//Электроника и кибернетика в биологии и медицине. М., 1963. С. 211—239.
18. Лурья А. Р. О естественнонаучных основах психологии//Естественнонаучные основы психологии. М., 1978. С. 7—24.
19. Максимова Е. М. Влияние внутриклеточной поляризации горизонтальных клеток на активность ганглиозных клеток сетчатки рыб//Биофизика. 1969. Т. 14. № 3. С. 537—544.
20. Максимова Е. М., Максимов В. В., Орлов О. Ю. Усилительное взаимодействие между сигналами от рецепторов в клетках — источниках S-потенциалов//Биофизика. 1966. Т. 11. С. 472—477.
21. Мешков В. В. Основы светотехники. Ч. II. М., 1962.
22. Позин Н. В., Любиский И., Левашов О. В. и др. Элементы теории биологических анализаторов. М., 1978. 260 с.
23. Прибрам К. Языки мозга. М., 1975.
24. Пьерон А. Психофизика//Экспериментальная психология. Вып. 2/Под ред.: Фресс М., Пнаже Ж. М., 1966. С. 241—313.
25. Пэдхем Ч., Соидерс Дж. Восприятие света и цвета. М., 1978.

26. Симонов П. В. Мотивированный мозг. Высшая нервная деятельность и естественнонаучные основы общей психологии. М., 1987.
27. Соколов Е. Н. Психофизиология: предмет, методы и задачи//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1980. С. 3—16.
28. Соколов Е. Н., Зимачев М. М., Измайлов Ч. А. Геометрическая модель субъективного пространства цветовых стимулов//Эргономика. Труды ВНИИТЭ. 1975. № 9. С. 101—122.
29. Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А. Цветовое зрение. М., 1984.
30. Соколов Е. Н., Измайлов Ч. А., Измайлова Т. В., Зимачев М. М. Сферическая модель цветового зрения//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1977. № 1. С. 45—52.
31. Соколов Е. Н., Черноризов А. М. Нейронные механизмы цветового зрения//Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1981. № 2. С. 30—40.
32. Супин А. Я. Нейронные механизмы зрительного анализа. М., 1974.
33. Супин А. Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих. М., 1981.
34. Терехина А. Ю. Методы многомерного шкалирования и визуализация данных//Автоматика и телемеханика. 1973. № 7. С. 80—94.
35. Терехина А. Ю. Немеетрическое многомерное шкалирование. М., 1977 (Препринт).
36. Терехина А. Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. М., 1986.
37. Трифонов Ю. А. Механизмы переработки зрительных сигналов в наружном синаптическом слое сетчатки//Сенсорные системы. Зрение. Л., 1982. С. 25—40.
38. Федоров Н. Т. Курс общего цветоведения. Л., 1935.
39. Хартридж Г. Современные успехи физиологии зрения. М., 1952.
40. Хьюбел Д., Визель Т. Центральные механизмы зрения//Мозг. М., 1984. С. 167—197.
41. Шепард Р. Многомерное шкалирование и неметрические представления//Нормативные и дескриптивные модели принятия решений. М., 1981. С. 84—97.
42. Школьник-Яросс Е. Г., Калинин А. В. Нейроны сетчатки. М., 1986.
43. Эделмен Дж., Маунткэсл В. Разумный мозг. М., 1981.
44. Экспериментальная психология/Под ред. Фресс М., Пиаже Ж. М., 1966.
45. Фомин С. В., Соколов Е. Н., Вайткевичус Г. Г. Искусственные органы чувств. М., 1979.
46. Adams E. Q. A theory of color vision//Psychol. Rev. 1923. Vol. 30. P. 56.
47. Ali M. A. Retina of albino splake (*Salvelinus fontinalis* X. *namaycush*)//Can. J. Zool. 1964. Vol. 42. P. 1158—1160.
48. Andersen V. O., Buchmann B., Lennox-Buchthal M. A. Single cortical units with narrow spectral sensitivity in monkey (*Cercopithecus torquatus atys*)//Vision Res. 1962. Vol. 2. P. 295—307.
49. Attneave F. Dimensions of similarity//Amer. J. Psychol. 1950. Vol. 63. P. 516—556.
50. Attwell D., Werblin F. S., Wilson M., Wu S. M. A sign-reversing pathway from rods to double and single cones in the retina of the tiger salamander//J. Physiol. 1983. Vol. 336. P. 313—333.
51. Barlow H. B. Optic nerve impulses and Weber's law//Proc. Cold Spring Harbor. Sympos. Quantat. Biol. 1965. Vol. 30. P. 539—546.
52. Baylor D. A., Fuortes M. G. F. Electrical responses of single cones in the retina of the turtle//J. Physiol. 1970. Vol. 207. P. 77—92.
53. Bernstein J. J. Role of the telencephalon in color vision of fish//Expt. Neurol. 1962. Vol. 6. P. 173—185.
54. Bertulis A., Gleser V. Colour—spatial vision//J. of Psychophysiol. 1984. Vol. 2. N 3. P. 147—166.
55. Boring E. G. Sensation and perception in the history of experimental psychology. N. Y., 1942.
56. Bouman M. A. History and present status of quantum theory in vision//Sensory Communication (W. A. Rosenblith, Ed.). Boston, 1961. Ch. 21. P. 377—401.

57. Bourche J. M. Analyse des proximites et analyse de preferences//Metra. 1971. Vol. 10. N 4.
58. Boycott B. B., Wässler H. The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina//J. Physiol. 1974. Vol. 240. P. 397—419.
59. Boynton R. M. Human Color Vision N. Y., 1979.
60. Boynton R. M., Gordon J. Bezold—Brücke hue shift measured by color—naming technique//J. Op. Soc. Am. 1965. Vol. 55. P. 78—86.
61. Boynton R. M., Schafer W., Neun M. A. Hue-wavelength relation measured by color naming method for three retinal locations//Science. 1964. Vol. 146. P. 666—668.
62. Brown W. R. J. The influence of luminance level on visual sensitivity to color differences//J. Opt. Soc. Am. 1951. Vol. 41. P. 684—688.
63. Brown W. R. J. Color discrimination of twelve observers//J. Opt. Soc. Am. 1957. Vol. 47. P. 137—143.
64. Brown W. R. J., MacAdam D. L. Visual sensitivities to combined chromaticity and luminance differences//J. Opt. Soc. Am. 1949. Vol. 39. P. 808.
65. Brown P. K., Wald G. Visual pigments in single rods and cones of the human retina//Science. 1964. Vol. 144. P. 45—52.
66. Burkhardt D. A., Hassin G. Influences of cones upon chromatic- and luminosity—type horizontal cells in pikeperch retinas//J. Physiol. 1978. Vol. 281. P. 125—157.
67. Burkhardt D. A., Hassin G. Quantitative relations between color—opponent responses of horizontal cells and action spectra of cones//J. Neurophysiol. 1983. Vol. 49. P. 961—975.
68. Burns S. A., Smith V. C., Pokorny I., Elsner A. E. Brightness of equal-luminance lights//J. Opt. Soc. Amer. 1982. Vol. 72. N 9. P. 1225—1231.
69. Byzov A. L., Shura-Bura T. M. Electrical feedback mechanism in the processing of signals in the outer plexiform layer of the retina//Vision Res. 1986. Vol. 26. P. 33—44.
70. Chino Y. M., Hashimoto Y. Dopaminergic cells in the retina of Japanese Dace//Brain Res. 1986. Vol. 372. P. 323—337.
71. Coombs C. H. A method for the study of interstimulus similarity//Psychometrika. 1954. Vol. 19. P. 183—195.
72. Coombs C. H. Theory of data. N. Y., 1964.
73. Copenhagen D. R., Ashmore J. F., Schnapf J. Kinetik of synaptic transmission from photoreceptors to horizontal and bipolar cells in turtle retina//Vision Res. 1983. Vol. 23. P. 363—369.
74. Creutzfeldt O., Lee B. B., Valberg A. Colour and brightness signals of parvocellular lateral geniculate neurons//Exp. Brain Res. 1986. Vol. 63. P. 21—34.
75. Dartnall H. J. A. The interpretation of spectral sensitivity curves//Br. Med. Bull. 1953. Vol. 9. P. 24—30.
76. Daw N. W. Color-coded cells in goldfish, cat and rhesus monkey//Invest. Ophthalmol. 1972. Vol. 11. P. 411—417.
77. Derrington A. M., Krauskopf J., Lennie P. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque//J. Physiol. 1984. Vol. 357. P. 241—265.
78. Duk van B. W., Spekrijse H. Linear color opponency in carp retinal ganglion cells//Vision Res. 1984. Vol. 24. P. 1865—1872.
79. Eberle H. Cone light and chromatic aberration in the eye of lebetes reticulatus//Z. Verlag. Physiol. 1967. Bd 57. S. 172—173.
80. Eisler H. On the nature of subjective scales//J. of Psychology. 1982. Vol. 23. P. 161—171.
81. Ekman G. Dimensions of color vision//J. Psychology. 1954. Vol. 38. P. 467—474.
82. Ekman G., Eisler H., Künnapas H. Brightness scales for monochromatic lights//Scandin. J. Psychol. 1960. Vol. 1. P. 41—48.
83. Ekman G., Sjöberg L. Scaling//Ann. Rev. Psychol. 1965. Vol. 16. P. 451—474.
84. Enroth-Gugell Ch., Robson J. G. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat//J. Physiol. 1966. Vol. 187. P. 517—552.

85. Farnsworth D. A. The temporal factor on colour discrimination//Visual Problems of Colour. 1957. Vol. 2. P. 429. Nat. Phys. Lab. Symposium No 8, Her Majesty's Stationary Office. London, 1958.
86. Fechner G. T. Elemente der psychophysik. Leipzig, 1860.
87. Frumkes T. E., Miller R. F. Pathways and polarities of synaptic interaction in the inner retina of the mudpuppy. 2. Insight revealed by analysis of latency and threshold//Brain Res. 1979. Vol. 161. P. 13—24.
88. Gallego A. Horizontal cells of the monkey's retina//J. Medical Primatology. 1975. Vol. 4. P. 389.
89. Gouras P. Identification of cone mechanisms in monkey ganglion cells//J. Physiol. 1968. Vol. 199. P. 533—547.
90. Gouras P. Color opponency from fovea to striate cortex//Invest. Ophthalmol. 1972. Vol. 11. P. 427—434.
91. Gouras P., Zrenner E. Color coding in the primate retina//Vision Res. 1981. Vol. 21. P. 1591—1598.
92. Graham C. H. Color: data and theories//Vision and Visual Perception (C. H. Graham et al., Eds). N. Y., 1965. P. 414—451.
93. Grassman H. Zur Theorie der Farbenmischung//Poggendorf', Ann. Phys. 1853. Vol. 89. P. 69; also: Phil. Mag. 1853. Vol. 4. P. 254.
94. Green D. M., Luce R. D. Counting time mechanisms in auditory discrimination and reaction time//Contemporary Developments in Mathematical Physics. Vol. 2: Measurement, Psychophysics, and Neural Information Processing (D. H. Krantz et al., Eds). San Francisco, 1974. P. 372—415.
95. Guilford J. P. Psychometric methods. N. Y.; Toronto; London; Mc-Graw-Hill, 1954.
96. Guth S. L. A new vector model//Color. Metrics (J. J. Vos et al., Eds). Soesterberg, 1972. P. 82—98.
97. Guth S. L., Donley N. V., Marrocco R. T. On luminance additivity and related topics//Vision Res. 1969. Vol. 9. P. 537—575.
98. Guth S. L., Lodge H. R. Heterochromatic additivity, foveal spectral sensitivity, and new color model//J. Opt. Soc. Am. 1973. Vol. 63. P. 450—462.
99. Guth S. L., Massof R. W., Benzschawel T. Vector model for normal and dichromatic color vision//J. Opt. Soc. Am. 1980. Vol. 70. P. 197—212.
100. Hammond P. The neural basis for colour discrimination in the domestic cat//Vision Res. 1978. Vol. 18. P. 233—235.
101. Hecht S. A quantitative formulation of color vision//Report of a joint discussion on vision held on June 3, 1932, at the Imperial College of Science by the Physical and Optical Societies. London, 1932.
102. Hecht S., Shlaer C., Pirenne M. H. Energy, quanta and vision//J. Gen. Physiol. 1942. Vol. 25. P. 819—840.
103. Helmholtz H. L. F. von. On the theory of compound colors//Phil. Mag. 1892. Vol. 4. P. 519—534.
104. Hurvich L. M., Jameson D. Spectral sensitivity of the fovea. I. Neutral adaptation//J. Opt. Soc. Am. 1953. Vol. 43. P. 485—494.
105. Hurvich L. M., Jameson D. Some quantitative aspects of an opponent—colors theory. II. Brightness, saturation and hue in normal and dichromatic vision//J. Opt. Soc. Am. 1955. Vol. 45. P. 602—616; IV. Apsychological color specification system//J. Opt. Soc. Am. 1956. Vol. 46. P. 416—421.
106. Indow T., Stevens S. S. Scaling of saturation and hue//Perception and Psychophysics. 1966. Vol. 1. P. 253—272.
107. Hubel D. H., Livingstone M. S. Complex-unoriented cells in a subregion of primate area 18//Nature. 1985. Vol. 315. P. 325—327.
108. Ives H. E. Studies in the photometry of lights of different colors. I. Spectral luminosity curves obtained by the equality of brightness photometer and flicker photometer under similar conditions//Phil. Mag. 1912. Vol. 24. P. 149—188, 352—370.
109. Izmailov Ch. A. Uniform color space and multidimensional scaling (MDS)//Psychophysical Judgment and the Process of Perception. (Geissler H. G. et al., Eds.). Berlin, 1982. P. 52—62.
110. Jacobs G. H. Differences in spectral properties of LGN cells in male and female squirrel monkeys//Vision Res. 1983. Vol. 23. P. 461—468.

111. Jasper H. H., Kaynaid I.-P. The retina as a model of the brain//Vision in fishes. New approaches in research. N. Y.; London, 1975. P. 245—249.
112. Jones L. A. The fundamental scale for pure hue and retinal sensibility to hue differences//J. Opt. Soc. Amer. 1917. Vol. 1. P. 63—77.
113. Judd D. B. Specification of uniform color tolerances for textiles//Textile Res. 1939. Vol. 9. P. 253, 292.
114. Judd D. B. Color perceptions of deuteranopic and protanopic observers//J. Res. Nat. Bur. Standards (USA). 1948. Vol. 41. P. 247—271.
115. Judd D. B. Interval scales, ratio scales, and additive for the sizes of differences perceived between members of a geodesic series//J. Opt. Amer. 1967. Vol. 57. P. 380—386.
116. Jung R. Neuronal integration in the visual cortex and its significance for visual information//Sensory Communication. Ed. Rosenbluth W. A. N. Y.; London, 1961.
117. Jung R. Visual perception and neurophysiology//Handbook of Sens. Physiol. Vol. VII/3. Ed. R. Jung N. Y.; London, 1973. P. 3—152.
118. Kageyama G. H., Wong-Riley M. Laminar and cellular localization of cytochrome oxidase in the cat striate cortex//J. Comp. Neurol. 1986. Vol. 245. P. 137—159.
119. Kaneko A. Receptive field organization of bipolar and amacrine cells in the goldfish retina//J. Physiol. 1973. Vol. 235. P. 133—153.
120. Kaneko A., Tachibana M. Double-opponent receptive fields of carp bipolar cells//Vision Res. 1983. Vol. 23. P. 381—388.
121. Keller M. The relation between the critical duration and intensity in brightness discrimination//J. Exp. Psychol. 1941. Vol. 28. P. 407—418.
122. Kohlrausch V. A. Zur Photometrie farbiger Lichter//Das Licht. 1935. Bd 5. S. 259—275.
123. Kolb H., Jones J. Electron microscopy of Golgi-impregnated photoreceptors reveals connections between red and green cones in the turtle retina//J. Neurophysiol. 1985. Vol. 54. P. 304—317.
124. König A., Brodhun E. Experimentelle Untersuchungen über die psychophysische Fundamentalformel in Bezug auf den Gesichtssinn//Zweite Mittlg. S. B. Preuss. Akad. Wiss. 1889. P. 641.
125. König A., Dieterici C. Ueber die empfindlichkeit des normalen auges für wellenlängenunterschiede des lichtes//Ann. Phys. Chem. 1884. Vol. 22. P. 579—589.
126. König A., Dieterici G. Die grundempfindungen in normalen und anomalen farbensystemen und ihre intensitätsverteilung im spectrum//Zeitschrift für Physiol. der Sinnesorgane. 1892. V. 4. P. 241—347.
127. Korenbrot J. I. Signal mechanisms of phototransduction in retinal rod//CRG Crit. Rev. Biochem. 1985. Vol. 17. P. 223—256.
128. Krantz D. H. Visual scaling//Handbook of Sensory Physiology. Vol. VII/4. Visual Psychophysics. N. Y., 1972. P. 600—689.
129. Krantz D. H. Color measurement and color theory. II. Opponent colors theory//J. Math. Psychol. 1975. Vol. 12. P. 304—327.
130. Krantz D. H. Color measurement and color theory: I. Representation theorem for Grassman structures//J. Math. Psychol. 1975. Vol. 12. P. 283—303.
131. Kries von J. Die gesichtsempfindungen Nagel's//Handbuch Physiol. Menschen. 1904. Vol. 3. P. 211.
132. Krüger J., Fischer B. Colour columns and colour areas//Colour vision. Physiology and Psychophysics. London; N. Y., 1983. P. 291—296.
133. Kruskal J. B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis//Psychometrika. 1964. Vol. 29. N 1.
134. Kruskal J. B. Nonmetric multidimensional scaling. A numerical method//Psychometrika. 1964. Vol. 29. N 2.
135. Land E. H. The retinex theory of color vision//Sci. Amer. 1977. Vol. 237. P. 108—128.
136. LeGrand Y. Light, Colour, and Vision. N. Y., 1957.

137. Lennox-Buchthal M. A. Single units in monkey, *Cercocebus torquatus*, cortex with narrow spectral responsiveness//*Vision Res.* 1962. Vol. 2. P. 1—15.
138. Livingstone M. S., Hubel D. H. Anatomy and physiology of colour system in the primate visual cortex//*J. Neurosci.* 1984. Vol. 4. P. 309—356.
139. Mac Adam D. L. Visual sensitivities to color differences in daylight//*J. Opt. Soc. Am.* 1942. Vol. 32. P. 247—274.
140. Mac Adam D. L. Small-field chromaticity discrimination//*J. Opt. Soc. Am.* 1959. Vol. 49. P. 1143—1146.
141. Mac Adam D. L. Chromatic adaptation. II. Nonlinear hypothesis//*J. Opt. Soc. Am.* 1963. Vol. 53. P. 1441.
142. Marc R. E., Sperling H. G. Chromatic organization of primate cones//*Science.* 1977. Vol. 196. P. 454—456.
143. Marchiafava P. L. The organization of inputs establishes two functional and morphologically identifiable classes of ganglion cells in the retina of the turtle//*Vision Res.* 1983. Vol. 23. P. 325—338.
144. Marchiafava P. L. An antagonistic surround facilitates central responses by retinal ganglion cells//*Vision Res.* 1983. Vol. 23. P. 1097—1099.
145. Marks W. B., Dobelle W. H., MacNichol E. F. Visual pigments of single primate cones//*Science.* 1964. Vol. 143. P. 1181—1183.
146. Martin L. C., Warburton F. L., Morgan W. J. Determination of the Sensitiveness of the Eye to Differences in the Saturation of Colours//*Med. Res. Council. Rept.* 188. London, 1933.
147. Maxwell J. C. On the theory of compound colors and the relations of colors of the spectrum//*Phil. Trans. Roy. Soc. (London).* 1860; *Scientific papers. (London).* 1890. Vol. 1. P. 410—425.
148. Michael C. R. Receptive fields of opponent color units in the optic nerve of the ground squirrel//*Science.* 1966. Vol. 152. P. 1095—1097.
149. Michael C. R. Retinal processing of visual images//*Sci. Amer.* 1969. Vol. 220. P. 104—114.
150. Michael G. R. Color processing in primate striate cortex//*Color vision. Physiology and Psychophysics (Mollon J. D., Sharpe L. T., Eds).* London, N. Y., 1983. P. 277—289.
151. Mollon J. D., Polden P. G. Some properties of the blue cone mechanism of the eye//*J. Physiol.* 1975. Vol. 254. P. 1—2.
152. Monasterio de F. M., Gouras P. Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina//*J. Physiol.* 1975. Vol. 251. P. 167—195.
153. Müller G. E. Darstellung und Erklärung der verschiedenen Typen der Farbenblindheit. Göttingen. 1924.
154. Müller G. E. Über die Farbenempfindungen//*Z. Psychol., Ergänzungs.* 1930. Bd 17—18.
155. Naka K.-I. The cells horizontal cells talk to//*Vision Res.* 1982. Vol. 22. P. 653—660.
156. Naka K.-I., Rushton W. A. H. S-potentials from colour units in the retina of fish (Cyprinidae)//*J. Physiol.* 1966. Vol. 185. P. 536—555.
157. Naka K.-I., Rushton W. A. H. An attempt to analyse colour reception by electrophysiology//*J. Physiol.* 1966. Vol. 185. P. 556—586.
158. Nelson R., Famiglietti E. V., Kolb H. Intracellular staining reveals different levels of stratification for on- and off-center ganglion cells in cat retina//*J. Neurophysiol.* 1978. Vol. 41. P. 472—483.
159. Normann R. A., Perlman I., Daly S. J. Mixing of color signals by turtle cone photoreceptors//*J. Neurophysiol.* 1985. Vol. 54. P. 293—303.
160. Onley J. W., Klinborg C. L., Dainoff M. J., Rollman B. G. Quantitative Estimates of Saturation//*J. Opt. Soc. Am.* 1963. Vol. 53. P. 487—493.
161. Pearlman A. L., Daw N. W. Opponent color cells in the cat lateral geniculate nucleus//*Science.* 1975. Vol. 167. P. 84—86.
162. Peddie W. Color vision. London, 1922.
163. Priest I. G., Brickwedde F. G. The minimum perceptible colorimetric purity as a function of dominant wave-length//*J. Opt. Soc. Amer.* 1933. Vol. 28. P. 133—139.

164. Purdy D. McL. On the saturation and chromatic thresholds of the spectral colours//Brit. J. Psychol. 1931. Vol. 49. P. 293—313.
165. Purdy D. McL. Spectral hue as a function of intensity//Amer. J. Psychol. 1931. Vol. 43. P. 541—559.
166. Raviola E., Gilula N. B. Intramembrane organization of specialized contacts in the outer plexiform layer of the retina. A freeze-fracture study in monkey and rabbits//J. Cell. Biol. 1975. Vol. 65. P. 192—222.
167. Redhead M. Models in Physics//Brit. J. Phil. Sci. 1980. Vol. 31. P. 145—163.
168. Richter A., Simon E. J. Electrical responses of double cones in the turtle retina//J. Physiol. 1974. Vol. 242. P. 673—683.
169. Rolls E. T. Neurons in the cortex of the temporal lobe and in the amygdala of the monkey with responses selective for faces//Human Neurobiology. 1984. Vol. 3. P. 209—222.
170. Ruggieri V., Morelli A. Chromatic perception in relation to an hypothesized cerebral dominance//Percept. and Mot. Skills. 1985. Vol. 60. P. 583—589.
171. Rushton W. A. H. Kinetics of cone pigments measured objectively on the living human fovea//Ann. N. Y. Acad. Sci. 1958. Vol. 74. P. 291—304.
172. Schein S. J., Marrocco R. T., Monasterio de F. M. Is there a high concentration of color selective cells in area V4 of monkey visual cortex//J. Neurophysiol. 1982. Vol. 47. P. 193—213.
173. Schiller P. H., Malpeli J. G. Properties and tectal projections of monkey retinal ganglion cells//J. Neurophysiol. 1977. Vol. 40. P. 428—445.
174. Scholes J. H. Colour receptors and their synaptic connections in the retina of a cyprinid fish//Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1975. Vol. 270. P. 61—118.
175. Schrödinger E. Grundlinien einer theorie der Farbenmetrik im tagessehen//Ann. Physik. 1920. Vol. 63. P. 481.
176. Schrödinger E. Über das Verhältnis der Vierfarben zur Dreifarbentheorie//Sitzber. Akad. Wiss. Wien (Math. — Nat. Kl., Abt. 2a). 1925. Vol. 134. P. 417.
177. Shepard R. N. The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function//Psychometrika. 1962. Vol. 27. P. 125—140, 219—246.
178. Shepard R. N. Attention and the metric structure of the stimulus space//J. of Math. Psychol. 1964. Vol. 1. N 1.
179. Shepard R. N. Metric structures in ordinal data//J. of Math. Psychol. 1966. Vol. 3. N 2.
180. Shepard R. N., Carroll J. D. Parametric representation of nonlinear data structures//Multivariate Analysis. N. Y. 1966. P. 561—592.
181. Siegel M. H. Color discrimination and luminance//Perc. Psychophysics. 1969. Vol. 66. P. 163—166.
182. Silberstein L. Investigations on the intrinsic properties of color domain. II.//J. Opt. Soc. Am. 1943. Vol. 33. P. 1.
183. Smith V. C., Pokorny J. Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm//Vision Res. 1975. Vol. 15. P. 161—171.
184. Sokolov E. N., Izmailov Ch. A. Conceptual reflex arc and color vision//Modern Issues of Perception. Berlin; Amsterdam, 1983.
185. Spence I. A. Monte Carlo evaluation of three nonmetric scaling algorithms//Psychometrika. 1972. Vol. 37. N 4. P. 461—486.
186. Spekrijse H., Wagner H. G., Wolbarsht M. L. Spectral and spatial coding of ganglion cell responses in goldfish retina//J. Neurophysiol. 1972. Vol. 35. P. 73—86.
187. Stabell U., Stabell B. Colour vision mechanisms of the extrafoveal retina//Vision Res. 1984. Vol. 24. P. 1969—1975.
188. Steinhardt J. Intensity discrimination in the human eye. I. The relation of $\Delta I/I$ to intensity//J. Gen. Physiol. 1936. Vol. 20. P. 185.
189. Stell W. K., Lightfoot D. O. Color-specific interconnections of cones and horizontal cells in the retina of the goldfish//J. Compar Neurol. 1975. Vol. 159. P. 473—502.

190. Stevens S. S. On the psychophysical law//Psychol. Rev. 1957. Vol. 64. P. 153—181.
191. Stevens S. S. (ed.). Handbook of sensory psychology. N. Y.; London, 1951.
192. Stevens J. C., Stevens S. S. Brightness functions: Effects of adaptation//J. Opt. Soc. Am. 1963. Vol. 53. P. 375—385.
193. Stiles W. S. The directional sensitivity of the retina and the spectral sensitivities of the rods and cones//Proc. Roy. Soc. (London). 1939. B 127. P. 64.
194. Stiles W. S. A modified Helmholtz line element in brightness—colour space//Proc. Phys. Soc. (London). 1946. Vol. 58. P. 41.
195. Stiles W. S. Color vision: The approach through increment threshold sensitivity//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1959. Vol. 45. P. 100.
196. Stone Le Roy A., Coles Cary J. Dimensions of color vision resisted//J. Psychol. 1971. Vol. 77. P. 79—87.
197. Svaetichin G., MacNichol E. F. Retinal mechanisms for chromatic and achromatic vision//Ann. N. Y. Acad. Sci. 1958. Vol. 74. P. 385—404.
198. Tamura T., Niwa H. Spectral sensitivity and color vision of fish as indicated by S—potential//J. Compar. Biochem. and Physiol. 1967. Vol. 22. P. 745—754.
199. Tanner W. P., Swets J. A. A decision making theory of visual detection//Psychol. Rev. 1954. Vol. 61. P. 401—409.
200. Thurstone L. L. A law of comparative judgement//Psych. Rev. 1927. Vol. 34. P. 273—286.
201. Thurstone L. L. Fechner's law and the method of equal appearing intervals//J. Exp. Psychol. 1929. Vol. 12. P. 214—224.
202. Tomita T., Kaneko A., Murakami M., Pautler E. L. Spectral response curves of single cones in the carp//Vision Res. 1967. Vol. 7. P. 519—533.
203. Torgerson W. S. Theory and Methods of Scaling. N. Y., 1958.
204. Toyoda J. I., Kujiaroka T. Analysis of bipolar cell responses elicited by polarization of horizontal cells//J. Gen. Physiol. 1982. Vol. 79. P. 131—145.
205. Tranchina D., Gordon J., Shapley R., Toyoda J. Linear information processing in the retina: a study of horizontal cell responses//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1981. Vol. 78. P. 6540—6542.
206. Trifonov Yu. A., Byzov A. L. The interaction in photoreceptor synapses revealed in experiments with polarization of horizontal cells//Vertebrate photoreception. N. Y., 1977. P. 251—263.
207. Valois de R. L., Abramov I., Mead W. R. Single cell analysis of wavelength discrimination at the lateral geniculate nucleus in the macaque//J. Neurophysiol. 1967. Vol. 30. P. 415—433.
208. Valois de R. L., Marrocco R. T. Single-cell analysis of saturation discrimination in the macaque//Vision Res. 1973. Vol. 13. P. 701—711.
209. Valois de R. L., Valois de K. K. Neural coding of color//Handb. of perception. Vol. V. Seeing. N. Y.; San Francisco; London, 1975. P. 117—166.
210. Vanegas H. Electrophysiological analysis of retino-tectal synapses in teleost//Vision in fishes. New approaches in research. N. Y.; London, 1975. P. 137—144.
211. Vautin R. G., Dow B. M. Color cell groups in foveal striate cortex of the behaving macaque//J. Neurophysiol. 1985. Vol. 54. P. 273—292.
212. Villegas G. M. Comparative ultrastructure of the retina in fish, monkey and man//The visual system: neurophysiology and psychophysics. Berlin. 1961. P. 3—13.
213. Vos J. J., Walraven P. L. An analytical description of the line element in the zone-fluctuation model of colour vision. I. Basic concepts//Vision Res. 1972. Vol. 12. P. 1327—1344.
214. Vos J. J., Walraven P. L. An analytical description of the line element in the zone-fluctuation model of colour vision. II. The derivation of the line element//Vision Res. 1972. Vol. 12. P. 1345—1365.

215. Wagner H. J. Patterns of Golgi-impregnated neurones in a predator-type fish retina//Neural principles of vision. Berlin, 1976. P. 7—25.
216. Wagner G., Boynton R. M. Comparison of four methods of heterochromatic photometry//J. Opt. Soc. Am. 1972. Vol. 62. P. 1508—1515.
217. Weiler R., Zettler F. The axon-bearing horizontal cells in the teleost retina are functional as well as structural units//Vision Res. 1979. Vol. 19. P. 115—156.
218. Wiesel T. N., Hubel D. H. Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey//J. Neurophysiol. 1966. Vol. 29. P. 115—1156.
219. Wright W. D. The sensitivity of the eye to small colour differences//Proc. Phys. Soc. (London). 1941. Vol. 53. P. 93.
220. Wright W. D. Researches on Normal and Defective Colour Vision. London, 1946.
221. Wyszecki G., Fielder G. H. Color-difference matches//J. Opt. Soc. Am. 1971. Vol. 61. P. 1501—1513.
222. Wyszecki G., Stiles W. S. Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulas. N. Y., 1967 (2-nd ed. 1983).
223. Yang C.-Y., Hassin G., Witkovsky P. Blue-sensitive rod input to bipolar and ganglion cells of the *Xenopus* retina//Vision Res. 1983. Vol. 23. P. 933—941.
224. Yazulla S. Cone input to bipolar cells in the turtle retina//Vision Res. 1976. Vol. 16. P. 737—744.
225. Young R. Visual perception and neurophysiology//Handb. of sensory physiology. Vol. VII/3: Central Visual Information. Part A. N. Y., 1973. P. 1—152.
226. Zeki S. Colour coding in the cerebral cortex: the responses of wavelength-selective and colour-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition//Neurosci. 1983. Vol. 9. P. 767—781.
227. Zrenner E. Neurophysiological aspects of color vision in primates//Berlin; Heidelberg; N. Y., 1983.

Таблица соотношений между разными единицами яркости

Единица яркости	Нит	Стильб	Апостильб	Ламберт	Милли-ламберт	Фут-ламберт	Кандела кв. фут	Кандела кв. дюйм	Кандела на ед. площади пов-ти	Обозначение
1 Нит	1	10^{-4}	3,142	$3,142 \times 10^{-4}$	$3,142 \times 10^{-1}$	$2,919 \times 10^{-1}$	$9,290 \times 10^{-2}$	$6,452 \times 10^{-4}$	1 кд/м ²	нт
1 Стильб	10^4	1	$3,142 \times 10^4$	3,142	$3,142 \times 10^3$	$2,919 \times 10^3$	$9,290 \times 10^2$	6,452	1 кд/см ²	сб
1 Апостильб	$3,183 \times 10^{-1}$	$3,183 \times 10^{-5}$	1	10^{-4}	10^{-1}	$9,290 \times 10^{-2}$	$2,957 \times 10^{-2}$	$2,054 \times 10^{-4}$	1 кд/м ²	асб
1 Ламберт	$3,183 \times 10^3$	$3,183 \times 10^{-1}$	10^4	1	10^3	$9,290 \times 10^2$	$2,957 \times 10^2$	2,054	1 кд/см ²	л
1 Миллиламберт	3,183	$3,183 \times 10^{-4}$	10	10^{-3}	1	$9,290 \times 10^{-1}$	$2,957 \times 10^{-1}$	$2,054 \times 10^{-3}$	10^{-3} (1/)	мл
1 Футламберт	3,426	$3,426 \times 10^{-4}$	$1,076 \times 10$	$1,076 \times 10^{-3}$	1,076	1	$3,183 \times 10^{-1}$	$2,210 \times 10^{-3}$	1 кд/фут ²	фл
1 Кандела на кв. фут	$1,076 \times 10$	$1,076 \times 10^{-3}$	$3,382 \times 10$	$3,382 \times 10^{-3}$	3,382	3,142	1	$6,944 \times 10^{-3}$	1 кд/фут ²	кд·фут ⁻²
1 Кандела на кв. дюйм	$1,550 \times 10^3$	$1,550 \times 10^{-1}$	$4,869 \times 10^3$	$4,869 \times 10^{-1}$	$4,869 \times 10^2$	$4,524 \times 10^2$	$1,44 \times 10^2$	1	1 кд/дюйм ²	кд·дюйм ⁻²

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
ЧАСТЬ 1. ПРИРОДА СВЕТА И ЦВЕТА (ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР)	6
1.1. Обыденные представления о цвете и свете	7
1.2. Понятие света и цвета в физике	8
1.3. Античные представления о природе света	10
1.4. Гипотезы о физической природе цвета	11
1.5. Цветовые опыты Ньютона	13
1.6. Развитие идеи о психофизиологической природе цвета	16
1.7. Одностадийная теория цветового зрения	18
1.8. Двухстадийная теория цветового зрения	20
1.9. Трехстадийная концепция цветового зрения	22
ЧАСТЬ 2. ПСИХОФИЗИКА ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ	27
Глава 2.1. Основные принципы психофизики	27
2.1.1. Психофизическая функция	27
2.1.2. Психологические шкалы	28
2.1.3. «Сильные» (метрические) шкалы	30
2.1.4. Производные шкалы	32
2.1.5. Модель шкалирования Терстона	33
Глава 2.2. Многомерное шкалирование	35
2.2.1. Основные положения	35
2.2.2. Матрица попарных сходств или различий	38
2.2.3. Построение пространственной модели стимулов	41
2.2.4. Построение метрической модели субъективных различий	43
Глава 2.3. Цветовой стимул и цвет	45
2.3.1. Ощущение и восприятие цвета	45
2.3.2. Цветовой стимул	46
2.3.3. Взаимоотношение апертурных и предметных цветов	48
Глава 2.4. Психофизическая феноменология цвета	51
2.4.1. Спектральная чувствительность зрения	51
2.4.2. Хроматические характеристики цвета	59
2.4.3. Влияние яркости на хроматичность спектральных цветов	63
2.4.4. Геометрическая модель смещения цветов	64
2.4.5. Цветовые сходства и различия	68
Глава 2.5. Цветоразличение	
2.5.1. Дифференциальная чувствительность к цветовым характеристикам	69
2.5.2. Надпороговые цветовые различия	76
2.5.3. Субъективное цветовое пространство	81

2.5.4. Неевклидовость цветового пространства	90
2.5.5. Неевклидовость ахроматического пространства	100
ЧАСТЬ 3. НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ	104
Глава 3.1. Фоторецепция	104
3.1.1. Морфология рецепторов сетчатки	104
3.1.2. Зрительные фотопигменты	109
3.1.3. Электрофизиология фоторецепторов	114
3.1.4. Реакции фоторецепторов на световое излучение	117
Глава 3.2. Анализ спектрального состава излучений нейронами сетчатки	124
3.2.1. Горизонтальные клетки	124
3.2.2. Биполярные клетки	132
3.2.3. Амакриновые клетки	134
3.2.4. Ганглиозные клетки	135
3.2.5. Мюллеровские клетки. Электроретинограмма	149
Глава 3.3. Нейронные механизмы кодирования цвета в наружном коллатеральном теле	151
3.3.1. Организация афферентных входов	151
3.3.2. Спектрально-оппонентные и ахроматические нейроны	152
3.3.3. Особенности нейронов парво- и магноцеллюлярных слоев	154
3.3.4. Корреляция спектральных характеристик нейронов НКТ с феноменологией цвета	156
Глава 3.4. Кортиковые механизмы цветового зрения	157
3.4.1. Зрительные зоны коры мозга	157
3.4.2. Цветовые рецептивные поля корковых клеток	158
3.4.3. Детекторы спектральных излучений	160
3.4.4. Организация каналов из тонических неоппонентных клеток	161
3.4.5. Цветовые колонки	162
3.4.6. Особенности процессов кодирования цвета в претриарной зоне V4	165
ЧАСТЬ 4. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ	169
Глава 4.1. Одностадийные модели	169
4.1.1. Теория и модель в науке	169
4.1.2. Модель Гельмгольца	172
4.1.3. Модель Стайлса	175
Глава 4.2. Двухстадийная теория и ее модели	176
4.2.1. Модель Харвича и Джемсон	176
4.2.2. Модель Воса и Уолravena	178
Глава 4.3. Трехстадийная модель цветового зрения	181
4.3.1. Достижения и недостатки одно- и двухстадийных теорий	181
4.3.2. Модель Гуса	183
4.3.3. Трехстадийная модель ахроматического зрения	185
4.3.4. Трехстадийная модель хроматического зрения	188
4.3.5. Общая трехстадийная модель цветового зрения	190
Заключение	193
Литература	195

Научное издание

**Измайлов Чингиз Абиьфазович, Соколов Евгений Николаевич,
Черноризов Александр Михайлович**

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Зав. редакцией *Г. С. Прокопенко*

Редактор *Т. М. Пронкина*

Переплет художника *Б. С. Казакова*

Художественный редактор *Б. С. Вехтер*

Технический редактор *Г. Д. Колоскова*

Корректоры *М. И. Эльмус, М. А. Мерецкова*

ИБ № 3146

Сдано в набор 12.08.88.	Подписано в печать 29.03.89.	Л-14029*
Формат 60×90/16	Бумага тип. № 1.	Гарнитура литературная..
Высокая печать.	Усл. печ. л. 13,0	Уч.-изд. л. 14,77
Тираж 9600 экз.	Заказ 434	Изд. № 4348
		Цена 1 р. 10 к..

Ордена «Знак Почета» издательство Московского университета.
103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.
Типография ордена «Знак Почета» изд-ва МГУ.
119899, Москва, Ленинские горы.