

ЦВЕТНАЯ АДАПТАЦИЯ И ГРАНИЦЫ ПРИМЕНИМОСТИ ПОНЯТИЯ «СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНЫЙ ПРИЕМНИК ГЛАЗА»

М. М. БОНГАРД, М. С. СМИРНОВ

Институт биологической физики АН СССР, Москва

Хорошо известно, что видимый цвет предметов сильно изменяется после цветной адаптации. Так, человеку, некоторое время смотревшему на яркое красное поле, белые предметы кажутся после этого зеленоватыми. После адаптации к сине-зеленому свету — оранжевыми и т. п. Часто это явление объясняют следующим образом: в глазе есть три вида приемников с различными кривыми спектральной чувствительности. Каждый из них возбуждается светом и, независимо от других, передает информацию о своем возбуждении в центры. По возбуждениям трех приемников мы судим о цвете излучения. Цветная адаптация в разной степени уменьшает общую чувствительность каждого из приемников. Это и приводит к кажущимся изменениям цвета объекта после цветной адаптации.

Мы попытались выяснить, согласуются ли явления, наблюдаемые при цветной адаптации, со следующими предположениями.

1. У каждого из приемников глаза распределение чувствительности по спектру не изменяется при адаптации.
2. Цветная адаптация сводится к уменьшению чувствительности приемников.
3. Информация о возбуждении каждого из приемников передается в центры независимо от других.

Постоянство кривых спектральной чувствительности

Как известно, наиболее полные сведения о кривых спектральной чувствительности приемников глаза получаются в результате колориметрических опытов. Кривые чувствительности приемников обязательно должны быть линейными комбинациями колориметрических «кривых сложения». Поэтому всякое изменение колориметрических равенств после цветной адаптации свидетельствовало бы об изменении спектральных характеристик приемников глаза; и наоборот, постоянство колориметрических равенств доказало бы неизменность кривых спектральной чувствительности приемников (с точностью до линейной комбинации их друг с другом).

Исследование влияния цветной адаптации на колориметрические равенства было недавно проведено в Лаборатории биофизики зрения нами [1] и более подробно Фридрих [2]. От работ предыдущих исследователей (например [3; 4]) метод, примененный в нашей лаборатории, отличался следующими особенностями: а) при колориметрических установках добивались строгого визуального равенства, в то время как другие авторы, работая с «уравнением Релея», пренебрегали возбуждением синего приемника; б) учитывалась работа сумеречного приемника (четырёхмерная колориметрия); в) применялся метод замещения, автоматически гарантирующий одинаковое состояние сетчатки для обоих сравниваемых излучений. Последнее обстоятельство весьма важно при изучении влияния адаптации, так как, создавая резкий сдвиг состояния сетчатки, трудно гарантировать одинаковую степень этого сдвига на разных частях сетчатки. Метод же замещения полностью устраняет эту трудность. Все эти

соображения позволяют нам считать результаты опытов Л. Фридрих наиболее надежными.

Эти опыты показали, что колориметрические равенства совершенно не сдвигаются после цветной адаптации. Сам видимый цвет излучений может изменяться очень сильно, но эти изменения таковы, что если до адаптации излучения были неразличимы между собой, то и после адаптации они остаются неразличимыми¹.

Из этого результата прямо следует ответ на первый из поставленных нами вопросов: *сетчатка ведет себя как совокупность приемников; у каждого из которых распределение чувствительности по спектру стабильно и, в частности, не зависит от степени возбуждения и состояния остальных приемников.*

Таким образом, во время взаимодействия со светом сетчатка является совокупностью независимо работающих приемников.

Однако описанные опыты ничего не говорят о том, сохраняется ли взаимная независимость приемников при передаче ими информации в центры. Для решения этого вопроса понадобилась другая система опытов.

Передача информации

Допустим, что передача информации от разных приемников происходит независимо, а цветная адаптация заключается в уменьшении чувствительности приемников. Тогда основные физиологические координаты цвета видимого после адаптации могут только уменьшиться. И уже во всяком случае, если взять свет, не возбуждающий какого-нибудь приемника, то и после адаптации возбуждение этого приемника должно быть равно нулю. Монохроматические желтое, оранжевое и красное излучения чрезвычайно слабо возбуждают синий приемник человека. Поэтому, в случае справедливости нашего предположения, следовало ожидать, что после любой адаптации ни желтый, ни красный цвет не могут стать синим или пурпурным, так как этим цветам соответствует значительное возбуждение синего приемника (необходимо помнить о постоянстве кривых спектральной чувствительности приемников).

Некоторые работы заставляли думать, что разбираемая гипотеза не вполне справедлива. Юстова [5] наблюдала, как красный цвет после адаптации к этому же красному становился мало насыщенным, т. е. как бы увеличивалось возбуждение зеленого и синего приемников. Мы [6] наблюдали, что монохроматический желтый свет после адаптации к красному казался наблюдателям синим. Однако эти работы не содержат достаточно данных для того, чтобы решить действительно ли увеличилось возбуждение синего приемника или наблюдаемые явления можно объяснить одним лишь уменьшением чувствительности красного приемника.

Мы поставили опыты для выяснения этого вопроса. Был применен колориметр Демкиной с диаметром поля 1,5°. Колориметр использовался следующим образом: та половина поля, которая предназначена для измеряемого цвета, освещалась сначала адаптирующим излучением. Затем это излучение заменялось другим (тестовым), цвет которого при данной адаптации нужно было измерить. В момент замены адаптирующего излучения на тестовое освещалось бывшее до этого темным поле сравнения. Поскольку поле сравнения могло содержать в произвольных количествах три основных излучения прибора, можно было измерить видимые координаты тестового поля после данной адаптации. Опыт заключался в подборе таких количеств основных излучений, чтобы поле сравнения в момент появления не отличалось от тестового поля. Наблюдатель в течение всего опыта фиксировал середину линии раздела полей в колориметре. Опыт

¹ Другая серия опытов Л. Фридрих показала, что если не учитывать работу сумеречного приемника, то после адаптации получается «сдвиг» уравнений, аналогичный полученному Бриндлеем [4]. Это явление не имеет отношения к изменению спектральных характеристик приемников.

периодически повторялся. Это давало возможность наблюдателю подобрать необходимый цвет поля сравнения.

Каких результатов следовало ожидать, в случае если адаптация сводилась к изменению чувствительности приемников? Пусть \bar{r}_0 , \bar{g}_0 , \bar{b}_0 — основные физиологические координаты тестового поля, измеренные без предварительной цветной адаптации (при одинаковой адаптации на всей сетчатке). Тогда, если в результате адаптации чувствительность приемников уменьшится, новые координаты тестового поля должны быть:

$$\bar{r} = \alpha \bar{r}_0, \quad \bar{g} = \beta \bar{g}_0, \quad \bar{b} = \gamma \bar{b}_0, \quad (1)$$

где α , β , γ — коэффициенты, не больше единицы и зависящие от адаптирующего излучения и продолжительности его действия на глаз. Во всяком случае ни одна из координат тестового поля после адаптации не может стать больше, чем до адаптации.

Опыт показал, что это соотношение соблюдается не всегда. В табл. 1 приведены результаты одной из серий опытов. Все строчки этой таблицы относятся к одному и тому же состоянию адаптации. Постоянство адаптации обеспечивалось постоянством процедуры опыта (одно и то же адаптирующее излучение, одно и то же время адаптации) и контролировалось воспроизводимостью результатов. Адаптирующий цвет был оранжево-красный. Тестовое поле — желтое разной яркости. В зависимости от яркости тестового поля его видимый после адаптации цвет изменялся от голубого до синего и пурпурного.

Таблица 1

Адаптирующий цвет: $3,1 \cdot 10^4 X + 1,5 \cdot 10^4 Y + 10 Z$					
Координаты тестового цвета до адаптации			Координаты тестового цвета после адаптации		
\bar{X}	\bar{Y}	\bar{Z}	\bar{X}	\bar{Y}	\bar{Z}
0	0	0	0	0	0
39	36	0,08	22	10	46
74	68	0,15	25	12	69
147	135	0,30	50	39	120
330	302	0,67	58	53	170
930	850	1,9	70	144	210

Из табл. 1 видно, что координата \bar{Z} тестового цвета была много (в 400 и более раз) меньше, чем координата \bar{X} , видимая после адаптации к красному свету. (Отметим, что в табл. 1 приведены данные для испытуемого, для которого этот эффект в наших опытах был наименьшим. Для остальных наблюдателей \bar{Z} после адаптации увеличивалось еще сильнее.). В настоящее время общепризнано, что кривая чувствительности синего приемника человека практически совпадает с международной кривой \bar{Z} . Поэтому увеличение после адаптации к красному координаты \bar{Z} — соответствует увеличению возбуждения синего приемника, что невозможно объяснить, если считать адаптацию сводящейся к уменьшению чувствительности приемников. Но, может быть, чувствительность приемников при цветной адаптации может не только уменьшаться, но и увеличиваться? Тогда описанный опыт можно было бы объяснить увеличением чувствительности синего приемника после адаптации к красному. Для проверки этого предположения был проделан опыт с синим тестовым полем, наблюдаемым после той же адаптации к красному свету. Для синего поля координата \bar{Z} не только не увеличивалась после адаптации, но даже несколько (примерно в два раза) уменьшалась. Таким образом, совокупность этих двух опытов (желтое поле после адаптации к красному и синее поле после той же адаптации) невозможно описать, сохранив представление о независимых приемниках. По существу, результат опытов с желтым тестовым полем заключается в следующем: несмотря на то, что и адаптирующее и тестовое поля возбуждают только красный и зеленый приемники, практически не возбуждая синего приемника человеческого глаза, видимый цвет тестового поля после адаптации — синий. Так как относительная спектральная чувствительность синего приемника не могла измениться от адаптации

(это доказано опытами Л. Фридрих), то это явление нельзя объяснить, исходя из предположения о независимой передаче информации разными приемниками. В условиях данного опыта сигнал, посланный в результате возбуждения красного или зеленого приемников, был передан в такой форме, что оказался неотличимым для центров от сигнала, посылаемого обычно синим приемником.

О преобразовании цветового пространства при адаптации

Итак, адаптацию нельзя свести к преобразованию цветового пространства, заданному формулами (1). Встреченное нами затруднение состоит в том, что эти формулы принципиально не учитывают взаимодействия приемников в процессе передачи информации от них в центры², а опыт показывает, что это взаимодействие есть.

Очевидно, искать закон преобразования цветового пространства при адаптации следует лишь среди формул, учитывающих взаимодействие. Простейшим видом такого преобразования является линейное:

$$\begin{aligned} \bar{r} &= \alpha_1 \bar{r}_0 + \alpha_2 \bar{g}_0 + \alpha_3 \bar{b}_0, \\ \bar{g} &= \beta_1 \bar{r}_0 + \beta_2 \bar{g}_0 + \beta_3 \bar{b}_0, \\ \bar{b} &= \gamma_1 \bar{r}_0 + \gamma_2 \bar{g}_0 + \gamma_3 \bar{b}_0. \end{aligned} \quad (2)$$

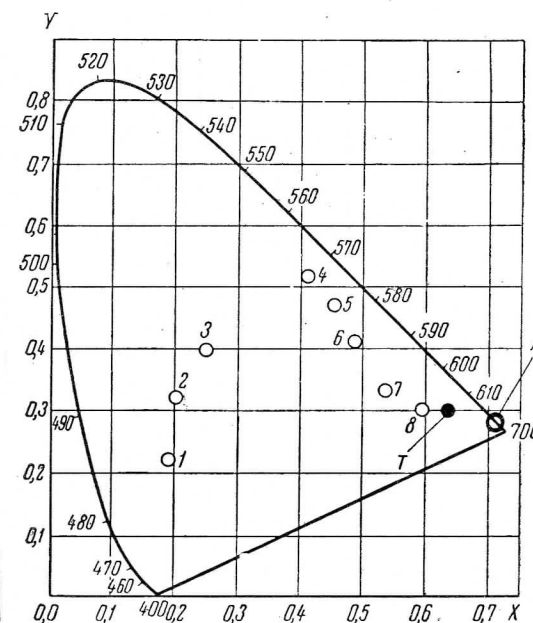
Здесь $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \beta_2, \dots, \gamma_3$ — коэффициенты, зависящие от адаптирующего цвета и продолжительности адаптации (но не от тестового цвета)³. Легко видеть, что формулы (1) являются частным случаем формул (2), когда отличны от нуля только коэффициенты α_1, β_2 и γ_3 .

Данные, приведенные в табл. 1 и 2 и на рисунке показывают, что адаптационный сдвиг не может быть описан и более общими формулами (2). В самом деле, если бы были справедливы формулы (2), то при уменьшении яркости тестового поля (без изменения относительного спектрального состава) координаты видимого после адаптации цвета должны были бы также пропорционально уменьшаться.

Рисунок показывает, что в действительности это не так. Видимые координаты тестового поля изменяются не только не пропорционально мощности тестового излучения, но и не пропорционально друг другу. Прямая линия в цветовом пространстве тестового стимула переходит в пространстве видимых после адаптации цветов в кривую. Это значит, что адаптационное изменение цветового пространства осуществляется с помощью нелинейного преобразования.

² Аналогичным недостатком обладают и формулы, предложенные Федоровым [7] для последовательного контраста.

³ Вообще говоря, линейное преобразование может содержать еще свободные члены. Однако в условиях наших опытов величина этих свободных членов (координаты последовательного образа в темноте) в пределах точности опыта была не отличима от нуля. См. первые опыты. в табл. 1 и 2.



Изменения цветности тестового поля после адаптации (тот же опыт, что и в табл. 2).

A — цветность адаптирующего излучения; T — цветность тестового поля до адаптации; 1, 2, ..., 8 — цветности тестового поля после адаптации, расположенные в порядке увеличения яркости тестового поля

Обсуждение результатов

Описанная система опытов позволяет наметить границу применимости понятия «имеющий определенную кривую спектральной чувствительности, независимо работающий, светочувствительный приемник сетчатки».

Таблица 2
Адаптирующий цвет: $340 X + 130 Y + 0 Z$

Координаты тестового цвета до адаптации			Координаты тестового цвета после адаптации			Трехцветные коэффициенты тестового цвета после адаптации		
\bar{X}	\bar{Y}	\bar{Z}	\bar{X}	\bar{Y}	\bar{Z}	x	y	z
0	0	0	0	0	0	—	—	—
25	12	2,2	6,4	7,9	20,8	0,182	0,225	0,593
75	36	6,7	10	16,1	23,9	0,200	0,322	0,478
106	50	9,4	16,3	26,4	23,1	0,243	0,401	0,351
220	105	19,6	52	66	8,8	0,410	0,521	0,069
415	198	37	128	132	22	0,454	0,468	0,078
860	410	76	348	297	70	0,486	0,416	0,098
3100	1480	280	2270	1430	540	0,536	0,337	0,127
5900	2800	530	5170	2660	850	0,596	0,307	0,098

Устойчивость колориметрических равенств при самых разнообразных состояниях адаптации доказывает, что относительная спектральная чувствительность приемников не изменяется. Два излучения, одинаково возбуждающие приемники сетчатки при каком-нибудь одном состоянии адаптации, будут одинаково возбуждать их и при любом другом. В пределах этого круга явлений — непосредственного воздействия света на равномерно адаптированный глаз — и можно без всяких оговорок пользоваться представлением о независимо работающих приемниках. Напомним, что это представление возникло именно при изучении излучений, одинаково действующих на глаз.

Однако, как показывают опыты с разной адаптацией на разных участках, процессы, начинающиеся после того, как свет поглотился в палочках и колбочках, уже нельзя представить в виде работы независимых приемников. Передача сигналов происходит таким образом, что сигнал, посланный в одних условиях, например синим приемником, оказывается неотличимым от сигнала, посланного в других условиях зеленым приемником. Поэтому нам кажется, что при рассмотрении явлений, выходящих за пределы непосредственного воздействия света на сетчатку, понятие независимого приемника теряет смысл. В частности это, по-видимому, относится уже к процессу передачи информации по зрительному нерву. Как нами было показано [8], по одиночному волокну зрительного нерва лягушки передаются сигналы от двух приемников сетчатки (у лягушки их всего два). Сам факт передачи сигналов от разных приемников по одному и тому же волокну открывает принципиальную возможность путаницы этих сигналов при некоторых условиях.

С другой стороны, обнаруженный факт путаницы у человека информации хорошо согласуется с той точкой зрения, что все три дневных приемника человека находятся в одной колбочке и передают сигналы по одному волокну [9].

Наличие указанной выше границы применимости понятия «приемник» несколько не умаляет значения теории зрения Юнга — Гельмгольца, а лишь говорит о том, где есть смысл применять эту теорию. Попытки опровергнуть эту теорию, например «доказать» существование отдельного «желтого» приемника, основаны не на колориметрических опытах, а на «восприятии желтого цвета как простого, независимого от красного и зеленого». Но в области ощущений понятие «приемник» заведомо неприменимо. Нельзя на основании субъективного анализа ощущений делать выводы о свойствах приемников. Поэтому указание границы применимо-

сти понятия «приемник» защищает теорию Юнга — Гельмгольца от необоснованной критики.

В заключение отметим еще одно обстоятельство. Адаптационное преобразование цветового пространства не только не оставляет неизменными направления главных физиологических осей, но и вообще нелинейно. Вид этого преобразования зависит не только от спектральных характеристик первичных приемников, но и от законов переработки информации в последующих отделах зрительного анализатора. Поэтому, впредь до вскрытия этих законов, опыты по адаптации и контрасту принципиально не могут служить для исследования кривых спектральной чувствительности первичных приемников глаза.

Авторы приносят благодарность Н. Д. Ньюбергу за внимание к работе, подробное обсуждение результатов и ряд ценных указаний.

Выводы

1. По отношению к свету сетчатка ведет себя как совокупность независимо работающих приемников. Эта независимость сохраняется, пока мы рассматриваем процесс поглощения света фоторецепторами.
2. При рассмотрении любых других явлений (кроме поглощения света), уже не имеет смысла говорить о независимых приемниках. Это относится, в частности, к передаче информации по зрительному нерву.
3. Адаптационное преобразование цветового пространства нелинейно и зависит не только от свойств первичных рецепторов.
4. Опыты по адаптации и контрасту не позволяют найти кривые спектральной чувствительности приемников глаза.

Поступила в редакцию
31. V. 1957

ЛИТЕРАТУРА

1. Бонгард М. М. и Смирнов М. С., Докл. АН СССР, 108, 3. 1956.
2. Фридрих Л., Биофизика, 2, 3. 1957.
3. Гуртовой Г. К., Пробл. физиол. опт., 10. 1952.
4. Brindley G. S., J. Phys., 122, 332. 1953.
5. Юстова Е. Н., Пробл. физиол. опт., 6, 53. 1948.
6. Бонгард М. М. и Смирнов М. С., Биофизика, 1, 8. 1956.
7. Федоров Н. Т., Юрьев М. А., Скляревич В. В., Введенская И. В., Пробл. физиол. опт., 6, 70. 1948.
8. Смирнов М. С. и Бонгард М. М., Биофизика, 2, 3. 1957.
9. Смирнов М. С., Докл. АН СССР, 103, 3. 1955.

COLOUR ADAPTATION AND THE LIMITS OF THE APPLICATION OF THE CONCEPTION "LIGHT SENSITIVE RECEPTOR OF THE EYE"

M. M. BONGARD, M. S. SMIRNOV

I. In relation to light, the retina behaves as an aggregation of independently working receptors. This independence of the receptors can be stated as long as we examine processes of light absorption by photoreceptors.

II. When studying other phenomena (except light absorption) it is no longer possible to state the independence of the receptors. This regards, in particular, the transmission of information along the vision nerve.

III. Adaptive transformation of colour space is not linear and depends not only on the properties of the primitive receptors.

IV. Adaptation and contrast experiments do not permit to find the curves of spectral sensitivity of the eye receptors.

Received: 31. V. 1957