

БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ**О РАБОТЕ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА.
РОЛЬ ДРЕЙФА СЕТЧАТОЧНОГО ИЗОБРАЖЕНИЯ
И БЫСТРОГО ИЗМЕНЕНИЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ
СЕТЧАТКИ В ВОСПРИЯТИИ ЦВЕТА**

А. Л. ЯРБУС

Институт проблем передачи информации АН СССР, Москва

Показано, что размазанность сетчаточного изображения границ, обусловленная несовершенством оптической системы глаза, уменьшает цветовые различия. Используя дрейф сетчаточного изображения и быстрые изменения чувствительности сетчатки, зрительная система целиком или частично восстанавливает цветовые различия и цвета.

Напомним определение действия света a , приведенное в [1]. Пусть в данный момент в данной точке сетчатки абсолютные чувствительности трех колбочковых приемников к различным длинам волн (λ) выражаются функциями $R(\lambda)$, $G(\lambda)$, $B(\lambda)$. Тогда свет, состав которого определяется функцией $\psi(\lambda)$, падая на сетчатку, будет оказывать на приемники действия, выражаемые определенными интегралами (в диапазоне 380—720 нм).

$$a_r = \int R(\lambda)\psi(\lambda)d\lambda; \quad a_g = \int G(\lambda)\psi(\lambda)d\lambda; \quad a_b = \int B(\lambda)\psi(\lambda)d\lambda.$$

Буквой a без индексов r , g , b обозначается совокупное действие света на все приемники глаза. В [1] мы подчеркнули, что в естественных условиях функции $R(\lambda)$, $G(\lambda)$, $B(\lambda)$ постоянно изменяются во времени. Однако, чтобы не усложнять изложения, во многих случаях мы не учитывали указанного изменения чувствительности. Цель настоящей работы — выяснить, какую роль в работе зрительной системы играет постоянное изменение чувствительности световоспринимающих приемников, возникающее в окрестности границ дрейфующего сетчаточного изображения.

Напомним несколько фактов. В [2] показано, что действие не слишком слабого света, длящегося 0,04—0,05 с, способно вызвать появление насыщенного последовательного контраста примерно такой же продолжительности, как и само действие. (Здесь «не слишком слабым светом» мы называем свет, соответствующий изображениям светлых предметов, видимых в условиях обычного естественного или искусственного освещения). Другими словами, и действие света, и его выключение, спустя сотые доли секунды, вызывает существенное изменение абсолютной чувствительности световоспринимающих приемников. Известно, что минимальная продолжительность фиксации взора наблюдателя при свободном восприятии предметов равна 0,2—0,3 с, а средняя продолжительность — ~0,5 с. Средняя скорость дрейфа изображения по сетчатке во время фиксации взора равна 5—6 угл. мин/с. Границы сетчаточного изображения всегда размыты. Например, в работе [3], в которой рассматривалась размытость изображения тонкой яркой линии на сетчатке среднего глаза при наилучшей аккомодации и зрачке 3—4 мм, было показано, что по мере удаления от оси сетчаточного изображения линии

освещенность плавно падает, в ~ 2 раза на каждую угловую минуту. Будем помнить, что изменения во времени относительных различий действий света имеют порог, ниже которого они не порождают цветовых различий. (В этом смысле слово «порог» используется нами в настоящей статье.) В результате размазанности границы сетчаточного изображения всегда какая-то часть этой размазанности оказывается ниже порога, что приводит к уменьшению цветового различия.

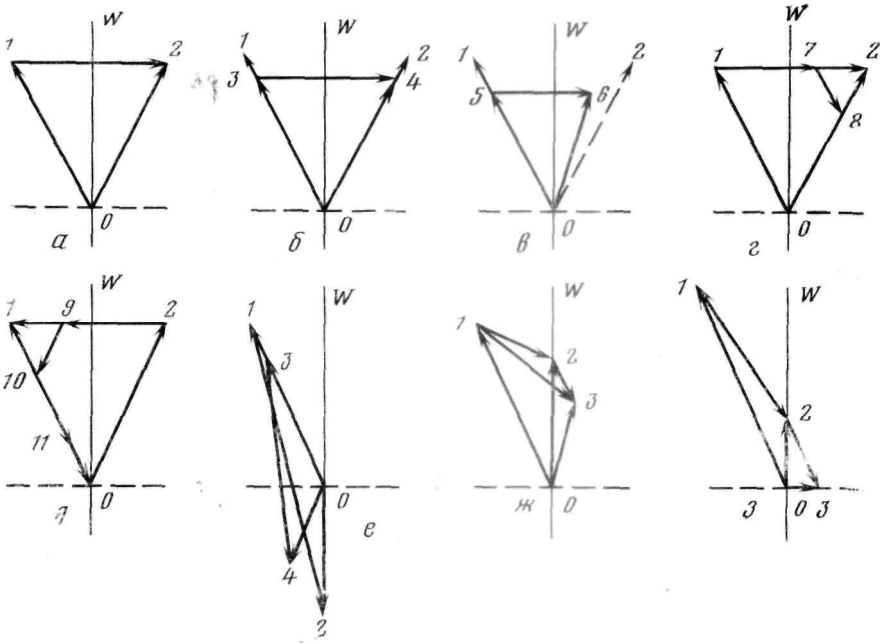
По определению [1], действие света (a) прямо зависит от абсолютной чувствительности световоспринимающих приемников, а цвет (цветовое различие) определяется логарифмом отношения двух действий света ($k \ln a_i/a_0$) [4]. При этом определенному изменению чувствительности одного, двух или трех приемников будет соответствовать определенное изменение цвета, и в пространстве цветовых ощущений [5] это изменение может изображаться некоторым вектором-добавкой. Очевидно, что и любое последствие, обусловленное изменением чувствительности приемников, может изображаться вектором, имеющим направление соответствующего вектора-добавки. Так, например, если в предшествующий момент на каком-то участке сетчатки сильно уменьшилась чувствительность красного приемника, то, посмотрев этим участком на белый экран, наблюдатель увидит на нем темно-сине-зеленый последовательный образ. Его цвет можно изобразить суммой двух векторов: вектора, соответствующего белому цвету экрана, и некоторого вектора, соответствующего черно-сине-зеленому цвету. В дальнейшем мы будем пользоваться таким векторным изображением последствия. Проведем небольшое предварительное рассмотрение.

Пусть в условиях обычного освещения на безгранично сером фоне нулевого цвета в центре поля зрения наблюдателя находится светло-красный образец, а внутри красного образца — образец светло-сине-зеленый. Представим себе такую идеальную ситуацию, в которой абсолютная чувствительность световоспринимающих приемников наблюдателя при некоторой (назовем ее средней) величине во всем поле зрения остается неизменной, а порог — ничтожно мал. Изобразим в пространстве цветовых ощущений этот идеальный случай (рисунок, *a*), где красному цвету, сине-зеленому цвету и цветовому различию между образцами будут соответствовать векторы: $(\overline{0,1})$; $(\overline{0,2})$; $(\overline{1,2})$, а сечение, проведенное через центр поля зрения наблюдателя, изобразится замкнутой цепью векторов: $(\overline{0,1})$; $(\overline{1,2})$; $(\overline{2,1})$; $(\overline{1,0})$. Буквой *W* обозначим ахроматическую ось. Затем, приближаясь к реальной ситуации, сделаем первый шаг — будем считать, что начиная с какого-то момента внутри сетчаточных изображений достаточно ярких образцов уже спустя сотые доли секунды заметно изменяется чувствительность световоспринимающих приемников. В нашем случае (см. рисунок, *b*) это уменьшение чувствительности изобразится уменьшением модулей векторов, соответствующих красному $(\overline{0,3})$ и сине-зеленому $(\overline{0,4})$ цветам.

Далее, будем считать, что порогам присуща некоторая величина. При этом произойдет уменьшение всех цветовых различий (см. рисунок, *в*), поскольку вследствие размазанности границ часть различий в действиях света окажется под порогом. Вектор $(\overline{0,5})$, соответствующий красному цвету, уменьшит свой модуль, но почти не изменит своего направления, а вектор $(\overline{0,6})$, соответствующий сине-зеленому цвету, уменьшит свой модуль и приблизится к вектору $(\overline{0,5})$, уменьшив насыщенность сине-зеленого цвета. Поворот вектора $(\overline{0,6})$ обусловлен укорочением вектора цветового различия $(\overline{5,6})$, имеющего точку приложения в конце вектора $(\overline{0,5})$ (см. [4] и [5]). Наконец, учтем тот факт, что при движении границ

сетчаточного изображения возникают кратковременные последействия. Обращаясь к нашему тест-объекту, допустим, что его сетчаточное изображение дрейфует справа налево. Пройдя вдоль замкнутой цепи векторов $(0,5)$; $(5,6)$; $(6,5)$; $(5,0)$, посмотрим, как в результате дрейфа и сопутствующих ему последействий могут исправляться искажения цветовых различий и цветов, изображенные на рисунке, *в*.

Очевидно, что на сетчаточном изображении серого фона, яркость которого существенно меньше яркости образцов, чувствительность красного приемника больше, чем на сетчаточном изображении светло-красного образца, и дрейф (справа налево) границы между сетчаточным изображением серого фона и красного образца будет сопровождаться увеличением модуля вектора $(0,5)$. Допустим, что это увеличение модуля равно модулю вектора $(5,1)$. При этом красному цвету образца будет уже соответствовать вектор $(0,1)$, и точка приложения вектора



цветового различия $(5,6)$ переместится в конец вектора $(0,1)$. На рисунке, *г* изобразим это различие вектором $(1,7) = (5,6)$.

Последействие при движении сетчаточного изображения границы между красным и сине-зеленым образцами на рисунке, *г* изобразим векторами $(7,8)$ и $(8,2)$ и заметим, что вектор $(7,8)$ коллинеарен вектору $(0,1)$, а вектор $(8,2)$ — вектору $(0,2)$. Вектору $(7,8)$ соответствует черно-сине-зеленый цвет, и он изображает последействие красного света на сине-зеленом образце. Вектор $(8,2)$ изображает светло-сине-зеленый цвет, который порождается увеличением чувствительности синего и зеленого приемников, поскольку на сетчаточном изображении красного образца чувствительность синего и зеленого приемников больше, нежели на сетчаточном изображении образца сине-зеленого. Таким образом, вместо $(1,7)$ цветовое различие изобразится вектором $(1,2)$.

Далее, перейдем к рассмотрению цветового различия между сине-зеленым и красным образцами. Очевидно, указанное различие изобразится вектором $(6,5)$ (см. рисунок, *в*), но будет уже иметь точку прило-

жения в конце вектора $(\overrightarrow{0,2})$. Этому различию на рисунке, δ соответствует вектор $(\overrightarrow{2,9}) = (\overrightarrow{6,5}) = -(\overrightarrow{5,6})$. Последействие при движении сетчаточного изображения границы между сине-зеленым и красным образцами на рисунке, δ , изобразим векторами $(\overrightarrow{9,10})$ и $(\overrightarrow{10,1})$. Здесь вектор $(\overrightarrow{9,10})$ коллинеарен вектору $(\overrightarrow{0,2})$, а вектор $(\overrightarrow{10,1})$ — вектору $(\overrightarrow{0,1})$. Вектору $(\overrightarrow{9,10})$ соответствует черно-красный цвет и он изображает последствие сине-зеленого света на красном образце. Вектору $(\overrightarrow{10,1})$ соответствует светло-красный цвет, который порождается увеличением чувствительности красного приемника, поскольку на сетчаточном изображении сине-зеленого образца чувствительность красного приемника больше, нежели на сетчаточном изображении красного образца. При этом вместо $(\overrightarrow{2,9})$ цветовое различие изобразится вектором $(\overrightarrow{2,1})$.

Наконец, перейдем к последнему цветовому различию, которому на рисунке, ϵ соответствует вектор $(\overrightarrow{5,0})$. На рисунке, δ , этот вектор будет иметь точку приложения в конце вектора $(\overrightarrow{0,1})$ и изобразится вектором $(\overrightarrow{1,11}) = (\overrightarrow{5,0}) = -(\overrightarrow{0,5})$. Последействие при движении сетчаточного изображения границы между красным образцом и серым фоном изобразим вектором $(\overrightarrow{11,0})$, которому соответствует черно-сине-зеленый цвет. Этим вектором $(\overrightarrow{11,0})$ замкнется цепь векторов.

Таким образом, в результате последействий, возникающих при дрейфе сетчаточного изображения (справа налево), замкнутая цепь векторов $(\overrightarrow{0,5}); (\overrightarrow{5,6}); (\overrightarrow{6,5}); (\overrightarrow{5,0})$ (см. рисунок, ϵ), изменившись, приняла вид цепи $(\overrightarrow{0,1}); (\overrightarrow{1,2}); (\overrightarrow{2,1}); (\overrightarrow{1,0})$ (см. рисунок, a), т. е. восстановилась та идеальная ситуация, с которой мы начинали наше рассмотрение. Нетрудно показать, что это рассмотрение приводит к тому же результату и в условиях противоположного направления дрейфа (слева направо) и, следовательно, восстановление ситуации, которую мы называем идеальной, не зависит от направления дрейфа. Кроме того, нетрудно показать, что последействия, возникающие в аналогичных условиях при дрейфе сетчаточного изображения, восстанавливают идеальную ситуацию для любого тест-объекта.

Переходя к рассмотрению некоторых реальных ситуаций, подчеркнем следующее. Опыты показывают [2], что в зависимости от условий освещения, размеров и яркости объектов изменяются и соответствующие последействия. При этом не всегда оказывается возможным идеальное восстановление цветовых различий. Если последействия настолько малы, что не могут восстановить идеальную ситуацию, то в определенных условиях соответствующее уменьшение цветовых различий воспринимается наблюдателем как «расползание цветов» (как эффект, противоположный эффекту одновременного контраста). Если последействия настолько велики, что восстанавливают идеальную ситуацию с избытком, то в определенных условиях соответствующее увеличение цветовых различий воспринимается наблюдателем как эффект одновременного контраста. Проиллюстрируем сказанное простыми опытами.

1. Экраном служила белая квадратная стенка ящика ($20 \times 20^\circ$) с круглым отверстием ($D = 5^\circ$) в центре. Во время опыта, который проводился в полностью затемненной комнате, экран освещался слабым насыщенно-красным светом. Внутри ящик был выкрашен черной краской, поэтому отверстие можно было считать совершенно черным. Однако в указанных условиях совершенно черное отверстие (и окружение экрана) кажется наблюдателю черно-красным. (Заметим, что этот эффект нельзя

объяснить рассеянным светом, поскольку при освещении экрана таким же светом большой яркости отверстие воспринимается черным). Предлагаем следующую трактовку. Будем считать, что в пространстве цветовых ощущений идеальная ситуация для данного тест-объекта изображена на рисунке, *e*, где красному цвету, черному цвету и различию между ними соответствуют векторы $(\overline{0,1})$, $(\overline{0,2})$ и $(\overline{1,2})$.

Ситуация с уменьшенным цветовым различием изображена на том же рисунке, *e* векторами $(\overline{0,3})$, $(\overline{0,4})$, $(\overline{3,4})$, где вместо черного цвета $(\overline{0,2})$ возникает цвет черно-красный $(\overline{0,4})$. Здесь для восстановления идеальной ситуации необходимы последствия. Однако в условиях данного опыта они не могут возникнуть. Действительно, на сетчаточном изображении черного отверстия действие света по каждому из приемников почти равно нулю и при этом различие в чувствительности между приемниками никакой роли играть не может. С другой стороны, слабый свет практически не изменяет и саму чувствительность. Поэтому картина, которую видит в данном случае наблюдатель, будет изображаться в пространстве цветовых ощущений векторами $(\overline{0,3})$, $(\overline{0,4})$, $(\overline{3,4})$.

2. Тест-объектом служил квадратный ахроматический образец ($3 \times 3^\circ$), расположенный в центре насыщенно-красного квадратного экрана ($10 \times 10^\circ$). Была создана установка, которая позволяла в широких пределах и независимо менять яркости образца и экрана. В затемненной комнате было проведено наблюдение за эффектом одновременного контраста в трех сериях опытов, в которых: а) оставляя неизменной некоторую (не слишком большую и не слишком малую) яркость красного экрана, изменяли только яркость ахроматического образца; б) оставляя неизменной некоторую яркость образца, изменяли только яркость красного экрана; в) изменяли и яркость экрана, и яркость образца, добиваясь максимальной насыщенности контрастного цвета (сине-зеленого), возникающего на ахроматическом образце.

Обнаружено, что контрастный цвет не возникает при таких небольших яркостях экрана, при которых не возникают и последствия [2]. Если яркость экрана достаточна для возникновения последствий, то контрастный цвет не возникает (или мало заметен) в двух случаях: когда яркость образца намного больше яркости экрана и когда образец практически черный. Контрастный цвет достигает максимальной насыщенности в условиях, когда экран имеет достаточно большую яркость, а яркость образца не слишком мала, но существенно меньше яркости экрана. При большой яркости экрана и соответствующей (существенно меньшей) яркости образца контрастный цвет становится необычайно насыщенно-сине-зеленым.

Предлагаем следующую трактовку. Пусть в пространстве цветовых ощущений (рисунок, *ж*) красному цвету экрана, ахроматическому цвету и цветовому различию между ними соответствуют векторы $(\overline{0,1})$, $(\overline{0,2})$, $(\overline{1,2})$ и этими же векторами изображается идеальная ситуация. Тогда избыточное увеличение цветового различия между красным фоном и ахроматическим образцом изобразится некоторым вектором $(\overline{2,3})$, которому соответствует черно-сине-зеленый цвет. При этом новое цветовое различие и цвет ахроматического образца изобразятся векторами $(\overline{1,3})$ и $(\overline{0,3})$, где вектору $(\overline{0,3})$ будет соответствовать сине-зеленый цвет (контрастный цвет). Из рисунка, *ж* нетрудно найти условия, в которых контрастный цвет достигает максимальной насыщенности. Эти условия изображены на рисунке, *з*, где яркость ахроматического образца подобрана так, чтобы вектор $(\overline{0,3})$, изображающий видимый цвет образца, оказался в плоскости нулевых яркостей, т. е. в плоскости максимальной

насыщенности. Поскольку вектор $(\overline{2,3})$ всегда гораздо меньше вектора $(\overline{0,1})$ и вектор $(\overline{0,3}) = (\overline{0,2}) + (\overline{2,3})$, то, очевидно, для того, чтобы вектор $(\overline{0,3})$ оказался в плоскости нулевых яркостей, яркость ахроматического образца должна быть меньше яркости своего окружения. (Именно поэтому в учебниках и курсах цветоведения, на рисунках, иллюстрирующих явление одновременного контраста, ахроматическим образцам придают не белый, а серый цвет.)

3. Допустим, что наблюдатель смотрит на расположенные в комнате несамосветящиеся предметы и в какой-то момент происходит достаточно резкое и большое увеличение или уменьшение освещения. Из своего повседневного опыта мы знаем, что такое изменение освещения сопровождается изменением видимых цветов (их яркости и насыщенности), и по тому, как изменились эти цвета, наблюдатель судит об изменении освещения. Эти результаты нельзя объяснить, пользуясь формулой (3) [4], поскольку при изменении освещения пропорционально изменяются действия a_i и a_0 . Однако, пользуясь нашим предварительным рассмотрением и знаниями о последствиях и порогах, можно предположить следующую трактовку результатов данного опыта. Мы знаем [2], что в ответ на достаточно большое изменение освещения (увеличение или уменьшение) изменяется и величина последствий (спустя сотые доли секунды). При этом, как следует из нашего предварительного рассмотрения, изменение последствий приводит к изменению цветовых различий, а изменение цветовых различий сопровождается изменением видимых цветов. Увеличение (уменьшение) яркости освещения в пространстве цветовых ощущений будет сопровождаться увеличением (уменьшением) модулей векторов, соответствующих цветовым различиям и цветам. В условиях слабого освещения, когда последствия уменьшаются настолько, что ими можно пренебречь, существенную роль начинают играть пороги. Действительно, чем меньше различие в действиях света (при постоянном пороге), тем большая часть этого различия находится ниже порога и тем меньше видимое различие.

4. Единственным источником освещения в комнате служил зеленый монохроматический свет. Задача наблюдателя, находящегося в комнате, состояла в том, чтобы оценить цвет освещения и видимые цвета окружающих предметов. Предварительно заметим, что поскольку зеленый монохроматический свет оказывает существенное действие не только на зеленый, но и на красный и синий приемники глаза, то, в согласии с нашими представлениями (см. [4]), должны соблюдаться равенства:

$$a_{ri}/a_{r0} = a_{gi}/a_{g0} = a_{bi}/a_{b0}$$

и все видимые цвета должны казаться наблюдателю ахроматическими. В действительности в указанных условиях ахроматическими казались цвета только тех предметов, видимые яркости которых были не очень большими. Блики металлических предметов, белые предметы, освещенные ярким монохроматическим светом, казались наблюдателю зелеными, но меньшей насыщенности, чем та, которая в обычных условиях соответствует данному монохроматическому свету. В соответствии с этим и цвет освещения казался наблюдателю не белым, а зеленоватым (хотя в действительности он был насыщенно-зеленым). Предлагаем следующую трактовку. В условиях данного опыта зеленый свет оказывает максимальное действие на зеленый приемник. При этом очевидно, что максимальные последствия и увеличения цветовых различий и цветов возникнут в рамках зеленого приемника. Другими словами, произойдет восстановление идеальной ситуации только в рамках зеленого приемника и это приведет к позеленению видимых цветов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ярбус А. Л., Биофизика, 20, 916, 1975.
2. Ярбус А. Л., Биофизика, 24, 524, 1979.
3. Flamant F., Rev. d'optique, 34, 433, 1955.
4. Ярбус А. Л., Биофизика, 20, 1099, 1975.
5. Ярбус А. Л., Биофизика, 22, 1087, 1977.

Поступила в редакцию 14.XII.1978

HUMAN VISUAL SYSTEM. COMBINED ROLE OF DRIFT AND FAST CHANGES OF RETINAL SENSITIVITY

A. L. YARBUS

Institute for Information Transmission Problems, Ac. Sci. USSR, Moscow

Low quality of retinal images due to imperfect eye optics decreases the size of perceived colour differences and colours. Using drift and fast changes of retinal sensitivity the visual system completely or partly restores colour differences and colours.