

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОБЪЕДИНЕННЫЙ НАУЧНЫЙ СОВЕТ
«ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ»

РУКОВОДСТВО
ПО ФИЗИОЛОГИИ

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

часть первая

ФИЗИОЛОГИЯ
ЗРЕНИЯ

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1971

Глава II

ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

Представление о цветовом зрении связано для каждого из нас с субъективно очевидным различием ощущений «красного», «зеленого» и др., знакомых нам из повседневности. Объективная, физиологическая сторона этого различия состоит в том, что сетчатка глаза по-разному реагирует на излучения разного спектрального состава и посылает соответственно различные сигналы в мозг. Очевидно, что для этого должен иметься аппарат, тем или иным способом анализирующий спектральный состав падающего на рецепторы света. Таким аппаратом является сочетание нескольких приемников на рецепторном уровне, т. е. светочувствительных механизмов, обладающих разной спектральной чувствительностью. Одного приемника для различения цветов недостаточно, ибо в этом случае все воспринимаемые глазом излучения отличались бы лишь одним параметром — субъективной яркостью. В этом случае излучения любого спектрального состава могут быть полностью уравнены для глаза путем изменения их мощности. Таковы свойства нашего сумеречного зрения, когда работает один лишь палочковый приемник; таково зрение многих ночных животных, сетчатка которых содержит вообще только один палочковый приемник.

Чтобы цветоразличение было возможно, в сетчатке прежде всего должно работать одновременно не меньше двух приемников с разной спектральной чувствительностью. Тогда многие излучения с разным спектральным составом будут возбуждать приемники в разных соотношениях, независимо от их абсолютных мощностей. Таким образом, мы можем определить цветовое зрение как способность по-разному реагировать на излучения разного спектрального состава независимо от их интенсивности.

Поступающие от рецепторов сигналы о возбуждении приемников должны быть переданы в мозг нервными элементами сет-

чатки, а в вышележащих зрительных центрах должны существовать структуры, которые способны классифицировать приходящие сигналы и участвовать в формировании конечного эффекта — ощущений или рефлекторных двигательных актов. При этом следует учитывать, что важнейшей задачей цветового зрения является правильное узнавание о к р а с к и п р е д м е т о в (отражательных свойств поверхностей), а не просто излучений разного спектрального состава. Это делает необходимым участие в цветовом зрении механизма константности восприятия цвета, т. е. способности зрительного анализатора идентифицировать предметы по их отражательным свойствам в изменяющихся условиях освещения.

Соответственно сказанному, в физиологии цветового зрения можно выделить две основные проблемы. Одна касается свойств первого звена — совокупности приемников, осуществляющих спектральный анализ света. Другая ставит в центре внимания процессы переработки сигналов, поступающих от приемников, на вышележащих уровнях — в сетчатке и в зрительных центрах. Физиологические свойства нервных элементов, участвующих в передаче сигналов о цвете, в ряде случаев объясняют известные из психофизических экспериментов свойства цветового зрения человека.

СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ ПРИЕМНИКИ СЕТЧАТКИ ГЛАЗА

Общие свойства отдельных приемников и их совокупности. Для спектрального анализа света совсем не обязательно разлагать излучение в спектр, как это делается в большинстве физических приборов. С этой целью можно воспользоваться набором узкополосных светоприемников, например набором узкополосных светофильтров в сочетании с фотоэлементом. При этом чем больше число таких приемников, а до некоторых пределов и чем уже их спектральные характеристики, тем точнее будет спектральный анализ. В сетчатке глаза роль аппарата, производящего спектральный анализ света, падающего на рецепторы, выполняет совокупность приемников, число которых невелико, и каждый из них, как правило, чувствителен к широкому участку спектра. Например, цветовое зрение человека основано на работе трех приемников; грубо говоря, наш глаз оценивает распределение энергии в трех участках спектра. Понятно, что возможности такого сочетания приемников в отношении спектрального анализа относительно ограничены. Несмотря на то что их достаточно для различения множества излучений, следует учитывать, что такой цветоразличительный аппарат способен производить лишь приблизительный спектральный анализ света. Число приемников и их относительная спектральная чувствительность обуславливают, какие объективно существующие различия внешней ситуации могут быть

замечены глазом, а какие — нет (Нюберг, 1957). Понятно, что никакая переработка сигналов в последующих нервных звеньях зрительного анализатора не позволяет различить то, что неразлично для рецепторов.

Понятие «светочувствительный приемник» весьма существенно для строгого изложения теории цветового зрения. В физике оно применяется только к таким приемникам, у которых спектральная чувствительность неизменна при разных уровнях освещения. Постоянство спектральной чувствительности проявляется в аддитивности излучений для приемника: если два излучения неразличимы для приемника, то добавление к каждому из них одного и того же третьего не нарушает неразличимости (т. е. если $A=B$, то $A+C=B+C$). В отношении приемников человека аддитивность доказана экспериментально и формируется как один из законов Грассмана. Важнейшим свойством приемников является то, что для каждого из них в отдельности излучения разного спектрального состава качественно неразличимы. Самая возможность охарактеризовать приемник кривой относительной спектральной чувствительности подразумевает качественную тождественность воздействия разных излучений: для получения такой кривой мы должны иметь возможность попарно уравнивать любые монохроматические излучения.

Фундаментальные свойства приемников — качественная тождественность эффекта разных излучений и постоянство спектральной чувствительности — тесно связаны с некоторыми общими свойствами зрительных пигментов (см. главу 5). Те изменения в молекуле зрительного пигмента, с которых начинается зрительный процесс, совершенно не зависят от того, какова длина волны и энергия кванта света, поглощенного молекулой фотопигмента: всякий поглощенный квант вызывает одинаковый эффект. Длина волны определяет только вероятность взаимодействия кванта света с молекулой пигмента. Эта характеристика относится к каждой молекуле фотопигмента и не зависит от состояния других молекул пигмента, например от их распада под действием света. Поэтому спектр поглощения фотопигмента (и спектральная чувствительность приемника) оказываются постоянными при разных уровнях освещения.

В большинстве случаев каждому приемнику соответствует свой отдельный фотопигмент, т. е. отличие спектральных характеристик разных приемников определяется использованием разных пигментов, отличающихся спектрами поглощения. Это справедливо и по отношению к нашему цветовому зрению. В случаях, когда каждый приемник обслуживается одним зрительным пигментом, наблюдается качественная тождественность излучений для каждого из приемников и аддитивность спектральных характеристик приемников. Известны факторы, приводящие к отклонению от этой классической зависимости. Так, в основе активности

палочкового приемника лежит порой смесь пигментов. Нестабильность пигментов, изменяющихся под действием света, ведет к тому, что избирательная цветовая адаптация изменяет соотношение пигментов, входящих в смесь, и тем самым изменяет спектральную характеристику приемника. Другой причиной нарушения аддитивности приемников служит самоэкранирование фотопигмента в наружных сегментах рецепторов: поверхностно лежащие слои молекул пигмента служат нестабильным цветным светофильтром на пути света к более глубоко расположенным молекулам. Нестабильность этого фильтра отражается на постоянстве спектральной характеристики приемника, однако этот эффект ничтожен, если поглощение в максимуме не превышает 7—8%, что соответствует оптической плотности наших колбочковых пигментов в сетчатке (Goldstein, Williams, 1966).

Говоря о приемниках, мы в одних случаях рассматриваем всю совокупность фоторецепторов с одинаковой спектральной чувствительностью в качестве одного приемника; в других случаях мы обсуждаем вопрос о том, содержит ли каждая фовеальная колбочка три приемника или только один. При этом мы не нарушаем строгости понятия «приемник», которое таким образом не включает в себя конкретных морфологических особенностей.

Переходя к рассмотрению свойств совокупности одновременно работающих приемников, необходимо отметить еще одно обстоятельство, существенное для функционирования всего аппарата цветового зрения в целом. Это обстоятельство касается невзаимозаменяемости сигналов, поступающих от разных приемников, для вышележащих нервных структур. Благодаря невзаимозаменяемости сигналов два излучения оказываются визуально тождественными, неразличимыми для глаза только в том случае, когда оба они возбуждают одинаково каждый из приемников, т. е. если они равны «с точки зрения» каждого из приемников. Это свойство сигналов от приемников определяется скорее организацией нервных элементов, стоящих за фоторецепторами, чем самими приемниками; однако при рассмотрении ряда вопросов невзаимозаменяемость сигналов является таким же важным свойством приемников, как и постоянство спектральной чувствительности и качественная тождественность излучений для каждого из приемников.

Все отмеченные основные свойства приемников делают понятной отмеченную во введении особенность механизма цветоразличения, основанного на совместной работе несколько широкополосных приемников. Эта особенность состоит в том, что для такой системы приемников многие физически различные излучения оказываются попарно неотличимыми друг от друга (визуально тождественными). Так, например, для нашего глаза монохроматическое желтое излучение с $\lambda=590$ нм, возбуждающее два из трех приемников — красно- и зеленочувствительный, неотличимо от смеси зеленого с $\lambda=550$ нм и красного с $\lambda=640$ нм, взятых в опре-

деленных энергетических соотношениях. При этом для иных смесей зеленого и красного излучений эти соотношения будут другими, но строго определенными; они определяются относительной чувствительностью каждого из приемников к выбранным излучениям. Таким образом, система широкополосных приемников обладает двумя связанными свойствами: с одной стороны, многие различные физически излучения оказываются неотличимыми для системы, т. е. приводят ее в одинаковые состояния; с другой стороны, множество различных для системы цветов может быть получено смешением в разных пропорциях всего лишь нескольких излучений определенного цвета, называемых основными или базисными. Эти особенности системы приемников лежат в основе опытов по смешению цветов и использующего эти опыты колориметрического метода изучения системы приемников.

Термин «колориметрия» означает дословно «измерение цвета». Процесс «измерения» цвета состоит в отыскании смеси базисных цветов, визуальнo тождественной измеряемому цвету, и в описании этой смеси в физических терминах. Визуальнo тождественные излучения разного спектрального состава называют иногда метамерными цветами, а условия равенства для трихромата (человека с нормальным цветовым зрением, основанным на работе трех приемников) записывают в виде тождества:

$$C \equiv \alpha R + \beta G + \gamma B,$$

где α , β и γ — энергетические коэффициенты при базисных цветах R , G , B (красный, зеленый, синий), входящих в смесь, визуальнo тождественную ($\equiv$) измеряемому цвету C .

Если измеряемыми служат спектральные (монохроматические) цвета, то в результате колориметрического исследования можно получить кривые сложения (или кривые смешения) базисных цветов для спектральных излучений, называемые обычно просто кривыми сложения. Кривые сложения служат графическим способом выражения коэффициентов α , β , γ для всех монохроматических излучений равной энергетической величины (рис. 105). Кривые сложения полностью характеризуют цветоразличительные возможности сочетания приемников: при условии аддитивности излучений они позволяют относительно любой пары излучений решить, отличимы ли они для глаза или нет.

Кривые сложения совпадают с кривыми спектральной чувствительности приемников только в том случае, если каждый базисный цвет возбуждает лишь один из приемников. Это не всегда возможно. Например, для нормального трихромата не существует излучений, возбуждающих только зеленочувствительный приемник: всякий зеленый возбуждает также и красно-, либо синечувствительный приемник, либо все три одновременно. Кривые

сложения представляют собой в таких случаях линейные комбинации кривых спектральной чувствительности приемников, т. е. результат сложения или вычитания их с некоторыми коэффициентами. Эти коэффициенты определяются выбором базисных цветов. Кривые сложения могут иметь отрицательные ветви, т. е. для некоторых цветов коэффициенты при базисных цветах, входящих в смесь, могут иметь отрицательные значения. Это имеет следующий физический смысл.

Даже при самых насыщенных (спектральных) базисных цветах, например $\lambda = 440$ (B), 540 (G) и 660 (R) нм, для трихромата существуют такие цвета, например голубой $\lambda = 490$ нм, которые нельзя получить смешением взятых базисных. Чтобы получить колориметрическое равенство, к измеряемому C надо прибавить один из базисных (в данном случае R), так что равенство достигается между смесями на двух половинах поля зрения колориметра — прибора, предназначенного для колориметрических опытов. Запись тождества принимает вид:

$$C + \alpha R \equiv \beta G + \gamma B,$$

Если же мы хотим оставить в одной части равенства только цвет C , то должны перенести член αR в другую часть равенства со знаком минус:

$$C \equiv \beta G + \gamma B - \alpha R.$$

Система приемников сетчатки человека. Правильное представление о трехкомпонентности цветового зрения человека складывалось постепенно (Кравков, 1951; Brindley, 1960). Еще Ньютон предложил цветовой круг, в центре которого лежит белый, а по окружности — спектральные и пурпурные цвета, причем на противоположных сторонах лежат дополнительные цвета, т. е. дающие при смешении белый. Замкнутый цветовой круг Ньютона качественно аналогичен цветовому треугольнику — принятому со времен Максвелла и Гельмгольца графическому способу упорядоченного изображения многообразия цветов, различимых человеком с нормальным цветоразличением. Понимание цветового треугольника неотделимо от векторного представления о цвете. Грассман (Grassmann, 1853), основоположник векторного анализа, первый обратил внимание на то, что опыты по сложению цветов позволяют рассматривать цвета как трехмерные (пространственные) векторы, лежащие внутри цветового пространства.

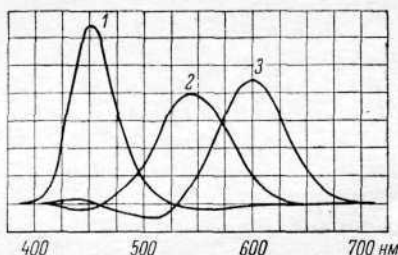


Рис. 105. Кривые сложения для глаза нормального трихромата, полученные с базисными цветами: 460 нм (1), 530 нм (2) и 650 нм (3). (По: Wright, 1946).

Цветовое пространство (рис. 106, А) заключено между тремя осями координат, соответствующими в нашем понимании возбуждению каждого из трех приемников в отдельности. Цветам, возбуждающим одновременно два приемника, соответствуют векторы, лежащие на плоскостях, проходящих через пары осей координат; возбуждающим все три приемника — векторы, лежащие внутри трех плоскостей. Все векторы выходят из начала координат —

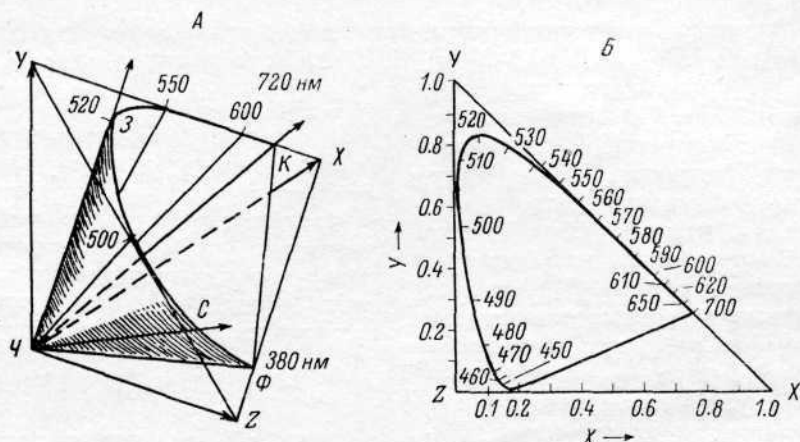


Рис. 106. Графическое изображение цветового пространства (А) и цветовой треугольник (Б), принятый Международной осветительной комиссией (МОК).

А — область реальных цветов ограничена конической поверхностью, включающей векторы спектральных излучений (цифры у основания конуса обозначают длину волны в нм; К, З, С, Φ — векторы красного, зеленого, синего и фиолетового спектральных цветов; Ч — черный цвет) и пурпурных цветов, образующихся при смешении К и Φ. Любой цвет (т. е. изображающий его вектор) может быть формально представлен как равнодействующий слагаемых X, Y и Z. Координатные оси X, Y, Z могут не соответствовать ни каким-либо реальным цветам, ни изолированным возбуждениям приемников. Сечение цветового пространства плоскостью позволяет построить плоский график (цветовой треугольник), на котором каждому цвету соответствует точка пересечения радиуса-вектора с секущей плоскостью. Вид цветового треугольника будет зависеть от того, как выбрано направление плоскости сечения.

Б — по периметру цветового треугольника расположены спектральные цвета (цифры — длины волн, в нм) и пурпурные; по осям — координаты в системе МОК.

точки, соответствующей нулевому возбуждению всех приемников. Сложение цветов при этом подчиняется правилам сложения векторов, т. е. результат сложения двух цветов изображается диагональю параллелограмма, построенного на векторах — слагаемых цветах.

Цветовой треугольник (рис. 106, Б) представляет собой результат сечения цветового пространства плоскостью, пересекающей все три оси. Пересекаемым плоскостям в треугольнике соответствуют прямые линии, векторам разных направлений — точки на треугольнике. Рассмотрение цветового пространства значительно нагляднее, чем цветового треугольника. В цветовом

треугольнике все векторы одного направления независимо от длины изображаются одной точкой. Сложение векторов по правилу параллелограмма заменяется в треугольнике нахождением результата по правилу центра тяжести, для чего точкам, изображающим слагаемые цвета, приписываются «веса», пропорциональные интенсивностям. Результирующий вектор всегда лежит в плоскости слагаемых векторов, поэтому на треугольнике цвет суммы лежит на прямой, соединяющей точки слагаемых цветов. Это помогает понять смысл отрицательных слагаемых в колориметрических равенствах:

$$A = B - C, \text{ если } B = A + C.$$

Итак, цветовой треугольник представляет собой отображение на плоскости трехмерного многообразия цветов. Это отображение, сделанное методом центральной проекции, содержит неполную характеристику цветов; они характеризуются полностью только тремя координатами одновременно. Чтобы облегчить сопоставление результатов разных исследований, Международной осветительной комиссией (МОК) предложен стандартный цветовой треугольник. Плоскость этого треугольника лежит в цветовом пространстве таким образом, что пересекает векторы всех реальных цветов, но не пересекается с осью, соответствующей зеленочувствительному приемнику.

И цветовой треугольник, и цветовое пространство представляют собой графические модели, воспроизводящие результаты колориметрических опытов, позволяющих получить лишь кривые сложения. Последние являются линейными комбинациями кривых спектральной чувствительности приемников, истинные значения которых остаются неизвестными. Однако далеко не все линейные комбинации кривых сложения могут соответствовать спектральным характеристикам реальных приемников. Используя некоторые ограничения, сформулированные Нюбергом (1950), Бонгард и Смирнов (1955) рассчитали кривые спектральной чувствительности приемников человека, взяв за основу принятые МОК кривые сложения для нормального трихромата. Эти расчетные кривые очень хорошо согласуются с результатами, полученными независимым путем Нюбергом и Юстовой (1955) в опытах с дихроматами — лицами, в сетчатке которых работает лишь два приемника из трех. Многие цвета, отличающиеся для трихромата, неразличимы для глаза дихромата, т. е. одинаково возбуждают их приемники. Нанося в трехмерном цветовом пространстве положение этих цветов, авторы с большой точностью определяли направление третьей составляющей, соответствующей отсутствующему у дихромата приемнику. Опыты с протанопами, лишенными красночувствительного приемника, и с дейтеранопами, лишенными зеленочувствительного приемника, позволили с высокой степенью точности определить соответствующие оси координат или, что

то же, кривые спектральной чувствительности этих приемников. Спектральная характеристика синечувствительного приемника ввиду крайней редкости случаев его отсутствия была получена расчетным путем, с учетом изложенных выше ограничений; за основу были приняты кривые сложения протанопов и дейтеранопов. Совпадение кривых спектральной чувствительности приемников, полученных независимыми способами (рис. 107, А), служит веским доводом в пользу правильности их определения.

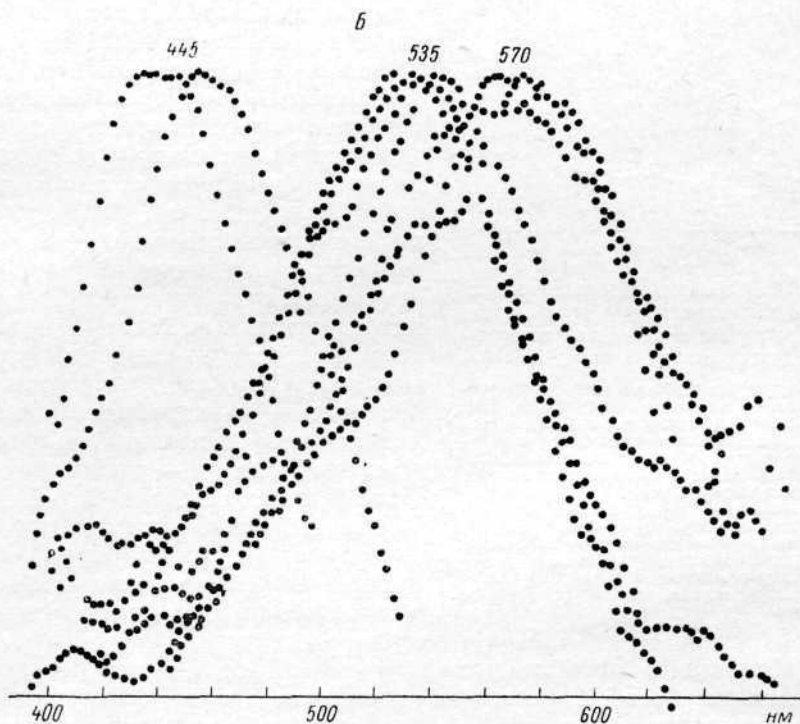
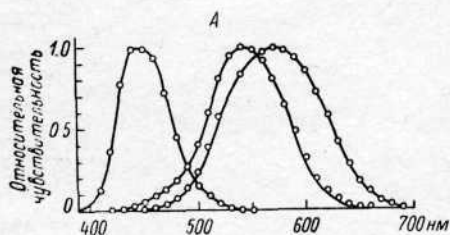
Относительно физиологической природы трех приемников еще Гельмгольц полагал, что в концевых аппаратах волокон зрительного нерва имеются три рода фотохимически разлагаемых веществ, имеющих разную чувствительность по отношению к разным частям спектра (Helmholtz, 1911). Первые серьезные факты в подтверждение этой точки зрения дали работы Раштона (Rushton, 1958), который довел до совершенства методику «денситометрии», т. е. прижизненного измерения поглощения света в слое фоторецепторов сетчатки (см. также главу 5). Было показано, что у дихроматов отсутствует один из двух пигментов, имеющих у трихроматов, и соответствующих красно- и зеленочувствительному приемникам трихромата: «эритролаб» (максимум около 585 нм) у протанопов и «хлоролаб» (максимум около 540 нм) — у дейтеранопов. Обнаружить присутствие «цианолаба» — синечувствительного пигмента, соответствующего третьему приемнику, не удалось ни у дихроматов, ни у трихроматов. Это вполне понятно, ибо желтая пигментация в районе центральной ямки затрудняет измерения в синем конце спектра.

Следующим шагом в этом направлении явилось исследование фотопигментов, содержащихся в отдельных колбочках человека (Wald, Brown, 1964, 1965) и макаки (Marks et al., 1964). Размеры фовеальных колбочек слишком малы, чтобы они могли служить объектом исследования, и все полученные данные касаются только парафовеальных колбочек. Каждая колбочка, по крайней мере внефовеальная, содержит, видимо, лишь один из пигментов или преимущественно один из них (рис. 107, Б). Вопрос о локализации пигментов в фовеальных колбочках нельзя, однако, считать решенным. Наш глаз обнаруживает одинаковую разрешающую способность (остроту зрения) в белых и цветных вспышках (Смирнов, 1955). Возможно, фовеальные колбочки содержат смесь пигментов.

Наконец, заслуживают внимания исследования, выполненные «двухпороговым» методом Стайлсом (Stiles, 1959), и результаты определения инкрементных порогов (на добавку) при интенсивном цветном фоне. Применение интенсивного адаптирующего желтого, пурпурного и синего фона позволило Уолду (Wald, 1964) получить три разные пороговые кривые. Делая поправку на поглощение в передних средах глаза (желтый хрусталик и маку-

Рис. 107. Кривые спектральной чувствительности колбочковых приемников нормального трихромата, определенные колориметрическим методом (А), и спектры поглощения, измеренные в наружных сегментах одиночных колбочек макаки (В). (По: Marks et al., 1964).

Сплошные кривые на А представляют результат расчета кривых спектральной чувствительности по кривым сложения нормального трихромата (Бонгард, Смирнов, 1955); кружки — результаты опытов с дихроматами (Нюберг, Юстова, 1955).



лярный пигмент), Уолд называет в качестве максимумов трех приемников 430, 540 и 575 нм (рис. 108), что близко к результатам оценки Стайлса (Stiles, 1959) — 440, 540 и 575 нм. Особенно интересно то, что Уолду удалось показать этим методом отсутствие

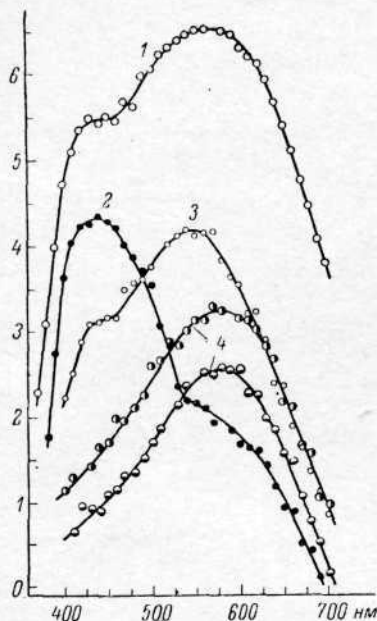


Рис. 108. Кривые спектральной чувствительности приемников трихромата, полученные методом инкрементных порогов.

1 — пороговая кривая темноадаптированного глаза (фокальной области); 2 — пороговая кривая при интенсивном желтом, 3 — пурпурном и 4 — синем адаптирующем фоне, выявляющих активность синечувствительного и красночувствительного приемников соответственно. По оси абсцисс — длина волны добавок; по оси ординат — величины, обратные энергиям пороговых добавок (чувствительность) в логарифмических единицах. (По: Wald, 1964).

одного из приемников у дихроматов разных типов, в том числе у тританопов (Wald, Brown, 1965).

Касаясь вопроса о нарушениях цветового зрения, следует упомянуть о явлениях аномалии спектральных характеристик отдельных приемников. «Протаномалы» и «дейтераномалы», т. е. лица с нестандартными кривыми спектральной чувствительности красного и зеленого приемников, являясь трихроматами, требуют иных соотношений цветов, входящих в цветовые равенства, нежели нормальные трихроматы, т. е. большинство людей. Любопытно, что спектральные характеристики аномального приемника у протаномалов и дейтераномалов могут совпадать (Лобанова, 1969), т. е. в обоих случаях вместо одного из обычных фотопигментов присутствует необычный третий. Из других нарушений цветового зрения, затрагивающих рецепторный уровень, упомянем колбочковую монохромазию — наличие лишь одного колбочкового приемника, и палочковую ахромазию — полное отсутствие функции колбочек (Кравков, 1951). Насколько известно, никакие случаи нарушения цветового зрения не находят выражения в гистологической картине рецепторного аппарата.

Механизмы цветоразличения у животных. Периферические механизмы, необходимые для цветового зрения, обнаружены у многих видов животных. Несомненно, что в большинстве случаев роль приемников с разной спектральной чувствительностью выполняют разные фотопигменты, заключенные в разных рецепторах. Классическим в этом отношении можно считать результат изучения фотопигментов одиночных колбочек золотой рыбки,

в наружных сегментах которой Маркс (Marks, 1965) нашел три пигмента с максимумами поглощения 455, 530 и 625 нм (рис. 109). В той или иной форме тот же принцип — сочетание нескольких фотопигментов, заключенных в разных фоторецепторах, — используется многими животными (Орлов, 1963). Иной механизм цветоразличения находим мы у ящериц и черепах, колбочки которых содержат интенсивно окрашенные жировые капли, играющие

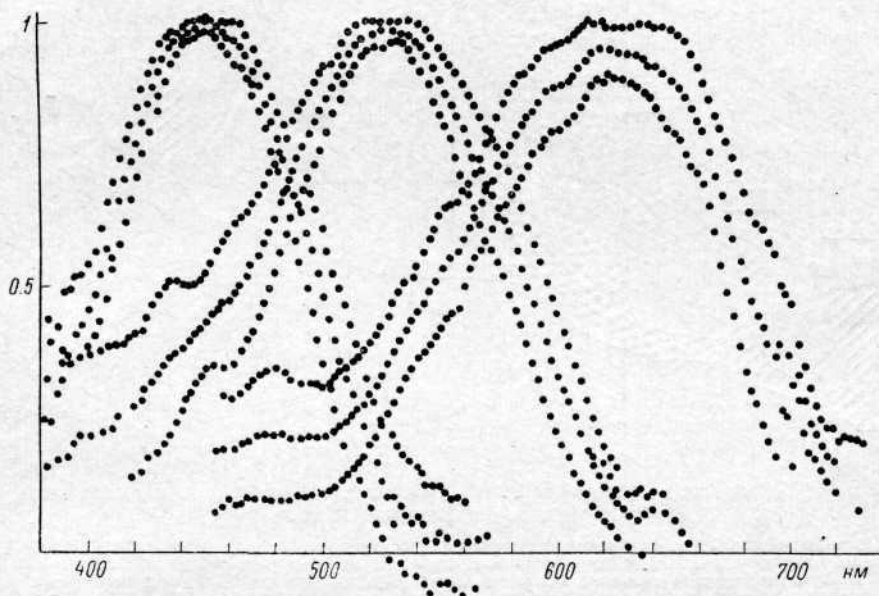


Рис. 109. Спектры поглощения трех колбочковых пигментов золотой рыбки, измеренные на одиночных колбочках. По Марксу (Marks, 1965).

роль цветных светофильтров. Благодаря им колбочки приобретают разную спектральную чувствительность при наличии одного и того же фотопигмента в наружных сегментах (Орлов, Максимова, 1964). Возможно, тот же механизм используется птицами.

Сравнение физиологических аппаратов цветоразличения представителей разных групп позвоночных показывает с несомненностью, что цветовое зрение в ходе эволюции было приобретено разными группами независимо (рис. 110). Некоторые группы, например приматы и грызуны из семейства беличьих, приобрели аппарат цветового зрения, отличный от имевшегося у далеких рептильных предков, после того как фильтровый механизм рептилий был утрачен общим предком плацентарных млекопитающих в связи со скрытым или ночным образом жизни. Сравнительные данные физиологических исследований в этом направлении полностью согласуются с концепцией Уоллса (Walls, 1942) о неоднократной утрате

и восстановлении колбочкового аппарата некоторыми позвоночными в ходе эволюции, параллельно смене суточной активности. Среди беспозвоночных цветное зрение особенно распространено среди насекомых (Мазохин-Поршняков, 1965).

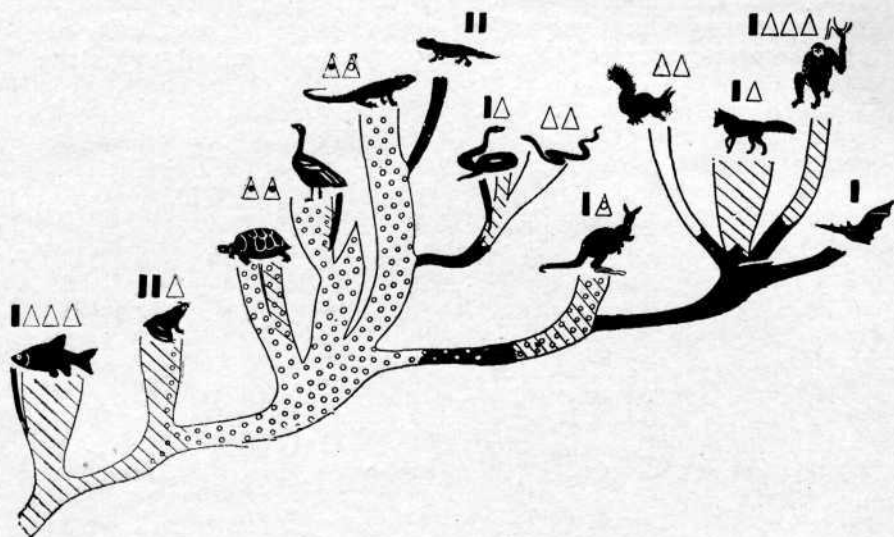


Рис. 110. Схема вероятных путей эволюции цветоразличительных механизмов среди позвоночных животных.

Условными символами изображены суммированные сведения о числе палочковых (прямоугольники) и колбочковых (треугольники) рецепторов в сетчатке разных животных. Изображенные черным ветви эволюционного древа обозначают ночной или скрытый образ жизни некоторых групп, ведущий к утрате колбочкового аппарата (Walls, 1942). Колбочки с окрашенными жировыми каплями в них отмечены черным сплошным кружком, с неокрашенными — контурным кружком.

ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНЫХ ЗВЕНЬЕВ АППАРАТА ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Описание совокупности светочувствительных рецепторов служит далеко не исчерпывающей характеристикой аппарата цветового зрения в целом. Многие свойства этого аппарата, проявляющиеся в поведении, зависят от того, как сигналы от разных рецепторов используются центральной нервной системой в ее интегративной деятельности. Известны примеры того, что информация от рецепторов по той или иной причине оказывается недоступной для использования центральной нервной системой. Следовательно, существуют вопросы, которые не могут быть решены исследованием рецепторов, а требуют изучения характера переработки информации, поступающей от рецепторов, в нервных звеньях зрительного анализатора. Изучение этой переработки требует исследования одиночных нервных элементов, и развитие

наших представлений в этой области в значительной мере объяснено электрофизиологическим экспериментом.

С самого начала мы можем отметить, что у изученных объектов не встречается такого способа передачи сигнала о цвете, при котором информация о возбуждении разных приемников поступала бы в мозг по изолированным, независимым каналам. Иными словами, универсальным правилом является то, что сигналы от разных приемников конвергируют на

ганглиозные клетки, так что реакция последних определяется результатом взаимодействия сигналов от нескольких приемников. Далеко не ясно, какую роль играет взаимодействие сигналов еще до ганглиозных клеток. С одной стороны, хорошо известны нервные элементы сетчатки, расположенные до ганглиозных клеток и получающие сигналы от разных приемников. Это прежде всего так называемые источники S-потенциалов (горизонтальные клетки нескольких типов), богато представленные в сетчатке рыб. Многочисленные эксперименты показывают, что уже эти элементы, контактирующие непосредственно с фоторецепторами, получают сигналы от двух (однофазные и двухфазные) или даже трех (трехфазные элементы) приемников (рис. 51, Б в главе 7). С другой стороны, в лаборатории Светихина (Svetichin, 1967) в последнее время

были получены прямые данные в пользу того, что у тех же рыб существуют биполяры, связанные порознь с разными приемниками и представляющие, следовательно, независимые каналы связи ганглиозных клеток с приемниками. Рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки рыб и сусликов, а также геникулярные нейроны обезьян имеют такую пространственную организацию, которая тоже заставляет предположить, что на уровне биполяров должны существовать отдельные каналы для разных приемников.

Исследование нервных элементов, связанных с несколькими приемниками, выявляет два основных типа взаимодействия



Рис. 111. Реакция оппонентного нейрона сетчатки суслика на белый (1), зеленый (540 нм — 2) и голубой (480 нм — 3) стимулы, а также на излучение 499 нм (4), соответствующее нейтральной точке спектра (Michael, 1966).

сигналов. В одних случаях возбуждение разных приемников вызывает качественно одинаковую реакцию нервного элемента, например гиперполяризацию S-генератора, увеличение частоты импульсации ганглиозной клетки и т. д. Совместное возбуждение приемников увеличивает ответную реакцию, и взаимодействие сигналов носит характер их «сложения» (Svaetichin, 1956; Svaetichin, MacNichol, 1958; Орлов и Максимова, 1965). В других случаях раздельное возбуждение приемников вызывает качественно отличные реакции, например, противоположные по знаку отклонения мембранного потенциала в S-генераторе (RG-элементе), противоположные изменения исходной частоты импульсации ганглиозной клетки, или же залп импульсов лишь в момент включения света (возбуждающего один приемник) либо только в момент выключения света (возбуждающего лишь другой приемник) — рис. 111 (Svaetichin, 1956; Michael, 1968; Daw, 1968). Взаимодействие сигналов в этих случаях носит антагонистический, взаимотормозной («оппонентный») характер и проявляется нередко как «вычитание» сигналов. Такой характер взаимодействия сигналов представляется очевидным и неизбежным тогда, когда ответная реакция проявляется в противоположных по знаку изменениях одного и того же параметра — уровня мембранного потенциала или частоты импульсации. Антагонизм, «оппонентность» разных приемников не является самоочевидной тогда, когда каждый из приемников вызывает залп импульсов, т. е. возбуждает нервный элемент, но один из них делает это в момент включения, другой — в момент выключения стимула. Тем не менее такой антагонизм очень обычен и проявляется в том, что при одновременном возбуждении приемников ответная реакция и на включение, и на выключение меньше, чем при раздельном возбуждении приемников (рис. 111). Этот антагонизм имеет, очевидно, ту же физиологическую природу, что и оппонентность эффекта включения и эффекта выключения, привлекавшая внимание Гранита (Granit, 1956), и антагонизм центра и периферии рецептивного поля ганглиозной клетки кошки, выявленный Каффлером (Kuffler, 1953). Сходство дополняется тем, что в ряде случаев оппонентные друг другу приемники могут быть пространственно разделены в рецептивном поле нейрона, например, один может быть связан с центром поля, другой — с периферией его (Wiesel, Hubel, 1966; Daw, 1968; Michael, 1968).

Взаимодействие сигналов от разных приемников на уровне горизонтальных клеток, с одной стороны, и ганглиозных — с другой, обнаруживает ряд сходных черт. Начиная с рассмотрения взаимодействия сигналов в горизонтальных клетках, мы руководствуемся не столько тем, что эти элементы контактируют непосредственно с фоторецепторами, сколько большей наглядностью процессов взаимодействия, ибо реакция их представляет собой стабильное отклонение мембранного потенциала в течение всего времени действия света. Могло бы показаться существенным

то, что они лежат в сетчатке до ганглиозных клеток. Однако горизонтальные клетки не являются промежуточным передаточным звеном между рецепторами и ганглиозными клетками, и их действительная роль в цветовом зрении тех же рыб далеко не ясна.

Взаимодействие сигналов от приемников в горизонтальных клетках. Горизонтальные клетки, точнее источники S-потенциалов, изучены в основном на сетчатке рыб, у которых они имеют большие размеры и являются прекрасным объектом микроэлектродных исследований. Ряд фактов свидетельствует о синцициальном характере их связи между собой, поэтому, говоря об их функции, не всегда точно называть их клетками (см. главу 7). У мелководных рыб, имеющих цветовое зрение, эти элементы связаны одновременно с двумя или тремя приемниками. Например, у карася или карпа элементы L-типа (однофазные) и RG-типа (двухфазные) связаны с одной и той же парой приемников, имеющих чувствительность с максимумами около 625 и 530 нм (Орлов и Максимова, 1965). Оба приемника дают гиперполяризацию в однофазных элементах и ответы противоположных знаков (деполяризацию на красный и гиперполяризацию на синий концы спектра) — в двухфазных. Трехфазные элементы, кроме того, связаны, очевидно, и с синечувствительным приемником (имеющим максимум около 455 нм). Возбуждение красно- и синечувствительного приемников вызывает гиперполяризацию трехфазного элемента, тогда как зеленочувствительный приемник дает деполяризацию. В самом первом приближении конечное отклонение потенциала, скажем, двухфазного элемента является алгебраической суммой двух противоположно направленных отклонений, отражающих возбуждение двух приемников (Svaetichin, 1956; Svaetichin, MacNichol, 1958). В частности, существуют такие стимулы, при которых оба отклонения взаимно компенсируют, маскируют друг друга, так что их включение и выключение вызывает лишь кратковременные отклонения потенциала, связанные с разной скоростью переходных процессов в противоположно направленных компонентах; стабильный же уровень потенциала совпадает с темновым, исходным. Длина волны соответствующего монохроматического излучения называется «нейтральной точкой» спектра; трехфазная клетка имеет две нейтральные точки. Характер электроответа двух- и трехфазных элементов на смешанный стимул, т. е. на излучение, возбуждающее одновременно два приемника, меняется, если такой стимул включать как добавку к цветному фону, избирательно возбуждающему один из приемников: цветной фон «подавляет чувствительность» одного из приемников, так что реакция на добавку в большей мере определяется теперь возбуждением неадаптированного приемника. В результате такой «демаскировки» одного из компонентов нейтральная точка сдвигается по спектру и ветви «кривой спектральных ответов» меняют величины в противоположных направлениях (Svaetichin, MacNichol, 1958).

Более детальное исследование взаимодействия сигналов от разных приемников показывает, однако, что далеко не всегда это взаимодействие носит характер алгебраической суммы и что влияние цветного фона порой невозможно объяснить демаскировкой одного из компонентов. Томита (Tomita, 1963) одним из первых описал усилительное взаимодействие между сигналами одного знака (гиперполяризационными) в трехфазном элементе, наблюдаемое при суперпозиции далеких красного и синего излучений. Взаимоусилительное влияние сигналов известно теперь и в однофазных элементах (см. главу 7), и между противоположно направленными сигналами в двухфазных элементах (Максимова и др., 1966).

Взаимоусилительные эффекты неизвестны для таких нейронов, как ганглиозные клетки; однако демаскирующее влияние цветного фона и сдвиг нейтральной точки наблюдаются и на ганглиозных клетках, и на нейронах коленчатого тела, если они являются элементами оппонентного типа. Оппонентные элементы являются теми нервными звеньями, физиологические свойства которых могут быть причиной эффекта последовательного цветового контраста; включение, скажем, красного света вызывает в них ту же ответную реакцию, что и выключение зеленого, и наоборот. Аналогичный эффект наблюдается не только в оппонентных нейронах вышележащих уровней, но известен и из психофизических наблюдений: если после длительного пристального рассматривания красного объекта перевести взгляд на серый фон, мы увидим весьма насыщенный зеленый последовательный образ.

Взаимодействие сигналов в ганглиозных клетках и нейронах наружного коленчатого тела. Мичел (Michael, 1966; 1968) описал организацию рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки мексиканского суслика. Около 25% ганглиозных клеток (99 из 410) обладали оппонентными свойствами, т. е. характер их ответа зависел от спектрального состава света. Сетчатка суслика содержит два приемника с максимумами около 525 и, видимо, 460 нм. В оппонентных элементах избирательное возбуждение двух приемников вызывает противоположные эффекты: если зеленый (560 нм) стимул вызывает оп-ответ (залип на включение или увеличение частоты импульсации), то синий (440 нм) вызывает off-ответ (залип на выключение либо подавление импульсации в течение действия света); часть клеток имеет обратную зависимость ответа от цвета освещения. Смешанный стимул, например белый свет, вызывает либо оп-, либо off-ответ и менее эффективен, чем цветной, а излучение, соответствующее нейтральной точке спектра, не дает никакого ответа (рис. 111). Приемники имеют разное пространственное представительство в рецептивном поле, причем три подтипа оппонентных нейронов имеют разную пространственную организацию рецептивных полей. Часть клеток имеет центр рецептивного поля (диаметром 1—4.5°, что соответствует

115—460 мкм на сетчатке), связанный только с зеленочувствительным приемником, тогда как периферия связана только с синечувствительным. У других клеток «синий» приемник посылает сигналы и с центра поля тоже, но зеленый приемник связан только с центром. У клеток третьего подтипа рецептивные поля, имеющие размер центра макаки вышеописанных клеток, связаны с обоими приемниками, т. е. оба приемника имеют одинаковое пространственное представительство. Оппонентность сигналов от двух приемников особенно четко проявляется на последних двух подтипах, когда стимулы представляют собой центрально расположенные микропятна.

Много сходных черт обнаруживает организация рецептивных полей нейронов коленчатого тела обезьян. Механизмы цветового зрения обезьян представляют, естественно, особый интерес, ибо достаточно хорошо установлено, что у ряда видов оно не отличается от нашего. Изучению свойств нейронов коленчатого тела макаки посвящено немало работ, большая часть которых выполнена в лаборатории Де Валуа (De Valois, 1965; De Valois et al., 1963). Одним из лучших исследований в этой области следует считать работу Визеля и Хьюбела (Wiesel, Hubel, 1966), которые уделили большое внимание пространственной организации рецептивных полей нейронов, реакция которых зависит от цвета стимула. На основе детального анализа свойств более чем 200 клеток они выделили несколько типов нейронов (все они, как и у суслика, имеют круглые, центрально-симметричные поля).

Клетки I типа, составляющие 77% от числа исследованных нейронов наружных четырех слоев коленчатого тела, имеют центр (диаметром до 1°), связанный с одним лишь приемником, и периферию (до 6°) — только с другим. Ответ периферии имеет всегда противоположный характер сравнительно с ответом центра. Подавляющее большинство нейронов этого типа связано с «красным» и «зеленым» приемниками, причем центр связан либо с тем, либо с другим; в каждом случае, кроме того, центральный стимул может давать on-, либо off-ответ. Четыре разновидности нейронов этого типа встречаются неодинаково часто: красный «on» составляют 35%, красный «off» — 18, зеленый «on» — 16 и зеленый «off» — 6% (здесь указан лишь характер центрального ответа, а периферический ответ этим однозначно определяется).

При определении пороговой кривой с помощью тестового пятна, не превышающего размеров центра рецептивного поля, нейроны этого типа обнаруживают свойства элемента, связанного с одним приемником: пороговые отклонения спонтанной (фоновой) импульсации имеют один знак для любых длин волн и цветной фон не меняет пороговой кривой. Пороговая кривая для большого пятна или диффузного освещения двухфазная, т. е. в одной части спектра наблюдается увеличение частоты, в противоположной — уменьшение; в нейтральной точке спектра, где оппонентные сиг-

налы компенсируют друг друга, нет никакого отклонения фоновой активности. Цветной фон сдвигает положение нейтральной точки и изменяет ветви двухфазной пороговой кривой (рис. 112). Интенсивным цветным фоном можно добиться того, что пороговая кривая станет однофазной. Авторы подчеркивают, однако, что адаптация центра и периферии имеет неодинаковое значение: избирательная адаптация центра делает более эффективным освещение периферии (независимо от характера ответа в центре), но не наоборот, т. е. предварительное включение фона, вызывающего периферический ответ, только уменьшает центральный ответ.

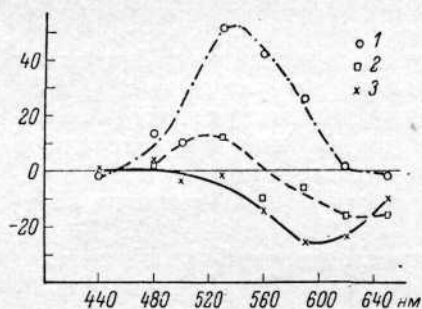


Рис. 112. Реакция двухфазного (оппонентного) нейрона колленчатого тела макаки на равноэнергетические стимулы без фона (2) и при красном (1) и зеленом (3) фоне, избирательно подавляющем один из компонентов. (По: De Valois et al., 1963).

По оси ординат — величина изменения фоновой (спонтанной) импульсации.

свойственный центру светло-адаптированного нейрона. Судя по тому, что пороги оказываются одинаковыми при освещении одного лишь центра ($1/2^\circ$) и при диффузном освещении, палочки посылают сигнал лишь с центра рецептивного поля. Авторы исследования подчеркивают, что интенсивность белого фона, использованного для световой адаптации, никак не могла «отбелить» палочки, и, видимо, совершенно обоснованно заключают, что перестройка рецептивных полей обязана нервным процессам, а не фотохимическим. У других оппонентных нейронов при темновой адаптации чувствительность обоих компонентов возрастала примерно в 1000 раз, но пороговая кривая оставалась двухфазной; пороговые интенсивности для этих клеток были близки к тем, при которых глаз человека начинал различать окраску тестового пятна. Среди множества нейронов I типа лишь несколько имели явно выраженную связь с синечувствительным приемником и имели синий оп-центр и зеленую off-периферию. Все нейроны I типа относятся к достаточно периферической области поля зрения ($16-30^\circ$ от цен-

Все эти свойства наблюдаются у клеток I типа только при наличии диффузного белого фона, создающего условия умеренной световой адаптации. Исключительный интерес представляет поведение этих нейронов при выключении фона, т. е. при переходе к условиям темновой адаптации. У некоторых нейронов при этом двухфазная пороговая кривая в течение секунд перестраивалась в однофазную по всему спектру, с максимумом 500 нм, соответствующим палочковому приемнику. Чувствительность возрастала в тысячи раз; сохранялся характер ответа (оп- или off-эффект),

тральной ямки). Часть их, следовательно, имеет чисто колбочковые входы, но не встречено ни одного чисто палочкового нейрона.

Второй тип нейронов (около 7% от исследованных) тоже обнаруживает оппонентность приемников, но характеризуется гомогенным рецептивным полем, т. е. не имеет периферии, оппонентной центру. Они имеют двухфазную пороговую кривую, характер которой не зависит от размеров тестового пятна. Ответ на пятно диаметром 10° несколько больше, чем на пятно $1\frac{1}{2}^\circ$. Цветной фон меняет пороговую кривую, сдвигая нейтральную точку; при интенсивном фоне удается более или менее уверенно идентифицировать приемники, участвующие в работе нейрона. Восемь более детально изученных нейронов этого типа имели на входе «синий» и «зеленый» приемники и нейтральную точку около 500 нм. Другие 7 нейронов имели, судя по нейтральной точке около 600 нм, на входе «красный» и «зеленый» приемники. Темновая адаптация не меняет двухфазности пороговой кривой; очевидно, эти нейроны связаны лишь с колбочками.

Наконец, еще один тип нейронов из вентральных слоев коленчатого тела имеет, как и I тип, концентрически-оппонентные круглые поля, но отличается огромной площадью суммации: пятна 20 и 25° в диаметре дают отличающиеся ответы. Малое центральное пятно дает короткий оп-ответ; пороговая кривая для центра однофазная. На большое пятно с λ короче 600 нм нет никакого ответа, а с λ больше 600 нм — подавляется спонтанная активность на все время действия стимула (в отличие от реакции с центра). Клетки этого типа многочисленны. Темновая адаптация увеличивает их чувствительность лишь в десять раз; при этом она намного ниже визуальной чувствительности наблюдателя. Очевидно, эти нейроны связаны только с колбочками.

Помимо описанных трех типов цвето-специфичных нейронов, в коленчатом теле макаки многочисленны нейроны, рецептивное поле которых имеет оппонентные центр и периферию, но характер ответа которых не зависит от цвета тестового пятна. Пороговая кривая для центра и для диффузного освещения — однофазная. По мере увеличения диаметра тестирующего пятна пороговая интенсивность уменьшается до определенного предела (примерно до $4-6^\circ$), затем возрастает. Эти нейроны получают сигналы от «красного» и «зеленого» колбочковых приемников. Цветовая адаптация (фон) лишь незначительно меняет форму пороговой кривой, не меняя однофазного характера ее. Темновая адаптация вызывает у части нейронов сдвиг Пуркинье — пороговая кривая приобретает максимум, соответствующий палочкам.

Организация рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки суслика и нейронов коленчатого тела макаки имеет много общего, если говорить о принципах устройства рецептивного поля разных типов оппонентных нейронов. В связи с этим интересны те своеобразные черты, которые обнаружены в органи-

зации рецептивных полей ганглиозных клеток золотой рыбки — объекта, достаточно далекого от млекопитающих. Детальный анализ свойств этих клеток опубликован в работе Доу (Daw, 1968). Большинство клеток имеет рецептивное поле с центром, оппонентным периферии, причем связаны они опять-таки, как и нейроны I типа коленчатого тела макаки, преимущественно с двумя приемниками (красно- и зеленочувствительным) из трех (Marks, 1965), имеющихся в сетчатке золотой рыбки (рис. 109). Существенное отличие состоит в том, что и центр, и периферия рецептивного поля связаны с обоими приемниками, так что оппонентность приемников наблюдается и в центре, и на периферии в отдельности. Вместе с тем для каждого из приемников в отдельности имеет место оппонентность центра и периферии. Следовательно, этот тип клеток имеет лишь два подтипа: указав, какой из стимулов (красный или зеленый) вызывает в центре скажем, оп-ответ, мы однозначно определяем характер ответа на другой центральный и на оба периферических стимула.

Благодаря такой организации рецептивного поля для ганглиозных клеток рыбы можно найти такой стимул, который вызывает эффект одного и того же знака (например, оп-ответ или увеличение частоты импульсации) и в центре, и на периферии поля; очевидно, что центральный и периферический стимулы должны быть разными по цвету. Тогда одинаково направленные эффекты складываются таким образом, что ганглиозная клетка реагирует на включение красного пятна в зеленом окружении сильнее, чем на одно красное пятно или одно зеленое окружение в отдельности. Точно так же зеленое центральное пятно в красном окружении вызывает больший ответ, чем одно зеленое пятно или одно красное окружение. Автор исследования совершенно обоснованно делает вывод, что элементы с такими свойствами могут быть ответственными за эффект одновременного цветового контраста, известный из психофизических опытов.

Параллели между физиологическими и психофизическими данными. Известные свойства нейронов, участвующих в передаче сигналов о цвете, в значительной мере проявляют физиологическую природу ряда особенностей цветового зрения человека, проявляющихся в психофизических опытах, использующих описание субъективно воспринимаемой наблюдателем картины. Мы уже упоминали о том, что эффект последовательного цветового контраста может быть аналогизирован со свойствами элементов оппонентного типа, реакция которых в ответ на прекращение возбуждения одного приемника всегда имеет элемент сходства с реакцией в ответ на начало возбуждения другого. Связь явлений последовательного контраста со свойствами передающих нервных элементов, связь их со способами кодирования сигналов о цвете совершенно несомненна. Это позволяет понять, например, почему терпят неудачу теории цветового контраста, пытающиеся объяснить

количественно цвет последовательного образа возбуждением самих приемников в адаптирующим цветом (Бонгард, Смирнов, 1956; Смирнов, Бонгард, 1956). Такие факты, как взаимная маскировка противоположно направленных сигналов в нервном элементе, участвующем в передаче сигналов о цвете, и наличие нейтральной точки, где спектральный стимул не вызывает совсем или почти совсем никакого сигнала, — такие факты имеют свои параллели в уменьшении субъективно оцениваемой «цветности» или насыщенности излучений, получающихся при смешении насыщенных красного и зеленого цветов и в наличии меньше и больше насыщенных участков спектра. В связи с этим представляет интерес попытка связать кривую различения цветов по спектру (кривую цветовых порогов, показывающую, каковы минимальные заметные для глаза нормального трихромата изменения длины волны) со свойствами оппонентных нейронов макаки, предпринятая Де Валуа и др. (De Valois et al., 1963). Если брать близкие спектральные стимулы, выравненные по яркости для глаза наблюдателя (а также и для глаза макаки, о чем можно судить по равенству ответа однофазных, неоппонентных нейронов), то характер ответа оппонентного нейрона меняется с изменением длины волны стимула наиболее заметным образом в области нейтральной точки, где небольшое изменение длины волны меняет даже знак реакции. Разные нейроны колленчатого тела макаки имеют отличающиеся между собой нейтральные точки, которые группируются преимущественно вблизи желтого и голубого участков спектра (около 585 и 500 нм) — участков, где и наш глаз имеет минимальные пороги цветоразличения и которые оцениваются субъективно как наименее насыщенные части спектра (рис. 113).

Свойства изученных в последние годы оппонентных элементов обнаруживают много общего с постулированными Герингом (см.: Кравков, 1951) оппонентными процессами, о которых он судил на основании ряда психофизических проявлений, таких как последовательный цветовой контраст. Теория, развиваемая Герингом и его последователями, долгое время противопоставлялась трихроматической теории Юнга—Гельмгольца. Современные данные показывают, что эти теории отнюдь не являются взаимоисключающими, если только правильно представлять тот факт, что трихроматическая теория описывает свойства одного лишь первого, рецепторного уровня, тогда как теория оппонентных процессов Геринга отражает свойства одних лишь нервных, перерабатывающих звеньев (а не рецепторного уровня, как думал сам Геринг) зрительного аппарата.

Принцип оппонентного взаимодействия сигналов от разных приемников является, видимо, одним из наиболее удобных биологических способов кодирования сигналов о цвете. Мы можем судить об этом на основании того, насколько универсальным (для разных животных) оказывается этот способ. Любопытно, что тот же прин-

ции используется даже в таком экзотическом объекте исследования, как медиальный глаз амфибий и рептилий. Так, у лягушки спонтанная импульсация в волокнах, идущих от пинеального органа, тормозится коротковолновыми излучениями и активируется длинноволновыми. Как обычно в таких случаях, суперпозиция этих стимулов уменьшает эффект, существует нейтральная точка спектра (около 475 нм) и т. д. (Dodt, Heerd, 1962). Важность наличия оппонентных элементов для аппарата цветового зрения подтверждается, по-видимому, и тем, что известно о цветовом

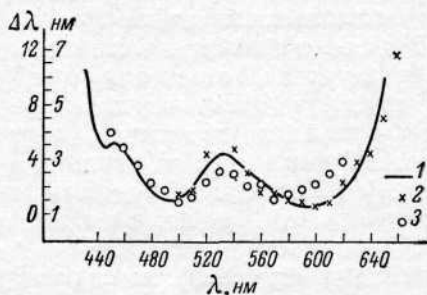


Рис. 113. Сравнение кривой цветового различения нормального трихромата (1) и аналогичной функции для двух групп (2 и 3) оппонентных нейронов колчатого тела макаки. (По: De Valois et al., 1963).

По оси ординат — минимальное (пороговое) отклонение (левый столбец цифр — для 2 и 3; правый — для 1) от исходного излучения (по оси абсцисс).

зрению кошки. В отличие от обезьяны в колчатом теле кошки практически отсутствуют нейроны оппонентного типа (De Valois, 1965). Хорошо известно, что сетчатка кошки содержит, по крайней мере, два приемника с разной спектральной чувствительностью — палочковый и колбочковый. Вместе с тем известно, что дрессировке на цвета кошка поддается с огромным трудом. Очень вероятно, что эти факты связаны друг с другом и что именно отсутствие нервных элементов, посылающих сигналы о возбуждении приемников в удобной для мозга форме, препятствует использованию потенциально существующей информации в поведении.

Было бы, однако, ошибочным думать, что для передачи сигналов о цвете существенна работа только лишь оппонентных нейронов. Такие нейроны, как отмечалось, реагируют практически одинаково на включение одних стимулов и на выключение других. В отсутствие неоппонентных, однофазных элементов эти ситуации были бы трудно различимыми, тогда как наш глаз, как мы знаем, хорошо отличает включение зеленого от выключения красного. Несомненно, однофазные элементы помогают различению таких ситуаций. Де Валуа (De Valois, 1965) исследовал вопрос о том, в какой мере однофазные элементы колчатого тела могут быть ответственны за функцию оценки светлоты независимо от цвета (так называемой яркостной составляющей цвета). Нужно сказать, что сравнение яркости далеких по цветности излучений представляет не столько трудную, сколько лишенную четкого смысла задачу, ибо видимая яркость далеких по цвету излучений быстро меняется при переводе взгляда с одного цвета на другой вследствие изменения состояния адаптации. Однако для близких по цвету излучений

сравнение их по яркости не представляет затруднений и дает хорошо воспроизводимые результаты. Однофазные нейроны макаки, суммирующие в основном сигналы от зелено- и красночувствительного приемников, обладают пороговой кривой, весьма близкой к кривой «видности» светлоадаптированного глаза наблюдателя, и есть все основания считать, что действительно именно эти нейроны осуществляют оценку светлоты.

Константность восприятия цвета (окраски предметов). Нейрофизиологические данные о переработке сигналов о цвете в высших отделах зрительного анализатора (т. е. в коре) до сих пор отсутствуют. На основании некоторых психофизических опытов мы можем судить о том, что в интегративной деятельности высших центров осуществляются определенные функции, которые не могут быть сведены к тем видам взаимодействия сигналов, о которых до сих пор шла речь. Не имея возможности останавливаться на деталях, мы упомянем здесь такие явления, как процесс заполнения «пустого поля» (образующегося в опытах с неподвижным сетчаточным изображением) цветом окружения, описанный в монографии Ярбуса (1965), а также полное подавление цветного изображения, видимого одним глазом, изображением, предъявляемым на другой глаз, при «дихоптической» стимуляции (Щадрин и др., 1966).

Мы рассмотрим вкратце лишь одно из проявлений интегративной деятельности аппарата цветового зрения, которое касается так называемой константности восприятия цвета окрашенных предметов, т. е. способности правильно узнавать (идентифицировать) окраску предметов при значительных изменениях условий освещения.

Могло бы показаться, что для узнавания окраски предметов зрительному анализатору достаточно того аппарата, который был рассмотрен выше, т. е. достаточно иметь совокупность приемников, производящих спектральный анализ света, и способ передачи сигналов об их возбуждении в мозг. Такой аппарат успешно выполнял бы функцию локального анализа спектрального состава света, отраженного от разных предметов; однако нетрудно видеть, что он не мог бы отличить, например, желтого предмета, освещенного голубым светом неба, от зеленого предмета, освещенного прямым солнечным светом, ибо распределение энергии в отраженном свете в этих двух случаях может быть одинаковым. Одни и те же предметы в разных условиях освещения (при дневном естественном свете и при электрической лампе накаливания, при голубом свете неба и при оранжево-красном закате) отражают свет разного спектрального состава. Мы не могли бы узнавать предметы, если бы не существовало механизма, который позволяет в разных условиях делать поправку на освещение. Аппарат, способный выносить суждение об отражательных свойствах поверхностей, должен уметь на основе всей воспринимаемой картины оценить

спектральное распределение в источнике освещения; зная цвет освещения (и его яркость) и цвет отраженного от предмета света, можно правильно оценить свойства поверхности предмета. Для этого могут быть существенными такие детали всей картины, как блики на гладких поверхностях, видимый цвет самых светлых (объективно белых) предметов, распределение света в разных участках изогнутых поверхностей (складок) и ряд других. Для работы механизма константности характерно, что на воспринимаемый субъективно цвет предметов большое влияние оказывают иногда незначительные по площади и удаленные в пространстве «информативные» детали, такие как блики (Ньюберг, 1953). Эта особенность показывает, что константность опирается в значительной мере на узнавание видимой картины в целом и что она использует результаты интегрированной обработки сигналов от множества точек сетчатки. Достаточно очевидно, что такая функция не может базироваться только на свойствах нейронов типа ганглиозных клеток. Тем не менее результат работы механизма константности, результат внесения поправок на цвет источника освещения, нередко совпадает с теми эффектами, которые мы обычно называем последовательным или одновременным контрастом. Так, зеленый предмет, который мы сравнительно легко узнаем при не слишком насыщенном красноватом освещении, отражает примерно такой же свет, что и серый предмет при освещении белым светом. Серое пятно на красном фоне, освещенное белым светом, воспринимается как зеленоватое (этот эффект объясняют одновременным контрастом). Вместе с тем примерно такое же распределение света имеет место, когда зеленое пятно на белом фоне освещено красноватым светом, — т. е. в условиях, при которых мы правильно узнаем цвета благодаря работе механизма константности. Не исключено, что свойственный оппонентным элементам эффект последовательного контраста является не только побочным следствием способа кодирования сигнала о цвете, но имеет функциональное значение и является элементом механизма константности.

- Hecht S., S. Shlaer, M. H. Pirenne. 1942. J. gen. Physiol., 25 : 819.
- Heinemann E. G. 1955. J. Exp. Psychol., 50, 2 : 89.
- Heiss W. D., H. Bornschein. 1966. Kybernetik, 3 : 187.
- Herz A., O. Creutzfeldt, J. Tuster. 1964. Kybernetik, 2 : 61.
- Horeman H. W. 1963. Vision Res., 3 : 121.
- Horeman H. W. 1965. Vision Res., 5 : 331.
- Jung R. 1965. Ber. Ophthalm. Ges., 65 : 69.
- König A., E. Brodhun. 1889. Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss., Berlin, 27 : 641.
- Kuffler S. W. 1953. J. Neurophysiol., 16 : 37.
- Kuffler S. W., R. Fitzhugh, H. B. Barlow. 1957. J. gen. Physiol., 40 : 683.
- Lipetz L. E. 1961. Science, 133 : 634.
- Luria S. M. 1958. J. Opt. Soc. Amer., 48 : 884.
- Lythgoe R. J. 1940. Brit. J. Ophthal., 24 : 31.
- MacKey D. M. 1968. Science, 139 : 1213.
- Pieron H. 1929. L'Année Psychol., 30 : 87.
- Pirenne M. H. 1956. Biol. Rev., 31 : 194.
- Pirenne M. H., E. S. Denton. 1952. Nature (Engl.), 170 : 1039.
- Pritchard R. M., W. Heron. 1960. J. Physiol. (Engl.), 14 : 131.
- Ratliff F. 1962. In: Some interrelation among physics. Physiology and psychology in the study of vision. New York : 417.
- Ratliff F., H. K. Hartline. 1959. J. gen. Physiol., 42 : 1241.
- Ratliff F., H. K. Hartline, W. H. Miller. 1963. J. Opt. Soc. Amer., 53, 1 : 110.
- Rinalducci R. E., R. Higgins, J. A. Cramer. J. O. S. A. 1970, 60 : 1518.
- Rose A. 1942. Proc. JRE, 30 : 293.
- Rushton W. A. H. 1961. J. Physiol. (Engl.), 156 : 166.
- Rushton W. A. H. 1965. J. Physiol. (Engl.), 178 : 141.
- Rushton W. A. H., R. D. Cohen. 1954. Nature (Engl.), 173 : 301.
- Rushton W. A. H., G. Westheimer. 1962. J. Physiol. (Engl.), 164 : 318.
- Schipperheyn J. J. 1963. Acta Physiol. Pharmacol. Neerl., 12 : 157.
- Schouten I. F., L. S. Ornstein. 1939. J. Opt. Soc. Amer., 29 : 168.
- Schönwald B. 1941. Das Licht, 11 : 15.
- Stevens S. S. 1961. In: Sensory communication. New York—London : 1.
- Tanner P. W., J. A. Swets. 1954a. Trans. J. R. E., PGIT, 4 : 213.
- Tanner P. W., J. A. Swets. 1954b. Trans. J. R. E., PGIT, 4 : 222.
- Teller D. Y., D. P. Andrews, H. B. Barlow. 1966. Vision Res., 6 : 701.
- Valois R. L. De, G. H. Jacobs, A. E. Jones. 1962. Science, 136 : 986.
- Wald G. 1954. Science, 119 : 887.
- Wald G., A. B. Clark. 1937. J. gen. Physiol., 22 : 400.
- Westheimer G. 1965. J. Physiol. (Engl.), 181 : 881.

К главе 11

- Бонгард М. М., М. С. Смирнов. 1955. Докл. АН СССР, 102 : 1411.
- Бонгард М. М., М. С. Смирнов. 1956. Биофизика, 1 : 174.
- Кравков С. В. 1951. Цветовое зрение. М.—Л.
- Лобанова Н. В. 1969. Пробл. физиол. оптики, 15 : 39.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1965. Зрение насекомых. М.
- Максимова Е. М., В. В. Максимов, О. Ю. Орлов. 1966. Биофизика, 11 : 472.
- Нюберг П. Д. 1950. Пробл. физиол. оптики, 9 : 61.

- Нюберг Н. Д. 1953. Пробл. физиол. оптики, 8:128.
 Нюберг Н. Д. 1957. Биофизика, 2:154.
 Нюберг Н. Д., Юстова Е. Н. 1955. Тр. Гос. оптич. инст., 24:33.
 Орлов О. Ю. 1963. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, отд. биол., 68:133.
 Орлов О. Ю., Е. М. Максимова. 1964. Докл. АН СССР, 154:463.
 (Орлов О. Ю., Е. М. Максимова). O. Yu. Orlov, E. M. Maksimova. 1965. Vision Res., 5:573.
 Смирнов М. С. 1955. Докл. АН СССР, 103:427.
 Смирнов М. С., М. М. Бонгард. 1956. Биофизика, 1:754.
 Щадрин В. Е., М. М. Бонгард, М. С. Смирнов. 1966. Биофизика, 11:871.
 Ярбус А. Л. 1965. Роль движений глаз в процессе зрения. М.
 Brindley G. S. 1960. Physiology of the retina and visual pathway. London.
 Daw N. W. 1968. J. Physiol. (Engl.), 197:942.
 De Valois R. L. 1965. Cold Spring Harbor Symp., 30:567.
 De Valois R. L., G. H. Jacobs, A. E. Jones. 1963. Optik, Stuttgart, 20:87.
 Dodt E., E. Heerd. 1962. J. Neurophysiol., 25:405.
 Goldstein E. B., T. P. Williams. 1966. Vision Res., 6:39.
 Granit R. 1956. Receptors and Sensory Perception. New Haven.
 Grassmann H. 1853. Ann. Physik u. Chemie, 89:69.
 Kuffler S. W. 1953. J. Neurophysiol., 16:37.
 Helmholtz H. 1911. Handbuch physiol. Optik, Bd. 3. Hamburg.
 Marks W. B. 1965. J. Physiol. (Engl.), 178:14.
 Marks W. B., W. H. Doherty, E. F. McNichol. 1964. Science, 143:1181.
 Michael C. R. 1966. Science, 152:1094.
 Michael C. R. 1968. J. Neurophysiol., 31:268.
 Rushton W. A. H. 1958. In: Visual problems of colour. N. P. L. Symp. No 8, 1, Teddington:73.
 Stiles W. S. 1959. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, 45:100.
 Svaetichin G. 1956. Acta physiol. scand., 39, Suppl. 134:3.
 Svaetichin G. 1967. Acta cient. venezol., 18, Suppl. 3:254.
 Svaetichin G., E. F. McNichol. 1958. Ann. N. Y. Acad. Sci., 74:385.
 Tomita T. 1963. J. opt. Soc. Amer., 53:49.
 Wald G. 1964. Science, 144:1007.
 Wald G., P. K. Brown. 1964. Science, 144:45.
 Wald G., P. K. Brown. 1965. Cold Spring Harbor Symp., 30:345.
 Walls G. L. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Michigan.
 Wiesel T. N., D. H. Hubel. 1966. J. Neurophysiol., 29:1115.
 Wright W. D. 1946. Researches on normal and defective colour vision. London.

К главе 12

- Богословский А. И. 1962. В кн.: Руководство по глазным болезням, 1, кн. 1. М.:400.
 Кравков С. В. 1948. Взаимодействие органов чувств. М.
 Кравков С. В. 1950. Глаз и его работа. М.—Л.
 Adler F. H. 1959. Physiology of the eye. Clinical application. Philadelphia.
 Adler F. H., Fliegelman M. 1934. Arch. Ophthalm., N. Y., 12:475.
 Bonin G. von. 1963. The evolution of the human brain. Chicago.
 Duke-Elder S. W. 1932. Text-book of ophthalmology, I. St.-Louis.
 Fantz R. S. 1963. Science, 140, 3564:296.
 Hartridge H. 1947. Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 232:592.
 Helmholtz H. von. (1909) Treatise on physiological optics. (Translated from the 3d german ed.). New York, 1925.
 Hill K., J. F. Stocks. 1964. Refraction in children. Boston.