

Физиологические основы цветового зрения человека

О.Ю. Орлов

Институт проблем передачи информации РАН

Введение

Аппарат цветовосприятия достаточно сложен и требует специальных алгоритмов переработки того изображения, которое оптика глаза создает на матрице фоторецепторов. Различение цветов — далеко не единственная задача зрения, есть не менее важные зрительные проблемы — выявление движущихся объектов (особенно при собственном движении наблюдателя), определение размеров и расстояния до окружающих предметов и др. Параллельная обработка зрительной информации о внешнем мире в структурно выделенных нервных «блоках», направленная на выявление разных параметров зрительного окружения, является одной из характерных особенностей зрительной системы. Это особенно четко проявляется в центральных отделах — наличии многих корковых и подкорковых зрительных центров [Пигарев И.Н., 1992]. Но уже и сама сетчатка неоднородна, так что фовеальную область с ее повышенной остротой зрения и лучшим, нежели на периферии, цветоразличением, тоже можно рассматривать как пример специализации: эта зона обслуживает наиболее полное восприятие объектов внимания (в известной мере в отличие от периферической сетчатки, которая более чувствительна к движению и важна для переключения направления нашего внимания).

Между тем, сравнительно малые размеры фовеа влекут за собой повышенную подвижность глаз и в результате цветовое зрение оказывается сопрястным совсем иной глазодвигающей компоненте зрения. Восприятие цвета важно и для правильной оценки формы предметов и их взаимного расположения, поскольку наше зрение весьма чувствительно к мало осознаваемым нами световым рефлексам, которые предметы отбрасывают друг на друга. Поэтому, упоминая параллелизм, нельзя упускать из вида то, что называют интеграцией — тенденцию к совмещению выходов разных блоков.

Параллелизм же в обработке зрительной информации начинается даже не с нервных слоев сетчатки, а на уровне мозаики фоторецепторов. Прежде всего, это два основных морфологических класса рецепторов — палочки и колбочки. Но по своим свойствам различаются не

Несмотря на кажущуюся ясность классических теорий цветового зрения, многие вопросы в этой области остаются нерешенными или нуждаются в уточнении. Наблюдается очевидный разрыв между уровнем понимания рецепторных механизмов, лежащих в основе цветоразличения, и той феноменологией, которая известна каждому по собственному субъективному жизненному опыту. Изучена молекулярная структура колбочковых пигментов и картированы ответственные за них гены, известно их расположение в хромосомах и картина наследования врожденных аномалий. Однако о том, где и каким образом происходит скрытая от нашего повседневного внимания обработка информации о цвете, многое известно лишь по психофизиологическим проявлениям, не имеющим пока параллелей в нейрофизиологических данных.

Разрыв между физиологией рецепции и психофизиологией восприятия служит источником ряда типичных ошибок и недоразумений в сенсорной физиологии. В вопросах цветового зрения они особенно обычны и потому почти простительны, тем более что кардинальные положения в этой области выглядят как содержащие взаимные противоречия, либо противоречат нашему собственному повседневному опыту. Наример, краеугольным камнем трехкомпонентной теории цветоразличения Юнга-Гельмгольца является упомянутый выше тезис, что в нашей сетчатке имеются три *независимых* приемника, сигналы от которых *невозмозаменяемы*, и так далее. Между тем, есть близкие всякому факты, лежащие в основе теории Геринга, которая строится на представлениях об оппонентности цветовых каналов, то есть об их тесной связи и взаимной зависимости. Всякому известны эффекты последовательного цветового контраста, когда при перемещении взора с ярко-красного пятна на серый фон мы видим нечто зеленое в том же месте. Всякому понятна мысль, что синий и желтый в некотором смысле противоположны друг другу, коль скоро при смешении световых пучков таких цветов они гасят взаимную цветовую специфику, давая в смеси белый. Мы понимаем, что пурпурные цвета (сиреневый, малиновый или свекольный) одновременно и красные, и похожи на синий, что это смесь цветов, оба из которых присутствуют в пурпурном. Они сопутствуют друг другу, но не исключают один другого. В противоположность этому, синий и желтый исключают друг друга, и почти уверенно то же можно сказать о смеси красного и зеленого: в какой-то мере они противоположны один другому. Такого рода наблюдения не раз давали повод для недостаточно продуманных предозрений в противоречии, свидетельствующем о ложности теории Юнга-Гельмгольца.

Другой наглядный пример касается вопроса цветовой константности. Едва ли не важнейшей составляющей полноценного цветового

зрения является константность цветовосприятия — наша способность правильно воспринимать окраску поверхности предметов, независимо от условий освещения. Есть множество доказательств того, что она существует не только у нас, но и у многих иных живых существ, обладающих цветовым зрением — обезьян, рыб и насекомых. Действительно, мы редко затрудняемся с узнаванием предметов по их окраске при переходе с дневного света к лампочке накаливания.

Константность нашего цветовосприятия столь эффективна, что привлекает мало нашего внимания в повседневности. Наше недоумение могут вызвать цветные фотографии или иные изображения, точно передающие спектральные цвета сцены. Современные цифровые фото- и видеокамеры непременно включают средства автоматической коррекции (поправки на условия освещения), которые либо как-то воспроизводят нашу способность судить об источнике по виду всей сцены, либо могут делать поправку по предлагаемому камере белому образцу.

В то же время вся практика применения кинопроекторов и тому подобных устройств свидетельствует, что *один и тот же* белый экран можно освещать (с помощью цветных изображений на пленке) по-разному, тем самым с успехом вызывая у нас впечатление окрашенных объектов — мы и не видим этого белого экрана. Противоречие состоит в том, что константность цветовосприятия, по сути дела, означает способность зрительной системы учитывать цвет освещения, даже если сам источник не попадает в поле зрения. Для этого необходимо уметь узнавать источник освещения «сцены», отличая его и от несамосветящихся предметов, и от тех самосветящихся, которые не служат источниками общего освещения. И действительно, мы с легкостью видим (воспринимаем, опознаем) всякий «пассивный отражатель», освещенный общим источником, например, лампочкой или светом окна, именно как предмет, не путая его с источником света. Это неизбежно касается и любого *изображения*, например, картины или фотографии, которые (как мы понимаем) являются не чем иным, как раскрашенной плоской поверхностью. Однако не только на экране, по-разному освещенном с помощью проектора, но и на картинах и фотографиях мы *видим* (воспринимаем) изображенные там свечу, луну и так далее как самосветящиеся объекты, узнавая в них *источники* освещения.

Есть несколько существенных моментов, объясняющих упомянутые факты и проблему их понимания. Во-первых, зрительная система достаточно сложна, и работа вовсе не всех ее «этажей» доступна самонаблюдению. Полная независимость сигналов от трех типов колбочек недоступна прямому наблюдению: мы не видим *непосредственно* самостоятельного участия красного и зеленого цветов в желтом или оранжевом, в противоположность тому, как мы способны, например,

сказать о чем-то на вкус, что оно одновременно соленое и сладкое. Нужны специальная обстановка и оборудование, позволяющие производить опыты по смешению световых потоков, чтобы доказать, что есть три, и только три приемника, от работы которых зависит наше цветное зрение.

Обратим внимание: эти опыты опираются на суждение наблюдателя о равенстве либо неравенстве «полей зрения». Понятно, что сам наблюдатель оценивает при этом свои ощущения («равно или не равно»), то есть пользуется доступным его самонаблюдению «этажом» — а это тот уровень, на котором наблюдаемое уже зависит от взаимодействия цветových каналов (и служит основой теории Геринга). Нет ли противоречия в том, что наблюдения, использующие этот уровень, служат основанием для каких-либо выводов о том уровне, на котором каналы независимы? Нет, в этом нет противоречия, и причина этого состоит в том, что в опытах по смешению световых потоков не используется *никаких* субъективно значимых свойств зрительных объектов, кроме их визуального равенства. Иначе говоря, все то, что воспринимается наблюдателем и доступно его оценке в таких терминах, как цветовой тон, насыщенность и яркость, используется в качестве инструмента процедуры, но никак не сказывается на конечном результате измерения.

Во-вторых, устойчивость и надежность таких сложных механизмов зрения, как константность цветовосприятия, не безгранична. При определенных условиях это дает место для таких «ошибок», когда зрительная система не справляется с задачей правильного узнавания окраски поверхности, и предлагает ложную интерпретацию видимого (как при проекции на белом экране, когда мы не узнаем в нем белого). Наконец, сложность «когнитивного» уровня (т.е. сложность осмысления того, что мы видим) столь высока, что в мире зрительных объектов человека следует выделять, в качестве специального класса, класс *изображений*. Изображение (в широком смысле слова) может вызвать у человека ответную реакцию непредсказуемого эмоционального уровня, вплоть до шока — и, тем не менее, вряд ли это дает основания предполагать, что он неспособен отличить изображение от живой сцены изображаемого.

Рассмотрению проблем цветного зрения следует предпослать следующие два замечания. Во-первых, изложение некоторых вопросов требует наглядных иллюстраций, реализовать которые в печатной форме (т.е. в виде цветных иллюстраций) достаточно затруднительно. В то же время, при сегодняшнем уровне доступности Интернета с его безграничными ресурсами, есть возможность обращаться к несравненно лучшему иллюстративному материалу, нежели лучшие печатные цветные иллюстрации. Так, обширный материал, вносящий ясность в

нейрологическую базу цветового зрения, от гистологии сетчатки до центральных отделов и коры мозга, содержит прекрасно организованный сайт Webvision (<http://webvision.med.utah>), в частности раздел по цветовому зрению, написанный Питером Гурасом.

Во-вторых, о нюансах термина, означающего предмет нашего обсуждения: на протяжении многих лет ведущие отечественные специалисты в этой области писали «цветное зрение», а не «цветовое». Со временем возобладало мнение, что «цветным может быть сарафан, но не зрение», и стало принятым писать «цветовое зрение». Это терминологическое расхождение не является ошибкой и *не может* служить поводом для упрека в адрес тех, кто раньше пользовался прежним термином.

Цвет в жизни человека

Представление о цветовом зрении нерасторжимо связано для каждого из нас с привычным и субъективно очевидным различием *ощущений* «красного», «зеленого» и др. (для их спецификации используются термины «цветовой тон», «насыщенность» и т.п.), знакомых нам из повседневного общения с окружением — различными цветными объектами. Это красочные цветы, птицы и бабочки; всевозможные изображения и цветная декорация разнообразных предметов (одежда, машины), а также сообщения (флаги, плакаты, объявления). Все это по преимуществу окрашенные *предметы*, то есть объекты, цвет которых зависит от свойств их поверхностей, например, покрытых *краской* — материалом, отражающим те красные, зеленые или иные лучи света, которые, попав в глаз, вызывают наши ощущения. Кроме того, цивилизованный мир наполнен цветными *источниками света*: это цветная сигнализация (транспортные огни светофоров и семафоров), цветная реклама, цветные фейерверки и игрушки с «лампочками» (теперь чаще светодиодами). В повседневность вошли не только цветное телевидение, но и персональные компьютеры с цветными мониторами и все те мелкие цветные дисплеи, которыми снабжаются бесчисленные мобильные телефоны и цифровые фото- и видеоаппараты. В известном смысле слова именно наше цветовое зрение когда-то явилось предпосылкой появления на свет всевозможных декоративных средств в одежде, утвари и архитектуре, множества красочных живых объектов (таких, как новые сорта декоративных растений с их цветами, новые породы домашних птиц или аквариумных рыб), а теперь — всего того, что (став неотъемлемой частью жизни человечества) вызвало к жизни целые отрасли производства, например, красок, цветных стекол и источников света. Связанные с цветом составляющие промышленного

производства необратимо вошли в жизнь. Невозможно представить себе автомобильную или текстильную промышленность без участия цвета в их конечном продукте.

Наш глаз очень чувствителен даже к слабым различиям цвета, что может быть критичным, когда дело идет о точном воспроизведении окраски при ремонте зубов или автомобиля. В подобных случаях возникает необходимость точного выполнения требований, по сути дела происходящих от особенностей нашего цветового зрения. То же можно сказать о полиграфической цветопередаче при печати изображений цветных объектов. Целые новые области разработок и изобретений были связаны с появлением цветной фотографии, цветного кино, а затем и телевидения. Получили широкое распространение цветные принтеры, а в программное обеспечение бесчисленных персональных компьютеров входят средства, разработка которых аргументирована именно нашим цветовым зрением. Цифровые фото- и видеокамеры принадлежат к тому сектору массового производства, где конкурентноспособность товара может зависеть от успешности цветопередачи, оцениваемой покупателем.

Одним словом, цветовое зрение, как принято говорить, «имеет большое значение в жизни человека», и многие сферы деятельности предполагают, как само собою разумеющееся, некоторый «нормальный» уровень его состояния у населения. Связанная с цветом информация, например транспортная сигнализация и выделенные цветом сообщения (в печати и на мониторах) ориентированы на норму, и в этой сфере возникают определенные трудности для значимого контингента лиц, имеющих проблемы с цветовосприятием. В странах, где уделяется повышенное внимание ко всякого рода реальному или мнимому ущемлению прав личности на тех или иных основаниях, эта сторона дела, помимо медицинской, уже активно обсуждается. Действительно, стало привычным выделять степень важности тех или иных разделов печатной информации, адресованной населению, по аналогии с цветом огней светофоров, красным, желтым либо зеленым (читай: запрещенное, допустимое, рекомендуемое). Во многих электронных приборах стало принятым встраивать цветную сигнализацию того же типа (красный–желтый–зеленый) о степени готовности аппарата к использованию. Возможно, авторам такого оформления информации не приходит в голову, что они тем самым проявляют полное пренебрежение ко множеству лиц (видящих это по иному, чем авторы), исчисляющихся многими тысячами.

Цвет как предмет изучения

На протяжении столетий цвет интересовал преимущественно тех, в чьих руках были выразительные средства — красители и краски: декораторы (изготовители тканей, одежды и утвари), художники и архитекторы (от творцов декоративных настенных панно древнего Египта до росписи зданий и живописи средневековья). Начала практики использования красок для украшения уходит в доисторические времена. Представления античных мыслителей о цвете тесно связаны с практикой смешения красок, палитра которых во времена древней Греции была скупой. Цвет и его художественное воспроизведение по понятным причинам интересовали великих творцов эпохи Возрождения — Леонардо да Винчи, Рафаэля и многих других художников. Но уже Теофраст, ученик Аристотеля, различал эффект окраски света вследствие его прохождения через окрашенную среду, и в случае отражения от цветной поверхности. Световые рефлексы от цветных поверхностей были понятны Леонардо да Винчи, так что феномен суперпозиции световых потоков был ему известен. С другой стороны, гранить не только стекло, но и алмазы умели уже в XIV в., так что невозможно представить, чтобы цветные «зайчики» — результат появления спектра, подобного радуге, на всякого рода призмах (например, на краях зеркал) — не были широко известны. Как ни странно, никто до Ньютона не сделал из них предмета серьезного изучения, и целенаправленных опытов по смешению световых лучей до него никто не предпринимал.

Гениальный английский физик Исаак Ньютон (1643-1727) своими работами по физике света дал начало тем исследованиям цвета, которые привели к современной научной точке зрения на природу цвета источников света, окраски предметов и нашего цветового зрения. Используя призму, он впервые разложил узкий пучок белого света в спектр, сделал доступным для экспериментального исследования его составляющие (<http://www.yorku.ca/eye/newton.htm>). Важнейшим результатом опытов Ньютона явилось понимание того, что свет любого цвета, входящий в спектр, представляет собой с физической точки зрения явление одного порядка, и что те различия, которые при этом субъективно воспринимаются нами как отличия красного, зеленого и т.д. (как цветовой тон), связаны всего лишь с различием единственного параметра — длины волн производимых светом «колебаний эфира»: «Всякий раз, когда я говорю о свете и лучах как о цветных или имеющих цвета, меня следует понимать не строго и точно, а так, как это было бы уместно по отношению к ощущениям случайного человека, который смотрит на все эти опыты. Ибо лучи света, строго говоря, не имеют цвета. В них нет ничего сверх определенной интенсивности и

способности вызвать [у нас] ощущение того или иного цвета» — писал Ньютон в своей «Оптике».

Ньютон показал обратимость результата разложения белого света в спектр, тем самым, заложив основу всего, что в области изучения цветового зрения опирается на практику *аддитивного сложения* цветов (смещения излучений). Ньютон построил цветовой круг, то есть предложил такую систему упорядочения цветов, в которой дополнительные цвета (дающие при смешении одинаковый белый) располагались бы друг против друга.

<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/en/archive/d/d7/20050515010107%21Bycolorwheel.png>

В принципе его цветовой круг обладает кардинальными свойствами цветового треугольника — более совершенного графического представления многообразия различных глазом излучений. Поскольку разные пары дополнительных цветов дают при смешении один и тот же конечный результат («белый» свет), а желтый, неотличимый на глаз от спектрального, можно получить смешением красного с зеленым, то с несомненностью можно сказать, что Ньютону было понятно: видимый цвет излучения не позволяет судить о его составе, т.е. цвет не может служить его корректной характеристикой. Ньютон не занимался собственно физиологией цветоощущения, однако ему было понятно, что видимые цвета — это не в меньшей степени проявление свойств сетчатки нашего глаза, чем свойств физического светового излучения.

В этой связи следует правильно оценивать представления о природе цвета, которые высказывал М.В.Ломоносов (1711-1765) (обратим внимание, уже после Ньютона). Он много занимался красителями, сам работал с цветными стеклами и керамикой, был знаком с практикой смешения красок, и не мог пройти мимо вопроса о природе наблюдаемого. Он был знаком с призмой и мог повторять опыты Ньютона. Однако всю ту совокупность феноменов, которую мы сегодня объясняем свойствами именно самой сетчатки (трехкомпонентностью цветовоспринимающего аппарата), Ломоносов ошибочно объяснял существованием трех различных типов световой энергии (форм движения), соответствующих основным цветам — красному, желтому и голубому. Движимый представлениями, идущими от химии его времени, едва начинавшей становиться на научную почву, Ломоносов пытался представить многообразие окрасок как проявление небольшого числа первичных природных начал химического толка. Таким образом, в его понимании мир красок сам по себе, независимо от нашей природы, являлся тройственным многообразием, соответственно чему и на дне глаза должны быть три субстрата («рецепторных механизма», как мы сказали бы сегодняшним языком). Его догадка, верная в отношении сетчатки, искала ошибочного объяснения ее свойств в том, что припи-

сывалось миру внешних объектов — цветов окрашенных предметов и идущих от них в глаз лучей света. Точка зрения Ломоносова была известна Томасу Юнгу и вполне могла служить ему подсказкой известной всем гипотезы — основы теории Юнга-Гельмгольца о трех типах фоторецепторов.

Все, что касается сегодняшних представлений о физической природе самих цветных объектов (пучков света и свойств окрашенных поверхностей), объяснения любых феноменов в этой сфере, а также физиологических механизмов восприятия света и цветоразличения, неотделимо от данного Ньютоном представления о спектре — монотонном многообразии видимых глазом излучений, отличающихся длиной волны. Повторим, что задолго до него существовала многовековая практика смешения красок при окрашивании тканей и в живописи. Веками были известны и цветные стекла, применявшиеся при изготовлении витражей. Несомненно, что было широко известно, что делается со светом, проходящим через пару сложенных вместе разноцветных стекол. Но все наблюдаемое в этих условиях принадлежит к числу событий так называемого *субтрактивного* «смешения цветов», когда из того, что прошло сквозь один светофильтр, *вычитается* еще и то, что поглотит второй

<http://en.wikipedia.org/wiki/Image:SubtractiveColorMixing.png>

Результат такого «смешения цветов» существенно отличается от того, что получается при *сложении* цветных пучков света на белом экране (пусть их окраска вызвана и не разложением в спектр на призме, а прохождением через цветные стекла). Такого рода наблюдения и эмпирические знания вполне могли быть доступны и до Ньютона, другими словами, и без разложения света в спектр можно было приобрести представления о законах *аддитивного* сложения цветов.

<http://en.wikipedia.org/wiki/Image:AdditiveColorMixing.png#file>

Поэтому не так просто представить себе ход мысли столь вдумчивого наблюдателя и энциклопедиста, каким был великий немецкий натуралист Гете, который категорически отказывался принимать результаты опытов Ньютона по разложению солнечного луча в спектр на том основании, что такое «простое», как белое, не может состоять из такого «сложного», как цветное! [Канаев И.И., 1971]. И точно так же, как принято говорить, «невозможно переоценить значение» того шага, который сделал Ньютон, когда он с помощью призмы разложил солнечный луч в цветной спектр, а затем собрал его вновь в бесцветный «белый» луч.

Кратко о физике цвета

Говоря о мире тех объектов нашего восприятия, которым адресовано цветное зрение и которые мы именуем красными, зелеными и так далее, начнем с того, что всякий световой поток, который служит «зрительным стимулом», может быть охарактеризован в физических терминах на языке измерений, не зависящих от наших субъективных человеческих особенностей. Для его характеристики важны его интенсивность и распределение энергии в видимой глазом области спектра. Спектральное распределение можно выразить графически кривой, где по оси абсцисс отложена длина волны света от ~400 нм (глубокого фиолетового) до ~680-700 нм (красного конца спектра), а по ординате — относительная интенсивность. Распределение энергии в спектре произвольного источника, вообще говоря, может быть *каким угодно*, в зависимости от его физической природы, поэтому его график может иметь *любую* форму. Это может быть узкая полоса (единственный пик на графике), это может быть и группа полос, и непрерывная кривая, охватывающая весь диапазон волн, а также все возможные комбинации этого, получаемые их сложением. При любом из распределений общий поток света в количественном плане тоже может иметь любую интенсивность; в результате общее разнообразие физически различимых световых потоков, падающих на дно глаза, в принципе *безгранично*.

Заметим, что физический способ порождения того излучения, которое окажется зрительным стимулом, может ограничивать это разнообразие. Если отвлечься от различий в интенсивности световых потоков и рассматривать лишь относительное спектральное распределение, то можно видеть, например, что все «тела накаливания» (обычная лампочка, пламя свечи или полена) имеют непрерывную плавную кривую, близкую к спектру излучения так называемого абсолютно черного тела с его планковским распределением. Наклон кривой и видимый цвет будет зависеть от температуры источника, но все они могут быть отнесены к одному классу.

Другой пример касается столь обычных в наши дни цветных мониторов (телевизоров, компьютеров и т.п.). Разные их модели отличаются цветом используемых люминофоров и даже физической природой процесса порождения света (она различна в вакуумных трубках, жидкокристаллических дисплеях и в матрицах из светодиодов). Однако в каждом случае это набор всего лишь *трех* типов источников. В хорошем мониторе интенсивность каждого из трех лучей (красный, зеленый, синий) имеет, по крайней мере, 256 градаций. Поскольку три цветных компоненты независимы, то общее возможное число цветов (сочетаний R, G и B) равно их произведению — числу комбинаций всех возможных градаций яркости каждого из них, это почти 17 миллионов

цветов. Но сколь бы ни велико было это число, их общее *многообразие* ограничено числом типов источников, то есть тремя, и все «бесчисленные» возможные цвета всякого монитора всякий раз принадлежат тому или иному *трехмерному многообразию* цветов.

Вспомним, что нечто в этом роде предполагала гипотеза Ломоносова. Мы понимаем, вслед за Юнгом и Гельмгольцем, что это не так, что спектры излучения и отражения могут быть любыми и мир всех возможных световых потоков, вместе взятых, можно назвать «бесконечномерным». Трехмерное же многообразие мониторных цветов составляет только его часть. Что же касается сетчатки глаза, то многообразие ее состояний — это другая сторона дела, но мы опять-таки не должны путать огромное *число цветов*, например окрасок тканей, которые способен различить натренированный глаз профессионала, с тем, каково их *многообразие*. Оно, по причине устройства нашей сетчатки, трехмерно. Многообразие цветов монитора тоже трехмерно, но это уже именно потому, что мониторы делаются для нужд трехкомпонентного цветового зрения человека.

Источники и окраски

Прежде, чем рассматривать физиологические механизмы, которые позволяют зрению ориентироваться в этом множестве цветов, надо обратить внимание на те задачи, которые следует считать естественными для зрительного восприятия (и для его становления в ходе естественной истории). Для этого от световых потоков как физических стимулов нужно перейти к реалиям того мира, в котором существуют *наземные* обитатели Земли. Наше естественное окружение — это «сцены», заполненные несветящимися предметами, которые освещены природными источниками света — солнцем, небом или смесью того и другого. Окраска окружающих предметов многообразна, и в той мере, в какой она стабильна, она служит полезным для их различения свойством (в этом смысле краснеющий при созревании помидор имеет сначала одну, потом другую «стабильную» окраску — важный признак его спелости). Большинство жизненных задач зрения предметно, оно ориентировано не столько на восприятие источников (солнца, неба и т.д.), сколько на восприятие предметов. Если говорить о цветовом зрении, то его типичными задачами будет различение и узнавание предметов по их поверхностным свойствам — по их *окраскам*. В этом мы можем отличаться от обитателей морских глубин (рыб, кальмаров), которые, живя в постоянной темноте, имеют собственные цветные светящиеся органы (*источники* света) — быть может, единственные объекты их зрительного мира.

Насколько задача узнавания окрасок сложнее различения излучений, можно пояснить на простом примере. Представим себе бесцветный, монохромный мир, либо существо с ахроматическим зрением (какими и мы сами становимся в условиях, о которых говорят: «В темноте все кошки серые», — т.е. в глубоких сумерках, когда мы перестаем различать цвета). Если окружающие предметы имеют разную окраску (пусть все они серые), мы должны уметь отличать их по светлоте — по их положению на шкале серых, от белого до черного. Мы должны правильно узнавать их в переменных условиях освещения, и даже если этот диапазон невелик, мы не должны путать светлый предмет в тени с темным, освещенным луной, и мы действительно способны делать это, даже когда освещенный черный предмет отражает больше света, чем белый в тени. Таким образом, зрение решает задачу более сложную, чем оценка интенсивности светового потока; зрение даже в этом случае сопоставляет локальную характеристику участка поля зрения с окружением. Точно так же мы не путаем окраску предметов и на монохромной фотографии или на карандашном рисунке целой сцены.

Если же вернуться к цветам предметов, то узнавание окрасок часто осложнено тем, что естественные условия освещения, как правило, непостоянны, причем непостоянны не только по интенсивности освещения, но — самое главное — по спектральному составу света. Свет, отраженный цветным (окрашенным) предметом, зависит как от его окраски, так и от освещения, поэтому задача стабильного узнавания окраски в переменных условиях сопряжена с необходимостью учитывать свойства источника и вносить своего рода поправку на его свойства. Гельмгольц назвал такую способность константностью цветовосприятия.

Цвет и теории цветового зрения

Современное научное представление о природе цветового зрения человека связывают с именем Томаса Юнга (1773-1829), как автора впервые четко высказанной формулировки (1802) предположения, что наблюдаемое нами в спектре множество цветов объясняется наличием всего лишь трех типов воспринимающих свет нервных окончаний. Поскольку по сути то же самое говорил о дне глаза Ломоносов, точка зрения которого была Юнгу известна, то можно сказать, что преимущество позиции Юнга состояло в воспринятом от Ньютона совершенно ясном понимании однородности спектра как физического объекта, то есть в понимании того, что участки спектра, имеющие для нас разный цвет, в действительности отличаются только длиной волны.

В этом отличие гипотезы Юнга от теории Ломоносова, допускавшего различия именно в природе самих цветов (которую он, будучи сосредоточен на окрасках, не отделял от химической природы окрашенных веществ). Окончательно сформулировал современную трехкомпонентную теорию цветоощущения Гельмгольц (1821-1894): «Глаз снабжен тремя различными наборами нервных волокон. Стимуляция первого возбуждает ощущение красного, стимуляция второго — ощущение зеленого, а стимуляция третьего — ощущение синего».

Гельмгольц ввел в практику эксперимента колориметр — основанный на смешении излучений (сложении цветов) прибор для измерения физических параметров визуально неразличимых световых стимулов. Важнейшая особенность колориметра и колориметрических измерений состоит в том, что в результатах опытов никак не фигурируют никакие субъективные суждения испытуемого, кроме его суждения о визуальном равенстве (неразличимости двух половин поля зрения в приборе), которого он сам добивается, крутя ручки прибора. Цветовые измерения, выполненные в отношении спектральных излучений, позволили Гельмгольцу впервые получить количественные данные о том, что сегодня называют кривыми относительной спектральной чувствительности приемников сетчатки.

Трехкомпонентность цветового зрения нашла свое подтверждение в том, что опыты по смешению цветов показали: достаточно трех основных цветов, чтобы множество *всех различных цветов*, включая спектральные, было представлено как количественно связанное. Другими словами, было строго показано, что многообразие различных для глаза цветов есть многообразие трехмерное, т.е. зависящее от трех (и только трех) независимых параметров. Следствием этого является возможность точного предсказания результатов смешения любых других цветов, даже и не фигурировавших до того в опыте. Тот факт, что всякий измеряемый цвет может быть выражен количественно через три цвета, выбранных в качестве основных (базисных) в той или иной экспериментальной установке, не означает, что он всегда может быть получен именно смешением базисных: измеряемый цвет может входить в смесь с одним из базисных, участвуя в смеси, неотличимой от некоторой смеси двух других базисных. Подобные соотношения между цветами становятся много понятнее при рассмотрении графических моделей, воспроизводящих существенные свойства многообразия различных цветов, и, прежде всего, его (многообразия) трехмерность. Как только мы переходим к рассмотрению цветов как векторов в трехмерном цветовом пространстве, многое становится самоочевидным. Обоснование того, что трехмерный вектор может служить корректной математической моделью цвета, принадлежит Герману Грассману, основоположнику векторного исчисления.

В известном смысле все дальнейшие исследования механизмов цветовосприятия человека являются уточнением или дополнением того, что было установлено во времена Гельмгольца. Таковы все данные о виде кривых спектральной чувствительности для полей зрения тех или иных размеров, или о локализации «приемников» в фоторецепторах; новейшие сведения о биохимической природе зрительных пигментов колбочек, от спектров поглощения которых зависят кривые спектральной чувствительности «приемников»; все данные об их связи с геномом и хромосомами, о генетике наследования врожденных отклонений от «нормы», равно как и все то, что относится к сфере обработки и передачи сигналов от приемников в вышележащие этажи зрительной системы, будь то внутрисетчаточные или центральные уровни. Сведения по всем этим и иным пунктам могут уточняться и находить свое морфо-функциональное объяснение, могут обнаруживаться новые феномены в сфере переработки информации от приемников, но никакой факт не может отменить базового положения о трехкомпонентности нашего цветового зрения, и не может противоречить установленным свойствам цветоразличительного аппарата, действующего на уровне фоторецепции.

Эвальд Геринг (1834-1918) предложил свою теорию цветового зрения, указав на такие феномены цветоощущения, как цветовой контраст, цветовая память, цветовые последовательные образы, которые выходили за рамки теории Гельмгольца. Геринг предложил оппонентную теорию цветового зрения, в которой вместо трех элементарных цветов имеются три пары оппонентных цветов, вызывающих «диссимилиацию» или «ассимиляцию» гипотетической цветовоспринимающей зрительной субстанции. К этим парам относится белый-черный, желтый-синий, красный-зеленый. Таким образом, теория Геринга рассматривает не только множество всех излучений, включая все уровни насыщенности любых спектральных и неспектральных (смешанных) цветов (что является предметом рассмотрения и в колориметрии), но и такие поверхностные «цвета» (то есть окраски предметов, наблюдаемых при внешнем освещении), как серый, коричневый и оливково-зеленый. Напомним, что в поле зрения колориметра, где исключена любая информация о предметной природе излучения, нет места серому или коричневому: серый — это белый некоторой интенсивности, как и коричневый — это оранжевый; серый или коричневый — это наши интерпретации отраженного света, сделанные с учетом сцены и ее освещения. Последующие исследования показали, что обе теории — и трехкомпонентная Юнга-Гельмгольца, и оппонентная Геринга — верны, каждая для своего уровня. Если теория Юнга-Гельмгольца верна для рецепторного уровня, то оппонентная теория Геринга верна для последующих уровней обработки информации в зрительной системе и

согласуется с нейронной организацией центральных механизмов цветового зрения. Неверно противопоставлять их в качестве альтернативных, то есть приписывать интересовавшие Геринга феномены рецепторному уровню.

В XX веке изучение физиологических механизмов цветового зрения расширилось, и в поле зрения исследователей попали многие животные. Опыты с применением *электрофизиологических* методик, микроэлектродов, микроспектроскопии и др. проводились на животных, которые обладают хорошим цветовым зрением. К их числу относятся обезьяны, в том числе и человекообразные, птицы, суслики и рыбы и т.д., а также насекомые и иные беспозвоночные. Результаты этих работ представляют здесь интерес в той мере, в какой они могут быть прямо перенесены в силу родственной близости (обезьян к человеку), либо допускают объяснительные построения по аналогии с животными объектами.

Одним из пионеров использования электрофизиологии, в особенности регистрации ответов ганглиозных клеток сетчатки с помощью микроэлектродов, в этой области был лауреат Нобелевской премии Рагнар Гранит. В поисках механизмов цветоразличения он применял пороговую методику определения спектральной чувствительности одиночных ганглиозных клеток сетчатки лягушки. На основе своих данных Гранит сделал вывод о наличии двух классов ганглиозных клеток — доминаторов (с широкой полосой спектральной чувствительностью) и модуляторов (с узкой полосой). По его представлениям доминаторы определяют интегральную чувствительность (кривую видности, разную при темновой и световой адаптации), а модуляторы ответственны за цветоразличение, поскольку могут отвечать за восприятие отдельных участков спектра. Концепция Гранита в целом представляет преимущественно исторический интерес, как методический прорыв, показавший перспективы экспериментального подхода в этой области.

Принципиально новым шагом в электрофизиологических методах изучения цветового зрения явилась разработка метода колориметрии замещения [Бонгард М.М., 1953], при которой сравниваемые излучения предъявляются не на смежных полях колориметра (как в колориметре Гельмгольца, когда требуется сознательный отчет испытуемого, либо его активные действия, для суждения о равенстве либо неравенстве полей), а в виде сменяющих друг друга во времени световых потоков. Критерием равенства цветов в этом случае служит отсутствие электрической реакции целого глаза (ЭРГ, нейрограммы) или одиночных элементов (ганглиозных клеток) в ответ на смену. В таких условиях, не связанных ограничениями, присущими пороговому методу (прежде всего, это необходимость соблюдать неизменный уровень адаптации), появляется возможность получать цветовые равенства для

серии спектральных излучений, строить кривые сложения и вычислять кривые спектральной чувствительности, а также контролировать неизменность спектральных характеристик светочувствительных приемников. Этим способом были исследованы многие виды насекомых, позвоночных, пауков и головоногих моллюсков.

Важным этапом была единственная совместная работа выдающегося американского нейрофизиолога МакНиколя со шведом Гуннаром Светихиным, выполненная в пятидесятых годах. С помощью жидкостных внутриклеточных микроэлектродов они в сетчатке рыбы зарегистрировали электроответы, которые были приняты за реакции фоторецепторов, но как выяснилось затем, были ответами горизонтальных клеток, очень обычных и разнообразных в рыбьей сетчатке.

Среди достижений электрофизиологических исследований следует отметить и передовые для своего времени результаты регистрации одиночных внутриклеточных ответов настоящих фоторецепторов золотой рыбки. С помощью микроэлектродов с диаметром кончиков менее 0.1 мкм, Томита и др. (1967) выявили три типа колбочек с разными кривыми спектральной чувствительности с максимумами при 462, 529 и 611 нм.

Спектры поглощения зрительных пигментов фоторецепторов, от которых зависят свойства приемников сетчатки, сначала изучались методом выделения из сетчатки в раствор. Длительное время исследователям был доступен только родопсин — зрительный пигмент палочек, преобладающих в сетчатке таких животных, как лягушка или бык: на скотобойне без труда можно получить достаточное количество свежей ткани, чтобы выделить нужный материал. При достаточной оптической плотности раствора можно непосредственно измерить спектр поглощения зрительного пигмента. Но родопсин светочувствителен, он обесцвечивается на свету, и в том числе тем пучком света, который нужен для самого процесса измерения. Кроме того, продукты распада родопсина сами тоже окрашены, и накапливаются в том же растворе.

С учетом всех этих переменных можно получить спектр поглощения пигмента с любой точностью и убедиться, что *спектр действия* света на пигмент совпадает со спектром поглощения; другими словами, всякий поглощенный молекулой пигмента квант света ведет к одинаковому результату. Или, что то же, что на значимом для зрительного процесса результате поглощения света никак не сказывается такая существенная особенность квантов света, как частота, определяющая их энергетический «запас». В этом состоит причина и объяснение того факта, что для каждого приемника в отдельности все световые потоки качественно идентичны, неразличимы; все они отличаются только по конечной интенсивности — по числу поглощенных квантов. Здесь лежит кардинальная особенность систем цветового зрения, построенным

на совместной работе нескольких широкополосных приемников: только в результате *сравнения* их ответов возникает возможность судить о спектральных свойствах света.

Малые размеры наружных сегментов колбочек и их немногочисленность сравнительно с популяцией палочек затрудняют получение пигментов колбочек в растворе. Впервые выделить колбочковый пигмент в нужных для измерения количествах удалось Дж.Уолду из преимущественно колбочковой сетчатки курицы (выражение «куриная слепота» происходит от известной неспособности куриц видеть при слабом освещении, что является следствием почти полного отсутствия палочек в их сетчатке). Птичий колбочковый пигмент с максимумом поглощения около 560 нм был назван иодопсином: если бы его можно было получить в количествах, достаточных для того, чтобы разглядывать раствор на просвет, он имел бы цвет, еще более синий, нежели родопсин — пурпурный пигмент палочек. Как и родопсин, по положению максимума поглощения около 500 нм сходный у многих животных, так и иодопсин, несомненно, присутствует в колбочках многих позвоночных помимо курицы.

Работа Уолда осталась уникальной вехой на направлении исследования, за которым не было обнадеживающих перспектив. Тем временем были предприняты успешные попытки разработать методы, достаточно чувствительные, чтобы заметить эффект обесцвечивания зрительных пигментов колбочек (в результате сильной световой адаптации) непосредственно в интактном глазу человека. Первый успех был получен Раштоном, которому с помощью избирательной цветной адаптации удалось даже увидеть различия действия интенсивного красного и зеленого света. Затем усилия исследователей были обращены на создание аппаратуры, позволяющей измерять спектры поглощения колбочковых пигментов в наружных сегментах отдельных колбочек, выделенных из сетчатки и помещенных под микроскоп, с помощью оптического тонкого светового пучка. Поначалу объектами служили только крупные наружные сегменты колбочек (как у рыб). По понятным причинам особый интерес представляли спектры поглощения колбочек сетчатки человека и обезьяны, которые исследовались неоднократно на протяжении многих лет, параллельно с развитием методики измерений. Первые убедительные результаты на одиночных колбочках макаки были получены в 1964 г. Существенный прогресс в знаниях о точном виде спектров действия зрительных пигментов связан с тем, что все зрительные пигменты, включая родопсин палочек и колбочковые пигменты позвоночных, принадлежат к одному и тому же семейству трансмембранных белков, отличающихся между собой тонкими деталями построения длинной аминокислотной последовательности. Лишь сравнительно небольшой ее участок содержит локусы возможных пе-

рестановки и замен аминокислот, которые сказываются на положении максимума.

Современный уровень знаний в этой области таков, что позволяет использовать арсенал геной инженерии для получения зрительных пигментов даже с такими модификациями аминокислотных последовательностей, которых в природе и не существовало. Это дает полное понимание природы всех тех вариантов спектральных свойств колбочковых зрительных пигментов, которые и предопределяют известное ранее многообразие сочетаний приемников цветового зрения человека.

Благодаря близкому химическому родству пигментов, их спектры поглощения настолько похожи, что легко предсказуемы в том смысле, что по положению максимума можно построить всю кривую, и, наоборот, по совокупности многих точек кривой можно с большой точностью восстановить положение максимума. Поэтому весь спектр поглощения зрительного пигмента удается определить даже при значительном разбросе экспериментальных точек. Техническое совершенство современных микроспектрофотометров таково, что позволяет проводить измерения на наружных сегментах рецепторов, имеющих поперечное сечение порядка одного микрона, и требует столь малой экспозиции (времени засвета световым зондом), что процедура измерения не слишком сказывается на оптической плотности пигмента. Один из лучших в мире микроспектрофотометров разработан В.И.Говардовским (г. Санкт-Петербург).

Зрительные пигменты и морфологические типы фоторецепторов

Вопрос о локализации приемников, ответственных за цветовое зрение человека и других живых существ, представляет значительный интерес по той понятной причине, что от этого зависят способы, которыми может осуществляться сопоставление сигналов от разных приемников. Одно дело, если для построения рецепторного нервного элемента (неважно, в сетчатке или выше) задача состоит в сопоставлении двух входных сигналов от морфологически отдельных входов (синапсов); совсем другое, если два (хотя бы два) пигмента содержатся в наружном сегменте одного и того же фоторецептора, и надо различать и сравнивать их — где, в самом фоторецепторе? Или же после него?

Ответ на этот вопрос искали путем сравнения разрешающей силы фовеальной мозаики при тестировании цветными решетками, и имелись данные в пользу того, что как красночувствительный, так и зеленочувствительный приемники человека содержатся в каждой колбочке, ибо разрешение не зависело от цвета решетки. Оно было одина-

ковым, как если бы все элементы мозаики рецепторов, от которых зависит острота зрения на пределе возможностей, содержали оба приемника.

Новейшие данные, полученные с помощью адаптивной оптики, позволяющей исправлять любые индивидуальные погрешности оптики глаза испытуемого, позволили получить такое качество изображения дна центральной ямки, при котором не составляет труда различать отдельные колбочки в мозаике, и одновременно определять их принадлежность к тому или иному спектральному классу. Благодаря этой методике, стоящей за пределами желанного во времена Раштона, с полной достоверностью установлено, что колбочки содержат лишь один пигмент.

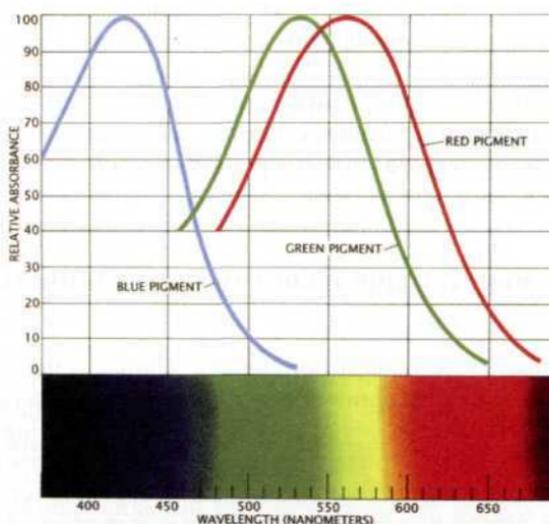


Рисунок 1. Спектры поглощения трех колбочковых зрительных пигментов человека.

Итак, три типа чувствительных нервных окончаний в сетчатке глаза человека — это три типа колбочек с тремя разными пигментами, максимумы которых у нормального трихромата лежат около 437, 533 и 564 нм (рис. 1). Отклонения от этого имеют генетически predetermined природу, т.е. связаны с таким изменением в геноме, которое проявляется либо в отсутствии одного из пигментов, входящих в стандартный набор, либо в такой модификации аминокислотной последовательности, которая в свою очередь ведет к одному из aberrantных вариантов структуры пигмента и его спектра поглощения — цветоаномалии.

Наиболее распространенные врожденные формы нарушения трихромазии — это отсутствие одного из пигментов, чаще всего красного или зеленого (протанопия и дейтеранопия). Отсутствие синего приемника (тританопия) встречается много реже. Джон Дальтон (правильнее Дóлтон, 1766–1844), выдающийся исследователь и основоположник краеугольных камней современной химии, впервые описал в 1794 году те проявления подобного отклонения, которое он сам у себя обнаружил, и которое тогда (до появления гипотезы Юнга в 1802 г.) еще не находило понятного нам объяснения. Полагая, что дело в том, что в его глазу имеется синий светофильтр, поглощающий красный свет и тем укорачивающий видимую для него красную часть спектра, Дальтон завещал посмертно сохранить свой глаз для последующих исследований. В наше время из фиксированной ткани был выделен генетический материал, достаточный для заключения, что Дальтон был типичным протанопом.

У дейтеранопов отсутствует второй (по Гельмгольцу) приемник — зеленый. Как и протанопы, всякий дейтераноп является дихроматом: их системы цветоразличения различны, но многообразие различимых цветов у тех и других *двумерно*.

Сопоставление методов и соотношение данных о цветовом зрении

Разнообразие методов и источников данных о цветовом зрении заслуживает их сопоставления и ранжирования по значимости. При таком подходе становится очевидной исключительная значимость колориметрического метода, непосредственно отвечающего на вопрос о числе приемников и их цветоразличительных характеристиках — кривых сложения цветов или кривых спектральной чувствительности (которые могут быть рассчитаны на основе кривых сложения, если их невозможно получить непосредственно в эксперименте). Если верна общая максима «видеть — значит различать», то в отношении цветового зрения можно сказать, что объективная информация, даваемая цветовым зрением, определяется его способностью различать цвета, и эта сторона дела самым непосредственным образом и с максимальной полнотой (и точностью) определяется именно в колориметрическом эксперименте.

С этой точки зрения никакие данные о зрительных пигментах не могут сравниться с колориметрическим опытом в своей доказательности. Особенно это касается зрения человека, поскольку возможности предсказания цветоразличительных свойств на основе данных о пигментах требуют цепочки допущений о независимости цветовых кана-

лов, о величине порогов и так далее. Достаточно сказать, что существование межрецепторных контактов, обнаруженных скорее вопреки всем ожиданиям, может дать основания для сомнений в столь необходимой для цветоразличения независимости сигналов от колбочек разных спектральных классов. Такие контакты могли бы вести к суммации их ответов, не только снижая разрешающую способность мозаики фоторецепторов, но мешая и цветоразличению, приводя к появлению нервных элементов сетчатки с промежуточной, суммарной кривой спектральной чувствительности. Между тем на деле таких эффектов не наблюдается, и в фовеальной области реализуется и лучшее разрешение, и лучшее цветоразличение, невзирая на обилие межрецепторных контактов. Таковы данные непосредственного тестирования нашего зрения в психофизиологических опытах, и предсказать такое с полной уверенностью на основе сведений о гистологии и ультраструктуре сетчатки, в сочетании с данными о зрительных пигментах и их распределении в рецепторах, было бы невозможно.

То же можно сказать и об участии палочек в нашем цветоразличении. Есть данные в пользу того, что палочки неактивны при фотопическом уровне освещения. Вопреки этому опыты со сменой цветов во времени (в колориметре замещения) свидетельствуют, что палочки дают свой вклад в сигнал о смене цветов (то есть испытуемый видит смену цветов, выравненных для всех колбочковых приемников, но отличных для палочек). Другое дело, что палочки не принимают участия в нормальном цветовом зрении, то есть в том обычном случае, когда мы рассматриваем нечто внимательно. Эта процедура связана, конечно же, с фовеальной областью и ее тремя колбочковыми приемниками. Но следует заметить, что при некотором промежуточном уровне освещения («mesopic state») нам случается заметить периферией нашего поля зрения своеобразный сильный цветовой контраст, который может исчезнуть, стоит перевести взгляд на этот объект, связанный, возможно, с сильным неравенством именно для палочек.

На примере результатов изучения животных мы сталкиваемся с тем, что данные о наличии двух пигментов служат основанием для предположения о наличии у того или иного вида дихроматической системы цветного зрения. Однако до тех пор, пока в опыте с поведением не будет доказано, что эти пигменты реально лежат в основе совместной работы и действительно обеспечивают цветоразличение, которое проявило бы себя хотя бы в колориметрическом эксперименте, такое предположение остается недоказанным.

То же можно сказать и о гистологических данных касательно морфологии рецепторов. Рецепторы могут отличаться и гистохимически, и быть различимыми по иммунным тестам, но если они не функционируют совместно, то они не могут обслуживать цветоразличение.

Как и с пигментами, эти данные могут оказаться в согласии с теми результатами, которые получены непосредственным тестированием цветоразличения, они *не противоречат* им, но не могут считаться независимыми аргументами той же степени доказательности.

Графические модели в цветовом зрении

Разнообразие графических моделей, фигурирующих в литературе по цвету, цветовому зрению или цветовоспроизведению, и недостатки их объяснения могут поставить в тупик неспециалиста.

Понятно, что всякий график представляет собой не столько изображение, сколько модель некоторого объекта, графическое пояснение (в виде точек и линий) зависимости одних событий от других. Можно заметить, что для многих наглядный график вообще проще для понимания существа дела, чем вполне эквивалентная ему запись в аналитической форме, привычная для математиков. Вспомним хотя бы вывод формулы квадрата суммы двух чисел, которая для математиков Египта и Шумера была просто неотделима от ее графического (геометрического) представления. Нам настолько привычно пользоваться графиками, что и наш язык постоянно апеллирует к этой эквивалентности. Тот же «квадрат» (показатель второй степени) или термины вроде «спектральная кривая» (чувствительности, излучения, отражения), отсылающие нас к графическому изображению зависимости некоторого параметра от длины волны света, взятой в качестве «аргумента» (на привычном почти с детства *графике* в декартовой системе координат!).

Применительно к цвету назначение графика состоит в том, чтобы делать понятными результаты манипуляций с цветными объектами — световыми потоками и окрашенными предметами.

Поскольку цветовое зрение основано на сравнении сигналов от трех приемников (в терминах физиологии это и есть возбуждение трех типов рецепторов), то характеристикой всякого цвета является тройка чисел, отображающих их состояние. О графической модели, по осям которой отложены состояния приемников, будем говорить, что цвета изображены в ней в физиологической системе координат.

Многообразие состояний трех независимых приемников трехмерно, и чтобы отобразить это, нужно строить трехмерную, пространственную модель. Рассмотрим сначала более простой вариант с двумя приемниками, то есть дихроматическую систему цветового зрения. Ей соответствует обычная двухмерная (плоская) графическая модель: график, где по осям отложены возбуждения двух приемников. Это соответствует свойствам цветового зрения дихромата, например, протанопии.

Каждому цвету на этом графике соответствует точка, но для наглядности удобно использовать другой графический образ: *радиус-вектор*, — стрелку от начала координат к этой точке. Рассматривать цвета как векторы особенно полезно для понимания того, что происходит при сложении цветов. Результирующий цвет — это тоже вектор, построенный по правилу сложения векторов: если есть два цвета, изображаемых двумя точками на графике, то результат их сложения мы находим так: к концу одного вектора надстраиваем другой (сохраняя его длину и начальную ориентацию). Использование векторов как средства графического представления цветов и цветовых равенств было предложено немецким математиком Германом Грассманом (1809–1877), одним из основоположников векторной математики, который изложил законы смешения цветов в колориметрических условиях ее языком. По счастливому стечению обстоятельств совокупность экспериментальных фактов в этой области биофизики (каковой она стала после работ Гельмгольца) привлекла внимание Грассмана в качестве конкретной эмпирической области, где приложение векторных понятий особенно плодотворно. Этот способ делает наглядным то, что результирующий вектор цвета не зависит от способа его построения, — как и цвет смеси не зависит от спектрального состава слагаемых, а только от их цвета.

Эти графические соотношения проясняют тот математический аппарат, когда цвета обозначаются буквами, когда им приписываются количественные параметры и производятся операции сложения и умножения. Все графические модели и построения типа цветового треугольника и цветового тела неразделимо связаны с представлением о цвете как векторе, подобно тому, как все спектральные кривые чувствительности или отражения, использующие шкалу длин волн, неразрывно связаны с представлением о самом спектре.

Заметим, что сложение цветов — не единственная эмпирическая область, где можно воспользоваться графическим аппаратом векторного представления. Если по двум осям откладывать, например, количества воды и спирта (или воды при нуле и ста градусах), подлежащих смешению, то векторам разных направлений будут соответствовать разные концентрации (конечные температуры) смеси. Нужное количество смеси заданной концентрации (температуры) может быть получено многими способами, чему на графике будут соответствовать смеси разных исходных компонентов. Так, сорокаградусную концентрацию (температуру) можно получить не только смешением того, что изображено по осям, но и того, чему на графике соответствуют векторы для 20% и 60%, и другими. На этом фактическом материале можно понять, откуда у цвета может появиться отрицательный коэффициент при каком-либо из слагаемых. Ведь и для смеси жидкостей можно задаться

вопросом: каковы количественные коэффициенты тех составляющих, которые нужны для получения нужного объема заданной концентрации (температуры)? Эти коэффициенты всегда будут положительными, если требуемая концентрация (температура), например «40», лежит (по величине, а ее вектор и по направлению) *между* исходными слагаемыми, например, 20 и 60 (% или градусов Цельсия):

$$\alpha(\langle 20 \rangle) + \beta(\langle 60 \rangle) = \gamma(\langle 40 \rangle), \text{ где}$$

α , β и γ — количественные коэффициенты (объемы). Но для получения смеси, лежащей вне исходных составляющих, например, для «80», из тех же составляющих этот коэффициент окажется отрицательным. Ведь если можно только смешивать, но не выпаривать или охлаждать (как и при смешении излучений — но не красок!), то равенство исходных и конечного продуктов достижимо лишь при условии, что вектор смеси лежит *между* векторами составляющих. Для наших 20, 60 и 80 реально возможно только смешение «20» и «80», что в записи будет выглядеть так:

$$\alpha(\langle 20 \rangle) + \gamma(\langle 80 \rangle) = \beta(\langle 60 \rangle),$$

или, если выразить все через условно приятые за исходные «20» и «60», то так:

$$\alpha(\langle 20 \rangle) - \beta(\langle 60 \rangle) = \gamma(\langle 80 \rangle).$$

Именно так и обстоит дело с появлениями отрицательных знаков и коэффициентов в уравнениях цветовых равенств, а в спектральных функциях сложения «базисных» цветов — в так называемых «кривых сложения», имеющих те ветви, которые идут ниже нуля (с отрицательными коэффициентами).

Две особенности векторов, изображающих как смеси жидкостей, так и цветов, важно принимать во внимание. Во-первых, недопустимо сравнивать между собой по графической длине векторы разных направлений. Сравнить допустимо только их составляющие по осям координат. Во-вторых, взаимные направления осей должны быть постоянными в пределах какого-либо рассуждения или расчетов, но они могут быть выбраны произвольно. Их ортогональность, то есть изображение их в виде взаимно перпендикулярных, не несет смысловой нагрузки именно потому, что графическая длина вектора меняется при деформации системы координат, тогда как его составляющие остаются неизменными. Поэтому прямоугольность графика не имеет преимуществ, кроме привычности своего вида.

Другими словами, система координат, должным образом отображающая отношения между цветами, допускает деформации того рода, как при превращении квадрата в ромб: некоторые отношения сохраняются (как параллельность прямых и отношения величин углов);

другие нарушаются, как отношение длин разнонаправленных отрезков. Векторы, устойчивые к преобразованиям, которые они при этом претерпевают, называют аффинными. В рамках всех дальнейших рассуждений и графических моделей *цвет есть аффинный вектор*.

Итак, если приемников только два, то всякому состоянию пары приемников соответствует точка на плоском графике. Такой график отвечает свойствам цветового зрения дихромата, а также и положению дел для трихромата — в пределах того (длинноволнового) дихроматического участка спектра, где синечувствительный приемник не работает. Для трихромата цветам этой части спектра отвечают точки, лежащие либо на оси красного, либо на плоскости, где по двум осям отложены возбуждения красного и зеленого приемников (R и G).

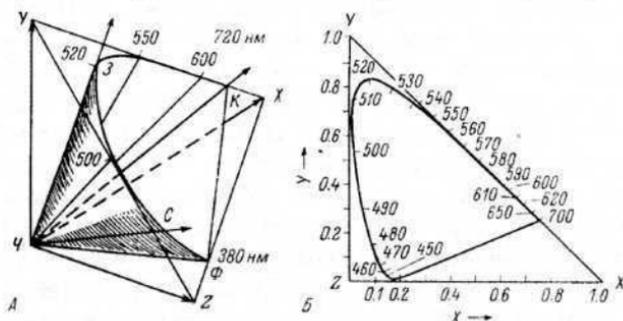


Рисунок 2. Графическое изображение цветового пространства (А) и цветовой треугольник (Б), принятый Международной осветительной комиссией (МОК). А — область реальных цветов ограничена поверхностью, включающей векторы спектральных излучений (цифры у основания конуса обозначают длину волны в нм; К, З, С, Ф — векторы красного, зеленого, синего и фиолетового спектральных цветов; Ч — черный цвет) и пурпурных цветов, образующихся при смешении К и Ф. 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.

Для трехкомпонентного цветового зрения полноценной графической моделью может быть только объемная, трехмерная модель, где каждому излучению, каждому цвету соответствует *трехмерный* вектор, направление которого внутри трехмерного (пространственного)

угла определяется его составляющими (возбуждением приемников), отложенными по трем координатным осям (рис. 2). Ясно, что такая модель не может быть изображена на бумаге полностью. Один из способов изобразить многообразие трехмерных векторов на плоском рисунке — это дать косое сечение пространственного угла плоскостью, пересекающей все три координатные оси. На таком сечении направления всех возможных векторов отображаются точками пересечения векторов с этой плоскостью, — местами, где они «пронизывают» чертеж. Положение точки на цветовом треугольнике не отражает длины вектора — параметра, соответствующего интенсивности стимула (излучения). Но некоторые соотношения, свойственные векторам, продолжают сохраняться и на этом плоском графике. Например, точка, изображающая цвет С, получаемый смешением любых цветов А и В, всегда будет лежать между ними на прямой, соединяющей точки А и В (потому что в трехмерной модели вектору С соответствует диагональ параллелограмма со сторонами А и В, и все эти три вектора лежат в одной плоскости). Взаимное положение цветов на цветовом треугольнике будет теперь зависеть от того, как выбран наклон секущей плоскости, то есть возможные варианты связаны с предпочтением того или иного из них.

Все визуально неразличимые спектральные красные цвета лежат в цветовом пространстве на оси красного, поэтому на цветовом треугольнике все они попадают в одну и ту же точку, соответствующую этой оси. Двумерной области спектра соответствует пямолнейное правое плечо треугольника, — цепочка точек, куда смотрят векторы спектральных цветов, все более отклоняющихся от оси красного в направлении к оси зеленого по мере продвижения от длинноволнового конца спектра к коротковолновому. Дальнейшее продвижение к синему приводит в область спектра, где чувствителен уже и синий приемник, поэтому точки спектральных цветов отклоняются от этой прямой. В результате цветовой треугольник имеет закругленную вершину со стороны зеленой координатной оси, так как даже среди самых насыщенных спектральных цветов нет такого, чтобы возбуждал только зеленочувствительный приемник.

По краям треугольника располагаются спектральные цвета, а основание образует линия отсутствующих в спектре пурпурных цветов, соединяющая коротковолновый фиолетовый и длинноволновый красный концы видимого спектра.

При построении цветового треугольника Гельмгольц использовал полученные им кривые спектральной чувствительности трех приемников человека, которые мало отличаются от современных.

Цветовое тело

Описанная выше графическая модель многообразия цветов дает общую картину отношений между цветами в колориметрических условиях, когда испытуемому предъявляют поле сравнения двух излучений, но исключено многое, что доступно наблюдению в обычной обстановке и участвует в формировании ощущений и высказываний о видимом. Если в обычной обстановке есть набор выкрасок (плоских образцов) нейтральной шкалы серых, мы легко отличаем темную окраску от светлой. Но если отраженный ими свет направить на две половины поля сравнения колориметра и одновременно разрешить подбирать силу освещения самих выкрасок, то мы без труда уравнием свет от слабо освещенной светлой выкраски с тем, что отражает сильно освещенная темносерая. Мы уравнием световые потоки и при этом утратим всякую информацию о различиях окраски тех объектов, которые в обычной обстановке узнаем именно по их окраске.

Напомним, что зрительное восприятие предметно в том смысле, что его типичной задачей является различение и узнавание предметов, а окраска служит их важным признаком. Поскольку условия освещения нестабильны, то получается, что количественная характеристика отраженного света (его физическая интенсивность, фотометрическая оценка, доступная рецепторному уровню) совершенно не удовлетворяет требованию задачи. Для сопоставления окрасок нужна не шкала интенсивностей световых потоков, а шкала сравнительных отражательных характеристик. Для узнавания изображения на фотографии или чтения текста важны именно относительные оценки, а не само количество света от того или иного места на листе бумаги.

Чтобы перейти от световых потоков к цветам (поверхностным окраскам) предметов, вернемся к тому трехмерному цветовому пространству, которое вмещает векторы всех возможных цветов. Телесный угол никак не ограничивает длину какого-либо вектора, связанную с интенсивностью. Пока речь идет об излучениях и самосветящихся источниках света, всякий из них может иметь произвольную величину, сообразно интенсивности. Дело меняется, когда мы переходим к рассмотрению множества цветов *несамосветящихся* тел. Свет от этих «пассивных отражателей» и по спектральному составу, и по интенсивности зависит от источника освещения.

http://www.colorlite.de/FMG_FARBGRUND_003_engl.swf

Если источник света неизменен (стабилен), световые потоки от каждой выкраски, например, от каждой ступени шкалы серых, становятся фиксированным. Ни один из образцов не может отражать больше самого лучшего (идеального) белого, а отражающий 50 процентов серый при любом освещении будет отражать половину падающего све-

та. При изменении интенсивности освещения отраженные выкрасками потоки света будут меняться, но *соотношения* между ними будут сохраняться. Чтобы описать эти стабильные отношения поверхностных цветов, следует рассматривать именно их *взаимное* положение в цветовом пространстве, как систему, независимую от интенсивности освещения. Для цветов разных окрасок по осям координат естественно откладывать относительную величину трех составляющих цветового вектора (в процентах от «идеального белого», полностью отражающего свет всех длин волн). Это делает понятным положение точек (концов векторов цвета), соответствующих разным окраскам.

Всякая краска отличается той или иной особенностью поглощения падающего на нее света, но в любом случае поглощение только уменьшает отражение. Поэтому соответствующий вектор цвета выкраски всегда будет короче вектора «идеального белого» по одной, двум или сразу трем составляющим. Концы радиус-векторов всех мыслимых окрасок нигде не выходят за некоторую замкнутую поверхность с вершиной в точке «идеального белого». Эта поверхность и ограничивает собой то, что представляет собой цветовое тело: трехмерное многообразие цветов (векторов цветов) предметов — пассивных отражателей.

Всякое смешение красок только уменьшает отражение в той или иной точке спектра, поэтому вектор цвета смеси может опять-таки только укоротиться хотя бы по одной из составляющих, сравнительно с цветами исходных красок. Его конец всегда будет лежать внутри поверхности цветового тела. Смеси краски с нейтральным «черным» будет отвечать укорочение вектора без изменения его направления; добавление белой краски будет приближать направление вектора к оси «черный-белый», т.е. к направлению от начала координат на идеальный белый.

Итак, начало координат будет соответствовать абсолютно черному, абсолютно белому — вершина цветового тела, а все остальные цвета будут лежать либо на поверхности цветового тела, либо внутри него. Где-то на полпути к вершине лежит серый, отражающий 50%, по сторонам от него — такие цвета, как коричневый (смесь оранжевого с серым) или оливковый (серого с зеленым). Где-то на поверхности цветового тела будут лежать все цвета наиболее насыщенных, «чистых» красок, где-то ближе к оси «черный-белый» — все разбеленные и «грязные». Таковы, в сущности, все цветовые системы упорядочения окрасок, известные как атласы Мензелла, ГОИ и подобные им.

<http://freespace.virgin.net/chas.monkhouse/colour%20essay/essay%20munsell.htm>

<http://freespace.virgin.net/chas.monkhouse/colour%20essay/essay%20ostwald.htm>

Здесь уместно сделать следующие дополнительные замечания. Во-первых, напомним, что существуют визуально неразличимые окраски, которые физически различны, — так называемые метамерные цвета. Они имеют разные отражательные свойства, и неразличимы только при определенном освещении. При свете иной цветности они теряют свою идентичность, а неразличимыми могут стать иные пары цветов. Динамика метамеризма окрасок для глаза нормального трихромата была изучена В.В.Максимовым (1984). На языке векторных представлений этой динамике соответствует не только расхождение векторов метамерных цветов в пары векторов (и наоборот, схождение векторов каких-то цветов воедино), но и общая деформация цветового тела — сообразно смещению вектора «идеально-белого». Таким образом, предложенное вначале представление о цветовом теле соответствует большинству обычных ситуаций с нейтральным («белым») освещением. В зависимости от степени отклонения от этого «белого», деформация может быть и очень значительной. Например, при красном свете (как в прежних фотокомнатах) все цвета оказываются на одной оси (шкале различающихся по единственному параметру — светлоте).

Во-вторых, для упрощения мы рассматривали источник освещения «сцены» как единственный, в то время как в действительности наше зрение функционирует сплошь и рядом в условиях, которые намного сложнее, — когда наряду с локальным источником (солнцем) обстановка освещена протяженным небом — голубым или нейтральным (при облачности), или небом+облаками, и так далее. И, наконец, разделение на «пассивные отражатели» и «источники освещения сцены» есть тоже упрощение. Обстановка может включать локальные источники света, например, цветные лампочки, которые не оказывают заметного действия на доминирующее освещение, опознаются в качестве самосветящихся объектов но не путаются с окраской предметов. Эти замечания могут помочь понять, насколько сложен арсенал процедур, выполняемых аппаратом цветового зрения в процессе восприятия реальных сложных сцен, с их разнообразием источников освещения. Возвращаясь к векторным представлениям, мы скажем, что реальная сцена, наряду с областью цветового пространства, ограниченной цветовым телом, содержит выходящие за ее границы векторы, соответствующие источнику (или источникам) доминирующего освещения, а также возможным локальным «лампочкам» и «фонарикам». Сложность всего этого многообразия отчасти объясняет неудачи в построении простых систем упорядочения всех цветов вообще (без разделения их на цвета источников и окрасок), которые неоднократно предпринимались в прошлом.

Колориметр и аномалоскоп

Все наблюдения и измерения, описываемые выше, касаются экспериментальной обстановки, которая определяется как *колориметрические условия сравнения цветов*. В этих условиях предметом наблюдения испытуемым служат излучения — световые потоки, падающие на две половины поля зрения прибора, а предметом измерения — физические характеристики этих излучений при достижении их визуального равенства. Замечательной стороной такой процедуры является независимость результатов этих измерений от тех переменных, которые доступны для субъективной визуальной оценки испытуемого (сказываются на видимом цвете полей), но исключаются из числа значимых для итога измерения. Это можно пояснить таким примером: в зависимости от состояния адаптации испытуемый может дать ту или иную оценку уровню яркости (светлоты) сравниваемых полей; или же, после избирательной цветовой адаптации, может видеть явные изменения видимого цвета полей. Однако ни то, ни другое не влечет нарушения подобранного им цветового равенства. Другими словами, визуальное равенство сохраняется (не нарушается) при смене условий адаптации, следовательно, не зависит от них. С физиологической стороны это имеет тот смысл, что при смене условий адаптации, сказывающихся на субъективной оценке цвета в терминах цветового тона, насыщенности и т.п., спектральные характеристики приемников остаются постоянными (неизменными). Таким образом, наблюдаемые (или доступные констатации) изменения субъективных характеристик цветов не связаны со свойствами приемников. Эффекты цветовой адаптации могут быть очень яркими: так, после длительной адаптации к красному можно вызвать зеленым стимулом ощущение такого насыщенного зеленого, какое недоступно при наблюдении лучших спектральных полос. Такие эффекты типа последовательного цветового контраста обязаны своим происхождением нервным этажам сетчатки (или выше), и если только не применять сверхъестественный по интенсивности адаптирующий свет, не сказываются на способности и свойствах цветоразличения.

Аномалоскоп предназначен для выявления нарушений (отклонений от нормы) системы цветоразличительных характеристик пациента. По сути это вариант колориметра: в аномалоскопе от испытуемого также требуется получить визуальное равенство определенных пар стимулов. Это позволяет выявить тот или иной заранее известный вариант нарушения. Принцип подбора пар цветов легко объяснить в терминах цветовых векторов. В простейшем варианте пара сравниваемых цветов отличается по уровню возбуждения одного из приемников, самое простое — по красночувствительному, поскольку различия для него легко реализуются различиями в силе света далекого красного.

Протаноп, лишенный этого приемника, не способен видеть подобные различия. Все точки (и соответствующие им радиус-векторы) пар цветов, отличающихся для трихромата по возбуждению красного приемника, неразличимы для протанопа: их проекция на плоскость G-B (зеленого и синего приемников) одинакова. Для протанопа *сдвиг вдоль оси* красного невидим, потаноп не видит разницы между такой парой цветов. Если в приборе делать плавную замену таких цветов друг на друга, то изменение, явно видимое для трихромата, неощутимо для протанопа. Если эту замену производить с помощью ручки прибора со шкалой, то можно найти те пороговые отклонения, которые едва заметны трихромату. Подобную пару цветов, различимых трихроматом, можно заранее подобрать для протанопа.

Ось зеленочувствительного приемника лежит вне цветового треугольника, поскольку этот приемник на всем протяжении спектра перекрывается либо с длинноволновым, либо с коротковолновым (синим) приемником. Поэтому никакой самый насыщенный зеленый не позволяет получить сдвиг вдоль оси этого приемника путем прибавления/убавления добавки зеленого. Однако сдвиг вдоль оси зеленого приемника может быть получен путем замены такой пары цветов, которые отличаются только по зеленому.

Для любой комбинации заранее известных приемников можно расчетным образом найти такие пары цветов, которые будут одинаковы по степени возбуждения одного из приемников. Для такого расчета надо знать спектры пропускания цветных стекол, спектр излучения источника света и спектральные кривые чувствительности приемников. Количественные характеристики тех световых потоков, которые будут предъявлять испытуемым на смежных полях сравнения, можно заранее прокалибровать на тех ручках, которыми испытуемые будут манипулировать. Таким образом, можно заранее знать, при каких отсчетах на лимбах этих ручек ожидаются равенства для аномалов того или иного типа.

Рассуждая в терминах сдвига вдоль той или иной физиологической оси, мы можем обратить внимание на понятие цветового порога, как минимального расстояния, в пределах которого малые различия недоступны визуальному обнаружению. Понятно, что подобные показатели могут зависеть от состояния множества нервных звеньев, опосредующих мозаику рецепторов и «сознание» наблюдателя, и что возможны отклонения от того что принято считать нормой. Поэтому имеет смысл измерение порогов цветоразличения, как порогов вдоль каждой из осей раздельно в условных единицах, соответствующих порогам цветоразличения нормального наблюдателя.

Полихроматические таблицы и монитор-тесты

Нарушения цветоразличения можно тестировать не только с помощью аномалоскопа, представляющего собой оптический инструмент, для которого заранее рассчитано, какие цвета будут неразличимы для человека с тем или иным сочетанием приемников. Тому же назначению могут служить цветные тесты, выполненные типографским способом. Таковы полихроматические таблицы Ишихара, Рабкина и других авторов, представляющие собой печатные цветные образцы. В последние годы они дополнились принципиально схожими мониторными тестами, в том числе широко доступными через Интернет. Эти тест-объекты, имеющие важную диагностическую ценность и широко применяемые для тестирования на предмет профессиональной пригодности для работы на транспорте и выявления случаев, несовместимых с жесткими требованиями в той или иной сфере, должны быть рассмотрены со всем вниманием. Дело в том, что практика их применения предполагает простую рутину, не требующую ни чрезмерно высоких требований к уровню квалификации пользователя (медицинского персонала), ни слишком строгого соблюдения условий тестирования. Между тем, любое из этих изображений представляет собой весьма многопараметрический зрительный стимул, который не так прост.

В принципе, каждая таблица предназначена быть тестом на различение пары таких двух цветов, которые, при их объективном различии и полной визуальной различимости для нормального трихромата, должны быть неразличимы для лиц с той или иной формой нарушения цветоразличения, например, для протанопов или дейтеранопов. Таким образом, полихроматическая таблица имеет принципиальную общность с колориметром и аномалоскопом, в которых тоже фигурируют *метамерные* цвета — физически разные, визуально неразличимые. Однако полиграфические технологии не могут гарантировать идентичности воспроизведения цветов от экземпляра к экземпляру тиража. Кроме того, полная визуальная идентичность всякой пары цветов в ее печатном виде может быть достигнута только в узком диапазоне условий освещения: коль скоро отраженный свет зависит не только от окраски объекта, но и от спектрального состава освещения, то равенство цветов (скажем, для протанопов) соблюдалось бы только при строго определенном освещении. При отклонении от заданных условий, метамеризм цветов (для протанопов, дейтеранопов или других, выявить которого они предназначены) нарушится, и «скрытая» картина станет (и ему) видна. Аналогичный эффект связан с естественной желтизной хрусталика, различающейся у разных лиц, и эквивалентной различию в условиях освещения для них. Чтобы этого избежать, каждый из двух цветов печатается не в виде однородного поля, а набирается «горош-

ком» похожих, но не идентичных по цвету кружков, лежащих на общем фоне.

В итоге, предназначенная для безошибочного опознания (трихроматом) фигура, цифра или буква, неразличимая, скажем, для протанопы, предполагает нечто совсем иное, нежели простое различение пары цветов, а именно: 1) каждый элемент (кружок) должен быть отличен от общего фона, после чего 2) элементы сходного (но не равного) цвета должны быть объединены по их цветовому *сходству*, на основании чего 3) можно найти *пространственно связанные области* («полосы, линии»), образующие осмысленные знаки. Таким образом, фактически испытуемый проходит тестирование на каскад зрительных задач, и имели место случаи, когда препятствием для положительного исхода было не нарушение цветоразличения, а сбой на этапах 2 либо 3.

Принципиально сходны с полихроматическими таблицами дисплейные тесты, которые сопряжены с такими же, как в полиграфии, трудностями идеального воспроизведения (не в печати, так в мониторе) образца. Заинтересованных адресуем к свободным для доступа интернет-источникам:

<http://colorvisiontesting.com/>;

www.liquidgeneration.com/content/a55hat.aspx?cid=316.

Врожденные и приобретенные дефекты цветового зрения

Дефекты цветового зрения, известные более 200 лет, стали теперь предметом изучения методами молекулярной генетики. Современная терминология (*протанопия, дейтеранопия, тританопия* — отсутствие R, G либо B приемника) была предложена фон Крисом в 1897 г. Самая редкая форма — *монохромазия*, полное отсутствие цветоразличения, отсутствие всех колбочковых приемников (палочковая монохромазия).

Отсутствие R либо G механизмов связано с X-хромосомой как рецессивный признак, скрытый у женщин, имеющих XX сочетание (и потому проявляющийся лишь в случае совпадения этого признака в обеих X-хромосомах), и легче проявляющийся у мужчин (XY), ибо дефект не может быть компенсирован нормой во второй X-хромосоме (как у женщин) за отсутствием таковой у мужчины. Среди мужского белого населения около 2% составляют протанопы или дейтеранопы; от 2 до 6% — трихроматы с отклонениями в спектре чувствительности R либо (чаще) G механизма. Среди женщин только 0.4% имеют R/G дефект. Тританопия встречается намного реже в обоих полах, она связана с нарушениями в аутосоме и встречается у 1/500-1/10 000.

В 1980-х годах были клонированы и секвенированы три гена колбочковых пигментов и тем дано полное объяснение соответствующим формам врожденного нарушения ЦЗ. Стратегия поиска опиралась на представления о степени генетической близости колбочковых пигментов с палочковым пигментом — родопсином. В итоге два близких гена, ответственных за синтез R и G пигментов, были найдены в коде X хромосом. Третий, кодирующий В-пигмент, был выявлен в хромосоме 7. Последующими работами был пролит свет на природу перестроек в этих генах, ведущих к отклонениям от «нормальных» спектров поглощения.

В отличие от врожденных форм нарушения цветового зрения, которые стали понятны и потому «просты», приобретенные формы менее единообразны и встречаются реже. Общим во многих случаях бывает то или иное, центральное поражение, — нарушение нормального функционирования ответственного за цветовосприятие коркового отдела. С открытием множественности центрального представительства зрения в коре мысль о наличии подобного центра стала привычной. Нет сомнений, что то же касается и человека, хотя полной ясности в этом вопросе еще нет.

Другую природу могут иметь те приобретенные нарушения ЦЗ, которые представляют больший интерес для клинической офтальмологии (которая имеет своим предметом сетчатку глаза в большей степени, нежели ЦНС). Сама концепция функциональной специализации ганглиозных клеток (или иных сетчаточных нейронов, причастных к цветовому зрению) допускает возможность тонких физиологических или гистохимических свойств, которые могут вести к избирательному нарушению их работы. Такие нарушения могут иметь свою диагностическую ценность, причем нетрудно представить себе, что выявление соответствующего симптома будет требовать прицельного тестирования специально подобранным стимулом. Примером может служить выявление ранних признаков глаукомы при тестировании на различение желтого и синего света (или границ полей).

Кривые спектральной чувствительности и кривые сложения цветов

Если до середины XX века физиологическая природа светочувствительных приемников сетчатки человека, определяющих спектральные свойства цветовых каналов, была под вопросом и допускала разные гипотезы, то в итоге здесь не осталось простора для разночтений. Химическая структура светочувствительных белков и их генетика изучены, и тот факт, что именно они определяют (если и не исключи-

тельно, то преимущественно) спектральные свойства приемников, не-преложен. Поэтому, говоря о спектральных свойствах приемников, по крайней мере, применительно к человеку, мы имеем в виду их фотопигменты. Эта оговорка довольно существенна, ибо до тех пор, пока это не было доказано с полной достоверностью, имелся некоторый «паритет» кривых спектральной чувствительности и *кривых сложения* цветов, которые равноправны в описании свойств цветоразличения. Это равноправие заключается в том, что колориметрические опыты по сложению цветов позволяют установить спектральные свойства приемников лишь с *точностью до их линейной комбинации*: это значит, что разные варианты, в том числе немыслимые с точки зрения фотохимии или физиологии, оказываются равноправными, пока речь идет о том, что от чего отличимо (либо неотличимо) для данной системы цветового зрения.

Следует помнить, что сами кривые спектральной чувствительности принято изображать на графике, где по горизонтали (оси абсцисс) отложены параметры спектра: обычно — шкала длин волн (λ , в нанометрах (*нм*), прежде — в миллимикронах, (*ммк*), либо (реже) — частота колебаний (ν). Та и другая могут быть отложены как в виде линейной шкалы, так и монотонно меняющейся, например, логарифмической, в зависимости от цели автора. От выбора этих параметров графика рисунок кривых будет меняться. Сами кривые спектральной чувствительности принято рисовать масштабированными, то есть нормированными по максимуму, когда у всех кривых его изображают на одном и том же уровне. Применительно к цветоразличению масштаб кривых не имеет значения, и равная высота трех кривых в максимумах есть вещь столь же произвольная, как и масштаб по осям векторной модели (то есть там масштаб по разным осям тоже произволен).

Кривые сложения следует представлять себе как «линейную комбинацию» кривых спектральной чувствительности (кривых поглощения/возбуждения фотопигментов), т.е. как результат сложения-вычитания кривых спектральной чувствительности с некоторыми численными коэффициентами. Эти коэффициенты зависят от выбора так называемых основных цветов в опыте по сложению цветов. Поскольку в разных экспериментальных установках в качестве базисных (основных) могут быть выбраны разные цвета (например, разные цветные стекла), то и отсчеты для одних и тех же измеряемых спектральных цветов получаются разными. Таким образом, кривые сложения цветов даже для одного и того же испытуемого будут различными при выборе разных базисных, но они будут оставаться линейными комбинациями одних и тех же кривых спектральной чувствительности, взятых с разными численными множителями. Они будут оставаться взаимно связанными, отличаясь коэффициентами, с которыми они входят в линей-

ные комбинации, для одинаковых испытуемых они образуют общее семейство спектральных функций.

Ганглиозные клетки цветового типа и их центральная проекция

Как отмечено выше, в цветовом зрении есть ряд явлений, которые не имеют отношения к рецепторному уровню и отражают свойства интернейронов сетчатки или высших отделов. По понятным причинам нейрофизиологические исследования ведутся не на людях, а на обезьянах. В той мере, в какой морфологические данные о сетчатке и коленчатом теле макаки, представителя дневных приматов Старого Мира, совпадают с таковыми для человека, есть основания переносить на человека функциональные свойства нейронов, полученных в результате микроэлектродных исследований на обезьяне.

Рассмотрим некоторые имеющие отношение к цветовому зрению сведения о ганглиозных клетках — выходных нейронах сетчатки, и нейронах наружного коленчатого тела (НКТ) — промежуточного звена на пути сигналов от сетчатки в зрительную кору, для которых ганглиозные клетки служат входными нейронами.

Ганглиозные клетки сетчатки неоднородны, клетки разных классов отличаются морфологически, локализацией тех структур, куда они дают проекцию, и типом ответов на зрительные стимулы. Между этими свойствами есть прямая корреляция. В сетчатке приматов наиболее многочисленны мелкие Р-клетки, которые дают проекцию в парвоцеллюлярные слои НКТ (см. ниже), а менее многочисленные крупные М-клетки — в магноцеллюлярные. Важные для фовеального зрения карликовые (midget) ГК относятся к Р-типу, тогда как «зонтиковые» ГК, с их широкими РП, принадлежат М-типу. ГК третьего класса дают проекцию в промежуточные (между 1-6 слоями НКТ) структуры, называемые кониоцеллюлярными, то есть «пылевидными», по причине малости размеров, населяющих эти промежутки крошечных клеток. В каждой сетчатке есть примерно по одному миллиону Р-клеток и по 100 тысяч М-клеток. Число ГК третьего класса не меньше, чем М-клеток, но о них мало что известно.

Все клетки имеют центрально-симметричную структуру рецептивных полей, с отличием свойств центра и периферии.

М-клетки не представляют для нас интереса, ибо не имеют отношения к цветокодированию. Им свойственна оппонентность центра и периферии (но не цвета), то есть и в центре, и на периферии R и G сигналы объединяются, давая в сумме нечто близкое к фотопической

кривой видности, если говорить об их суммарной спектральной характеристике.

Более многочисленным Р-клеткам (к которым относятся и, так называемые, карликовые ганглиозные клетки, каждая из которых связана с единичной колбочкой) свойственна та или иная зависимость от цвета. Кроме этого, их отличия таковы: 1) рецептивные поля Р-клеток меньше, чем у М-клеток; 2) диаметр аксонов и их скорость проведения у М-клеток выше, чем у Р-клеток; 3) Р-клеткам свойственен тонический (продолжительный) ответ, М-клеткам — фазный; 4) М-клетки более чувствительны к слабому контрасту и движению.

Цветозависимые особенности ответов и ганглиозных клеток сетчатки, и нейронов НКТ, важные для понимания их места в общей феноменологии цветовосприятия, связаны с активностью трех спектральных (цветовых) типов колбочек, названия которых в разных публикациях могут отличаться. Как производное от названий трех цветов: красный, зеленый и синий, их обозначают как R, G и B (red, green, blue — указание на цвет), либо L, M и S (long-, middle- и short-wave — указание на длину волны света). Чтобы избежать путаницы и не использовать «М» в двух разных смыслах (класс нейронов НКТ и спектральный тип колбочек), будем называть колбочки R, G, В.

Для нас представляют интерес те ганглиозные клетки макаки, ответы которых обнаруживают зависимость от цвета стимулов. Почти все Р-клетки сетчатки связаны только с длинноволновыми (R) и с средневолновыми (G) колбочками, но не с коротковолновыми (B). При этом R и G входы разделены пространственно: в центре рецептивного поля, как правило, представлен лишь один из спектральных классов: либо R, либо G.

<http://www.webvision.med.utah.edu/Color.html#Divariant%20Mamalian%20Color%20Vision>, Fig. 17, 18

Если обозначать появление залпа импульсов (или увеличение частоты спонтанной импульсации) в ответ на *включение* стимула знаком «+», а знаком «-», соответственно, уменьшение импульсации (либо залп в ответ на *выключение*), то противоположные ответы нейрона на разные цвета, либо на стимул, предъявленный в разных частях РП (в центре или на периферии), логично обозначать этими же альтернативными знаками.

Сообразно ответу центра (либо только на включение, либо на выключение), всякая ганглиозная клетка Р-типа может быть отнесена к одному из четырех подклассов: R+, R-, G+ или G-. Много реже встречаются нейроны, где R и G входы имеют один и тот же знак. В фoveальной области карликовые ганглиозные клетки имеют на входе по одному карликовому биполярю, который соединен с единственной кол-

бочкой того либо иного спектрального типа, так что центр ее рецептивного поля равен одной колбочке.

В цветокодирующих нейронах иных животных, например в цветнозависимых ГК сетчатки рыб, наблюдается даже двойная оппонентность, когда сигналы от R и G колбочек дают противоположные ответы (например, R+, G-) и в центре рецептивного поля, и на периферии; при этом по каждому из приемников наблюдается оппонентность центра и периферии (например, «центр +» и «периферия -»). Другими словами, клетка с R+, G- центром имеет R-, G+ периферию.

Для таких клеток с двойной оппонентностью бывает достаточно указать знак ответа (+ либо -) для одного из двух входов центре, чтобы был понятен характер ответа на противоположный засвет как в центре, так и на периферии. Однако для сетчатки приматов характерно, что центр РР Р-клеток имеет вход лишь от одного спектрального типа колбочек. Итак, большинство этих нейронов цветооппонентны, и они распадаются на четыре подтипа, соответственно характеру ответа на включение света в центре РР: R+, R-, G+ либо G-.

У некоторых нейронов обнаруживается, что В-сигнал присоединяется к G-сигналу. Эти четыре цветовых подтипа одинаковы в сетчатке и в НКТ.

Наружное коленчатое тело представляет собой промежуточное звено между сетчаткой и корой головного мозга. У приматов это парная изогнуто-слоистая структура, где ганглиозные клетки образуют проекцию глаз с частичным перекрестом, так что НКТ каждой стороны получает входы от обеих сетчаток. Раздельные слои НКТ, которые принято нумеровать снизу/изнутри вверх/кнаружи с 1-го по 6-й, отличаются и клеточным составом, и тем, каким глазом они иннервируются. Два нижних слоя называют магноцеллюлярными (крупноклеточными); первый слой иннервируется контралатеральным глазом, второй — ипсилатеральным. Верхние 4 слоя (с 3-го по 6-й) — парвоцеллюлярные, то есть мелкоклеточные, иннервируются так: 3-й и 5-й — ипсилатеральным, а 6-й и 4-й — контралатеральным глазом. (В НКТ кошки различают лишь два слоя: А — с контра-, и А1 — с ипсилатеральными входами, оба — с нейронами, соответствующими сетчаточными X и Y ганглиозным клеткам).

Два типа нейронов НКТ (Р и М) функционально различаются опять-таки по пяти пунктам: (1) рецептивные поля у Р-клеток меньше, чем у М-клеток; (2) М-аксоны проводят импульсы быстрее; (3) Р-нейроны дают тонические ответы, особенно на многие цветные стимулы, а М-нейроны — фазические; (4) большинство Р-нейронов чувствительно к цвету; (5) М-нейроны более чувствительны к малоконтрастным градациям серого. Таким образом, нейроны НКТ макаки и свойства их рецептивных полей близки к свойствам их сетчаточных входных

нейронов — ганглиозных клеток. Как отмечено выше, нейроны НКТ подразделяются на те же четыре подкласса по своим цветовым свойствам, что и ганглиозные клетки, соответственно характеру ответа на включение света в центре ПП: R+, R-, G+ и G-.

Отсюда путь лежит в кору головного мозга, где с каждой стороны представлены обе сетчатки, однако лишь своими половинами, так что с каждой стороны представлена только противоположная сторона поля зрения (но притом сетчаткой двух глаз).

Раздельные блоки наблюдаются, как и в НКТ, в первичной коре. Первичная зрительная кора макаки (V1, striate cortex) тоже обнаруживает наличие параллельных модулей. Различимые в НКТ типы нейронов (P, M и K) проецируются раздельно в свои подразделения первичной зрительной коры. Таким образом, известную степень структурной раздельности проективных путей можно наблюдать вплоть до корковых нейронов, получающих таламические входы. Таких структурно самостоятельных (т.е. различимых по citoархитектонике, физиологии, гистохимии и связям с другими зонами коры) локусов, прямо или косвенно причастных к зрению, находят около 30.

Установление факта параллельной обработки зрительной информации в раздельных структурах ЦНС принадлежит к числу важнейших открытий в сенсорной нейробиологии XX века.

Оппонентные процессы в физиологии цвета

Концепция Геринга в существенной степени опиралась на психофизиологические наблюдения известной противоположности (оппонентности) цветов, которые представляются взаимоисключаемыми, как желтый и синий, либо зеленый и пурпурный. В отличие от пары зеленый+красный, которые в смеси дают оранжевый или желтый, то есть новый, но все же *цвет*, пары синий+желтый или зеленый+пурпурный дают белый, то есть устраняют хроматичность света. Так или иначе, подобные факты дают основания для изучения взаимно противоположных, противодействующих друг другу процессов. Ни для нейрофизиологии в целом, ни для нейрофизиологии зрения в этом нет ничего экзотического. Взаимные тормозные влияния вообще, и антагонизм между центром и периферией рецептивного поля нейронов сетчатки в частности, достаточно обычны. Поэтому сведения о подобном характере отношений между сигналами от рецепторов разных спектральных классов, постепенно накапливаемые нейрофизиологией, шаг за шагом проясняют причины того, что было давно известно из психофизики, и дают этому конкретное объяснение. Параллели между оппонентными взаимодействиями сигналов от колбочек разных цветовых классов на

уровне ганглиозных клеток вполне очевидны. Нейроны наружного колленчатого тела повторяют свойства своих входных ганглиозных клеток сетчатки и неизбежно предопределяют свойства того материала, который получает кора.

Относительно смысла цветовой оппонентности есть мнение, что главное значение имеет подчеркивание цветового контраста. Но не исключено, что дело не столько в цветокодировании, сколько в том, чтобы сузить полосу спектра, к которому фактически остается чувствительным цветооппонентный нейрон: например, «R+» клетка делается еще более избирательно чувствительной именно к красному (но не к желтому, который также входит в область спектральной чувствительности красных колбочек). Другими словами, за счет антагонизма сигнала от G-колбочек сокращается область спектральной «активности» этих клеток. Аналогично, «G+» ганглиозные клетки оказываются избирательно более чувствительными именно к зеленому. Повышением цветовой селективности достигается лучшее различение тех окрасок, отражение которых различается преимущественно в этих узких участках спектра.

Сложность соотношений между нейрофизиологией и психофизикой видна в своеобразии характера оппонентности в тех редких клетках, которые получают вход от синечувствительных (коротковолновых) колбочек. В них поначалу видели прямую аналогию оппонентного желто-голубого канала в понимании Геринга. Однако эти нейроны в равной мере отвечают на голубой и на белый свет, чего не должно быть по Герингу. Да и оппонентность сигналов от пары «R+G» колбочек проявляется больше в явлениях последовательного цветового контраста, чем в антагонистическом подавлении входа от «синих» колбочек суммарным сигналом (на желтый свет) от R и G колбочек, — в противоположность «прямой» оппонентности, которая наблюдается между R и G сигналами в обычных P-клетках. Все это мало похоже на симметричный оппонентный сине-желтый канал «по Герингу», ибо наблюдается явная асимметрия между «синим» и «желтым» входами. В этой связи нельзя не вспомнить нарушения желто-синего различения, как характерного симптома при глаукоме. Предположение о связи этого симптома со спецификой особого типа нейронов получает в сказанном свое дополнительное подтверждение.

Это различие дает также повод вернуться к рецепторному уровню. Можно заметить, что синечувствительные В-колбочки сильно отличаются от двух других спектральных типов. Они по многим показателям повторяют большую дистанцию от тех обоих (которая больше дистанция между ними самими), что иллюстрирует положение их максимумов спектральной чувствительности. Судя по всему, R и G пигменты по времени возникновения тоже ближе друг другу, нежели В-

пигмент. В-колбочки и морфологически, и по характеру распределения по сетчатке тоже заметно отличаются от R и G колбочек. В-колбочки имеют более длинный внутренний сегмент, который дальше простирается в субретинальное пространство (по направлению к пигментному эпителию), чем длинноволновая пара. Диаметр внутреннего сегмента мало меняется с положением на сетчатке, так что в центральной области они выделяются своей толщиной на фоне тех двух, а на периферии (где R и G делаются толще) наоборот, выглядят тоньше. Их синаптические ножки меньше и выглядят иначе, чем у колбочек двух других типов. Они иначе распределены по сетчатке — их совсем мало (3–5%) в центре фовсы, их доля максимальна на склоне фовсы, на удалении около 1 градуса от центра (до 15%), и в остальной сетчатке их повсюду около 8% от общего числа фоторецепторов. Несмотря на свою малую долю, синие колбочки весьма значимы в определении цветового тона.

Математическое моделирование в цветовом зрении

Говоря о моделировании, следует подразумевать не компьютерную имитацию известных из физиологии феноменов, а построение таких процедур и алгоритмов, которые способны на основании реализованных в них принципов (заложенных автором программы) достигать нужного результата — той или иной известной способности нашего зрения. Главная польза такого подхода не столько в том, чтобы построить систему технического зрения для роботов грядущих поколений, а в том, что по ходу этой работы неизбежно «тайное становится явным»: догадки и предположения о том, на чем основано реальное зрение, трансформируются в понимание того, без чего зрительная система не может работать. Подобный подход показывает свою плодотворность в частности в области компьютерного моделирования константности узнавания цвета. Эта тема привлекает ряд исследовательских коллективов, в том числе отечественных (П.П.Николаев, Д.П.Николаев).

<http://www.ddt.lanck.net/chaddt/Lace/pub.html>

<http://www.cs.sfu.ca/%7Ecolour/>

Большой интерес представляет совершенно самостоятельный феномен, называемый Мак-Каллок-эффектом — длительное последствие от цветной решетки, в чем-то похожее на последовательный цветовой контраст (В.В.Максимов, П.В.Максимов). Не исключено, что нейрологическая база этого явления выходит далеко за рамки чисто зрительной нейрофизиологии, и имеет много более общий концептуальный интерес для понимания природы механизмов, опосредующих длительное последствие: www.iitp.ru/projects.

пигмент. В-колбочки и морфологически, и по характеру распределения по сетчатке тоже заметно отличаются от R и G колбочек. В-колбочки имеют более длинный внутренний сегмент, который дальше простирается в субретинальное пространство (по направлению к пигментному эпителию), чем длинноволновая пара. Диаметр внутреннего сегмента мало меняется с положением на сетчатке, так что в центральной области они выделяются своей толщиной на фоне тех двух, а на периферии (где R и G делаются толще) наоборот, выглядят тоньше. Их синаптические ножки меньше и выглядят иначе, чем у колбочек двух других типов. Они иначе распределены по сетчатке — их совсем мало (3-5%) в центре фовеа, их доля максимальна на склоне фовеа, на удалении около 1 градуса от центра (до 15%), и в остальной сетчатке их повсюду около 8% от общего числа фоторецепторов. Несмотря на свою малую долю, синие колбочки весьма значимы в определении цветового тона.

Математическое моделирование в цветовом зрении

Говоря о моделировании, следует подразумевать не компьютерную имитацию известных из физиологии феноменов, а построение таких процедур и алгоритмов, которые способны на основании реализованных в них принципов (заложенных автором программы) достигать нужного результата — той или иной известной способности нашего зрения. Главная польза такого подхода не столько в том, чтобы построить систему технического зрения для роботов грядущих поколений, а в том, что по ходу этой работы неизбежно «тайное становится явным»: догадки и предположения о том, на чем основано реальное зрение, трансформируются в понимание того, без чего зрительная система не может работать. Подобный подход показывает свою плодотворность в частности в области компьютерного моделирования константности узнавания цвета. Эта тема привлекает ряд исследовательских коллективов, в том числе отечественных (П.П.Николаев, Д.П.Николаев).

<http://www.ddt.lanck.net/chaddt/Lace/pub.html>

<http://www.cs.sfu.ca/%7Ecolour/>

Большой интерес представляет совершенно самостоятельный феномен, называемый Мак-Каллок-эффектом — длительное последствие от цветной решетки, в чем-то похожее на последовательный цветовой контраст (В.В.Максимов, П.В.Максимов). Не исключено, что нейрологическая база этого явления выходит далеко за рамки чисто зрительной нейрофизиологии, и имеет много более общий концептуальный интерес для понимания природы механизмов, опосредующих длительное последствие: www.iitp.ru/projects.

Литература

- Грегори Р. Разумный глаз.— М.: Мир, 1972.
- Джадд Д., Вышецки Г. Цвет в науке и технике.— М.: Мир, 1978.
- Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения.— М.: Изд-во МГУ, 1989.— 195 с.
- Каламбаров Г.Р., Островский М.А. Молекулярные механизмы зрительной рецепции.— М.: Наука, 2002.— 280 с.
- Канаев И.И. Очерки из истории проблемы физиологии цветового зрения от античности до XX века.— Л.: Наука, 1971.— 160 с.
- Кравков С.В. Глаз и его работа.— М.: Изд-во АН СССР, 1950.
- Кравков С.В. Цветовое зрение.— М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Кривошеев М.И., Кустарев А.К. Цветовые измерения.— М.: Энергоатомиздат, 1990.— 240 с.
- Максимов В.В. Трансформация цвета при изменении освещения.— М.: Наука, 1984.
- Орлов О.Ю. Цветовое зрение // Физиология сенсорных систем. Физиология зрения.— Л.: Наука, 1971.— С.246-270.
- Пигарев И.Н. Экстрастриарные зрительные зоны коры мозга // Физиология зрения.— М.: Наука, 1992.— С.345-400.
- Рабкин Е.Б. Полихроматические таблицы для исследования цветоощущения.— М.: Медицина, 1965.— 68 с.
- Соколов Е.Н., Измайлов Ч.А. Цветовое зрение.— М.: Изд-во МГУ, 1984.— 175 с.
- Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение.— М.: Мир, 1990.
- Юстова Е.Н. Цветовые измерения (колориметрия).— СПб: Изд. СПб Ун-та, 2000.— 398 с.
- Robertson A. Color perception // Physics Today.— 1992.— P.24-29.
- Zeki S.M. The representation of colours in the cerebral cortex // Nature.— 1980.— Vol.284, N5755.— P.412-418.
- Yokoyama S. Molecular evolution of vertebrate visual pigments // Prog. in retinal and eye res.— 2000.— Vol.19, N4.— P.385-419.
- <http://webvision.med.utah.edu>