АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

# МЕХАНИЗМЫ ЗРЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1978

# ПРОБЛЕМА КОНСТАНТНОСТИ ВОСПРИЯТИЯ ОКРАСКИ ПРЕДМЕТОВ В МУТНОЙ СРЕДЕ

В. В. Максимов

При исследовании зрения животных экспериментатор может воспользоваться зрительной системой человека в качестве приближенной модели зрительной системы животных. Это позволяет использовать результаты самонаблюдения и психологические эксперименты на людях для того, чтобы предсказывать свойства зрения животных. Однако такой подход не всегда возможен и даже может привести к ошибкам. Хорошей иллюстрацией этого являются исследования по цветному зрению животных, которые проводились (до того как стали известны кривые спектральной чувствительности светочувствительных приемников сетчаток животных) в молчаливом предположении о том, что эти кривые совпадают с таковыми для человека. При этом используются цветовые координаты зрительной системы человека для описания цветовых стимулов, предъявляемых животным. В частности, такие работы проводились и в опытах по константности цветовосприятия у рыб (Burcamp, 1923).

Аппарат цветного зрения (у животных, обладающих высокоразвитым зрением) служит не для различения излучений, как таковых, а для узнавания окраски предметов внешнего мира. Способность зрительной системы узнавать окраску предметов независимо от условий освещения называется *константностью цветовосприятия* (Katz, 1930). Известно, что многие животные, в том числе и рыбы (Дименtман и др., 1972; Максимова и др., 1973; 1975), способны к константному восприятию окраски.

В условиях водной среды быстро и эффективно работающие механизмы константности цветовосприятия

особенно важны, так как здесь условия освещения меняются очень сильно (Lythgoe, 1975). Под водой интенсивность и спектральный состав освещения с глубиной существенно изменяются, так, например, уже в идеально чистой воде количество красных лучей в освещении падает вдвое при погружении всего на 2 м. С другой стороны, в отличие от практически прозрачного воздуха, поглощающая и рассеивающая водная среда ставит перед зрительной системой животного дополнительные трудности в узнавании окраски предметов внешнего мира. Действительно, в воздухе излучение, отраженное от некоторой окрашенной поверхности, зависит только от отражательной способности этой поверхности (ее окраски) от опектрального состава освещения. Поэтому для узнавания окраски этой поверхности зрительной системе достаточно выяснить характер освещения и «ввести на него соответствующую поправку». В водной среде к этим двум условиям прибавляется также поглощение среды на всем пути светового луча от источника к объекту и от объекта к сетчатке (которое приводит к ослаблению приходящего излучения с ростом расстояния до объекта) и рассеяние света источника, приводящее к возрастающему с удалением от объекта «разбеливанию» его изображения на сетчатке. Тем не менее водные животные (и в первую очередь рыбы) способны даже в таких сложных для зрительной системы условиях обитания узнавать окраску окружающих предметов.

По-видимому, здесь зрительная система человека не может служить удовлетворительной моделью для изучения зрительной системы рыб, постоянно обитающих в мутной среде. Человек редко сталкивается с необходимостью узнавания окраски в такой среде. Влияние атмосферной дымки сказывается только на очень больших расстояниях. Легко убедиться, что на тех расстояниях, где действительно сказывается воздушная дымка, человек не способен правильно узнавать окраску — вдали все выглядит искаженным по цвету — голубоватым и слабо насыщенным. Таким образом, для того, чтобы предсказать особенности поведения зрительной системы рыб, нам нужны теоретические модели, которые в данных условиях обитания обладали бы константным восприятием окраски.

Иными словами, нам нужно придумать такие преобразования входного сетчаточного изображения, которые для каждой точки в поле зрения давали бы окраску предмета, видимого в этой точке. Если это удастся сделать, то такая теоретическая система послужит моделью зрительной системы рыб и подскажет, какие свойства зрения рыб можно обнаружить в поведенческих или электрофизиологических экспериментах.

Построение таких моделей разбивается на два этапа. Сначала при постановке задачи были - формализованы свойства мутной среды. Была построена теория распространения света в такой среде и выведены формулы, описывающие, как зависит излучение, попадающее на сетчатку, от всех параметров внешней ситуации. Однако на этом этапе мы стремились к максимальному упрощению задачи (оставаясь по возможности в пределах реальных условий обитания рыб), поэтому наша теория оказалась применимой не для произвольной мутной среды и даже не для любой природной воды. В связи с этим настоящая работа не дает окончательного теоретического решения проблемы константности цветовосприятия в мутной среде, а только намечает пути перехода от абсолютно прозрачной среды к действительно мутной и перечисляет трудности, которые при этом возникают. Затем для сформулированных условий, исходя из вычисленных выражений для излучений, попадающих на сетчатку, были получены формулы (алгоритмы), позволяющие по входному сетчаточному изображению с большей или меньшей точностью рассчитать окраски предметов в поле зрения.

## ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

**Среда.** Будем считать, что рыба и окружающие ее предметы находятся в однородной поглощающей и рассеивающей среде.

Рассеяние среды характеризуется *объемной функцией рассеяния* $\sigma(\theta)$, показывающей, какая доля энергии светового луча рассеивается элементарным объемом среды в ту или иную сторону (рис. 1).

В природе разные водные среды обладают разным рассеянием. При этом характер рассеяния не зависит от длины волны излучения (Duntley, 1963). Рассеяние све-

та вперед (по направлению падающего светового луча и в близких к нему направлениях) намного превышает рассеяние в обратных направлениях.

В дальнейшем нас будет интересовать в основном вид функции рассеяния в обратном направлении при $\theta \leq 90°$. Это рассеяние удобно будет характеризовать отношением яркости элементарного объема водной среды, рассматриваемого в некотором направлении, к яркости совершенно матовой белой поверхности при том же освещении (и при тех же условиях наблюдения).

Доля света, которая не прошла напрямик через элементарный объем воды, а рассеялась в разных направлениях, называется *показателем рассеяния s*, который равен интегралу от функции $\sigma(\theta)$ по всем возможным направлениям в пространстве.

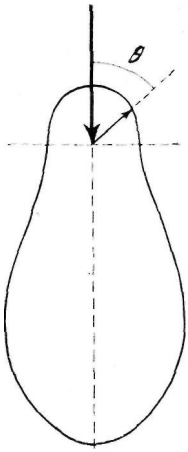


**Рис.** 1. Рассеяние света элементарным объемом мутной среды

Кроме рассеяния вода обычно обладает также довольно значительным поглощением света, которое характеризуется разным для разных типов воды *показателем поглощения* $a(\lambda)$. В отличие от рассеяния поглощение сильно зависит от длины волны света ($\lambda$). Так, чистая океанская вода обладает значительным поглощением в красной области спектра по сравнению с сине-зеленой областью. В прибрежных водах добавляется также существенное ослабление синего конца спектра (Duntley, 1963).

Суммарное ослабление излучения в воде определяется *показателем ослабления* водной среды, равным сумме показателей поглощения и рассеяния: $b = a + s$.

**Освещение.** Все пространство освещено идущим вертикально сверху светом, спектральный состав которого на глубине рыбы задается функцией $S(\lambda)$. Будем отсчитывать глубину предметов ($y$) от того уровня, на котором находится рыба. Поскольку с глубиной происходит прогрессивное ослабление света, спектральный состав

освещения на глубине $y$ будет определяться формулой $S(\lambda)\cdot e^{-by}$.

В действительности освещенность в толще воды создается не только прямыми лучами солнечного света, но также и рассеянным светом. В результате вертикальное ослабление освещения с глубиной происходит с показателем, несколько меньшим по величине, чем $b$ (см., например, Соколов, Ажажа, 1962). Учет рассеянного

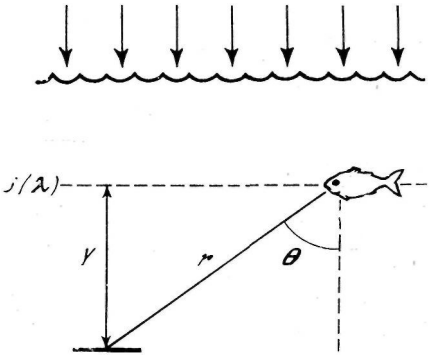


Рис. 2. К постановке задачи
Объяснение в тексте

света (не в слишком мутных средах) усложняет все формулы, но не вносит ничего принципиально нового в задачу узнавания окраски. Поэтому для простоты мы будем считать, что везде доля рассеянного света в общем освещении пренебрежимо мала по сравнению с прямым солнечным светом.

**Объекты в поле зрения.** Внешние предметы имеют совершенно матовые, отражающие свет во все стороны одинаково окрашенные поверхности, ориентированные горизонтально, так, что свет на них падает нормально. Иными словами, здесь мы отвлекаемся от сложных вопросов ориентации поверхностей в каждой точке по отношению к источнику освещения, возникающих в случае объемных объектов, и ставим для случая мутной среды аналог простейшей задачи константности — задачу узнавания окрасок на плоской цветной аппликации (Нюберг и др., 1971а, б; Максимова и др., 1975).

Пусть $\Phi(\lambda)$ — спектральный коэффициент отражения (окраска) отдельных участков такой поверхности, где $0 \le \Phi(\lambda) \le 1$. Так, черные предметы поглощают весь падающий на них свет и для них $\Phi(\lambda)=0$, для белой по-

верхности, отражающей весь падающий на нее свет, $\Phi(\lambda) = 1$.

**Формирование сетчаточного изображения.** Спектральный состав излучения, отраженного от предмета, находящегося на глубине $y$ (и поэтому освещенного светом $S(\lambda)\cdot e^{-by}$), будет иметь вид $S(\lambda)\cdot e^{-by}\cdot\Phi(\lambda)$.

Часть этого света на его пути от предмета до глаза рыбы поглотится в среде. Если расстояние между рыбой и предметом равно $r$ (рис. 2), то до сетчатки от него дойдет излучение

$$S(\lambda)\,e^{-by}\Phi(\lambda)\,e^{-br} = S(\lambda)\cdot\Phi(\lambda)\,e^{-br(1+\cos\vartheta)}.$$

Но это выражение еще не описывает весь свет, попадающий на сетчатку. Дело в том, что в это же место сетчатки проектируется не только изображение предмета, но на него накладывается также изображение всех рассеивающих частиц мутной среды, расположенных между предметом и глазом. Спектральный состав «разбеливающего» света, рассеянного на этих частицах, имеет следующий вид:

$$S(\lambda)\frac{\sigma(\vartheta)}{b(\lambda)(1+\cos\vartheta)}\left(1-e^{-br(1+\cos\vartheta)}\right).$$

Таким образом, полное излучение, попадающее на сетчатку (в то место, куда на нее проектируется изображение данного предмета), представляет собой сумму двух членов: 1) солнечного света, отраженного от предмета и претерпевшего ослабление на пути от поверхности воды до предмета и от предмета до глаза; 2) излучения, рассеянного на частицах среды, расположенных между предметом и глазом:

$$F = S(\lambda)\,\Phi(\lambda)\,e^{-br(1+\cos\vartheta)} + S(\lambda)\frac{\sigma(\vartheta)}{b(\lambda)(1+\cos\vartheta)}\left(1-e^{-br(1+\cos\vartheta)}\right). \quad (1)$$

Итак, сетчаточное изображение предметов, расположенных в разных местах и на разных расстояниях во внешнем мире, создается приходящими от них излучениями, которые описываются формулой (1). Эта формула описывает формирование сетчаточного изображения только для нижней полусферы поля зрения, так как предметы в верхней части поля зрения, на которые рыба.

смотрит снизу, освещены не прямым солнечным светом, а в основном рассеянным светом, идущим снизу.

**Область применимости теории.** Опишем природную среду, для которой выведенные здесь формулы для излучения, попадающего на сетчатку, верны с достаточной точностью. Можно ожидать, что животные, обитающие в такой среде и приспособленные к соответствующим условиям, будут обладать адекватными механизмами константности цветовосприятия.

Основное ограничение рассмотренной здесь теории состоит в том, что она не учитывает вклада рассеянного света как в освещение самих объектов, так и в освещение взвешенных частиц, создающих мутную завесу. Поэтому она верна для сред со значительным поглощением, устраняющим существенную часть рассеянного света. Образно говоря, теория больше подходит для прозрачного раствора красителя, чем для молока. В природе таким условиям удовлетворяют прозрачные океанские и даже прибрежные воды в тихую погоду. Практическим показателем того, удовлетворяет ли некоторая природная вода этим условиям, может служить яркость водного фона — света, приходящего от бесконечной толщи воды. Чем более темный цвет имеет водный фон (по сравнению, например, с яркостью близкой белой матовой поверхности, освещенной прямым солнечным светом), тем с большей точностью распространение света в такой воде будет описываться нашими уравнениями.

С увеличением глубины растет доля рассеянного света в освещении. По этой причине на больших глубинах, где рассеянного света становится много, эта теория неприменима. Для вод естественных водоемов пределы применимости теории фактически ограничиваются поверхностным слоем воды толщиной в несколько метров.

С другой стороны, вблизи дна в создание мутной завесы существенный вклад вносит не только прямое рассеяние света, идущего сверху, но также и рассеянного света, отраженного от дна. Роль этого света в создании мутной завесы особенно существенна. Действительно, рассеяние вперед (под малыми углами к падающему лучу) обычно значительно превышает рассеяние назад (см. рис. 1). Поэтому для нижней части поля зрения сильное рассеяние даже слабого света, идущего от дна, может превысить рассеяние прямых солнечных лучей.

В связи с этим приведенные здесь расчеты вблизи дна неверны. Можно оценить минимально допустимое расстояние до дна, на котором отраженный от него свет еще не сказывается. Оно зависит от рассеивающих и поглощающих свойств среды, а также от цвета дна. Практически наши формулы применимы для таких расстояний до дна, когда его не видно, точнее, когда оказываются неразличимыми для наблюдателя большие черные объекты, помещенные на дно.

Итак, описанная здесь теория распространения света в мутной среде применима только для довольно узкой приповерхностной (и удаленной от дна) зоны в относительно прозрачной воде.

**Задачи теории константности цветовосприятия.** Цель настоящей работы состояла в том, чтобы, имея на входе только излучения, описываемые формулой (1), построить такое их преобразование (выписать соответствующие формулы или алгоритмы), которое давало бы на выходе гипотезы об окрасках каждого из предметов в поле зрения. Для сравнения напомним, что для прозрачной среды аналогичная формула имеет вид

$$F=S(\lambda)\Phi(\lambda), \qquad (2)$$

и проблема узнавания окраски сводится к выяснению характера освещения $S(\lambda)$ и «введению на него поправки». В прозрачной среде эту задачу решает алгоритм аппликации (Нюберг и др., 1971), который является аналогом спектрофотометра, сравнивающего излучения, приходящие от предмета и от белого эталона (см. Введение к статье Максимовой и др. в наст. сб.). Прежде чем строить подобные модели, решающие проблему узнавания окраски в мутной среде, имеет смысл для этого случая также разработать устройство, аналогичное спектрофотометру. Рассмотрим несколько способов более или менее точного спектрофотометрирования поверхностей, наблюдаемых в мутной среде.

## СВОЙСТВА СЕТЧАТОЧНОГО ИЗОБРАЖЕНИЯ

**Определение окраски поверхностей по их сетчаточному изображению.** Определить окраску поверхности $\Phi(\lambda)$ по приходящему от нее излучению $F(\lambda)$, описываемому формулой (1), было бы довольно просто, если бы были

известны все параметры внешней пространственной ситуации, т. е. известны значения всех прочих функций, входящих в формулу (1). Однако не только окраска предмета, до и характер освещения и вся внешняя пространственная ситуация априори неизвестны. Поэтому прежде всего необходимо по сетчаточному изображению определить характер освещения и все необходимые параметры внешней пространственной ситуации, и только после этого ввести на них соответствующую поправку.

В случае прозрачной среды характер освещения можно определить по излучению, приходящему от белого (имеющего $\Phi$=1) предмета в поле зрения. Белые предметы, отражающие весь падающий на них свет, выглядят наиболее яркими и могут быть обнаружены по этому признаку. Аналогично в случае мутной среды следует ожидать, что сведения о характере освещения и о параметрах внешней пространственной ситуации будут поставлять не все изображения в целом, а только некоторые его информативные участки.

Таким образом, можно выделить три последовательных этапа обработки сетчаточного изображения, приводящих к определению окраски видимых поверхностей: 1) детектирование особых, информативных, участков сетчаточного изображения; 2) вычисление на их основе параметров внешней пространственной ситуации; 3) введение соответствующей поправки в каждой точке сетчаточного изображения.

В дальнейшем мы разберем вначале, какие из параметров внешней пространственной ситуации в действительности следует восстанавливать. Затем — какие участки сетчаточного изображения могут быть информативными для этого. И наконец, приведем алгоритмы (или формулы), позволяющие по излучению, попадающему на сетчатку в этих информативных участках изображения, и по излучению, попадающему в данную точку, восстановить окраску видимого предмета, используя те или иные из информативных признаков.

**Существенные параметры внешней пространственной ситуации.** В прозрачной среде спектр излучения $F$, приходящего от какого-то предмета, определяется окраской его поверхности $\Phi$ и спектром освещения $S$. В случае мутной среды это излучение зависит от большего числа параметров. Как показывают формулы, параметры, из-

меняющиеся при изменении условий наблюдения (такие, как объемная функция рассеяния, показатель поглощения, расстояние до предмета и пр.), в формулу входят в связанном виде, так что в действительности излучение, приходящее от предмета, зависит только от четырех параметров: окраски этого предмета *Ф*, спектра освещения на уровне рыбы *S*, коэффициента ослабления световых лучей на всем пути от поверхности до предмета и от предмета до глаза $K=e^{-br(1+\cos\theta)}$ и коэффициента $A=\sigma(\theta)/b(\lambda)\cdot(1+\cos\theta)$, который можно назвать относительной яркостью водного фона, поскольку он равен отношению яркости водного фона к яркости освещения — яркости близкой совершенно матовой белой поверхности, освещенной солнцем (см. ниже): $A = F_Ф/F_C$.

В этом случае, поскольку излучение, приходящее от предмета, зависит от четырех, меняющихся от случая к случаю параметров, следует ожидать, что алгоритмы вычисления окраски по сетчаточному изображению должны уже определяться взаимодействием не двух, как в предыдущем случае, а четырех точек сетчаточного изображения: точки, в которую проектируется данный предмет, и каких-то других точек, поставляющих информативные признаки внешней зрительной ситуации.

**Информативные участки сетчаточного изображения.** Как уже говорилось, узнавание окраски предметов, проектирующихся в разные места сетчатки, должно производиться с учетом излучений, попадающих не только в это место сетчатки, но и в некоторые другие места сетчатки. Эти места сетчатки будем называть информативными участками сетчаточного изображения. При этом следует особо отметить, что для разных видимых предметов информативными участками могут служить, вообще говоря, разные точки изображения. Так, например, для определения окраски некоторого участка поверхности, может быть, полезно иметь информацию об излучении, приходящем от белой поверхности

$$F_Б = S(\lambda)\, e^{-br(1+\cos\vartheta)} + S(\lambda)\,\frac{\sigma(\vartheta)}{b(\lambda)(1+\cos\vartheta)}\left(1 - e^{-br(1+\cos\vartheta)}\right),$$

наблюдаемой на том же расстоянии ($r$) и примерно в том же направлении ($\theta$), что и данная поверхность. Естественно, что для определения цвета поверхности другого предмета аналогичная информация может быть

получена совсем в другом месте сетчаточнюго изображения.

Другим типом информативных участков изображения могут служить изображения черных предметов ($\Phi = 0$). Излучение, приходящее от них, описывается формулой

$$F_{ч} = S(\lambda)\frac{\sigma(\vartheta)}{b(\lambda)(1+\cos\vartheta)}(1-e^{-br(1+\cos\vartheta)}).$$

Интенсивность водного фона

$$F_{\Phi} = S(\lambda)\frac{\sigma(\vartheta)}{b(\lambda)(1+\cos\vartheta)},$$

т. е. излучение, приходящее от бесконечной толщи воды в данном (направлении θ, также является существенным признаком среды. И, наконец, информацию об условиях освещения на уровне рыбы $F_C=S(\lambda)$ могут давать близкие белые поверхности ($r \to 0$).

**Зависимость изображения от условий наблюдения.** В обычных условиях (в прозрачной среде) излучение, приходящее от предмета, не зависит ни от расстояния до него, ни от его положения в поле зрения, а определяется только его окраской и характером освещения. Здесь же, как показывают формулы, оно зависит не только от освещения, характеристик прозрачности среды и расстояния до предмета, но даже от того, в каком направлении виден этот предмет. Если он находится на одной глубине с рыбой, то приходящий от него свет будет ярче. Если же предмет находится на том же расстоянии в глубине и рыба на него смотрит сверху, то от него будет приходить более слабый свет. При этом меняется как его интенсивность, так и относительный спектральный состав.

Последнее обстоятельство особенно неприятно. Действительно, в случае мутной среды естественно было ожидать, что механизмы константности, помимо введения поправки на освещение, дополнительно потребуют узнавания других меняющихся от случая к случаю параметров внешней ситуации (таких, как показатели поглощения и рассеяния и пр.) и последующего введения на них поправки. Однако из-за того, что изображение предмета зависит от его положения в поле зрения, может оказаться, что для узнавания окраски предметов потребуется проводить разные преобразования зрительных сигналов в

разных областях поля зрения, т. е. для предметов, которые находятся на том же уровне, что и рыба (их изображения проецируются на горизонтальный экватор сетчатки), нужны одни преобразования, для предметов в глубине — нужны другие.

Следствием этого может быть функциональная неоднородность сетчатки (и высших отделов зрительной системы) — в разных областях сетчатки должны проводиться преобразования входных сигналов по разным законам. Если бы при этом глаза рыбы (вообще говоря, подвижные) были стабилизированы в вертикальном направлении, то можно было бы надеяться, что при такой пространственной неоднородности в одном и том же месте сетчатки производились бы всегда одни и те же (фиксированные) преобразования. К сожалению, рыба может менять положение тела и двигать глазами так, что в результате на одно и то же место сетчатки могут проецироваться изображения предметов из разных мест поля зрения. Это может потребовать разного характера обработки попадающего в одно и то же место сетчатки изображения в зависимости от направления взгляда.

## АЛГОРИТМЫ ВЫЧИСЛЕНИЯ ОКРАСКИ

В этом разделе мы разберем несколько алгоритмов введения поправок на параметры внешней ситуации, обеспечивающих более или менее правильное определение окрасок предметов в мутной среде. Алгоритмы отличаются друг от друга набором используемых информативных признаков и вследствие этого имеют разные области применимости. Для того чтобы можно было сравнивать качество работы алгоритмов, для каждого из них описывается класс зрительных ситуаций, в которых он дает (правильное узнавание окраски. При этом мы полагаем, что узнавание происходит с достаточной точностью, если вычисленная отражательная способность $\Phi$ поверхности отличается от реальной его окраски на величину, меньшую, чем 0,2. Иными словами, допускается, чтобы алгоритм мог различать (в каждой области спектра) всего пять градаций отражательной способности. Это требование явно заниженное — ниже той точности, на которую способен человек. Еще более грубая

работа алгоритмов вычисления окраски, по-видимому, сделает цветное зрение бесполезным.

**Алгоритм I.** Прежде чем рассматривать алгоритмы, специально предназначенные для узнавания окраски в мутной среде, рассмотрим, что в этом случае дает обычный способ вычисления окраски предмета по приходящему от него излучению $F$ и информации об освещении на уровне рыбы $F_C$, которое определяется по спектру, отраженному от близкого белого (самого яркого в поле зрения) объекта:

$$\tilde{\Phi}_{\mathrm{I}} = \frac{F}{F_C}. \qquad (3)$$

Естественно ожидать, что для предметов, находящихся на малых расстояниях, когда еще не сказываются свойства среды, этот алгоритм будет давать правильное уравнение окраски.

Подставляя в формулу (3) выражения для $F$ и $F_C$, можно узнать, как гипотеза об окраске $\tilde{\Phi}_{\mathrm{I}}$ зависит от истинной окраски предмета $\Phi$ и условий наблюдения. Отсюда можно оценить ошибки в узнавании окраски — расхождения между гипотезой об окраске и истинной окраской предмета. Вычисленная по этой формуле окраска зависит от расстояния до предмета и от его положения в поле зрения. Основная причина ошибок — ослабление света в среде; вклад рассеяния в ошибки слишком мал. Ошибки будут наибольшими для светлых предметов, находящихся в глубине, — предметы будут казаться темнее, чем на самом деле.

Предельные расстояния, на которых окраски будут узнаваться с допустимой точностью, зависят от прозрачности среды. Но даже в дистиллированной воде в наиболее прозрачной, голубой области спектра допустимая точность узнавания окраски будет обеспечиваться только в пределах расстояний до трех метров. В желтой области спектра такая точность обеспечивается на расстоянии всего в десятки сантиметров. В естественных прозрачных водах это расстояние снижается в несколько раз.

**Алгоритм II.** Информация об освещении на объекте (использование излучения, приходящего от белого участка поверхности, находящейся рядом с предметом, окрас-

ку которого мы хотим определить) позволяет учесть поглощающие свойства среды, поскольку свет, идущий от белого предмета, претерпевает такое же ослабление, как и свет, идущий от данного предмета.

Полагаем, что для каждого предмета в поле зрения, от которого приходит излучение $F$, рядом с ним в пространстве имеется участок белой поверхности, от которой приходит свет $F_Б$. Гипотеза об окраске предмета вычисляется по формуле:

$$\tilde{\Phi}_{\text{II}} = \frac{F}{F_Б}. \qquad (4)$$

Вычисленная окраска предмета $\Phi_{\text{II}}$ здесь также зависит от его положения в пространстве. В этом случае ошибки в узнавании окраски определяются в основном рассеянием среды. Наибольшими ошибки будут для темных предметов, изображения которых разбелены мутной завесой — они будут казаться светлее. Абсолютная величина ошибок — значительно меньше, чем в предыдущем случае. Во всех типах не слишком мутных вод, для которых применима эта теория, расстояния, вплоть до которых возможно удовлетворительное узнавание окраски, возрастают более чем в 10 раз по сравнению с таковыми для предыдущего алгоритма. Иными словами, «радиус действия» такого алгоритма узнавания окраски может составлять несколько метров.

**Алгоритм III.** В зависимости от положения предмета в пространстве к излучению, приходящему от него, добавляется больше или меньше света, рассеянного в толще воды между предметом и глазом. Эта добавка и служит основным источником ошибок предыдущего алгоритма. Удовлетворительную коррекцию можно получить, если из излучений, приходящих на сетчатку, предварительно вычесть интенсивность водного фона $F_Ф$, видимого на том же уровне. После чего вычисляем гипотетическую окраску в соответствии с предыдущим алгоритмом:

$$\tilde{\Phi}_{\text{III}} = \frac{(F - F_Ф)}{(F_Б - F_Ф)}. \qquad (5)$$

В действительности добавка рассеянного света от конечной толщи воды всегда меньше интенсивности

водного фона. Поэтому алгоритм слегка занижает отражательную способность $\Phi$. Узнавание окраски предметов, находящихся на любом расстоянии от глаза, происходит с одной и той же ошибкой, зависящей только от (Прозрачности среды и окраски предмета. Для всей области применимости теории эта ошибка достаточно мала.

**Алгоритм IV.** Предыдущий алгоритм в любой точке сетчатки, используя информацию об освещении по излучению, приходящему от белой поверхности, находящейся рядом с предметом, и о спектральной интенсивности водного фона в том же месте сетчатки, позволяет с достаточной точностью вычислить окраску поверхности предмета. Здесь же мы покажем, что если дополнительно к этому использовать также информацию о спектре освещения на уровне рыбы $F_C$, то окраску предмета можно вычислить абсолютно точно по формуле:

$$\tilde{\Phi}_{\mathrm{IV}} = \frac{(F - F_\Phi)(F_C - F_\Phi) + F_\Phi (F_Б - F_\Phi)}{F_C (F_Б - F_\Phi)}. \qquad (6)$$

Эта формула вычисления окраски принимает более простой вид, если гипотезу об окраске $\tilde{\Phi}_{\mathrm{IV}}$ выразить через приближенную гипотезу об окраске $\tilde{\Phi}_{\mathrm{III}}$, получаемую на выходе предыдущего алгоритма: $\tilde{\Phi}_{\mathrm{IV}} = \tilde{\Phi}_{\mathrm{III}} + F_\Phi/F_C(1-\tilde{\Phi}_{\mathrm{III}})$.

Если вместо всех параметров в эти формулы подставить соответствующие выражения (см. Свойства сетчатого изображения), то можно увидеть, что гипотеза об окраске $\tilde{\Phi}_{\mathrm{IV}}$ совпадает с истинной отражательной способностью $\Phi$.

**Алгоритм V.** Предыдущие алгоритмы использовали излучение, приходящее от белых поверхностей в поле зрения, для вычисления окраски предметов. Исключительная роль белых предметов в узнавании окраски человеком известна давно (Katz, 1930). Примечательно, что в случае .мутной среды свет, приходящий от черных предметов в поле зрения, также несет существенную информацию. Действительно, на фоне черной поверхности в чистом виде виден весь тот подводный туман, от которого нам следует избавиться при вычислении окраски.

Пусть для каждого предмета в поле зрения (от которого приходит излучение $F$) имеется также близко от него в пространстве некоторый черный предмет, от ко-

торого приходит излучение $F_ч$. Кроме того, имеется информация о свете, приходящем от водного фона на том же уровне, что и предмет. Тогда можно пересчитать излучения по формуле:

$$f = F_Ф \frac{F - F_ч}{F_Ф - F_ч} . \qquad (7)$$

Если в эту формулу подставить соответствующие выражения для $F$, $F_Ф$ и $F_ч$, то можно увидеть, что $f = SФ$, т. е. такой пересчет сводит задачу к проблеме узнавания окраски в прозрачной среде — см. формулу (2). Таким образом, предварительный пересчет излучений на сетчатке по формуле (7) и последующее применение алгоритма аппликации (Нюберг и др., 1971) решает безошибочно задачу узнавания окраски в мутной среде.

**Алгоритм VI.** Если в пространстве рядом с данным предметом присутствуют одновременно как черный, так и белый участки поверхности, то, используя оба эти признака, имеется возможность вычислить окраску предметов без ошибок:

$$\tilde{Ф}_{VI} = \frac{F - F_ч}{F_Б - F_ч} . \qquad (8)$$

Следует отметить, что в этом случае область применимости алгоритма намного больше. Поскольку этот алгоритм использует непосредственную информацию об интенсивности мутной завесы между предметом и глазом, он способен работать даже в тех условиях, когда добавка от мутной завесы описывается законом, отличным от того, который рассматривался нами при постановке задачи. В частности, этот алгоритм будет хорошо работать даже в непосредственной близости от дна, где другие алгоритмы неприменимы: с одной стороны, вблизи дна существует слишком сильная дымчатая завеса, возникающая в результате рассеяния света, отраженного от дна; с другой — там отсутствует непосредственная информация об интенсивности водного фона, так как интересующая нас нижняя половина поля зрения целиком занята дном.

## ОБСУЖДЕНИЕ АЛГОРИТМОВ

Итак, нами рассмотрено шесть возможных алгоритмов вычисления окраски поверхности в мутной среде. Однако этим не исчерпываются все возможности узнавания окраски. Здесь мы хотели только показать, что, комбинируя разными способами разные информативные признаки изображения, можно получить разнообразные способы определения окраски.

Трудно сказать, какой из этих способов реально может быть использован в зрительной системе рыб. Ясно, что это не алгоритм I. Узкая область его применимости только показывает, что в случае мутной среды проблема узнавания окраски существенно отличается от случая прозрачной среды. Наиболее сложный алгоритм IV, по-видимому, только иллюстрирует принципиальную возможность абсолютно точного решения, но не используется в зрительной системе рыб, поскольку достаточно хорошее узнавание может быть обеспечено и другим, более простым способом — использованием меньшего числа информативных признаков и, следовательно, при меньшем числе ограничений на внешнюю ситуацию.

Тот факт, что в случае мутной среды приходится вводить поправку на большее число параметров внешней ситуации, заставляет использовать для этого, как правило, не один, а несколько информативных признаков. Поскольку не всегда зрительная ситуация удовлетворяет всем условиям, необходимым для правильного срабатывания какого-то одного алгоритма, скорее всего, зрительная система способна вычислять окраску разными способами, и какой из них на самом деле используется в каждой конкретной ситуации — зависит от того, какие информативные признаки этой ситуации присутствуют на сетчаточном изображении. Так, если отсутствует участок белой поверхности рядом с предметом, необходимый для того, чтобы вычислить окраску по алгоритму III, то зрительная система может узнавать окраску по алгоритму V, используя в качестве информативного признака излучения, приходящие от близкого черного предмета.

Мы оставляем в стороне ряд сложных вопросов, которые при этом также должна решать зрительная система рыб, такие как обнаружение необходимых информа-

тивных участков на изображении и выбор способа вычисления окраски, соответствующего имеющемуся в данном месте поле зрения набору информативных признаков. Разумеется, для решения этих вопросов зрительная система должна обладать соответствующими нервными структурами. Однако даже теоретическое решение этого вопроса (т. е. построение соответствующих моделей) представляется нам преждевременным. Поэтому мы пока рассмотрим, насколько естественны те зрительные ситуации, в которых задача вычисления окраски поверхностей в мутной среде допускает решение.

Излучение, приходящее на сетчатку от бесконечной толщи воды (фон моря), является одним из необходимых информативных признаков для вычисления окраски. Как уже говорилось при постановке задачи, рассмотренная теория (и, следовательно, предложенные алгоритмы) применима только тогда, когда ни дно и никакие другие протяженные предметы не попадают в поле зрения. Иными словами, фон моря не только всегда присутствует на изображении, но и занимает существенную его часть.

Алгоритм VI дает безошибочное узнавание окраски предметов даже в непосредственной близости от дна, скал и т. п. Алгоритм будет хорошо работать, если рядом с той поверхностью, окраску которой требуется определить, имеются также участки, окрашенные в белый и черный цвет. Такие условия действительно иногда выполняются, например, для пестро раскрашенных рифовых рыб. Для поверхности самих скал вместо участков черной окраски могут использоваться глубокие трещины в скалах, куда не проникает свет.

Следует заметить, что в наших алгоритмах цветовые каналы не взаимодействуют, т. е. для вычисления коэффициента отражения в одной области спектра используются излучения, приходящие на сетчатку только в этой области спектра. А это значит, что в разных областях спектра информативными признаками могут служить, вообще говоря, разные участки изображения. Поэтому употребляющиеся здесь для простоты названия окрасок «черная» и «белая» в действительности используются для обозначения таких окрасок поверхности, которые соответственно практически не отражают падающий на нее свет или, напротив, отражают его целиком, без поглощения в данной области спектра. При этом в другой об-

ласти спектра коэффициент отражения этой поверхности может оказаться иным — там алгоритм в качестве «черных» и «белых» информативных признаков вынужден использовать другие участки изображения.

Так, например, ярко-красный участок поверхности, с одной стороны, отражает весь падающий свет в красной области спектра и тем самым заменяет белую поверхность; с другой — он обладает сильным поглощением в сине-зеленой области спектра и там может заменять черный участок поверхности. Поэтому изображение пестро раскрашенной рифовой рыбы может содержать полный набор информативных признаков для работы алгоритма VI в любой области спектра даже в том случае, если ее раскраска и не содержит истинно белых и черных участков.

В прозрачной среде для введения поправки на освещение производится сопоставление сигналов от двух точек изображения: точки, для которой вычисляется окраска, и единой для всего изображения точки, дающей информацию о характере освещения. В мутной среде, как уже отмечалось, для точного вычисления окраски приходится сопоставлять излучения, попадающие в три или даже в четыре разные точки сетчатки. Этот факт, а также вероятность того, что сами способы вычисления окраски и набор используемых при этом признаков могут меняться в зависимости от конкретной зрительной ситуации, чрезвычайно затрудняют постановку физиологических опытов по исследованию тонких механизмов узнавания окраски, специально приспособленных к работе в мутной среде.

В настоящее время исследования зрительной системы, как правило, ограничиваются одним или двумя контролируемыми параметрами стимула. Это — либо просто включение диффузного света определенного спектрального состава, либо в более сложном случае включение двух излучений, подаваемых на разные места сетчатки (например, центр и окружение). По этой причине из уже существующих экспериментальных фактов нельзя составить представление о том, какие механизмы узнавания окраски существуют реально в зрительной системе рыб.

Даже исследование простейших механизмов константности цветовосприятия у рыб (см. статью Максимовой и др. в наст. сб.) проводилось в такой «двухсти-

мульной» постановке. Тот факт, что в этих экспериментах оказалось, что зрительная система рыб способна вводить поправку на освещение (используя информацию о нем, поступающую от белого предмета в поле зрения) не противоречит, однако, представлению о том, что в зрительной системе рыб существуют специальные механизмы узнавания окраски, приспособленные для работы в мутной среде. В условиях, когда сетчаточное изображение содержит недостаточную информацию для восстановления внешней ситуации, механизмы константности просто вводят поправку на белое окружение. Хотя в более сложных ситуациях они, вероятно, могут работать более сложно.

Как было показано в настоящей работе, даже введение поправки на белое в алгоритмах вычисления окраски в мутной среде должно проводиться локально, т. е. не имеет смысла использовать информацию об освещении, приходящую от белых предметов, проецирующихся на сетчатку далеко от данного места. Как выяснилось в электрофизиологических экспериментах (см. статью Максимовой и др. в наст. сб.), в зрительной системе рыб поправка на белое производится именно так — более существенные белые участки поверхности, расположенные рядом с тем участком, цвет которого требуется определить.

## ВЫВОДЫ

1. В отличие от практически прозрачного воздуха, поглощающая и рассеивающая водная среда ставит перед зрительной системой дополнительные трудности в узнавании окраски предметов внешнего мира, вследствие чего следует ожидать функциональных различий в механизмах цветовосприятия водных и сухопутных животных. По этой причине задача исследования зрения водных животных требует в первую очередь теоретической разработки проблемы константного восприятия окраски предметов в мутной среде.

2. Произведен анализ распространения света в рассеивающей и поглощающей среде, выведены формулы, описывающие, как зависит сетчатое изображение от всех параметров внешней ситуации, и разобраны природные условия, в которых применима описанная здесь теория.

3. Узнавание окраски видимых предметов по их изображению требует выяснения параметров внешней пространственной ситуации (таких, как характер освещения, условия наблюдения данного предмета, характеристики поглощения и рассеяния света в среде) и последующего введения на них поправки. Необходимая для этого информация может быть получена из некоторых информативных участков самого сетчаточного изображения (таких, как места сетчатки, на которые проецируются изображения белых и черных предметов, или бесконечной толщи воды — водного фона).

4. Для этого зрительная система водных животных должна обладать соответствующими механизмами «детектирования» тех или иных информативных участков изображения.

5. Разобрано несколько возможных алгоритмов введения поправки на параметры внешней ситуации, отличающихся друг от друга набором используемых информативных признаков. Оценены погрешности алгоритмов в определении окрасок предметов для разных типов природных мутных вод.

6. Поскольку в каждой конкретной зрительной ситуации могут не всегда присутствовать все информативные участки изображения, необходимые для вычисления окрасок всех точек видимых поверхностей посредством одного алгоритма, следует предположить, что реально в зрительной системе рыб определение окраски может производиться разными способами — в зависимости от того, каким набором информативных участков обладает изображение.

7. Вследствие этого экспериментальное исследование механизмов константности цветовосприятия в зрительной системе рыб потребует постановки разнообразных опытов со сложными условиями стимуляции (обеспечивающими достаточное количество контролируемых параметров стимула — соответственно числу информативных участков изображения, требуемому для введения поправки на параметры внешней пространственной ситуации).

## ЛИТЕРАТУРА


*Дементман А. М., Карась А. Я., Максимов В. В., Орлов О. Ю.* 1972. О константности восприятия цвета у карпа.— ЖВНД, **22**, с. 772—779.

*Максимова Е. М., Дементман А. М., Максимов В. В., Орлов О. Ю.* 1973. Электрофизиологическое исследование константности цветовосприятия в сетчатке.— В сб.: Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Л., «Наука», с. 75—80.

*Максимова Е. М., Дементман А. М., Максимов В. В., Николаев П. П., Орлов О. Ю.* 1975. Физиологические механизмы константности цветовосприятия.— Нейрофизиология, **7**, с. 19—23.

*Нюберг Н. Д., Бонгард М. М., Николаев П. П.* 1971a. I. О константности восприятия окраски.— Биофизика, **16**, с. 285—293.

*Нюберг Н. Д., Николаев П. П., Бонгард М. М.* 19716. II. О константности восприятия окраски.— Биофизика, **16**, с. 1052—1063.

*Соколов О. А., Ажажа В. Г.* 1962. Подводная киносъемка. М., «Искусство».

*Burcamp W.* 1923. Versuche fiber das Farbenwiedererkennen der Fische.—Z. Sinnesphysiol., **55**, S. 133—170.

*Duntley S. Q.* 1963. Light in the sea.— J. Opt. Soc. America, **53**, p. 214—233.

*Katz D.* 1930. Der Aufbau der Farbenwelt. Leipzig, J. A. Barth.

*Lythgoe J. N.* 1975. Problems of seeing colour under water. — In: Vision in fishes. New approaches in research. M. A. Ali (Ed.). N. Y., Plenum Press, p. 619—634.