

УДК 612.843.31

© 1991 г.

М. Т. ДЖАФАРЛИ, В. В. МАКСИМОВ, А. Р. КЕЗЕЛИ,
Н. Б. АНТЕЛИДЗЕ**О КОНСТАНТНОСТИ ЦВЕТОВОСПРИЯТИЯ У НИЗШИХ ОБЕЗЬЯН**

В поведенческих опытах изучали способность низших обезьян к константному восприятию окраски. При естественном дневном освещении животных обучали выбирать кормушки, помеченные зелеными окрашенными бумажками (стимулами) при предъявлении их в паре с голубыми или оранжевыми. Спектральные характеристики окрасок подбирались так, чтобы при свете ламп накаливания голубые бумажки отражали излучение такого же цвета, как зеленые бумажки в условиях дневного освещения, а зеленые, соответственно, отражали такое, как оранжевые. Вследствие этого, при отсутствии в зрительной системе механизмов введения поправки на освещение животное должно было бы в условиях освещения лампами накаливания выбирать голубой стимул из пары с зеленым. Однако этого не происходило: обезьяны продолжали выбирать зеленый во всех сочетаниях стимулов. Этот результат доказывает существование механизма константности цветовосприятия в зрительной системе обезьян.

Введение

Спектральный состав излучения, отраженного от предметов, зависит как от отражающих свойств их поверхности, так и от характера освещения. Вследствие этого изменения в спектральном составе источника освещения непременно должны приводить к изменению цвета излучения, отраженного от окружающих нас объектов. Поэтому цвет отраженного излучения не может служить константным признаком, характеризующим данный предмет и используемым зрительной системой при его опознании. Однако зрительная система человека и животных, обладающих цветовым зрением, обеспечивает правильное узнавание окраски предмета в условиях значительного сдвига спектрального состава света, идущего от источника освещения [10, 14]. Такая способность узнавать окраску предметов при изменении условий освещения называется *константностью цветовосприятия*.

Необходимым условием, обеспечивающим константность цветовосприятия, является информация о характере освещения [7]. Эту информацию зрительная система может получить, в частности, если в ее поле зрения находятся белые или зеркальные поверхности, равномерно отражающие по всему спектру падающее на них излучение [14]. Информацию о спектре источника может нести также излучение, идущее от сцены в целом [6, 9].

Основные представления о механизмах константности цветовосприятия были сформулированы в начале нынешнего века. Тогда же были проведены некоторые психофизические исследования и даже поведенческие эксперименты на животных [14]. Возрождению интереса к исследованиям по константности цветовосприятия в последнее время, особенно в теоретическом плане, что связано с внедрением компьютеров в научные исследования (см. обзор [13]), способствовало осознание того факта, что без механизмов константности зрение человека,

животных и даже роботов становится малополезным. В то же время поведенческим исследованиям константности цветовосприятия у животных посвящены единичные работы [1, 3, 4, 12].

Что касается зрения обезьян (особенно обезьян Старого Света, имеющих сходный с человеком аппарат цветоразличения), то естественно ожидать, что они также способны к константному восприятию окрасок, как и человек. Однако каких бы то ни было экспериментальных подтверждений этому в литературе неизвестно. В свете того, что уже предпринимаются попытки нейрофизиологического исследования механизмов константности цветовосприятия в высших отделах зрительной коры обезьян [17, 18], понятна необходимость проведения соответствующих поведенческих экспериментов, демонстрирующих способность обезьян правильно узнавать окраску предметов в меняющихся условиях освещения. В этом отношении давнишние опыты Келера [15, 16] на шимпанзе, в которых животные отличали светлый ящик с фруктами от темного, пустого, независимо от условий освещения, по современным стандартам нельзя считать удовлетворительными. Кроме того, Келер не применял явно цветного освещения, и его эксперименты касаются скорее константности восприятия яркости, а не цвета.

Настоящая работа представляет собой попытку заполнить этот пробел, существующий в поведенческих исследованиях по константности цветовосприятия.

Методика

В опытах были использованы два интактных половозрелых самца низших обезьян: *Macaca mulatta* и *M. nemestrina*.

Эксперименты проводились в небольшой клетке, одна из стенок которой была сплошной и выкрашена в белый цвет. В ее левой и правой частях были сделаны прорезы для двух кормушек. Непосредственно над ними на уровне глаз сидящей обезьяны находились два прозрачных оконца размером 15×15 см, в которых животному предъявляли стимулы. Пара стимулов (положительный и дифференцировочный) экспонировалась в течение 10 с, и за это время обезьяна должна была нажатием лапы открыть дверцу кормушки при положительном стимуле. Правильный выбор открывал доступ к кусочку яблока. При неправильной реакции кормушка не открывалась и животное оставалось без подкрепления.

Освещение в эксперименте было диффузным и менялось в соответствии с задачей. При обучении стимулы предъявлялись при естественном дневном освещении, а при тестировании они освещались вольфрамовыми лампами накаливания. Освещенность стимулов при всех вариантах освещения поддерживалась постоянной и равнялась примерно 20 лк. В цветовых расчетах принимали спектр естественного освещения равным стандартному излучению D₆₅ МКО 1931 г., а спектр лампы накаливания — стандартному излучению А [2].

Стимулы представляли собой бумажки размером 15×15 см, равномерно покрытые специальными матовыми красителями с заданными спектральными характеристиками. Спектры отражения стимулов измеряли на спектрофотометре СФ-10. При обучении использовались три группы стимулов: зеленые, голубые и оранжевые. Каждая группа состояла из шести бумажек, которые несколько отличались друг от друга как по цветности, так и по светлоте. При тестировании использовали сходные по окраске, но другие зеленые, голубые и оранжевые бумажки. Спектральные характеристики стимулов были подобраны таким образом, что при освещении желтым светом ламп накаливания голубые бумажки начинали отражать излучение такого же цвета, какое отражали зеленые бумажки в условиях естественного освещения, а зеленые — такое же, какое отражали при дневном освещении оранжевые. Полное сходство систем цветового зрения обезьян Старого Света и человека [8] позволяет характери-

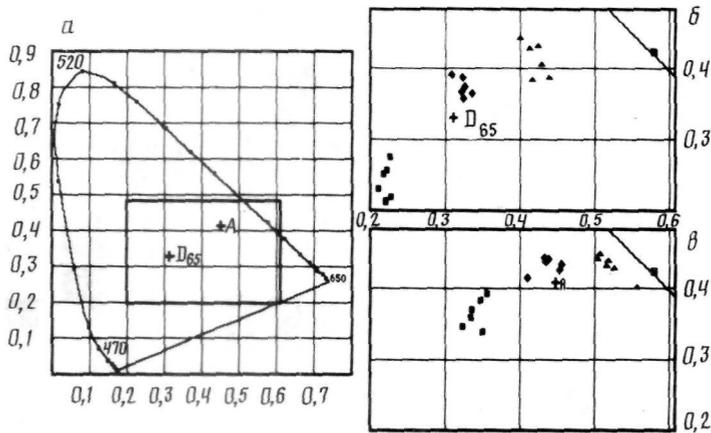


Рис. 1. Положение цветов излучений, отраженных от использовавшихся в эксперименте стимулов, на диаграмме цветности

a — цветовой треугольник, в котором выделена область, где располагаются цветности стимулов; крестиками отмечены цветности применявшихся осветителей; *б* — положение цветности стимулов при естественном дневном освещении (D_{65}) в выделенной области; *в* — положение цветности стимулов при освещении их лампами накаливания (источник А). Квадратики — голубые, ромбики — зеленые, треугольники — оранжевые стимулы

зывать цвет стимулов в человеческих терминах и наносить его в диаграмме цветности (см. рис 1). Светлота положительных стимулов в одних парах была выше, а в других — ниже светлоты дифференцировочных. Это позволяет гарантировать узнавание животными положительных стимулов по цветности, а не по светлоте.

В экспериментах при естественном дневном освещении животных обучали выбирать зеленые стимулы из всех возможных их сочетаний как с голубыми, так и с оранжевыми стимулами. За один день опытов обезьяны получали 25—40 предъявлений. По достижении устойчивого выбора зеленого стимула на уровне выше 85% переходили к тестированию.

В экспериментах подобного рода всегда существует опасность того, что процесс тестирования может превратиться в процесс выработки нового рефлекса. Избежать этого можно, если не подкреплять реакции в тестовой ситуации. А для того чтобы животное не перестало работать, каждое тестовое (неподкрепляемое) предъявление мы перемежали 4—5 подкрепляемыми предъявлениями в ситуации обучения при естественном освещении. Такая процедура, правда, значительно удлиняет процесс тестирования, зато позволяет полностью исключить ошибку эксперимента.

Результаты и обсуждение

В процессе тестирования, при освещении стимулов лампами накаливания, животным были предъявлены все 72 пары, какие можно составить, сочетая шесть зеленых стимулов с шестью голубыми и шестью оранжевыми. Если бы в зрительной системе обезьян отсутствовали механизмы константности восприятия окраски и животные реагировали бы на стимулы в соответствии с цветом отраженного от них излучения, то после перехода к искусственному освещению обезьяны постоянно совершали бы ошибки, выбирая голубые стимулы, а не зеленые, так как относительно желтое освещение в тестовой ситуации приводило к «пожелтению» света, отраженного от стимулов. Однако животные по-прежнему продолжали выбирать зеленые стимулы. Для того чтобы убедиться в этом, потребовалось от 7 до 21 предъявлений той или иной пары (в зависимости от того, насколько быстро на данной выборке достигался достоверный уровень различ-

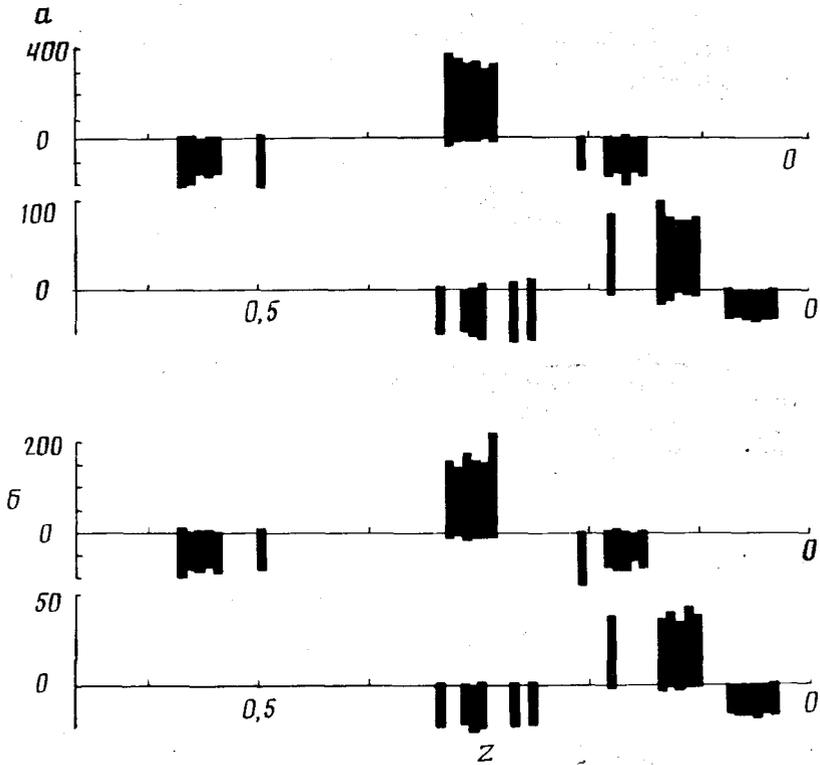


Рис. 2. Суммарное количество выборов (столбик вверх) и отказов (столбик вниз) для каждого из стимулов при дневном (верхние диаграммы) и искусственном (нижние диаграммы) освещении в зависимости от цветности (координата z) отраженного от стимулов излучения a — *Macaca nemestrina*, b — *M. mulatta*. Ввиду того, что при обучении и тестировании, а также в опытах на разных животных число предъявлений стимулов различалось, цены делений ординат на графиках различны

ния). Существенной разницы между реакциями обеих обезьян не наблюдалось, и для каждой без исключения пары стимулов количество правильных реакций составляло 83—90% — почти столько, сколько при обучении.

Как можно видеть на рис. 1, цветности применявшихся стимулов расположены примерно на одной прямой — биссектрисе диаграммы цветности. При изменении освещения цветности стимулов смещаются вдоль той же прямой. Иными словами, для характеристики излучений, отраженных от стимулов, можно удовлетвориться однопараметрическим представлением — проекцией их цветности на эту биссектрису или, что то же самое, значением координаты z цветности стимулов. На рис. 2 приведены полученные результаты: для каждого стимула отложено суммарное по всем парам количество выборов (вверх) и отказов (вниз) в зависимости от его цветности. На гистограммах рисунка три разнесенные по цветности группы столбиков соответствуют (слева направо) голубым, зеленым и оранжевым стимулам, аналогично тому, как расположены эти группы стимулов на рис. 1, b , $в$. Видно, что при дневном освещении (верхние гистограммы) обезьяны выбирали зеленые стимулы (средняя группа столбиков) и отвергали голубые и оранжевые. В результате перехода к освещению лампами накаливания (нижние гистограммы) цветности отраженного от стимулов света сместились вправо так, что зеленые стимулы заняли место оранжевых, а голубые — зеленых. Однако распределение выборов также сместилось. Как видно из этого рисунка, животные различали стимулы не по цветности отраженного от них излучения, а в соответствии с их окраской. Это значит,

что в зрительной системе обезьян производится необходимая поправка на освещение, вследствие чего обеспечивается константное восприятие окраски.

Полученные результаты поднимают два основных вопроса — о показателях освещения, которые использует зрительная система приматов для введения на него поправки, и о нейрофизиологических механизмах, реализующих эту поправку. Что касается первого вопроса, то основным показателем освещения в наших опытах служила, по-видимому, выкрашенная в белый цвет стенка клетки, на фоне которой предъявляли стимулы. Однако доказать экспериментально участие того или иного показателя освещения в механизмах константности довольно сложно даже в психофизических опытах на человеке [7, 14]. Простое устранение этого показателя (в данном случае, например, закрашивание стенки в черный цвет) обычно не нарушает способности к константному восприятию окраски, так как в сцене может присутствовать много других (неконтролируемых) признаков освещения. Еще сложнее исследовать вопрос о показателях освещения в поведенческих опытах, где информация о том, как животное видит те или иные цвета, добывается трудоемким накоплением многих проб. К счастью в случае приматов можно опираться на сходство механизмов цветового зрения обезьян и человека, для которого уже получен ряд результатов [7, 11].

Что касается нейрофизиологических механизмов константности цветовосприятия у приматов, то еще в 1980 г. С. Зеки предположил [18], что нейроны зоны V4 зрительной коры осуществляют обработку сигнала, необходимую для константного восприятия окраски. Позднее [19] он описал клетки, реакция которых коррелировала скорее с окраской предъявляемой поверхности, чем с цветом отраженного от нее излучения. К тому моменту, когда нами были получены предварительные результаты [5], появилась статья группы английских авторов [17] под интригующим заголовком «Зона V4 приматов нужна для константности цветовосприятия, но не для цветоразличения», в которой сравнивались цветоразличительные способности макак-резусов до и после экстирпации зоны V4. Поскольку у нас уже был обученный резус, мы решили проверить это утверждение в независимом эксперименте. Профессором А. Н. Бакурадзе была проведена операция, аналогичная описанной в упомянутой статье, по двустороннему удалению области коры, соответствующей зоне V4. Через три дня, когда животное оправилось от операции, тестирование показало, что способность к узнаванию тех же самых зеленых стимулов в разных условиях освещения у него не изменилась. Не изменилась она и впоследствии.

Одно из возможных объяснений полученного расхождения в выводах состоит в том, что вопреки утверждению, вынесенному в заголовок упомянутой статьи [17], речь там шла не о нарушении константности цветовосприятия в меняющихся условиях освещения, а о нарушении различения цветных аппликаций, составленных из однотонных или разных по цветовому тону окрасок, в специфических условиях освещения. Зона V4, безусловно, является тем звеном в цепи переработки информации о цвете, где уже проявляются некоторые стороны константности цветовосприятия. Однако константность цветовосприятия — сложный многоуровневый процесс, и трудно себе представить, что он осуществляется единственно в пределах этой зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гнюбкин В. Ф., Кондрашев С. Л., Орлов О. Ю. О константности цветовосприятия у серой жабы // Биофизика. 1975. Т. 20. № 4. С. 725—730.
2. Джадд Д., Вышецки Г. Цвет в науке и технике. М.: Мир, 1978.
3. Диментман А. М., Карась А. Я., Максимов В. В., Орлов О. Ю. О константности восприятия цвета предмета у карпа // Журн. высш. нервн. деятельности им. И. П. Павлова. 1972. Т. 22. № 4. С. 772—779.
4. Кезели А. Р., Максимов В. В., Хомерики М. С., Ломашвили Н. И. О константности цветовосприятия в зрительной системе кошки // Современные проблемы физиологии нервной и мышечной систем. Тез. Всесоюз. конф. Тбилиси, 1985. С. 79.

5. Максимов В. В., Бакурадзе А. Н., Кезели А. Р., Джафарли М. Т. Константность цветовосприимчивости у низших обезьян // Тез. Всесоюз. симпозиум «Зрение организмов и роботов». Т. 1. Вильнюс, 1985. С. 181.
6. Нюберг Н. Д. Особенности цветного зрения при оценке цветовоспроизведения на цветных изображениях // Проблемы физиологической оптики. 1953. Т. 8. С. 128—134.
7. Нюберг Н. Д. Парадоксы цветного зрения // Природа. 1960. Вып. 8. С. 53—59.
8. Bowmaker J. K., Mollon J. D., Jacobs G. H. Microspectrophotometric results for Old and New World primates // Colour vision: Physiology and psychophysics. L. 1983. P. 57—68.
9. Helson H. Adaptation-level theory. N. Y.: Harper and Row, 1964.
10. Hering E. Grundzuge der Lehre von Lichtsinn. B.: Springer, 1920.
11. Hurlbert A. C. The computation of color. AI-TR 1154. Cambridge: MIT, 1989.
12. Ingle D. J. The goldfish as a retinal animal // Science. 1985. V. 227. P. 651—654.
13. Jameson D., Hurvich L. H. Essay concerning color constancy // Ann. Rev. Psychol. 1989. V. 40. P. 1—20.
14. Katz D. Der Aufbau der Farbenwelt. L.: J. A. Barth. 1930.
15. Kohler W. Optische Untersuchungen am Schimpansen und am Haushuhn // Abhandl. d. preuss. Akad. d. Wiss. physikalisch—math. Klasse. 1915. No 3. S. 1—70.
16. Kohler W. Die Farbe der Sehdinge beim Schimpansen und beim Haushuhn // Z. für Psychologie. 1916. B. 77. S. 248—255.
17. Wild H. M., Butler S. R., Carden D., Kulikowski J. J. Primate cortical area V4 important for colour constancy but not wavelength discrimination // Nature. 1985. V. 313. P. 133—135.
18. Zeki S. The representation of colours in the cerebral cortex // Nature. 1980. V. 284. P. 412—418.
19. Zeki S. Colour coding in the cerebral cortex: The reaction of cells in monkey visual cortex to wavelengths and colours // Neuroscience. 1983. V. 9. P. 741—765.

Институт физиологии им. И. С. Бериташвили
АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию
13.III.1991

Институт проблем передачи информации
АН СССР, Москва

M. T. JAFARLI, V. V. MAXIMOV, A. R. KEZELI, N. B. ANTELIDZE

ON THE COLOUR CONSTANCY IN MONKEYS

*I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences,
Tbilisi*

*Institute for Problems of Information Transmission,
USSR Academy of Sciences, Moscow*

The ability for constant perception of colouration in monkeys was studied in behavioural experiments. The animals were trained to choose food-wells marked with green papers (stimuli) among the blue/green and orange/green pairs presented to them at the daylight. The spectral properties of the stimuli were selected in such a way that in the incandescent illumination blue stimuli reflected light of the same colour as green ones in daylight, and green stimuli, in its turn, reflected light of the same colour as orange ones. Thus in the absence of mechanisms of discounting the illumination in the monkey visual system the animal, when tested in the conditions of incandescent illumination, should choose the blue stimuli from the blue/green pairs. But that did not take place: monkeys continued to choose green papers in all possible combination of the stimuli. The above evidence clearly demonstrates the presence of mechanisms of colour constancy in the visual system of the monkey.