**Биофизика цветового зрения**

ПЛАН РЕФЕРАТА

Цвет и измерение цвета

Феноменология цветовосприятия

Смешение цветов

Трихроматичность

Теории цветового зрения

Трехкомпонентная теория цветового зрения

Теория оппонентных цветов

Зонная теория

Нарушения цветового зрения

Аномалии цветового зрения

Дихроматы

Полная цветовая слепота

Нарушения палочкового аппарата

Диагностика нарушений цветового зрения

ЦВЕТ И ИЗМЕРЕНИЕ ЦВЕТА

Различные феномены цветового зрения особенно ясно показывают, что

зрительное восприятие зависит не только от вида стимулов и работы рецепторов,

но также и от характера переработки сигналов в нервной системе. Различные

участки видимого спектра кажутся нам по-разному окрашенными, причем

отмечается непрерывное изменение ощущений при переходе от фиолетового и

синего через зеленый и желтый цвета - к красному. Вместе с тем мы можем

воспринимать цвета, отсутствующие в спектре, например, пурпурный тон,

который получается при смешении красного и синего цветов. Совершенно

различные физические условия зрительной стимуляции могут приводить к

идентичному восприятию цвета. Например, монохроматический желтый цвет

невозможно отличить от определенной смеси чисто зеленого и чисто красного.

Феноменологию цветовосприятия описывают законы цветового зрения,

выведенные по результатам психофизических экспериментов. На основе этих

законов за период более 100 лет было разработано несколько теорий цветового

зрения. И только в последние 25 лет или около того появилась возможность

непосредственно проверить эти теории методами электрофизиологии путем

регистрации электрической активности одиночных рецепторов и нейронов

зрительной системы.

Феноменология цветовосприятия

Зрительный мир человека с нормальным цветовым зрением чрезвычайно

насыщен цветовыми оттенками. Человек может различать примерно 7 миллионов

различных цветовых оттенков. Сравните - в сетчатке глаза насчитывается тоже

около 7 миллионов колбочек. Впрочем, хороший монитор в состоянии отобразить

около 17 миллионов оттенков (точнее, 16’777’216) .

Весь этот набор можно разбить на два класса - хроматические и

ахроматические оттенки. Ахроматические оттенки образуют естественную

последовательность от самого яркого белого к глубокому черному, который

соответствует ощущению черного в явлении одновременного контраста (серая

фигура на белом фоне кажется темнее, чем та же самая фигура на темном) .

Хроматические оттенки связаны с окраской поверхности предметов и

характеризуются тремя феноменологическими качествами: цветовым тоном,

насыщенностью и светлотой. В случае светящихся световых стимулов (например,

цветной источник света) признак “светлота” заменяется на признак “освещенность”

(яркость) . Монохроматические световые стимулы с одинаковой энергией, но

разной длиной волны вызывают различное ощущение яркости. Кривые

спектральной яркости (или кривые спектральной чувствительности) как для

фотопического, так и для скотопического зрения строятся на основании

систематических измерений излучаемой энергии, которая необходима для того,

чтобы световые стимулы с разной длиной волны (монохроматические стимулы)

вызывали равное субъективное ощущение яркости.

Цветовые тона образуют “естественный” континуум. Количественно он

может быть изображен как цветовой круг, на котором задана последовательность

вида: красный, желтый, зеленый, голубой, пурпурный и снова красный. Тон и

насыщенность вместе определяют цветность, или уровень цвета. Насыщенность

определяется тем, каково в цвете содержание белого или черного. Например, если

чистый красный смешать с белым, то получится розовый оттенок. Любой цвет

может быть представлен точкой в трехмерном “цветовом теле” . Один из первых

примеров “цветового тела” - цветовая сфера немецкого художника Ф. Рунге (1810) .

Каждому цвету здесь соответствует определенный участок, расположенный на

поверхности или внутри сферы. Такое представление может быть использовано

для описания следующих наиболее важных качественных законов

цветовосприятия.

1. Воспринимаемые цвета образуют континуум; иными словами, близкие

цвета переходят один в другой плавно, без скачка.

2. Каждая точка в цветовом теле может быть точно определена тремя

переменными.

3. В структуре цветового тела имеются полюсные точки - такие

дополнительные цвета, как черный и белый, зеленый и красный, голубой и

желтый, расположены на противоположных сторонах сферы.

В современных метрических цветовых системах цветовосприятие

описывается на основе трех переменных - тона, насыщенности и светлоты. Это

делается для того, чтобы объяснить законы смещения цветов, которые обсудим

ниже, и для того, чтобы определить уровни идентичного цветоощущения. В

метрических трехмерных системах из обычной цветовой сферы посредством ее

деформации образуется несферическое цветовое тело. Целью создания таких

метрических цветовых систем (в Германии используется цветовая система DIN,

разработанная Рихтером) является не физиологическое объяснение цветового

зрения, а скорее однозначное описание особенностей цветовосприятия. Тем не

менее, когда выдвигается исчерпывающая физиологическая теория цветового

зрения (пока такой теории еще нет) , она должна обладать способностью объяснить

структуру цветового пространства.

Смешение цветов

Аддитивное смешение цветов производится тогда, когда световые лучи с

разной длиной волны падают на одну и ту же точку сетчатки. Например, в

аномалоскопе - приборе, который используется для диагностики нарушений

цветового зрения, - один световой стимул (например, чисто желтый с длиной

волны 589 нм) проецируется на одну половину круга, тогда как некоторая смесь

цветов (например, чисто красный с длиной волны 671 нм и чисто зеленый с

длиной волны 546 нм) - на другую его половину. Аддитивная спектральная смесь,

которая дает ощущение, идентичное чистому цвету, может быть найдена из

следующего “уравнения смешения цветов” : а (красный, 671) + b (зеленый, 546) @ c

(желтый, 589) (1) Символ @ означает эквивалентность ощущения и не имеет

математического смысла, a, b и c - коэффициенты освещенности. Для человека с

нормальным цветовым зрением для красной составляющей коэффициент должен

быть взят примерно равным 40, а для зеленой составляющей - примерно 33

относительным единицам (если за 100 единиц взять освещенность для желтой

составляющей) .

Если взять два монохроматических световых стимула, один в диапазоне от

430 до 555 нм, а другой в диапазоне от 492 до 660 нм, и смешать их аддитивно, то

цветовой тон получившейся цветовой смеси либо будет белым, либо будет

соответствовать чистому цвету с длиной волны между длинами волн

смешиваемых цветов. Однако, если длина волны одного из монохроматических

стимулов превышает 660, а другого - не достигает 430 нм, то получаются

пурпурные цветовые тона, которых в спектре нет.

Белый цвет. Для каждого цветового тона на цветовом круге имеется такой

другой цветовой тон, который при смешении дает белый цвет. Константы

(весовые коэффициенты a и b) уравнения смешения a {F1} + b {F2} @ K {белый}

(2) зависят от определения понятия “белый” . Любую пару цветовых тонов F1, F2,

которая удовлетворяет уравнению (2) , называют дополнительными цветами.

Субтрактивное смешение цветов. Оно отличается от аддитивного смешения

цветов тем, что является чисто физическим процессом. Если белый цвет

пропустить через два фильтра с широкой полосой пропускания - сначала через

желтый, а затем через голубой, - то получившаяся в результате субтрактивная смесь

будет иметь зеленый цвет, поскольку световые лучи только зеленого цвета могут

пройти через оба фильтра. Художник, смешивая краски, производит субтрактивное

смешение цветов, поскольку отдельные гранулы красок действуют как цветные

фильтры с широкой полосой пропускания.

ТРИХРОМАТИЧНОСТЬ

Для нормального цветового зрения любой заданный цветовой тон (F4)

может быть получен путем аддитивного смешения трех определенных цветовых

тонов F1-F3. Это необходимое и достаточное условие описывается следующим

уравнением цветоощущения: a {F1} + b {F2} + c {F3} @ d {F4} (3) Согласно

международной конвенции, в качестве первичных (главных) цветов F1, F2, F3,

которые могут использоваться для построения современных цветовых систем,

выбраны чистые цвета с длинами волн 700 нм (красный цвет) , 546 нм (зеленый

цвет) и 435 нм (голубой) . Для получения белого цвета при аддитивном

смешивании весовые коэффициенты этих основных цветов (a, b и c) должны быть

связаны следующим соотношением: a + b + c + d = 1 (4) Результаты

физиологических экспериментов по цветовосприятию, описываемые уравнениями

(1) - (4) , могут быть представлены в виде диаграммы цветности, (“цветового

треугольника” ) , которая слишком сложна для изображения в данной работе. Такая

диаграмма отличается от трехмерного представления цветов тем, что здесь

отсутствует один параметр - “светлота” . Согласно этой диаграмме, при смешении

двух цветов получаемый цвет лежит на прямой, соединяющей два исходных цвета.

Для того, чтобы по этой диаграмме найти пары дополнительных цветов,

необходимо провести прямую через “белую точку” .

Цвета, используемые в цветном телевидении, получаются путем

аддитивного смешения трех цветов, выбранных по аналогии с уравнением (3) .

ТЕОРИИ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Трехкомпонентная теория цветового зрения

Из уравнения (3) и диаграммы цветности следует, что цветовое зрение

основано на трех независимых физиологических процессах. В трехкомпонентной

теории цветового зрения (Юнг, Максвелл, Гельмгольц) постулируется наличие

трех различных типов колбочек, которые работают как независимые приемники,

если освещенность имеет фотопический уровень. Комбинации получаемых от

рецепторов сигналов обрабатываются в нейронных системах восприятия яркости и

цвета. Правильность данной теории подтверждается законами смешения цветов, а

также многими психофизиологическими факторами. Например, на нижней границе

фотопической чувствительности в спектре могут различаться только три

составляющие - красный, зеленый и синий.

Первые объективные данные, подтверждающие гипотезу о наличии трех

типов рецепторов цветового зрения, были получены с помощью

микроспектрофотометрических измерений одиночных колбочек, а также

посредством регистрации цветоспецифичных рецепторных потенциалов колбочек

в сетчатках животных, обладающих цветовым зрением.

Теория оппонентных цветов

Если яркое зеленое кольцо окружает серый круг, то последний в результате

одновременного цветового контраста приобретает красный цвет. Явления

одновременного цветового контраста и последовательного цветового контраста

послужили основой для теории оппонентных цветов, предложенной в XIX в.

Герингом. Геринг предполагал, что имеются четыре основных цвета - красный,

желтый, зеленый и синий - и что они попарно связаны с помощью двух

антагонистических механизмов - зелено-красного механизма и желто-синего

механизма. Постулировался также третий оппонентный механизм для

ахроматически дополнительных цветов белого и черного. Из-за полярного

характера восприятия этих цветов Геринг назвал эти цветовые пары

“оппонентными цветами” . Из его теории следует, что не может быть таких цветов,

как “зеленовато-красный” и “синевато - желтый” .

Таким образом, теория оппонентных цветов постулирует наличие

антагонистических цветоспецифических нейронных механизмов. Например, если

такой нейрон возбуждается под действием зеленого светового стимула, то красный

стимул должен вызывать его торможение. Предложенные Герингом оппонентные

механизмы получили частичную поддержку после того, как научились

регистрировать активность нервных клеток, непосредственно связанных с

рецепторами. Так, у некоторых позвоночных, обладающих цветовым зрением,

были обнаружены “красно-зеленые” и “желто-синие” горизонтальные клетки. У

клеток “красно-зеленого” канала мембранный потенциал покоя изменяется и клетка

гиперполяризуется, если на ее рецептивное поле падает свет спектра 400-600 нм, и

деполяризуется при подаче стимула с длиной волны больше 600 нм. Клетки

“желто-синего” канала гиперполяризуются при действии света с длиной волны

меньше 530 нм и деполяризуются в интервале 530-620 нм.

На основании таких нейрофизиологических данных можно составить

несложные нейронные сети, которые позволяют объяснить, как осуществить

взаимную связь между тремя независимыми системами колбочек, чтобы вызвать

цветоспецифическую реакцию нейронов на более высоких уровнях зрительной

системы.

Зонная теория

В свое время между сторонниками каждой из описанных теорий велись

жаркие споры. Однако сейчас эти теории можно считать взаимно дополняющими

интерпретациями цветового зрения. В зонной теории Крисса, предложенной 80

лет назад, была сделана попытка синтетического объединения этих двух

конкурирующих теорий. Она показывает, что трехкомпонентная теория пригодна

для описания функционирования уровня рецепторов, а оппонентная теория - для

описания нейронных систем более высокого уровня зрительной системы.

НАРУШЕНИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

Различные патологические изменения, нарушающие цветовосприятие,

могут происходить на уровне зрительных пигментов, на уровне обработки

сигналов в фоторецепторах или в высоких отделах зрительной системы, а также в

самом диоптрическом аппарате глаза. Ниже описываются нарушения цветового

зрения, имеющие врожденный характер и почти всегда поражающие оба глаза.

Случаи нарушения цветовосприятия только одним глазом крайне редки. В

последнем случае больной имеет возможность описывать субъективные феномены

нарушенного цветового зрения, поскольку может сравнивать свои ощущения,

полученные с помощью правого и левого глаза.

Аномалии цветового зрения

Аномалиями обычно называют те или иные незначительные нарушения

цветовосприятия. Они передаются по наследству как рецессивный признак,

сцепленный с X-хромосомой. Лица с цветовой аномалией все являются

трихроматами, т.е. им, как и людям с нормальным цветовым зрением, для полного

описания видимого цвета необходимо использовать три основных цвета (ур. 3) .

Однако аномалы хуже различают некоторые цвета, чем трихроматы с нормальным

зрением, а в тестах на сопоставление цветов они используют красный и зеленый

цвет в других пропорциях. Тестирование на аномалоскопе показывает, что при

протаномалии в соответствии с ур. (1) в цветовой смеси больше красного цвета,

чем в норме, а при дейтераномалии в смеси больше, чем нужно, зеленого. В редких

случаях тританомалии нарушается работа желто-синего канала.

Дихроматы

Различные формы дихроматопсии также наследуются как рецессивные

сцепленные с Х-хромосомой признаки. Дихроматы могут описывать все цвета,

которые видят, только с помощью двух чистых цветов (ур. 3) . Как у протанопов,

так и у дейтеранопов нарушена работа красно-зеленого канала. Протанопы путают

красный цвет с черным, темно-серым, коричневым и в некоторых случаях,

подобно дейтеранопам, с зеленым. Определенная часть спектра кажется им

ахроматической. Для протанопа эта область между 480 и 495 нм, для дейтеранопа

между 495 и 500 нм. Редко встречающиеся тританопы путают желтый цвет и

синий. Сине-фиолетовый конец спектра кажется им ахроматическим - как переход

от серого к черному. Область спектра между 565 и 575 нм тританопы также

воспринимают как ахроматический.

Полная цветовая слепота

Менее 0,01% всех людей страдают полной цветовой слепотой. Эти

монохроматы видят окружающий мир как черно-белый фильм, т.е. различают

только градации серого. У таких монохроматов обычно отмечается нарушение

световой адаптации при фотопическом уровне освещения. Из-за того, что глаза

монохроматов легко ослепляются, они плохо различают форму при дневном свете,

что вызывает фотофобию. Поэтому они носят темные солнцезащитные очки даже

при нормальном дневном освещении. В сетчатке монохроматов при

гистологическом исследовании обычно не находят никаких аномалий. Считается,

что в их колбочках вместо зрительного пигмента содержится родопсин.

Нарушения палочкового аппарата

Люди с аномалиями палочкового аппарата воспринимают цвет нормально,

однако у них значительно снижена способность к темновой адаптации. Причиной

такой “ночной слепоты” , или никталопии, может быть недостаточное содержание

в употребляемой пище витамина А1, который является исходным веществом для

синтеза ретиналя.

Диагностика нарушений цветового зрения

Так как нарушения цветового зрения наследуются как признак, сцепленный

с Х-хромосомой, то они гораздо чаще встречаются у мужчин, чем у женщин.

Частота протаномалии у мужчин составляет примерно 0,9%, протанопии - 1,1%,

дейтераномалии 3-4% и дейтеранопии - 1,5%. Тританомалия и тританопия

встречаются крайне редко. У женщин дейтераномалия встречается с частотой 0,

3%, а протаномалии - 0,5%.

Поскольку существует целый ряд профессий, при которых необходимо

нормальное цветовое зрение (например, шоферы, летчики, машинисты,

художники-модельеры) , у всех детей следует проверять цветовое зрение, чтобы

впоследствии учесть наличие аномалий при выборе профессии. В одном из

простых тестов используются “псевдоизохроматические” таблицы Ишихары. На

этих таблицах нанесены пятна разных размеров и цветов, расположенные так, что

они образуют буквы, знаки или цифры. Пятна разного цвета имеют одинаковый

уровень светлоты. Лица с нарушенным цветовым зрением не способны увидеть

некоторые символы (это зависит от цвета пятен, из которых они образованы) .

Используя различные варианты таблиц Ишихары, можно достаточно надежно

выявить нарушения цветового зрения. Точная диагностика возможна с помощью

тестов на смешение цветов, построенных на основе уравнений (1) -(3) .