Доклады Академии наук СССР
1955. Том 103, № 3

БИОФИЗИКА

М. С. СМИРНОВ

РАСПОЛОЖЕНИЕ ЦВЕТОВОСПРИНИМАЮЩИХ ПРИЕМНИКОВ В ФОВЕА ЧЕЛОВЕКА

(Представлено академиком А. Н. Терениным 4 XII 1954)

Цветовое пространство человека трехмерно. Отсюда следует, что наш глаз обладает тремя приемниками с линейно-независимыми кривыми спектральной чувствительности. Можно сделать два принципиально отличающихся предположения о расположении приемников в колбочках: 1) имеется три типа колбочек: красно-, зелено- и синеощущающие; 2) каждая колбочка содержит в себе все три цветовоспринимающие приемника.

Теория всех трех типов колбочек встречает весьма серьезные трудности. Так например, можно было бы ожидать, что острота зрения в монохроматическом красном свете, возбуждающем только один из приемников, окажется ниже, чем в белом свете. Опыт не подтверждает этого предположения ([1, 2]). Для объяснения практически одинаковой остроты зрения в белом и цветном свете сторонники теории трех типов колбочек выдвинули гипотезу «гроздьев», по которой колбочки одного типа расположены группами ([3, 4]). Наличие таких гроздьев в сетчатке действительно могло бы поднять разрешающую силу глаза в цветном свете, однако одновременно появилось бы много особенностей цветового зрения, которых в действительности нет. Мы здесь рассмотрим две такие особенности, отсутствие которых было нами экспериментально доказано *.

Известно, что при так называемой фиксации глазом малого объекта глаз не остается полностью неподвижным, а совершает небольшие движения. При этом изображение объекта перемещается по сетчатке. Если в сетчатке есть гроздья «синих» и «зеленых колбочек, то в ней должны быть красно-слепые области. Поэтому при фиксации малой красной точки она или должна временами «гаснуть» для наблюдения, или глаз должен двигаться так, чтобы ее изображение все время перемещалось только по «красным» гроздьям. То же самое относится и к синей точке. «Гаснут» ли для наблюдателя малые цветные точки, легко проверяется следующим опытом. Наблюдатель одним глазом смотрит на малую точку (видимый угловой диаметр $\sim 0{,}3'$), которую экспериментатор может выключить на короткое время (0,1—0,03 сек.). Наблюдателю предлагают отмечать моменты исчезновения точки. Отсутствие ложных ответов (не соответствующих объективному исчезновению точки) показывает отсутствие «погасаний», вызываемых попаданием изображения точки на гроздья, не чувствительные к этому цвету.

Но, может быть, глаз движется так, что изображение красной точки всегда перемещается по «красным» гроздьям, а изображение синей — по «синим»? Опыты, проведенные нами по методике А. Л. Ярбуса ([5]), показали, что движение глаза при фиксации цветных точек таковы, что изо-

* Мы описываем здесь только основную идею опытов, опуская подробности методики и детали расчетов.

бражения красной и синей точек двигаются по одним и тем же местам сетчатки (см. рис. 1) (опыт производился с точностью, позволяющей регистрировать повороты глаза, вызывающие смещение изображения точки на сетчатке на одну колбочку). Этим доказывается, что в фовеа человека нет гроздьев с диаметром порядка диаметра изображения точки на сетчатке или бо́льших. Поэтому ни о каких гроздьях, увеличивающих остроту зрения (и, следовательно, имеющих диаметр, существенно больший диаметра изображения) не может идти речь.

Другой наш опыт, доказывающий отсутствие гроздьев, заключался в следующем. Испытуемый наблюдает короткие (0,01—0,003 сек.) вспышки малой (0,3′) точки. Его задача — определить цвет вспышки. Объективно они были красные, желтые и зеленые. Совершенно очевидно, что

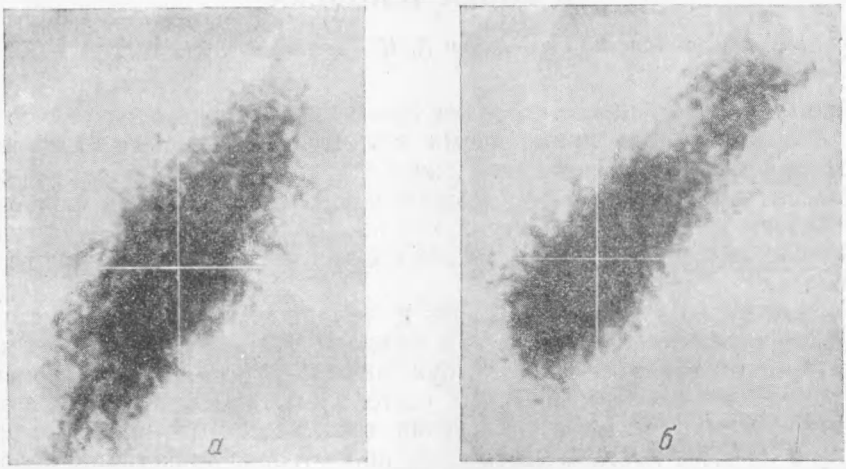


Рис. 1. Записи движений глаза при фиксации точек: *а* — с длиной волны 680 мμ, *б* — 500 мμ. Крестами обозначены соответственные места записей (одинаковые направления оптической оси глаза в пространстве). Сдвигу на одну колбочку соответствует 0,8 мм на записях

если бы в фовеа наблюдателя были гроздья «красных» и «зеленых» колбочек, некоторые желтые вспышки он называл бы красными, а некоторые зелеными. Однако в этом опыте наблюдатели никогда не путали желтых точек с красными или зелеными. Этим опытом тоже доказывается, что в фовеа нет гроздьев с размером порядка диаметра изображения точки на сетчатке *.

Мы видим, что большая разрешающая сила в цветном свете не может быть объяснена наличием гроздьев. Покажем теперь, что она вообще противоречит теории трех типов колбочек. Нами было проведено измерение разрешающей силы глаза человека в монохроматических лучах на тест-объекте, являющемся правильной двумерной решеткой (алюминиевая пластинка с отверстиями диаметром 0,2 мм, с расстоянием между центрами 0,7 мм). Наблюдатель должен был определять направления рядов решетки. Этот вид теста был выбран потому, что он допускает строгий теоретический расчет минимальной плотности колбочек, при которой возможно разрешить тест с данного расстояния. Наши опыты показали, что испытуемые с хорошим зрением разрешают тест в красном

* Этот опыт мог бы служить прямым доказательством того, что в каждой колбочке находятся и зеленый и красный приемники, если бы мы хоть приблизительно знали действительное распределение света в изображении точки на сетчатке. Однако, несмотря на наличие большого числа работ в этой области, таких сведений мы не имеем. К сожалению, работы Г. К. Гуртового ([6], [7]), посвященные этому вопросу, исходят из неверного предположения о характере аберраций глаза.

свете (650 мμ) с расстояния до 230 см. Расчет показывает, что для этого необходимо, чтобы колбочки, содержащие красный приемник, находились друг от друга на расстоянии не свыше 2,6—2,7 μ, т. е. мы получаем, что все колбочки фовеа содержат красный приемник. (По многочисленным и хорошо согласующимся между собой гистологическим данным наименьшее расстояние между центрами соседних колбочек в центральной ямке сетчатки человека лежит между 2,5 и 3,0 μ.)

Если предположить, что только треть колбочек содержит красный приемник, то расстояние между ближайшими «красными» колбочками при их равномерном распределении (что нет скоплений, могущих увеличить разрешающую силу, мы уже доказали) будет не менее 4,3 μ, т. е. заведомо не может обеспечить реально существующей разрешающей силы.

Совершенно то же самое относится к зеленому свету.

Разрешающей силе в синем свете сильно мешает большая хроматическая аберрация глаза и, вероятно, рассеяние света и флуоресценция сред. После исправления «синей близорукости» нам удалось получить разрешающую силу в синем свете (440 мμ), гарантирующую наличие синего приемника в большинстве фовеальных колбочек. Этим, между прочим, доказывается, что существующее мнение о «синей слепоте» фовеа является ошибочным.

Можно указать еще большое количество опытов, противоречащих теории трех типов колбочек. Так например, нами показано, что человек (с достаточно хорошим зрением) может раздельно видеть красную и зеленую точки, центры изображений которых на сетчатке отстоят на 1 μ друг от друга. То, что наблюдатель видит их раздельно, доказывается тем, что он многократно правильно указывает их взаимное расположение при изменении этого положения экспериментатором. Объяснение этого опыта с точки зрения теории трех типов колбочек совершенно невозможно (нельзя разрешить столь близко расположенные неоднородности цвета при расстоянии между красными и зелеными приемниками 2,5 μ). В то же время он легко объясняется в предположении, что каждая колбочка содержит все три приемника.

Итак, каждая фовеальная колбочка человека содержит красный, зеленый и синий приемники. Теория трех типов колбочек ошибочна. Таким образом колбочка является клеткой, которая может находиться в несколько качественно разных состояниях возбуждения (в том числе и одновременно — например, при раздражении белым светом).

Институт биологической физики
Академии наук СССР

Поступило
24 XI 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] A. Koenig, Sitzber. Akad. Wiss., 559 (1897). [2] H. Hartridge, Phil. Trans. Roy. Soc., 232 (1947). [3] Г. Хартридж, Современные успехи физиологии зрения, 1951. [4] С. В. Кравков, Цветовое зрение, 1951. [5] А. Л. Ярбус, ДАН, 96, № 4 (1954). [6] Г. К. Гуртовой, Пробл. физиол. оптики, 8, 357 (1953). [7] Г. К. Гуртовой, Пробл. физиол. оптики, 9, 165 (1950).