

М. ВОРОБЬЕВ

## Экология и эволюция цветового зрения приматов

Более ста лет назад Грант Аллен выдвинул гипотезу о том, что цветовое зрение приматов, птиц и насекомых появилось в качестве адаптации для поиска разнообразно окрашенных плодов и цветков. Однако новые исследования показали, что хорошо развитое цветовое зрение развилось задолго до появления плодов и цветков. Таким образом, оно выгодно многим животным, а не только тем, которые питаются ярко окрашенными плодами. Приматы — единственные плацентарные млекопитающие, обладающие трихроматической системой цветового зрения. Это может означать, что либо трихроматическое зрение особенно выгодно для приматов, либо приматы — единственные плацентарные млекопитающие, способные использовать сигналы от колбочек трех различных типов, различающихся по спектральной чувствительности, либо то и другое вместе. Так как плоды растений — важный компонент питания приматов, трихроматическое зрение могло развиться у последних как специфическая адаптация к поиску плодов. С другой стороны, их трихроматическое зрение могло бы быть адаптацией для решения многих задач одновременно. Сравнительные исследования показывают, что из плацентарных млекопитающих только у приматов присутствуют нейронные структуры, способные использовать сигналы от колбочек дополнительного спектрального типа. На этом основании отсутствие трихроматического зрения у плацентарных млекопитающих, не относящихся к приматам, можно объяснить ограничениями, наложенными на связи между нейронами сетчатки.

**Vorobyev M. Ecology and evolution of primate colour vision<sup>1</sup>.** More than one hundred years ago, Grant Allen suggested that colour vision in primates, birds and insects evolved as an adaptation for foraging on colourful advertisements of plants—fruits and flowers. Recent studies have shown that well developed colour vision appeared long before fruits and flowers evolved. Thus, colour vision is generally beneficial for many animals, not only for those eating colourful food. Primates are the only placental mammals that have trichromatic colour vision. This may indicate either that trichromacy is particularly useful for primates or that primates are unique among placental mammals in their ability to utilise the signals of three spectrally distinct types of cones or both. Because fruits are an important component of the primate diet, primate trichromacy could have evolved as a specific adaptation for foraging on fruits. Alternatively, primate trichromacy could have evolved as an adaptation for many visual tasks. Comparative studies of mammalian eyes indicate that primates are the only placental mammals that have in their retina a pre-existing neural machinery capable of utilising the signals of an additional spectral type of cone. Thus, the failure of non-primate placental mammals to evolve trichromacy can be explained by constraints imposed on the wiring of retinal neurones.

Человек и другие приматы Старого Света, такие как гориллы, шимпанзе, бабуины и макаки, обладают трихроматической системой зрения: у них имеются три типа колбочек для восприятия коротких, средних и длинных волн (рис. 1) с максимумом чувствительности около 440, 530 и 560 нм соответственно (Bowmaker, Astell et al., 1991; Jacobs, 1999). В то же время, для плацентарных млекопитающих, не относящихся к приматам, типично дихроматическое зрение, с колбочками только для коротких и длинных волн (Jacobs, 1993). Трихроматическое зрение приматов Старого Света сформировалось око-

<sup>1</sup> *Clinical and Experimental Optometry*. 2004. V. 87. № 4—5. P.230—238.

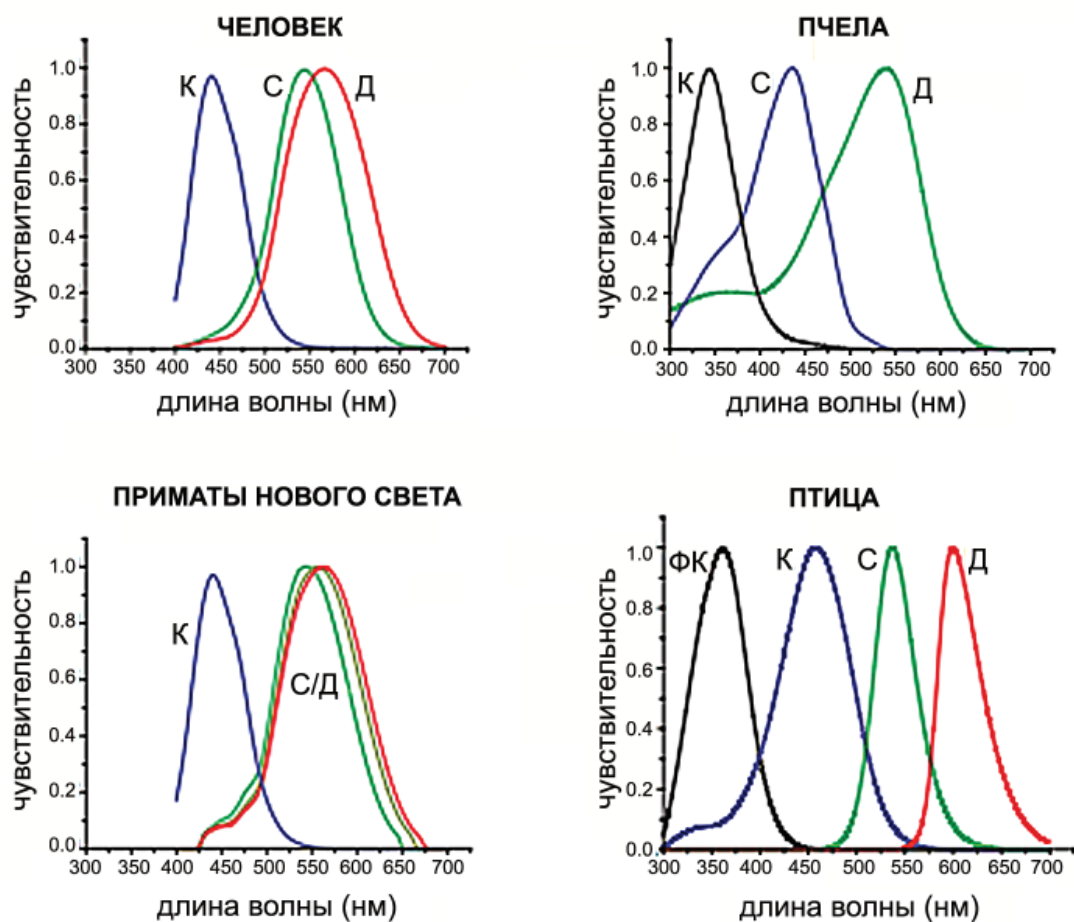


Рис. 1. Спектральная чувствительность фоторецепторов человека (Smith, Pokorny, 1975), примата Нового Света — игрунки *Callithrix jacchus* (Tovée et al., 1992), медоносной пчелы *Apis mellifera* (Reitsch et al., 1992) и птицы - лазоревки *Parus caeruleus* (Hart et al., 2000). У примата Нового Света имеются три пигмента, чувствительных к средим и длинным волнам. Видно, что у приматов диапазоны чувствительности средне- и длинноволновых пигментов сильно перекрываются, тогда как и у пчел и у птиц область перекрытия невелика. У дневных птиц и рептилий диапазоны чувствительности пигментов сужаются благодаря светофильтрам — окрашенным мясляным каплям. К, С,, Д — пигменты, чувствительные соответственно к коротким, средним и длинным волнам, соответственно. ФК — дополнительный коротковолновый пигмент птиц, ближе к фиолетовой области.

ло 40 миллионов лет назад на основе дихроматического зрения их предков, путем дубликации гена, отвечающего за синтез светочувствительного пигмента колбочек, которые воспринимают длинные волны (Jacobs, 1993; Yokoyama, 2000; Jacobs, Rowe, 2004). Чтобы понять, какие преимущества дает приматам трихроматическая система, мы должны сравнить их цветовое зрение с таковым у других животных. Тогда как цветовое зрение приматов устроено сложнее, чем у прочих млекопитающих, у многих позвоночных оно развито лучше, чем у нас. Рыбы, рептилии и птицы часто имеют по четыре типа колбочек (Bowmaker, 1979; Bowmaker, Thorpe, Douglas, 1991; Loew, Govardovskii, 2001; Govardovskii, Zueva, 1977). Установлено, что у золотых рыбок, черепах и птиц сигналы от этих колбочек комбинируются, обеспечивая тетрахроматическое зрение (Neumeier, 1985; Arnold, Neumeier, 1987; Palacios, Varela, 1992; Osorio et al., 1999). У многих беспозвоночных также имеется более трех типов светочувствительных клеток. Возможно, что наиболее сложная система цветового зрения развилась у представителей стоматопод (ракообразные) — креветок-богомолов *Odontodactylus scyllarus*. У них имеется 16 спектральных типов светочувствительных клеток, из которых 12 используются в цветовом зрении (Cronin, Marshall, 1989; Marshall, Oberwinkler, 1999).

### Эволюционная история цветового зрения позвоночных

Современные позвоночные относятся к двум различным ветвям эволюции. Рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие принадлежат к ветви челюстных. Миноги и миксины являются единственными ныне живущими представителями ветви бесчелюстных (Long, 1995). Происхождение миног датируется нижним кембрием, приблизительно 540 миллионов лет назад (Shu et al., 2003). Молекулярный анализ показал, что зрительные пигменты колбочек челюстных позвоночных относятся к четырем различным классам (Yokoyama, 2000; Jacobs, Rowe, 2004). В настоящее время те же самые классы пигментов обнаружены и у бесчелюстного позвоночного — миноги *Geotria australis* (Collin et al., 2003; Collin, 2004). Из этого следует, что четыре зрительных пигмента имелись в глазах позвоночных еще до расхождения ветвей челюстных и бесчелюстных. Таким образом, древние позвоночные в период более чем 540 миллионов лет назад могли обладать тетрахроматической системой зрения.

У наземных позвоночных древняя тетрахроматическая система усовершенствована с помощью цветных фильтров сетчатки — окрашенных масляных капель (Walls, 1942). С помощью этих фильтров сужаются области спектра, в которых диапазоны чувствительности колбочек перекрываются. В результате увеличивается количество цветов, которые животное способно различить (Govardovskii, 1983; Vorobyev, 2003). Окрашенные капли имеются в глазах дневных птиц и рептилий, а также наиболее близких родственников ныне живущих наземных позвоночных — двоякодышащих рыб (Robinson, 1994; Marshall et al., 2004). Таким образом, окрашенные капли и четыре зрительных пигмента присутствовали, вероятно, в сетчатке общего предка всех наземных позвоночных и двоякодышащих рыб приблизительно 400 миллионов лет назад (Long, 1995). В дальнейшем и масляные капли и некоторые зрительные пигменты у многих групп рыб и наземных позвоночных были утрачены (Walls, 1942; Goldsmith, 1990; Lythgoe, 1979; Bowmaker et al., 1994). Большинство плацентарных млекопитающих пользуются дихроматической системой зрения, так как, перейдя к ночному образу жизни, наши предки утратили колбочки двух спектральных типов (Walls, 1942; Goldsmith, 1990). Некоторые приматы, ведущие ночной образ жизни (ночные обезьяны и галаго), а также морские млекопитающие утратили также и ген, кодирую-

ший пигмент, чувствительный к коротковолновому излучению. У них зрение стало монохроматическим, с пигментом только одного типа — для длинноволнового излучения (Jacobs, Neitz, Neitz, 1996; Fasick, Cronin, Hunt, Robinson, 1998).

Если потеря зрительных пигментов случалась многократно, то дупликация генов, отвечающих за зрительные пигменты колбочек, имела место лишь несколько раз в течение последних 540 миллионов лет эволюции зрения позвоночных (Yokoуama, 2000; Jacobs, Rowe, 2004). Среди наземных позвоночных дупликация таких генов была обнаружена только у приматов и, недавно, у летучих мышей — крыланов Фишера *Haplonycteris fischeri* (Wang, Oakley, Mower et al., 2004). Дупликация гена, кодирующего пигмент, чувствительный к длинноволновому излучению, которая и привела к равномерному трихроматическому зрению у всех приматов Старого Света, произошла, вероятно, после разделения этой ветви и приматов Нового Света, примерно 40 миллионов лет назад (Yokoуama, 2000; Jacobs, Rowe, 2004; Hunt et al., 1998; Mollon, 1989). Равномерное трихроматическое зрение появилась независимо также у одного вида приматов Нового Света — ревунов (Jacobs, Neitz, Deegan, Neitz, 1996; Jacobs et al., 1981). Другие приматы Нового Света не обладают трихроматическим зрением, но у них есть полиморфные гены, отвечающие за пигменты колбочек, чувствительные к средним и длинным волнам (Yokoуama, 2000; Jacobs, Rowe, 2004; Mollon, 1989; Jacobs, et al., 1981; Mollon et al., 1984; Bowmaker et al., 1987). Кроме того, у некоторых низших приматов (Prosimia), таких как лемуры, также имеются полиморфные гены для «длинноволновых» колбочек (Tan, Li, 1999). Было предложено несколько возможных причин, ведущих к появлению трихроматического зрения приматов, а также цветового зрения в целом (Mollon, 1989; Allen, 1879; Polyak, 1957; Jacobs, 1981; Rubin, Richards, 1982; Maximov, 2000; Osorio, Vorobyev, 1996; Vorobyev, Menzel, 1999). Вероятно, самое популярное объяснение состоит в том, что цветовое зрение появилось как адаптация к поиску ярко окрашенных объектов, таких как плоды и цветки (Mollon, 1989; Allen, 1879; Polyak, 1957; Osorio, Vorobyev, 1996; Vorobyev, Menzel, 1999; Sumner, Mollon, 2000; Regan et al., 1998; Regan et al., 2001).

### **Цветовое зрение как адаптация к поиску ярко окрашенных объектов**

Гипотеза о том, что цветовое зрение насекомых, птиц и млекопитающих представляет собой результат коэволюции с цветками и плодами растений, впервые была выдвинута в конце XIX столетия известным канадским автором Грантом Алленом (Allen, 1879). Он сформулировал эту гипотезу в таком виде: «Насекомые порождают цветки. Цветки порождают чувствительность к цвету у насекомых. Чувствительностью к цвету порождается чувство цвета. Чувство цвета порождает бабочек и блестящих жуков. Птицы и звери порождают плоды у растений. Плоды порождают чувство цвета у птиц и зверей. Чувство цвета порождает внешнюю окраску колибри, попугаев и обезьян. Предки человека, питавшиеся плодами, породили в нем такое же чувство и оно, в конечном счете, порождает искусство цвета у человека». Из предположения о том, что цветовое зрение, цветки и плоды эволюционировали совместно, следует, что у животных, питающихся ярко окрашенными плодами или на цветках, восприятие цвета должно быть хорошо развито, тогда как у видов, полагающихся на другие источники пищи, оно должно быть менее развито или вообще отсутствовать.

В те времена, когда Аллен предложил свое объяснение происхождения цветового зрения и окраски растений и животных, знания о цветовом зрении животных основывались, как правило, на наблюдениях за их поведением и окраской. Например, при-

существование ярко окрашенных перьев у птиц приводило к заключению, что те различают цвета (Allen, 1879). В последние три десятилетия накоплены обширные данные о зрительных пигментах и спектральной чувствительности фоторецепторов животных (Yokoyama, 2000; Jacobs, Rowe, 2004; Hart, 2001; Collin, 2004; Bowmaker, 1991; Kelber et al., 2003).

Эти данные не подтверждают гипотезу коэволюции цветового зрения птиц и насекомых с окраской цветков и плодов. Птицы, питающиеся плодами, и черепахи, корма которых окрашены в зеленый и коричневый цвет, сравнимы по спектральной чувствительности колбочек (Loew, Govardovskii, 2001; Govardovskii, Zueva, 1977; Hart, 2001). Фоторецепторы пчел, кормящихся на цветках, практически идентичны фоторецепторам хищных ос (Reitsch et al., 1992). Присутствие многих зрительных пигментов у миноги (19) и окрашенных масляных капель у двоякодышащих рыб (Robinson, 1994; Marshall, Collin, Hart et al., 2004) показывает, что цветовое зрение было хорошо развито у позвоночных задолго до появления плодов и цветков.

У приматов, однако, трихроматическое зрение развилось на основе дихроматического зрения их предков уже после того, как окрашенные плоды стали привлекать птиц (Beck, 1976). Поэтому трихроматическое зрение приматов могло бы появиться как специальная адаптация для поиска плодов. Позднее окраска плодов могла бы адаптироваться к особенностям зрения приматов, что привело бы к коэволюции (Mollon, 1989). Анализ спектров отражения плодов и листьев, по-видимому, подтверждает эту гипотезу (Osorio, Vorobyev, 1996; Sumner, Mollon, 2000; Regan et al., 1998; Regan et al., 2001). С другой стороны, цветовое зрение могло бы развиваться у приматов как адаптация для решения многих задач, а не только для поиска плодов.

### Преимущества цветового зрения

Люди и животные часто вынуждены искать и распознавать различные предметы в условиях неравномерного и переменчивого освещения. Эту задачу можно решить, сравнивая сигналы от рецепторов, настроенных на разные участки видимого спектра, другими словами, используя цветовое зрение (Rubin, Richards, 1982; Maximov, 2000). При затенении освещенность обычно сильно варьирует. При этом сигналы от колбочек, имеющих разную спектральную чувствительность, изменяются приблизительно в одной и той же пропорции. Вследствие этого пропорционального изменения соотношение интенсивности сигналов (полученное делением интенсивности одного сигнала на интенсивность другого или вычитанием их логарифмов) остается неизменным при изменении освещенности (Foster, Nascimento, 1994).

Вероятно, реальные системы цветового зрения используют цветовые сигналы, которые приблизительно соответствуют этому способу компенсировать вариации освещенности (Foster, Nascimento, 1994). Неравномерная освещенность типична для лесов, а также на мелководье, где отражение света от водной поверхности приводит к значительным вариациям освещенности (Mollon, 1989; Maximov, 2000). Цветовое зрение первых позвоночных могло бы появиться как адаптация к неравномерной освещенности в их мелководных местообитаниях (Maximov, 2000). Лесные животные, в том числе многие приматы, возможно, используют цветовое зрение, чтобы найти и распознать неравномерно освещенные предметы (Mollon, 1989). Если же освещение равномерно, то цветовое зрение все же помогает нам обнаруживать предметы на пятнистом фоне — например, фрукты на фоне беспорядочно ориентированных листьев (Mollon, 1989).



Цвета также служат для идентификации свойств предметов. Например, плоды можно различать по цвету (Mollon, 1989). Тогда для обнаружения и различения предметов требуется лишь простое сравнение сигналов от фоторецепторов, имеющих разную спектральную чувствительность, хотя для определения свойств предмета требуется более сложная обработка сигналов (Pokorny et al., 1991). Цвет какой-либо поверхности зависит как от её отражательных характеристик, так и от спектра освещения (там же). Чтобы идентифицировать предмет при переменном освещении, мы должны знать, в каких областях спектра отражает поверхность, и игнорировать изменения её цвета, вызванные изменениями цвета освещения. Другими словами, наше зрение должно обладать константностью цветовосприятия (Pokorny et al., 1991). Такая константность присуща зрению человека и многих животных (Pokorny et al., 1991; Neumeier, 1981). Было предложено большое число способов обработки зрительных сигналов, обеспечивающих константность цветовосприятия (Foster, Nascimento, 1994; Pokorny et al., 1991; Land, 1986; Brainard, Freeman, 1997). Однако мы до сих пор не знаем, как эта обработка осуществляется в сетчатке и в мозге человека. Более того, мы не знаем, какой именно способ (или способы) используется человеком в реальности (Pokorny et al., 1991; Foster, 2003).

### Преимущества трихроматического зрения приматов

Приблизительно 2% всех мужчин — дихроматики, у которых отсутствуют колбочки, чувствительные либо к длинноволновому излучению (протанопия), либо к средневолновому (дейтеранопия) (Pokorny et al., 1979). Такое зрение, возможно, похоже на то, которым обладали наши дихроматические предки. Анализ трудностей, которые испытывают дихроматики при восприятии цветов, помогает оценить преимущества трихроматического зрения. Первое детальное описание нарушений цветового восприятия, вызванных отсутствием одного из зрительных пигментов, было сделано в конце XVIII столетия Джоном Дальтоном, который сам страдал такими нарушениями. Полагая, что нарушения вызваны неким синим фильтром в его глазах, Дальтон распорядился исследовать их после его смерти (1844). Передняя камера глаза и хрусталик Дальтона оказались нормальными для человека его возраста (Mollon et al., 1997). Современные же исследования сохранившихся тканей из глаз Дальтона показали, что у него отсутствовал пигмент, чувствительный к средним волнам, т.е. он страдал дейтеранопией (там же). Впервые Дальтон стал подозревать, что он неправильно воспринимает цвета, в возрасте 20 лет (Mollon et al., 1997; Dalton, 1997). Обычно дихроматики обнаруживают нарушения в своем цветовом восприятии в относительно позднем возрасте или же когда эти нарушения обнаруживаются специальными тестами. Отсюда следует, что многие задачи, возникающие в повседневной жизни, можно решать, используя только два спектральных типа колбочек. Более того, успешная эволюция млекопитающих с дихроматическим зрением показывает, что оно достаточно для решения многих задач в самых разнообразных местообитаниях.

Наиболее очевидный недостаток дихроматического зрения — это неспособность различать некоторые цвета, которые трихроматики легко идентифицируют как разные, например, определенные оттенки зеленого, желтого, оранжевого и красного. Эта неспособность мешает находить красные, оранжевые и желтые плоды на пятнистом фоне листвы. Так как плоды составляют важную часть рациона приматов, трихроматическое зрение могло появиться как специальная адаптация для поиска пищи (Mollon, 1989; Allen, 1879; Polyak, 1981). Теоретические построения также показывают, что трихро-

матики должны превосходить дихроматиков при оценке спелости плодов по их цвету (Sumner, Mollon, 2000). Еще один биологически важный набор стимулов — это множество красноватых оттенков, порождаемых цветом крови. Неспособность обнаружить присутствие крови в образцах для медицинского анализа создает проблемы для медицинских работников — дихроматиков (Spalding, 1999). Они также неспособны различать изменения цвета кожи, вызванные различными заболеваниями (Steward, Cole, 1989).

Так как оттенки цвета кожи помогают нам оценивать эмоциональное состояние и состояние здоровья, неспособность дихроматиков воспринимать слабые изменения этих оттенков может мешать им при социальных взаимодействиях. Для многих приматов характерен красный цвет половых признаков (Dixson, 1998). Например, у самок многих низших обезьян и гоминид Старого Света в период овуляции кожа вокруг промежности приобретает красный цвет (Dixson, 1998). Таким образом и половой отбор мог бы также играть роль в эволюции трихроматического зрения приматов.

Потеря колбочек какого-либо спектрального типа нарушает способность классифицировать цвета. В целом, трихроматическое зрение важно для идентификации предметов на основе их цвета. Джон Дальтон писал: «Я всегда считал, хотя редко говорил об этом, что названия некоторых цветов необдуманно. Термин *розовый*, происходящий от названия цветка (гвоздика, pink), представляется вполне естественным; однако, когда вместо *розовый* говорят *красный*, мне это кажется совершенно неуместным. По-моему, следовало бы говорить *синий*, так как розовый и синий выглядят для меня очень близкими, а розовый и красный — едва ли родственными друг другу» (Dalton, 1997).

Дихроматики не могут полностью разобраться в общепринятых названиях цветов, поскольку что они плохо различают одну из трех характеристик цвета, именно, оттенок, насыщенность и яркость. По шкале яркости цвета варьируют от темного до светлого, по шкале насыщенности — от бесцветного (оттенков серого) до насыщенного (монохроматическое излучение). Оттенок — это такая характеристика цвета, которая остается относительно неизменной при изменении яркости и насыщенности (Pokorny et al., 1991; Wyszecki, Stiles, 1982). Названия основных цветов, таких как красный, зеленый и синий, относятся к шкале оттенков. Исключения из этого правила редки: например, коричневый цвет может отличаться от желтого только яркостью. В русском языке о ненасыщенном синем цвете говорят *голубой*, а термин *синий* относится к насыщенному синему (Lyons, 1995).

С точки зрения дихроматика, белый цвет может восприниматься так же, как монохроматическое излучение определенной длины волны. Эта длина волны представляет собой дихроматическую точку эквивалентности (dichromatic confusion point). Кроме того, спектрально чистые цвета могут восприниматься дихроматиками так же, как сумма некоторого монохроматического и белого излучения (Wyszecki, Stiles, 1982). По этой причине дихроматики способны делить цвета только на два оттенка: с длиной волны более короткой, чем точка эквивалентности, либо с более длинной. Трихроматики, напротив, способны воспринимать разные оттенки как континуум.

Из всех названных характеристик цвета, оттенок содержит наиболее надежную информацию о свойствах отражающей поверхности. Яркость же в условиях неравномерной освещенности — ненадежная характеристика, так как она зависит от освещения (Mollon, 1989). Насыщенность также может значительно изменяться в зависимости от угла между освещаемой поверхностью, источником света и наблюдателем (Zaidi, 2001).

Следовательно, способность трихроматиков различать континуум оттенков позволяет надежно распознавать предметы при изменяющихся освещенности и угле зрения.

Наконец, трихроматическое зрение приматов может быть полезным при тусклом освещении. При естественном освещении поток фотонов в коротковолновой части спектра обычно слаб. Поэтому колбочки коротковолнового типа теряют способность адекватно реагировать при тусклом освещении (Wyszecki, Stiles, 1982). Соответственно, дихроматики в таких условиях перестают различать цвета, так как не могут использовать для этого соотношение сигналов от длинно- и коротковолновых колбочек. Трихроматы же, у которых есть и длинно- и средневолновые колбочки, в принципе могут сравнивать поступающие от них сигналы и все еще различать цвета, даже если освещение оказывается слишком тусклым для коротковолновых колбочек.

Однако при тусклом освещении на восприятие сильнее влияют случайные колебания интенсивности потока фотонов. Этот фотонный шум может исказить различие между сигналами от длинноволновых и коротковолновых колбочек и свести на нет всякие преимущества трихроматического зрения. Важно отметить, что на рассвете и в сумерках возрастает относительная величина потока квантов в коротковолновой области (Munz, McFarland, 1973). На этом основании было выдвинуто предположение, что в сумерках млекопитающие используют колбочки коротковолнового типа, чтобы повысить контрастность (Reichl et al., 2000).

### **Влияние трихроматической системы зрения на восприятие пространства**

У животных с дихроматическим зрением плотность длинноволновых колбочек значительно выше, чем коротковолновых. Следовательно, восприятие пространственных характеристик рассматриваемого объекта обеспечивается в основном или даже исключительно длинноволновыми колбочками (Jacobs, 1993). У человека длинно- и средневолновые колбочки в одинаковой степени участвуют в различении яркости. Это обстоятельство может отрицательно сказываться на восприятии пространства по двум причинам:

1. Оптические свойства человеческого глаза определяются разрешающей способностью мозаики длинно- и средневолновых колбочек в сетчатке (Williams et al., 1991). Максимальное разрешение пространственных характеристик определяется свойствами этих колбочек. Так как спектральная чувствительность колбочек длинно- и средневолнового типа различается, информация о яркости, поступающая от колбочки зависит от того, к какому типу она принадлежит. Это различие в сигналах создает помехи для пространственного разрешения (Williams, Sekiguchi, Haake et al., 1991). Случайные вариации плотности колбочек в сетчатке также могут быть помехой для восприятия пространственных характеристик (Williams et al., 1991).

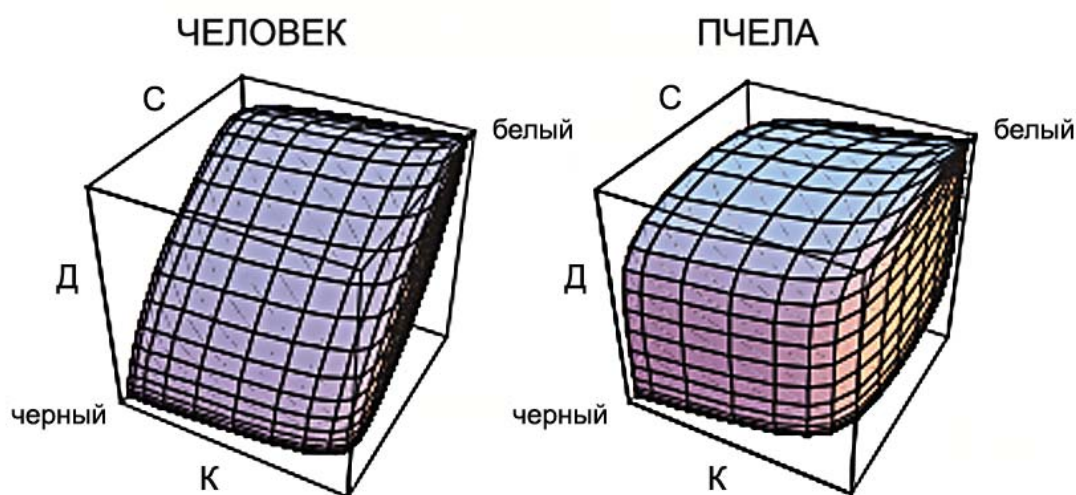
2. Хроматические аберрации не позволяют максимально сфокусировать свет одновременно на колбочках разных спектральных типов (Wyszecki, Stiles, 1982). Следовательно, использование колбочек более чем одного спектрального типа может ухудшить пространственное разрешение.

Было также выдвинуто предположение о том, что дихроматики могут превосходить трихроматиков при ночном освещении (Verhulst, Maes, 1998), хотя темновой порог чувствительности дихроматиков по-видимому, близок к порогу трихроматиков (Simunovic, Regan, Mollon, 2001). Не исключено также, что дихроматики могут иметь преимущество и при сумеречном освещении (Simunovic et al., 2001).



### Настройка зрительных пигментов

У приматов диапазоны спектральной чувствительности длинно- и средневолновых колбочек в значительной степени перекрываются, но у большинства животных существенного перекрытия не наблюдается (Goldsmith, 1990). Например, у дневных птиц и рептилий диапазоны чувствительности сужены и перекрытие уменьшено вследствие фильтрации света окрашенными каплями масла (Loew, Govardovskii, 2001; Hart, 2001; Walls, 1942). У пчел максимумы чувствительности фоторецепторов расположены приблизительно равномерно по всей длине спектра (Peitsch et al., 1992), вследствие чего область перекрытия диапазонов чувствительности этих рецепторов также уменьшается. Математическое моделирование показывает, что уменьшение области перекрытия приводит к увеличению количества цветов, которые животное может различить (рис. 2) (Govardovskii, 1983; Vorobyev, 2003; Vorobyev, Menzel, 1999; Vorobyev et al., 1998). Таким образом, естественный отбор мог способствовать уменьшению перекрытия.



**Рис. 2.** Распределение цветов предметов в цветовом пространстве человека и пчелы. Каждый цвет представлен точкой в трехмерном пространстве, три оси которого соответствуют количеству квантов света, поступающих соответственно на коротко-, средне- и длинноволновые фоторецепторы. Цвета предметов образуют конфигурацию, которая занимает только часть пространства (Vorobyev, 2003; Wyszecki, Stiles, 1982). Объем этой конфигурации отражает общее число цветов, которые может различить зрительная система (Vorobyev, 2003). У конфигурации имеются две крайние точки, одна из которых соответствует идеально черной поверхности, а другая — поверхности, идеально отражающей белый цвет. Если бы диапазоны чувствительности фоторецепторов не перекрывались, конфигурация, соответствующая различаемым цветам, занимала бы все трехмерное пространство, изображенное на рисунке. Если же диапазоны перекрываются, конфигурация заполняет только часть этого пространства. То же самое касается зрительной системы, в которой перекрытие диапазонов невелико, как, например, у птиц (Vorobyev, Menzel, 1999), которые различают цвета лучше человека. В представленной здесь схеме не учитывается, что некоторые цвета могут быть важнее для животного, чем другие. К, С, Д, — пигменты, чувствительные соответственно к коротким, средним и длинным волнам.

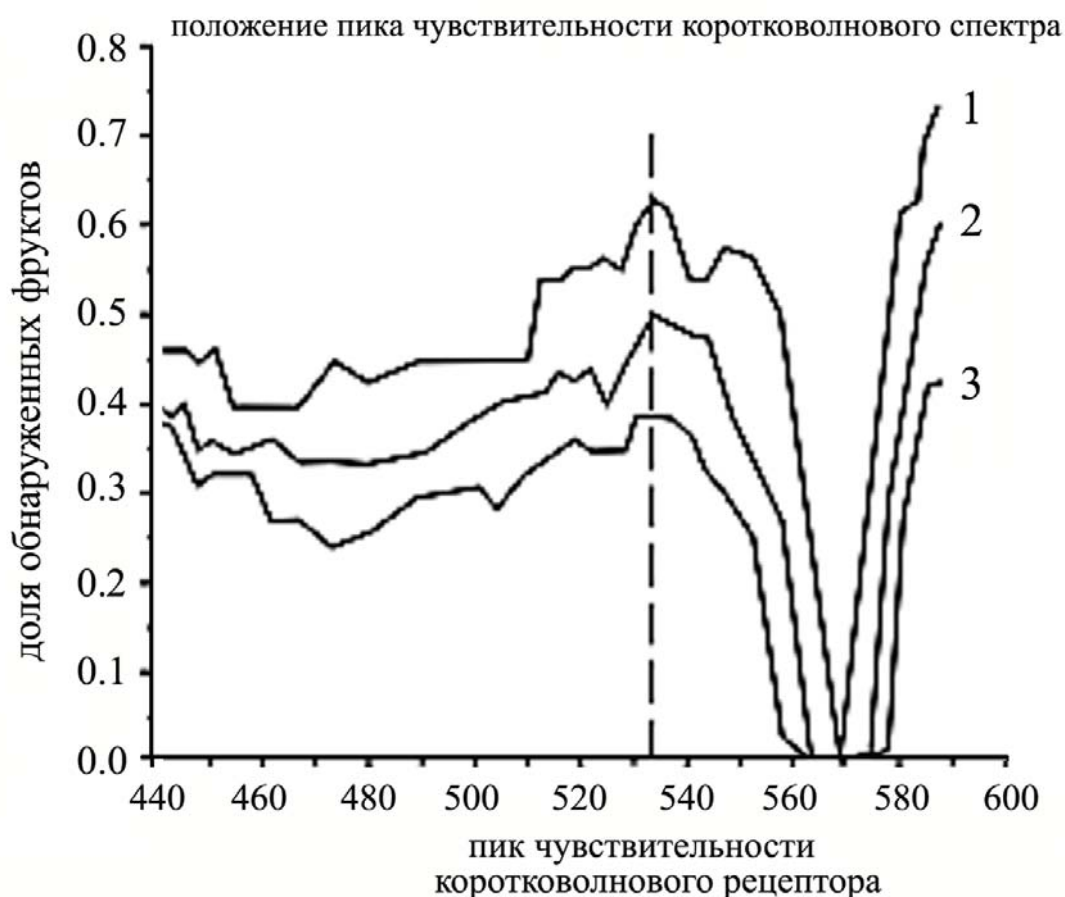
Перекрытие диапазонов чувствительности длинно- и коротковолновых колбочек можно объяснить несколькими способами.

1. Перекрытие может быть следствием ограничений, наложенных на эволюцию зрительных пигментов. Так как дивергенция длинно- и средневолновых зрительных пигментов предковых млекопитающих имела место относительно недавно, диапазоны их чувствительности, возможно, еще не стали оптимальными. Кроме того, из предковых длинно- и средневолновых зрительных пигментов мог развиваться и коротковолновый пигмент — путем смещения чувствительности в сторону коротких волн (Goldsmith, 1990).

Однако подобные объяснения могут оказаться необоснованными. Во-первых, исследование чувствительности колбочек у близкородственных видов рыб показало, что смещение спектральной чувствительности может происходить в ходе эволюции очень быстро (Bowmaker et al., 1994). Во-вторых, у некоторых млекопитающих имеется длинноволновый пигмент, пик чувствительности которого смещен к коротким волнам в большей степени, чем пик средневолнового пигмента человека (530 нм). У крыс, например, пик чувствительности длинноволнового пигмента приходится на 510 нм (Neitz, Jacobs, 1986). Таким образом, более вероятно, что естественный отбор способствовал перекрытию диапазонов чувствительности длинно- и средневолновых колбочек у приматов. Так как у большинства животных диапазоны чувствительности колбочек не перекрываются (Goldsmith, 1990), давление естественного отбора, определившее спектральную чувствительность колбочек приматов отличалось, по-видимому, от того давления, которое направляло эволюцию цветового зрения у других животных.

2. Тогда как увеличение различий в чувствительности колбочек способствует различению цветов, потребность в различении пространственных характеристик могла бы приводить к уменьшению различий в чувствительности длинно- и средневолновых колбочек. Спектральный анализ зрительных сигналов в естественной обстановке показывает, что близость в чувствительностях длинно- и средневолновых колбочек человека приводит к снижению разницы в интенсивности сигналов, передающих яркость, которые генерируются длинно- и средневолновыми колбочками (см. выше), и, следовательно, к снижению помех для пространственного разрешения (Osorio et al., 1998). Необходимость избегать искажения цветов также может быть причиной этой близкой чувствительности (см. выше). Необходимо отметить, что рыбы (Shaerer, Neumeier, 1996) и птицы (Jones, Osorio, 2004) при рассматривании ярких объектов используют, вероятно, колбочки только одного типа — именно, содержащие пигмент, чувствительный к длинным волнам. Следовательно, необходимость различать яркость не влияет у рыб и птиц на положение диапазонов чувствительности других колбочек.

3. Зрительные пигменты приматов могут быть настроены на рассматривание предметов определенного типа. Согласно гипотезе Аллена (Jacobs, 1981), трихроматическое зрение приматов представляет собой специфическую адаптацию для поиска плодов (Mollon, 1989; Allen, 1879; Polyak, 1981; Osorio, Vorobyev, 1996; Sumner, Mollon, 2000; Regan et al., 1998; Regan et al., 2001). Анализ спектра света, отраженного от плодов, которые употребляет человек, показал, что расстояние между пиками чувствительности длинно- и средневолновых колбочек близко к расстоянию, оптимальному для обнаружения плодов на фоне листвы (Maksimov, 2000) (рис. 3). Этот результат позднее был подтвержден анализом спектра плодов, которые употребляют приматы в дождевом лесу (Sumner, Mollon, 2000; Regan et al., 1998; Regan et al., 2001). Молодые листья имеют красноватый оттенок и также составляют важную часть рациона приматов (Lucas et al.,



**Рис.3.** Обнаружение фруктов дихроматической системой зрения на пятнистом фоне листвы (Osorio, Vorobyev, 1996). Положение пика чувствительности длинноволнового фоторецептора не изменяется, а коротковолнового — варьирует. Измерялись спектры отражения фруктов, доступных в магазинах Европы. Фрукт считался обнаруженным, если расстояние между его цветом и цветом каждого листа превышало некоторое пороговое расстояние в цветовом пространстве дихроматической системы зрения. Вычисления проведены для трех пороговых расстояний, отмеченных на рисунке цифрами 1, 2 и 3. При неизменном положении пика чувствительности длинноволнового рецептора, число различаемых фруктов достигает максимума, когда положение коротковолнового рецептора оказывается близким к положению средневолнового рецептора человека. Таким образом, расстояние между пиками чувствительности средне- и длинноволнового рецепторов человека близко к расстоянию, оптимальному для обнаружения фруктов, если для этого используется соотношение сигналов от средне- и длинноволновых рецепторов. Пунктирная линия указывает положение пика чувствительности средневолнового рецептора человека.

2003). Было выдвинуто предположение, что трихроматическое зрение появилось у приматов скорее как адаптация для поиска красных листьев, а не фруктов (Dominy, Lucas, 2001). Действительно, из всех приматов Нового Света, только ревуна обладает равномерным трихроматическим зрением (Jacobs, Neitz, Deegan, Neitz, 1996), и он питается в основном листьями (Lucas et al., 2003). Однако в целом, для рациона приматов важны и листья и плоды, поэтому более вероятно, что зрительные пигменты приматов настроены на оба рода пищевых объектов (Sumner, Mollon, 2003).

### **Почему плацентарные млекопитающие, не относящиеся к приматам, — дихроматики?**

Трихроматическое зрение приматов — результат дубликации гена, ответственного за синтез длинноволнового пигмента. Это может означать, что трихроматическое зрение для них исключительно важно, либо только они, в отличие от прочих плацентарных, способны использовать сигналы от колбочек с тремя разными диапазонами чувствительности, либо то и другое вместе. Из всех млекопитающих, только в сетчатке приматов имеются карликовые ганглионарные клетки (Tompson, 1991). У приматов с дихроматическим зрением эти клетки передают информацию о пространственных характеристиках объекта, но у приматов-трихроматиков они передают также информацию о цвете, получаемую от длинно- и средневолновых колбочек (Lee, 1999; Martin, 1998). Центр рецептивного поля карликовой ганглионарной клетки может принимать сигнал только от одной длинно- или средневолновой колбочки, но на периферию этого поля поступают сигналы от колбочек обоих типов (Lee, 1999; Martin, 1998). Сравнение сигналов в центре и на периферии позволяет воспринимать различия между цветами. Таким образом, нервные пути, изначально предназначенные для различения пространственных признаков объекта, используются трихроматиками также для различения цветов (Lee, 1999; Martin, 1998). Отсутствие карликовых ганглионарных клеток у других плацентарных млекопитающих (Tompson, 1991) могло препятствовать развитию у них трихроматического зрения.

### **Цветовое зрение у приматов Нового Света**

В отличие от приматов Старого Света, их представители в Новом Свете (Platyrrhini) не обладают трихроматическим зрением с равномерным восприятием цветов. Вместо этого у них есть полиморфные гены, отвечающие за синтез средне- и длинноволновых пигментов (Hunt et al., 1998; Jacobs et al., 1981; Mollon, Bowmaker, Jacobs, 1984; Bowmaker et al., 1987). Так как полиморфный ген находится в X-хромосоме, самцы приматов Нового Света, у которых имеется только одна X-хромосома, являются дихроматиками. У них имеются коротковолновые и, кроме того, либо средневолновые, либо длинноволновые колбочки. У гетерозиготных самок, с двумя X-хромосомами, имеются как средне-, так и длинноволновые колбочки, помимо коротковолновых (Hunt et al., 1998; Jacobs et al., 1981; Mollon et al., 1984; Bowmaker et al., 1987). У одного из приматов этого региона, ревуна р. *Alouatta*, развилось равномерное трихроматическое зрение в результате дубликации гена, ответственного за синтез пигмента, чувствительного к средним и длинным волнам — независимо от приматов Старого Света (Jacobs, Neitz, Deegan, Neitz, 1996). У других приматов Нового Света полиморфный ген отвечает за синтез от трех до пяти пигментов, чувствительных к длинным и средним волнам (Hunt et al., 1998). Разные комбинации этих пигментов порождают у гетерозиготных самок разные типы трихроматического зрения. Цветовое зрение тех особей-трихроматиков,



у которых диапазоны спектральной чувствительности средне- и длинноволновых пигментов сильно различаются, подобно зрению человека. Зрение же особей с небольшим различием диапазонов подобно зрению людей-трихроматиков с недостатками цветового зрения.

Как и у всех приматов, в сетчатке обезьян Нового Света имеются карликовые ганглионарные клетки (Martin, 1998). Это дает возможность сравнивать сигналы, поступающие в мозг от длинно- и средневолновых колбочек. Действительно, этологические и физиологические исследования показывают, что гетерозиготные самки приматов Нового Света обладают трихроматическим зрением (Martin, 1998; Tove et al., 1992; Elston, 2002). Наличие полиморфизма зрительных пигментов, чувствительных к длинным и средним волнам (но не равномерного трихроматического зрения) у других обезьян Нового Света может говорить о том, что этот полиморфизм имеет адаптивное значение (Mollon, 1989). С другой стороны, отсутствие равномерного трихроматического зрения и у них, и у *Prosimia*e может объясняться тем, что эволюции последнего могут препятствовать и другие факторы помимо отсутствия карликовых ганглионарных клеток.

Адаптивная ценность полиморфизма пигментов может заключаться в том, что популяция состоит из особей с разными системами зрения, так что разные особи получают преимущество при поиске разных плодов. В результате такая полиморфная популяция могла бы оказаться более успешной, чем популяция трихроматиков с одинаковым зрением (Mollon, 1989, Regan et al., 1998; Regan et al., 2001). Однако анализ спектров отражения плодов, поедаемых одной из обезьян Нового Света — тамарином, показал, что особи-трихроматики с большим различием в спектральной чувствительности длинно- и средневолновых пигментов должны иметь преимущество при поиске любых плодов. Другими словами, группа нормальных трихроматиков будет обнаруживать плоды эффективнее, чем полиморфная группа (Osorio et al., неопубл.). Следовательно, отсутствие равномерного трихроматического зрения у приматов Нового Света логичнее объяснить наличием ограничений, накладываемых на эволюцию зрения.

Чтобы пользоваться трихроматическим зрением, необходимо иметь:

1. Соответствующий набор колбочек;
2. Механизмы в сетчатке, способные сравнивать сигналы от колбочек с разной спектральной чувствительностью и надежно передавать их в мозг;
3. Мозг, способный анализировать сигналы, посылаемые трихроматической системой зрения.

Сравнительные исследования анатомии мозга макака (Старый Свет) и игрунки (Новый Свет) выявили различия в сложности тех областей зрительной коры мозга (Elston, 2002), которые у обезьян Старого Света отвечают за константность цветоразличения: область V4 и области более высокого уровня (Zeki, 1993). Эти различия могут быть причиной отсутствия равномерного трихроматического зрения у обезьян Нового Света. Степень сложности областей коры можно оценить по количеству нейронов и синапсов в них (Elston, 2002). Приматы Нового Света невелики по размеру, поэтому их мозг в целом содержит меньше нейронов. Плотность синапсов в областях, где происходит первичная обработка зрительной информации (области V1 и V2) близки у обезьян Старого и Нового Света. Однако плотность синапсов в областях, ответственных за константность цветоразличения, у приматов Старого Света выше (Elston, 2002). У человека для константности цветоразличения требуется, вероятно, длительное созревание синаптических связей: дети начинают правильно называть цвета уже после того, как они



научатся называть основные геометрические формы (Bornstein, 1985). Это может означать, что для константного цветового различия приматам требуется сложная обработка зрительной информации. Сложное строение области V4 в зрительной коре приматов Старого Света может быть необходимой основой константного цветового различия при трихроматическом зрении.

### Заключение

Трихроматическое зрение приматов могло возникнуть как адаптация для поиска окрашенных пищевых объектов или же для самой разной деятельности, требующей цветового зрения. Приматы питаются ярко окрашенными плодами. Другие млекопитающие, ведущие дневной образ жизни, едят тускло окрашенные пищевые объекты (например, белки едят коричневые и серые орехи). Это различие свидетельствует в пользу предположения о цветовом зрении приматов как приспособлении для поиска ярко окрашенной пищи (Mollon, 1989; Allen, 1879; Polyak, 1981). Однако тот факт, что у дневных позвоночных, не относящихся к млекопитающим, имеется более двух типов колбочек с разной спектральной чувствительностью, показывает, что хорошо развитое цветовое зрение полезно для разных видов деятельности. У млекопитающих, не относящихся к приматам, формированию трихроматического зрения могли препятствовать ограничения, проистекающие из имеющихся у них механизмов обработки сигналов от зрительных рецепторов. Из всех млекопитающих только в сетчатке глаз приматов имеются карликовые ганглионарные клетки (Martin, 1998). Эти клетки представляют собой готовый путь для передачи информации о разнице между сигналами от длинно- и средневолновых колбочек.

Так как строение сетчатки у приматов Старого и Нового Света обладает сходством, отсутствие равномерного трихроматического зрения у обезьян Нового Света нельзя объяснить ограничениями обработки сигналов на уровне сетчатки. Маловероятно также, что различия в цветовом зрении этих групп приматов объясняются разницей в окраске их пищи. Эти различия могут объясняться тем, что выгода от трихроматического зрения снижается у приматов Нового Света из-за недостаточной сложности их зрительной коры. Возможно также, что дупликация гена, отвечающего за синтез пигмента, чувствительного к длинноволновому излучению, — редкое событие, которое просто не произошло в эволюции большинства обезьян Нового Света.

### Благодарности

Я благодарен Даниэлю Озорио (Daniel Osorio) за обсуждение, а также Натану Харту (Nathan Hart), Жустину Маршаллу (Justin Marshall) и двум анонимным рецензентам за критические замечания по поводу рукописи этой статьи.

### Литература

- Allen G. 1879. The colour-sense: Its origin and development. London: Trubner and Co.  
Arnold K., Neumeyer C. 1987. Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Vision Res.* 27: 1501-1511.  
Beck C.B. 1976. Origin and early evolution of angiosperms. New York: Columbia University Press.  
Bornstein M.H. 1985. On the development of color naming in young children: data and theory. *Brain Lang.* 26: 72-93.  
Bowmaker J.K. 1979. Visual pigment absorbance and scotopic spectral sensitivity in the goldfish, *Carassius auratus*. *Rev. Can. Biol.* 38: 185-187.

- Bowmaker J.K. 1991. The evolution of vertebrate visual pigments and photoreceptors. Pp 63-81 in: Vision and visual dysfunction 2. Evolution of the eye and visual system (Cronly-Dillon J.R., ed.). London: MacMillan Press.
- Bowmaker J.K., Astell S., Hunt D.M., Mollon J.D. 1991. Photosensitive and photostable pigments in the retinae of Old World monkeys. *J Exp Biol* 156: 1-19.
- Bowmaker J.K., Govardovskii V.I., Shukolyukov S.A., Zueva L.V., Hunt D.M., Sideleva V.G., Smirnova O.G. 1994. Visual pigments and the photic environment: the cottoid fish of Lake Baikal. *Vision Res.* 34: 591-605.
- Bowmaker J.K., Jacobs G.H., Mollon J.D. 1987. Polymorphism of photopigments in the squirrel monkey: a sixth phenotype. *Proc. R Soc. Lond. B* 231: 383-390.
- Bowmaker J.K., Thorpe A., Douglas R.H. 1991. Ultraviolet-sensitive cones in the goldfish. *Vision Res.* 31: 349-352.
- Brainard D.H., Freeman W.T. 1997. Bayesian color constancy. *J. Opt. Soc. Am. A* 14: 1393-1411.
- Buchsbaum G.J. 1980. A spatial processor model for object colour perception. *J. Franklin Inst.* 310: 1-26.
- Calderon P.-P. W., Rogas-Dural Y., Salas- Pena R., Solis-Madrigal S., Osorio D., Darvell B.W. 2003. Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution Int. J. Org. Evolution* 57: 2636-2643.
- Collin S.P. 2004. The origins of colour vision in vertebrates. *Clin. Exp. Optom.* 87: 217-223.
- Collin S.P., Knight M.A., Davies W.L., Potter I.C., Hunt D.M., Trezise A.E.O. 2003. Ancient colour vision: multiple opsin genes in the ancestral vertebrates. *Curr. Biol.* 13: R864-R865.
- Cronin T.W., Marshall N.J. 1989. A retina with at least ten spectral types of photoreceptors in a mantis shrimp. *Nature* 339: 137-140.
- Dalton J. 1997. Extraordinary facts relating to the vision of colours: with observations by Mr. John Dalton. Pp 7-15 in: John Dalton's colour vision legacy (Dickinson C., Murray I., Carden D., eds). Bristol: Taylor and Francis.
- Dixson A.F. 1998. Primate sexuality — comparative studies of the prosimians, monkey species and human beings. Oxford: Oxford University Press.
- Elston G. 2002. Cortical heterogeneity: Implications for visual processing and polysensory integration. *J. Neurocytol.* 31: 317-335.
- Fasick J.I., Cronin T.W., Hunt D.M., Robinson P.R. 1998. The visual pigments of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Vis. Neurosci.* 15: 643-651.
- Foster D.H. 2003. Does colour constancy exist? *Trends Cogn. Sci.* 7: 439-443.
- Foster D.H., Nascimento S.M. 1994. Relational colour constancy from invariant cone-excitation ratios. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 257: 115-121.
- Goldsmith TH. 1990. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Quart. Rev. Biol.* 65: 281-322.
- Govardovskii V.I. 1983. On the role of oil drops in color vision. *Vision Res.* 23: 1739-1740.
- Govardovskii V.I., Zueva L.V. 1977. Visual pigments of chicken and pigeon. *Vision Res.* 17: 150-159.
- Hart N.S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. *Prog. Retin. Eye Res.* 20: 675-703.
- Hart N.S., Partridge J.C., Cuthill I.C., Bennet A.T. 2000. Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the blue tit (*Parus caeruleus* L.) and the blackbird (*Turdus merula* L.). *J. Comp. Physiol. A* 186: 375-387.
- Hunt D.M., Dulai K.S., Cowing J.A., Julliot C., Mollon J.D., Bowmaker J.K. et al. 1998. Molecular evolution of trichromacy in primates. *Vision Res.* 38: 3299-3306.
- Jacobs G.H. 1981. Comparative color vision. New York: Academic Press.
- Jacobs G.H. 1993. The distribution and nature of color vision among mammals. *Biol. Rev.* 68: 413-471.
- Jacobs G.H. 1999. Uniformity of colour vision in Old World monkeys. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 2023-2028.

- Jacobs G.H., Bowmaker J.K., Mollon J.D. 1981. Behavioural and microspectrophotometric measurements of colour vision in monkeys. *Nature* 292: 541-543.
- Jacobs G., Neitz M., Deegan J., Neitz J. 1996. Trichromatic colour vision in New World monkeys. *Nature* 382: 156-158.
- Jacobs G.H., Neitz M., Neitz J. 1996. Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primate. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 263: 705-710.
- Jacobs G., Rowe P.W. 2004. Evolution of vertebrate color vision. *Clin. Exp. Optom.* 87: 206-216.
- Jones C.D., Osorio D. 2004. Discrimination of oriented visual textures by poultry chicks. *Vision Res.* 44: 83-89.
- Kelber A., Vorobyev M., Osorio D. 2003. Animal colour vision — behavioural tests and physiological concepts. *Biol. Reviews* 78: 81-118.
- Land E.H. 1986. Recent advances in retinex theory. *Vision Res.* 26: 7-21.
- Lee B.B. 1999. Receptor inputs to primate ganglion cells. Pp. 203-217 in: *Color vision. From genes to perception.* (Gegenfurtner K.R., Sharp L.T. eds). UK: Cambridge University Press.
- Loew E.R., Govardovskii V.I. 2001. Photoreceptors and visual pigments of the red-eared turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Visual Neurosci.* 18: 753-757.
- Long J.A. 1995. *The rise of fishes.* Sydney: University of New South Wales Press.
- Lucas P.W., Dominy N.J., Riba-Hernandez P., Stoner K.E., Yamashita N., Loria-Calderon P.-P. W., Rogas-Dural Y., Salas-Pena R., Solis-Madrigal S., Dominy N.J., Lucas P.W. 2001. Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature* 410: 363-366.
- Lyons J. 1995. Colour in language. Pp 194-224 in: *Colour: art and science* (Lamb T, Bouriau J. eds). UK: Cambridge University Press.
- Lythgoe J.N. 1979. *The ecology of vision.* Oxford: Clarendon Press.
- Marshall N.J., Collin S.P., Hart N.S., Vorobyev M., Bales H.J. 2004. Visual ecology of the Australian lung fish *Neoceratodus forsteri*. In: *Proceedings of the Australian Neuroscience Society* 15: ORAL-02-0.
- Marshall N.J., Oberwinkler J. 1999. The colourful world of the mantis shrimp. *Nature* 401: 873-874.
- Martin P.R. 1998. Colour processing in the primate retina: recent progress. *J. Physiol.* 513: 631-638.
- Maximov V.V. 2000. Environmental factors which may have led to the appearance of colour vision. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355: 1239-1242.
- Mollon J. 1989. «Tho» she kneel'd in that place where they grew ...». The uses and origins of primate colour vision. *J. Exp. Biol.* 146: 21-38.
- Mollon J.D., Bowmaker J.K., Jacobs G.H. 1984. Variations in colour vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments. *Proc. R. Soc. Lond. B* 222: 373-399.
- Mollon J.D., Dulai K.S., Hunt D.M. 1997. Dalton's colour blindness: an essay in molecular biography. Pp. 15-36 in: *John Dalton's colour vision legacy* (Dickinson C., Murray I., Carden D., eds). Bristol: Taylor and Francis.
- Neumeyer C. 1981. Chromatic adaptation in the honeybee: successive color contrast and color constancy. *J. Comp. Physiol.* 144: 543-553.
- Neumeyer C. 1985. An ultraviolet as a fourth receptor type in goldfish colour vision. *Naturwissen.* 72: 162-163.
- Neumeyer C., Dorr S. 1996. The goldfish — a colour-constant animal. *Perception* 25: 243-250.
- Osorio D., Darvell B.W. 2003. Evolution and function of routine trichromatic vision in primates. *Evolution Int. J. Org. Evolution* 57: 2636-2643.
- Osorio D., Ruderman D.L., Cronin T.W. 1998. Estimation of errors in luminance signals encoded by primate retina resulting from sampling of natural images with red and green cones. *J. Opt. Soc. Am. A Opt. Image Sci. Vis.* 15: 16-22.
- Osorio D., Vorobyev M. 1996. Colour vision as an adaptation to frugivory in primates. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 263: 593-599.
- Osorio D., Vorobyev M., Jones C. 1999. Colour vision in domestic chick. *J. Exp. Biol.* 202: 2951-2959.
- Palacios A.G., Varela F.J. 1992. Color mixing in the pigeon (*Columba livia*), II: A psychophysical determination in the middle, short and near-UV wavelength range. *Vision Res.* 32: 1947-1953.

- Peichl L., Kunzle H., Vogel P. 2000. Photoreceptor types and distributions in the retinae of insectivores. *Vis. Neurosci.* 17: 937-948.
- Peitsch D., Fietz A., Hertel H., Souza J.D., Ventura J.D., Menzel R. 1992. The spectral inputs of hymenopteran insects and their receptor based colour vision. *J. Comp. Physiol. A* 433: 561-581.
- Pokorny J., Shevell S.K., Smith V.C. 1991. Colour appearance and colour constancy. Pp. 43-61 in: *The perception of colour. Vision and visual dysfunction 6* (Cronly-Dillon J.R. ed). London: MacMillan Press.
- Pokorny J., Smith V.C., Veriest G., Pinkers A.J.L.J. 1979. *Congenital and acquired color vision defects*. New York: Grune and Stratton.
- Polyak S. 1957. *The vertebrate visual system*. Chicago: University of Chicago Press.
- Regan B.C., Julliot C., Simmen B., Vienot F., Charles-Dominique P., Mollon J.D. 1998. Frugivory and colour vision in *Alouatta seniculus*, a trichromatic platyrrhine monkey. *Vision Res.* 38: 3321-3327.
- Regan B.C., Julliot C., Simmen B., Vienot F., Charles-Dominique P., Mollon J.D. 2001. Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 356: 229-283.
- Robinson S.R. 1994. Early vertebrate color vision. *Nature* 367: 121.
- Rubin J.M., Richards W.A. 1982. Color vision and image intensities: when are changes material? *Biol. Cybern.* 45: 215-226.
- Schaerer S., Neumeier C. 1996. Motion detection in goldfish investigated with the optomotor response is 'color blind'. *Vision Res* 36: 4025-4034.
- Shu D.G., Morris S.C., Han J., Zhang Z.F., Yasui K., Janvier P., Che L., Honeycutt R.L., Tsao H., Li W.H., Chen L., Zhang X.L., Liu J.N., Li Y., Liu H.Q. 2003. Head and backbone of the early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*. *Nature* 421: 526-529.
- Simunovic M.P., Regan B.C., Mollon J.D. 2001. Is color vision deficiency an advantage under scotopic conditions? *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 42: 3357-3364.
- Smith V.C., Pokorny J. 1975. Spectral sensitivities of human foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Res.* 15: 161-171.
- Spalding J.A. 1999. Medical students and congenital colour vision deficiency: unnoticed problems and the case for screening. *Occup. Med. (Lond.)* 49: 247-252.
- Steward J.M., Cole B.L. 1989. What do color vision defectives say about everyday tasks? *Optom. Vis. Sci.* 66: 288-295.
- Sumner P., Mollon J.D. 2000. Catarrhine photopigments are optimised for detecting targets against a foliage background. *J. Exp. Biol.* 203: 1963-1986.
- Sumner P., Mollon J.D. 2000. Chromaticity as a signal of ripeness in fruits taken by primates. *J. Exp. Biol.* 203 (13): 1987-2000.
- Sumner P., Mollon J.D. 2003. Did primate trichromacy evolve for frugivory or folivory? Pp. 21-30 in: *Normal and defective colour vision* (Mollon J.D., Pokorny J., Knoblauch K., eds). Oxford: Oxford University Press.
- Tan Y., Li W.H. 1999. Trichromatic vision in prosimians. *Nature* 402: 36.
- Tompson I. 1991. Considering the evolution of vertebrate neural retina. Pp. 306-319 in: *Evolution of the eye and visual system* (Cronly-Dillon J.R., Gregory R.L. eds). London: MacMillan.
- Tovey M.J., Bowmaker J.K., Mollon J.D. 1992. The relationship between cone pigments and behavioural sensitivity in a New World monkey (*Callithrix jacchus jacchus*). *Vision Res.* 32: 867-878.
- Verhulst S., Maes F.W. 1998. Scotopic vision in colour-blinds *Vision Res.* 38: 3387-3390.
- Vorobyev M. 2003. Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1255-1261.
- Vorobyev M., Menzel R. 1999. Flower advertisement for insects. Pp. 537-553 in: *Adaptive mechanisms in the ecology of vision* (Archer S., Partridge J., eds). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Vorobyev M., Osorio D., Bennett A.T.D., Marshall N.J., Cuthill I.C. 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *J. Comp. Physiol. A* 183: 621-633.
- Walls G.L. 1942. *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. Granbrook Institute of Science.

- Wang D., Oakley T., Mower J., Shimmin L.C., Yim S., Honeycutt R.L., Tsao H., Li W.H. 2004. Molecular evolution of bat color vision genes. *Mol. Biol. Evol.* 21: 295-302.
- Williams D.R., Sekiguchi N., Haake W., Brainard D., Packer O. 1991. The cost of trichromacy for spatial vision. Pp. 11-22 in: *From pigments to perception: Advances in understanding visual process* (Valberg A., Lee B.B. eds). New York: Plenum.
- Wyszecki G., Stiles W.S. 1982. *Color science: Concepts and methods, Quantitative Data and Formulae*. 2nd ed. New York: Wiley.
- Yeh T., Lee B.B., Kremers J., Cowing J.A., Hunt D.M., Martin P.R., Troy J.B. 1995. Visual responses in the lateral geniculate nucleus of dichromatic and trichromatic marmosets (*Callithrix jacchus*). *J. Neurosci.* 15: 7892-7904.
- Yokoyama S. 2000. Molecular evolution of vertebrate visual pigments. *Prog Retin Eye Res.* 19: 385-419.
- Zaidi Q. 2001. Color constancy in a rough world. *Color Res. Applic.* 26: S192-S200.
- Zeki S. 1993. *A vision of the brain*. Oxford: Blackwell Scientific publication.

*Dr Misha Vorobyev  
Vision Touch and Hearing Research Centre  
University of Queensland,  
Brisbane QLD 4072  
Australia*