

# ELEMENTOJ DE TEORIO PRI LA VIDO DE LA KOLOROJ

de J. SÉGAL (Parizo)

(Resumo<sup>(a)</sup> de André ALBAULT.)

## (1) LA TRIKOLORA<sup>(b)</sup> PRINCIPO KAJ LA RICEVILO DE LA VERDO.

**La trikolorismo** — La plimulto el la aŭtoroj konsideras, ke la multo de la distingeblaj kolornuancoj venas de malgranda nombro da fundamentaj sensaĵoj. Ĉiu el tiuj sensaĵoj estus estigata de la ekscitado al riceviloj de difinita

(a) La originalo troviĝas en *Annales d' Oculistique*, 1951 214-245. La dua parto, kies resumon ni esperas publikigi en posta numero de Scienca Revuo, troviĝas sur paĝoj 289-320.

La redaktoro atentigas ke multaj fakaj terminoj en ĉi tiu artikolo estas troveblaj en Medicina Vortaro de Briquet kaj en „*Benamingen op het Gebied der Verlichtingskunde*” (Lumigosciencia vortaro, 2a eldono).

(b) *kromat-*. Ĉi tiu radiko troviĝis multloke en ĉi tiu artikolo. Mi forigis ĝin ĉie. Povas esti — kvankam mi dubas — ke utilus enkonduki ĝin. Tiukaze, tamen, ĝi havu striktan, bone difinitan sencon. Ĉi tie ĝi nur iel ĝenerale rilatis al *kolor-* kaj estis uzata evidente nur tial, ĉar naciaj lingvoj en la respondaj kazoj uzas radikon *chrom(at)*. Ni nepre evitu tian „naturalisman” vortuzon, ĉar ĝi kondukas nur al haoso. En la donita kazo temas pri du aferoj: (1) radiaĵoj kun sia laŭ-frekvenca aŭ spektra konsisto, kiuj (2) kaŭzas ĉe ni lumkaj kolor-impression. Ni rimarku ke iu difinita kolorimpreso povas esti kaŭzata de multegaj radiaĵoj (lumoj) de malsamaj spektraj konsistoj. Ja, kiel ĉi tiu artikolo montras, la kolor(impres)o dependas de la grado de stimulado de tri, sed, ekzemple, unu, aŭ du, aŭ multajn kolorojn oni povus eble paroli pri koloroj kiujn ni perceptas rezultas el „adicia mikado” de tri primaraj „kolor-ekscitoj”. Se oni kontraŭas paroli pri „trikolora”, se fakte oni vidas ne tri, sed, ekzemple, unu, aŭ du, aŭ multajn kolorojn, oni povus eble paroli pri „trikolorera” aŭ „trikoloruma”, aŭ „trikolor-ekscita”, aŭ „trikolor-ricevila”, aŭ, eventuale, „trikromata”. Do „kolorero” (kolorumo, kromato) devus signifi ĉiun el la tri elementaj ekscitoj, aŭ ĉiun el la tri respondaj riceviloj. Ŝajnas al mi ke ĉi tie la enkonduko de nova radiko „kromat” estas nepre superflua kaj alportus nenian avantaĝon. Ne alie estas en la pure fizika kampo. Se, imitante la naciajn lingvojn, ni parolus pri „monokromata” lumo aŭ radiaĵo, ni esprimus per „naturalisma” termino tion kion ni tute precize, sed kun observo de la ekonomio kaj aŭtonomeco de Esperanto, povas esprimi per „unufrekvenca”. Rutina aplikado de la 15a regulo de la Fundamento nepre ne estas merito, kontraŭe: nepre estas malrekomendinda. Cetere „kromata” jam havas signifon en la muziko, kaj „kromato” estas salo de „kromata” acido, derivita de la elemento „kromo”. Ĉi tio igas min rimarkigi ke la konstata tendenco forigi la sonon *h* el nia lingvo estas neniel salutinda. Ja Zamenhof ne vane donis ĝin al ĝi. Ĝi estas tre utila evitilo de homonimoj, kaj precipe en sciencaj terminoj ofte povos tre utili. La fakto ke nia lingvo havas la vorton *krom* (per kiu ni formas, ekzemple, la vorton *kromprodukto*) igas la formon „*kromo*” por la elemento Cr nepre malrekomendinda. Prefere ni nomu ĝin „*hromo*” (laŭ la lingvoj rusa, nederlanda, (germana) kaj kredeble aliaj).

(La Redaktoro).

kategorio karakterizata de sentivo limigita je difinita zono de la videbla spektro.

La plimulto akceptas tri specojn de fundamentaj riceviloj: minimume tri komponantoj ja necesas por reprodukti ĉiujn kolornuancojn fakte perceptatajn.

La kritikantoj de tiu principo argumentas, ke kvankam tri unufrekvencaj lumoj sufiĉas por komponi ĉiujn observeblajn kolorojn, tamen tiuj koloroj ne estas tiel saturitaj, kiel la puraj spektraj koloroj. De tio venas la konkludo, ke la okulo bezonas pli ol tri komponantojn por ricevi pli grandan saturon.

Sed fakte tiu saturmanko devenas de la eksperimentaj kondiĉoj mem:

Ni ekzemplu per unufrekvenca flava lumo kun ondlongo de 580 m $\mu$ . Ni scias, ke la spektra flavo preskaŭ egale ekscitas la ricevilojn de la verde kaj ruĝo. Kun maksimumo de sentivo en la bluo la tria ricevilo neniel estas tuŝata. La sensaĵo do ŝuldiĝas nur al la kunaktiviĝo de la du riceviloj. Kiam mi provas reprodukti similan flavon per mikado de ruĝo de 650 m $\mu$  kaj de verde de 530 m $\mu$ , mi ekscitas ne nur la ricevilojn de la ruĝo kaj verde sed plie tiujn de la bluo: la lumo de 530 m $\mu$  ja efikas sur ilin. Do la sensaĵo ŝuldiĝas al forta ekscitado al la ruĝaj kaj verdaj riceviloj, plus al malforta ekscitado al la bluaj riceviloj. Tiu bluo liveros blankon kun parto de la ruĝo kaj verde kaj nur la troo de tiuj du lastaj sensaĵoj komponos flavon: Tiu koloro aperos kun aldono de blanko, do ne saturita.

Konklude: temas pri termina konfuzo: *rezultanto de du ekscitoj* en okazo de unufrekvenca (flava) lumo; *rezultanto de du unufrekvencaj lumoj*, en okazo de mikso de unufrekvencaj ruĝo kaj verde. Paroli en ambaŭ okazoj pri mikso de ruĝo kaj verde povas konduki nur al eraro.

Plie oni povas dubi, ĉu aldono de kvara komponanto plibonigus la rezulton. La ekzemplo de la plurkolora preso pravas nenion. Ĉar la kolorpreso estas subtraha procezo, kie surmeto de inkoj igas la koloron nigriĝi. Ĝi malgrandigas la faktoron de difuza reflektado de la papersupraĵo ne malgrandigante la saturon de la koloro. Ĝi neniam aldonas blankon. La vidprocezo kontraŭe, estas adicia: tie la kunmeto de la koloroj igas ilin blankiĝi. Ĉar la zonoj de sentivo de la diversaj riceviloj parte kovras unu la alian, la saturo estas malgrandigata.

Konklude: la trikolora aranĝo ne nur bone klarigas la kolorvidon, sed ankaŭ estas la plej bona por liveri kaj maksimumon de saturo kaj maksimumon de nuancigo per adicia procezo.

**Karakterizoj de nova teorio.** — Kiu ajn estu la nombro de la fundamentaj sensaĵoj, ĉiu teorio necese enprenas grandan arbitron: en ĉiu retina zono ni konas ja nur unu specon de konusetoj — konsiderataj kiel la solaj riceviloj de la koloraparato. Plie, en la retino ni konas ja nur unu solan substanceton lumsentivan, nome la retinan purpurajon (ankaŭ nomatan eritropsino). La „*Zapfensubstanz*” de von Studnitz<sup>(22)</sup> ne estas retrovita, kaj la „*iodopsine*” de Wald<sup>(24)</sup> estas nur artefaritaĵo<sup>(2)</sup>.

Ni do devas imagi tri hel-aparatajn ricevilojn, anstataŭ unu, kaj almenaŭ tri lumsentivajn pigmentojn anstataŭ la ununura konata de la biokemio. La nunaj teorioj do akceptas ekziston de konusetoj kun diversaj pigmentoj. Sed ĉiu teorio proponas sian hipotezon; sekve la rezonado entenas multan arbitron.

La nuna verko, male, provas ellabori teorion pri la kolorvido, nur sur la bazo de la konataj elementoj. Tia koncepto kompreneble liveros nur portempan solvon, ĉar ĝi estas reviziota ĉe ĉiu eltrovo de nova grava elemento. Sed ĝi respondas al la bezono de la serĉado: havi bazon kiel eble plej sen arbitraj elementoj.

Pro ŝpara principo mi elektas kiel bazon la trikoloran principon. Teorie, trikolora aranĝo aperas, kiel plej bona analizo. Plie *Wright*<sup>(28)</sup> akcentas, ke la trikolorismo ebligas interpreti la plimulton de la fenomenoj; kie ĝi ne kapablas, tie aldonaj fundamentaj sensaĵoj neniam liveras pli bonan solvon.

Kutime oni signas la tri fundamentajn per la simboloj *R*, *G* kaj *B*, respondantaj al la anglaj terminoj *red*, *green* kaj *blue*, sed tiuj vortoj signas nur la spektrajn zonojn, en kiuj la diversaj riceviloj havas sian maksimumon de sentivo. Pri la sensaĵoj generataj de la ekskluda ekscito al unu el tiuj riceviloj, lastdata eksperimenta studo de *Ség al*<sup>(19)</sup> ebligas aserti, ke la ricevilo *R* liveras sensaĵon de ruĝo iom purpura, diferenca de la spektra ruĝo iom flaveta, en kiu iom partoprenas la ricevilo *G*. La ekskluda ekscito al ricevilo *G* liveras sensaĵon de verdo-blauo, de lumo de 506  $m\mu$ . Fine ricevilo *B* liveras violkoloron similan al tiu de la spektrofino. La bluo male postulas ekvilibron  $B = G$ .

Ŝajnas, ke la pli granda parto de la spektra sentivo ŝuldiĝas al la riceviloj *R* kaj *G*. *B* estas multe malpli sentiva. Ne ĉiuj aŭtoroj konkordas pri la detaloj; la figuro 1 montras la aranĝon — laŭ la aŭtoro — de la spektraj sentivoj de la tri elementaj kolorperceptiloj, kun maksimumoj de 590  $m\mu$  por *R*, 540  $m\mu$  por *G* kaj 470  $m\mu$  por *B*. La kurboj de *Granit*<sup>(9)</sup> ricevitaj per elektro-fiziologiaj metodoj tre similas; tiuj de aliaj aŭtoroj diferencas per kelkaj detaloj. Ni do povas fundamenti nian rezonadon sur tiutipa aranĝo de elementaj sentivoj.

La solvenda problemo do estas: determini inter la konataj retinaj elementoj tiujn, kiuj, ĉu pro naturo, ĉu pro situo, povus absorbi la spektrajn radiojn — laŭ kvanto varianta simile al tiuj tri kurboj — kaj ilin transformi al nerva influksio.

**La ricevilo de la verdo.** — La sola lumsentiva substanco konata en la retino estas la retina purpuraĵo. Kutime oni agnoskas, ke ĝi situas nur en la eksteraj segmentoj de la bastonetoj, kaj oni do konsideras ĝin, kiel respondantan nur al la malhel-adaptita vido; tamen oni neniam pruvis ĝian mankon en la konusetoj. Versajne nur pro la malgranda koncentriteco de la ricevitaj solvaĵoj oni neniam trovis purpuraĵon en la ekstraktoj de konusethavaj retinoj. Fakte la volumeno de la eksteraj segmentoj de la konusetoj estas multe pli malgranda ol tiu de la bastonetoj.

Plie *Berger* kaj *Ség al* establis histokemian reagon tre sentivan por la karotenoidoj kaj evidentigis en la eksteraj segmentoj de la konusetoj substancan kun sama reago, kiel en la bastonetoj. Nu! ĝis nun ni konas nur unu lumsentivan karotenoidon: la retinan purpuraĵon!

La absorbokurbo de la retina purpuraĵo, bone konata, montras maksimumon ĉirkaŭ 502  $m\mu$ , kio ŝajne ekskludas identecon kun unu el la hipotezaj riceviloj. Sed fakte la incidanta lumo ne rekte agas sur la konusetojn. En la zono de la flava makulo („makula zono”) por kiu sola validas la spektraj kurboj de sentivo de la tri elementaj kolorperceptiloj (fig. 1), la lumo trairas filtrilon flavan. Plie ĉiuj kurboj validas nur ĉe fortaj lumigoj. Nu! en tiu okazo, parto de la retina purpuraĵo estas transformata al lumolizita pigmento — malmulte sentiva por la lumo, — t.e. la „nedaŭra oranĝa pigmento”. Tiuj du filtriloj nepre absorbas el la incidanta lumo ĉefe radiojn de malgrandaj ondlongoj kaj translokas la sentivomaksimumon de la sub-situantaj riceviloj al la ruĝo, tute same kiel flava filtrilo rilate al plako.

Ni do povas aserti, ke ricevilo uzanta la lumsentivon de la retina purpuraĵo, devas havi sentivomaksimumon ie en la verdo kun ondlongoj tre superaj al 502  $m\mu$ . Taksadoj bazitaj sur la konata optika denseco<sup>(c)</sup> de la

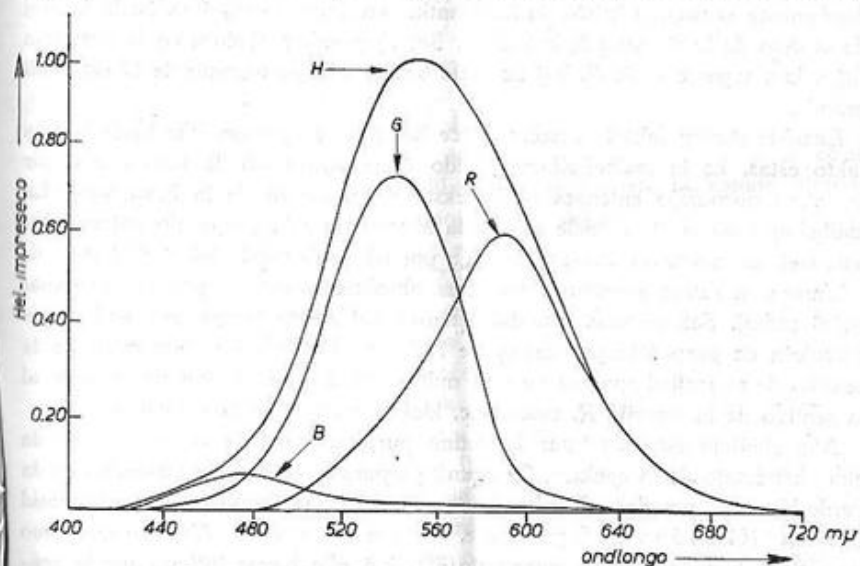


Fig. 1. — Kurbo de la internacia hel-impreseco (H), kaj la probabla distribuo de la hel-impreseco (H) inter ĝiaj tri komponantoj (R, G kaj B).

(c) optika denseco estas logaritma valoro esprimanta la absorbon de radio en iu medio. La denseco 1,0 (aŭ unu fotoptrio) respondas al absorbo de 90 % de la incidanta radio, denseco 2,0 al absorbo de 99 %, ktp. La avantaĝo de tiu valoro kuŝas en tio, ke ĝi estas rekte proporcia al la dikeco de la tralasanta medio. (Noto de la aŭtoro; Komp. Lumigsc. Vort. N-ro 183, kaj P.V., denseco 2).

makula pigmento kaj sur la absorbokurbo de la nedaŭra oranĝa pigmento aperigas valoron de 540  $m\mu$ , kiu estas ankaŭ la maksimumo de la probable sentivo de la ricevilo *G*. Ebla koincido? Ni nur memoru, ke la retina purpuraĵo povas esti la sentiva pigmento de la ricevilo de la verdo.

Se oni provizore pri tio konsentas, oni tuj miros pri alia koincido. Ni determinis la fundamentan sensaĵon *G*, kiel sensaĵon produktitan de lumo de 506  $m\mu$ . La maksimumo de absorbo de la purpuraĵo, esprimita en energio, estas ĉe 502  $m\mu$ , sed la ekscito de la riceviloj dependas de la nombro de lumolizitaj molekuloj de purpuraĵo, t.e. de la nombro de absorbitaj lumokvantumoj. Kaj kiam oni ŝanĝas la kurbon de energi-absorbo en kurbon de kvantum-absorbo oni alvenas al maksimumo ĉe 506  $m\mu$  (d). Do por la ondlongo, kie la purpuraĵo havas maksimumon de efika absorbo, tie la elementa sensaĵo *G* havas maksimumon de pureco.

Ni daŭrigu la komparon inter la karakterizaĵoj de la absorbospekto de la retina purpuraĵo kaj tiuj de la spektra sentivo de la ricevilo *G*. Ni scias, ke ĉe la ruĝa ekstremaĵo de la spekto, proksimume ekde 650  $m\mu$ , etendiĝas zono de konstantkolora ruĝo, ruĝo kies koloro ne plu varias kune kun la ondlongo. Aliparte ni ankaŭ scias, ke la ekstrema spektra ruĝo ne respondas al nur unu fundamenta sensaĵo. Ekzisto de konstantkolora zono do signifas, ke la kurboj de sentivo de la riceviloj *R* kaj *G* (v. fig. 1) paralele evoluas en la ekstrema ruĝo, kun superrego de *R*, kaj ke ekde 650  $m\mu$  la partopreno de *G* estas pli granda.

Ekzakte similaj faktoj renkontiĝas ĉe la retina purpuraĵo. Tie bone konata fakto estas, ke la malhel-adaptita vido estas bazita sur la lumabsorbo far la retina purpuraĵo entenata en la eksteraj segmentoj de la bastonetoj. La malhel-aparata sentivo fidele sekvas la absorbon de la purpuraĵo kaj malaltiĝas, kiel ĝi, rapide proksime al la ruĝo por iĝi neglektebla ĉirkaŭ 650  $m\mu$ .

Tamen la retina purpuraĵo ne estas absolute nesentiva por la ekstremaj ruĝaj radioj. Sed necesas grandaj intensoj kaj sufiĉa tempo por senkolorigi solvaĵojn de purpuraĵo per radioj de 700  $m\mu$ . Facile estas demonstri, ke la sentivo de la malhel-aparato ne tute nuliĝis tie, kaj ke ĝi evoluas paralele al la sentivo de la ricevilo *R*, tute same, kiel la sentivo de la ricevilo *G*.

Alia similaĵo ekzistas inter la retina purpuraĵo kaj la ricevilo *G* en la alia ekstremaĵo de la spekto. La retina purpuraĵo — krom maksimumo en la verdo-blua — posedas absorbomaksimumon en la ultraviolo situanta apud 350  $m\mu$  (Goodeve, Lythgoe, Schneider<sup>(8)</sup>). Absorbo de lumo tie estigas lumolizon de la purpuraĵo<sup>(24)</sup>, kaj plie havas influon sur la sentivon de la okulo en la ultraviolo (observoj de Pinegin<sup>(16)</sup>).

(d) Ni memorigu, ke la energio de lumokvantumo estas inverse proporcia al ĝia ondlongo. Se substanco absorbas lumenergiojn egalajn en la blua kaj verdo, la nombro de kvantumoj absorbitaj en la verdo estas supera al tiu de la kvantumoj absorbitaj en la blua. Maksimumo de absorbo situanta inter tiuj du valoroj (kazo de la retina purpuraĵo) do translokiĝas al la verdo, kiam oni esprimas la absorbon per nombro de kvantumoj anstataŭ per kvanto de energio. (Noto de la aŭtoro).

Resume: La lumsentiva substanco de la riceviloj *G* havas fortan absorbon ĉirkaŭ 506  $m\mu$ . Pro efiko de enokulaj flavaj filtriloj ĝia maksimumo de sentivo translokiĝas al 540  $m\mu$ . Ĝia absorbo iĝas tre malforta ekde 650  $m\mu$  kaj de tie, la absorbokurbo evoluas paralele al la kurbo de sentivo de la riceviloj *R*. En la ultraviolo tiu pigmento havas duagradan maksimumon inter 334 kaj 365  $m\mu$ .

La retina purpuraĵo plene konkordas kun tiuj detaloj. Plie ĝi estas karotenoido kaj oni montris ĉeston de karotenoidoj en la eksteraj segmentoj de la konusetoj. Do ni ne povas heziti inter substanco bone identigita kaj per sia naturo kaj per kvar ecoj de sia absorbokurbo kaj substanco *G* pure hipoteza. *Nia teorio devas konsideri la retinan purpuraĵon kiel la lumsentivan substanceton de la riceviloj de la verdo.*

**La naturo de la riceviloj de la verdo.** — Ĝis nun ni implice akceptis, ke la riceviloj *G* estas la konusetoj. La ĝusteco de tiu ebla interpreto neniel estas pruvita. Bonaj motivoj supozigas, ke la konusetoj estas hel-aparataj riceviloj kaj oni kutimas dividi ilin je pluraj kategorioj kun diversaj lumsentivaj pigmentoj el tri specoj. Sed tre eblas, ke la konusetoj respondas al nur unu kategorio, kiel opinias Willmer<sup>(27)</sup>, kiu konsideras ilin riceviloj de la grandaj ondlongoj. Tiam la du aliaj ricevaj funkcioj de kolorpercepto dependas de aliaj elementoj. Apriore nenio indikas, ke la konusetoj respondas al la riceviloj *G*.

La laboroj de Kravkov kaj lia skolo povas nin helpi. Kravkov kaj Galotchkina<sup>(12)</sup> konstatas, ke paso de elektra kurento tra la okulo modifas ĝian spektran sentivon. Aplikate sur la korneo, la katodo pligrandigas la sentivon de la provopersono por la verdo-blua kaj malgrandigas lian sentivon por la oranĝkoloro. La efiko estas nula en la blua-violkolora regiono, en la flavo kaj en la ruĝo. Anoda kurento liveras kontraŭan efikon. Plie la jonoj  $Ca^{++}$  enkondukitaj per elektroforezo same agas, kiel la anoda kurento, kaj la jonoj  $K^+$ , kiel la katoda kurento.

Por liveri la observitan efikon necesas, ke la lumo kapablu eksciti la ricevilon *G*: nek en la violkoloro, nek en la pura ruĝo oni observas efikon de kurento aŭ de katjono. Kravkov sugestas, ke la efiko koncernas nur la ricevilojn de la verdo kaj agas sur la aliajn nur per inhibo<sup>(e)</sup>. La anoda kurento ekzaltas la ricevilon *G*, kiu siavice inhibas la ricevilon *R*. Sed ĉar partopreno de *R* estas malforta en verda lumo, la ekzalto de *G* superregas kaj la tuta sentivo pligrandiĝas. En oranĝkolora lumo, *G* intervenas nur malmulte kaj ĝia ekzalto aldonas preskaŭ nenion al la ĝenerala ekscito.

Tiujn observojn de Kravkov oni kontestis: Tre delikataj mezuroj, kaj je provopersonoj sugestieblaj! Sed du nekontesteblaj laboraĵoj konfirmas tiujn observojn. Gernand<sup>(7)</sup> konstatis analogajn faciligojn kaj inhibojn studante per mikroelektrodo la sentivon de la retinaj riceviloj por diversaj

(e) *inhibi* = inhibicii (P.V. kaj Med. Vort.), kun forbalasto de senutila — kaj malbelega — pseŭdo-sufikso. (A.A.)



ondlongoj sub efiko de polarizantaj kurentoj. Bogosłowski kaj Ségal<sup>(4)</sup> konstatis, ke la katoda polarizo de la okulo igas la koloron de neŭtrale griza ekranu verdiĝi, dum la anoda polarizo liveras purpuran nuancon. Tio konfirmas la rezultojn de Kravkov.

El tio ni devas konkludi, ke la riceviloj *G* havas, rilate al la kampolinioj, apartan situon. Se la tri koloro-riceviloj konsistus el samspecaj elementoj kaj estus aranĝitaj kiel mozaiko, la selekta efiko de la polarizo ne estus komprenebla. Aŭ la konusetoj estas la riceviloj *R* kaj *B*, dum alia elemento ĉe alia nivelo estas la ricevilo *G*, aŭ male ĉiuj konusetoj estas riceviloj *G* kaj alispecaj elementoj respondas al la sentivo por grandaj kaj malgrandaj ondlongoj. Alia observo de Kravkov ebligas preferi tiun duan hipotezon. Li konstatas, ke ĉiuj faktoroj ekzaltantaj la ricevilojn *G* ekzaltas ankaŭ la sentivon de la malhel-aparataj riceviloj, dum la faktoroj kiuj inhibas la unujn, inhibas ankaŭ la aliajn. Nu! Konusetoj kaj bastonetoj estas mozaik aranĝitaj en unu sama tavolo kaj estas same orientitaj rilate al la elektra kampolinioj. *Do ni nepre devas identigi la ricevilojn G kun la konusetoj.*

\*\*  
\*

*Konklude:* La lumsentiva pigmento de la riceviloj de la verdo plej verŝajne identas kun la retina purpurajo. Ni trovis bonajn motivojn por supozi, ke la riceviloj *G* estas la retinaj konusetoj. Fine iuj indikoj pledas por hipotezo, laŭ kiu la riceviloj de la ruĝo kaj de la violkoloro ŝajne ne estas la konusetoj, sed aliaj elementoj.

La du lastaj hipotezoj estos definitive akceptitaj en nia teorio, nur se ili akordiĝos kun la rezultoj pri la du aliaj koloro-riceviloj.

## (2) LA RICEVILO DE LA VIOLKOLORO

*La lokalizo de la ricevilo de la violkoloro.* — Ni ĵus vidis, ke la konusetoj — kiel la bastonetoj — estas ekipitaj per retina purpurajo kaj ke ili „prizorgas” la sentivon de la okulo por la meza parto de la spektro; ilia ekscito liveras la subjektivan sensaĵon de verdo. Ĉar ni konstatis, ke ne verŝajnas, ke la aliaj riceviloj ankaŭ situas en la sama retina tavolo, ni devas unue serĉi en la retino aliajn elementojn, kiaj povus absorbi lumon kaj konsistigi sufiĉe delikatan mozaikon.

La ricevilo de malgrandaj ondlongoj, selekte sentiva por la bluo kaj la violkoloro, nepre devas absorbi tiujn radiojn pli ol la verdajn, flavajn kaj ruĝajn. Travidate, ĝi do devas aspekti flava aŭ oranĝkolora. Ni plie scias, ke la lumsentivo de tiu flava pigmento necese estas multe malpli forta ol tiu de la aliaj riceviloj (vidu fig. 1). Plie tiu hipoteza elemento necese forestas for de la foveo, kiu ne posedas specifan sentivon por la bluo kaj violkoloro (Willmer<sup>(27)</sup>).

Ni scias, ke en la centra parto de la retino antaŭ la tavolo de la konusetoj kaj bastonetoj troviĝas flava pigmento, kiu formas makulon: ĝi estas la „flava makulo”. Tiu pigmento ŝajne ne estas lumsentiva, sed tio ne ĝenas, ĉar Auger kaj Fessard demonstris, ke nervoj de kraboj farbitaj per eozino lumsentiviĝas; plie Bohm observis la saman efikon sur vezikojn de ranoj farbitajn per riboflavino. Sufiĉas absorbo de energio, por ke estiĝu nerva ekscito. Plie ni scias, ke la ricevilo de la violkoloro nur malbone uzas la lumenergion, kaj eĉ ne-lumoliza ekscito ŝajnas sufiĉa por klarigi ĝian sentivon.

Tamen ni ne povas konsideri la makulan pigmenton laŭ sia tuto kiel ricevilon *B*. La sentivo specifa por la malgrandaj ondlongoj tute mankas en la foveo, dum la makula pigmento tie malpli densas, sed neniel forestas. Plie la limo de la makula pigmento ŝajne situas ĉirkaŭ 3–4° for de la centro, dum la sensaĵo de bluo etendiĝas multe pli. Fine se la makula pigmento ludus tiun rolon, la relativa sentivo por la bluo devus esti pli granda en la flava makulo, ol en la ekstermakula retino. Nu! La trikoloraj egaligoj de Wright<sup>(28)</sup> evidentigas nenian diferencon inter la proporcioj *G/B* por la vidoj makula kaj ekstermakula.

Antaŭ ol konkludi pri la makula pigmento, ni serĉu aliajn informojn pri la riceviloj *B*.

Laŭ Fortin<sup>(6)</sup>, kiam oni prilumas la okulon per forta violkolora lumu unufrekvenca kaj difuza, oni observas sur klara homogena fono multegon da brilantaj punktoj skue moviĝantaj laŭ la kora ritmo. Nepre temas pri ruĝaj sangoĉeloj: tion demonstras ilia ritmo kaj la fakto, ke ili forestas el la foveo — sena je kapilaroj.

La supraĵo de la retino — kiel oni scias — estas tegita de sangvaza reto, kies kapilaroj laŭ formo de harpinglo enprofundiĝas. Sinsekve ili trairas la tavolon de la optiknervaj fibroj, de la gangliaj ĉeloj, la internan plektoforman tavolon kaj la tavolon de la internaj grajnoj, sed neniam penetras en la eksteran plektoforman tavolon, nek en pli profundajn tavolojn. Nu! En la makula zono la ekstera plektoforma tavolo igas „tavolo de la fibroj de Henle”. Tie ĝi estas 100  $\mu$  dika kaj oni prave miras, kiel la bildo de ruĝaj sangoĉeloj kun diametro de nur 5  $\mu$  povas projekciiĝi tiel klare sur la konusetojn tra distanco de 100  $\mu$  !!

Oni povas kalkuli, ke sub favoraj kondiĉoj la ombro de ruĝa sangoĉelo sur konuseto estus malforta grizo apenaŭ perceptebla, dum en la eksperimento de Fortin ili aperas, kiel nigraj punktoj.

Necesas do serĉi, en apudo de la tavolo de la internaj grajnoj, tuton de elementoj aranĝitaj kiel regula mozaiko sur ebenaĵo kaj kapablaj esti riceviloj. Fakte oni trovas, inter la fibroj de Henle kaj la nukleoj formantaj la tavolon de la internaj grajnoj, tavolon formitan de veziketoj regule aranĝitaj, kiun ne povas kolorigi la kutimaj nukleaj farboj. Fortin konsideras

ilin riceviloj kaj nomas ilin: „etaj aparatoj”, sed je forta grandigo oni bone vidas, ke ili estas la konusetaj piedoj ŝveligintaj al sinapsaj butonoj.

Ni ne parolu nun pri la eventuala duobla rolo de tiuj konusetaj kaj bastonetaj piedoj, se ili estus samtempe sinapso kaj ricevilo.

Ni nur konstata, ke en tuja apudo de la kapilaraj bukloj ekzistas regula strukturo kapabla esti projekci-ekrano por la ruĝaj globetoj kaj dank' al kiu la entopta fenomeno de Fortin estas klarigata ĝis la detaloj.

Plie estas facile demonstri, ke tiu fenomeno rilatas al la riceviloj de malgrandaj ondlongoj. Per pura violkolora lumo la fenomeno estas plej nete observebla eĉ kun moderaj helodensoj ĉirkaŭ 80 nitoj<sup>(f)</sup> (= 0,008 stilbo). Per bluj lumoj, kiuj efikigas same la ricevilojn G, kiel la ricevilojn B, la fenomeno praktike ne estas videbla per 80 nitoj, sed retroviĝas — tamen multe pli pala — per 300 nitoj. Per verda lumo necesas 8.000 nitoj, kaj neniel oni aperigas la fenomenon per oranĝkolora aŭ ruĝa lumo. Kun malgrandigo de la sentivo de la riceviloj B, la bildo de la ruĝaj sangoĉeloj paliĝas kaj evidentas, ke la du aliaj riceviloj ne povas ĝin percepti.

Ĉar la bluo estas perfekte absorbata de la hemoglobino, dum la fenomeno perdas intensecon de la violkoloro al la bluo, oni ne povas opinii, ke nur malgrandaj ondlongoj estas necesaj por projekcii la globetojn. Plie en tia okazo la fenomeno ne reaperus ĉe pli granda helodensoj.

*Konklude: la riceviloj B certe situas antaŭ la tavolo de konusetoj kaj bastonetoj, en tuja apudo de la tavolo de internaj grajnoj, ĉe la piedoj de la konusetoj kaj bastonetoj*(g).

**La pigmento de la riceviloj de la violkoloro.** — Por nia teorio, kiu baziĝas nur sur konataj elementoj ni devas elekti inter du flavaj pigmentoj. Unuflanke ni konas la makulan pigmenton sed ĝuste scias nek ĝian situon, nek ĝian kemian naturon. Aliflanke ni scias, ke sub lumo la retina purpuraĵo sinsekve transformiĝas al oranĝkolora substanco priskribita de Lythgoe kaj Quilliam<sup>(14)</sup> sub nomo: „transient orange” (nedaŭra oranĝa [pigmento]) kaj poste al flava substanco pli-malpli kolora laŭ la pH de la medio kaj nomata „indicator yellow” (Lythgoe<sup>(13)</sup>). Ĝi ankaŭ ofte estas nomata „retineno” (Wald).

La absorbo-spekto de la nedaŭra oranĝa pigmento — determinita de Berger kaj Ségal<sup>(3)</sup> — posedas maksimumon ĉe 480 mμ: ĝi kongruas kun la sentivo de la ricevilo B. Plie ni demonstiris (Ségal<sup>(20)</sup>), ke tiu substanco estas lumsentiva, kvankam malpli ol la retina purpuraĵo.

Malpli verŝajne estas, ke la retineno povas esti ricevilo B. Ĝia maxi-

(f) Unu „nito” estas la „helodensoj” de surfaco elsendanta aŭ reflektanta unu „kandelon” por kvadratmetro. (Noto de la aŭtoro).

(g) Ĉi tie kuŝas en la originalo alia demonstro kun klarigaj grafiko kaj traprofilo. (La resuminto).

mumo situas en la ultraviolo, ĝia absorbo en la bluo estas malforta; plie ĝi havas nenian lumsentivon.

Ĉiuj ĉi substancoj deriviĝas de la retina purpuraĵo: ili estas karotenoidoj kaj ligiĝas al proteinaj molekuloj. Ni do studis la retinan distribuon de la karotenoidoj.

La reago per miksaĵo de jodo kaj kalia jodido en akva solvaĵo estas sufiĉe sentiva kaj tre specifa: ĝi signas ĉeeston de karotenoidoj en la pigmenta epitelio, la eksteraj segmentoj de la konusetoj kaj bastonetoj, sed ankaŭ en la elipsoidoj de la konusetoj kaj en la ekstera plektoforma tavolo.

Ni vidu la interesan kolorigon per la osmiata acido. La eksteraj segmentoj de la bastonetoj kvankam riĉaj je karotenoidoj ne nigriĝas ĉe fiksado per osmiata acido, se la retino estas deprenata kaj fiksata en mallumo kaj en glacio. Se, male, oni igas ĝin restadi en fiziologia solvaĵo je 37° dum duon-horo aŭ pli, la eksteraj segmentoj forte nigriĝas sub ago de la osmiata acido. La restado en varmo ŝajne favoras la degeneron de la proteino al kiu estas ligitaj la karotenoidoj: tiuj, liberigitaj, nigriĝas.

Nu! La karotenoidoj de la ekstera plektoforma tavolo same kondukas. Do necesas konkludi, ke ne nur estas karotenoidoj en la retinoj de mamiferoj<sup>(h)</sup> (bovidoj, ŝafoj, porkoj en niaj eksperimentoj) en la loko kiun ni supozas ejo de sentivo por la malgranda ondlongoj, sed ankaŭ tiuj karotenoidoj same kondukas, kiel tiuj de la eksteraj segmentoj.

La histokemia reago por karotenoidoj, starigita de Berger kaj Ségal<sup>(1)</sup>, kiu konsistas el fiksado per platena klorido kaj kolorigo per metilverdaĵo—pironino ebligas precize konstati, ke la karotenoido de la ekstera segmento — la retina purpuraĵo — difuzas al la tuta ĉelo, kaj nur al ĝi. Oni ne vidas la kolorigon de la fibroj ĉar ili estas tro maldensaj, sed oni retrovas la karotenoidan reagon en la ekstera plektoforma tavolo ĉe la sinapsaj butonoj.

Histokemia ekzameno de homa retino en la makula zono konfirmas tiun opinion: Tie la fibroj de la konusetoj estas oblikve deŝovitaj por atingi la „dupolusajn ĉelojn” kaj sekve formas dikan tavolon de „fibroj de Henle”, sen iu nukleo aŭ sinapso. Nu! Tiuj Henle—fibroj entenas multe da karotenoidoj.

Preterpase ni rimarku, ke ĝis nun oni ne sciis la precizan situon de la makula pigmento. Okulfrapas, ke nerva tavolo 100 μ dika entenanta multe da karotenoidoj — flavaj pigmentoj — ekzakte respondas al la flava makulo. Ĉiuj detaloj de kolornuanciĝo kaj dimensioj de la makulo estas tiel klarigeblaj.

**La nedaŭra oranĝa pigmento.** — La tuta vid-ĉelo verŝajne entenas retinan purpuraĵon sed ne nepre en la sama lumolizita stato. La nedaŭra oranĝa

(h) vidu S.R. 3 29 kaj 106.

pigmento, aŭ la retineno, regeneras la purpurajon en la malantaŭa parto de la ekstera segmento, kontakte kun la pigmenta epitelio kaj en tuja apudo de la horoido<sup>(1)</sup>, tra kiu alvenas al la vidĉelo la nepre necesaj materioj, kaj ĉefe oksigeno. Per difuzo aŭ aktiva protoplasma movo, la regenerita purpurajo estas distribuata en la tuton de la ekstera segmento, sed certe ĝi alvenas multe pli ŝpareme ĝis la interna segmento, pro la malfacilaj kondiĉoj de difuzo inter la du segmentoj. La purpurajo de la fibro kaj sinapsa butono facile estas malkomponata al nedaŭra oranĝa pigmento, fare de la plej malforta lumo.

En normala stato, la karotenoidoj de la ekstera plektoforma tavolo kaj de la fibroj de Henle estas la nedaŭra oranĝa pigmento. Sed se pro longa restado en mallumo la purpurajo regeneriĝis eĉ en tiuj elementoj, tiam oni observas la fiziologian skotomon (aŭ fenomenon de Maxwell<sup>(12)</sup>). Dum tre mallonga tempo la centro de la vidokampo aperas ruĝa pro la filtrilo el purpurajo ĉe la foveo. La fibroj de Henle ne estas tre sentivaj, sed ilia denseco malhelpas penetron de verda lumo. Rapide la lumolizo fariĝas kaj la dukolora vido de la foveo reestabliĝas liverante flavan koloron, kiu pro kolor-adaptiĝo iĝas blanka.

Ĉirkaŭ tiu centro ruĝa estas observata blua haloo, kies dimensioj respondas al la makulo. Nu! Tie situas la enormaj sinapsaj butonoj kaj se la nedaŭra oranĝa pigmento transformiĝis al purpurajo fortege sentiva, tiam ilia ekscitebleco certe estas pli granda, tiel liverante sensajon kun superrego de la bluo-violkoloro. Ankaŭ tie la lumolizo rapide degenerigas la purpurajon kaj la blua haloo malaperas<sup>(1)</sup>.

**La nerva mekanismo.** — Laŭ tiu koncepto la sinapsaj butonoj ludas du rolojn: unuflanke ili transsendas al la „dupolusaj ĉeloj” la nervajn influksajn devenantajn de la ekstera segmento, aliflanke ili estas ricevilo por malgrandaj ondlongoj.

Ĉu tio kongruas kun la nerva fiziologio?

Ni unue analizu la pli simplajn faktojn ĉe la bastoneto. Ĝi normale utilas por la malhel-adaptita vido. Ĉe la ekscitosojlo bastoneto ricevas nur kelkajn fotonojn po-minute. La sinapso transsendas influksajn disigitajn de (far!)

(i) *horoido* aŭ *koroido* (Med.Vort.). Unu el la tri lamenoj de la okulo: retino, horoido, skleroto. — *Skleroto* estas neologismo por *sklero* (P.V.) kaj *sklerotiko* (M.V.), ĉar:

1e. *sklera* (M.V.) estas tute alisignifa;

2e. *sklerotiko* — kiu entenas senutilan sufikson etimologie adjektivan (*ik*) — povas liveri nur terurajn kunmetaĵojn kaj pro tio cedas lokon al pli internacia *skler-*; ekz.: *skler-ito* (M.V.), *sklerohoroidito* (M.V.), ktp.

Oni preferu: *sklerotito* (F: *sclérite* aŭ *sclérotite*), kaj *sklerotohoroidito*, ktp. (La Resuminto, A.A.).

(j) La originalo donas ĉi tie alian argumentadon per studo de la spektro de la pigmentoj<sup>(10)</sup> <sup>(26)</sup>.

longaj silentoj. Aliparte absorbo de fotono ĉe la sinapsa butono ne sufiĉas por krei nervan influksajn. Tamen ĉe la sojlo de hel-adapto je helodensoj 500-oble tiom forta, la kondiĉoj ŝanĝiĝas: nerva elemento, kiu povas transsendi izolitajn influksajn ĉesas funkcii, kiam la frekvenco de la stimuloj estas tro alta. Tiuj apartaj stimuloj tiam fandiĝas, kreante elektro-tonuson, kiu — kiel ni scias — ne kapablas generi influksajn en tia elemento: la sinapsa butono do estas fiziologie izolita. Male la sinapso daŭre estas stimulata de fotonoj en kreskanta nombro.

Al stimulo formata de la alfrapo de miloj da fotonoj po-sekunde ĝi reagas per ritmaj relasoj<sup>(k)</sup>.

En la foveaj konusetoj la sinapso ricevas influksajn de la konusetoj kaj samtempe reagas al la ekscitoj propraj. Tiuj du specoj de reagoj estas direktitaj al diversaj neŭronoj, kio ebligas disigi ilin.

La sinapso inter la konuseto kaj la dupolusa ĉelo adaptiĝis al transsendo de apartaj influksaj sed ne reagas al elektro-tonuso produktita de eventuala absorbo de blujaj radioj en la sinapsa butono.

Aliaj butonoj sur la sama konuseta piedo kontraŭe reagas — per relaso — al influksaj generitaj en la sinapsa butono mem.

Tiu hipotezo konfirmiĝas per tiu fakto, ke la tempo-konstanto de la riceviloj ruĝaj estas malgranda, tiu de la verdaj apenaŭ pli granda. Sed la konstanto de la violkoloraj estas ege granda: tio bone kongruas kun hipotezo, laŭ kiu la disigo de la signaloj inter la verdo kaj la violkoloro estiĝas pro diferenco de la sinapsaj tempo-konstantoj<sup>(15)</sup>.

**Resumo.** Ni povis identigi la retinan purpurajon, kiel pigmenton sentivan por la verdo, dank'al paraleleco inter la kurbo de sentivo de la verdo-ricevilo kaj la spektra absorbo-kurbo de la purpurajo. La riceviloj de la verdo estas la konusetoj. Ili entenas purpurajon, kaj la sama sinteno de tiuj riceviloj kaj de la bastonetoj ĉe polarizado de la okulo neprigas, ke ili estu en sama pozicio, kiel la bastonetoj. Pro samaj motivoj la du aliaj riceviloj estas ekster la tavolo de la konusetoj kaj bastonetoj.

La nedaŭra oranĝa pigmento devenanta de la lumolizo de la purpurajo ŝajne respondas al la sentivo por la malgrandaj ondlongoj. La entopta vido de la ruĝaj sangoĉeloj per violkolora lumo ebligas lokalizi la ricevilojn B en la ekstera plektoforma tavolo. La ebleco lokalizi ilin en la sinapsaj butonoj de la konusetoj kaj bastonetoj estas diskutata.

La identigo de la riceviloj de la ruĝo kaj establo de ĝenerala teorio aperos en la dua parto de tiu resumita verko.

(Collège de France.  
Laboratorio de Fiziologio  
de la sensaĵoj.)

(k) *relaso*: F. kaj A.: *relaxation*; vidu S.R. 1 22; S.R. 2 149.



Bibliografio.<sup>(1)</sup>

- (1) Berger (P.) kaj Ségal (J.) — C. R. Soc. Biol., 1949 143 308-9.
- (2) Berger (P.) kaj Ségal (J.) — C. R. Acad. Sc., 1950 230 1903-5.
- (3) Berger (P.) kaj Ségal (J.) — C. R. Soc. Biol., 1950 144 478.
- (4) Bogoslawski (A. I.) kaj Ségal (J.) — J. Physiol. (Paris), 1946-7 39 87-117.
- (5) Fedorov (N. T.) kaj Fedorova (V. I.) — C. R. Acad. Sc. URSS 1936 II 377-80.
- (6) Fortin (E. P.) — Edit. „El Atteneo”, Buenos-Aires, 1938.
- (7) Gernand (B.) — J. Neurophysiol., 1947 10 303-8.
- (8) Goodeve (C. F.), Lythgoe (R. J.) kaj Schneider (E.) — Proc. Roy. Soc. A 1939 170 102.
- (9) Granit (R.) — Oxford Univ. Press, 1947.
- (10) Hanström (E.) — Acta Ophthalmol. (Kbh.), 1940 18 21.
- (11) Junès (E.) — Ann. d'Oculistique (Paris) 1949 182 740.
- (12) Kravkov (S. V.) kaj Galotchkina (L. P.) — J. Opt. Soc. Amer. 1947 37 181-6.
- (13) Lythgoe (R. J.) kaj Quilliam (J. P.) — J. Physiol. (London), 1938 94 399.
- (14) Lythgoe (R. J.) — J. Physiol. (London), 1937 89 331.
- (15) Pieron (H.) — L'Année psychologique, 1931 32 1.
- (16) Pinegin (N. J.) — Probl. Fiziol. Opt. (Sovetio), 1944 2 5-41.
- (17) Polyak (S.) — Chicago Univ. Press, 1942 p. 316.
- (18) Schairer (E.) kaj Patzelt (K.) — Virchows Arch. f. path. Anat. u. Physiol. 1941 307 124-150.
- (19) Ségal (J.) — C. R. Soc. Biol., 1949 143 1314-6.
- (20) Ségal (J.) — C. R. Soc. Biol., 1950 144 403.
- (21) Stiles (W. S.) kaj Smith (T.) — Proc. Phys. Soc. (London), 1944 56 251-5.
- (22) Studnitz (G. von) — Pflügers Arch. ges. Physiol., 1937 239 515-25.
- (23) Thomson (L. C.) kaj Wright (W. D.) — J. Physiol. (London), 1947 100 107.
- (24) Wald (G.) — Nature (London), 1937 140 545.
- (25) Wald (G.) — J. Gen. Physiol. (Baltimore), 1937-8 21 795.
- (26) Wald (G.) — Science, 1945 101 653.
- (27) Willmer (E. N.) — Cambridge Univ. Press, 1946.
- (28) Wright (W. D.) — Documenta Ophthalmol., 1949 3 10-23.

(1) Ĉi tiu listo enhavis multajn erarojn kiujn mi provis korekti. Ŝajnas al mi ke eble la referenco (28) ne estas ĝusta, sed devus esti: J. Physiol. (London), 1947 106 18 P. (Red.)

LA SCIENCO EN LA „FESTO DE BRITUJO”.  
de T.L.C. BLUETT.

Jam en la jaro 1947 la Brita registaro decidis festi en 1951 la centjaran datrevenon de la unua internacia ekspozicio, kiu malfermis la reĝino Victoria en Hyde Park, Londono, je la 1-a de Majo, 1851. Kompreneble la plej taŭga memorajo estus alia simila ekspozicio internacia, sed oni decidis, ke en nuntempaj cirkonstancoj tio estus tro multekosta, se oni provus per ĝi taŭge prezenti la tutan nuntempan mondon. Aliflanke oni decidis, ke ne sufiĉos nur unu granda ekspozicio en Londono; do oni decidis, ke en ĉiu urbo kaj eĉ en preskaŭ ĉiu vilaĝo estu entreprenata ia laboro, kiu memorigos la jaron 1951 kiel festan jaron.

Laŭlonge de la norda bordo de la Tamizo en Londono konstruiĝis de 1864 ĝis 1870 impona digo, kiu estas uzata kiel promenejo. (*the Victoria Embankment*.) sed Londonanoj de longe devis bedaŭri, ke ĉe la suda bordo troviĝis nur vico da malbelaj provizejoj kaj fabrikoj. Dum la milito la Germanoj kompleze malkonstruis per bomboj ĉi tiujn malbelajojn, kaj provizis idealan malplenan lokon en la centro de Londono taŭgan por ekspozicio.

Do oni decidis konstrui tie la ĉefan el la multaj ekspozicioj, per kiuj oni intencis festi la datrevenon. El la multaj konstruaĵoj de la ekspozicio la ĉefa estis nomata „*The Dome of Discovery*” (kupolo de la eltrovado), aŭ kiel oni nomis ĝin en la komika gazeto „*Punch*”, „*the Dome of Dishcovery*”, pro tio, ke ĝi similis al ronda plata plad-kovrilo (*A: dish-cover*).

Kompreneble ĉi tiu konstruaĵo estis la plej interesa el la scienca vidpunkto, kvankam ja ne la sola. Oni dediĉis la diversajn partojn al la diversaj sciencoj. Precipe interesa estis la astronomia sekcio, kie troviĝis modeloj de la planedoj, kiel ankaŭ de grandaj teleskopoj kaj aliaj astronomiaj instrumentoj. Sed por vidi specimenon de la plej nova speco de tiaj instrumentoj, oni devis eliri kaj viziti ne novan konstruaĵon, sed malnovan, kiu konstruiĝis en la jaro 1826. El la konstruaĵoj, kiuj antaŭe okupis la lokon de la ekspozicio, la plej multaj malaperis, sed oni konservis unu el ili, la „kugletan turon” (*shot tower*.) kiun oni antaŭe uzis ĉe la fabrikado de kugletoj per tio, ke oni faligis de la supro de la turo gutojn de fandita plumbo; dum la falo la gutoj solidiĝas en la formo de perfekte sferaj kugletoj. Nuntempe dum la daŭro de la ekspozicio oni uzis tiun turon por esplori la profundojn de la spaco per la radio-ehado. Tie vizitantoj povis mem elsendi elektrajn ondojn al la luno, kaj post la forpaso de nur 2½ sekundoj aparato indikis la ricevon de eĥo.

Reveninte al la „kupolo de la eltrovado” oni povis viziti alian tre interesan sekcion, — la biologian. Ĉe la eniro troviĝis grandaj statuoj de la tri plej eminentaj iniciatantoj de la evoluismo — Darwin, Wallace kaj Huxley. Unu el la faktoj, kiujn observis Darwin, dum sia mond-vojaĝo, kiu daŭris de 1831 ĝis 1836, estis la diverseco de la specioj, kiujn li trovis en la insularo de Galapagos (t.e. testudoj) kiu troviĝas en la Pacifika Oceano