

## ELEMENTOJ DE TEORIO PRI LA VIDO DE LA KOLOROJ

(Fino)

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

### (3) LA RICEVILO DE LA RUĜO.

**Absorbo de la ekstrema spektra ruĝo far la organikaj pigmentoj.** — Niaj studoj pri absorbo far kolorigaj substancoj montris, ke neniu el la centoj da ekzamenitaj solvaĵoj prezentas en la longonda ruĝo karakterizajn similitajn al tiuj de nia helaparata sentivo. Tiu sentivo nepre baziĝas sur absorbo de la lumo far pigmento (Ség al <sup>(13)</sup>).

Nu! Nia sentivo malkreskas por grandaj ondlongoj laŭ funkcio proksimume prezentebila per rekto sur logaritma skalo. Male la diverskoloraj pigmentoj prezentas ĉirkaŭ 680 m $\mu$  subitan falon: do neniu konata kolora solvaĵo respondas al la karakteroj de nia sentivo.

En treege jonizitaj solvaĵoj la subita falo ĉe 680 m $\mu$  iom moderiĝas. Se oni realigas centprocente jonizitan staton, observante suspension de mikro-kristaloj anstataŭ solvaĵoj, oni trovas absorbon grade malkreskantan kun kresko de la ondlongo, simile al la sentivo de la okulo.

**Naturo kaj lokalizo de la solida lumsentiva pigmento.** — Tiel ni povas elekti inter du hipotezoj. La unua konservis la klasikan nocion de likva lumsentiva koloraĵo, atribuante al tiu koloraĵo esceptajn fizikajn ecojn, nome absorbokarbon, kiu apartenas ne al likvaĵoj sed nur al solidaĵoj. La dua baziĝas sur la observita fakto, ke la pliparto el la pigmentoj posedas la necesajn ecojn, kiam ili estas en mikro-kristala suspensio.

Ĉar ni volas enpreni nenian arbitran elementon la dua hipotezo nepriĝas. Ni serĉu, ĉu ekzistas en la okulo lumsentiva pigmento solida.

Nek rekta mikroskopa studo, nek polarizita lumo montras en la retino (laŭ strikta senco) ĉeeston de kristalaj elementoj. La unua tavolo, kie incidantaj radioj trafas kristalojn, estas la pigmenta epitelio <sup>(b)</sup>.

<sup>(a)</sup> La originalo troviĝas en *Annales d' Oculistique* 1951 184 289-320. La unua parto de ĉi tiu resumo troviĝas en *Sci. Revuo* 5 8.

<sup>(b)</sup> Du vortoj pri *embriologio* por legantoj nefakuloj. Origine la okulo estas globo el epitelio kunligita kun la nervaj pracentroj per traktuso: la optika pranervo. La antaŭa parto de tiu globo dikiĝas kaj samtempe kaviĝas iom post iom alsimiliĝante al kaliko. Tiel ĝi atingas kaj fine plene kontaktas la malantaŭan parton. La antaŭa parto konsistiĝas preskaŭ la tutan retinon kun siaj optiknervaj fibroj kaj la klasikaj „vidĉeloj”: konusetoj kaj bastonetoj. La malantaŭa parto de la primitiva globo restas maldika tavolo (unu ĉelo en la diko). Sed ĝi enprenas pigmenton (melaninon) kaj nigriĝas: klasike oni konsideras ĝin nur kiel nigran ekranon; ĝi estas la pigmenta epitelio. Krome oni parolas pri „virtuala spaco”, kiu daŭre restas ekde la embriogenezo inter tiu epitelio kaj la cetero de la retino. Tiu virtuala spaco povas iĝi efektiva: tiel estiĝas la retina disĝo.

Ni serĉu, ĉu ĝi kapablas roli, kiel specifa ricevilo por la grandaj ondlongoj. Nur unu lumsentiva pigmento estas konata en la okulo: ni do opinias, ke la pigmento de la riceviloj R estas la retina purpuraĵo en kristala stato.

Oni certe objektos, ke la retina purpuraĵo ne posedas specifan sentivon por la ruĝo kaj do ne povas selekte ricevi en tiu parto de la spektro. Sed ni atentu ĝian anatomian situon! La incidanta lumo perdas iom de siaj radioj de malgrandaj ondlongoj dum trapaso tra la kristalino, kaj iom pli, pasante tra la nedaŭra oranĝa pigmento de la ekstera plektoforma tavolo kaj de la flava makulo. La cetero de la bluo kaj verdo estas absorbitaj far la filtrilo el retina purpuraĵo entenata en la eksteraj segmentoj de la konusetoj kaj bastonetoj. La radioj violkoloraj, bluj kaj bluj-verdaj ne gravkvante atingas la pigmentan epitelon. Nur en la verdo, kie la retina purpuraĵo komencas iĝi tralasiiva, la pigmenta epitelio ekricevas notindan parton de la radioj. Tiu parto ankoraŭ kreskas en la flavo. Fine ĉirkaŭ 650 m $\mu$ , kie la absorbo far la likva retina purpuraĵo iĝas neglektebla, la solida retina purpuraĵo estas la sola lumsentiva substanco kapabla absorbi lumon kaj produkti eksciton. Ĝi ne havas propran selektan sentivon sed ĝi povas esti ekscitata nur far tiuj radioj, kiuj atingas ĝin: la longondaj.

La pigmenta epitelio ne estas „*persona grata*” de la modernaj scienculoj, por kiuj ĝi estas nura absorb-ekrano. Ekzemple la sescentpaĝa traktato pri la homa retino de Polyak dediĉas al ĝi nur kelkajn liniojn.

Nur la pli fruaj aŭtoroj akumulis faktojn pri tiu epitelio. Raehlmann <sup>(9)</sup> studis ĝiajn pigmentojn: du tre malsamajn. Baze de ĉiu ĉelo, ĉe ĝia eksteren turnita flanko kaj ĉirkaŭ la nukleo, ekzistas malhele bruna pigmento kun formo de sferaj grajnoj, kiu ŝajne estas melanino: ĝi identas kun la pigmento de la horoido. En la parto de la ĉelo turnita al la interno de la globo estas alia pigmento, konsistanta el pintfinaj grajnoj, pli hela kaj kemie tre malsama, ĉar ili rezistas al la plimulto el la kemiaj reagiloj, kiuj detruas melaninon. Laŭ Raehlmann, tiuj pintfinaj grajnoj estas amasoj de maldikaj nadloj envolvitaj en komuna protoplasma ingo. Ili estas orientitaj laŭ la direkto de la incidanta lumo.

La albinoj, homoj kaj bestoj, posedas la sferajn grajnojnek en la pigmenta epitelio nek en la horoido, sed ili ĉiam havas la pintfinajn. Tio konfirmas, ke ĉi lastaj konsistas el io alia ol melanino.

Laŭ Raehlmann la pintfina pigmento estas parte senkolorigata far la lumo. Per nigrafona mikroskopo li trovis, ke la lumo reflektata far la grajnoj estas unue verda, poste ŝanĝiĝas al bluo. Tio ebligas konkludi, ke travidate ĝi unue estus purpura kaj iĝus oranĝkolora. Fine la koloro malaperas. La sama fenomeno ekzistas por la eksteraj segmentoj de la konusetoj kaj bastonetoj, kiuj montriĝas purpuraj, poste oranĝkoloraj kaj fine preskaŭ blankaj.

Aliajn argumentojn liveras la fluoresko-mikroskopo. v. Querner <sup>(8)</sup>

<sup>(c)</sup> *lum-eska* (ŝajne preferinda al „luminesk-a?”), F. luminescent, apud fosfor-eska, fluor-eska.

malkovris en la hepato kaj surrenaj glandoj *lumeskan*<sup>(c)</sup> *substancon X* verŝajne derivaĵon de vitamino A. Poste v. Jancsó kaj v. Jancsó<sup>(s)</sup> retrovis la samon en la pigmenta epitelio. Schairer kaj Patzelt<sup>(2)</sup> faris pri ĝi kompletan studon.

Tiu substanco havas verdan aŭ verde flavan fluoreskon. Oni ne observas ĝin en malhel-adaptita okulo. Anstataŭe oni trovas hele flavan fluoreskon en la pigmenta epitelio kaj brunan fluoreskon en la eksteraj segmentoj. Tiuj du koloroj ŝuldiĝas al malsama denseco de la pigmento. Sub intensa ultraviola lumo, la flava fluoresko malfortiĝas nur malrapide. En hel-adaptita okulo oni trovas verdan fluoreskon en la eksteraj segmentoj kaj en multaj tre hele verdaj korpetoj en la pigmenta epitelio. Sed sub ultraviolaj radioj tiu verda fluoresko malaperas post unu minuto, anstataŭigite far malpli intensa oranĝ-kolora fluoresko. Ŝajne la flava fluoresko en heladaptita okulo apartenas al la retina purpuraĵo: la ultraviolo malfortiĝas ĝin nur malmulte dum la videbla lumo estas multe pli efika; tio kongruas kun la tre malgranda absorbo far la purpuraĵo en la ultraviolo kaj la pli granda en la regiono de la videblaj radioj.

Do en la eksteraj segmentoj ekzistas derivaĵo de vitamino A posedanta tiujn ecojn: ĝi nepre estas retina purpuraĵo. Sed en la pigmenta epitelio ekzistas substanco kun samaj ecoj de fluoresko kaj lumolizo kaj malsama nur per ĝia pli intensa lum-elsendo, t.e. per ĝia koncentriteco. Alidire estas retina purpuraĵo kaj en la konusetoj kaj bastonetoj kaj en la pigmenta epitelio.

Sufiĉas nerva konekto inter la epitelio kaj la retino strikta-senca. Tiu konekto nepre devas ekzisti: estus absurde opinii, ke tia strukturo, tiom bone organizita, ne respondas al fiziologia funkcio.

**La nerva konekto.** — Neniu aŭtoro atentigas pri tia konekto. Tamen oni trovas en la literaturo kelkajn faktojn, kiuj pledas por ĝi.

Foerlin publikigas serion da rimarkindaj mikrofotografioj de la homa kaj simia retinoj. Sur la tanĝaj<sup>(d)</sup> tranĉaĵoj de la foveo oni rimarkas regulan mozaikon el cirklaĵoj: tio evidente estas la tranĉaĵo de la foveaj konusetoj. Inter ili oni trovas malpli nombrajn cirklaĵojn kun diametro malpli granda: proksimume 1 $\mu$ . Oni retrovas ilin nivele de la ekstera limmembrano kaj inter la piedoj de la konusetoj. Ili tre similas al nervaj fibroj.

Ilia nombro estas la kvinono de la nombro de la konusetoj. Se ni supozas, ke ĉiu fibro nervizas unu elementon de mozaiko tute kovranta la surfacon, ĉiu elemento devus esti kun diametro 2,2-oble tiel granda kiel tiu de la konusetoj. Tio efektive estas la diametro de la ĉeloj de la pigmenta epitelio en la centra regiono de la retino.

Diferenciga nigriĝo per arĝenta salo laŭ Golgi (pron. Golĝi) estas la plej bona metodo por studi la retinajn elementojn. Sed la epiteliaj fibroj estas kaŝitaj far granda kvanto da konusetoj kaj bastonetoj. Preskaŭ nur hazardo povas ebligi vidi ilin: pluraj centoj da tranĉaĵoj estis ekzamenataj, ĝis ni trovis epiteliajn fibrojn sufiĉe neimplikitajn por ekskludi ĉiun eraron. En re-

(d) tanĝi, -anto : vd. S.R. 2, 147.

tiuj de porkoj, tre similaj al la homaj, ni sukcesis bone vidi dekon da tiaj fibroj. Tiuj elementoj posedas fibrojn kaj sinapsojn, kiel la konusetoj, sed ilia nukleo ne estas en la tavolo de la eksteraj grajnoj: tio klare montras, ke tiuj fibroj apartenas al ĉeloj situantaj trans la limmembrano.

**Resume,** ekzistas nerva elemento malfacile evidentigebla, kun karakteriza sinapso, sed ne posedanta nukleon en la retino striktasenca. Ĝi do devas aparteni al elemento de la pigmenta epitelio. Aliparte ni scias, ke en la ĉeloj de tiu epitelio situas intensa lumoliza procezo, kiu devige kreas lokajn ekscitojn. La fibro devenanta de tiuj ĉeloj ebligas roligi tiujn ekscitojn en la mekanismo de la vidsento.

**La retina disiĝo.** — Apud ĉiuj faktoj ĵus diskutitaj, la modifo de la kolorvido far la retina disiĝo forte apogas la hipotezon pri la rolo de la pigmenta epitelio en la sentivo por ruĝo.

Tiu disiĝo okazas inter la pigmenta epitelio kaj la tavolo de la eksteraj segmentoj de la konusetoj kaj bastonetoj<sup>(e)</sup>.

Se ĉe tio la retino ne estis ŝirata, la nervaj konektoj de la bluo- kaj verdo-riceviloj daŭre ekzistas kaj la supra cirkulado sufiĉas por teni la organon viva. Post rekuniĝo, la kontakto kun la ĥoroido reestablas la normalan nutradon de la riceviloj kaj la vido refunkcias pli-malpli komplete.

La riceviloj G kaj B ne aparte suferas pro la retina disiĝo, ĉar ili ja estas en la retino kaj moviĝas kune kun ĝi. Tute malsamas por la riceviloj R, se ili efektive identas kun la ĉeloj de la pigmenta epitelio: la disiĝo nepre devas detruigi la nervajn fibrojn inter la epitelio kaj la retino kaj forigi la eblon vidi ruĝon.

Nu! Dubois—Poulsen<sup>(2)</sup> menciis la „verdan vidon” ĉe retina disiĝo. Li eĉ konsideras ĝin, en difinitaj kazoj, kiel simptonon de disiĝonta retino. En ĉi lasta okazo, la distiro de la elementoj, ekzemple pro edemo, malhelpus la kondukon de influksioj en la epiteliaj fibroj antaŭ la disiĝo mem.

Aliparte Glaze<sup>(3)</sup> tre bone priskribis la sensaĵojn, kiujn li mem havis dum kaj post retina disiĝo.

La disiĝo ekestiĝis sekve de granda fortostreĉo okazinta ne longe post traŭmo ĉe la kapo. Ĝin akompanis sensaĵo de ruĝaj lum-ondoj, konverĝantaj de la periferio al la centro de la vidkampo. Pro diagnoza eraro, la rekuniĝo estis neperfekta pro resto de edemo inter retino kaj epitelio. La vido de la formoj restis tre malbona, la vidon de la koloroj superregis la bluo-verdo. Fortostreĉo facile estigis konverĝantajn lumondojn: sed ili ne plu estis ruĝaj, kiel ĉe la disiĝo.

Ĉiu detalo de tiu priskribo perfekte kongruas kun nia hipotezo. La disiĝo respondas al ŝiro de la epiteliaj fibroj. La tirado de tiuj fibroj estigas nervajn influksiojn, kiuj nepre liveras ruĝan sensaĵon.

La dusemajna fikstempo antaŭ la rekuniĝo sufiĉas, por ke la fibrostumpo restinta en la retino degeneru. Poste la rekuniĝo povas ebligi la difuzon de la elsangaj substancoj, reestabli iagradan eksciteblecon de la riceviloj G kaj B,

(e) Vidu la noton (b) p. 122.

sed ĝi ne povas nerve rekonekti la retinon kaj la epitelion. La transrestanta edemo povas ĉe fortostreĉo estiĝi ondojn, kiuj mehanike agas sur la konusetojn kaj bastonetojn. Ne plu eblas distiro de la epiteliaj fibroj, nek ruĝa sensaĵo: la vidon superregas la bluo-verdo, komplementa koloro de la ruĝo.

#### (4) LA TEORIO DE LA TRI TAVOLOJ KAJ ĜIAJ EKSPERIMENTAJ KONTROLOJ.

Ĝis nun ni provis identigi la kolororicevilojn kun difinitaj retinaj elementoj ekskludante ĉiun arbitran supozon. Ni trovis, ke eblas konstrui hipotezon de trikolora vido kun akcepto, ke la vido de la ruĝo estas rolo de la pigmenta epitelio entenanta kristaliĝintan retinan purpurajojn, kun absorbo pli etendiĝanta al la grandaj ondlongoj, ol tiu de la solvaĵo. La vido de la verdo ŝuldiĝas al la konusetoj, tiu de la violkoloro al la absorbo far la nedaŭra oranĝa pigmento. — reduktita retina purpuraĵo —, pro ĝia lokalizo en la ekstera plektoforma tavolo malproksime de la ĥoroido, la nutra membrano.

La incidinta lumo trairas la kristalinon kaj tie perdas grandan parton el sia violkolora konsistigaĵo. Kompare kun tiuj, estas neglekteblaj la perdoj en la korneo, la antaŭa kamero, la vitreca korpo kaj la nervaj tavoloj de la retino.

Alia grava absorbo okazas en la ekstera plektoforma tavolo, riĉa je karotenoidoj. Nur la karotenoidoj entenataj en la sinapsaj butonoj de la konusetoj kaj bastonetoj estigas eksciton, sed la absorbo en sia tuto povas esti tre grava, precipe en la makula zono, kie la plektoforma tavolo estas tre dika dank' al la Henle-fibroj. La absorbomaksimumo de la makula pigmento, same kiel tiu de la nedaŭra oranĝa troviĝas ĉirkaŭ 480 m $\mu$ . La sentivokurbo de la ricevilo de malgrandaj ondlongoj diferencas de la absorbokurbo de tiuj substancoj pro la absorbo de la violkoloro en la kristalino.

Poste la lumo trafas en la tavolo de la eksteraj segmentoj de la konusetoj kaj bastonetoj novan zonan de absorbo. La maksimumo de kvantuma absorbo far la tiea retina purpuraĵo estas ĉe 506 m $\mu$ . sed la lumoj jam pasis tra du sinsekvaj flavaj filtriloj kaj sekve la sentivo-maksimumo estas transŝovita al la grandaj ondlongoj: al la verdo.

En tiu tavolo konusetoj kaj bastonetoj konsistigas filtrilon, kiu preskaŭ tute forigas la mezan parton de la spektro: La pigmenta epitelio tiel ricevas nur tre malmultajn verdajn radiojn. La kristaloj mem de retina purpuraĵo posedas neniun selektan absorbivon. Sed ĉar la kristalino, plektoforma tavolo kaj eksteraj segmentoj sinsekve forigis la radiojn violkolorajn, blujajn kaj verdajn, tial la pigmenta epitelio posedas funkcia sentivon en la oranĝkoloro kaj ruĝo.

**La fenomeno de Purkinje.** — Karakterize la teorio de la tri tavoloj kontentiĝas per la ekzisto de ununura lumosentiva substanco sama en la riceviloj hel- kaj malhel-aparataj. Nu! ni scias, ke la kurbo de malhelaparata sentivo maksimumas en la verdo-blauo ĉe 505 m $\mu$ , dum la helaparata kurbo kulmas ĉe 560 m $\mu$ , t.e. en la verdo-flavo. Tio estas la esenco de la fenomeno de Purkinje. Pro tio multaj aŭtoroj akceptas ekziston de dua lumosentiva pigmento.

Ni jam diris, ke ĉiu provo evidentigi tian pigmenton malsukcesis. Krome diferenco inter la sentivoj hel- kaj malhel-aparataj ŝajne ne neprigas novan hipotezan pigmenton.

Efektive oni kutime determinas la malhelaparatan sentivon en la ekstermakulaj zonoj; male la helaparatan kaj koloran vidon oni esploras en la makula zono. Evidentas, ke ekzisto de densa flava filtrilo kapablas notinde transŝovi la sentivo-maksimumon. Nu! tiaj flavaj filtriloj ekzistas ĉe ĉiuj animaloj kun helaparata vido: flava korneo de la serpentoj, oranĝkolora kristalino de la sciuro, oleaj globetoj en la konusetoj de la birdoj kaj fine la makulo de la primatoj<sup>(f)</sup>.

La ekzisto de tiuj filtriloj estas facile pravigebla. Sub intensa lumo la retina purpuraĵo transformiĝas al nedaŭra oranĝa pigmento: Tiel estiĝas en ĉiu ricevilo flava filtrilo varianta kun la helo. Sola ĝi nebligas ĉiun ĝustan takson de la koloroj kaj helodensoj. Sed helpas la ekzisto de konstanta filtrilo, kiu reduktas la variadon de laŭspektra sentivo kaŭzatan far la varianta filtrilo.

Oni povas kalkuli per diversaj taksadoj, ke la optika denseco de la flavaj filtriloj, konstanta kaj varia kune, estas proksimume  $d = 1,36$ .

Aliparte oni povas kalkuli la optikan densecon de hipoteza oranĝkolora filtrilo, kiu ebligas ŝanĝi la sentivon de hel- al malhel-adaptiteco, alivorte krei la fenomenon de Purkinje (Purkyne). Kompreneble por tio ni turnos nin al la helaparata kurbo de la protanopulo<sup>(g)</sup>, daltonismulo kies videbla spektro estas mallongigita en la ruĝo, pro malapero de la riceviloj kun kristala retina purpuraĵo. Se nun oni surmetas sur la absorbokurbon de tiu hipoteza filtrilo la absorbokurbon de filtrilo el nedaŭra oranĝa pigmento de denseco  $d = 1,36$ , tiam oni konstata, ke tiuj pigmentoj sufiĉe klarigas la fenomenon kaj ne neprigas ekziston de hipoteza lumosentiva substanco<sup>(h)</sup>.

Kiam oni determinas la sentivokurbojn por diversaj helodensoj, oni konstata gradan transŝovon de la maksimumo al la ruĝo. Por iu ajn kurbo-paro, oni povas kalkuli la densecon de hipoteza filtrilo, kiu ebligas la koncernan transŝovon. Ree la absorbokurbo de tia filtrilo sufiĉe similas al tiu de la nedaŭra oranĝa pigmento.

Do ĉio okazas, kvazaŭ la fenomeno de Purkinje estiĝus pro apero de filtrilo el nedaŭra oranĝa pigmento.

Se tio ĝustas, speco de fenomeno de Purkinje devas okazi ankaŭ ĉe bastonet-vido. Eksperimento de Mkrtiĉeva kaj Samsonova<sup>(7)</sup> ebligas tion konfirmi. Ili mezuris la malhelaparatan sentivon en anoksemia stato: pro manko de oksigeno la sentivo estas pli malgranda. Granda parto de la retina purpuraĵo tiam estas en stato de nedaŭra oranĝa pigmento aŭ eĉ de retineno. Fakte tiam la sentivomaksimumoj estas transŝovitaj tra 25 m $\mu$  al la ruĝo.

**La optika denseco de la retina purpuraĵo.** — Grava punkto de nia teorio estas la absorbo de la verdaj radioj far la filtrilo konsistanta el la eksteraj

(f) Tiel laŭ Medicina Vortaro; laŭ Filozofia Vortaro (Kamaryt) *primatoj*.

(g) aŭ *ruĝoblindulo* (Lumigsc. vort.)

(h) En la originalo grafiko ilustras (fig. 5. p. 305).

segmentoj de la konusetoj kaj bastonetoj. Tio ebligas la selektan sentivon de la pigmenta epitelio. Nu! ĉe la fortaj helodensoj, pro la elĉerpiĝo de la purpuraĵo en la bastonetoj, tiu filtrilo ŝajne ne plu estas kompleta kaj la selektivo de la ricevilo *R* ŝajne ne plu ekzistas. Tio kontraŭas nian teorion.

Plie Hecht, Schlaer kaj Pirenne<sup>(4)</sup> atentigas, ke la malhelaparata sentivo-kurbo kongruas kun la absorbokurboj de la retina purpuraĵo nur por la malgrandaj absorboj kaj de tio prave konkludas, ke la absorbo ne povus superi 20% ĉe sia maksimumo: tiam la filtrilo el purpuraĵo ne povus esti selekta.

Tiu dedukto, se ĝi ne kontraŭas aliajn observojn, devigus nin forjeti la teorion de la tri tavoloj. Ĉe ekzameno oni ne povas ne rimarki la hele ruĝan koloron de ĵus sekcita retino de malhel-adaptita animalo. Dume la solvaĵoj de purpuraĵo ĉiam aspektas pli palaj: ilia maksimumo de absorbo estas inter 50 kaj 70%. Por ekhavi same saturitan koloron necesas atingi optikan densecon de 0,8—0,9, respondantan al absorbo de 85—90% (rata retinkoloro), kaj eĉ de 1,5 respondantan al absorbo de 97% (rana retinkoloro). Ja, ne preciza metodo, sed ĝi klare montras, ke la absorbo estas pli granda, ol opiniis Hecht Schlaer kaj Pirenne.

Broda, Goodeve kaj Lythgoe<sup>(1)</sup> kalkulis la poon<sup>(2)</sup> de absorbo far la purpuraĵo en la ranaj retinoj surbaze de la kvanto de purpuraĵo devenanta de difinita retin-areajo. Ili trovis optikan densecon  $d = 0,54$ . Sed la aŭtoroj forĝesis korekti pro la perdoj okazintaj dum la ekstraktado<sup>(3)</sup>. Tiuj perdoj estas minimume 50%. Do la denseco estas minimume  $d = 1,08$  kaj la absorbo 91%.

Por eviti ĉiun perdon, ni determinis la absorbon de la purpuraĵo en ĵus sternitaj retinoj muntitaj antaŭ la fendo de unufrekvenca lampo. Tiel oni ricevas ĉe la rano absorbon de almenaŭ 92% ( $d = 1,1$ ) kaj ĉe la rato 80 ĝis 85% ( $d = 0,6 - 0,7$ ). La eksteraj segmentoj de la homo havas longon interan inter tiuj de ĉi du animaloj: certe la poon de absorbo ĉe la homo estas pli granda ol 85%. Kaj tio plene sufiĉas por klarigi la selektan sentivon de la pigmenta epitelio.

Por konstati ĝis kia grado la ekspono povas maldensigi la purpuraĵon en la eksteraj segmentoj de la bastonetoj kaj pro tio forigi la selektan sentivon de la epitelio, ni elmetis vivantajn ranojn al lumoj diversintensaj.

Taksebla senkoloriĝo montriĝas nur ĉe retinaj priradiadoj de ĉirkaŭ 5500 Trld. <sup>(k)</sup> Ni povis ankaŭ konstati, ke la lumolizo de la purpuraĵo en la riceviloj

(1) Poon vidu S.R. 3, 27 (Tiu indiko forfalis el la indekso S.R. 4, 160, kiu mencias nur p. 86).

(2) Ili asertas ke preskaŭ neniam perdoj okazis (Redaktoro).

(3) Trld. = unuo Troland, valoro esprimanta la lumfluksan densecon ĉe la nivelo de la retino. Unu unuo Troland estas la helodensco de la lumfondo esprimita en nitoj multiplikita per la areo de la pupilo en kvadratmilimetroj. Troland proponis la terminon „fotono” ofte uzata far anglingvanoj, sed konvenas eviti tiun esprimon konfuzeblan kun la fotono de la fizikisto (lumokvantumo) [Noto de la aŭtoro] — eble „trolando” taŭgas? A. A.

de la homa okulo iĝas taksebla ĉirkaŭ 6000 Trld. Oni devas konkludi, ke sub tiu limo la regenerado de la purpuraĵo kapablas kompensi la lumolizon kaj, ke la optika denseco de la purpuraĵa filtrilo praktike ne varias.

Nu! Priradiado de 6000 Trld. respondas al tre grandaj helodensoj kutime blindumaj<sup>(4)</sup>.

Ekde tiu limo okazas modifoj, kiuj tendencas neniigi la sentivon de la koloriceviloj. Sed sub tiu limo, en la fiziologiaj helodensoj, la denseco de la retina purpuraĵo en la eksteraj segmentoj sufiĉas por ebligi la selektivon de la ruĝo-riceviloj.

**Adaptiĝo al grandaj helodensoj.** — Super la limo de 6000 Trld. la retina purpuraĵo fariĝas nedaŭra oranĝa pigmento kaj retineno, la absorbospektroj modifiĝas kaj post adaptiĝo oni povas konstati aron da kuriozaj fenomenoj: inter ili dishromatopsioj<sup>(m)</sup> forte apogas la teorion de la tri tavoloj.

Ekspono de la okulo al ekstrem-ruĝaj lumoj de ĉirkaŭ 680 m $\mu$  kaj de denseco ĉirkaŭ 100 000 Trld. selekte elĉerpas la ruĝoricevilon. Oni unue observas mallongigon de la videbla spektro ĝis 650 m $\mu$ , absorbolimo de la retin-purpuraĵa solvaĵo. La purpuraĵo ne plu estas sufiĉe densa por kristaliĝi.

Samtempe la verdo etendiĝas sur la tuta regiono de la flavo kaj oranĝo-koloro, dum tiuj du nuancoj transŝoviĝas al la regiono de la ruĝo. Efektive tiam estas du filtriloj provizitaj de la sama likva retina purpuraĵo; sekve la filtrilo el eksteraj segmentoj liveranta verdan sensaĵon, ĉar trafata unua, absorbas la pliparton de la incidanta lumoj kaj superregas la kolorojn.

Tute malsamas, kiam oni provas elĉerpi la verdoricevilon per intensa unufrekvenca lumoj de 500 m $\mu$ . Rapide la verda sensaĵo malaperas. Ĝin anstataŭas flavo pro interveno de la ruĝoricevilo. Sed ekde tiam, la du riceviloj paralele evoluas. Sekve preskaŭ homogena oranĝoflavo kovras la regionojn de la verdo, flavo kaj oranĝokoloro, kaj ne plu modifiĝas. La ekstremo de la spektro ĉesas ankaŭ ĉe 650 m $\mu$ .

Efektive la verda-blua lumoj pro malkompono de la retina purpuraĵo iĝas pli translasiva la filtrilon el eksteraj segmentoj. Do la ruĝoricevilon trafas pli da incidanta lumoj, eĉ en la regiono, kie ĝi ordinare ne estas sentiva. La lumolizo solvas la kristalojn kaj ekde tiam ambaŭ riceviloj absorbas proksimume saman proporcion de la verda lumoj. La hipotezo, laŭ kiu la ruĝoricevilo estas ŝirmata far du filtriloj, sen kiuj ĝi estus sentiva ankaŭ al la verdo, perfekte klarigas tiujn observojn.

(4) Blindumo: N. = Verblindung. G. = Blendung. A. = glare. F. = éblouissement (Lumigsc. Vort. no. 402 kaj 419). Oni povus difini: 1. Vida perturbo pro efiko de tro hela lumoj. 2. Subita sed ne daŭra malfacilo vidi pro patologia kaŭzo. A. A. (Kion opinias fakuloj?)

(m) Dishromatopsio (Med. Vort.) „internacia” termino. — Oni povas diskuti ĉu h, ĉu k. Pli esenca demando estas: ĉu transdoni per: „miskolorvido”, same konstruita vorto? Sed ĉu ĝenerala apliko de tia metodo ne liveros lingvajon tute fremdan al la internacia uzo?

La restarigo de la kolorvido post plena elĉerpo de la retino ankaŭ apogas la teorion. La necesaj substancoj por regenero de la retina purpurajo, kaj unualoke la oksigeno, venas el la ĥoroido per difuzo: kiom longe la purpurajo ne estos regenerita en la pigmenta epitelio, tiom longe la difuzo ne efektiviĝos al la eksteraj segmentoj; kaj same, nur en sekva etapo, kiam la regenero estos farita en la eksteraj segmentoj, nur tiam la difuzo atingos la violkoloro-ricevilojn.

Post plena elĉerpo de la retino per blanka lumo de 7 000 000 Trld., la okulo praktike estas blinda por normalaj helodensoj. Post dekelkelko da sekundoj, la elĉerpita okulo vidas en spektroskopio aperi purpuran ruĝon en la regiono de 580—650 m $\mu$  kune kun griza fono tre malmulte hela en la spektra cetero: Unua la ruĝoricevilo funkcias; ni jam scias, ke ekscito eksklude al ĝi liveras purpuran sensaĵon. Limiĝo je 650 m $\mu$  indikas, ke la pigmento estas nur en likva stato. Post tridekelkelko da sekundoj okazas du ŝanĝoj. Unuflanke la spektro longiĝas en la ruĝo. Aliflanke la purpuro lasas lokon al normala ruĝo, ĉe kies fino baldaŭ aperas oranĝokoloro, flavo kaj fine verdo, kiu grade etendiĝas: regenero de ricevilo G debutas ekde la momento de saturiĝo de la pigmenta epitelio — kiel antaŭvidas la teorio.

La alia spektra ekstremo longe restas senkolora. Pluraj minutoj forpasas antaŭ ol aperas la bluo kaj violkoloro. La etapoj de regenero ekzakte respondas al la tri etapoj de difuzo de la oksigeno laŭ la teorio.

En blanka aŭ blua lumo de 10 000 Trld. la blua kaj violkolora spektra ekstremo senkoloriĝas: la verdo-bluo estas la lasta perceptata koloro. Ĉe 100 000 Trld. la violkoloro revenas pli saturita. Ĝi okupas la tutan bluan kaj violkoloran regionon kaj eĉ parton de la verda regiono, kies cetero iĝas oranĝo-flava. Fine, ĉe ĉirkaŭ 1 000 000 Trld. la violkoloro ree malaperas kaj restas malneta zono bluite griza, meze de du neŭtrale grizaj zonoj kaj purpura zono inter 580 kaj 650 m $\mu$ .

Ni supozis, ke la violkoloro-ricevilo entenas nedaŭran oranĝan pigmenton. Hela lumo ĝin malkomponas al retineno. Kurboj de L y t h g o e<sup>(n)</sup> montras, ke en stato neŭtra aŭ iomete baza — normala stato de la retino — la retineno malmulte absorbas en la videbla regiono de la spektro: la lumolizo de la nedaŭra oranĝa pigmento al retineno nepre malgrandiĝas la sentivon de la violkoloro-ricevilo. Sed ĉe la grandaj helodensoj la retino iĝas acida kaj la absorbo en la videbla regiono de la spektro far la retineno tre grandiĝas. Ĉar samtempe la verdoricevilo estas elĉerpita, la renaskiĝanta violkoloro superregas la duonon de la spektro. Sed kiam la pH transpasas 5,2 — tio devas okazi post adaptiĝo je 1 000 000 Trld. — la retineno nereturneble malkomponiĝas al praktike senkolora substanco: la violkolora sensaĵo formalaperas.

Tiuj faktoj klariĝas per nia hipotezo, laŭ kiu la sentivo de la violkoloro-ricevilo ŝuldiĝas al la absorbo de la lumo far la lumolizaj produktoj de la retina purpurajo. Ili plie konfirmas hipotezon faritan ĉe la komenco de ĉi tiu

(<sup>n</sup>) Vidu en la originalo la fig. 10. p. 314.

studo; nome, ke lumekscito per simpla absorbo sen lumoliza reago estas tute ebla.

La alcerbaj nervaj vojoj. — Eksperimentaj donitaĵoj pri la kolorfunkcioj de la cerba kortiko praktike ne ekzistas.

Rilate al nervaj retinaj tavoloj estas nur la eksperimentoj de Granit per mikroelektrodo, kiuj montras, ke la gangliaj elementoj posedas selektan sentivon por la diversaj regionoj de la spektro. Sed tio limiĝas al la gigantaj gangliaj ĉeloj, kiuj kondukas la influksajn de multaj riceviloj, kiel montris Rushton<sup>(1)</sup>

La genuca korpo, unua etapejo de la alcerba optika vojo, estas pli bone konata dank' al laboroj de Le Gros Clarck<sup>(6)</sup>. Tiu organo posedas tavolan strukturon kun ses ĉeltavoloj, el kiuj tri reprezentas la „projekcion” de la samflanka retino kaj la tri aliaj tiun de la aliflanka retino. Sur simpligita trapfilo de la homa genuca korpo laŭ Le Gros Clarck (fig. 2) montranta nur la tri tavolojn respondantajn al unu okulo, oni vidas, ke la tavolo a ne estas tre volumena. Krome ĝiaj ĉeloj estas pli grandaj: sekve la

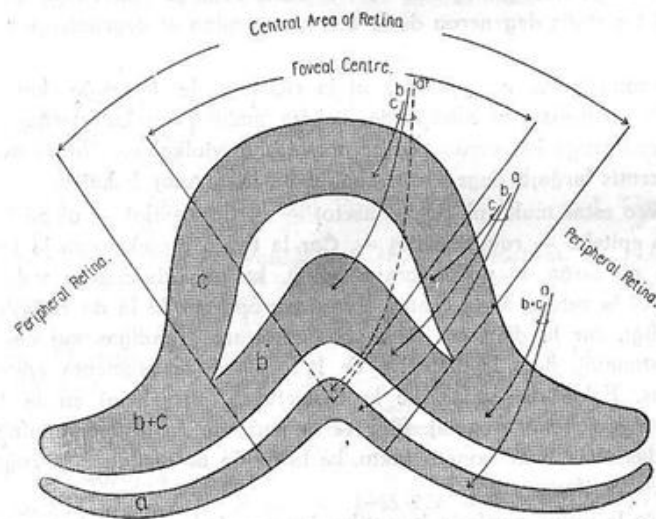


Fig. 2.

Skemigita transversa trapfilo de la genuca korpo en ties vosta parto. Nur la tri tavoloj respondantaj al unu retino estas desegnitaj; a, b, kaj c respondas al tavoloj de la retino: vidu la tekston.

Traduko de la terminoj en la bildo:

Central Area of Retina = Centra areajo de la retino.

Foveal Centre = Fovea centro.

Peripheral Retina = Periferia retino.

Ni dankas la eldonejon de D-ro W. Jung, Hago, Nederlando, eldonanto de *Documenta Ophthalmologica*, pro la kompleza pruntedono de la klišo.

nombro da nervaj vojoj alvenantaj en tavolon *a* estas kompare multe pli malgranda ol ĉe tavoloj *b* kaj *c*.

Post retina lezo, la ĉeloj de la responda zono en la genuca korpo estas senigitaj je la stimula efiko de la alvenantaj influksoj kaj degeneras. Lezo strikte limigita al la foveo determinas larĝan zonon de degenero en la tavoloj *b* kaj *c*, dum la tavolo *a* restas senleza. Pli larĝa lezo trafante la tutan centran areon difektas la tavolon *a* kaj larĝigas la degeneran zonon en la tavoloj *b* kaj *c*.

La foveo posedas nur ricevilojn de ruĝo kaj verdo, sed nek violkoloro-ricevilojn, nek malhelaparatajn ricevilojn. Manko de fovea projekcio en la tavolo *a* klare ĝin signas kiel etapejon de tiuj du lastaj riceviloj. Oni tie trovas neniun diferencigon inter la vojoj de la violkoloro kaj de la malhel-aparato, ĉar, konforme kun nia hipotezo, diferenco inter tiuj vojoj efektive ne ekzistas: la sinapsoj de la bastonetoj plenumas ĉe grandaj helodensoj la funkciojn de riceviloj por malgrandaj ondlongoj.

Eksperto de Le Gros Clark konfirmas la rolon de la tavolo *a*. Li elmetis simiojn dum pluraj semajnoj al lumo sena je violkoloraj kaj bluj radiaĵoj kaj konstatis degeneron de la tavolo *a* similan al degenero post retina lezo.

Do la tavoloj *b* kaj *c* respondus al la riceviloj de la ruĝo kaj verdo. Rönne<sup>(10)</sup> priskribas du kazojn de diabeta ambliopeco kun larĝaj centraj skotomoj por la ruĝo kaj verdo, sed ne por la bluo-violkoloro. Nu! la genucaj korpoj prezentis larĝajn degenerajn zonojn en la tavoloj *b* kaj *c*.

En la foveo estas multe pli da konusetoj — verdoriceviloj — ol da ĉeloj de la pigmenta epitelio — ruĝoriceviloj —. Ĉar la fovea projekcio en la tavolo *c* estas multe pli larĝa, ni povas prave opinii, ke tien alvenas la vojo de la konusetoj. En la cetero de la centra areo, la proporcio de la du riceviloj tendencas egaliĝi, ĉar la diametro de la konusetoj tre grandiĝas kaj ĉar intermetiĝas bastonetoj, dum la diametro de la ĉeloj de la pigmenta epitelio ne multe varias. Fakte oni vidas, ke la eksterfoveaj projekcioj en la tavoloj *b* kaj *c* estas proksimume egalaj. Fine ĉe la periferio, la tavoloj kunfandiĝas. Tio respondas al la bone konata fakto, ke la okulo ne distingas la ruĝon kaj la verdon en periferia vido.

Efektive ĉe la retina periferio la optika denseco de la purpuraĵo tre senteble malkreskas ĉefe pro mallongiĝo de la eksteraj segmentoj de la bastonetoj. Nu! la selekta sentivo de la ricevilo *R* dependas de sufiĉa denseco de la filtrilo el eksteraj segmentoj. Do se la periferiaj riceviloj ne posedas selektivon, tiam sendependaj nervaj vojoj ne havas utilon.

Tiel la malmulto far ni sciata pri la kolora organizo de la optikaj vojoj ĝisdetale kongruas kun la postuloj de la teorio de la tri tavoloj.

**Resumo.** — En la unua parto, ni vidis, ke la verdo-riceviloj estas la konusetoj provizitaj per retina purpuraĵo, kiel sentiviga pigmento. La viol-

koloro-riceviloj estas la sinapsaj butonoj de la ekstera plektoforma tavolo.

Ni ĵus studis la ruĝo-ricevilojn. La studo pri absorbo de la radioj en la ekstrema ruĝo montris, ke nur suspensio de mikrokristala pigmento povas klarigi la sentivo-kurbon de la okulo. Tio ebligas lokalizi tiun pigmenton en la pigmenta epitelio. Tiu pigmento estas kristala retina purpuraĵo. Histokemiaj kaj patologiaj argumentoj apogas tiun koncepton. Nervaj elementoj kunligantaj la ĉelojn de la pigmenta epitelio kun la cetero de la retino estas evidentiĝitaj.

Tiuj donitaĵoj ebligas establi teorion, laŭ kiu la tri koloro-riceviloj respektive ekipitaj per kristala, solvita kaj nekomplete regenerita retina purpuraĵo estas surmetitaj laŭ tri tavoloj kaj samtempe rolas kiel riceviloj kaj kiel filtriloj por la subaj tavoloj.

Tiu teorio eksklude bazita sur efektive konataj elementoj, submetita al la kritika eksperimentado, montriĝas absolute kongrua kun la nune konataj faktoj.

Postnoto de la redaktoro: — Laŭ Broda, Goodeve kaj Lythgoe<sup>(1)</sup> la retina purpuraĵo estas kompleksa el proteino kaj karotenoido.

#### Bibliografio.

- (1) Broda (E. E.), Goodeve (C. F.) kaj Lythgoe (R. J.) — *J. Physiol.* (London), 1940 98 397.
- (2) Dubois—Poulsen (M.) — *Ann. d'Oculistique* (Paris), 1949 182 147.
- (3) Glaze (J. A.) — *Amer. J. Psychol.*, 1947 60 432.
- (4) Hecht (S.), Schlaer (S.) kaj Pirenne (M. H.) — *J. Gen. Physiol.* (Baltimore), 1942 25 819.
- (5) von Jancsó (N.) kaj von Jancsó (H.) — *Biochem. Z.* 1936 287 289.
- (6) Le Gros Clark (W. E.) — *Documenta Ophthalm.*, 1949 3 57.
- (7) Mkrțičeva (L. I.) kaj Samsonova (V. G.) — *Izvestija Akademii Nauk SSSR, biologija serio* (Bull. Acad. Sc. URSS, série biologique) 1946 83.
- (8) von Querner (F. R.) — *Klin. Wochenschrift* 1935 14 II 1213.
- (9) Raehlmann (E.) — *Z. f. Augenheilkunde* 1907 17 1.
- (10) Rönne (H.) — *Arch. f. Ophthalm.* 1913 85 489.
- (11) Rushton (W. A. H.) — *Nature* (London), 1949 164 743.
- (12) Schairer (E.) kaj Patzelt (K.) — *Virchows Arch. f. path. Anat. u. Physiol.* 1941 307 124.
- (13) Ségal (J.) — *C. R. Acad. Sc.* 1948 226 964; 227 1266; 1949 228 204.

#### Aldona bibliografia noto:

J. Ségal, — *Le mécanisme de la vision des couleurs. Physiologie — Pathologie.* (La mekanismo de la kolorvido. Fiziologio - Patologio.) Antaŭparolo de Prof. Piéron. Kun 120 figuroj en la teksto kaj unu kolora bildopaĝo. G. Doin & Cie. Paris, 1953. (351 paĝoj).