

## Η αντίληψη της έγχρωμης όρασης

**Σωτήρης Πλαίνης MSc, PhD, FBCLA1,2**

1Ινστιτούτο Οπτικής και Όρασης (IVO), Πανεπιστήμιο Κρήτης ([www.ivo.gr](http://www.ivo.gr))

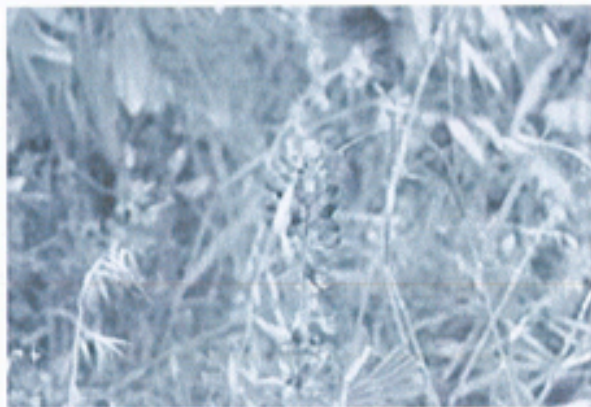
2Optical House, Ηράκλειο Κρήτης – Ρόδος ([www.opticalhouse.gr](http://www.opticalhouse.gr))

### 1. Εισαγωγή

Η ικανότητα αντίληψης χρωμάτων εμπλουτίζει τον οπτικό μας κόσμο, παρέχοντας τη δυνατότητα να απολαμβάνουμε ηλιοβασιλέματα και πανέμορφα τοπία, αλλά σίγου-

ρα δεν είναι αυτός ο κύριος λόγος για τον οποίο ο άνθρωπος εξελίχθηκε με «έγχρωμη» όραση. Είναι σήμερα γνωστό ότι η έγχρωμη όραση μας παρέχει πληροφορίες για τον εντοπισμό και την αναγνώριση αντικειμένων στο οπτικό μας πεδίο που ειδάλ-

λως δεν θα ήταν αντιληπτά. Ένα αρπακτικό ζώο με έγχρωμη όραση μπορεί πιο εύκολα να «διασπάσει» πιθανή παραλλαγή (καμουφλάρισμα) του θηράματός του, ένα πλεονέκτημα πολύ σημαντικό για την επιβίωση, ενώ μπορεί με μεγαλύτερη



ευκολία να διακρίνει τα ώριμα φρούτα (που συνήθως έχουν κίτρινο χρώμα) ανάμεσα στα πράσινα φύλλα.

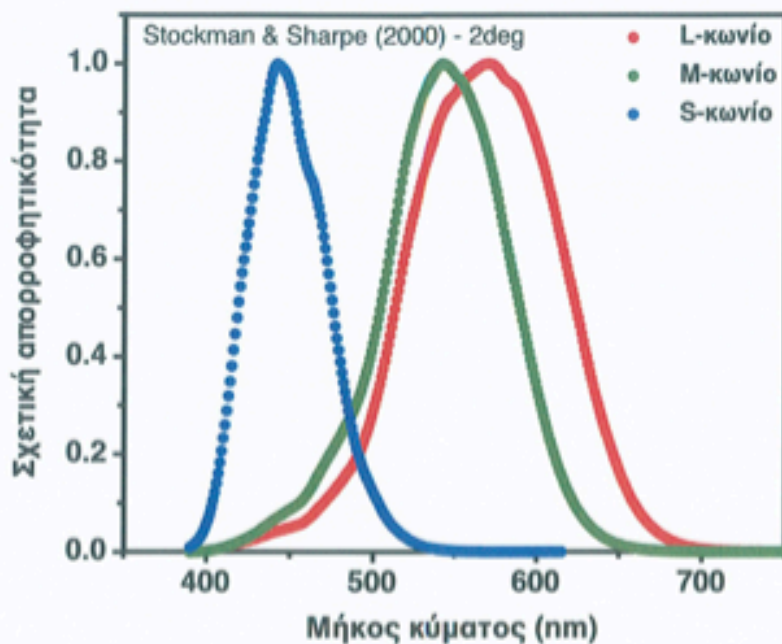
Το χρώμα δεν αποτελεί μια έμφυτη ιδιότητα των αντικειμένων ούτε μια φυσική ιδιότητα του φωτός. Το χρώμα ενός αντικειμένου που αντιλαμβανόμαστε εξαρτάται από το φασματικό περιεχόμενο του φωτός που απορροφάται από τους φωτοϋποδοχείς της όρασης, και συγκεκριμένα από τις τρεις ομάδες κωνίων, και από μια σειρά νευροφυσιολογικών «αποκρίσεων» στον αμφιβληστροειδή, στις προ-φλοιώδεις οδούς και σε ανώτερα στάδια επεξεργασίας στον οπτικό φλοιό. Σε αυτή την ανασκόπηση πραγματοποιείται μια εισαγωγή στην «αποκωδικοποίηση» του χρώματος στα προ-φλοιώδη στάδια επεξεργασίας του. Επιπλέον, παρουσιάζονται οι διάφορες κατηγορίες διαταραχών στην αντίληψη των χρωμάτων.

## 2. Τριχρωματική θεωρία της έγχρωμης όρασης

Η τριχρωματική θεωρία της έγχρωμης όρασης προτάθηκε από τον Thomas Young το 1802<sup>2</sup>, ο οποίος πρότεινε ότι για την επίτευξη οποιασδήποτε απόχρωσης απαιτείται προσθετική ανάμιξη τριών βασικών χρωμάτων: του κόκκινου, του πράσινου και του μπλε. Αυτή η θεωρία αναβιώθηκε αργότερα από τον Helmholtz<sup>3</sup>, ο οποίος διαπίστωσε ότι υπάρχουν τρεις τύποι φυσιολογικών «μηχανισμών», που είναι υπεύθυνοι για την αντίληψη όλων των χρωμάτων.

Είναι σήμερα παγκοσμίως αναγνωρισμένο ότι αυτούς τους τρεις μηχανισμούς τους αποτελούν οι τρεις τύποι κωνίων που βρίσκονται στον αμφιβληστροειδή των ανώτερων θηλαστικών, οι οποίοι αποκρίνονται κατά προτίμηση σε διαφορετικά μήκη κύματος ενός φωτεινού ερεθίσματος. Ο κάθε τύπος κωνίων περιέχει μια οπτική χρωστική (φωτοχρωστική), ευαίσθητη σε διαφορετικό τμήμα του χρωματικού φάσματος, από όπου προκύπτει και η ονομασία τους: τα S-κωνία (ευαίσθητα σε φωτόνια μικρού μήκους κύματος - Short wavelength), τα M-κωνία (ευαίσθητα σε φωτόνια μεσαίου μήκους κύματος - Medium wavelength) και τα L-κωνία (ευαίσθητα σε φωτόνια μεγάλου μήκους κύματος - Long wavelength). Οι χρωστικές των κωνίων αποτελούνται από μια πρωτεΐνη, την οψίνη και μια φωτοευαίσθητη ουσία, την ρετινάλη. Καθεμία από τις τρεις χρωστικές των κωνίων περιέχει διαφορετική οψίνη. Στην Εικ. 2 παριστάνονται οι καμπύλες φασματικής ευαισθησίας των

Εικόνα 2:



φασματικές καμπύλες ευαισθησίας των τριών φωτοχρωστικών όπως μετρήθηκαν από τους Stockman and Sharpe<sup>24</sup>. Φωτόνια διαφορετικού μήκους κύματος παρουσιάζουν διαφορετικές πιθανότητες να απορροφηθούν από τις τρεις κατηγορίες κωνίων. Είναι αξιοσημείωτο ότι τα φάσματα απορρόφησης παρουσιάζουν μεγάλο εύρος (οι καμπύλες των L- και M-κωνίων εκτείνονται σε όλο το ορατό φάσμα), ενώ τα L-κωνία παρουσιάζουν μέγιστη απορροφητικότητα σε μήκη κύματος που «φαινοίται» κίτρινα. Για αυτό προτείνεται να αποφεύγεται η κατηγοριοποίηση των κωνίων ως «μπλε, πράσινα και κόκκινα».

τριών φωτοχρωστικών, οι οποίες καθορίζουν την πιθανότητα απορρόφησης ενός φωτονίου ως συνάρτηση του μήκους κυματός του. Από τη στιγμή που απορροφηθούν κάποια φωτόνια (και μετατραπούν μέσω μιας σύνθετης φωτοχημικής αντίδρασης σε ηλεκτρική απόκριση), η απόκριση του κωνίου εξαρτάται από τον συνολικό αριθμό των φωτονίων που απορροφήθηκαν και όχι από το μήκος κύματος των απορροφημένων φωτονίων.<sup>3</sup>

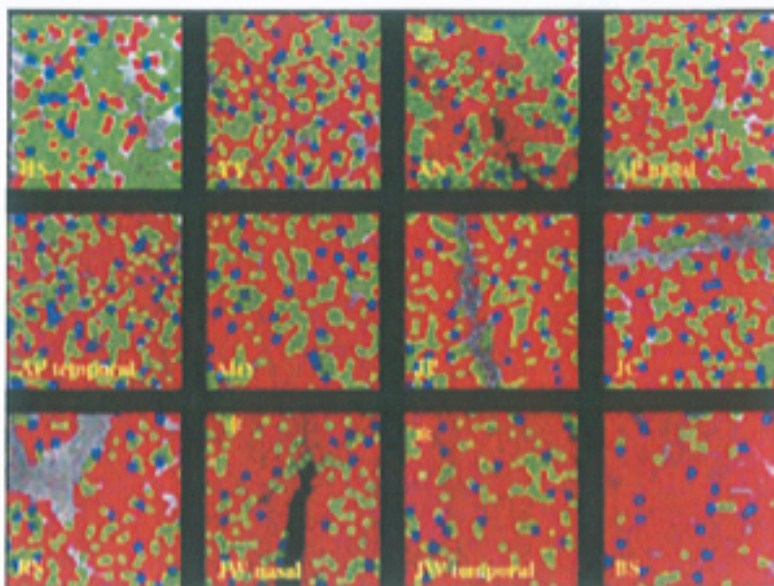
Αν και τα φάσματα απορροφητικότητας των φωτοχρωστικών των S-, M-, και L-κωνίων παρουσιάζουν σημαντική επικάλυψη, η μέγιστη απορροφητικότητά τους είναι συντονιασμένη στα 419, 531 και 559 nm, αντίστοιχα (οι τιμές αυτές παρουσιάζουν μικρές διαφορές, ανάλογα με την πειραματική μέθοδο υπολογισμού τους).

## 3. Το μωσαϊκό των κωνίων

Τα κωνία παρουσιάζουν την μέγιστη πυκνότητα στο κεντρικό βοθρίο της ωχράς κηλίδας (μεγέθους 1°), το οποίο στερείται ραβδίων. Εκτός από την μεγάλη διακύμανση που παρατηρείται στον πληθυσμό όσο αφο-

ρά την πυκνότητα (κι επομένως τον αριθμό) των κωνίων στο κεντρικό βοθρίο, τα L- και M-κωνία ξεπερνούν σε αριθμό κατά πολύ τα S-κωνία.<sup>4,5</sup> Επίσης, τα S-κωνία απουσιάζουν από το κέντρο του αμφιβληστροειδή (μια κυκλική περιοχή διαμέτρου 20' ~ 0.34°), ένα φαινόμενο που αποκαλείται «τριτανωπία της ωχράς»<sup>6,7</sup> (βλ. παρακάτω για ορισμό τριτανωπίας), ενώ στο σύνολό τους δεν ξεπερνούν το 7% του συνολικού αριθμού όλων των κωνίων. **Πιστεύεται ότι η απουσία των S-κωνίων οφείλεται σε δύο λόγους:** (1) στο γεγονός ότι η καμπύλη φασματικής απορρόφησης τους διαφέρει σημαντικά από αυτές των L- και M-κωνίων με αποτέλεσμα λόγω της χρωματικής εκτροπής τα φωτόνια μικρού μήκους κύματος να εστιάζονται μπροστά από το επίπεδο του αμφιβληστροειδή, (2) στη χαμηλή χωρική ευκρίνεια των S-κωνίων (περίπου 1/10 οπτικής οξύτητας, σε σύγκριση με τα 10/10 των L- και M-κωνίων), η παρουσία των οποίων στο κεντρικό βοθρίο θα αποτελούσε ανασταλτικό παράγοντα στην διακριτική ικανότητα του οφθαλμού.

Μεγάλο ερευνητικό ενδιαφέρον παρουσιάζει η απόκλιση που παρατηρείται στους φυσιολογικούς οφθαλμούς όσο αφορά στην



Εικόνα 3

Εικόνες από κεντρικές (Τ\* κροταφικά ή ρινικά) περιοχές της ωχράς από διάφορους οφθαλμούς. Είναι χαρακτηριστική η απόκλιση που παρατηρείται στην αναλογία L και M κωνίων (από πάνω αριστερά μέχρι κάτω δεξιά αυξάνεται το ποσοστό των L κωνίων). Αντίθετως ο αριθμός των S κωνίων παραμένει σταθερός (από Williams and Hofer11, με την άδεια του MIT Press).

αναλογία L- και M- κωνίων. Κατά μέσο όρο παρατηρείται αναλογία L/M περίπου 2:1, αλλά υπάρχουν οφθαλμοί όπου τα M-κωνία είναι περισσότερα (αναλογία 0.25:1) και άλλοι όπου η αναλογία φτάνει το 20,8-10 δηλαδή τα L-κωνία αποτελούν το 90% του συνολικού αριθμού κωνίων (βλ. Εικ. 3).

Παρά την αξιοσημείωτη αυτή απόκλιση, η αντίληψη των χρωμάτων είναι φυσιολογική και δεν διαφέρει σημαντικά στους παραπάνω οφθαλμούς.<sup>11</sup> Αυτό εξηγείται από την ύπαρξη ενός δεύτερου σταδίου επεξεργασίας της έγχρωμης όρασης (από τα γαγγλιακά κύτταρα) όπου επέρχεται κάποια «ρύθμιση» των αποκρίσεων των κωνίων. Όσον αφορά στα ραβδία, αυτά συμβάλλουν στο όραση μόνο σε επίπεδα χαμηλού φωτός, με αποτέλεσμα η επιρροή τους στην αντίληψη του χρώματος να είναι σχεδόν μηδαμινή.

#### 4. «Χρωματική ανταγωνιστικότητα» στα γαγγλιακά κύτταρα και στα κύτταρα του έξω γονατώδη πυρήνα (LGN)

Τα ηλεκτρικά σήματα που σχετίζονται με την έγχρωμη όραση μεταδίδονται από τους τρεις τύπους κωνίων στις επόμενες στιβάδες αμφιβληστροειδικών κυττάρων, στα οριζόντια και στα γαγγλιακά κύτταρα, τα οποία στη συνέχεια μεταφέρουν τις πληροφορίες μέσω του οπτικού νεύρου στον έξω γονατώδη πυρήνα (LGN) και στον οπτικό φλοιό. Πρώτος ο Hering, το 1878,<sup>12</sup> πρότεινε ότι, μετά από το στάδιο επεξεργασίας του χρώματος στους φωτοϋποδοχείς, υπάρχει ένα δεύτερο στάδιο χρωματικής επεξεργασίας στο οποίο οι αποκρίσεις των κωνίων

συνδυάζονται, «κωδικοποιώντας» το άθροισμά ή την διαφορά τους. Αυτή η θεωρία έγινε γνωστή ως «θεωρία χρωματικής ανταγωνιστικότητας» (colour opponent theory) η οποία βασίζεται στον ανταγωνισμό μεταξύ κόκκινου-πράσινου, και μπλε-κίτρινου χρώματος. Οι DeValois et al.<sup>13</sup> ήταν οι πρώτοι που περιέγραψαν κύτταρα στην οπτική οδό ανώτερων θηλαστικών, τα οποία, για παράδειγμα, «αναστέλλονται» από το κόκκινο και «διεγείρονται» από το πράσινο φως. Ηλεκτροφυσιολογικές και ψυχοφυσικές μελέτες αργότερα επιβεβαίωσαν τις αρχικές παρατηρήσεις.

**Στον άνθρωπο και άλλα ανώτερα θηλαστικά έχουν διαπιστωθεί τρεις «παράλληλες οδοί» που μεταβιβάζουν τις οπτικές πληροφορίες από τον αμφιβληστροειδή στο φλοιό μέσω του οπτικού νεύρου.** Η κωδικοποίηση στο οπτικό νεύρο είναι πολύ αποτελεσματική, κυρίως επειδή τα ηλεκτρικά σήματα που μεταφέρονται στις οδοούς είναι καλά διαχωρισμένα το ένα από το άλλο, όχι μόνο στις φυσιολογικές (και κατ' επέκταση χρωματικές) ιδιότητές τους, αλλά επίσης στο ανατομικό υπόστρωμά τους, δεδομένου ότι περιλαμβάνουν τρεις κατηγορίες αμφιβληστροειδικών γαγγλιακών κυττάρων:

- μία κατηγορία μεγάλων σε μέγεθος γαγγλιακών κυττάρων με χονδρούς νευρίτες, γνωστά ως parasol κύτταρα, οι νευράξονες των οποίων προβάλλουν στις 2 κατώτερες στιβάδες του έξω γονατώδη πυρήνα (LGN), τις μεγαλοκυτταρικές (Magnocellular, MC) στιβάδες. Αυτά τα κύτταρα αποτελούν περίπου 10% του συνολικού πληθυσμού των γαγγλιακών κυττάρων και μεταφέρουν

κυρίως πληροφορίες για την αντίθεση φωτεινότητας (διάκριση φωτός από το σκοτάδι) αθροίζοντας τις αποκρίσεις των L- και M- κωνίων

- μία κατηγορία μικρών γαγγλιακών κυττάρων με λεπτούς νευρίτες, γνωστά ως midget κύτταρα, τα οποία προβάλλουν στις μικροκυτταρικές (Parvocellular, PC) στιβάδες του LGN. Αυτά τα κύτταρα είναι πολυάριθμα (αποτελούν περίπου το 80% του συνόλου των γαγγλιακών κυττάρων) και ειδικά στο κέντρο της ωχράς (όπου απαιτείται μεγάλη ευκρίνεια), τα οποία μεταφέρουν πληροφορίες για τον πράσινο-κόκκινο χρωματικό ανταγωνισμό, συγκρίνοντας την δραστηριότητα των L και M κωνίων. Εντούτοις, παρουσιάζουν χαμηλή ευαισθησία στην αντίθεση φωτεινότητας σε σχέση με τα parasol / MC κύτταρα.

- μία κατηγορία εξειδικευμένων γαγγλιακών κυττάρων, γνωστά ως small bistratified κύτταρα τα οποία αποτελούν μια ξεχωριστή οδό προβάλλοντας στις λεπτές κοπιocellular (KC) στιβάδες στο LGN (ανάμεσα στις στιβάδες PC) και μεταφέρουν πληροφορίες σχετικές με τον κίτρινο-μπλε χρωματικό ανταγωνισμό, συγκρίνοντας την δραστηριότητα των S κωνίων με την αθροιστικές αποκρίσεις των L και M κωνίων, ενώ παρουσιάζουν πολύ χαμηλή ευαισθησία στην αντίθεση φωτεινότητας.

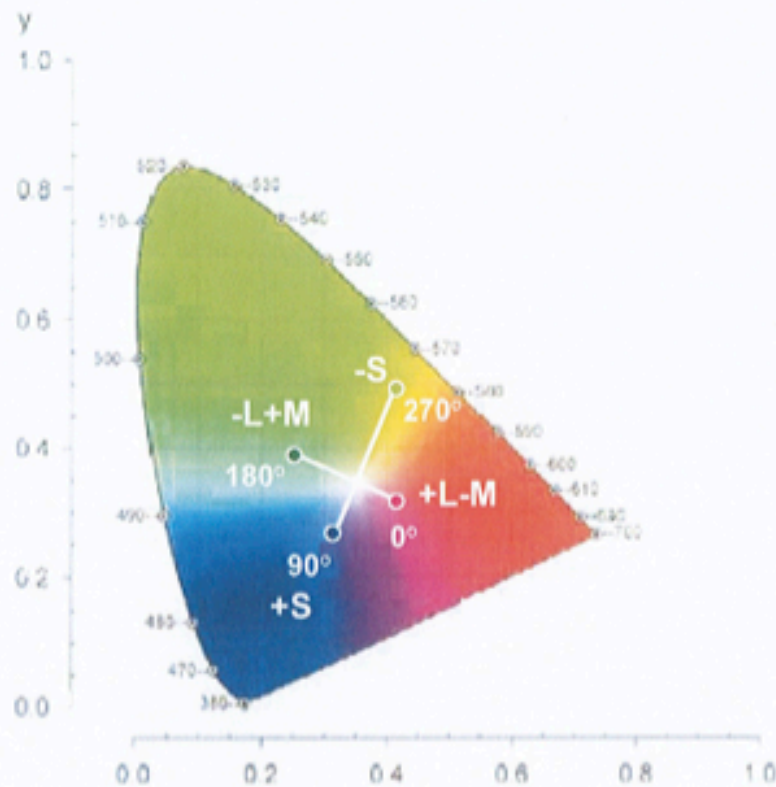
Μπορεί επομένως να διατυπωθεί ότι η βασική επεξεργασία για την αντίληψη της έγχρωμης όρασης λαμβάνει χώρα στον αμφιβληστροειδή και στο LGN. Οι χρωματικοί ανταγωνιστικοί μηχανισμοί που περιγράφονται ανωτέρω θέτουν τους σημαντικότερους περιορισμούς για τις βασικές επεξεργασίες του χρώματος όπως είναι η ανίχνευση και η αναγνώριση, αλλά ο συσχετισμός των φυσιολογικών χαρακτηριστικών με την αντίληψη των χρωμάτων τους δεν είναι άμεσος. Αυτό, αν συνέβαινε, θα προκαλούσε έκπληξη, επειδή είναι γνωστό ότι στην συνέχεια οι χρωματικές πληροφορίες υφίστανται σε περαιτέρω επεξεργασία στον οπτικό φλοιό, σε μετασχηματισμούς σχετικούς με την τελική αντίληψη των χρωμάτων των οπτικών ερεθισμάτων. Η χρω-

ματική ανταγωνιστικότητα που χαρακτηρίζει τα γαγγλιακά κύτταρα και τα κύτταρα του LGN δεν υφίσταται στα κύτταρα του V1 (για ανασκόπηση της φλοιώδους επεξεργασίας βλ. Gegenfurtner, 2003<sup>14</sup>). Έχει διαπιστωθεί ότι τα κύτταρα στον οπτικό φλοιό παρουσιάζουν μικρό εύρος φάσματος απορρόφησης σε διαφορετικά χρώματα.<sup>15</sup>

### 5. Γενετική εξέλιξη της τριχρωματικής όρασης

Όπως αναφέρθηκε, η τριχρωματική μας όραση επιτυγχάνεται από την ύπαρξη δύο υπο-συστημάτων, ενός φυλογενετικά πρόσφατου και ενός πολύ παλιότερου.<sup>16</sup> Όπως απεικονίζεται στην Εικ. 2, η διαφορά της μέγιστης απορροφητικότητας των M- και L-κωνίων είναι πολύ μικρή (περίπου 30 nm) και αυτό πιθανόν οφείλεται στην κοινή τους γενετική προέλευση. Πιστεύεται ότι αυτοί οι δύο τύποι κωνίων εξελίχθηκαν πρόσφατα στην αλυσίδα εξέλιξης του ανθρώπου (πριν από περίπου 30-40 εκατομμύρια χρόνια) από έναν κοινό πρόγονο,<sup>17</sup> για αυτό και τα περισσότερα θηλαστικά παρουσιάζουν διχρωματική όραση, παρουσιάζοντας δύο τύπους κωνίων στον αμφιβληστροειδή. Οι σημαντικές λειτουργίες της όρασης, η ανίχνευση της κίνησης και των σχημάτων, βασίζονται σε μια ομάδα κωνίων με μέγιστη φασματική ευαισθησία σε υψηλά μήκη κύματος (500-700nm). Ανάμεσα σε αυτά τα κωνία υπάρχει και ένας δεύτερος πληθυσμός κωνίων με μέγιστη ευαισθησία σε χαμηλά μήκη κύματος. Ως αποτέλεσμα, παρουσιάζουν «στοιχειώδη» χρωματική αντίληψη, η οποία επιτυγχάνεται με την σύγκριση των φωτονίων που απορροφώνται από τις δύο κατηγορίες κωνίων.

Η εξέλιξη των M- και L-κωνίων έχει αποτελέσει κύριο θέμα έντονης ερευνητικής δραστηριότητας τα τελευταία χρόνια<sup>4</sup>, <sup>18</sup> όσον αφορά την εξέλιξή τους. Πιθανολογείται ότι η προέλευσή τους οφείλεται σε μία «αντιγραφή» της προγονικής σφίνης (δηλ. διπλασιασμό του γονιδίου που βρίσκεται στο X χρωμόσωμα – και ήταν υπεύθυνο για την «κωδικοποίηση» του αρχέγονου κωνίου που συναντάται στα θηλαστικά) και σε επακόλουθες μεταλλάξεις με αποτέλεσμα η ομάδα κωνίων με μέγιστη ευαισθησία στα 500 με 700nm να αντικατασταθεί από τα M- και L-κωνία στα ανώτερα θηλαστικά (και στον άνθρωπο). Συνοπτικά να αναφέρουμε ότι τα γονίδια των φωτοχρωστικών τους βρίσκονται στο X χρωμόσωμα και παρουσιάζουν κατά 98% ομοιότητα στο επίπεδο του DNA.



**Εικόνα 4:** Αντιπροσώπηση του χρωματικού διαστήματος σύμφωνα με το πρότυπο διάγραμμα χρωματικότητας της CIE 1931. Οι κύριοι άξονες χρωματικότητας, όπως προκύπτουν από πρόσφατα ψυχοφυσικά πειράματα, έχουν σχεδιαστεί πάνω στο διάγραμμα.

Είναι σίγουρο ότι η εισαγωγή ενός τρίτου τύπου κωνίων προσέφερε ένα σημαντικό πλεονέκτημα στην εξέλιξη, ενώ παράλληλα οδήγησε σε μια μαζική αναδιοργάνωση των ανώτερων δομών της όρασης στις οπτικές οδούς και στον φλοιό. Αν και υπάρχουν αρκετές θεωρίες σχετικά με τη φύση αυτών των πλεονεκτημάτων, πιστεύεται ότι το κόκκινο/πράσινο σύστημα αρχικά βοήθησε τους προγόνους μας να διακρίνουν τα γινόμενα φρούτα (με κίτρινο χρώμα) μέσα από τα πράσινα φύλλα. Αυτή η θεωρία υποστηρίζεται από την παρατήρηση ότι οι καμπύλες φασματικής ευαισθησίας των M- και L-κωνίων είναι συντονισμένες στα χρώματα των φύλλων και φρούτων.<sup>20</sup>

### 6. Χρωματικό Διάστημα (Colour Space)

Τα χρώματα που ένας φυσιολογικός άνθρωπος μπορεί να διακρίνει αντιπροσωπεύονται στο αποκαλούμενο «χρωματικό διάστημα». Αυτό το διάστημα είναι ένα απλοποιημένο διάγραμμα στο οποίο μπορούν να σχεδιαστούν όλα τα ορατά χρώματα βασισμένα σε ένα μαθηματικό ισότιμο μοντέλο που στηρίζεται στην προϋπόθεση της

τριχρωματικής θεωρίας. Στα τρία βασικά χρώματα δίνονται οι συντεταγμένες x, y και z (συντεταγμένες χρωματικότητας). Εάν η προσθήκη αυτών των τριών τιμών έχει άθροισμα 1, μόνο δύο τιμές χρειάζονται να διευκρινιστούν για να καθοριστούν τη θέση οποιουδήποτε χρώματος μέσα στο χρωματικό διάστημα. Ένα τέτοιο διάστημα χρώματος (Εικ. 4) αναπτύχθηκε από την Διεθνή Επιτροπή Φωτεινότητας (Commission Internationale de l'Éclairage) το 1931.

Το «χρωματικό διάστημα» της CIE χρησιμοποιείται ακόμη και σήμερα ως η βάση πάνω στην οποία καθορίζονται τα χρώματα αν και τα τελευταία χρόνια έχουν αναπτυχθεί και άλλα πιο αξιόπιστα «μοντέλα». Οι κύριοι άξονες χρωματικότητας, όπως προκύπτουν από πρόσφατα ψυχοφυσικά πειράματα, δεν συμπίπτουν με τους μηχανισμούς χρωματικής ανταγωνιστικότητας που είχαν διατυπωθεί αρχικά από τον Hering.<sup>12</sup> Όπως διαπιστώνεται από την Εικ. 4, ο χρωματικός άξονας υπεύθυνος για την επεξεργασία μπλέ/κίτρινου χρώματος δεν εκτείνεται μεταξύ αμιγών αποχρώσεων (ο Hering πίστευε ότι το βασικό χρώμα μπλέ ήταν αμιγές, δηλαδή δεν περιείχε καθόλου κόκκινο και πράσινο).

## 7. Διαταραχές στην αντίληψη των χρωμάτων

Η τριχρωματική όραση, η παρουσία δηλαδή τριών διαφορετικών τύπων κωνίων με φωτοχρωστικές συντονισμένες σε διαφορετικά μήκη κύματος, βραχεία (S), μεσαία (M) και μακρά (L) (γνωστά και ως «μπλε», «πράσινα» και «κόκκινα»), αποτελεί τον φυσιολογικό τύπο έγχρωμης όρασης. Ένα σημαντικό ποσοστό των ανθρώπων εμφανίζει, λόγω κληρονομικών διαταραχών, κάποιου βαθμού ανεπάρκεια στην αντίληψη των χρωμάτων. Η απώλεια ενός από τους τύπους των κωνίων, μειώνει την αντίληψη της έγχρωμης όρασης σε δύο χρωματικές διαστάσεις, στον διχρωματισμό. Η απώλεια

ραχές εμφανίζονται πολύ συχνότερα στους άνδρες από ότι στις γυναίκες (βλ. παράδειγμα παρακάτω). Αυτοί οι τύποι ατελειών προκύπτουν είτε από έλλειψη μιας φωτοχρωστικής, είτε από την παρουσία μιας υβριδικής φωτοχρωστικής με διαφορετικό από το φυσιολογικό φάσμα απορρόφησης (πιο ήπια μορφή).

Όταν απουσιάζει τελείως μια φωτοχρωστική (ένας τύπος κωνίων), η όραση τότε ονομάζεται διχρωματική (δυσχρωματοψία). Όταν απουσιάζει η φωτοχρωστική υπεύθυνη για τα μακρά μήκη κύματος (L waves), η «ανωμαλία» ονομάζεται πρωτανωπία. Όταν το φάσμα απορρόφησης της φωτοχρωστικής μακρών κυμάτων είναι ανώμαλο ή ανε-

τηγοριών στην αντίληψη των διαφόρων χρωμάτων διαφέρουν αρκετά μεταξύ των πασχόντων, έχουν γίνει προσπάθειες εξομείωσης της αντίληψης των χρωμάτων που στηρίζονται σε ψυχοφυσικά δεδομένα (βλ. Εικ. 5). Πάντως, η σοβαρότητα των συγγενών διαταραχών δεν μεταβάλλεται με την ηλικία, ενώ δεν επηρεάζεται η οπτική οξύτητα ή άλλες λειτουργίες της όρασης των ασθενών.

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, τα γονίδια που είναι υπεύθυνα για τις διαταραχές στην αντίληψη των χρωμάτων (πλην της τριτανωπίας και της τριτανωμαλίας) κληρονομούνται κατά τον φυλοσύνδετο τρόπο και συνήθως μεταφέρονται από τον πατέρα

Έγχρωμη όραση	Υποδιαίρεση	Τύποι κωνίων	Ποσοστό στον πληθυσμό (%)	
			Άνδρες	Γυναίκες
Κανονική τριχρωματική		3	92	99,5
Ανώμαλη τριχρωματική	Πρωτανωμαλία	3	1	0,02
	Δευτερανωμαλία	3	5	0,40
	Τριτανωμαλία	3	Άγνωστο (σπάνιο)	
Διχρωματική	Πρωτανωπία	2	1	0,02
	Δευτερανωπία	2	1	0,02
	Τριτανωπία	2	0,001	0,001
Μονοχρωματική	Μόνο κωνία	1	Άγνωστο (σπάνιο)	
	Μόνο ραβδία	1	0,003	0,003

**Πίνακας 1**

**Ποσοστά εμφάνισης των διαφορετικών τύπων συγγενών διαταραχών στη χρωματική όραση. Είναι εμφανές ότι τα ποσοστά των δυσχρωματοψιών, λόγω μεταλλάξεων στο χρωμόσωμα X, είναι σημαντικά υψηλότερα στους άνδρες.**

δύο τύπων κωνίων οδηγεί στην μονοχρωματική όραση και έχει ως κατάληξη την απουσία αντίληψης χρωμάτων, ενώ στην απώλεια και των τριών τύπων κωνίων η όραση περιορίζεται στην λειτουργία των ραβδίων (ραβδίο-μονοχρωματική όραση) (βλ. παρακάτω). Βασικά υπάρχουν δύο κατηγορίες διαταραχών στη έγχρωμη όραση, οι συγγενείς και οι επίκτητες.

### 7.1 Συγγενείς διαταραχές στην αντίληψη των χρωμάτων

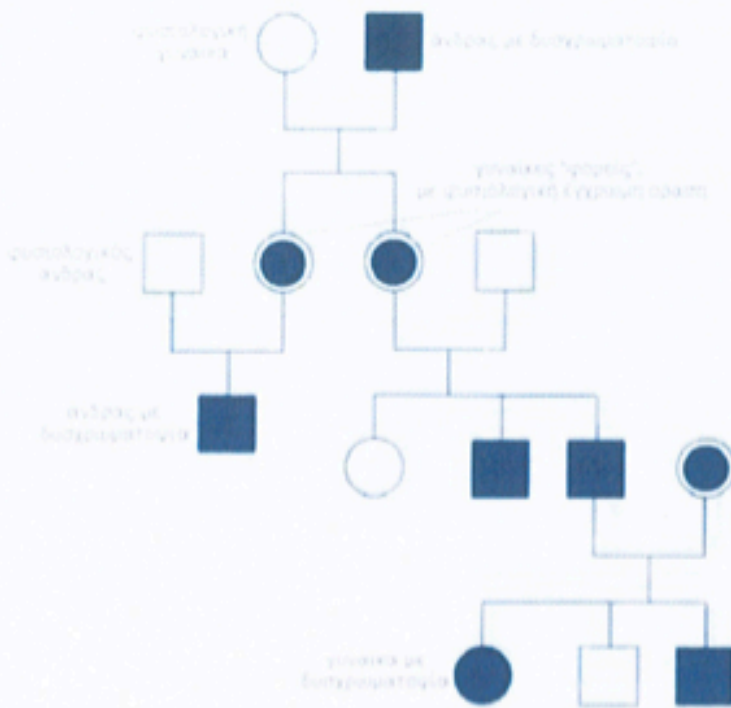
Το αίτιο αυτών των διαταραχών είναι γενετικό, και οφείλεται σε μεταλλάξεις στα γονίδια που ευθύνονται για τον σχηματισμό της οφθίνης και βρίσκονται στο χρωμόσωμα X. Ως αποτέλεσμα, οι συγγενείς διατα-

ραχές τότε χρησιμοποιείται ο όρος πρωτανωμαλία. Σε αυτή την περίπτωση το φάσμα απορρόφησης της χρωστικής (L) είναι μετατοπισμένο σε βραχύτερα μήκη κύματος, πιο κοντά στο φάσμα απορρόφησης της (M). Παρόμοια ορολογία χρησιμοποιείται και για τις άλλες δύο κατηγορίες «διαταραχών»: όταν είναι ελαττωματικές οι φωτοχρωστικές των κωνίων M (και είναι μετατοπισμένες σε μακρότερα μήκη κύματος) χρησιμοποιείται η ρίζα δευτερ-, ενώ η ρίζα τριταν- χρησιμοποιείται όταν είναι ελαττωματικές οι φωτοχρωστικές των κωνίων S (πιο σπάνια περίπτωση). Όλες οι κατηγορίες των διαταραχών καθώς επίσης και τα ποσοστά εμφάνισής τους παρουσιάζονται στον πίνακα 1.

Αν και οι επιπτώσεις των διαφορετικών κα-

στης κόρες και μέσω αυτών στους εγγονούς. Οι γιοι πασχόντων θα έχουν φυσιολογική έγχρωμη όραση, εφόσον η μητέρα δεν είναι φορέας δυσχρωματοψίας. Οι κόρες πασχόντων θα είναι αναγκαστικά φορέες και θα έχουν «φυσιολογική» έγχρωμη όραση (αν και υπάρχουν αντικρουόμενες απόψεις ως προς το αν οι γυναίκες φορέες έχουν φυσιολογική έγχρωμη όραση).

Η μόνη περίπτωση να «εκφραστεί» το γονίδιο στις γυναίκες είναι να είναι ο πατέρας πάσχων και η μητέρα φορέας δυσχρωματοψίας. Σε αυτή την περίπτωση τα κορίτσια που θα γεννηθούν έχουν 50% πιθανότητα να είναι φορέες και 50% πιθανότητα να πάσχουν. Η πιθανότητα υγιών/πασχόντων αγοριών είναι επίσης 50-50%. Τέλος, στην πε-



Εικόνα 5: Παράδειγμα φυλοσύνδετης κληρονομικότητας συγγενών διαταραχών της έγχρωμης όρασης.

Εικόνα 8: Εικόνες εξορίωσης της αντίληψης των χρωμάτων για τις διάφορες κατηγορίες συγγενών διαταραχών της έγχρωμης όρασης (πάνω: αριστερά - φυσιολογική, δεξιά - πρωτανωπία, κάτω: αριστερά - τριτανωπία, δεξιά - δευτερονωπία) (από Gegenfuter and Sharpe, 25 με την άδεια του Cambridge University Press).



ρίπτωση που ο πατέρας ΚΑΙ η μητέρα είναι πάσχοντες και έχουν ανώμαλη έγχρωμη όραση τότε και οι γιοι και οι κόρες θα πάσχουν και θα έχουν ανώμαλη έγχρωμη όραση.

Η πλήρης ασχρωματοψία (ράβδιο-μονοχρωματική όραση) είναι μια συγγενής διαταραχή που κληρονομείται με αυτοσωμικό υπολειπόμενο τύπο και σχετίζεται με την έλλειψη της λειτουργίας των κινίων, επηρεάζοντας περίπου 1 στα 30 000 άτομα. Χαρακτηρίζεται από την παρουσία εκ γενετής ή από την πρώιμη βρεφική ηλικία εκκρεμοειδούς νυσταγμού, χαμηλής οπτικής οξύτητας (περίπου 1/10), απουσίας έγχρωμης όρασης και σημαντικής φωτοφοβίας/ημεραλωπίας. Οι ασθενείς μπορεί επίσης να παρουσιάζουν παραδόξως συσταλή της κόρης κατά τη μεταβίβαση από φωτοπικές σε σκοταπικές συνθήκες. Επίσης εμφανίζουν χαρακτηριστική ενόχληση στο φως που εκδηλώνεται με αποστροφή ακόμη και στο φως του εξεταστήριου.

**7.2 Επίκτητες διαταραχές στην αντίληψη των χρωμάτων**


Οι επίκτητες διαταραχές εμφανίζονται είτε παροδικά είτε μόνιμα κυρίως λόγω παθολογικών αλλαγών, αλλά μπορεί επίσης να εμφανιστούν ως αποτέλεσμα φυσιολογικών διαδικασιών γήρασης (π.χ ο καταρράκτης

αλλάζει το φάσμα απορρόφησης του φακού), και προκληθείσών από φάρμακα αλλαγών. Διαταραχές στην μπλε/κίτρινη οδό είναι πιο συχνές στην παθολογία (π.χ. πυρηνικός καταρράκτης, χοριοαμφιβληστροειδικές φλεγμονές, διαβήτης, ηλικιακή εκφύλιση της ωχράς, οίδημα οπτικής θηλής, οπτικές νευρίτιδες, γλαύκωμα). Οι επίκτητες «διαταραχές» στην κόκκινη-πράσινη οδό εμφανίζονται σπανιότερα (π.χ. δυστροφίες της ωχράς και παθήσεις του οπτικού νεύρου, όπως νευρίτιδες, ατροφία του οπτικού νεύρου, δυσμορφίες του δίσκου, όγκοι του οπτικού νεύρου ή του χιάσματος) και συνήθως συνδέονται με άλλες προφανέστερες απώλειες της λειτουργίας της όρασης, όπως μειωμένη οπτική οξύτητα, μη φυσιολογικά οπτικά πεδία. Οι επίκτητες διαταραχές μπορεί να εμφανιστούν σε οποιοδήποτε στάδιο της ζωής, μόνον στον ένα ή και στους δύο οφθαλμούς ταυτόχρονα. Προ-

βάλλει τους άνδρες και τις γυναίκες στο ίδιο ποσοστό.

## 8. Συζήτηση

Είναι προφανές ότι η αντίληψη των χρωμάτων αποτελεί μία σημαντική λειτουργία της ανθρώπινης όρασης, δεδομένου ότι διευκολύνει στην αντίληψη και στην αναγνώριση εικόνων και αντικειμένων. Επιπλέον, παρέχει μία αίσθηση στην οπτική μας εμπειρία που, θεμελιώδης για την αντίληψή μας για τον κόσμο. Εντούτοις, εάν τα παραπάνω ισχύουν, τότε παραμένει η απορία γιατί ένα μεγάλο ποσοστό του πληθυσμού παρουσιάζει διαταραχές στην αντίληψη των χρωμάτων. Είναι γνωστό, τα άτομα με διχρωματική όραση ή ανώμαλη τριχρωματική όραση έχουν την ικανότητα να διακρίνουν κάποια χρωματικά-παραλλαγμένα αντικείμενα, τα οποία δεν είναι διακριτά

στους ανθρώπους με φυσιολογική έγχρωμη όραση.<sup>21</sup> Έχει διατυπωθεί από ορισμένους ερευνητές ότι σε χρονικές περιόδους που ο «αντεφοδιασμός» των τροφίμων ήταν δυσχερής, οι άνθρωποι με διχρωματική όραση είχαν εξελικτικό πλεονέκτημα να εντοπίσουν την τροφή τους σε ορισμένα περιβάλλοντα (π.χ. διάφορα φρούτα ή ζώα που μπορούσαν να παραλλαχθούν ανάμεσα σε πυκνές φυλλωστές από τους ανθρώπους με φυσιολογική όραση) και να επιβιώσουν. Παρά την τεράστια σημασία της και τις μακροχρόνιες έρευνες που σχετιζόνταν με την αντίληψη των χρωμάτων, υπάρχει ακόμα σημαντικό πεδίο έρευνας όσο αφορά τους φυσιολογικούς μηχανισμούς που αποτελούν την βάση της χρωματικής αντίληψης και τους παράγοντες που οδήγησαν στην εξέλιξή της. 

## Βιβλιογραφία

1. Young T. On the theory of light and colours. *Philosophical Transaction of Royal Society of London* 1802;92:12-48.
2. Helmholtz LF. *Über die theorie der zusammengesetzten farben*. *Annual Physiology Leipzig* 1852;887:45-66.
3. Rushton WAH. *Pigments and Signals in Color-Vision*. *Journal of Physiology-London* 1972;220(3):P1-8.
4. Sharpe LT, Stockman A, Jagle H, et al. L, M and L-M hybrid cone photopigments in man: deriving lambda max from flicker photometric spectral sensitivities. *Vision Res* 1999;39(21):3513-25.
5. Curcio CA, Sloan KR, Kalina RE, Hendrickson AE. *Human photoreceptor topography*. *J Comp Neural* 1990;292(4):497-523.
6. Parry NR, Plainis S, Murray LJ, McKeefry DJ. *Effect of foveal tritanopia on reaction times to chromatic stimuli*. *Vis Neurosci* 2004;21(3):237-42.
7. Williams DR, MacLeod DI, Hayhoe MM. *Foveal tritanopia*. *Vision Res* 1981;21(9):1341-56.
8. Kremers J, Scholl HP, Knau H, et al. *L/M cone ratios in human trichromats assessed by psychophysics, electroretinography, and retinal densitometry*. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 2000;17(3):517-26.
9. Roorda A, Metha AB, Lennie P, Williams DR. *Packing arrangement of the three cone classes in primate retina*. *Vision Res* 2001;41(10-11):1291-306.
10. Carroll J, McMahon C, Neitz M, Neitz J. *Flicker-photometric electroretinogram estimates of L:M cone photoreceptor ratio in men with photopigment spectra derived from genetics*. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 2000;17(3):499-509.
11. Williams DR, Hofer H. In: Chalupa LM, Werner JS, eds. *The Visual Neurosciences*. Cambridge: MIT Press, 2004.
12. Hering E. *Zur Lehre vom Lichtsinne*. Wien, Austria: Gerold, 1878.
13. De Valois RL, Abramov I, Jacobs GH. *Analysis of response patterns of LGN cells*. *J Opt Soc Am* 1966;56(7):966-77.
14. Gegenfurtner KR. *Cortical mechanisms of colour vision*. *Nature Reviews Neuroscience* 2003;4(7):563-72.
15. Thorell LG, De Valois RL, Albrecht DG. *Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli*. *Vision Res* 1984;24(7):751-69.
16. Mollon JD. *Color-Vision*. *Annual Review of Psychology* 1982;33:41-85.
17. Jacobs GH. *The distribution and nature of colour vision among the mammals*. *Biol Rev Camb Philos Soc* 1993;68(3):413-71.
18. Dacey DM, Lee BB. *The Blue-On Opponent Pathway in Primate Retina Originates From a Distinct Bistratified Ganglion-Cell Type*. *Nature* 1994;367(6465):731-5.
19. Nathans J. *The evolution and physiology of human color vision: Insights from molecular genetic studies of visual pigments*. *Neuron* 1999;24(2):299-312.
20. Regan BC, Julliot C, Simmen B, et al. *Fruits, foliage and the evolution of primate colour vision*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 2001;356(1407):229-83.
21. Morgan MJ, Adam A, Mollon JD. *Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats*. *Proc Biol Sci* 1992;248(1323):291-5.
22. Norren DV, Vos JJ. *Spectral transmission of the human ocular media*. *Vision Res* 1974;14(11):1237-44.
23. Stockman A, Sharpe LT, Fach C. *The spectral sensitivity of the human short-wavelength sensitive cones derived from thresholds and color matches*. *Vision Res* 1999;39(17):2901-27.
24. Stockman A, Sharpe LT. *The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype*. *Vision Res* 2000;40(13):1711-37.
25. Gegenfurtner KR, Sharpe LT. *Color Vision: From Genes to Perception*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999.