

Η αντίληψη της έγχρωμης όρασης

Σ. ΠΛΑΪΝΗΣ, Ι. ΠΑΛΛΗΚΑΡΗΣ

Ινστιτούτο Οπτικής και Όρασης (ΙVO)
Τμήμα Οφθαλμολογίας, Σχολή Επιστημών
Υγείας, Πανεπιστήμιο Κρήτης

Το χρώμα εμπλουτίζει τον οπτικό μας κόσμο και μας βοηθάει να διακρίνουμε αντικείμενα και μορφές που διαφορετικά δεν θα ήταν αντιληπτές. Το χρώμα δεν αποτελεί μια έμφυτη ιδιότητα των αντικειμένων ούτε μια φυσική ιδιότητα του φωτός. Η αντίληψη της έγχρωμης όρασης εξαρτάται από το φασματικό περιεχόμενο του φωτός που απορροφάται από τους φωτοϋποδοχείς των κωνίων, και από μια σειρά νευρο-φυσιολογικών "αντιδράσεων" στον αμφιβληστροειδή, στις προ-φλοιώδεις οδούς και σε ανώτερα στάδια επεξεργασίας στον οπτικό φλοιό. Σε αυτή την ανασκόπηση πραγματοποιείται μια εισαγωγή στις φυσικές, φυσιολογικές και ανατομικές πτυχές της "αποκωδικοποίησης" του χρώματος στα προ-φλοιώδη στάδια επεξεργασίας του. Επιπλέον, παρουσιάζονται οι διάφορες κατηγορίες των "διαταραχών" στην αντίληψη των χρωμάτων.

ΟΦΘΑΛΜΟΛΟΓΙΚΑ ΧΡΟΝΙΚΑ
3: 332-41, 2006

Λέξεις ευρετηρίασης: Έγχρωμη όραση, κωνία, υποδεκτικά πεδία, διαταραχές έγχρωμης όρασης.

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η ικανότητα αντίληψης χρωμάτων (πρόσφατες εκτιμήσεις προτείνουν ότι μπορούμε να διαχωρίσουμε 2,3 εκατομ. χρώματα) εμπλουτίζει τον οπτικό μας κόσμο, παρέχοντας τη δυνατότητα να απολαμβάνουμε ηλιοβασιλέματα, όμορφες πεταλούδες και πανέμορφα τοπία, αλλά σίγουρα δεν είναι αυτός ο κύριος λόγος για τον οποίο γεννηθήκαμε (ή καλύτερα εξελιχθήκαμε) με έγχρωμη όραση. Όπως φαίνεται στο Σχήμα 1, η έγχρωμη όραση μας παρέχει πληροφορίες για τον εντοπισμό και την αναγνώριση αντικειμένων στο οπτικό μας πεδίο (π.χ. διάφορα λουλούδια ή καρπούς) που ειδάλλως 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.

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 (τις τρεις ομάδες κωνίων), και από μια σειρά νευρο-φυσιολογικών "αντιδράσεων" στον αμφιβληστροειδή, στις προ-φλοιώδεις οδούς και σε ανώτερα στάδια επεξεργασίας στον οπτικό φλοιό. Σε αυτή την ανασκόπηση πραγματοποιείται μια εισαγωγή στις φυσικές, φυσιολογικές και ανατομικές πτυχές της "αποκωδικοποίησης" του χρώματος στα προ-φλοιώδη



ΣΧΗΜΑ 1. Είναι εμφανές ότι το μπλε λουλούδι είναι διακριτό μόνο από ένα "ζώο" που έχει έγχρωμη όραση.

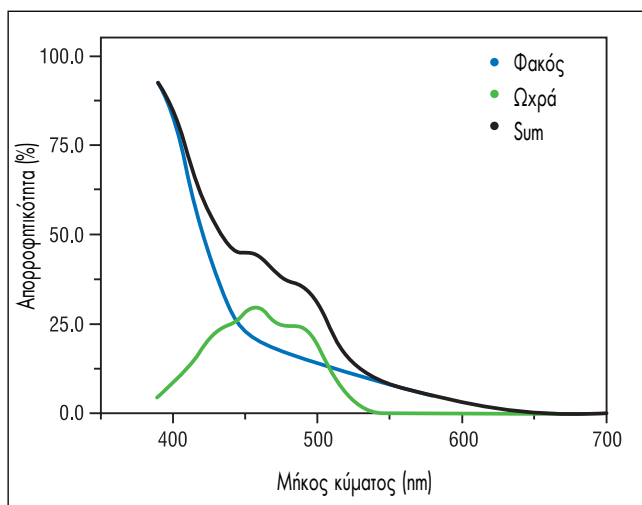
Εστάλη προς δημοσίευση: Ιανουάριος 2006

στάδια επεξεργασίας του. Επιπλέον, παρουσιάζονται οι διάφορες κατηγορίες των "διαταραχών" στην αντίληψη των χρωμάτων.

ΑΠΟΡΡΟΦΗΣΗ ΚΑΙ ΣΚΕΔΑΣΗ ΣΤΙΣ ΟΠΤΙΚΕΣ ΕΠΙΦΑΝΕΙΕΣ ΤΟΥ ΟΦΘΑΛΜΟΥ

Πριν τα φωτόνια φθάσουν στα εξωτερικά τμήματα των φωτοϋποδοχέων, "φιλτράρονται" από την εκλεκτική απορρόφηση και σκέδαση στις οπτικές διεπιφάνειες του οφθαλμού, καθώς επίσης και από τη χρωστική ουσία της ωχράς, που είναι ιδιαίτερα πυκνή στους νευρίτες των φωτοϋποδοχέων στο κέντρο της ωχράς κηλίδας, αποτελείται από 2 καροτινοειδή, την λουτεΐνη και την ζεαξανθίνη, και απορροφά σημαντικό μέρος της "ιώδους" ακτινοβολίας. Ο φακός περιέχει μόρια χρωστικών ουσιών που απορροφούν όλα τα φωτόνια με μήκη κύματος στην υπεριώδη περιοχή του χρωματικού φάσματος, και τα περισσότερα από εκείνα στην ιώδη περιοχή (Σχήμα 2). Αν και η πυκνότητα της χρωστικής της ωχράς ποικίλλει από άνθρωπο σε άνθρωπο, κατά μέσον όρο απορροφά το 30% από τα φωτόνια στο μπλε-ιώδες τμήμα του χρωματικού φάσματος.

Έχει διατυπωθεί ότι οι χρωστικές ουσίες στο φακό και την ωχρά κηλίδα είναι πιθανόν να βελτιώνουν την όραση με δύο τρόπους. Κατ' αρχήν, είναι γνωστό ότι μια από τις σημαντικότερες οφθαλμικές εκτροπές αποτελεί



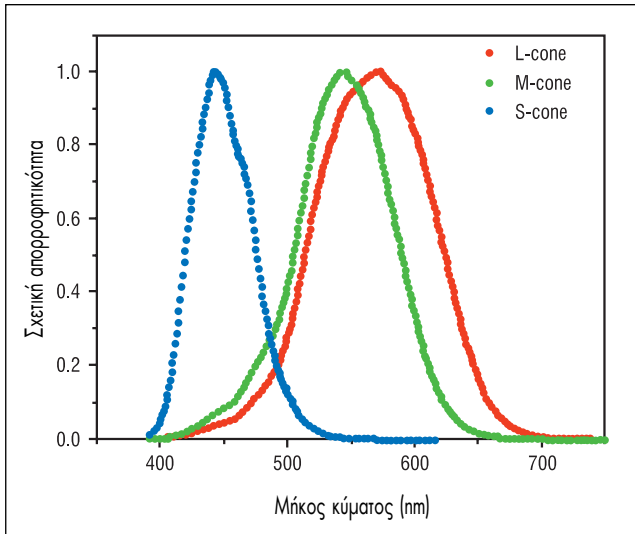
ΣΧΗΜΑ 2. Διάγραμμα απεικόνισης του χρωματικού φάσματος απορρόφησης του κρυσταλλοειδή φακού (μπλε γραμμή, δεδομένα από van Noren and Vos²²) και της χρωστικής της ωχράς (πράσινη γραμμή, δεδομένα από Stockman et al.²³). Είναι εμφανές ότι ένα μεγάλο ποσοστό φωτονίων χαμηλού μήκους κύματος απορροφάται πριν φτάσει στον αμφιβληστροειδή (βλ. μαύρη γραμμή) από τον κρυσταλλοειδή φακό και τη χρωστική της ωχράς, η οποία παρουσιάζει μέγιστη απορροφητικότητα στα 460 nm.

η αξονική χρωματική εκτροπή (τα φωτόνια χαμηλού μήκους κύματος διαθλώνται περισσότερο από εκείνα υψηλού μήκους κύματος), με αποτέλεσμα τα διάφορα φωτόνια να μην είναι καλά εστιασμένα στον αμφιβληστροειδή. Επομένως, το "φιλτράρισμα" των φωτονίων χαμηλού-μήκους κύματος χρησιμεύει για τη βελτίωση της ποιότητας του αμφιβληστροειδικού ειδώλου. Επίσης, αυτά τα φωτόνια έχουν υψηλή ενέργεια και η απορρόφησή τους βοηθάει στην αποφυγή πιθανής θερμικής βλάβης του αμφιβληστροειδή. Όταν ένα φωτόνιο απορροφάται από ένα μόριο, όλη του η ενέργεια μεταφέρεται στο μόριο. Όσο υψηλότερη η ενέργεια του φωτονίου, τόσο μεγαλύτερη η πιθανότητα του μορίου να διασπαστεί. Ως συνέπεια, οι χρωστικές ουσίες στο φακό και την ωχρά προστατεύουν τον αμφιβληστροειδή από φωτο-οξειδωτική βλάβη.

ΤΡΙΧΡΩΜΑΤΙΚΗ ΘΕΩΡΙΑ ΤΗΣ ΕΓΧΡΩΜΗΣ ΟΡΑΣΗΣ

Η τριχρωματική θεωρία της έγχρωμης όρασης προτάθηκε από τον Thomas Young το 1802¹, ο οποίος πρότεινε ότι για την επίτευξη οποιασδήποτε απόχρωσης απαιτείται προσθετική ανάμιξη τριών βασικών χρωμάτων. Αυτά τα τρία βασικά χρώματα είναι το κόκκινο, το πράσινο και το μπλε. Αυτή η θεωρία αναβιώθηκε αργότερα από τον Helmholtz², ο οποίος διαπίστωσε ότι υπάρχουν τρεις τύποι φυσιολογικών "μηχανισμών" 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 μέσου 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, τη ρετινάλη. Καθεμία από τις τρεις χρωστικές των κωνίων περιέχει διαφορετική οψίνη. Στο Σχήμα 3 παριστάνονται οι καμπύλες φασματικής ευαισθησίας των τριών φωτοχρωστικών, οι οποίες καθορίζουν την πιθανότητα απορρόφησης ενός φωτονίου ως συνάρτηση του μήκους κύματός 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 απορροφημέ-



ΣΧΗΜΑ 3. Φασματικές καμπύλες ευαισθησίας των τριών φωτοχρωστικών όπως μετρήθηκαν από τους Stockman and Sharpe²⁴. 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 "φαίνονται" κίτρινα. Για αυτό προτείνεται να αποφεύγεται η κατηγοριοποίηση των κωνίων ως "μπλε, πράσινα και κόκκινα".

ων φωτονίων, μια αρχή γνωστή ως **univariance**.³ Αυτό συνεπάγεται ότι, μια αύξηση του αριθμού των φωτονίων είναι πιθανόν να προκληθεί είτε από αύξηση της έντασης του φωτεινού ερεθίσματος, είτε από αλλαγή του μήκους κύματος, είτε και από τα δύο (π.χ. αύξηση της απόκρισης ενός L-κωνίου σημαίνει ότι το μήκος κύματος του φωτεινού ερεθίσματος πλησίασε την "κορυφή" του φάσματος απορρόφησης του L-κωνίου ή ότι το ερέθισμα αυξήθηκε σε φωτεινότητα ή και τα δύο).

Αν και τα φάσματα απορροφητικότητας των φωτοχρωστικών των S-, M-, και L- κωνίων επικαλύπτονται αρκετά, παρουσιάζουν την μέγιστη απορροφητικότητά τους σε διαφορετικές περιοχές του ορατού φάσματος: 419, 531 και 559 nm αντίστοιχα (οι τιμές αυτές παρουσιάζουν μικρές διαφορές, ανάλογα με τις πειραματικές προσεγγίσεις που χρησιμοποιηθήθηκαν για να τις υπολογίσουν).

ΤΟ ΜΩΣΑΪΚΟ ΤΩΝ ΚΩΝΙΩΝ

Τα κωνία παρουσιάζουν τη μέγιστη πυκνότητα στο κεντρικό βοθρίο της ωχράς κηλίδας (1°), το οποίο στερείται ραβδίων. Εκτός από τη μεγάλη απόκλιση που υπάρχει στον πληθυσμό σχετικά με την πυκνότητα (κι επομένως τον αριθμό) των κωνίων στο κεντρικό βοθρίο, τα L- και

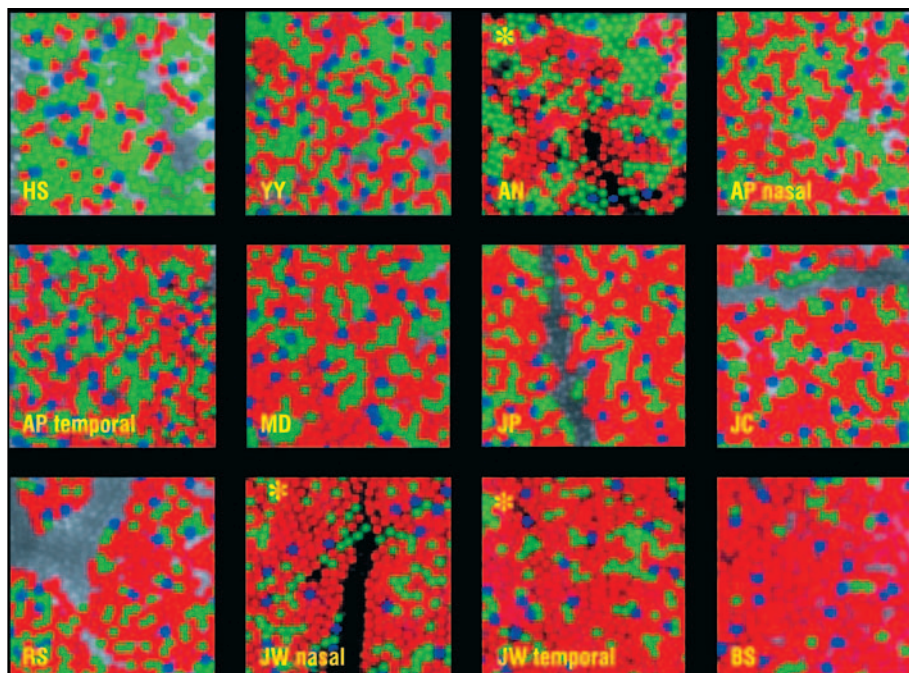
M- κωνία ξεπερνούν στον συνολικό τους αριθμό κατά πολύ τα S-κωνία.^{4,5} Επίσης, τα S-κωνία απουσιάζουν από το κέντρο του αμφιβληστροειδή (μια κυκλική περιοχή διαμέτρου 20' ~ 0,34°), ένα φαινόμενο που αποκαλείται **"τριτανοπία της ωχράς"**^{6,7} (βλ. παρακάτω για ορισμό τριτανοπίας), ενώ στο σύνολό τους 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 και όχι πάνω στον αμφιβληστροειδή, (2) στη χαμηλή χωρική ευκρίνεια των S-κωνίων (περίπου 2,5-5 c/deg, δηλαδή μόλις 1/10 οπτικής οξύτητας, σε σύγκριση με 25 c/deg των L- και M- κωνίων), η παρουσία των οποίων στο κεντρικό βοθρίο θα αποτελούσε ανασταλτικό παράγοντα στη διακριτική ικανότητα του οφθαλμού.

Μεγάλο ερευνητικό ενδιαφέρον παρουσιάζει η, αναπάντεχη για τα προηγούμενα χρόνια, απόκλιση που παρατηρείται στους φυσιολογικούς οφθαλμούς όσον αφορά στην αναλογία L- και M- κωνίων. Κατά μέσον όρο οι φυσιολογικοί οφθαλμοί παρουσιάζουν 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 (Σχήμα 4). Παρά την αξιοσημείωτη αυτή απόκλιση, η αντίληψη των χρωμάτων είναι φυσιολογική και δεν διαφέρει σημαντικά στους παραπάνω οφθαλμούς.¹¹ Αυτό εξηγείται από την ύπαρξη ενός δεύτερου σταδίου επεξεργασίας της έγχρωμης όρασης (στα γαγγλιακά κύτταρα και το LGN) όπου επέρχεται κάποια ρύθμιση των αποκρίσεων των κωνίων. Όσον αφορά στα ραβδία, αυτά συμβάλλουν στην όραση μόνο σε επίπεδα χαμηλού φωτός, με αποτέλεσμα η επιρροή τους στην αντίληψη του χρώματος να είναι σχεδόν μηδαμινή.

"ΧΡΩΜΑΤΙΚΗ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΤΙΚΟΤΗΤΑ" ΣΤΑ ΓΑΓΓΛΙΑΚΑ ΚΥΤΤΑΡΑ ΚΑΙ ΤΑ ΚΥΤΤΑΡΑ ΤΟΥ 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 τον οπτικό φλοιό. Πρώτος ο Hering, το 1878,¹² 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 τη διαφορά τους). Αυτή η θεωρία έγινε γνωστή ως "θεωρία χρωματι-

ΣΧΗΜΑ 4. Εικόνες από κεντρικές (1° 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). Αντιθέτως, ο αριθμός των S κωνίων παραμένει σταθερός (από Williams and Hofer¹¹, με την άδεια του MIT Press).



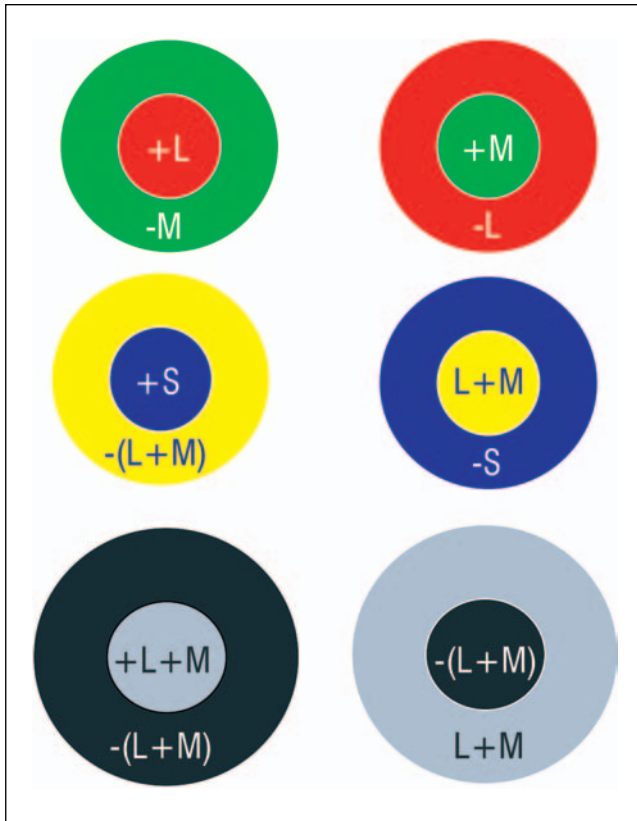
κής ανταγωνιστικότητας" η οποία βασίζεται στον ανταγωνισμό που παρουσιάζεται στην αντίληψη μεταξύ κόκκινου-πράσινου, και μπλε-κίτρινου χρώματος. Οι DeValois et al.¹³ ήταν οι πρώτοι που περιέγραψαν κύτταρα στην οπτική οδό ανώτερων θηλαστικών, τα οποία, για παράδειγμα, "αναστέλλονταν" από το κόκκινο και "διεγείρονταν" 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 οδούς 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:

- (i) μια κατηγορία μεγάλων σε μέγεθος γαγγλιακών κυττάρων με χονδρούς νευρίτες, που ονομάζονται **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, με

τον εξής τρόπο: τα υποδεκτικά πεδία των MC (αλλά και των parasol) κυττάρων αποτελούνται από δύο ανταγωνιστικές περιοχές (το κέντρο και την περιφέρεια). Η κεντρική περιοχή ενός γαγγλιακού κυττάρου φωτεινού κέντρου, η οποία αποκαλείται **+(L+M)**, διεγείρεται από τις αθροιστικές αποκρίσεις των L και M κωνίων. Η περιφέρειά του, που αποκαλείται **-(L+M)**, αναστέλλεται από τις αποκρίσεις των L και M κωνίων (Σχήμα 5). Σε αντίθεση, ένα γαγγλιακό κύτταρο σκοτεινού κέντρου αναστέλλεται [-(L+M)] στο κέντρο του και διεγείρεται [(L+M)] στην περιφέρειά του. Τα κύτταρα MC έχουν υψηλή ευαισθησία στην αντίθεση φωτεινότητας αλλά παρουσιάζουν μηδαμινή χρωματική επιλεκτικότητα.

- (ii) μια κατηγορία μικρών γαγγλιακών κυττάρων με λεπτούς νευρίτες, που ονομάζονται 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) η κεντρική περιοχή του υποδεκτικού τους πεδίου επεξεργάζεται σήματα από ένα L ή ένα M κωνίο. Η δομή των υποδεκτικών τους πεδίων είναι ανταγωνιστική, δηλαδή η περιφέρειά τους επεξεργάζεται σήματα από ανταγωνιστικά κωνία. Ως αποτέλεσμα έχουμε δύο υποκατηγορίες, τα **+L-M** και τα **-L+M**, τα οποία μεταφέρουν πληροφορίες για τον κόκκινο-πράσινο χρωματικό ανταγωνισμό, συγκρίνοντας τη δραστηριότητα των L και M κωνίων. Εντούτοις, έχουν χαμηλή ευαισθησία στην



ΣΧΗΜΑ 5. Υποδεκτικά πεδία των τριών τύπων γαγγλιακών κυττάρων: (α) midget κύτταρα "κόκκινου" (+L-M) και "πράσινου" (+M-L) κέντρου (β) small bistratified κύτταρα "μπλε" [+S-(L+M)] και "κίτρινου" (αυτά τα κύτταρα δεν έχουν εντοπιστεί ακόμη) κέντρου και (γ) parasol κύτταρα φωτεινού (+L+M) και σκοτεινού [-L+M)] κέντρου.

αντίθεση φωτεινότητα σε σχέση με τα parasol / MC κύτταρα.

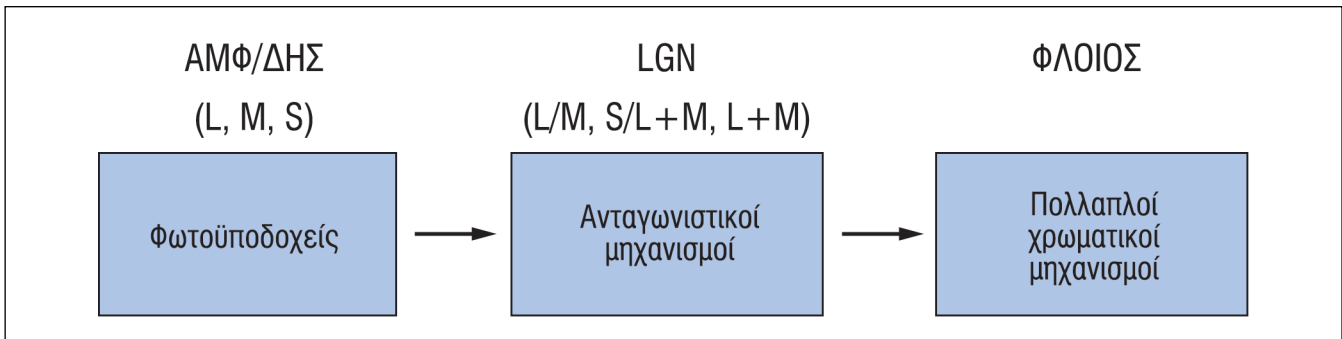
- (iii) μια κατηγορία εξειδικευμένων γαγγλιακών κυττάρων, των small bistratified κυττάρων τα οποία ανακαλύφθηκαν πρόσφατα, και αποτελούν μια ξεχωριστή οδό προβάλλοντας στις λεπτές κοπιocellular (KC) στιβάδες στο LGN (οι οποίες βρίσκονται ανάμεσα από τις στιβάδες PC, στις μεσοπετάλιες ζώνες). Η κεντρική περιοχή των υποδεκτικών τους πεδίων διεγείρεται από τις αποκρίσεις των S κωνίων ενώ η περιφέρεια αναστέλεται από συνδυαστικές αποκρίσεις των L και M κωνίων [+S-(L+M)] οι οποίες μεταφέρονται στα small bistratified κύτταρα μέσω των διπόλων και ίσως των οριζόντιων κυττάρων. Ως αποτέλεσμα τα S-κωνία μεταφέρουν πληροφορίες σχετικές με τον κίτρινο-μπλε χρωματικό ανταγωνισμό, ενώ παρουσιάζουν πολύ χαμηλή ευαισθησία στην αντίθεση φωτεινότητας. *Να σημειωθεί ότι δεν έχει βρεθεί ακόμη κάποιο κύτταρο στη στιβάδα των γαγγλιακών κυττάρων που να παρουσιάζει δομή υποδεκτικού πεδίου -S+(L+M).*

Οι προβολές από τις τρεις ομάδες στιβάδων του LGN, την MC, την PC και την KC, σχηματίζουν τρεις ανεξάρτητες οπτικές οδούς που καταλήγουν σε διαφορετικές στιβάδες στον πρωτοταγή οπτικό φλοιό. Οι νευράξονες MC κυττάρων καταλήγουν στη στιβάδα 4Ca και μερικές στη στιβάδα 1. Οι νευράξονες των PC κυττάρων καταλήγουν κυρίως στη στιβάδα 4Cβ, ενώ λίγες ίνες καταλήγουν στις στιβάδες 4A και 6. Τέλος, τα KC κύτταρα προβάλλουν απευθείας στις κηλίδες των επιπολής στιβάδων 2 και 3.

Μπορεί επομένως να διατυπωθεί ότι στα αρχικά στάδια της οπτικής οδού, στον αμφιβληστροειδή και στο LGN λαμβάνει χώρα βασική επεξεργασία για την αντίληψη της έγχρωμης όρασης. 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 στη συνέχεια οι χρωματικές πληροφορίες υπόκεινται σε περαιτέρω επεξεργασία στον οπτικό φλοιό, όπου το σήμα υποβάλλεται σε μετασχηματισμούς σχετικούς με την τελική αντίληψη των χρωμάτων των οπτικών ερεθισμάτων. Η χρωματική ανταγωνιστικότητα που χαρακτηρίζει τα γαγγλιακά κύτταρα και τα κύτταρα του LGN δεν υφίσταται στα κύτταρα του V1 (για ανασκόπηση της φλοιώδους επεξεργασίας βλ. Gegenfurtner, 2003¹⁴). Έχει διαπιστωθεί ότι τα κύτταρα αυτά είναι συντονισμένα (παρουσιάζοντας μικρό εύρος φάσματος απορρόφησης) σε διαφορετικά χρώματα.¹⁵ Ένα απλουστευμένο μοντέλο της χρωματικής επεξεργασίας στις οπτικές οδούς απεικονίζεται στο Σχήμα 6.

ΓΕΝΕΤΙΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΗΣ ΤΡΙΧΡΩΜΑΤΙΚΗΣ ΟΡΑΣΗΣ

Όπως αναφέρθηκε, η τριχρωματική μας όραση επιτυγχάνεται από την ύπαρξη δύο υπο-συστημάτων, ενός φυλογενετικά πρόσφατου και ενός πολύ παλιότερου.¹⁶ Όπως απεικονίζεται στο Σχήμα 3, 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 (περίπου 30-40 εκατομμύρια χρόνια πριν) από έναν κοινό πρόγονο.¹⁷ Τα S-κωνία και τα ραβδία αποσχίστηκαν από τον προγονικό τους υποδοχέα πολύ νωρίτερα. 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 ευαι-



ΣΧΗΜΑ 6. Χρωματική επεξεργασία στις οπτικές οδούς.

σθησία 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 τη σύγκριση των φωτονίων που απορροφώνται από τις δύο κατηγορίες κωνίων. Αυτό το αρχέγονο υπο-σύστημα παρουσιάζει το δικό του μορφολογικό υπόβαθρο στην οπτική οδό: τα οπτικά σήματα μεταφέρονται μέσω των "μπλε-κωνιο-" δίπολων κυττάρων στα small bistratified κύτταρα¹⁸ και από εκεί στα KC στο LGN, καταλήγοντας στις στιβάδες 2 και 3 στον οπτικό φλοιό.

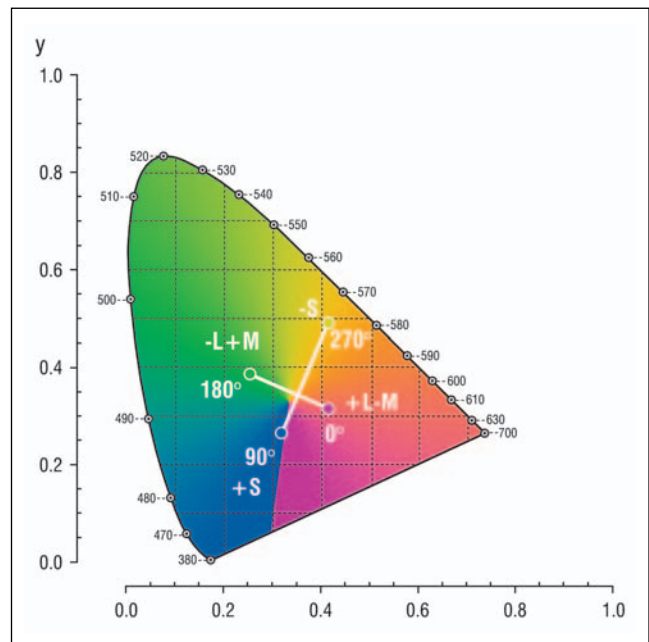
Η εξέλιξη των M- και L-κωνίων έχει αποτελέσει κύριο θέμα έντονης ερευνητικής δραστηριότητας τα τελευταία χρόνια^{4,19} όσον αφορά την εξέλιξή τους. Πιθανολογείται ότι η προέλευσή τους οφείλεται σε μια αντιγραφή της προγονικής οφίνης (δηλ. διπλασιασμό του γονιδίου που βρίσκεται στο X χρωμόσωμα - και ήταν 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.

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 το 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 γινομένα φρούτα (που έχουν 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 πολύ κοντά σε φύλλα και φρούτα,²⁰ αν και έχει επίσης παρατηρηθεί ότι τριχρωματική όραση

έχει εξελιχθεί και σε διάφορα είδη που τρέφονται μόνο με φύλλα.

ΧΡΩΜΑΤΙΚΟ ΔΙΑΣΤΗΜΑ

Τα χρώματα που ένας φυσιολογικός άνθρωπος μπορεί να διακρίνει αντιπροσωπεύονται στο αποκαλούμενο "χρωματικό διάστημα". Αυτό το διάστημα είναι ένα βολικό 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,



ΣΧΗΜΑ 7. 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.

μόνο δύο τιμές χρειάζονται να διευκρινιστούν για να καθοριστούν τη θέση οποιουδήποτε χρώματος μέσα στο χρωματικό διάστημα. Ένα τέτοιο διάστημα χρώματος (Σχήμα 7) αναπτύχθηκε από τη 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.¹² Όπως διαπιστώνεται από το Σχήμα 7, 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).

ΔΙΑΤΑΡΑΧΕΣ ΣΤΗΝ ΑΝΤΙΛΗΨΗ ΤΩΝ ΧΡΩΜΑΤΩΝ

Αν και η τριχρωματική όραση, η παρουσία δηλαδή τριών διαφορετικών τύπων κωνίων με διαφορετικές φωτοχρωστικές ουσίες, αποτελεί τον φυσιολογικό τύπο έγχρωμης όρασης, ένα σημαντικό ποσοστό των ανθρώπων παρουσιάζει κάποιο βαθμό ανεπάρκειας στην αντίληψη των χρωμάτων. Η απώλεια ενός από τους τύπους των κωνίων, όπως εμφανίζεται σε ορισμένες κληρονομικές διαταραχές, μειώνει την αντίληψη έγχρωμης όρασης σε δύο διαστάσεις, οδηγώντας στο **διχρωματισμό**. Η απώλεια δύο τύπων κωνίων οδηγεί στη **μονοχρωματική** όραση,

ενώ η απώλεια και των τριών τύπων κωνίων (ράβδιο-μονοχρωματική όραση) εξαφανίζει την αντίληψη χρωμάτων και ως κατάληξη η όραση περιορίζεται στη λειτουργία των ραβδίων. Βασικά υπάρχουν δύο κατηγορίες διαταραχών στην έγχρωμη όραση, οι συγγενείς και οι επίκτητες.

7.1. Συγγενείς ανωμαλίες

Η προέλευση αυτών των "ανωμαλιών" είναι γενετική, και οφείλεται σε μεταλλάξεις που συμβαίνουν στα φυλοσύνδετα γονίδια (υπεύθυνα για το σχηματισμό της οψίνης) που βρίσκονται στο Χ-χρωμόσωμα. Για αυτό είναι αναμενόμενο οι συγγενείς "διαταραχές" να εμφανίζονται πολύ συχνότερα στους άνδρες από ό,τι στις γυναίκες. Αυτοί οι τύποι ατελειών προκύπτουν είτε από την έλλειψη μιας φωτοχρωστικής ουσίας, είτε από την παρουσία μιας υβριδικής φωτοχρωστικής ουσίας με διαφορετικό (από το φυσιολογικό) φάσμα απορρόφησης (πιο ήπια μορφή). Είναι αξιοσημείωτη η διαπίστωση ότι 3ημ διαφορά στο μέγιστο του φάσματος απορρόφησης μεταξύ των φωτοχρωστικών L/M προκύπτει από διαφορές σε αμινοξέα σε 3 θέσεις.

Επίσης, υπάρχει η πιθανότητα ένα άτομο να μην διαθέτει κανέναν τύπο κωνίων (**ραβδιο-μονοχρωματική όραση**), ή να μην έχουν ραβδία (**κωνιο-μονοχρωματική όραση**). Όταν απουσιάζει τελείως μια χρωστική ουσία (δηλαδή, ένας τύπος κωνίων) η όραση τότε ονομάζεται **διχρωματική (δυσχρωματοψία)**. Όταν απουσιάζει η φωτοχρωστική υπεύθυνη για τα μακρά μήκη κυματος (L) είναι τότε η "ανωμάλια" ονομάζεται **πρωτανοπία**. Όταν το φάσμα απορρόφησης της μακρών κυμάτων χρωστικής

ΠΙΝΑΚΑΣ 1

Ποσοστά εμφάνισης των διαφορετικών τύπων συγγενών ανωμαλιών χρωματικής όρασης. Είναι εμφανές ότι τα ποσοστά των δυσχρωματοψιών είναι υψηλότερα στους άνδρες. Αυτό συμβαίνει επειδή οι δυσχρωματοψίες οφείλονται σε μεταλλάξεις στο χρωμόσωμα X

Όραση	Υποδιαίρεση	Τύποι κωνίων	Ποσοστό στον πληθυσμό (%)	
			Άνδρες	Γυναίκες
Κανονική τριχρωματική		3	92	99,5
Ανώμαλη τριχρωματική	Πρωτανομαλία	3	1	0,02
	Δευτερονομαλία	3	5	0,40
	Τριτανομαλία	3	άγνωστο	
Διχρωματική	Πρωτανοπία	2	1	0,02
	Δευτερονοπία	2	1	0,02
	Τριτανοπία	2	0,001	0,001
Μονοχρωματική	Μόνο κωνία (σπάνια)	1	άγνωστο	
	Μόνο ραβδία	1	0,003	0,003

ουσίας είναι **ανώμαλο** ή **ανεπαρκές** χρησιμοποιείται ο όρος **πρωτανομαλία**. Σε αυτή την περίπτωση το φάσμα απορρόφησης της χρωστικής (L) είναι μετατοπισμένο σε μικρότερα μήκη κύματος, πιο κοντά στην (M). Παρόμοια ορολογία χρησιμοποιείται για τις άλλες δύο κατηγορίες "διαταραχών": **δευτερ-** είναι η ρίζα όταν οι φωτοχρωστικές των κωνίων M είναι ελαττωματικές (μετατοπισμένες σε μεγαλύτερα μήκη κύματος) και **τριταν-** είναι η ρίζα όταν οι φωτοχρωστικές των κωνίων S είναι ελαττωματικές (πολύ 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 κατηγοριών στην αντίληψη των διαφόρων χρωμάτων διαφέρουν αρκετά μεταξύ των πασχόντων, έχουν γίνει προσπάθειες εξομοίωσης των αντιλαμβανόμενων χρωμάτων που στηρίζονται σε ψυχοφυσικά δεδομένα (Σχήμα 8). Να σημειωθεί ότι η σοβαρότητα των συγγενών διαταραχών δεν μεταβάλλεται με την ηλικία, ενώ σε καμιά περίπτωση δεν επηρεάζεται η οπτική οξύτητα ή άλλες λειτουργίες της όρασης των ασθενών.

7.2. Επίκτητες ανωμαλίες

Αυτές εμφανίζονται είτε παροδικά είτε μόνιμα κυρίως λόγω παθολογικών αλλαγών, αλλά μπορεί επίσης να εμφανιστούν ως αποτέλεσμα φυσιολογικών διαδικασιών γήρανσης (π.χ. ο καταρράκτης αλλάζει το φάσμα απορρό-

φησης του φακού), και προκληθείσών από φάρμακα αλλαγών. Διαταραχές στην μπλε/κίτρινη οδό είναι πιό 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. Προσβάλλει τους άνδρες και τις γυναίκες στο ίδιο ποσοστό.

ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Είναι προφανές ότι η αντίληψη των χρωμάτων αποτελεί μια σημαντική λειτουργία της ανθρώπινης όρασης, δεδομένου ότι διευκολύνει στην αντίληψη και στην αναγνώριση εικόνων και αντικειμένων. Επιπλέον, παρέχει μια αίσθηση στην οπτική μας εμπειρία που, θεμελιώδης για την αντίληψή μας για τον κόσμο. Εντούτοις, εάν τα παραπάνω είναι αληθινά, τότε παραμένει η απορία γιατί ένα μεγάλο ποσοστό του πληθυσμού παρουσιάζει ελαττωματική αντί-



ΣΧΗΜΑ 8. Εικόνες εξομοίωσης της αντίληψης των χρωμάτων για τις διάφορες κατηγορίες συγγενών διαταραχών της έγχρωμης όρασης (πάνω: αριστερά - φυσιολογική, δεξιά - πρωτανοπία, κάτω: αριστερά - τριτανοπία, δεξιά - δευτερονοπία) (από Gegenfütner and Sharpe,²⁵ με την άδεια του Cambridge University Press).

ληψη των χρωμάτων. Είναι πιθανόν, τα άτομα με διχρωματική όραση ή ανώμαλη τριχρωματική όραση να έχουν την ικανότητα να διακρίνουν κάποια χρωματικά-παράλλαγμα αντικείμενα, τα οποία δεν είναι διακριτά σε εκείνους με φυσιολογική έγχρωμη όραση.²¹ Έχει διατυπωθεί από ορισμένους ερευνητές ότι σε χρονικές περιόδους που ο "ανεφοδιασμός" των τροφίμων ήταν δυσχερής, οι άνθρωποι με διχρωματική όραση είχαν εξελικτικό πλεονέκτημα να εντοπίσουν την τροφή τους σε ορισμένα πε-

ριβάλλοντα (π.χ. διάφορα φρούτα ή ζώα που μπορούσαν να παραλλαχθούν ανάμεσα σε πυκνές φυλλωσιές από τους ανθρώπους με φυσιολογική όραση) και να επιβιώσουν. Παρά την τεράστια σημασία της και τις μακροχρόνιες έρευνες που σχετίζονταν με την αντίληψη των χρωμάτων, υπάρχει ακόμα σημαντικό πεδίο έρευνας όσο αφορά τους φυσιολογικούς μηχανισμούς που αποτελούν τη βάση της χρωματικής αντίληψης και τους παράγοντες που οδήγησαν στην εξέλιξή της.

Summary

Human colour vision perception

S. PLAINIS, I. PALLIKARIS

Colour enriches our visual world and enable us to discern objects and patterns that would otherwise not be seen. Colour, as we experience it, is not an inherent property of objects and is also not a physical property of light. Colour perception depends on the spectral content of the light that is absorbed by the cone photoreceptors which initiate a cascade of physiological reactions in the retina, the pre-cortical pathways and the cortex. This manuscript introduces most of the physical, physiological and anatomical aspects of colour coding in the pre-cortical stages. Moreover, the different types of colour vision deficiencies are presented.

Key words: *Colour vision, cones, colour vision deficiencies.*

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Young T. On the theory of light and colours. Philosophical Transaction of Royal Society of London 1802;92:12-48.
2. Helmholtz LF. Uber die theorie der zusammengesetzten farben. Annual Physiology Leipzig 1852;887:45-66.
3. Rushton WAH. Pigments and Signals in Colour-Vision. Journal of Physiology-London 1972;220:P1-&.
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: 3513-25.
5. Curcio CA, Sloan KR, Kalina RE, Hendrickson AE. Human photoreceptor topography. J Comp Neurol 1990;292:497-523.
6. Parry NR, Plainis S, Murray IJ, McKeefry DJ. Effect of foveal tritanopia on reaction times to chromatic stimuli. Vis Neurosci 2004; 21: 237-42.
7. Williams DR, MacLeod DI, Hayhoe MM. Foveal tritanopia. Vision Res 1981;21: 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;17:517-26.
9. Roorda A, Metha AB, Lennie P, Williams DR. Packing arrangement of the three cone classes in primate retina. Vision Res 2001;41:1291-306.
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;17:499-509.
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;56:966-77.
14. Gegenfurtner KR. Cortical mechanisms of colour vision. Nature Reviews Neuroscience 2003;4:563-72.
15. Thorell LG, De Valois RL, Albrecht DG. Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli. Vision Res 1984;24:751-69.

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;68:413-71.
18. Dacey DM, Lee BB. The Blue-On opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion-cell type. Nature 1994;367:731-5.
19. Nathans J. The evolution and physiology of human color vision: Insights from molecular genetic studies of visual pigments. Neuron 1999;24:299-312.
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;356:229-83.
21. Morgan MJ, Adam A, Mollon JD. Dichromats detect colour-camouflaged objects that are not detected by trichromats. Proc Biol Sci 1992;248:291-5.
22. Norren DV, Vos JJ. Spectral transmission of the human ocular media. Vision Res 1974;14:1237-44.
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;39:2901-27.
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;40:1711-37.
25. Gegenfurtner KR, Sharpe LT. Color Vision: From Genes to Perception. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999.



Συνέδριο Γαλ. Οφθ. Εταιρείας. Έτος Στην πρώτη σειρά εξ αριστερών προς τα δεξιά:

1. MM. CHEVALLERAU, 2. DE SAINT-MARTIN, 3. SCHIMANSKI, 4. ABADIE, 5. MORAX, 6. DUPUY DUTEMPS, 7. MAWAS, 8. VALERE VIALEIX, 9. AMSLER.

Εκ της συλλογής P. Amalric

Εκ της συλλογής Γ. Παλιμέρη