

*Kleurenzien en de antennewerking van de netvlies receptoren*

Toen Newton de eigenschappen van het licht loskoppelde van de gewaarwording deed hij een revolutionaire stap. Tot dan was de 'OPTIKA' de ongedeelde leer van het zien van licht geweest. Goethe heeft deze scheiding nooit kunnen aanvaarden in het besef dat licht van te vitaal belang is voor het menselijk leven om er puur objectief over te kunnen praten.

In die zin moet de grote belangstelling van biofysici vandaag voor de fysiologie van het zien worden verstaan. Het hieronder beschrevene beoogt een typisch voorbeeld te geven van verstrengeld fysisch en fysiologisch denken zoals dit binnen de Stichting voor Biofysica wordt beoefend.

In deze gedachtensfeer is de vergelijking tussen het oog en de kamera welhaast een gemeenplaats. De vergelijking is echter toch leerzaam omdat hij gelegenheid biedt de verschillen in een duidelijk kader te plaatsen. Een van die verschillen werd in het begin der jaren '30 door Stiles en Crawford ontdekt. Tot dan was als vanzelfsprekend aangenomen dat, net als bij de kamera, lichtstralen dezelfde uitwerking zouden hebben, wat ook hun plaats van intree was via de lens. Dit nu bleek geenszins het geval. Licht, via de rand van de pupil invallend, bleek zo'n faktor 5 x minder effectief te zijn als centraal intredende stralen. Dit effect wordt het eerste Stiles-Crawford effect genoemd. Aanmerkelijke individuele verschillen, zowel in sterkte van de afval als in plaats van de topgevoeligheid, bleken voor te komen (Fig. 1).

Het effect trad uitsluitend op bij kegeltjes zien (daglicht-zin) en was geheel of zo goed als afwezig bij staafjes zien (schemer-zin). Daaruit bleek wel dat de oorzaak niet moet worden gezocht in een verhoogde absorptie in de oogmedia nabij de rand van de pupil, maar in een richtingsgevoeligheid van het kegeltjessysteem. Absorptie in de oogmedia speelt, naar later is gebleken, hooguit in het extreme blauw een ietwat komplicerende rol.

In 1937 beschreven Stiles en Crawford nog een tweede effect: een verandering in kleur bij excentrische intree van het licht. Het effect is normaal niet groot en zeker minder dramatisch dan het helderheidseffect (Fig. 2).

Maar Walraven en Leebeek ontdekten dat het effect wel dramatisch groot kan worden bij bepaalde typen kleurziestoornis. Daarmee zijn deze twee 'Stiles-Crawford Effekten', in de wandeling kortweg aangeduid als SCE I en SCE II, een belangwekkende complicatie gaan betekenen in het reeds bekende patroon van visuele wetmatigheden - al is men zich daarvan pas geleidelijk de omvang gaan realiseren. Want tot nog toe heeft geen theorie een werkelijke bevredigende verklaring van het totale complex van Stiles-Crawford verschijnselen kunnen geven.

Kort na de ontdekking suggereerden Wright en Thomson als verklaringsmogelijkheid de invang van licht in de trechtervormige receptoropening van het kegeltje door middel van totale reflectie (Fig. 3).

Daar de verschillen in brekingsindex tussen binnen en buiten de receptor slechts klein zijn, zou deze trechtering slechts binnen een beperkte invalshoek werken. Deze verklaring

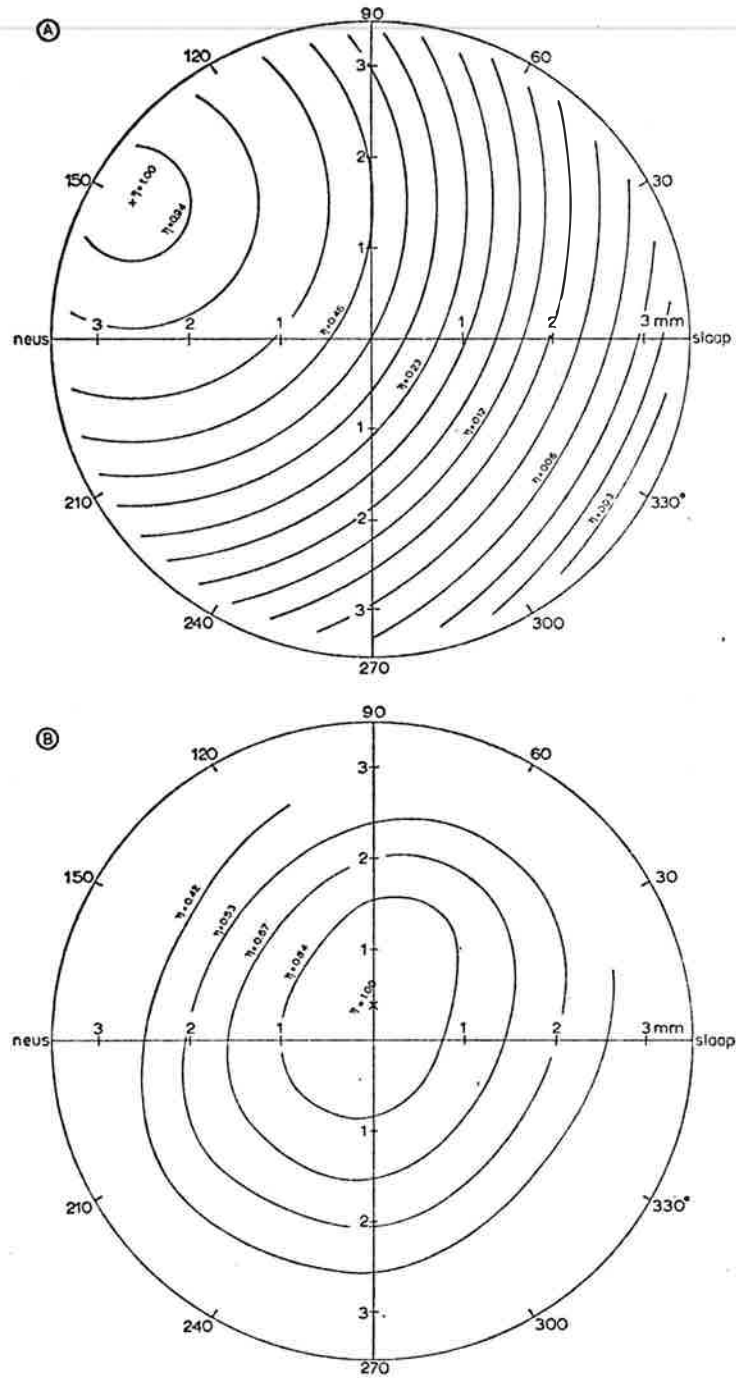


Fig. 1. Verschillende typen van het Stiles-Crawford helderheidseffekt (SCE I). In de pupillen van toevallig twee linker ogen zijn lijnen van constante lichteffektiviteit,  $\eta$ , ingetekend. In pupil A ligt de maximale gevoeligheid ver excentrisch, met als gevolg een groot verloop in  $\eta$ , over een faktor 30; in pupil B ligt het maximum vrijwel centraal.

wordt thans vrij algemeen aangehangen ondanks het toch wel grote bezwaar dat de kegeltjes slechts in de periferie het typisch toelopend model hebben waaraan zij hun naam danken. In de fovea zijn ze in vorm nauwelijks van de staafjes te onderscheiden, en waarvandaan dan de duidelijke tweedeling in SC-gedrag van staafjes versus kegeltjes?

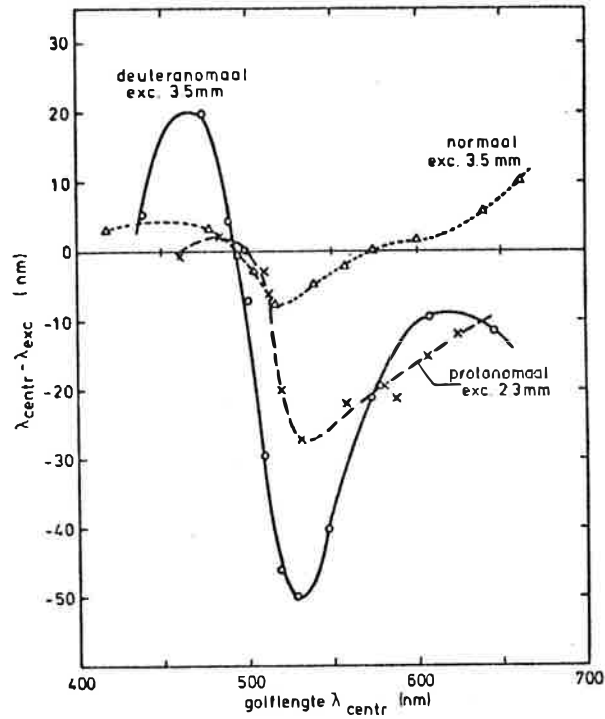


Fig. 2. Stiles-Crawford kleurverschuiving (SCE II) voor een normale waarnemer en voor twee anomale trichromaten. Van de grootte van het effect van kleurzien gestoorden krijgt men een indruk wanneer men bedenkt dat centraal invallend licht van 525 nm, dat door normalen als diepgroen wordt ervaren, door een deuteranomaal gelijk in kleur wordt gezien met excentrisch door de pupil invallend licht van 575 nm, wat voor normalen geel/groen heet.

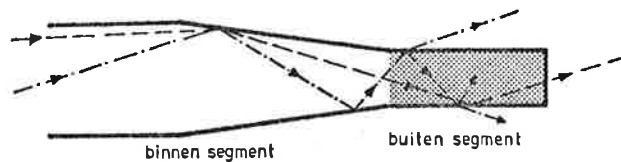


Fig. 3. Lichtrechtering door totale reflectie in het binnensegment van een kegeltje, gekombineerd met lichtlek uit het met visueel segment gevulde buitensegment biedt een redelijke verklaringsmogelijkheid voor de Stiles-Crawford effecten.

Een tweede verklaringmogelijkheid – of component? – kan men vinden in het met het visuele pigment gevulde buitensegment. Scheef invallend licht zal dit slechts ten dele doorlopen, langs de as invallend licht ten volle. Walraven heeft erop gewezen dat deze verklaringmogelijkheid extra aantrekkelijk is wanneer men bovendien zou mogen rekenen dat het visuele pigment een hoge piekabsorptie zou vertonen. Dan zou de effectieve absorptielengte van het buitensegment in de absorptiepiek korter zijn dan op de absorptieflanken, en dit zou kunnen verklaren waarom (Fig. 4) het SCE I sterker is aan de uiteinden van het spectrum dan in het middengebied.

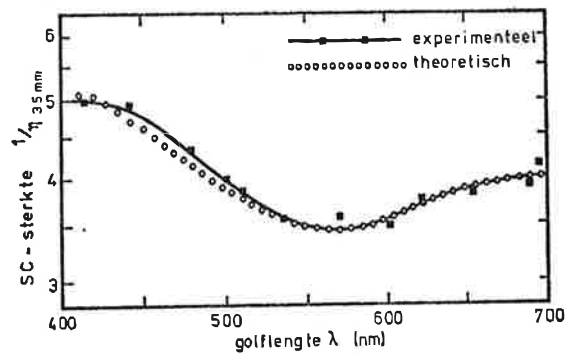


Fig. 4. Afhankelijkheid van het Stiles-Crawford helderheidseffekt van de golflengte volgens metingen van Stiles. De theoretische kromme is gebaseerd op de aanname dat de piekabsorptie van het visuele pigment voor centraal invallend licht ongeveer 80% is.

Als dit de verklaring is, zou men moeten verwachten dat bleking van het pigment het SCE I in het middengebied van het spectrum zou doen bijtrekken. Dit kon inderdaad experimenteel worden bevestigd.

Mogelijk nog interessanter is de konsekventie dat dit sterkere SCE I, per receptortype toegepast (Fig. 5), een verklaring biedt van de kleurverschuiving (SCE II). Walraven toonde aan dat de kleine versmalling van de spektrale absorptiekrommes net voldoende is om deze kleurverschuiving kwantitatief te beschrijven.

De verklaring van, althans een deel van de SCE'en, met dit pigmenteffekt roept echter ook vragen op. De aanname van zo'n hoge piekabsorptie – in 1961 nog gewaagd – lijkt in het licht van nieuw verkregen gegevens uit absorptie-experimenten, vandaag de dag niet zo onwaarschijnlijk meer. Maar als het buitensegment een eigen SCE I heeft, waarom de kegeltjes dan wel en de staafjes niet?

Twee uitwegen, zij het beide nog uiterst onzeker, lijken open te staan. De een ligt in de toepassing van golfoptiek in plaats van de, zeker bij kleine structuren als receptoren, altijd slechts ruw benaderende geometrische optische rekenmethode. Tot nu toe heeft deze aanpak echter nog niet geleid tot fundamentele wijzigingen van ons beeld van wat zich in de

receptor afspeelt, zodat een voortdenken langs geometrisch-optische lijnen vooralsnog niet onverantwoord lijkt.

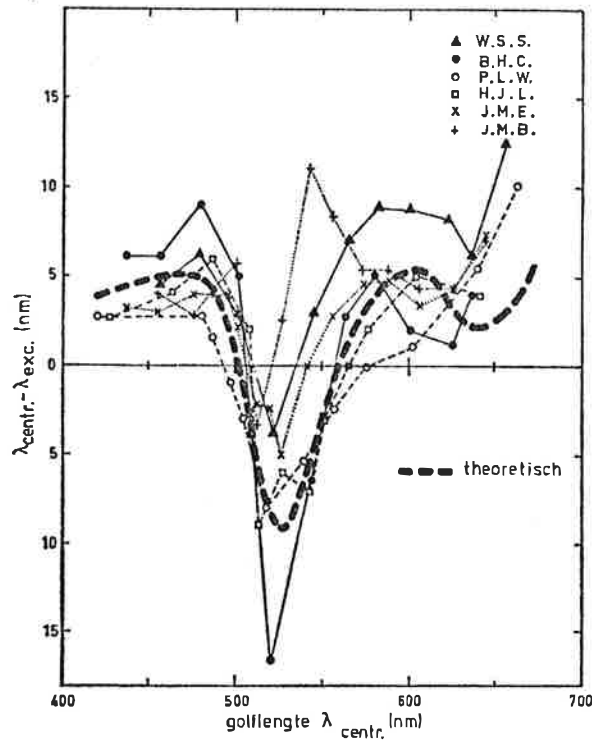


Fig. 5. Experimentele gegevens over de Stiles-Crawford kleurverschuiving voor normalen, tezamen met de op 80% piekabsorptie gebaseerde theoretische kromme.

Een tweede uitweg zou kunnen worden gevonden in de gedachte dat de richtingsgevoeligheid per receptor nog veel scherper is dan het gemeten SCEI, omdat dit gemeten effect veeleer het resultaat zou zijn van een niet geheel ordelijk gericht zijn van de receptoren. Voor deze opvattingen zijn steekhoudende argumenten aan te voeren – o.a. op grond van het feit dat men, met via verschillende plaatsen van de pupil binnentredend licht, verschillende receptorpopulaties lijkt te adapteren. Neemt men dan tevens aan dat de kegeltjes beter gericht staan dan de staafjes – een onbewezen, maar niet uit te sluiten mogelijkheid – dan zou op slag het verschil tussen kegeltjes- en staafjesgedrag begrijpelijk worden. Een nog onopgelost probleem blijft dan hoe de uiterst scherpe richtingsgevoeligheid van de individuele kegeltjes- en staafjesreceptoren te verklaren.

Met dit al lijkt het uiterst waarschijnlijk dat de basis van de SCE'en een kleine versmaling van de effectieve receptor-absorptie karakteristiek is – ook al is de mikro-optische

verklaring daarvan nog verre van rond. En daarmee is het SCE niet meer alleen een te verklaren verschijnsel, maar is het ook een hulpmiddel ter verklaring aan het worden. Als voorbeeld moge dienen de interpretatie van het anomaal SCE II (Fig. 2) bij kleurziensgestoorden. Bij normalen bleek het SCE II te kunnen worden begrepen uit een versmalling van de uit anderen hoofde bekende receptor-absorptiekrommes. Bij anomalen kan men nu in principe de omgekeerde weg behandelen en uit het SCE II, een soortgelijke versmalling als bij normalen aannemend, de spektrale karakteristiek van het nog steeds raadselachtige anomale pigment afleiden. Verkennende berekeningen lijken in deze veelbelovend.

Terugkerend naar de in de aanvang geuite motivering van dit type biofysisch onderzoek moet men de vraag stellen naar de fysiologische betekenis van het SCE voor het zien. Beziet men het SCE uitsluitend als een aan de pupil meetbare variatie in helderheid- en kleurwerking dan moet het antwoord negatief zijn. Want dat de verschillen in gevoeligheid voor licht via het centrum van de pupil en via de rand een functie zou hebben kan nauwelijks worden geloofd indien men bedenkt dat het effect alleen optreedt voor kegeltjes zien, dat is: bij daglichtniveau, en dus als de pupil klein pleegt te zijn. Het is geen toeval dat dit effect pas zo recent werd ontdekt. Slechts onder kunstmatig gekreëerde omstandigheden kan het op zich zelf niet zo kleine effect pas gemeten worden.

Uit Vos' werk over intra-okulaire lichtverstrooiing is echter gebleken dat men het SCE wellicht beter kan zien als het uitwendig meetbare nevenprodukt van een sterk naar de pupil gerichte gevoeligheid, van een antennewerking van de receptoren, die zeker zijn nut heeft om strooilicht, vooral van naburige, sterk belichte netvlies-gebieden te onderdrukken.

De onderzoeker valt het geluk te beurt het nevenprodukt te mogen hanteren om verder door te dringen tot de geheimenissen van de werking van het visuele apparaat.

J.J. VOS

P.L. WALRAVEN

*Instituut voor Zintuigfysiologie TNO,  
Soesterberg*