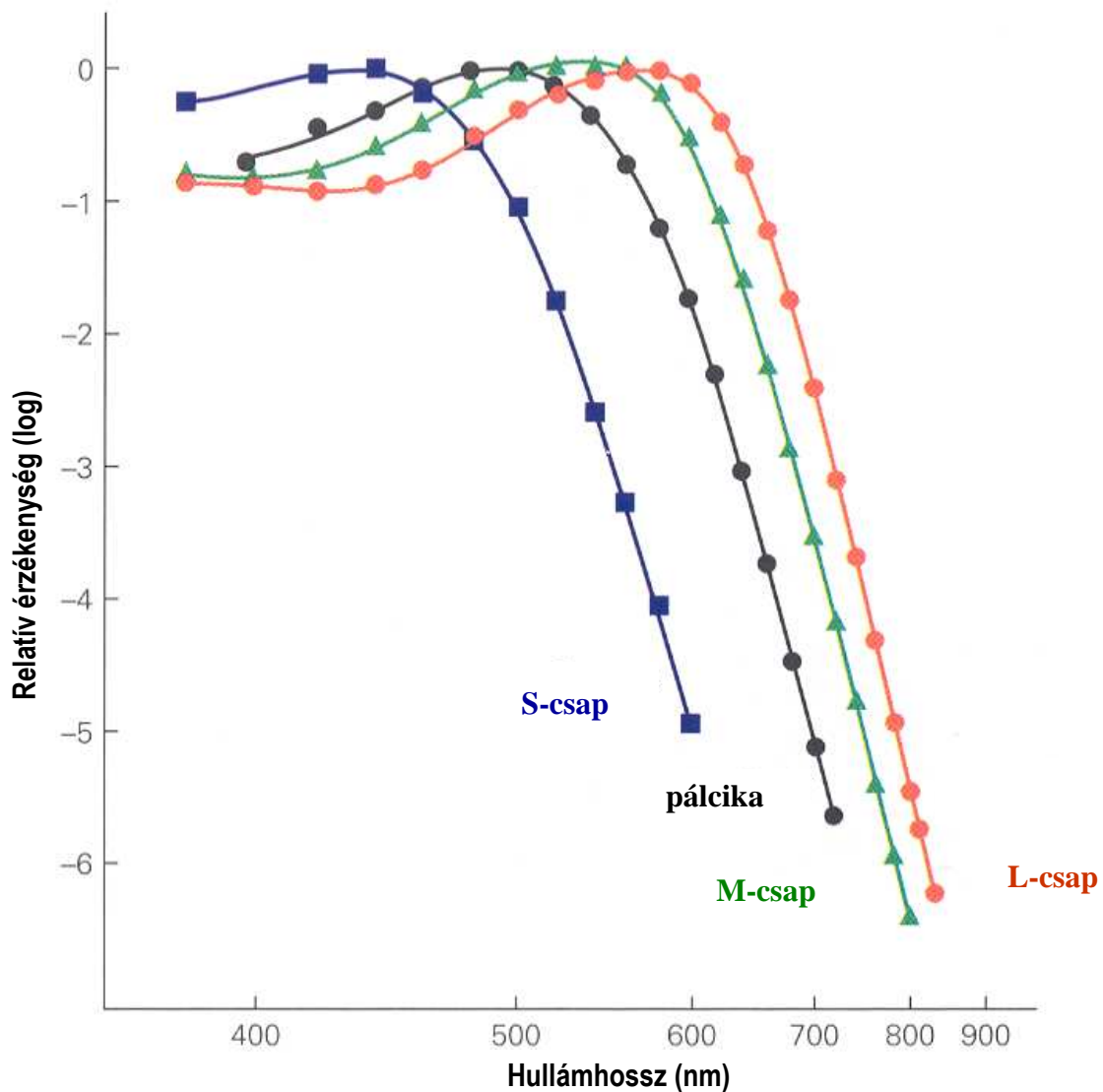


SZÍNLÁTÁS

Szél Ágoston

A színek az élőlények világában meghatározó szerepet játszanak. A tájékozódás, a zsákmányszerzés vagy éppen a ragadozó elől való menekülés elképzelhetetlen a környezetből származó színes információ érzékelése nélkül. Amíg a világos és sötét tónusok megkülönböztetéséhez elegendő egyetlenfajta fényérzékeny molekula (rodopszin), a színek felismeréséhez legalább kétféle látópigmentre van szükség, amelyek elnyelési maximuma (abszorpciós spektruma) különböző hullámhossztartományba esik, hogy a színeket a központi idegrendszer egymáshoz viszonyítva érzékelhesse. A fényérzékeny sejtek látópigmenteket tartalmazó része (fotoreceptor) a szem ideghártyájának meghatározott rétegében helyezkedik el, közvetlenül a pigmenthám alatt. Régóta ismert, hogy a gerincesekben, így az emberben is kétféle fotoreceptor sejt fordul elő. A hengeres alakú pálcikák sem a színérzékelésben, sem az éleslátásban nem vesznek részt, fényérzékenységük azonban igen nagy, így rossz megvilágítási körülmények között is lehetővé teszik a tájékozódást. Éjszaka aktív életmódot folytató állatok retinájában ezért igen nagyszámú pálcikát találunk. A másik fotoreceptorféleséget csapnak nevezzük, mert alakja kúpos. A nappali élőlények retinájában a pálcikák mellett jelentős számú csap helyezkedik el, amelyekben kék-, zöld- vagy vörösérzékeny látópigment fordul elő. Bár ezek csak erős fényben működnek, megfelelő körülmények esetén képesek a színinformáció közvetítésére és az éleslátás biztosítására is. Míg a retina perifériás részein a pálcikák és csapok egymás mellett fordulnak elő, az emberi sárgafolt (macula lutea, fovea centralis) területén kizárólag csapokat találunk. A csapok kizárólagos jelenléte miatt ez az éleslátás helye.

Valamennyi gerincesfaj színlátása nagyjából azonos elveken nyugszik, vagyis a retinában elhelyezkedő különféle csapok és a bennük elhelyezkedő színspecifikus látópigmentek teremtik meg a színlátás morfológiai és biokémiai alapját. Mindehhez természetesen bonyolult enzimrendszer és megfelelő neuronhálózatok is szükségesek. Alacsonyabb rendű gerincesekben (madarakban, hüllőkben) a csapok sokfélesége által biztosított spektrális variációt fokozzák a csapokban elhelyezkedő színes olajcseppek. Ezek a látópigmentet tartalmazó fotoreceptor rész (kültag) és a beeső fény között elhelyezkedő színszűrők, amelyek csak bizonyos hullámhossztartományba eső fényt engednek át (ún. cut-off filterek). Az emlősökben ilyen olajcseppek nincsenek (1. ábra).

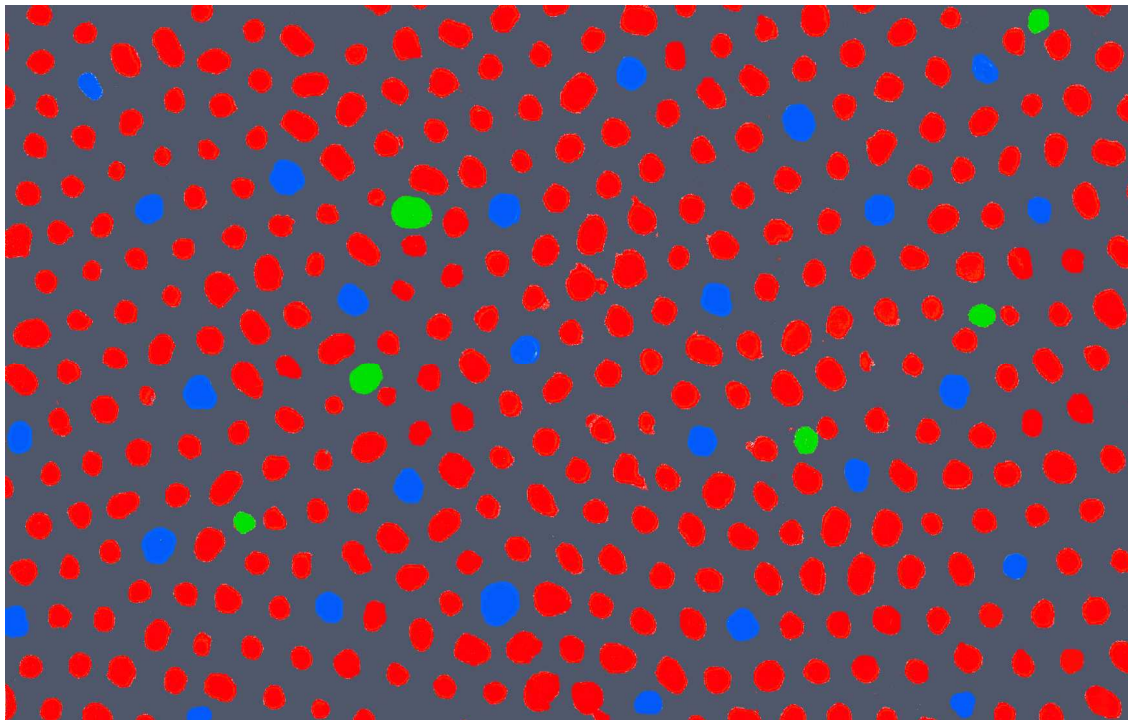


1. ábra. A rodopszin és a három színspecifikus látópigment abszorpciós spektruma

Élettani és genetikai vizsgálatok alapján ma már elég világos képünk van arról, hogy az egyes fajokban milyen hullámhossz-érzékenységű látópigmentek találhatóak. Az emlősök legtöbbször a dikromatikus színlátás jellemző, ami azt jelenti, hogy retinájukban kétféle csap fordul elő. Az egyik csaptípus legerősebben a kék fényre érzékeny, míg a másik csapféleségben olyan látópigment fordul elő, amely a zöld színre a legérzékenyebb. Bizonyos rágcsálók rövidhullámhossz-érzékeny csapjaiban kékérzékeny pigment helyett ultraibolya-érzékeny festéket találunk. Egyes fajokban (pl. hörcsög) egyáltalán nincsenek kék- vagy ultraibolya-érzékeny csapok. A pusztán pálcikákra és „zöld” csapokra épülő monokromatikus látás a szó szoros értelmében nem is nevezhető színlátásnak, hiszen nincs jelen az adott fényviszonyok mellett egyidejűleg kétféle hullámhossz recepciójára képes látósejtkontingens

(bár a pálcikák nem vesznek részt a színek érzékelésében, abszorpciós maximumuk a zöld tartományában van). A legfejlettebb főemlősökben a kék-zöld szín pár érzékelése mellett kifejlődött a vörösérzékelés képessége is. Az óvilági majmok és az ember retinájában így vörösérzékeny csapokat is találunk, amelyek abszorpciós maximuma a valóságban inkább a narancsszínhez áll közelebb, de elnyelési görbéjük kiterjed a vörös színig is. A színlátás evolúciójának elemzése arra enged következtetni, hogy a főemlősökben a zöld vegetáció és az égbolt kékjének észlelése mellett a narancsszínű vagy piros gyümölcs azonosítása „tette szükségessé” a harmadik csaptípus megjelenését.

Nagyon érdekes a színspecifikus csapok térbeli eloszlása a retinában. Közismert, hogy a főemlősökben az éleslátás helye egy mindössze néhány milliméter átmérőjű terület (macula lutea, fovea centralis), ahol a feloldóképesség növelése érdekében a csapok nagyon nagy sűrűségben (pálcikák közbeiktatása nélkül) helyezkednek el. A 2. ábra a vörös-zöld (piros) és kékcsapok (kék) szabályos elrendezését mutatja főemlősben.



2. ábra. Vörös-zöld (piros) és kékcsapok (kék) szabályos elrendezése főemlősben

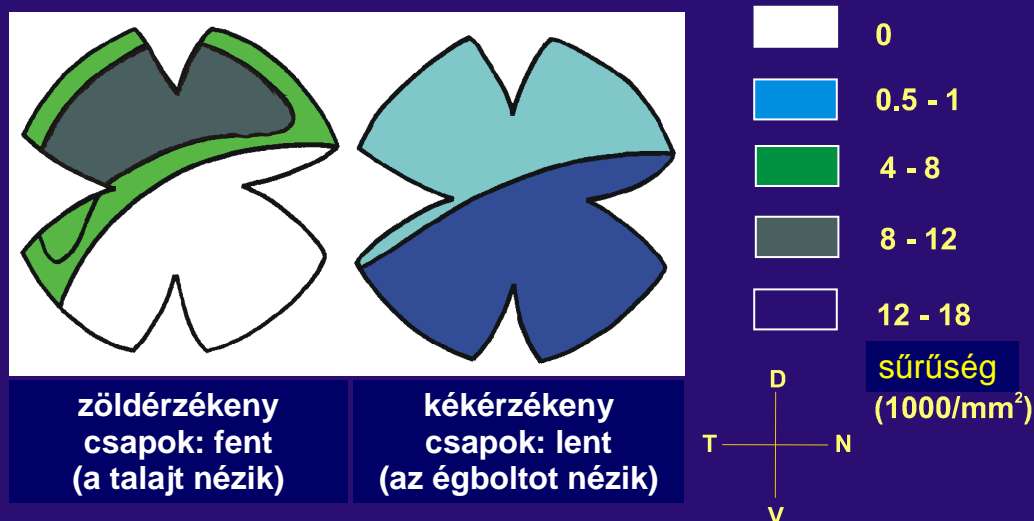
A kép a fovea centralis széléről származik, így néhány szabálytalanul elhelyezkedő pálcika (zöld) is látszik. A látásélesség további növelésére a csapok itt egészen keskenyek és hosszúak, így területegységre sokkal több jut belőlük, és nagyobb mennyiségű látópigment fér el bennük, mint a retina más részein. A beeső fény még jobb hasznosítását szolgálja, hogy a

retina rétegei ezen a területen jelentősen elvékonyodnak (fovea – kerek bemélyedés), így a fotonok könnyebben jutnak el a fotoreceptorokhoz. A többi emlősben is megfigyelhető egy csapokban gazdagabb körülírt terület (area centralis), amelyben nagyobb a csapsűrűség, mint a periférián, de a pálcikák nem hiányoznak teljesen erről a területről. Érdekes, hogy ragadozóknak (pl. macska, tigris) az area centralis alakja kerek; ezekben az állatokban a binokuláris látás igen fontos az áldozat helyének pontos meghatározásában. Olyan állatokban azonban, amelyek nagy sebességgel, nyílt terepen, hosszú ideig futnak, miközben a horizontot teljes szélességében pásztázzák (pl. menekülés közben az antilop és a nyúl), az area centralis vízszintesen elnyújtott, ovális terület. Rágcsálókban nem beszélhetünk area centralisról, mindössze jellegzetes centropériás gradiens figyelhető meg, vagyis a retina közepén magasabb az éleslátásra (és színlátásra) képes csapok sűrűsége, és ez a sűrűség a periféria felé fokozatosan csökken.

A fenti megállapítások egyszerű szövettani képek alapján igazolhatók, hiszen a csapok és pálcikák morfológiai eszközökkel jól megkülönböztethetők. Sokkal nehezebb dolgunk van akkor, ha a színspecifikus csapok eloszlását kívánjuk vizsgálni. Ehhez olyan antitestekre van szükségünk, amelyek az egyes látópigmenteket felismerik, és az antigén-antitest reakció segítségével detektálhatóvá teszik az egyes csaptípusok topográfiai elhelyezkedését. Nagyon sok emlősben a zöldérzékeny csapok száma egy nagyságrenddel meghaladja a rövidhullám-érzékeny csapokét. Ennek az lehet a magyarázata, hogy a középhullámú tartományba eső zöld szín kínálja a legtöbb hasznos információ részletet az uralkodó zöld növényzet környezetében. Az égbolt kékjében viszonylag kevés részlet felismerése szükséges, ezért annak áttekintésére jóval kevesebb kékcsep is elegendő. A kékérzékeny csapok az emberi szemben is mindössze az összes csap mintegy egytizedét teszik ki, a többi csap – nagyjából fele-fele arányban – zöld-, illetve vörösérzékeny.

A kilencvenes évek elején nagy meglepetést keltettünk azzal az immunitokémiai vizsgálatsorozatunkkal, amelyet a SOTE-n készített ellenanyagkönyvtárral végeztünk, mert kiderítettük, hogy a korábban említett centralis, csapgazdag területeken kívül bizonyos emlősökben jelentős heterogenitás figyelhető meg az egyes csapok eloszlásában. Megállapítottuk, hogy számos fajban (főleg rágcsálókban) csak a retina felső (dorsalis) felére jellemző a kékérzékeny és zöldérzékeny csapok 1:10 arányban való megoszlása. A retina alsó (ventralis) részén ezzel szemben kizárólag kékérzékeny csapokat találtunk (3. ábra).

Színspecifikus csapok eloszlása az egérretinában



3. ábra. Az egérretina csapterképe

A meglepő topográfia magyarázata minden bizonnyal abban rejlik, hogy a fordított képalkotás miatt az alsó retinafél az égboltot pásztázza. A kisméretű rágcslók számára a felülről érkező ragadozó sziluettje életfontosságú információt hordoz, a nagyszámú, kék (vagy ultraibolya) színre érzékeny csap jelenléte miatt ez az információ hamarabb észlelhető. A földközelen elhelyezkedő zöld vegetáció leképezésére ugyanakkor alkalmasabb a zöldérzékeny csapokban gazdag felső retinafél. A jellegzetes osztott retinát azóta számos más fajban is leírtuk, és más (pl. spektrofotometriai) vizsgálatok is megerősítették a korábban nem ismert eloszlási forma létét. Meg kell jegyezni, hogy sok fajban ilyen topográfiai szeparáció csak korlátozottan mutatható ki, vagyis a kékérzékeny csapok kisebb-nagyobb dominanciája észlelhető az alsó retinaterületeken, de a zöldérzékeny csapok teljes hiánya nem tapasztalható. Ismét más fajokban pedig a polarizált eloszlás egyáltalán nem figyelhető meg.

Jelen munka terjedelmét messze meghaladja a látópigmentek genetikájának ismertetése, gyakorlati jelentősége miatt azonban feltétlenül meg kell említenünk, hogy a trikromatikus színlátású emberben a törzsfajlás „legfiatalabb” látófestékének, a vörösérzékenynek, illetve elődjének, a zöldérzékenynek az aminosavsorrendje csaknem teljesen azonos. A két gén ugyanazon kromoszómán, egymás mögött (tandem) helyezkedik el,

és másolódik. A közelség és a hasonlóság miatt viszonylag gyakori az olyan defektus (színvakság, színtévesztés), amelynek következtében a két látópigment közül csak az egyik fordul elő funkcióképes formában, a másik azonban hiányzik. A vörös-zöld színtévesztés éppen ezért általában veleszületett fejlődési rendellenesség. Mivel a vörös és a zöld pigment génje az X-kromoszómán van, nemhez kötött az öröklődés – férfiakon sokkal gyakoribb. Meg kell jegyezni, hogy az aminosavsorrend hasonlósága (96%-os azonosság) miatt a mai napig nem sikerült előállítani a kétféle látópigment egymástól való elkülönítésére alkalmas ellenanyagokat. A kékérzékeny pigment aminosavsorrendje ezzel szemben jelentősen különbözik a másik két pigmentétől, más a kék pigmentet kódoló gén kromoszomális elhelyezkedése is, ezért a kékérzékenység hiányát nemigen okozza genetikai zavar. Ugyanakkor a kékérzékeny fotoreceptorok szerkezete (éppen a látófehérje eltérő volta miatt) alapvetően más, ezért sokkal könnyebben károsodik oxigénhiány vagy anyagcserezavar következtében. Ennek tudható be, hogy bizonyos krónikus betegségek (pl. diabétesz) esetén a kék színlátás zavara jelenik meg. A kor előre haladtával is nagyobb arányban pusztulnak az amúgy is kisebb számban jelen levő kékcsapok. Ennek következtében alkonyatkor hamarabb romlik a látásfunkció: mivel a sötétedő égbolt kékje a képalkotásban ilyenkor egyre nagyobb szerepet játszik, ugyanakkor éppen ennek a színnek az érzékelése romlik a pusztuló kékcsapok miatt.

SZÓSZEDET

Immunitokémia. Módszer, amellyel fehérjék mutathatók ki szövettani metszeten antigén-antitest reakció alapján. Az antitest a szöveti fehérjéhez (antigén) kapcsolódik, és az antitesthez kötött jelzőanyag révén mikroszkóppal jól felismerhetővé teszi az antigén lokalizációját.

Abszorpciós spektrum. Általában harang-alakú görbe, amely azt mutatja meg, hogy valamely fehérje (pl. látópigment) a látható fény teljes hullámhossz-tartományából mely fényeket (színeket) képes elnyelni. A látópigment abszorpciós maximuma az a hullámhossz (fény), amelyre nézve az elnyelő-képesség a legnagyobb. Erre a (viszonylag keskeny) tartományra a legérzékenyebb az adott látópigment.

Fotoreceptor. Módosult, nagymértékben specializálódott, polarizált idegsejt, amelynek egyik vége (kültag) hatalmas mennyiségű, párhuzamos korongok formájában elrendeződött biológiai membránt tartalmaz, amelyben szín-specifikus látópigment-molekulák helyezkednek el. Másik vége (pediculus vagy spherulum) az adekvát inger hatására potenciálváltozást közvetít a neuronhálózat következő eleme (pl. bipoláris sejt) felé.

Rodopszin. Látópigment, amely a pálcikasejtek kültagjában helyezkedik el. Spektrális érzékenysége nagyjából a zöld tartományba esik, a pálcikák azonban mégsem alkalmasak a színlátásra (a színek összehasonlítására), mert a retinában csak egyetlen típusuk áll rendelkezésre, amelynek érzékenysége két nagyságrenddel nagyobb, mint a másik fotoreceptoré (csap). A rodopszin így a sötétlátás (szürkületi látás) látópigmentje.

Látópigment. Fényérzékeny molekula, amely az adekvát inger (megfelelő hullámhossz) hatására konformáció-változást szenved. Ez a konformációváltozás elektromos potenciál-változást indukál a fotoreceptorsejtben. A változás szinaptikus úton tevődik át a neuronhálózat következő tagjaira (bipoláris és ganglionsejtek), így végül is a látókéregbe jut el a fény által kiváltott potenciálváltozás.

Spektrofotometria. Fizikai eljárás, amely lehetővé teszi, hogy látópigmentek vagy fotoreceptorsejtek spektrális (szín-) érzékenységét megállapíthassuk. Az eljárás lényege, hogy a látható spektrum, minden egyes fénysugarát átbocsátva a molekulán vagy a sejten, megállapíthassuk, hogy az melyik színtartományból mennyit nyel el. Az eredményt spektrális görbe formájában lehet rögzíteni, amely megadja, hogy az adott molekula vagy sejt melyik hullámhosszra (színre) a legérzékenyebb.

Retina. A gerinces szemgolyó legbelső fényérzékeny rétege (ideghártya). A fotoreceptorsejtek a retinában helyezkednek el, és térbeli eloszlásukkal biztosítják a megfelelő színérzékenységgű érzékelők egyenletes (vagy éppen topográfiai preferenciákat mutató) jelenlétét. Mivel a retina a központi idegrendszer telepéből fejlődik ki, és türemkedik be a szemgolyó belsejébe, szerkezete (rétegződése) a központi idegrendszer felépítésére emlékeztet (az agy kihelyezett telepe).

Macula lutea. Az emberi (főemlős) szem retinájának kitüntetett része, amely a legnagyobb látásélességet (és színérzékenységet) biztosítja. A macula lutea nem tartalmaz ereket és pigmentszemcséket, így biztosítja a beeső fény legnagyobb részének felhasználását a képalkotásban. A nevét arról a sárga festékről kapta amely a maculában helyet foglaló fotoreceptorok körül helyezkedik el a retinában, és a kék sugarak kiszűrésével biztosítja a látásélmény leghívebb feldolgozását. A kromatikus aberráció (egymástól jelentősen különböző hullámhosszúságú fények részvétele a képalkotásban) nemkívánatos jelenség, ezért hasznos a kék-érzékeny receptorok által közvetített információ kiküszöbölése.

Kromatikus aberráció. A színes képalkotás alapvető követelménye, hogy egymáshoz közelálló hullámhosszúságú fénysugarak alapján jöjjön létre a kép. Míg a vörös- (575 nm) és zöld-érzékeny (535 nm) pigmentek abszorpciós maximumai nagyon közel állna egy máshoz, a kék-érzékeny receptorok pigmentje (425 nm) eléggé távol áll. A fénytörés hullámhossz-függése miatt a kék-érzékeny receptorok jelenléte rontja a képminőséget.

Fovea centralis. Anatómiai fogalom. Az éleslátás helye az emberi (főemlős) szemben. A retina itt jelentősen vékonyabb (bemélyedés), mint a periférián. Ennek oka az, hogy a szemgolyóba beeső fénynek a retina teljes vastagságán keresztül kell haladnia, mielőtt a fényérzékeny fotoreceptorokhoz eljut. Ha az éleslátás helyén a retina elvékonyodik, az a fotonok lehető legnagyobb számának közvetítését biztosítja. Az információvesztés a retina sejtes (bipoláris és ganglionsejt) elemeinek kiküszöbölésével (oldalra szorításával) kitűnően elkerülhető.

Csap. A fotoreceptorsejtek egyik típusának (csapsejt) kültagja, amely nyitott membránkorongjaiban különféle látópigmenteket (iodopszinok) tartalmaz. A csapok elvékonyodó (kúp alakú) képletek, amelyek csak jó megvilágítási körülmények között (nappali látás) működnek. Mivel általában 2-4 különböző abszorpciós maximummal rendelkező látópigmenteket tartalmaznak, az eltérő színérzékenységgű receptorok a színek közötti különbséget érzékelik, így a színeslátás morfológiai alapját is képezik.

Pálcika. A fotoreceptorsejtek egyik típusának (pálcikasejt) kútagja, amely zárt membránkorongjaiban rodopszin molekulákat tartalmaz. A pálcikakútagja hengeres (cilindrikus) alakú. A pálcikalátás gyenge megvilágítási körülmények között kap szerepe, amikor a csapok látópigmentjei nem ingerelhetők. Az emlősök többségében a pálcikák jelentős túlsúlyban vannak, hiszen alapvetően éjszakai életmódot folytatnak.