

Fargesyn: Fra sansning til vitenskap

Arne Valberg*

Seksjon for biofysikk og medisinsk teknologi, Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, 7491 Trondheim, Norge

Sammendrag

Opp igjennom tidene har det vært mange forskjellige teoretiske tilnærminger til forståelsen av farger og fargesyn, avhengig av hvilke fenomener en ønsket å forklare. Isaac Newton analyserte fargespekteret og utførte omfattende studier av sammenhengen mellom fargefenomenet og optiske (fysiske) prosesser. De tilsynelatende uforenlige tre- og fire-farge teoriene til henholdsvis Young-Helmholtz og Ewald Hering belyste ulike sider ved fargepersepsjon. I dag ser vi at både Thomas Young og Hermann von Helmholtz ønsket å si noe om fargekvaliteter, men med hjelp av James Clerk Maxwell ble tre-farge teorien etter hvert redusert til en tre-reseptorteori som beskriver additive fargeblandinger og fargelikheter (fargematcher). Den opprinnelige tre-farge teorien, med primærfargene rød, grønn og fiolett, hadde vist seg å være en blindvei. Tre-reseptorteorien derimot skulle vise seg å være meget fruktbar. Den la grunnlaget for fysiske, trikratiske fargemålinger i CIE-systemet og en avansert fargeteknologi. Ewald Hering synes å ha innsett at det var nødvendig å skille mellom persepsjon og reseptorstimuleringer, og hans opponent-farge teori involverte nevralt prosesser som grunnleggende for de fire elementære fargekvalitetene gul, rød, blå og grønn. I dag er det generell enighet om at fargene verken har sete i tappene selv eller i de etterfølgende tappe-opponente cellene i netthinnen og i knekroppen (eng.: lateral geniculate nucleus eller LGN). I lys av et manglende samsvar mellom aktiviteten til tappe-opponente celler hos primater og persepsjonen av elementærfargene, er det blitt enda mer interessant å finne ut av organiseringen og behandlingen av de nerve-signalene som korrelerer med fargepersepsjonen på høyere nivå i hjernen.

Nøkkelord: Fargesyn, opponentteori, fire-farge teori, tre-farge teori, tre-reseptorteori, nevrovitenskap

Received March 8, 2010; accepted July 12, 2010

*Correspondence: arne.valberg@phys.ntnu.no

Innledning

I over hundre år, helt opp til slutten av det 20. århundre, var det vesentlig to konkurrerende teorier for fargesyn: den opprinnelige tre-farge teorien til Young-Helmholtz og opponent-farge teorien (også kalt fire-farge teorien) til Hering. Begge teoriene var basert på observasjoner og eksperimenter, men de var likevel av ulik karakter. Vi skal se litt på rekkevidden av disse to teoriene og hvilken status de har i dag. Tre-farge teorien har ledet til mange kontroverser og misforståelser på grunn av en sammenblanding av fenomen, biologi og fysikk – av fargepersepsjon, nevralt mekanismer og fargestimulus. Den er nå forlatt og har fått en moderne form i tre-reseptorteorien. Opponentteorien er like aktuell som før, selv om en fremdeles leter etter de bakenforliggende nevralt prosessene som kan gi opphav til elementærfargene gul, blå, rød og grønn.

Newton og spekteret

Isaac Newton (1642-1727) var overveiende opptatt av sammenhengen mellom lys- og fargefenomener i optiske prosesser som lysbrytning, refleksjon, transmisjon, interferens, regnbuen, fargeblanding, etc. Hans eksperimenter med prismatiske farger, hvor hvitt lys ble spredt ut til et spektrum av farger, er antakelig de viktigste i fargevitenskapens historie (Newton, 1979/1704; Kaiser & Boynton, 1996). Det var klart for Newton at lysstrålene som reflekteres fra overflaten til et objekt ikke selv var farget, og han oppfattet den spektrale sammensetningen av de samme strålene som det fysiske fargestimulus. Inspirert av musikkens

toneskala ordnet Newton spektralfargene i syv fargetoner, eller som syv sektorer i en fargesirkel.

Opponent-farge teorien

Det blir vanligvis antatt at Leonardo da Vinci (1452-1519) var den første til å peke på at der er seks enkle farger i naturen (da Vinci, 1906/1651; Miescher et al., 1961). I dag arrangerer vi disse enkle, elementære eller unike fargene i opponente fargepar: gul-blå, rød-grønn og sort-hvit. En elementær gul farge, for eksempel, er en farge som synes *verken* rødlig *eller* grønnlig. Et lignende kriterium kan brukes for å bestemme de tre andre kulørte unike fargene. Da Vincis observasjon ble videreutviklet til en fire-farge teori (eller egentlig en seks-farge teori) av den tyske fysiologen Ewald Hering (1964/1920) og av W. Trendelenburg (1943). De assosierte elementærfargene direkte med fotokjemiske prosesser i synssystemet. Det synes som om Hering var oppmerksom på at en tre-reseptorteori godt kunne eksistere side om side med hans opponent-farge teori, forutsatt at en "...skilte den eksitatoriske prosessen strengt fra en persepsjonsprosess" (Hering, 1920, p. 47). Det ser imidlertid ut som om den personlige fiendskapen mellom Helmholtz og Hering gjorde en slik tilnærming umulig (Howard, 1999).

I 1925 viste Erwin Schrödinger hvorledes en kunne forene en tre-reseptorteori med tappe-opponens i et tredimensjonalt vektorrom, for eksempel ved å danne en differanse av signalene fra to forskjellige tappetyper. En reseptortype aktiverte cellen, mens en annen reseptortype minsket dens aktivitet gjennom hemming. Dermed ble trikrasi og tappe-opponens teoretisk forent som avledete egenskaper ved et tredimensjonalt vektorrom. Schrödinger åpnet for muligheten til at tappe-opponens kunne oppstå på et eget nevralt nivå, selv om det fremdeles var usikkert hvorvidt Herings kvalitative farge-opponens oppsto på samme nivå og om den samsvarte med tappe-opponens.

Denne, og andre teorier som kombinerte et trikratiske nivå med et høyere tappe-opponent nivå, viste seg senere å være særdeles godt egnet til å forklare resultatene av noen originale psykofysiske eksperimenter som var blitt utført av det amerikanske psykologekteparet Dorothea Jameson og Leo M. Hurvich (Hurvich & Jameson, 1955; Hurvich 1981). Disse to synsforskerne blåste nytt liv i Herings ideer i det de så på elementærfargene gul, for eksempel, som et uttrykk for at hjernen var i en slags balanse mellom en "rød-prosess" og en "grønn-prosess". Det slår en at denne forestillingen er fundamentalt forskjellig fra at gult er et resultat av en additiv blanding av et rødt og et grønt lys slik Helmholtz hevdet. Samme resonnement kan brukes for de andre elementærfargene.

Tre-farge teorien og tre-reseptorteorien

Over 300 år etter da Vinci, i 1801, foreslo den britiske fysiker og lege Thomas Young (1773-1829) en tre-komponentteori for fargesyn, med primærfargene rød, gul (senere endret til grønn) og fiolett (Young, 1802). Alle andre farger kunne i prinsippet blandes av disse tre fargene. I samsvar med tidligere ideer til George Palmer, en handelsmann for fargede glassvarer (Lee, 1991; Mollon, 1995), ble disse tre fargene knyttet til aktiveringen (eksitasjonen) av tre reseptortyper i netthinnen. I dag er disse reseptorene kjent (Stockman & Sharpe, 2000). Vi kaller dem for L, M, og S-tap-

per, siden de absorberer lys i henholdsvis den langbølgede (L) mellombølgede (M) og kortbølgede (S for det engelske "short") delen av spekteret, med følsomhetsmaksima ved henholdsvis 570 nm (gul), 545 nm (gul-grønn) og 445 nm (fiolett). Berømte vitenskapsmenn som Hermann Grassmann (1853), James Clerk Maxwell (1870/1872) og Hermann von Helmholtz (1860/1861) utviklet denne trikromatiske teorien videre og la grunnlaget for trikromatiske fargemålinger. Dette skjedde ikke uten sterke protester fra Ewald Hering og hans tilhengere som foretrakk opponent- eller fire-fargeteorien. I lys av Herings antatte aksept av skillet mellom eksitasjon av reseptorene (aktivering) og persepsjon (sansning; se ovenfor), synes denne uoverensstemmelsen mellom Helmholtz og Hering å ha vært unødvendig. Men ved nærmere ettersyn, viser det seg at både Young og Helmholtz hadde fokusert på en forklaring av det kvalitative aspektet ved fargene (Farbempfindungen). Helmholtz forsøkte altså å etablere en trekomponentmekanisme som kunne frembringe fargekvaliteter (eng.: "qualia"). Dette fremgår av hans referanser til Young i setninger som "Det er tre typer av nervefibre i øyet. Stimulering av den første vekker persepsjonen (Empfindung) av rødt, stimulering av den andre (persepsjonen) av grønt, stimulering av den tredje persepsjonen av fiolett" (Helmholtz, 1911, p.119). På neste side fortsetter han "...det vesentlige i Youngs hypotese er at en kan forestille seg fargepersepsjonene (Farbempfindungen) som sammensatt av tre gjensidig fullstendig uavhengige prosesser i den nevrøle substansen". Disse sitatene viser at Young-Helmholtz' teori opprinnelig var en tre-fargeteori som handlet om kvalitativ persepsjon, og ikke en tre-reseptorteori slik vi liker å oppfatte den i dag. Det er uklart om Maxwell var helt på linje med Helmholtz i dette. Hans meget omfattende erfaring med fargematcher (likhet basert på additive fargeblandinger) ledet han til å innse at et hvilket som helst sett av tre uavhengige farger kunne tjene som grunnfarger for fargemåling. Han skrev blant annet: "[...] teorien] antar at det finnes tre elementære persepsjoner som i kombinasjon kan produsere alle virkelige persepsjoner av farge. Jeg skal vise at det ikke er nødvendig å angi hvilke gitte farger som er typiske for disse primære persepsjonene. Young har kalt dem rød, grønn og fiolett, men hvilke som helst av tre farger kunne blitt valgt, forutsatt at hvit kunne blandes av dem i passende proporsjoner" (Maxwell, 1870/1872). Helmholtz synes derimot å ha akseptert Youngs valg, av rødt, grønt og fiolett. Selv om han bemerket at Youngs "valg av grunnfarger hadde noe vilkårlig ved seg" (Helmholtz, 1910/1860, p. 121).

Trevarians syntes å være et faktum, men den forklaringen på dette som ble gitt i tre-fargeteorien var en for enkel tolkning. Bekreftelsen av trevarians var ikke tilstrekkelig støtte for Young-Helmholtz sin tre-fargeteori og forvirringen var stor (Le Grand, 1968). I dag er det helt på det rene at en ikke kan koble kvalitative fargeopplevelser til stimulering av tappene alene. Vi kan for eksempel ikke si, slik som Helmholtz gjorde, at en fargesvak person som mangler M-tappene (en deuteranop) er grønnblind, og at en som mangler L-tappene (en protanop), er rødblind. Vi foretrekker derfor en mer begrenset versjon av teorien: en versjon som ikke blander trikromatiske fargematcher med et lysstimulus' kvalitative utseende (bortsett fra under strengt normerte betingelser i fysikerens mørke laboratorium). Dette betyr at vi begrenser oss til å si at like stimuleringer av de tre tappetyper leder til like fargeopplevelser – uten å si hvilke de er. Dette prinsippet ligger til grunn for det internasjonale X,Y,Z målesystemet for farge som CIE (Den internasjonale belysningskommisjonen) innførte i 1931. Det som tidligere var en tre-fargeteori var nå blitt

til en tre-reseptorteori (vi kunne kanskje kalle den for Young-Helmholtz-Maxwells teori). CIE har nylig tatt skrittet fullt ut og innført et nytt, fysiologisk begrunnet målesystem basert på de tre spektrale tappe-følsomhetene til Stockman & Sharpe (2000; Valberg, 2005).

Rundt 1960 utførte Edwin Land noen oppsiktsvekkende demonstrasjoner av fargekonstans, hvor blant annet en banan beholdt sin gule farge til tross for at den i følge Young-Helmholtz' teori burde sett blå ut (Land, 1959). Land viste dessuten at en kunne få frem mange uventede fargenyanser i en additiv lysblanding av bare to farger. Deane B. Judd (1960) forklarte dette med kjente fakta om simultan fargekontrast – hvor et fargestimulus endrer sin farge avhengig av hvilke farger som befinner seg i omgivelsene – et fenomen som heller ikke kan føres direkte tilbake til tappe-reseptorenes eksitasjoner. Likheter mellom retinex-teorien som Land utviklet noe senere (Land, 1983), og adaptasjonshypotesen til von Kries (1905), bekreftet på nytt tre-reseptorteoriens begrensede gyldighet, og at den i likhet med tre-fargeteorien, ikke kunne forutsi en belyst flates farge. I sin kritikk av Helmholtz synes det som om Land her gikk i den samme fellen.

Soneteorier

I tiden før nevrofysiologer var i stand til direkte å måle aktiviteten til enkeltceller i netthinnen og i synsbanene, eller å avlede den spektrale følsomheten til tapperreseptorene selv, vokste det fram forestillinger om en todeling av de fysiologiske prosessene bak fargesyn – i en retinal tre-komponent prosess og en mer sentral opponent prosess. Av disse teoriene er kanskje teorien til Müller (1930) den mest omfattende. I likhet med mange av de andre soneteoriene (Ladd-Franklin, von Kries, Schrödinger, Adams), hadde også Müllers teori et første tre-reseptortrinn og et siste nevralt fargeopponent- med et hvitt-sort trinn (se Judd, 1951).

Disse tidlige enkle soneteoriene bygget på psykofysikk og knyttet en direkte forbindelse fra reseptorer til tappe-opponente celler, uten å bry seg så mye om hva som skjer på og mellom disse nivåene. Skal vi yte synssystemet rettferdighet, må vi nok i dag operere med mange flere trinn hvor tappesignalene blir bearbeidet og modifisert. Allerede i netthinnen skjer det en komplisert spektral, spatial og temporal bearbeidelse av tappenes signaler. Overføringen av signaler fra reseptorene til netthinnens ganglioceller blir modifisert av egenskapene til de mange andre celletypene i netthinnen (bipolarceller, horisontalceller, amakrinceller). Særlig innvirkningen fra amakrincellene er ennå lite kjent. Dessuten er det vanskelig å forstå at ikke store individuelle forskjeller i antall tapper av hver type (L, M, og S) skal ha noen innvirkning på fargesynet. Det hevdes for eksempel at forholdet L : M mellom antallet av L- og M-tapper kan variere fra 17 : 1 til 1 : 3 uten at det synes å ha noen betydning for fargepersepsjon (Hofer et al., 2005). Nedenfor skal vi se litt nærmere på hva vi i dag vet om det som skjer i knekroppen (LGN) og på høyere nivå i hjernen.

Samvariasjon mellom persepsjon og nevrøle prosesser

Elementærfargene fungerer som de fire kompassretningene for en kartleser. Forestillingen om at enhver elementærfarge forårsakes av målbare fysisk-kjemisk-nevrofysiologiske prosesser eller tilstander i hjernen, har holdt seg fram til i dag. Nøyaktig hvor og

hvorledes vet vi ennå ikke. Vi vet at fargekvalitetene selv er noe annet enn disse prosessene, og at en *naturvitenskapelig* avklaring av *forutsetningene* for fargepersepsjon krever grundig kjennskap til samvariasjonen (korrelasjonen) mellom fargenes kvalitative egenskaper (persepsjon) og nerveaktiviteten i hjernen. På 1960-tallet gjorde nevrovitenskapen mange store fremskritt på dette feltet. Russell de Valois (1965) og Nobelprisvinnerne Thorsten Wiesel og David Hubel (Wiesel & Hubel, 1966) og hadde for eksempel begynt å måle aktiviteten til enkeltceller i synsbanene til primater (aper). Disse målingene syntes til å begynne med å bekrefte ideen bak soneteoriene, men det skulle senere vise seg å bli nødvendig med en større grad av nyansering.

Inspirert av Edwin Lands demonstrasjoner, ble fargesyn et aktuelt tema i nevrobiologiske laboratorier rundt om i verden. Laboratoriene til Otto Creutzfeldt og Barry B. Lee ved Max Planck-instituttet for biofysisk kjemi i Göttingen i Tyskland var ett av dem, og her ble det nevralt grunnlaget for fargekodningen undersøkt. I 1981 hadde jeg det privilegium å bli invitert til Göttingen for å slutte meg til denne gruppen. Våre målinger av aktiviteten til opponente celler i netthinnen og i knekroppen (LGN, en kjerne midt mellom netthinnen og det visuelle korteks) til makakkapen (*macaca fascicularis*) la grunnlaget for en fysiologisk modell for fargesyn. Denne modellen kombinerte reaksjonen til de tappe-opponente cellene i LGN til nevralt aktivitet som ga meningsfylte samsvar med psykofysiske data, og som en derfor kunne forestille seg forekom på høyere hjernenivå (Valberg et al., 1986a; Lee et al., 1987; Lee et al., 1988; Valberg & Seim, 2008). Det viste seg blant annet at mange psykofysiske terskler samsvarte med terskelfølsomheten til de mest følsomme cellene. I tillegg kunne Bezold-Brücke fenomenet (det at fargetonen til et lys endrer seg med intensiteten) og fargeskalering beskrives ved hjelp av en kombinasjon av ulike celletyper. Terskler og supraterskel-skaleringer av fargeforskjeller ble i modellen beskrevet som aktiviteten i et nevralt nettverk satt sammen av seks ulike opponentceller.

Dette ledet til ny forståelse av sammenhengen mellom fargenes perseptive egenskaper, celletyper og fyringsfrekvenser hos primater som skissert nedenfor (for detaljer, se Valberg, 2005):

1. I netthinnen og i knekroppen hos mennesker og aper (primater) finnes fire tappe-opponente parvocellulære (PC) celletyper som kombinerer signaler fra L- og M-tappene. Dette er 'L-M' inkrementceller, 'L-M' dekrementceller, 'M-L' inkrementceller og 'M-L' dekrementceller (fire celletyper). I tillegg finnes det to tappeopponente koniocellulære (KC) celletyper hvor S-tappene er knyttet til 'M(+L)-S' celler og 'S-L(+M)' celler. Inkrement- og dekrementceller blir også kalt ON- og OFF-type celler.
2. Fyringsfrekvensen til de fleste parvocellulære tappe-opponente cellene kan bli simulert matematisk ved hjelp av input fra aktiverende (+) og hemmende (-) tappesignaler (proporsjonale til reseptorpotensialer) fra minst to forskjellige tappetyper.
3. For tappene gjelder linearitet mellom stimulus- og responsstørrelser bare over et relativt lite stimulusområde, mens en kan anta at gangliecellene summerer aktiverende og hemmende tappe-input lineært. En ikke-lineær hyperbolsk funksjon benyttes til å beskrive tappenes respons (polarisering) over fem til seks logaritmiske enheter av intensitet i dagslys.

4. For opponente celler, eller en kombinasjon av ulike opponente celler, vil fyringsfrekvensen til et kromatisk stimulus, relativt til fyringsfrekvensen til et akromatisk stimulus, samsvare med fargestyrke eller chroma.
5. Størrelsen av responsen (fyringsfrekvensen) til disse cellene kan betraktes som lengden på en vektor i et opponent fargedigram.
6. Ingen av aksene i et slikt fargedigram, definert av responsen til de seks celletypene under punkt 1, samsvarer med retningene til elementærfargene.
7. Når fargerenheten (eng.: purity) endres, vil et konstant forhold av fyringsfrekvenser (responser) mellom celler av ulik opponens (for eksempel mellom 'L-M' og 'M(+L)-S' celler) samsvare godt med persepsjonen av en konstant fargetone (med en bestemt oransje fargetone i dette eksemplet). Dette forklarer Abney-effekten (det at en additiv blanding av et kromatisk stimulus med hvitt fører til en endring i fargetonen).
8. Når luminansen til et kromatisk stimulus økes, vil størrelsen og forholdet mellom fyringsfrekvensene til de ortogonale opponente cellene endre seg ikke-lineært. Denne endringen samsvarer med den endringen av fargetone og fargestyrke som en skulle forvente fra Bezold-Brücke fenomenet.
9. Lyshet kan beskrives ved hjelp av en kombinasjon av 'L-M' og 'M-L' inkrementceller, mens sorthet (det motsatte av lyshet) beskrives av en kombinasjon av 'L-M' og 'M-L' dekrementceller (Valberg & Seim, 2008).

Newton sa at "*(lys)strålene er ikke farget*" (*the rays are not coloured*). Med all respekt for Helmholtz må vi tilføye at "*farger verken oppstår i reseptorene eller i de tappe-opponente cellene i netthinnen og knekroppen (LGN)*" (punktene 6.-8. ovenfor; se for øvrig Valberg, 2001). Den bevisste, kvalitative persepsjonen oppstår ikke i fotoreseptorene, ei heller i de tappe-opponente cellene i netthinnen og i LGN. Derimot synes *samme* perseptive egenskap (slik som, for eksempel, en bestemt oransje fargetone uavhengig av metning; pkt.7), å samsvare med et *konstant* forhold mellom responsene i tappe-opponente nevroner. På samme måte kan *konstant* fargestyrke (chroma) samsvare med en *konstant* vektorlengde fra hvitpunktet i et vektorrom basert på nevralt responser (pkt.4).

De siste årenes studier av fargesyn har i det alt vesentlige konsentrert seg om nevrofysiologiske studier av celler i de ulike kanalene fra netthinne, via knekroppen, til de ulike områdene i visuell korteks. Funksjon har stått sentralt, og det har vært en økende tendens til å behandle nervecellers fyringsaktivitet med fysisk-matematiske signalbehandlings-metoder (Fourieranalyse). Innenfor en slik ramme blir nerveceller på alle nivå gjerne betraktet som spesielle filtre av optisk informasjon. De blir for eksempel karakterisert ved hjelp av sin respons og følsomhet for kontrast som funksjon av temporale og spatiale frekvenser. En slik systemanalytisk metode har den begrensningen at den, ideelt sett, bare kan uttale seg om lineære systemer. Innenfor synsvitenskap må slike studier derfor begrenses til det som foregår på og i nærheten av terskelen for synlighet, og her kan signalanalysen gi en nyttig og rask oversikt over cellers funksjonelle egenskaper. Metoden er derfor et nyttig supplement til mer tradisjonelle undersøkelser av nevralt korrelater (samvariasjoner) til perseptive fenomener som spenner over flere logaritmiske enheter i intensitet. I normalt dagslys, og for en gitt adaptasjon, må jo reseptorene og nervecellenes aktivitet variere over minst

fem logaritmiske enheter av luminans, dvs. et forhold mellom laveste og høyeste luminans på 1:100 000, noe som viser seg å innebærer store avvik fra linearitet.

Nye eksperimentelle teknikker har kastet nytt lys over det som skjer på reseptornivå i netthinnen. Adaptiv optikk er en slik teknikk som gjør det mulig å visualisere tappe-reseptorene med en hittil uoppnådd spatial oppløsning. Dette gjør en ved å korrigerer for øyets optiske avbildningsfeil. Kombinert med selektiv adaptasjon av de ulike tappetyperne, kan en ved hjelp av denne teknikken gjenkjenne identiteten til de tre ulike tappetyperne i den trikromatiske mosaikken av reseptorer på netthinnen (Hofer et al., 2005). Slike studier har vist at klassiske typer av genetisk betinget rød-grønn fargesynsdefekt kan skyldes en av to ting; enten at det manglende pigmentet blir erstattet av et annet (for eksempel at L-pigmentet blir erstattet av M-pigment uten at antall reseptorer blir mindre), eller at en pigmenttype (for eksempel M) blir erstattet av et ikke-funksjonelt pigment. I det siste tilfellet oppstår det blinde flekker på netthinnen der det funksjonelle pigmentet mangler (Carroll et al., 2004).

Et annet nytt og oppsiktsvekkende resultat er at genterapi kan kurere rød-grønn fargesynsdefekt hos voksne aper som har vært rød-grønn blinde siden fødselen (Mancuso et al., 2009). Dette skjedde ved at genet for en tredje tappetype ble tilføyd netthinnen til en ape, som dermed endret seg fra å være dikromatisk til å bli trikromatisk. Dette ble vist ved at apen, ca. 20 uker etter behandlingen, kunne skille mellom farger som den ikke hadde adskilt tidligere. Dette er et resultat som antakelig kan få konsekvenser for geneterapeutisk behandling av andre synsforstyrrelser hos voksne.

Det er ca. 30 år siden en fant at celler med opponens mellom L- og M-tapper (såkalte 'L-M' eller 'M-L' celler) tilhørte en egen, parvocellulær vei, mens det er mindre enn 15 år siden en fant at opponens mellom S-tapper og en kombinasjon av L- og M-tapper, tilhørte en annen, koniocellulær vei (Martin et al., 1997). Disse veiene bidrar begge til fargesyn, mens en annen vei med magnocellulære celler som summerer signaler fra L- og M-tapper, ikke kan bidra til fargesyn. Derimot synes det som om disse meget raskt reagerende og kontrastfølsomme magnocellulære cellene er ansvarlige for kontrastfølsomhet og øyets spektrale lysvirkningsgrad, $V(\lambda)$ (Lee et al., 1988). Stimuli med en luminans som ligger over terskelen for deteksjon for magnocellulære celler, men under kromatisk terskel for parvocellulære og koniocellulære celler, har et fargeløst, akromatisk utseende. Det er derfor blitt spekulert i om magnocellulære celler kan bidra til persepsjonen av hvitt (Hofer et al., 2005).

Etter oppdagelsen av at signaler fra S-tappene følger sine egne baner fra netthinnen, via knekroppen, til korteks (de koniocellulære synsbanene), er mye tid blitt viet studiet av celler med S-tappeinput. Det viser seg at retinale ganglieceller som aktiveres av S-tapper har et meget spesielt dendritisk felt (forgreininger av utløpere) som er annerledes enn for de parvocellulære cellene. Forgreiningene ligger i to lag, tilsvarende ON- og OFF-lagene til andre celletyper (Dacey & Lee, 1994). Det var inntil ganske nylig gjort så få funn av opponente celler med hemmende S-tappebidrag at en var begynt å tvile på om slike celler overhodet kunne spille noen rolle for fargekodingen, men det ser nå ut til at denne tvilen er ryddet av veien (Valberg et al., 1986b; Dacey & Packer, 2003; Tailby et al., 2008). Celler med hemmende S-tappeinput skiller godt mellom stimuli langs en hvit-gul dimensjon, noe parvocellulære og 'M-L' og 'L-M' oppo-

nente celler ikke kan. Celler med aktiverende S-tappebidrag kan skille stimuli langs en hvit-blå dimensjon.

Et annet spørsmål som fremdeles diskuteres, er hvorvidt reseptive felt i netthinnen mottar input fra kun en tappetype i senter og en annen i omfeltet. To leire står mot hverandre; de som mener det er rene tappeinput og de som mener at ethvert reseptivt felt noe til siden for fovea mottar signaler fra alle tappetyperne i nærhet av cellen. Den siste løsningen vil bety en mindre grad av opponens enn den første, og den kan synes å være noe mer fremtredende i netthinnens periferi enn i og i nærheten av fovea (synsgroper).

De reseptive feltene i området V1 i korteks synes å ha ulike egenskaper fra de reseptive feltene i LGN. De fleste cellene i V1 reagerer på fargeløse konturer og kontraster, og er relativt ufølsomme for endringer i farge, selv om det synes å være en opphopning av fargefølsomme celler i de såkalte "blobs" som danner sentrene i de orienteringsfølsomme kolonnene i område V1. Det synes nå klart at disse blob-cellene projiserer til de tynne striperne i V2 (Sincich et al., 2007) slik Livingstone og Hubel (1984) tidligere har hevdet. Cellene i V1 som reagerer på kromatiske endringer av stimulus, gjør imidlertid dette med andre og mange flere fargetonepreferanser enn cellene i LGN (Wachtler et al., 2003; Solomon & Lennie, 2007; Conway, 2009). Dette er vanskelig å forklare hvis de kortikale reseptive feltene skyldes en konvergens av signaler fra LGN.

Utfordringer

Det er kanskje overraskende at forsøk på å forklare alle sider ved fargepersepsjon ut fra en nedenfra-og-opp betraktning av informasjonsoverføringen fra netthinne til høyere hjernesentra (netthinne-LGN-V1) ikke synes å føre fram. De kan for eksempel ikke redgjøre for elementærfargenes eksistens (punkt 6. ovenfor; Valberg, 2001). Det ser ut som om det kan være verdt å forfølge en alternativ vei fra persepsjon til nevrovitenskap – en vei som innebærer at vi må prøve å korrelere den kvalitative naturen til farger ("qualia") med nevralt prosesser. Hvis vi klarer dette, har vi oppnådd noe som er nærmere Helmholtz' ønske enn det Young-Helmholtz' tre-fargeteori var. Et fåtall slike studier hevder å ha påvist korrespondanse mellom, for eksempel, rekkefølgen av fargetonene i en fargesirkel og en spatial organisering av det som kan vise seg å være farge-spesifikke celler i de tynne stripe-ene i området V2 (Xiao et al., 2003). Zemer Zeki (1983) har lenge hevdet at område V4 er spesialisert for farge, mens nyere undersøkelser finner fargespesifikke celler i det de kaller V4-komplekset, et område som er noe større enn V4. Fargefølsomme celler er her organisert i såkalte "globs", områder med høy konsentrasjon av fargefølsomme celler som viser seg under cytochrome oxidase markering, analogt til de fargespesifikke cellene i V1 ("blobs"). Den høye kromatiske aktiviteten i glob-cellene kan også registreres vha funksjonell magnetisk resonans avbildning (fMRI; Conway, 2009). Disse glob-cellene synes å projisere videre til inferotemporal korteks (IT). Dette området blir av noen betraktet som det sentrale i utviklingen av perseptive fargekategorier (Komatsu, 1997; se også Gegenfurtner & Kiper, 2003).

Det gjenstår imidlertid å demonstrere dette samsvaret så tydelig at der ikke er tvil. Blant annet gjenstår det å vise at en "fargecelles" reaksjon endrer seg parallelt med den perseptuelle endringen som skjer under simultan og suksessiv fargekontrast. Når for eksempel ett og samme fysiske stimulus endrer sin farge fra rødt til grønt under simultankontrast, må den hypotetisk

rødfølsomme cellen slutte å fyre og den grønnfølsomme cellen overta. Slike celler må i tillegg reagere med fargekonstans når belysningens farge endres uten at det har nevneverdig innflytelse på en overflates fargekvalitet (som i Edwin Lands demonstrasjoner av fargekonstans).

En annen mulighet er at "qualia" er noe som oppstår i samspillet mellom mange celler på ulike trinn i synssystemet. Ennå har ingen kunnet si hvorledes nevralt farge-spesifikke enheter kan oppstå fra tappe-opponente celler på lavere nivå.

Konklusjon

Det kan lønne seg å skille mellom tre forhold når en snakker om farger:

For det første, fargematcher og lovene for additiv fargeblending er empiriske kjensgjerninger som kan sammenfattes vitenskapelig av tre-reseptor hypotesen. Dette er forhold som hører inn under det G. S. Brindley har kalt for klasse A eksperimenter. Klasse A eksperimenter uttaler seg bare om identitet eller ikke-identitet av to sansefølelser, for eksempel om fysiske og fysiologiske forhold som gir opphav til den samme fargen. Klasse A eksperimenter omfatter fargematcher, terskler og evne til å skille farger (Brindley, 1960).

Det andre forholdet omhandler fargepersepsjon, inklusive en tredimensjonal orden og skaleringen av farger i slike fargesystemer. Egenskaper som fargetone, metning, fargestyrke, lys/het/sorhet, hvitt og svart, er perseptive dimensjoner som vil stå i fokus her, likeens skaleringen og dimensjonene (koordinatene) i fargesystemer (Ostwald, NCS, Munsell, etc). (Brindleys klasse B eksperimenter). Å finne samvariasjon mellom nevralt prosesser og fenomenologiske egenskaper ved lys og farge er fremdeles en stor utfordring.

Det tredje forholdet er mer krevende og kan vise seg å være uegnet for en logisk, vitenskapelig behandling. Det omfatter forholdet mellom "qualia" og nevralt aktivitet så som de umiddelbart erfarte kvalitetene til farger (for eksempel eplets rødhet), elementærfargene, og andre kvalitative perseptuelle fenomener som en kan nærme seg ovenfra-og-ned (V1-LGN-netthinne). Kommunikasjon og vitenskap krever beskrivelser hvor de perseptive kvalitetene blir erstattet med symboler i et logisk språk. Det er derfor viktig å være klar over hvilke begrensninger den logisk-vitenskapelige metoden pålegger oss i behandlingen av "qualia" (bl.a. gjennom bruken av Brindleys klasse A eksperimenter) og å erkjenne at noen vesentlige kjensgjerninger gjenstår.

Takk

Denne artikkelen er en omarbeidet versjon av foredraget som ble holdt på konferansen til Association Internationale de la Couleur (AIC) i Sydney, Australia, i anledning av mottagelsen av "The AIC Deane B. Judd Award" for 2009. Takk går til Inger Rudvin, Thorstein Seim og Jan Henrik Wold for kommentarer til en tidligere versjon av artikkelen.

Referanser

- Brindley, G. S. (1960). *Physiology of the Retina and the Visual Pathway*. Edward Arnold, London.
- Carroll, J., Neitz, M., Hofer, H., Neitz, J. & Williams, D. R. (2004). Functional photoreceptor loss revealed with adaptive optics: An alternate cause of color blindness. *Proceedings National Academy of Sciences of the USA*, 101, 8461-8466. doi:10.1073/pnas.0401440101
- Conway, B.R. (2009). Color vision, cones, and color-coding in the cortex. *The Neuroscientist* 15, 274-290. doi:10.1177/1073858408331369
- Dacey, M. D. & Lee B.B. (1994). The blue-ON opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. *Nature*, 367, 731-735. doi:10.1038/367731a0
- Dacey, M. D. & Packer, O. S. (2003). Color coding in the primate retina: diverse cell types and cone-specific circuitry. *Current Opinion in Neurobiology*, 13, 421-427. doi:10.1016/S0959-4388(03)00103-X
- Da Vinci, L. (1906). *A Treatise on Painting*. Engelsk oversettelse av Rigaud, J. F. & Bell, G. London. New edition by Hetzfeldt, M., 1925.
- De Valois, R. (1965). Analysis and coding of color vision in the primate visual system. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, 30, 567-579.
- Gegenfurtner, K.R & Kiper, D.C. (2003). Color vision. *Annual Review of Neuroscience*, 26, 181-206. doi:10.1146/annurev.neuro.26.041002.131116
- Grassmann, H. (1853). Zur Theorie der Farbmischung. *Poggendorffs Annalen Physik*, 89, 69-84.
- Helmholtz, H. von (1911). *Handbuch der Physiologischen Optik*, Vol. 2, 3rd edition. Hamburg: Voss. Denne utgaven av Vol.2 er basert på den opprinnelige fra 1860.
- Hering, E. (1920). *Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn*. Berlin: Springer.
- Hering, E. (1964/1920). *Outlines of a Theory of the Light Sense*. Translated from German by L. M. Hurvich and D. Jameson. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Hofer, H., Singer, B. & Williams, D.R. (2005). Different sensations from cones with the same photopigment. *Journal of Vision*, 5, 444-454. doi:10.1167/5.5.5
- Howard, I.P. (1999). The Helmholtz-Hering debate in retrospect. *Perception* 28, 543-549. doi: 10.1068/p2805ed
- Hurvich, L. M. & Jameson, D. (1955). Some quantitative aspects of opponent-colors theory. II. Brightness, saturation and hue in normal and dichromatic vision. *Journal of the Optical Society of America*, 45, 602-616.
- Hurvich, L. M. (1981). *Color Vision*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Judd, D. B. (1960). Appraisal of Land's work on two-primary color perceptions. *Journal of the Optical Society of America*, 50, 254-268.
- Judd, D. B. (1951). *Handbook of Experimental Psychology*. Redigert av S. S. Stevens. pp. 811-867. New York: Wiley/Chapman and Hall.
- Kaiser, P. K. & Boynton, R. M. (1996). *Human Color Vision* (2nd edition), Optical Society of America, Washington D.C.
- Komatsu, H. (1997). Neural representation of color in the inferior temporal cortex of the macaque monkey. In *The Associative Cortex – Structure and Function* (ed. H. Sakata, A. Mikami, J. Fuster). Amsterdam: Harwood Acad.
- Land, E. H. (1959). Color vision and the natural image. Part I and II. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 45, 115-129 and 636-644.

- Land, E. H. (1983). Recent advances in retinex theory and some implications for cortical computations: color vision and the natural image. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 80, 5163-5169.
- Lee, B. B., Valberg, A., Tigwell D. A. & Tryti, J. (1987). An account of responses of spectrally opponent neurones in macaque lateral geniculate nucleus to successive contras. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 230, 293-314.
- Lee, B. B., Martin, P. R. & Valberg, A. (1988). The physiological basis of heterochromatic flicker photometry demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. *Journal of Physiology*, 404, 323-347.
- Lee, B. B. (1991). Die Universität Göttingen und die Entstehung der Farbenlehre. *MPG Spiegel* 3(91), 11-15.
- Le Grand, Y. (1968). *Light, Colour and Vision*. Chapman and Hall, p.430.
- Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 4, 309-356.
- Mancuso, K., Hauswirth, W.W., Li, Q., Connor, T. B., Kuchenbecker, J. A., Mauck, M. C., Neitz, J. & Neitz, M. (2009). Gene therapy for red-green colour blindness in adult primates. *Nature*, 461, 784-288. doi:10.1038/nature08401 Letter
- Martin, P. R., White, A. J. R., Goodchild A. K., Wilder, H. D. & Sefton, A. E. (1997). Evidence that the blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. *European Journal of Neuroscience*, 9, 1536-1541. doi:10.1111/j.1460-9568.1997.tb01509.x
- Maxwell, J. C. (1970/1856). Theory of the perception of colours. *Transactions of the Royal Scottish Society of Arts*, 4, 394-400, 1872. Trykt i D. L. MacAdam (red.) *Sources of Colour Science*, pp. 63-64. Cambridge, MA: MIT Press.
- Maxwell, J. C. (1970/1872). Theory of the perception of colours. *Transactions of the Royal Scottish Society of Arts*, 4, 394-400, 1872. Trykt i D. L. MacAdam (red.) *Sources of Colour Science*, pp. 75-83. Cambridge, MA: MIT Press.
- Miescher, K., Hofman, K.-D., Weisenhorn, P. & M. Früh (1961). Ueber das natürliche Farbsystem, *Die Farbe*, 10, 115-144.
- Mollon, J. D. (1995). George Palmer (1740-1795): glass-seller, visual theorist and draper. In *The Theory of Colours and Vision*. London: Drapers Hall.
- Müller, G. E. (1930). *Ueber die Farbempfindungen. Psychophysische Untersuchungen*. Leipzig: Barth.
- Newton, I (1779/1704). *Optics*. New York: Dover. (First published in 1704).
- Schrödinger, E. (1925). Ueber das Verhältnis der Vierfarben- zur Dreifarben-theorie. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, Wien Ila (134)*, 471-490.
- Sincich, L. C., Jocson, C. M. & Horton, J. C. (2007). Neurons in V1 patch columns project to V2 thin stripes. *Cerebral Cortex*, 17, 935-941. doi:10.1093/cercor/bh1004
- Solomon, S. G. & Lennie, P. (2007). The machinery of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 276-286. doi:10.1038/nrn2094
- Stockman, A & Sharpe, L.T. (2000). The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Research* 40, 1711-1737.
- Tailby, C., Solomon, S.G. & Lennie, P. (2008). Functional asymmetries in visual pathways carrying S-cone signals in macaque. *Journal of Neuroscience*, 28, 4078-4087. doi:10.1523/JNEUROSCI.0267-08.2008
- Trendelenburg, W. (1943). *Der Gesichtssinn*. Berlin: Springer.
- Valberg, A., Seim, T., Lee, B. B. & Tryti, J. (1986a). Reconstruction of equidistant color space from responses of visual neurons of macaques. *Journal of the Optical Society of America A*, 3, 1726-1734.
- Valberg, A., Lee, B. B. & Tigwell, D. A. (1986b). Neurones with strong inhibitory S-cone inputs in the macaque lateral geniculate nucleus. *Vision Research*, 26, 1061-1064.
- Valberg, A. (2001). Unique hues: An old problem for a new generation. *Vision Research*, 41, 1645-1657.
- Valberg, A. (2005). *Light Vision Color*. Chichester: Wiley & Sons.
- Valberg, A. & Seim, T. (2008). Neural mechanisms of chromatic and achromatic vision, *Color Research and Application*, 33, 433-443. doi:10.1002/col.20445
- Von Kries, J. (1905). *Die Gesichtsempfindungen. Handbuch der Physiologie des Menschen*. (W. Nagel red.; pp. 109-282). Braunschweig: F. Vieweg und Sohn.
- Wachtler, T., Sejnowski, T.J. & Albright, T.D. (2003). Representation of color stimuli in awake macaque primary visual cortex. *Neuron*, 37, 681-691. doi:10.1016/S0896-6273(03)00035-7
- Young, T. (1802). On the theory of light and colours. The Bakerian lecture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *92*, 12-48.
- Xiao, Y., Wang, Y.I. & Fellman, D.J. (2003). A Spatially organized representation of colour in macaque cortical area V2. *Nature*, 421, 535-539. doi:10.1038/nature01372 Letter
- Wiesel, T. N. & Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neuroscience*, 29, 1115-1156.
- Zeki, S. (1983). The distribution of wavelength and orientation selective cells in different areas of the monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 217, 449-470.