

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY PALACKÉHO V OLOMOUCI
KATEDRA OPTIKY

TEORIE BAREVNÉHO VIDĚNÍ

Bakalářská práce

VYPRACOVAL:

Šárka Kunzová

obor 5345R008 OPTOMETRIE

studijní rok 2017/2018

VEDOUCÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE:

Mgr. Renáta Indráková

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Renáty Indrákové za použití literatury uvedené v závěru.

V Olomouci dne 11. 4. 2018

.....

Kunzová Šárka

Poděkování:

Tímto bych ráda poděkovala Mgr. Renátě Indrákové, za odborné rady, pomoc a cenné připomínky při vedení mé bakalářské práce.

Tato práce vznikla za podpory projektu IGA PřF UP s názvem „Optometrie a její aplikace“, č. IGA_PrF_2018_007.

Obsah

| | |
|---|-----------|
| ÚVOD..... | 5 |
| 1. ANATOMIE SÍTNICE A ZRAKOVÉ DRÁHY | 6 |
| 1.1 Sítňice..... | 6 |
| 1.1.1 Smyslové buňky | 7 |
| 1.1.2 Bipolární buňky | 8 |
| 1.1.3 Gangliové buňky | 8 |
| 1.1.4 Asociační buňky | 9 |
| 1.1.5 Podpůrné buňky..... | 9 |
| 1.2 Zraková dráha..... | 10 |
| 2. FYZIOLOGIE VIDĚNÍ | 12 |
| 2.1 Fotochemie zrakových pigmentů a receptorové potenciály..... | 12 |
| 2.2 Aktivita a funkce jednotlivých buněk sítnice..... | 13 |
| 3. BARVA A BAREVNÉ VIDĚNÍ | 17 |
| 3.1 Barevné vidění | 17 |
| 3.1.1 Třísložkové barevné vidění | 19 |
| 3.1.2 Poruchy barvocitu..... | 21 |
| 3.1.3 Tetrachromacie | 22 |
| 3.2 Barva | 23 |
| 4. TEORIE BAREVNÉHO VIDĚNÍ..... | 27 |
| 4.1 Young-Helmholtzova teorie..... | 28 |
| 4.2 Heringova teorie oponentních procesů..... | 29 |
| 4.3 Teorie retinex | 33 |
| ZÁVĚR | 36 |
| Seznam použité literatury | 37 |

ÚVOD

Barevné vidění je neodmyslitelnou součástí našeho každodenního života a všichni jej bereme jako samozřejmost. Zrak samotný je nejdůležitějším smyslem a umožňuje nám orientaci v prostoru a rozlišování předmětů díky kontrastu a barvám. Jeho důležitost si neuvědomujeme, dokud nedojde k jeho poškození nebo ztrátě. Aby mohlo docházet ke vzniku bezchybného barevného vjemu je zapotřebí správná funkce všech částí oka a zrakové dráhy, tedy jak průchodnost očních médií pro světlo, nepoškozená sítnice, tak i neporušená nervová vlákna zrakové dráhy a korová centra v mozku, bez kterých není možno barevný zrakový vjem vytvořit. Vědci se tímto tématem zabývají již od minulosti a četnost bakalářských a diplomových prací na toto téma napovídá, že stále fascinuje spoustu lidí. Má bakalářská práce, se proto zaměřuje na teorie barevného vidění, které vznikaly během let a vychází z nich dnešní předpoklady o procesu vzniku tohoto vjemu. K vypracování mé práce byly použity prameny, které doposud nejsou přeloženy do českého jazyka. Jedná se tedy o můj osobní překlad a interpretaci informací získaných z těchto zdrojů.

V úvodu bakalářské práce je popsána anatomie sítnice a zrakové dráhy, aby její čtenář získal stručný přehled o jejím uspořádání a základních funkcích jednotlivých částí. Dále je popsána fyziologie vidění, která je důležitá pro pochopení vzniku zrakového vjemu a porozumění tomuto ději. V další části práce už se dostáváme k samotnému barevnému vidění a barvě, které jsou popsány pomocí doposud známých poznatků. V neposlední řadě jsou v této kapitole zmíněny i poruchy barvocitu, které s teoriemi barevného vidění úzce souvisí a na jejich základě jsme schopni je vysvětlit. Tyto kapitoly slouží jako úvod k hlavnímu tématu, a to sice teoriím barevného vidění, kterými jsou trichromatická teorie, Heringova teorie oponentních procesů a teorie retinex.

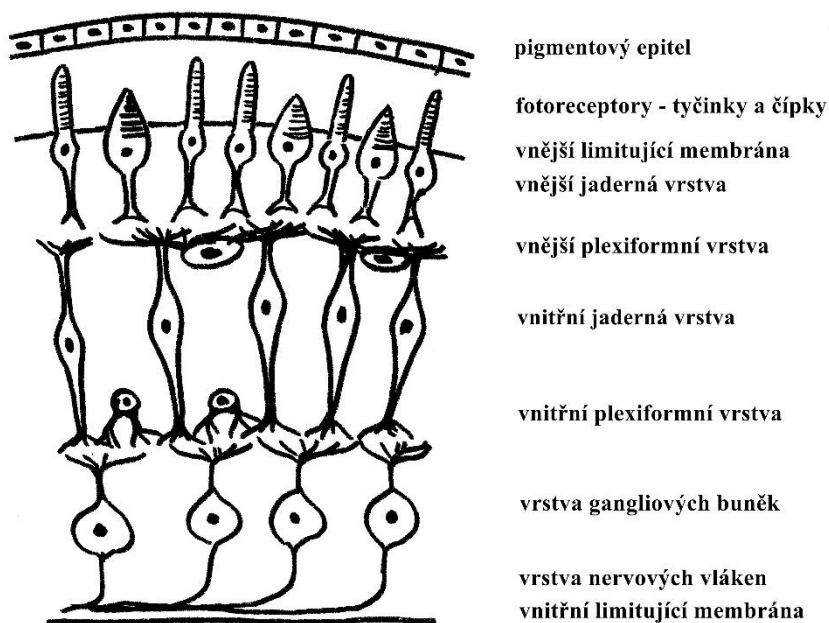
1. ANATOMIE SÍTNICE A ZRAKOVÉ DRÁHY

Oko jako takové se skládá hned z několika vrstev. Pro účely této práce bude v tomto tématu nejvíce důležitá vnitřní stěna s odborným názvem tunica interna.

1.1 Sítnice

Samotná sítnice má tloušťku asi čtvrt milimetru a tvoří ji tři vrstvy těl nervových buněk, oddělené dvěma vrstvami synapsí, tvořenými neurity a dendrity těchto nervových buněk. Na vnější straně sítnice nalezneme pigmentový epitel, který je významný pro látkovou výměnu smyslových buněk sítnice, které nemají vlastní krevní zásobení. Tvoří jakýsi přechod mezi kapilární sítí cévnatky a smyslovými buňkami. Obsahuje z lipidů zejména karotenoidy, které přispívají k regeneraci zrakového purpuru, který můžeme najít ve vnějších výběžcích tyčinek. Zabraňuje také zpětnému rozptylu světla do oční koule a ven z ní. Dále má vysoký obsah fermentů a vitamínu A. Pigment, který najdeme v pigmentových buňkách bývá označován jako fuscín. Pigmentový epitel je tvořen vrstvou kubických buněk s různou velikostí podle umístění. Směrem do periferie se jejich tvar mění z pravidelného na nepravidelný. Rozlišujeme tři oblasti – vnější, střední a apikální. [1, 2]

Sítnice je potom tvořena několika typy buněk, mezi něž patří smyslové buňky, tedy fotoreceptory, bipolární buňky, gangliové buňky a asociační buňky, mezi které patří horizontální a amakrinní buňky. Sítnici můžeme rozdělit do 10 vrstev (obr. 1). Jednotlivé vrstvy popisujeme směrem od cévnatky do nitra oka. První vnější vrstvou je pigmentový epitel, který je popsán výše. Následuje vrstva smyslových buněk, tyčinek a čípků, která je rozdělena vnější membránou na zevní výběžky receptorů a vnější vrstvu jader světločivných buněk. Pod vrstvou světločivných buněk se nachází vnější plexiformní vrstva skládající se z vláken, která tvoří spojení mezi receptory a bipolárními buňkami. Do vnitřní jaderné vrstvy patří právě bipolární buňky a buňky horizontální. Pod touto vrstvou najdeme vnitřní plexiformní vrstvu tvořenou nervovými vlákny a synapsemi. Vrstva gangliových buněk přechází do vrstvy nervových vláken tvořené neurity gangliových buněk, které se sbíhají do zrakového nervu. Poslední vrstvou je vnitřní hraniční membrána, která odděluje sítnici od sklivce. [2, 3]



Obr. 1 – Vrstvy sítnice

1.1.1 Smyslové buňky

Sítnice je tvořena asi 130 miliony smyslových buněk, které můžeme rozdělit na čípky, těch je mezi 6–7 miliony, a tyčinky, jejichž celkový počet je asi 120 milionů. Máme jeden druh tyčinek, který nerozlišuje různé vlnové délky světla, a tudíž v době kdy jsou v činnosti výhradně tyčinky, nerozeznáme barvy. Na sítnici však najdeme tři druhy čípků, každý citlivý na jinou vlnovou délku světla, díky nimž vnímáme barvy. [2, 4, 5]

Tyčinky můžeme rozdělit na dva úseky. Vnější úsek je světločivný, tvořen vezikulami, které vypadají jako mince uspořádané ve sloupci. V těchto vezikulách je uložen zrakový purpur neboli rhodopsin. Rhodopsin se mění vlivem dopadu paprsků světla, bledne a vznikají nervové vzruchy, které vycházejí z neuritu receptoru zakončeného synapsí. Toto barvivo najdeme pouze v tyčinkách a působí pouze při vidění ve tmě nebo za šera. Vnitřní úsek tyčinky se skládá z buněčného jádra a vlákna nervu, které vstupuje do nitra sítnice a navazuje na bipolární buňky. [2, 3]

Čípky se svou stavbou podobají tyčinkám, ale liší se tvarem. Opět jej můžeme rozdělit na vnější a vnitřní úsek. Vnější úsek je tvořen membránovými duplikáty, které se podobají vezikulám tyčinek, ale jsou to pouze hřebenovité výběžky z povrchové

membrány. Barvivo citlivé na světlo, uložené v těchto útvarech se nazývá iodopsin. Vlivem dopadu světla se také mění a vyvolává vzruchy, které přechází synapsí na další buňky. Vnitřní úsek čípku je také tvořen buněčným jádrem a nervové vlákno je mohutnější a na svém konci širší než nervové vlákno tyčinky. Vnější úseky tyčinek a čípků jsou zabořeny v pigmentovém epitelu. [2, 3]

1.1.2 Bipolární buňky

Bipolární buňky jsou nervové buňky, které zprostředkovávají přenos informací mezi fotoreceptory sítnice a gangliovými buňkami. Jsou také prvním neuronem sítnice a tím pádem i zrakové dráhy. Můžeme rozlišit dva druhy bipolárních buněk podle způsobu propojení smyslových a gangliových buněk. Individuální spojení znamená, že se jedna smyslová buňka napojuje na jednu bipolární buňku a ta dále na jednu gangliovou buňku. Tento typ propojení nalezneme ve fovee, kde je tímto způsobem napojeno asi 2500 čípků. U tyčinek nebyl tento typ spojení prokázán. Směrem do periferie začíná převládat druhý typ propojení, a to difúzní spojení. V tomto případě se na jednu bipolární buňku napojuje několik fotoreceptorů, čípky i tyčinky zároveň, a dále několik bipolárních buněk na jednu gangliovou buňku. [2, 5]

1.1.3 Gangliové buňky

Gangliové buňky jsou druhým sítnicovým neuronem a najdeme je v nejvnitřnější vrstvě sítnice tvořené jádry. Jednotlivé gangliové buňky se liší svou velikostí, nejmenší najdeme v centru sítnice, směrem do periferie se pak zvětšují. V centrální oblasti také najdeme několik vrstev gangliových buněk a to 5-7, v periferních oblastech pak najdeme pouze jednu vrstvu. [2, 3]

Gangliové buňky vytváří spojením s fotoreceptory receptivní pole kruhového tvaru. Podrážděním této senzorké jednotky vzniká nervový vzruch. Každé receptivní pole můžeme rozdělit na vnější a vnitřní část, které na dopad světla reagují antagonisticky. Podle těchto receptivních polí můžeme rozdělit gangliové buňky na buňky s excitačním a inhibičním středem. Další možné dělení je podle tvaru a funkčních vlastností. Malobuněčné gangliové buňky, také známé jako midget, tvoří asi 80 % všech gangliových buněk. Tyto gangliové buňky přijímají vzruchy z menšího počtu

smyslových buněk a mají tedy menší receptivní pole, která najdeme spíše v centrální části sítnice. Signály jsou přenášeny do zrakových center pomaleji a reagují pouze na světlo o určité vlnové délce a k utlumení funkce dochází opět až po dopadu světla o jiné specifické vlnové délce. Velkobuněčné gangliové buňky, též parasol, mají receptivní pole rozsáhlejší. Signály jsou vedeny do mozku rychleji a reagují na světlo bez ohledu na jeho vlnovou délku. [4]

1.1.4 Asociační buňky

Jak už bylo zmíněno mezi asociační buňky patří horizontální buňky a amakrinní buňky. *Horizontální buňky* najdeme ve střední vrstvě sítnice, konkrétně v horní hranici vnitřní jádrové vrstvy. Spojením jejich dendritů s neurity čípků vznikají synapse a neurity horizontálních buněk se opět napojují na čípky nebo tyčinky. Takto vzniká nepřímá cesta vedení signálu. Signály jsou mezi těmito buňkami vedeny horizontálně, tedy kolmo na svislé vedení nervových vzruchů v sítnici. Každý fotoreceptor se dotýká jak bipolární buňky, tak právě i horizontální. [1, 2]

Amakrinní buňky najdeme stejně jako horizontální buňky ve vnitřní jaderné vrstvě. Tentokrát, ale u vnitřní hranice této vrstvy sítnice. Můžeme rozlišit nespočet tvarů a využívají velké množství neurotransmiterů. Svým umístěním a propojením bipolárních buněk a gangliových buněk také vytváří nepřímou cestu signálu. Jednou z funkcí amakrinních buněk je funkce podpůrná. Také se předpokládá jejich brzdící úloha při procesu vidění, kvůli přehozené poloze neuritů a dendritů. [1, 2]

1.1.5 Podpůrné buňky

V podpůrné tkáni, která obklopuje všechny nervové části sítnice jejichž funkcí je i výživa těchto struktur najdeme Müllerovy buňky a neuroglie. [2]

Müllerovy buňky najdeme ve všech vrstvách sítnice, kde vytváří síťovitou strukturu. Prostupují jí tedy od vnější po vnitřní limitující membránu. Jejich jádra jsou pak uložena ve vrstvě bipolárních buněk. V jaderných vrstvách mají jejich postranní výběžky podobu proděravělých lamel, ve vláknitých vrstvách tvoří hustou fibrilární strukturu. [2]

Neuroglie tvoří bariéru mezi nervovou tkání a cévami. Jedná se o podpůrnou tkáň centrální nervové soustavy (CNS), kterou najdeme i v sítnici. Dále zde najdeme i mikroglie jejichž schopností je fagocytóza a astrocyty, které zajišťují látkovou výměnu mezi cévami a nervovou tkání. [2]

1.2 Zraková dráha

Zraková dráha je spojení mezi fotoreceptory a zrakovými centry v mozkové kůře týlního laloku (obr. 2). Na sítnici jsou světelné impulsy přeměněny na elektrické, které jsou dále vedeny nervovými vlákny až do týlního laloku mozku. Pokud považujeme světločivné buňky za smyslové receptory je zraková dráha tvořena třemi neurony. [2, 6, 7]

Prvním neuronem zrakové dráhy jsou bipolární nervové buňky sítnice. Tyto buňky můžeme rozdělit do dvou skupin na buňky přijímající informace z čípků, kdy na jeden čípek připadá jedna bipolární buňka a na buňky sbírající informace z tyčinek. V tomto případě na jednu bipolární buňku napojuje 3-5 tyčinek. Bipolární buňky jsou také označovány jako ganglion retinae. [5, 6]

Druhý neuron zrakové dráhy je tvořen multipolárními buňkami neboli gangliovými buňkami. Jádra těchto buněk nalezneme také ještě v sítnici, konkrétně na jejím vnitřním povrchu. Jedna multipolární buňka přijímá informace hned z několika buněk bipolárních. Skupina gangliových buněk vytváří ganglion nervi optici. Neurity gangliových buněk se potom sbíhají k papile zrakového nervu odkud pokračují kanálkem zrakového nervu do střední jámy lebni jako nervus opticus. Zde se nachází chiasma opticum, kde dochází ke křížení zrakových drah. Kříží se pouze nazální části traktu, vlákna z temporální části zůstávají nezkřížená. Za chiasmatem už jsou tyto dráhy označovány jako pravý a levý tractus opticus. Tyto svazky neuritů pokračují až do primárních zrakových center v corpus geniculatum laterale. [5, 6]

Třetí neuron zrakové dráhy začíná v zevním kolínkovitém tělísku a tvoří jej nervové buňky primárních zrakových center. Jejich neurity se zde vějířkovitě rozvětvují a vytvářejí tzv. zrakovou radiaci také zvanou Gratioletův svazek, který končí v korovém zrakovém centru, kde vzniká zrakový vjem. Toto zrakové centrum je dále propojeno s dalšími částmi mozku díky čemuž si uvědomujeme, co vidíme. [2, 6]

2. FYZIOLOGIE VIDĚNÍ

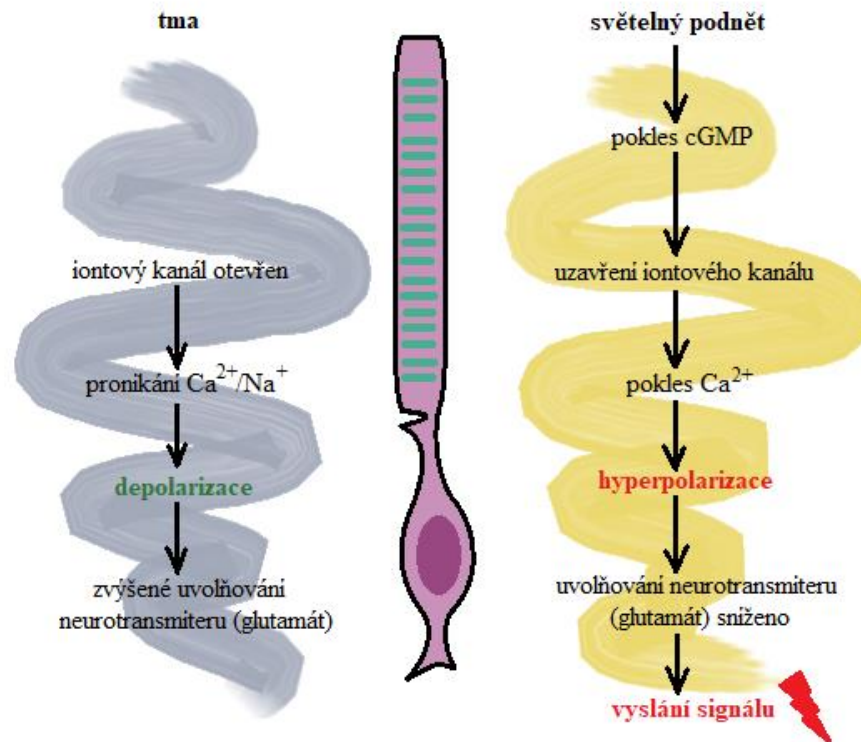
Oko je nejdůležitějším smyslovým orgánem. Pod pojem zrak spadá vnímání, barev, kontrastů, hloubky, tvarů, rozlišovací schopnost i adaptace. [6]

2.1 Fotochemie zrakových pigmentů a receptorové potenciály

Fotoreceptory sítnice obratlovců mohou reagovat na světlo, díky zrakovým pigmentům, uloženým v bi-lipidových membránových discích jejich vnějších segmentů. Zrakový pigment rhodopsin, zvaný také zrakový purpur, se skládá ze složky absorbující světlo, bílkoviny zvané opsin a chromoforu odvozeného od vitamínu A, také známého jako retinaldehyd. Vitamín A je získáván z potravy, opsin vzniká v buňkách fotoreceptorů. Asi 50 % opsinu se nachází uvnitř bilipidární membrány, která je z venku propojena krátkými bílkovinnými smyčkami. Jedna molekula rhodopsinu se skládá ze sedmi těchto transmembránových částí obklopených chromoforem (11-cis retinal) v lipidové dvojvrstvě. Každý disk vnějšího segmentu obsahuje několik tisíc molekul zrakového pigmentu. Při absorpci fotonu světla dochází k izomerizaci sítnice a v konečné fázi se rhodopsin hydrolyzuje z 11-cis formy retinalu a opsinu na trans-formu, která zahájí konformační změny v molekule a vede k blednutí pigmentu. Podstatou adaptace na tmu je potom regenerace rhodopsinu. Nejprve dochází k přeměně trans-formy vitamínu A na jeho cis-formu, dále se mění na aldehyd a v poslední fázi vzniká vazba na opsin. K tomuto ději dochází v pigmentovém epitelu sítnice a je potřeba dodávat energii ve formě adenosintrifosfátu. Při všech těchto dějích vznikají ve fotoreceptorech elektrické potenciály, které jsou bifázické. [5, 8]

Po průchodu světla přes optická média a jeho dopadu na sítnici reagují fotoreceptory hyperpolarizací. Se zvyšující se intenzitou světla se zvyšuje i receptorový potenciál. Světločivné buňky tedy reagují na světelný podnět přímo úměrně. Pokud se podnět i nadále zvyšuje dochází už pouze k prodloužení trvání potenciálu. Ve tmě proudí do otevřených kanálů stálý proud sodíkových iontů, který částečně depolarizuje fotoreceptorovou buňku. Depolarizovaný fotoreceptor tedy uvolňuje neurotransmitter (aminokyselinový glutamát) na neurony druhého řádu. Po dopadu světla jsou molekuly rhodopsinu izomerizovány na aktivní formu, dochází k transdukcii zrakového pigmentu kaskádou: foton - rhodopsin - aktivovaný rhodopsin (metarhodopsin II) - GTP vazebný

protein (transducin) - enzym hydrolyzující cGMP (cGMP-fosfodiesteráza), což vede k uzavření kationtových kanálů fotoreceptorové membrány, zastavení proudění sodíku a způsobení hyperpolarizace fotoreceptorové buněčné membrány a ukončení uvolňování neurotransmiterů do neuronů druhého řádu (obr. 3). [6, 8]



Obr. 3 – Reakce fotoreceptoru na světelné podráždění

Zrakové pigmenty čípků se od zrakového pigmentu tyčinek liší. Opsinu se podobá asi 57 % nukleových kyselin a 45 % aminokyselin. Reakce čípků na světlo je obdobná reakci tyčinek. Na regeneraci vnějšího segmentu čípků se podílejí Müllerovy buňky, které také hrají roli v regulaci pH extracelulárního prostoru. Jelikož je přenos světla energeticky vysoce náročný, slouží jako zdroj energie glukóza a glukózový cyklus, ke kterému je zapotřebí velké množství kyslíku. To je srovnatelné s kyslíkovou spotřebou mozkové tkáně. [5]

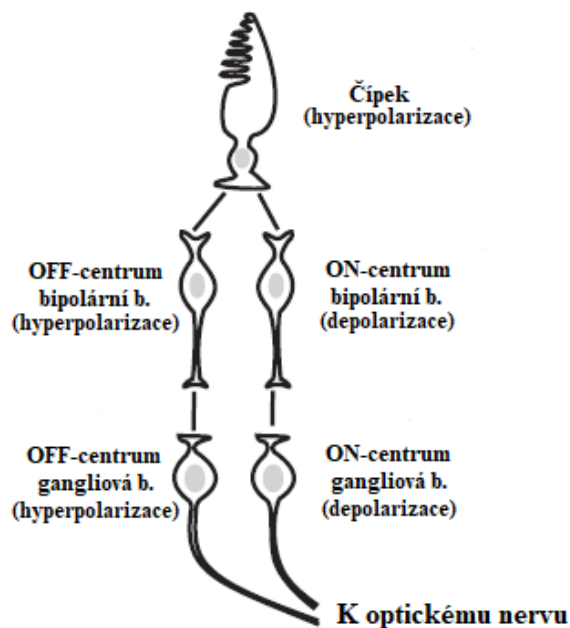
2.2 Aktivita a funkce jednotlivých buněk sítnice

Každá sítnicová buňka má při zpracování světelného signálu svou funkci a vykazuje určitou aktivitu.

Horizontální buňky tvoří synapse se smyslovými buňkami. Propojení s bipolárními buňkami probíhá přímo a také nepřímo přes horizontální buňky, které jsou známy tzv. S-potenciály. Jedná se o negativní potenciály s amplitudou 10-50 mV. Reakcí horizontálních buněk na osvětlení je hyperpolarizace. Rozlišujeme dva typy horizontálních buněk, které ale nenajdeme u všech živočichů. L-typ kóduje světlost a reaguje na celé spektrum viditelného světla bez rozdílu vlnové délky a jeho reakce se úměrně zvyšuje se zvyšující se intenzitou osvětlení. Druhý typ, C-typ horizontálních buněk, který však nebyl na sítnici savců a primátů nalezen, reaguje pouze na určitou vlnovou délku ze světelného spektra a kóduje tedy barevnost. Část těchto buněk reaguje na červené světlo depolarizací a na zelené světlo hyperpolarizací a druhá skupina těchto buněk reaguje depolarizací na žlutou barvu a hyperpolarizací na barvu modrou. Z toho tedy vyplývá, že tři typy čípků předávají informace na dva typy horizontálních buněk, které reagují oponentně. Reakcí bipolárních buněk na podráždění je potom depolarizace nebo hyperpolarizace, podle osvětlené části sítnice. Dále také můžeme na sítnici většiny obratlovců rozlišit dva druhy horizontálních buněk podle morfologie, typ B s axony a typ A bez axonů. U savců dendrity obou typů buněk, A i B, jsou napojeny na čípky, zatímco konce axonů buněk typu B se napojují na tyčinky. Horizontální buňky u savců kódují změny jasu, ale nerozlišují barvu. Regulují pouze adaptační a prostorovou odpověď čípků a bipolárních buněk. Jedná se tedy o L-typ horizontální buňky, jejichž funkce bude popsána později. V sítnici savců jsou dendrity buněk typu B hustší a napojují se na všechny čípky v dosahu svého dendritického pole. Z těchto dendritů vychází axon, který je na svém vzdáleném konci napojen na velký počet tyčinek a sbírá z nich informace. Předpokládá se, že délka a tenkost axonu zajišťuje izolaci mezi částí buňky napojenou na čípky a částí napojenou na tyčinky. Horizontální buňky typu A jsou u savců napojeny pouze na čípky, na tyčinkové fotoreceptory se nenapojují. [5, 9, 10, 11]

Po horizontálních buňkách následují *buňky bipolární*, které jsou dalším krokem v přímém přenosu informací z fotoreceptorů. Jimi přijímané signály jsou horizontálními buňkami pozměněny. Na sítnici primátů můžeme rozlišit několik druhů bipolárních buněk. Rozlišujeme bipolární buňky s ON-centrem, které se napojují na gangliové buňky s ON-centrem a také bipolární buňky s OFF-centrem napojené na gangliové buňky s OFF-centrem. Tento systém hraje důležitou roli v kódování kontrastu objektů. Elektrofyziologické výzkumy ukázaly, že buňky s ON- a OFF-centrem mají souběžné, ale oddělené signální dráhy až do zrakové kůry. Světlo, které hyperpolarizuje

fotoreceptor, aktivuje (depolarizuje) bipolární buňku s ON-centrem a inhibuje (hyperpolarizuje) OFF-centrum bipolární buňku viz obr. 4. Dopad světla na fotoreceptor vede ke snížení uvolňování neurotransmiteru, který má na buňky s ON- a OFF-centrem odlišný účinek. Stimulací okolního prostředí dochází k hyperpolarizaci horizontálních buněk a inhibici signálu jdoucího z fotoreceptoru do bipolární buňky. Tento vedlejší účinek horizontálních buněk, depolarizace receptorových potenciálů, je opačným účinkem excitačního působení světla na fotoreceptory. Síť těchto odpovědí je pak dále vedena přímo na bipolární buňky. [12]



Obr. 4 – Generování signálu [13] (upraveno)

Tyto buňky také můžeme rozlišit podle anatomické stavby. ON bipolární buňky se na ON gangliové buňky napojují dendrity dříve než OFF bipolární buňky na OFF gangliové buňky. Velikost pole, ze kterého přijímá informace axon bipolární buňky závisí na typu buněk, na které je napojen. Difuzně napojené bipolární buňky, s větším receptivním polem, se napojují na parasol gangliové buňky. Bipolární buňky s malým receptivním polem se pak napojují na midget gangliové buňky. Na sítnici primátů, ve fovee, se napojuje jedna bipolární buňka na pouze jeden čípek, směrem do periferie se pak receptivní pole bipolárních buněk zvětšují a jedna bipolární buňka přijímá informace hned z několika čípků. Na tyčinky jsou potom připojeny speciální typy bipolárních buněk, depolarizující ON-centrum bipolární buňky. [12]

Amakrinní buňky jako první generují akční potenciál. O jejich funkci toho ale není příliš známo. Jejich úlohou je pravděpodobně signalizace úrovně osvětlení sítnice. Zdá se, že jsou velice citlivé na dočasnou změnu podnětu. Podle vlastností, velikosti dendritických polí a rozvrstvení můžeme rozlišit několik desítek jejich typů. [5, 12]

Zrakový nerv se skládá z vláken *gangliových buněk*, která směřují do corpus geniculatum laterale. Zorné pole je tvořeno asi 1 milionem receptivních polí, kdy receptivní pole gangliových buněk jsou malá, kruhová, tvoří je periferie a centrum a mají od $0,5^\circ$ do 2° . Gangliové buňky přijímají pomalé a tříděné potenciály z bipolárních buněk, které jsou pozměněny aktivitou horizontálních a amakrinních buněk. Dochází zde k jejich přeměně na krátký řetězec nervových impulzů, které jsou pak dále vedeny do geniculatum laterale. Opět máme dva typy těchto buněk. Jeden na začátek osvětlení reaguje vybuzením reakce, a naopak v periférii pole vybuzení reakce značí konec osvětlení. Druhý typ potom reaguje opačně. Rozlišujeme tedy gangliové buňky s ON-centrem a OFF-centrem a depolarizace ON bipolární buňky způsobí depolarizaci ON gangliové buňky. Při osvětlení obou částí receptivního pole současně dojde k utlumení aktivity buňky. Díky elektrofyziologickým a morfologickým výzkumům, bylo zjištěno, že existují tři systémy gangliových buněk označované jako X, Y a W. V centrální části sítnice můžeme najít gangliové buňky systému X. V periférii sítnice jsou převážně buňky systému Y. Na směr pohybu nějakého předmětu v receptivním poli reagují gangliové buňky systému W. Je také prokázána spektrální citlivost gangliových buněk. Jedna část gangliových buněk, tedy reaguje na červenou barvu „on“ a na zelenou „off“ a podobně tomu je u druhé části buněk reagujících na modrou a žlutou. Odpovědi gangliových buněk jsou potom podobné S-potenciálům buněk horizontálních. Předpokládá se úbytek gangliových buněk s věkem. [5, 12]

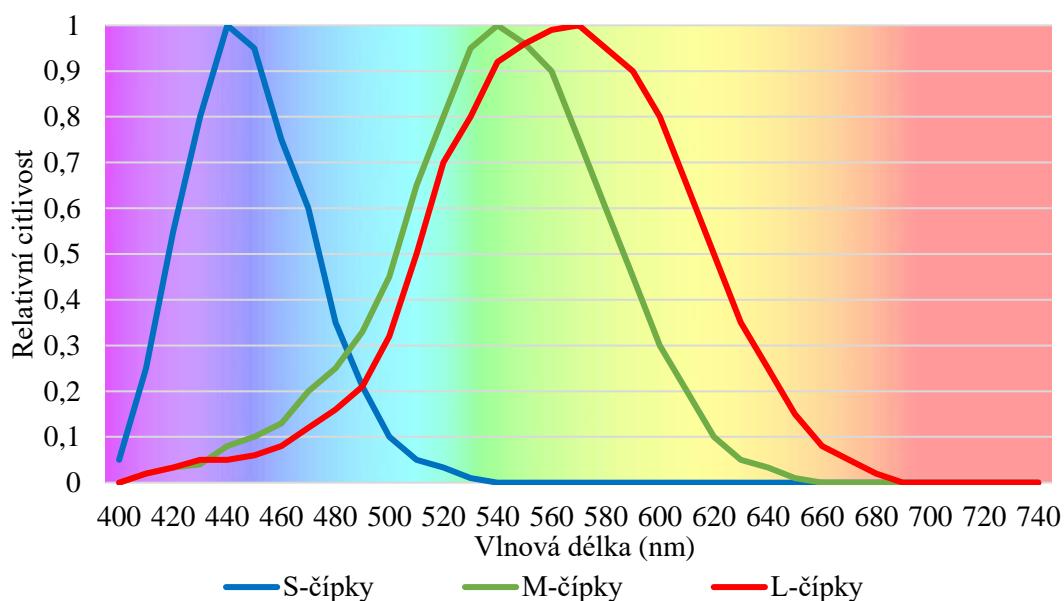
3. BARVA A BAREVNÉ VIDĚNÍ

Barva a barevný kontrast jsou pro nás v každodenním životě velice důležité. Schopnost rozlišit různé vlnové délky světla a vnímat rozdíly v odstínech definuje barevné vidění. Díky sítnicovým buňkám citlivým na tyto vlnové rozdíly je lidské oko schopno rozlišit barvy a nespočet jejich odstínů. [13]

3.1 Barevné vidění

Barevné vidění je iluze vytvořená interakcí milionů neuronů v našem mozku a dochází k němu za fotopických podmínek, tedy za světla. S klesajícím množstvím osvětlení se schopnost rozlišit barvy snižuje. Naše oko je vnímavé pro světelné paprsky o vlnové délce v rozmezí 400–760 nm. Tyčinky jsou více méně barvoslepé, barevné vidění tedy zajišťují čípky, které ke svému fungování potřebují určité množství osvětlení. V lidském oku můžeme rozlišit tři typy čípků, každý s jiným pigmentem a jinou spektrální citlivostí. Podle tohoto kritéria potom rozlišujeme L-, M- a S-čípky citlivé na dlouhé, střední a krátké vlnové délky. Kdysi bylo také používáno označení R-, G- a B-čípky, tedy red, green a blue (červená, zelená a modrá). Z důvodu vzniklých omylů, že označení určuje barvu, která excituje funkci čípku bylo od tohoto označení upuštěno. S-čípky jsou citlivé na krátké vlnové délky s absorpčním maximem 445 nm, odpovídajícím modrofialové barvě. Na opačné straně L-čípky jsou citlivé na dlouhé vlnové délky s maximem 570 nm. Tato vlnová délka odpovídá barvě zelenožluté. Třetí typ čípkového pigmentu, tedy pigmentu M-čípků, má absorpční maximum při vlnové délce 535 nm, což odpovídá žlutozelené barvě (graf č. 1). V různých zdrojích se mohou hodnoty těchto absorpčních maxim jednotlivých pigmentů o několik nanometrů lišit. Tyto tři typy čípkových pigmentů zajišťují trichromatické barevné vidění. V případě, že chybí jeden z pigmentů, např. M-čípky, výsledkem je barevný vjem s pouze dvěma proměnnými, také známý jako dichromacie. Tento stav vede k poruchám, kdy nejčastěji člověk nerozlišuje červenou a zelenou barvu, více o tomto tématu v kapitole 3.1.2. [5, 12, 14]

Graf č. 1 – Spektrální citlivost jednotlivých čípků



Lidské oko je za fotopických podmínek nejvíce citlivé na vlnovou délku 555 nm, což odpovídá žlutozelené barvě. Za skotopických podmínek, tedy za tmy, je oko nejvíce citlivé na modrozelenou barvu o vlnové délce okolo 500 nm. Zkoumáme – li rozdíl mezi prahem citlivosti na světlo a pro určitou barvu, hovoříme o fotochromatickém intervalu. [5]

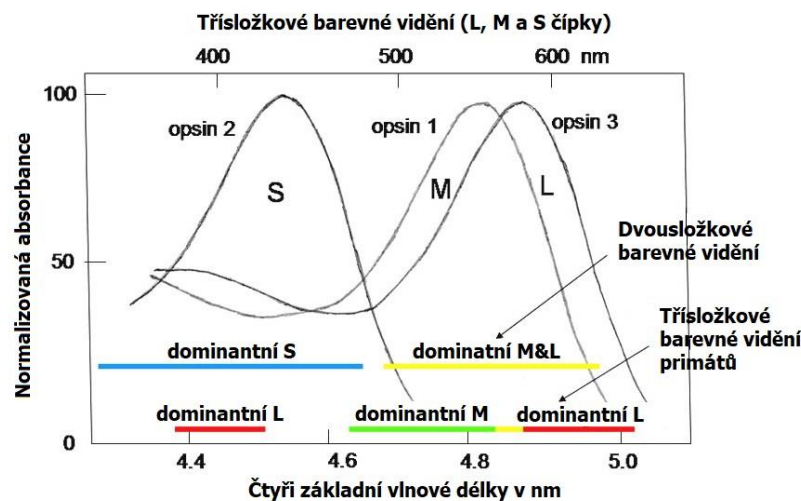
Ke zpracování barevné informace dochází v horizontálních buňkách sítnice, které reagují antagonisticky na signály přijímané z čípků a modifikují je. Do horizontální buňky přichází excitační signál z čípku a zpět je poslán signál inhibiční. Odpověď opět probíhá pomocí elektrických S-potenciálů jako reakce na stimulaci sítnice různými složkami barevného spektra. Na základě odpovědi horizontálních buněk na barevný světelný stimul rozlišujeme jejich dva hlavní fyziologické typy, L-typ (odvozeno od anglického slova „Luminosity“) reagující na osvětlení a C-typ (odvozeno od anglického slova „Chromaticity“) reagující na barvu. [5, 11, 12, 14]

Na sítnici primátů nalezneme pouze L-typ horizontálních buněk, který reaguje stupňovitě hyperpolarizací v závislosti na intenzitě a době trvání světelného podnětu. Vztah odpověď-intenzita osvětlení není u retinálních neuronů lineární a k dosažení jejího maxima dochází při jasných hodnotách osvětlení. Některé tyto buňky přijímají signály pouze z L- a M-čípků, zatímco ostatní berou informace ze všech typů, tedy L-, M- i S-čípků. [11]

3.1.1 Třísloužkové barevné vidění

U primátů se vysoká rozlišovací schopnost zraku spolu s třísloužkovým barevným viděním vyvinuly z důvodu přežití. Byla vytvořena fovea pro usnadnění achromatického vidění s vysokou rozlišovací schopností a třetí typ opsinu se vyvinul z původních savčích L-čipků a u vyšších primátů vytvořil novou dimenzi barevného vidění. Gen pro opsin L-čipků se sám duplikoval a jeden ze spárovaných genů vytvořil polymorfismus k absorbování dlouhých vlnových délek světelného spektra. Původní L-čipky se následkem této změny staly M-čipky, které jsou partnery dnešních L-čipků v detekci delších vlnových délek. [14]

V případě dvousloužkového barevného vidění může dojít k neviditelnosti předmětu z důvodu odrazení a absorbování stejného množství světla z objektu i pozadí. V případě třísloužkového vidění k tomuto problému nemůže dojít, protože vznikem L-čipků došlo k rozdělení žluté oblasti původního spektra na dva nové barevné vjemy, červenou a zelenou. Nemůže se tedy až na výjimečné případy stát, že by všechny tři typy čipků absorbovaly stejné množství světla odraženého od předmětu i pozadí. (Obr. 5) [14]

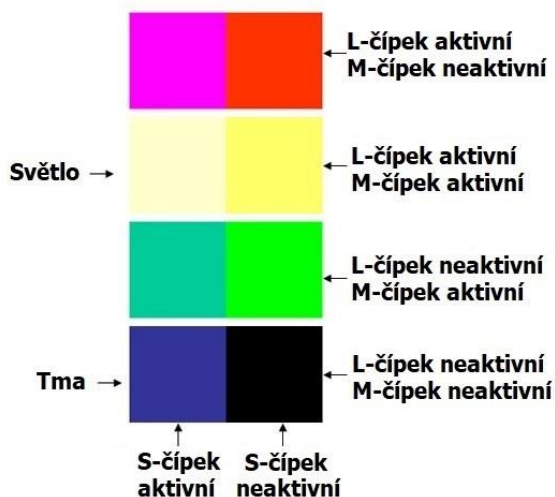


Obr. 5 – Znárodnění rozdílu v absorpci světelného spektra dvousloužkového a třísloužkového systému [14] (upraveno)

Ve fovee se gangliové buňky typu midget, které při dvousloužkovém vidění tvořily celky pouze s L-čipky, nyní napojují na L- a M-čipky a do mozku jsou vedeny dva samostatné kanály pro tyto rozdílné typy čipků a vzniká tímto další barevný

kontrast. V současné době se zdá, že midget gangliové buňky hrají roli tzv. dvojího detektoru, přispívají k vysoko kontrastnímu prostorovému achromatickému vidění a nízko kontrastnímu barevnému vidění. Podle jednoho z výzkumů jsme schopni díky gangliovým buňkám vnímat jasnost pozadí světa kolem nás. Gangliové buňky sítnice dokáží díky melanopsinu vnímat modré světlo, které je obsaženo i ve slunečním svitu. Původně se vědci domnívali, že vzruchy vytvořené modrým světlem, které je absorbováno gangliovými buňkami, nekončí v mozku ve zrakových centrech, ale že jsou pro nás neviditelné. Ukázalo se však, že tyto „třetí buňky“ hrají významnou roli za plného osvětlení a jsou díky nim nastaveny naše biologické hodiny a nejspíše jsou také zodpovědné za zornicové reflexy. Byl proveden pokus u myši s nefunkčními čípkami a tyčinkami, kdy jejich gangliové buňky byly nepoškozeny, a přitom jejich pupilární reakce na osvětlení byly téměř stejné jako u myši s normálně funkční sítnicí. Dále také byly tyto myši, které přišly o své fotoreceptory, schopny rozlišit počítačovou obrazovku zobrazující černé a bílé pruhy od pouze šedé. To naznačuje, že přítomnost melanopsinu plně stačí pro jakési schématické vidění. Někteří slepí lidé s nefunkční vnější částí sítnice, ale funkčními gangliovými buňkami s melanopsinem jsou schopni zaznamenat přítomnost intenzivního modrého světla. U plně vidoucích lidí potom na melanopsinu částečně závisí schopnost rozpoznání jasu okolí. Existují také důkazy o tom, že melanopsin přímo přispívá k barevnému vidění u člověka. [14, 15]

Evoluce tříslůžkového barevného vidění u vyšších primátů rozšířila spektrum vnímaných barev (obr. 6) a sílu spektrálního kontrastu při vnímání objektů. Původně modrožlutá forma barevného vidění byla paralelně doplněna o systém červených/zelených barev, které najdeme ve žluté spektrální oblasti s maximálním jasem. Tento barevný kontrast může přispět k rozlišení hranic v případech kdy je achromatický kontrast minimální. Aktivita tříslůžkového čípkového systému výrazně zvyšuje rozmanitost barev, které vidíme. [14]

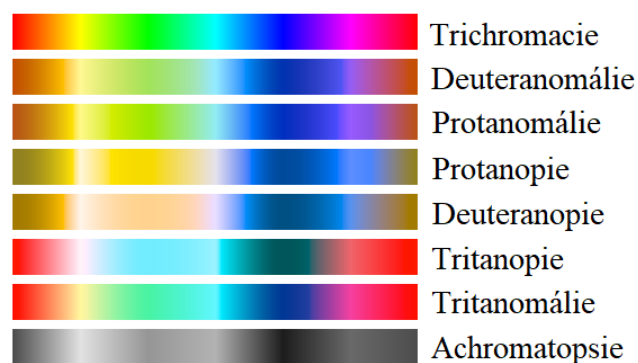


Obr. 6 – Viděné barvy díky tříslložkovému barevnému vidění s popsáním aktivity čípků [14]
(upraveno)

3.1.2 Poruchy barvocitu

Poruchy barevného vidění nebo také barvocitu můžeme rozdělit na vrozené nebo získané. Další rozdělení je podle stupně, kterým je barevné vidění postiženo a posledním dělicím kritériem je barva, kterou pacient vnímá chybně (obr. 7). Frekvence výskytu těchto poruch barvocitu je v populaci přibližně 10 %. Častěji jsou potom postiženi muži, jelikož se jedná o vady vázané na pohlaví, konkrétně chromozom X. V takovém případě se nemoc projeví u mužů a ženy jsou pouze přenašečky, nejedná-li se o dívku, jejichž oba rodiče jsou nositeli tohoto genu. Nejčastěji se vyskytující poruchou barevného vidění je anomální trichromacie, kdy lidská sítnice sice obsahuje tři typy čípků, ale citlivost jednoho z čípkových pigmentů je lehce spektrálně posunuta. Vidění je tedy trichromatické, ale je zde změna v poměru vnímání základních barev. Vrozené poruchy jsou nejčastěji vázány na poruchu ve vnímání červené a zelené barvy. U anomální trichromacie potom rozlišujeme protanomálii (snížená citlivost pro vnímání červené), deuteranomálii (snížená citlivost pro vnímání zelené) a tritanomálii (snížená citlivost pro vnímání modrofialové). Další možnou poruchou barevného vidění a jednou z běžnějších je dichromacie. Konkrétně mluvíme opět o snížené schopnosti rozlišit mezi červenou a žluto zelenou částí spektra. U takovýchto pacientů chybí na sítnici L nebo M typ čípků a oba tyto defekty jsou téměř totožné s mírnými rozdíly ve viděných barvách. U pacientů, kteří nerozlišují jednu ze základních barev potom mluvíme konkrétně o

protanopii (chybí L-čípky, nerozlišuje červenou a zelenou barvu), deuteranopii (chybí M-čípky, nevnímá rozdíl mezi zelenou a fialovou). Poslední možnou dichromacií je tritanopie (chybí S-čípky, nevnímá modrofialovou). Výskyt lidí s tímto třetím typem dichromacie je však poměrně vzácný a frekvence výskytu v populaci je pouze 0,002 %. V případě, že má člověk pouze jeden pigment, hovoříme o monochromacii. Rozlišujeme potom tyčinkové a čípkové monochromaty. Touto vadou barevného vidění trpí asi 0,003 % populace. Lidé s tyčinkovou monochromacií, také známou jako achromatopsie, mohou rozlišit tmavý objekt od světlého. Takový člověk však nerozlišuje žádnou z barev a vidí pouze ve škále šedé. V noci je ovšem jejich vidění srovnatelné s člověkem s normálním barvocitem. Čípkoví monochromati mají na sítnici kromě tyčinek obsazen i jeden čípkový pigment. Jelikož ale čípky a tyčinky pracují za jiných světelných podmínek není přítomen žádný náznak barevného vidění, jak by se dalo předpokládat. Co se získaných poruch barvocitu týče můžeme je najít u lidí s neuropatií optiku, při nejrůznějších onemocněních sítnice, ve stáří nebo jako nežádoucí vedlejší účinek při užívání některých léků. [2, 5, 12, 16]



Obr. 7 – Jednotlivé poruchy barvocitu s viděním barevného spektra seřazeny podle frekvence výskytu [17] (upraveno)

3.1.3 Tetrachromacie

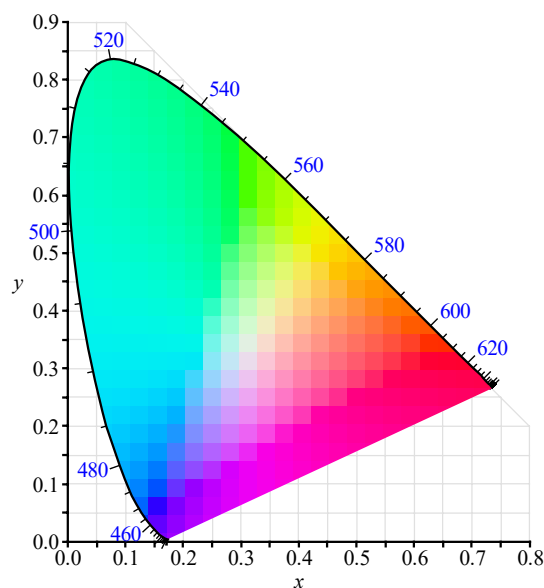
Jednou ze zvláštních anomálií, kdy je otázkou, zda se jedná opravdu o poruchu barevného vidění, je tetrachromacie. Normální lidské barevné vidění je zprostředkováno pomocí tří typů čípků na sítnici, které jsou maximálně citlivé pro krátké, střední a dlouhé vlnové délky. Podle toho tedy rozlišujeme, jak už bylo výše zmíněno, S-, M- a L-čípky. Asi 6 % mužů, ale vykazuje mírné nedostatky barevného vidění nazývané

anomální trichromacie. V takovém případě bývá maximální spektrální senzitivita L- nebo M-čípků lehce posunuta. V nejběžnějším případě zvaném deuteranomálie je M typ čípků nahrazen čípkou, které jsou spektrálně posunuty blíže k L-čípkům. V případě protanomálie jsou pak naopak L-čípky nahrazeny jinými se spektrálním posunem blíže k M-čípkům. Přibližně 12 % žen je nositelkami deficeience barevného vidění, vázané na chromozóm X, zvané anomální trichromacie, často se jedná o matku nebo dceru anomálního trichromata, které mohou být tetrachromatky. Takovéto ženy jsou totiž přenašečky onoho defektního dědičného genu, kdy jeden chromozóm X obsahuje genetické informace pro normální L- a M-čípky zatímco druhý nese informace pro spektrálně posunuté čípky. Díky náhodné inaktivaci X chromozomu, obsahuje jejich sítnice místo tří typů čípků čtyři typy. Tato skutečnost měla za následek vznik spekulací o tetrachromatickém vidění těchto žen. Tedy že jsou schopny rozlišit spektrální stimuly, na které normální trichromat nereaguje. První přišel s myšlenkou tetrachromacie u anomálních trichromatů De Vries. Existující důkazy prokazují pouze slabou tetrachromacii. Ve slabé tetrachromacii podle Jordana a Mollona existují čtyři typy čípků, ale pouze 3 postreceptorové signály. Výzkum provedený anglickými a americkými vědci v roce 2010, kdy zkoumali a porovnávali výsledky 4 různých testů provedených u skupiny lidí s protanomálií a deuteranomálií odhalil, že z 53 zkoumaných subjektů vykazovala znaky tetrachromacie pouze jedna žena. Jednalo se o nositelku deuteranomálie, u které byly pomocí molekulární analýzy odhaleny 3 typy čípků reagujících na dlouhé vlnové délky a v ostatních testech odpovídaly výsledky přítomnosti tetrachromacie. Podle vědců toto ovšem nelze jednoznačně označit za důkaz pro silnou tetrachromacii, kde by existovaly čtyři nezávislé kanály vedoucí postreceptorové signály. [12, 18]

3.2 Barva

Ve vnějším světě barva v podstatě neexistuje. Jedná se pouze o vjem vytvořený zachycením viditelné části světelného spektra na sítnici, odraženého od předmětu o určité vlnové délce a neuronovými programy, které mají za následek, že vidíme předmět o určité barvě. Barva je v našem mozku vytvořena pomocí dvou vlastností světla, energií a vlnovou délkou. Jelikož na lidské sítnici najdeme tři typy čípkových receptorů k popisu barvy nám postačí tři číselné komponenty. Tímto se zabývá věda zvaná

kolorimetrie. Záření o určité intenzitě je dáno fyzikálně definovaným spektrálním složením světla SPD (z anglického spectral power distribution). V roce 1931 Komise Internationale de L'Éclairage (CIE) přijala standardní křivky a vytvořila tak kolorimetrickou soustavu CIE. Tyto křivky určují, jak může být SPD přeměněno do sady tří čísel, která určují barvu. Barvu potom můžeme zachytit ve dvourozměrném diagramu chromatičnosti také známém jako kolorimetrický trojúhelník (obr. 8). Jedná se o množinu bodů v rovině, kdy každý je určen souřadnicemi (x, y), které vyjadřují chromatičnost (barevná jakost světla). [14, 19, 20, 21]



Obr. 8 – Chromatický diagram CIE (z roku 1931) [22]

Trichromatický CIE systém je založen na popisu barvy jako složky jasu Y a dvou přidaných složek X a Z. Hodnoty XYZ jsou kladné veličiny reprezentující toky nereálných světél a objektivně popisují libovolnou barvu. Složky lze vypočítat pomocí vzorečku:

$$X = \int_0^{\infty} F(\lambda)\bar{x}(\lambda)d\lambda$$

V tomto vzorci $F(\lambda)$ představuje relativní spektrální složení studovaného světla a \bar{x} představuje trojbarevný činitel pomocí něhož spočítáme trichromatické složky X, Y, Z a díky nim můžeme vypočítat trichromatické souřadnice ze vzorců:

$$x = \frac{X}{X+Y+Z}, y = \frac{Y}{X+Y+Z}, z = \frac{Z}{X+Y+Z}$$

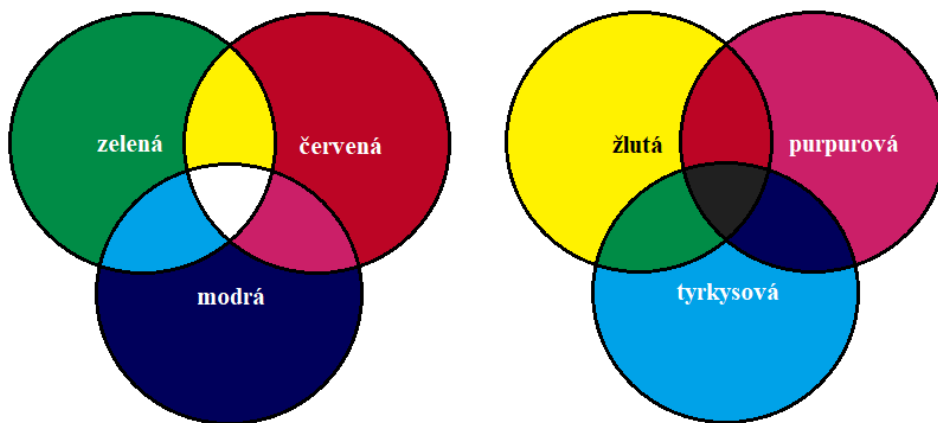
Kdy součet těchto trichromatických souřadnic je roven 1. Dosazením x, y, z do grafu získáme výslednou barvu. [21]

Velikost složek XYZ potom odpovídá fyzikální energii, ale jejich spektrální složení odpovídá barvám charakteristickým lidskému vidění. Pro barvu předmětu je potřeba znát všechny tři souřadnice, zatím co pro barvu světla stačí znát pouze dvě poměrné souřadnice. Na obvodu diagramu znázorněném křivkou černé barvy nalezneme syté spektrální barvy s označením vlnové délky. Čím blíže k bílé barvě tím méně syté jsou a směs dvou barev leží na jejich spojnicích. [19, 20, 21]

Barva je charakterizována několika vlastnostmi. Intenzita je měřena jako určitý interval toku energie elektromagnetického spektra, které je vyzařováno z povrchu nebo na něj dopadá. Pro černé barvy (hnědá, olivová) je nízká, naopak pro bělavé (pastelové barvy) vysoká. Jas je atributem zrakového vnímání, podle něhož se zdá, že předmět vyzařuje více či méně světla. Odstín je určen dominantní vlnovou délkou, díky které se barva podobá jedné z vnímaných barev. Saturace barvy neboli její sytost udává, jak moc se její chromatická část odchyluje od achromatické, bílé nebo šedé. Za normálních světelných podmínek závisí barva povrchu na několika fyzických faktorech jako je jeho struktura (matná, leštěná atd.), jeho spektrální odrazivost a geometrie a spektrální distribuci osvětlení. Stejně důležitý je i kontrast vnímaný okem a okolí předmětu. [12, 14, 19]

Základní zásadu míchání barev objevil již Sir Isaac Newton, když pomocí hranolu rozložil bílé světlo na barevné spektrum a dalším hranolem jej opět složil ve světlo bílé. Stejně reaguje na světlo i sítnice. Pokud nám na jeden fotoreceptor dopadá celé světelné spektrum výsledkem je vjem bílého světla. Pokud jsou však jednotlivé vlnové délky dostatečně odděleny vznikají jednotlivé barevné vjemy jako je červená, žlutá atd. Ve skutečnosti však můžeme vjem bílého světla vytvořit i smícháním méně barev než celého spektra, konkrétně smícháním červené, zelené a modré. V takovém případě se jedná o aditivní míchání barev. Směsí těchto tří primárních barev a změnou jejich intenzity potom můžeme vytvořit jakoukoliv spektrální barvu. Willhelm Ostwald (1921) použil aditivní směsi na rotující disky pro určení barev v geometrii trojúhelníku. Tento princip byl později převzat jako Natural Colour System (NCS). Smícháním červené a zelené potom můžeme vytvořit žlutou nebo oranžovou, a pomocí modré a žluté barvy můžeme vytvořit bílou. Ke vzniku těchto barev dochází při míchání různých barevných světél, smícháme-li však modrý a žlutý pigment opravdu dostaneme zelenou barvu, jak jsme zvyklí. Toto míchání pigmentů je pak známo jako subtraktivní míchání barev (obr. 9). Jedná se o míchání barev, ze kterých je odebrána jejich světelná složka. Modrý pigment je tady modrý, protože odráží hlavně modré světlo (částečně i zelené) a

absorbuje červenou a žlutou barvu. Žlutý pigment potom odráží převážně žluté světlo (z části i zelené) a absorbuje barvu červenou a modrou. Smícháním těchto dvou pigmentů potom dostaneme barvu zelenou, která pohltí veškeré barvy dopadajícího spektra kromě zelené, které je odražena do prostoru. Výsledná barva mísením všech pigmentů je u subtraktivního míchání černá na rozdíl od míchání aditivního, kde nám smícháním všech barevných světél vznikne bílá. [13, 14]



Obr. 9 – Aditivní a subtraktivní míchání barev

4. TEORIE BAREVNÉHO VIDĚNÍ

Teorie barevného vidění zajímaly filozofy a vědce ze všech možných oborů napříč historií. Dnes se staly studie barevného vidění ústředním tématem ve snaze pochopit chování neuronových sítí v mozku. Rozvíjely se debaty o roli barev v našem vnímání okolního světa a sebe sama a docházelo ke sporům mezi příznivci teorie barev Isaaca Newtona a Johanna Wolfganga Goetha. Už Isaac Newton naznačil, že světelné paprsky nejsou barevné. Fyzikální popis elektromagnetického záření byl vytvořen ještě před vznikem teorií barevného vidění a barvy. Newton věřil, že každé přirozené tělo odráží právě „své vlastní barvy“ výrazněji než ty ostatní, a že barva předmětu je způsobena světlem o určité vlnové délce odraženým od objektu, tedy že červená je způsobena dlouhou vlnovou délkou a modrá krátkou. Isaac Newton se více zabýval vlastnostmi světelných paprsků než barvou jako takovou. Nalezl vztahy mezi barvou a lomivostí světelných paprsků, které však mají poněkud omezenou hodnotu v předvídání vnímání barev v každodenním prostředí, ale byly spojeny s barevnou teorií té doby. Tento přístup se ukázal jako velice úspěšný v přírodních vědách. Od doby Isaaca Newtona však bylo mnoho aspektů z přírodovědného popisu světla vynecháno. Goetheho polemiku pak lze interpretovat jako nesouhlas s Newtonem, na které aspekty světla by se věda měla zaměřit. Sám zkoumal spíše jevy spojené s barvou a barevné spektrum. Jeho experimenty a koncepty však měly velký vliv spíše na umění a kulturu. [12]

Ještě předtím, než Goethe zveřejnil svou Theory of Colors, zaujaly fyziologické základy barevného vidění anglického fyzika a lékaře Thomase Younga (1773–1829). V roce 1801 prezentoval svou představu o fungování barevného vidění. Tvrdil, že je sítnice tvořena třemi druhy fotoreceptorů, kdy každý typ reaguje na jinou skupinu vlnových délek Newtonovského spektra a každá skupina odpovídá jedné ze tří primárních barev. Zdá se, že tato hypotéza o trichromacii byla vytvořená právě Youngem, když v letech 1795-1796 studoval na německé univerzitě v Göttingemu medicínu. Předpokládá se však, že původním autorem této myšlenky byl George Palmer. Už v roce 1776 zveřejnil brožuru s názvem Theory of Colors and Vision, kde vysvětluje barevné vidění pomocí tří receptorů na sítnici. Palmerovy názory a jeho hypotézy o barevném vidění a související myšlenky, že barvoslepost je způsobena chybějícím nebo defektním typem receptoru, byly diskutovány v roce 1781 v Lichtenbergově magazínu a barvoslepost byla znovu popsána v nové brožuře v roce

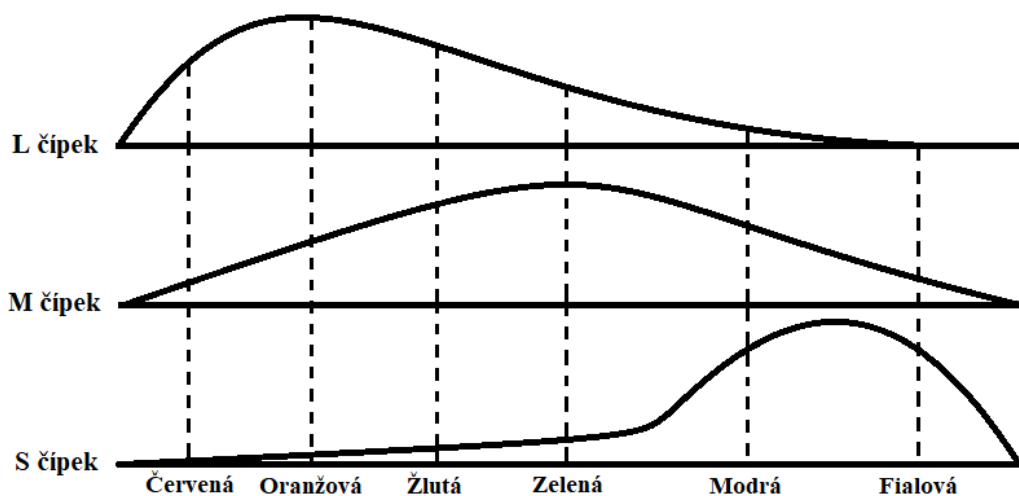
1785. Magazín se věnoval populární vědě a byl vydáván bratrem slavného profesora fyziky v Göttingenu, Georgem Christopherem Lichtenbergem (1742-1799). [12]

4.1 Young-Helmholtzova teorie

Jak už bylo výše zmíněno, již v 18. století badatelé zjistili, že smícháním tří základních barev je možno vytvořit barvu libovolnou. Základem pro vznik klíčové teorie popisující proces vnímání barev, tedy Young-Helmholtzovy teorie, také známé jako trichromatická teorie, byl právě tento poznatek. V minulosti se v souvislosti s přeměnou světla složeného z celého spektra vlnových délek na jednu vnímanou barvu podnětu braly v úvahu pouze dvě možnosti: Buď je sítnice tvořena mnoha druhy fotoreceptorů, kdy každý zpracovává jen jednu vlnovou délku, nebo je naopak na sítnici pouze jediný typ fotoreceptoru, který zachycuje světlo všech vlnových délek. Dnes je již jasné, že ani jedna varianta neodpovídá skutečnému průběhu vnímání barev a bylo zapotřebí uvažovat o kompromisním řešení. Pokud by platila první hypotéza, docházelo by při sledování barevného podnětu k aktivaci tak zanedbatelné části sítnice, že by to vedlo ke snížení kvality vidění, tedy rozlišovací schopnosti a citlivosti. V případě, že by platila druhá hypotéza, množství pohlceného pigmentu by nebylo možno vztáhnout jednoznačně ke konkrétní vlnové délce a logicky ani k barvě. [4]

Na počátku 19. století se díky myšlenkám George Palmera, že světlo je tvořeno třemi barevnými paprsky, přiblížil porozumění komplexnosti vztahu mechanismu vnímání na úrovni receptorů a světla Thomas Young. Přišel s vysvětlením, proč v našem zrakovém systému nemůže být specifický mechanismus pro vyhodnocení všech existujících barev a s argumenty, že lidské oko obsahuje pouze omezený počet typů fotoreceptorů. Podle něj každý fotoreceptor reaguje na širší pásmo vlnových délek a vnímaná barva je předurčena poměrnou mírou jejich aktivace. Podle Younga jsou jednotlivě zmíněné fotoreceptory maximálně citlivé na červené, zelené a modré světlo. O 60 let později převzal tuto teorii Hermann von Helmholtz a dále ji rozpracoval do podoby, kterou dnes známe jako Young-Helmholtzova teorie. Přibližně ve stejnou dobu se o barvu a barevné vidění začal zajímat James Clerk Maxwell, který provedl několik experimentů a položil základy pro barevnou fotografii. Helmholtzovy závěry byly postaveny na výsledcích několika psychofyzických experimentů s mísením barev, provedených pomocí jednoduché techniky vytvořené Maxwellem. Disk s výsečemi tří

barev, kdy úpravou jejich velikosti dojde při jeho otáčení ke vzniku libovolné barvy. Z těchto pokusů usoudil Helmholtz, že citlivost tří typů receptorů na různé vlnové délky se překrývá. Dokonce došel k závěru, že každý typ fotoreceptoru je citlivý pro celé světelné spektrum, tedy všechny vlnové délky, ale s různou intenzitou (obr. 10). Moderní fyziologická měření jeho odhad rozložení spektrální citlivosti jednotlivých typů receptorů do značné míry potvrdila. Helmholtz také předpokládal, že informace o barvě získané třemi typy receptorů jsou dále přenášeny třemi odpovídajícími typy neuronů do mozku, kde jsou následně zpracovány. Výsledky provedených experimentů již zmíněných badatelů vedly ke zformulování nástinu Young-Helmholtzovy teorie: „Dopadající světlo určité vlnové délky v různé míře stimuluje tři receptorové systémy na sítnici a jejich poměrná aktivace je základem pro výsledný vjem barvy [4].“ Z toho tedy vyplývá, že vjem žluté barvy vzniká vysokou mírou aktivity dvou typů fotoreceptorů citlivých zejména na dlouhé a střední vlnové délky světla, tedy L- a M-čípků a výrazně nižší mírou aktivity fotoreceptorů citlivých na krátké vlnové délky světla (S-čípky). Vjem bílé barvy potom vzniká stejnou stimulací všech tří typů fotoreceptorů. [4, 12]



Obr. 10 – Helmholtzův odhad citlivosti tří typů fotoreceptorů na různé vlnové délky světla

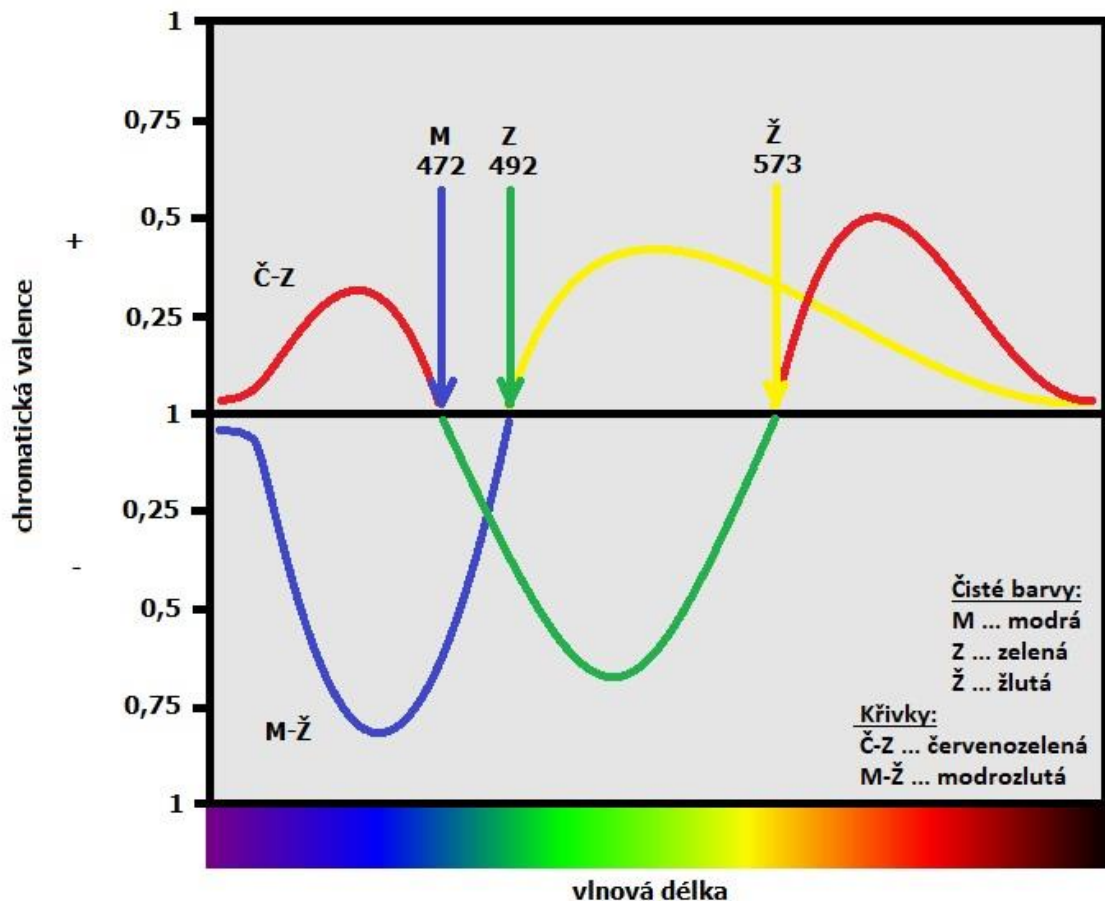
4.2 Heringova teorie oponentních procesů

Díky trichromatické teorii dokážeme pochopit některé z jevů souvisejících s vnímáním barev. Například to, že dopad dvou světel o značně odlišném spektrálním charakteru může vyvolat vjem jedné a téže barvy a také to, že máme různé formy

poruch barvocitu. Pořád ale zůstává spousta jevů, které nám tato teorie není schopna objasnit. Proto v roce 1874 přišel s návrhem nové teorie Ewald Hering, německý fyziolog. Prováděl pozorování v oblasti vnímání barev a jejich pojmenování, kdy předložil figurantům vzorník barev, ze kterých měli vybrat základní „čisté“ barvy. Tyto barvy nelze vytvořit zkombinováním barev jiných. Navzdory předpokladu, že existují tři typy fotoreceptorů dle trichromatické teorie, vybírali lidé místo tří primárních barev čtyři, červenou, zelenou, modrou a žlutou. Pomocí těchto čtyř barev je možno popsat veškeré vytvořené barevné tóny. Pokud dotyčná barva obsahuje červenou je vyloučena přítomnost barvy zelené a obdobně tomu je i při dvojici barev modré a žluté. Výše zmíněné dvojice barev jsou tedy oponentní a existují dva opoziční procesy, které jsou základem našeho barevného vidění. Hering díky těmto pokusům předpokládal, že v našem zrakovém systému je mechanismus reagující oponentně na intenzitu světla a různé vlnové délky. Tento systém je tedy podle předpokladu tvořen třemi kanály. První z nich slouží pro zpracování červené a zelené barvy, kdy při zpracování červené dochází k excitaci reakce a zelená barva způsobuje její inhibici. Druhý kanál slouží ke zpracování žluté a modré barvy, žlutá reakci excituje, modrá inhibuje reakci. Poslední, třetí kanál reaguje na černou a bílou. Vyšší intenzita světla spouští reakci a k zastavení reakce dochází absencí světla. Tyto excitační a inhibiční procesy, podle Heringa, souvisí se vznikem a rozpadem chemických látek na sítnici. [4, 14]

Neurofyziologie nebyla v Heringově době na takové úrovni a výše zmíněný mechanismus funkce nervových buněk nebyl znám. Až v roce 1944 přišel s názorem o oponenti barev a s tím související excitací a inhibicí nervových buněk švédský fyziolog Gustafa F. Gothlina, který navázal na Sheringtonovu práci, kde byla poprvé zmíněna tato myšlenka antagonismu nervových buněk. Další švédský fyziolog, nositel Nobelovy ceny a průkopník ve zkoumání odpovědi nervových buněk na spektrální stimuly na sítnici, Ragnar Granit, přišel s teorií o dominantním a modulárním barevném vidění. Podle Granita existují buňky modulární, které reagují jen na úzkou část viditelného spektra a buňky dominantní reagující na široké spektrum. Podle něj jsou do barevného vidění zapojeny právě ony modulární buňky. Nikde však nezmiňuje excitaci a inhibici. V americké studii z roku 1958 provedené Russelem DeValoise, zkoumáním reakcí opičích corpus geniculatum laterale, byla zjištěna přítomnost oněch modulárních buněk reagujících na monochromatické stimuly, ale byly zaznamenány i buňky, které reagovaly na červené světlo odpovědí a na zelené jejím zastavením. K návratu k Heringově teorii vedly až experimenty Guntera Svaetichina v roce 1956, kdy použití

skla místo kovových elektrod umožnilo získání intracelulárních reakcí horizontálních buněk a zaznamenání depolarizace a hyperpolarizace, která při extracelulárním pozorování není zřejmá. Toto zjištění vedlo rychle k návratu k myšlence, že jsou tři oponentní retinální kanály reagující na barvy červená/zelená, modrá/žlutá a bílá/černá. V padesátých letech 20. století se k teorii o oponenci vrátili ve svém psychologickém výzkumu Hurviche a Jameson. Vycházeli z informací, že vnímání „čisté“ barvy lze vyrušit přidáním barvy oponentní. Tedy, že zelená barva se ztratí, pokud na zelenožlutou posvítíme červeným světlem. Sám experiment spočíval v regulaci množství červeného světla při osvětlení předmětů jejichž barva má příměs zelené a obdobně u kombinace barev modrá/žlutá. Zjistili, že k odstranění dojmu „čisté“ barvy z podnětu se množství potřebného světla oponentní barvy mění v závislosti na vlnové délce (obr. 11). [4, 14]



Obr. 11 – Experiment Hurviche a Jamesona

Jak můžeme na obrázku 11 vidět, při nejkratších vlnových délkách, které odpovídají vjemu fialové barvy, což je kombinace barev modré a červené je zapotřebí

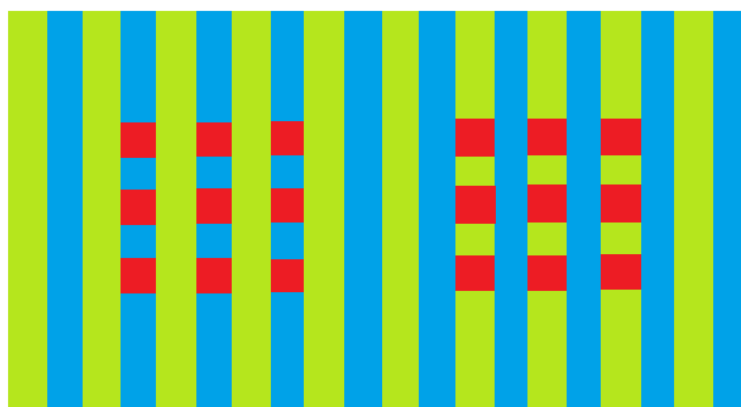
přidávat zelené světlo až přibližně k hodnotě 472 nm. Tato vlnová délka odpovídá „čisté“ modré barvě a červený vjem nám úplně vymizí. Pokud bychom i nadále přidávali zelenou začne převládat v našem vnímání. Maximální možný vjem zelené barvy je přibližně u hodnoty 520 nm, kdy musíme k jejímu vyrušení použít maximální možné množství červeného světla. Podobně tomu je i v případě modrožlutého kanálu. Vidíme zde ale rozdíl oproti křivce červenozeleňé. I při nejdelších vlnových délkách zůstává ve vnímané barvě zastoupena žlutá a není tedy možné určit přesnou spektrální pozici „čisté“ červené barvy. Díky této technice vytvořené Hurvichem a Jamesonem (1957) byla poprvé potvrzena Heringova teorie a jsme díky ní schopni určit spektrální pozici základních psychologických barev a při prezentaci světla o určité vlnové délce určit sílu oponentního procesu. [4]

Ačkoliv můžeme díky Heringově teorii vysvětlit existenci řady jevů souvisejících s vnímáním barev jako jsou paobrazy nebo párování komplementních barev u barvosleposti, chyběly fyziologické podklady. Proto v roce 1966 identifikovali DaValois, Abramov a Jacobs v corpus geniculatum laterale (CGL) makaka metodou nahrávání aktivity jednotlivých neuronů čtyři typy neuronů, které kódují barvu. První typ neuronů (+R-G) prezentací červeného světla reagoval excitací a inhibicí na zelené světlo. Druhý typ (+G-R) naopak na červené světlo reagoval inhibicí a zelené světlo u něj spouštělo excitaci. Další dva typy neuronů, tedy třetí (+B-Y) a čtvrtý (-B+Y), reagovaly obdobně jako první dva typy na modré a žluté světlo. V dalších výzkumech byl objeven oponentní systém i v gangliových buňkách na sítnici. Jak oponentní buňky CGL tak oponentní buňky na sítnici jsou charakteristicky terčovitě uspořádány. Původní znění teorie oponentních procesů lze dnes aplikovat na receptivní pole, kdy pro vnímání barev se dnes předpokládá existence speciálních receptivních polí. [4, 23]

Pro obě výše zmíněné teorie byla od poloviny 20. století nalezena celá řada fyziologických podkladů a moderní výzkumy ukázaly, že tyto teorie nejsou v rozporu. Každá z nich popisuje jinou úroveň zpracování barev ve zrakovém systému. V první fázi, kdy dochází ke zpracování informací na sítnici ve fotoreceptorech, funguje vše v souladu trichromatické teorie. V další fázi dochází k interakci mezi třemi druhy čípků a ke zpracování informací v oponentních neuronech sítnice a v CGL. Oponentní signály z L- a M-čípků jsou vedeny kanálem pro červenou a zelenou. Kanál pro modrou a žlutou přijímá signály ze všech tří typů čípků, kdy součtu M- a L-čípků tvoří oponenta čípků S. [4]

4.3 Teorie retinex

Spolu s novými objevy v oblasti neurofyziologie barevného vidění se i zájem vědců o barevné vidění rozvíjel různými směry. V roce 1958 Erwin Land, vynálezce polaroidových filtrů, slunečních brýlí a kamery polaroid, demonstroval pokus, kdy černobílý obrázek mísy osvětlil pouze dvěma barevnými světly, a i přes to vznikly na obrázku všechny barvy. Tento jev je v rozporu s dosud známými teoriemi, podle nichž je k vytvoření všech barev pomocí aditivního míchání zapotřebí tří světél se základními barvami (červeného, zeleného a modrého). Při pokusu vyndal z jednoho z těchto tří projektorů červený filtr, projektor tedy vydával pouze bílé světlo a na osvětlovaném obrázku vznikl mix barev modré, zelené a žluté. Ačkoliv mix dopadajících světél neobsahoval červenou barvu, na osvětlovaném objektu byla znatelná červená, i když ne tak výrazná a čistá, jako s červeným filtrem v projektoru. To stejné provedl i se zeleným a modrým filtrem, kdy po jeho odstranění a nahrazení bílým světlem byla na vzniklém obraze znatelná ona barva z odebraného filtru. Tento pokus vyvracel přesvědčení, že spektrální rozložení barevného předmětu a jeho zobrazení spolu úzce souvisí. Tedy že červená barva nemusí být striktně určena dlouhou vlnovou délkou, zelená barva střední a modrá krátkou vlnovou délkou světla. Land se domníval, že prokázal chybnost trichromatické teorie. Ve skutečnosti však prezentoval příklad zvláštního fenoménu, zkoumaného už Leonardem Da Vinci, kdy sousední různě barevná pole navzájem ovlivňují finální vjem dané barvy (obr. 12). Tento jev zkoumal a definoval už Goethe. Barva povrchu předmětu je ve skutečnosti produkt komplexního vnímání světelných obrazů celou sítnicí včetně periferie. [12]



Obr. 12 – Aplikace teorie retinex

Teorie retinex vyslovena Erwinem Landem je teorie lidského barevného vidění, která popisuje vnímání barev na základě celého viděného obrazu. Výsledná vnímaná barva tedy není výsledkem odpovědi jednoho typu receptoru, ale celého tripletu (L-, M- a S-čípků). Land tuto teorii nazval „Retinex“ jako zkratku slov retina (sítnice) a cortex (mozková kůra). Tyto části jsou spolu s třemi barevnými kanály zrakové dráhy zodpovědné za zpracování barevného vjemu a popisují celý mechanismus vnímání barev ve viděné scéně jako celku. Barevné vidění závisí na spektrálním rozložení světla dopadajícího na objekt a spektrálním rozložení světla odraženého od objektu. Toto spektrum charakterizuje světlo dopadající na sítnici v oku a umocňuje spektrální citlivost jednotlivých čípků na dopadající světlo. Tím vzniká určité světelné kvantum zachycené čípkou, které má vliv na přeměnu dopadajícího světla na nervový vzruch, který prochází zrakovým systémem a je dále porovnáván a zpracováván. Retinex teorii můžeme brát také jako vysvětlení stálosti barvy. Barevná stálost odkazuje na fakt, že pokud se změní osvětlení, například z namodralého denního světla na žlutočervený západ slunce, barva objektu se v závislosti na jiném rozložení barevného spektra nezmění podle předpokladu a žlutý banán zůstane v obou osvětleních žlutý. Schopnost našeho zrakového systému adaptovat se a neutralizovat účinek jiného spektrálně rozloženého osvětlení nebyla žádná z předchozích hypotéz o barevném vidění schopna vysvětlit. Na vysvětlení tohoto jevu adaptace a stálosti barvy lze však aplikovat výše zmíněnou teorii retinex. [12, 24]

Land popsál, že jednou ze základních schopností barevného vidění je schopnost předvídat světelnost. K tomuto dochází při prostorových interakcích nalezených v postreceptárních nervových procesech. V roce 1967 vytvořili Land s McCannem výpočetní model pro kalkulaci světelnosti všech polí v obraze. Model porovnává každý pixel s každým dalším pixelem obrazu. Cílem bylo vypočítat vjem ze segmentu obrazu, který vidí pozorovatel. V průběhu minulých 50 let došlo ke spoustě obměn a interpretací tohoto vzorce popisujícího tento proces, všechny s názvem „algoritmy Retinex“. Dnes už je pojem Retinex chápán jako výraz popisující počítačové algoritmy počítající vjem získaný ze světelných polí, zatímco původně označoval pouze tři světelné kanály zrakové dráhy. Poprvé byl tento výpočetní model aplikován na obraz 20x24 pixelů. Od konce 60. let došlo v počítačovém zobrazování ke značným pokrokům. Počítačová grafika je dnes všude přítomná a vytváření obrazů pomocí algoritmů Retinex se rozvíjí spolu s pokrokem v digitálním zobrazování. Důležitým rysem komplexní scény je fakt, že je málo kdy jednotně osvětlená. Stíny a

několikanásobné odrazy světla vytváří vysokou dynamiku rozsahu světla (HDR – high dynamic range) přicházejícího do našeho oka nebo kamery. Aplikace algoritmů Retinex na HDR scény se stala hlavním tématem při výzkumech. Limit v zachycení HDR scény a jeho reprodukce je tvořen optikou, konkrétně opticky účinnou částí použité optiky a její propustností. Opticky účinná část kamery a její propustnost limituje rozsah světla dopadajícího na senzor stejně jako je omezen rozsah svazku dopadajícího na sítnici v oku intraokulárními strukturami. Obsah scény ovlivňuje rozsah světla v obraze. Postreceptorové nervové procesy našeho zrakového systému kompenzují tato omezení. To vysvětluje lidské HDR vidění v porovnání s nízkým dynamickým rozsahem sítnice. Prostorový mechanismus vytvořený algoritmy Retinex hraje hlavní roli v kompenzaci oslnění a vytváří náš pocit rozsahu barev a osvětlení. Všechny variace zpracování prostoru, které napodobují naše lidské vidění, vzniklé v průběhu let byly nazývány algoritmy Retinex. [24]

ZÁVĚR

Cílem mé bakalářské práce bylo vytvořit jakýsi souhrn nejznámějších a nejzajímavějších teorií barevného vidění a najít nejnovější informace k této problematice. Klíčem k pochopení tohoto poměrně složitého tématu je znalost všech základních poznatků týkajících se ať už zrakové dráhy nebo přímo procesu vzniku zrakového vjemu a samozřejmě také barvy, které jsou uvedeny v první části práce. Každá z teorií se zaměřuje na poněkud jinou část zrakové dráhy, ve které dochází ke vzniku nebo dalšímu zpracování zrakového vjemu.

Nejznámější teorií barevného vidění je trichromatická teorie, také známá jako Young-Helmholtzova teorie. Jedná se o nejstarší teorii, která se zabývá problematikou barvocitu a zaměřuje se na sítnicovou část zrakové dráhy, kde dochází k zachycení světelného vjemu vstupujícího do oka. Podle této teorie, která byla později od svého vzniku potvrzena jako správná, najdeme na sítnici tři typy čípkového pigmentu, které zachycují a zpracovávají různé části světelného spektra.

Další teorií zmíněnou v této práci je teorie oponentních procesů, která navazuje na předešlou teorii, zaměřuje se na receptivní pole a posouvá se ve zrakové dráze hlouběji, konkrétně do zevního kolínkovitého tělíska (*corpus geniculatum laterale*). Tato teorie se zaměřuje na pochopení přeměny zrakového vjemu v této části zrakové dráhy. Stejně jako trichromatická teorie byla i tato hypotéza později potvrzena a spolu s Young-Helmholtzovou teorií jsou považovány za hlavní k vysvětlení vzniku zrakového vjemu.

Třetí teorií v řadě vybraných ke zpracování v mé práci je teorie retinex, která vysvětluje fenomén stálosti barvy a vzájemného působení sousedních barev na jejich konečný vjem. Dnes už výraz retinex chápeme spíše v souvislosti s algoritmy používanými v zobrazovacích metodách.

Myslím si, že práce pro mne byla velmi přínosná, jelikož jsem se hlouběji ponořila do tématu, které není tak často rozebíráno a dozvěděla jsem se nové a zajímavé informace související s touto problematikou. V budoucnu by práce mohla být přínosná jako přehled informací souvisejících s tímto tématem.

Seznam použité literatury

- [1] HUBEL, D. H., *Eye, brain, and Vision*, 2. vyd., New York: Henry Holt and Company, 1995, ISBN 0716760096
- [2] KVAPILÍKOVÁ, K., *Anatomie a embryologie oka*, 1. vyd., Brno: Institut pro další vzdělávání pracovníků ve zdravotnictví v Brně, 2000, ISBN 80-7013-313-9
- [3] ČÍHÁK, R., *Anatomie 3*, 2. vyd., Praha: Grada Publishing, 2009, ISBN 80-247-1132-X
- [4] ŠIKL, R., *Zrakové vnímání*, 1. vyd., Praha: Grada Publishing, 2012, ISBN 978-80-247-3029-5
- [5] SYNEK, S., SKORKOVSKÁ, Š., *Fyziologie oka a vidění*, 2. vyd., Praha: Grada Publishing, 2014, ISBN 978-80-247-3992-2
- [6] AUTRATA, R., ČERNÁ, J., *Nauka o zraku*, 1. vyd., Brno: Národní centrum ošetrovatelství a nelékařských zdravotnických oborů v Brně, 2006, ISBN 80-7013-362-7
- [7] OTRADOVEC, J., *Klinická neurooftalmologie*, 1. vyd., Praha: Grada Publishing, 2003, ISBN 80-247-0280-0
- [8] KOLB, Helga, Photoreceptors, *webvision.med.utah.edu* [online], červenec 2013/©2017 [cit. 15. 11. 2017], Dostupné z: <http://webvision.med.utah.edu/book/part-ii-anatomy-and-physiology-of-the-retina/photoreceptors/>
- [9] DARTT, D. A.: *Encyclopedia of the Eye*, Amsterdam: Elsevier, 2010, ISBN 978-0-12-374203-2
- [10] PERLMAN, Ido, KOLB, Helga, NELSON, Ralph, S-Potentials and Horizontal Cells, *webvision.med.utah.edu* [online], leden 2012/© 2017, [1. 12. 2017] Dostupné z: <http://webvision.med.utah.edu/book/part-v-phototransduction-in-rods-and-cones/horizontal-cells/>
- [11] SQUIRE, L. R., *Encyclopedia of Neuroscience*, Amsterdam: Elsevier, 2009, ISBN 978-0-08-045046-9
- [12] VALBERG, A., *Light Vision Color*, 1. vyd., New Delhi, Indie: Thomson Press, 2005, ISBN 0-470-84903-7
- [13] ROGERS, K., *The Eye: The Physiology of Human Perception*, 1. vyd., New York: Britannica Educational Publishing, 2011, ISBN 978-1-61530-255-0

- [14] GOURAS, Peter, Color vision, *webvision.med.utah.edu* [online], červenec 2009/©2017 [cit. 27. 11. 2017], Dostupné z: <http://webvision.med.utah.edu/book/part-vii-color-vision/color-vision/>
- [15] GRAHAM, Dustin M., WONG, Kwoon Y., Melanopsin-expressing, Intrinsically Photosensitive Retinal Ganglion Cells (ipRGCs), *webvision.med.utah.edu* [online], listopad 2016/©2018 [cit. 29. 1. 2018], Dostupné z: <http://webvision.med.utah.edu/book/part-ii-anatomy-and-physiology-of-the-retina/melanopsin-expressing-intrinsically-photosensitive-retinal-ganglion-cells/>
- [16] ROZSÍVAL, P., *Oční lékařství*, 1. vyd., Praha: Galén, 2006, ISBN 80-7262-404-0
- [17] https://wikisofia.cz/wiki/Porucha_barvocitu
- [18] JORDAN, G., DEEB, S. S., BOSTEN, J. M., & MOLLON, J. D., *The dimensionality of color vision in carriers of anomalous trichromacy*, *Journal of Vision*, 2010, 10(8):12, 1–19, doi:10.1167/10.8.12.
- [19] POYTON, Charles, *Frequently Asked Questions About Color* [online], březen 1997/©2017 [cit. 23. 12. 2017], Dostupné z: <http://poynton.ca/PDFs/ColorFAQ.pdf>
- [20] PLUHÁČEK, F., *Objektivní popis barev - zápisky předmětu Fyziologická optika*, Katedra optiky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc, 2015
- [21] MIŠKAŘÍK, S., *Moderní zdroje světla*, 1. vyd., Praha: SNTL – Nakladatelství technické literatury, 1979, ISBN 04-509-79
- [22] https://cs.wikipedia.org/wiki/CIE_XYZ
- [23] PLUHÁČEK, F., *Teorie barevného vidění - zápisky předmětu Fyziologická optika*, Katedra optiky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc, 2015
- [24] RONNIER, L., *Encyclopedia of Color Science and Technology*, 1. vyd., New York: Springer-Verlag New York Inc., 2016, ISBN 978-1-4419-8071-7