

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra etologie a zájmových chovů

Centrum pro výzkum chování psů



Vizuální percepce u psů

Bakalářská práce

Autor práce: Bc. Zuzana Němcová

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Ludvík Pinc, Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vizuální percepce u psů" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18. 4. 2019

Poděkování

Chtěla bych touto cestou velice poděkovat Ing. Ludvíku Pincovi, Ph.D. za odborné vedení a poskytnutí cenných rad při zpracovávání mé bakalářské práce. Rovněž bych ráda poděkovala blízkým přátelům a především své rodině za neocenitelnou podporu.

Vizuální percepce u psů

Souhrn

Tato bakalářská práce shromažďuje poznatky o anatomii zrakového orgánu a fyziologii vizuální percepce včetně konkrétních parametrů zrakového vnímání psa. Do rešerše byla zahrnuta také kapitola týkající se evoluce zrakového orgánu, která je dodnes předmětem mnoha diskuzí. Vznik oka jakožto velice složitého orgánu je častým argumentem kreacionistů proti evoluční teorii. Přestože jsou dnes vědci díky novodobým technikám mnohem blíže k pochopení evoluce oka, je toto téma stále otevřené.

Zrakový orgán psa se skládá z oční koule a přídatných ústrojí oka. Mezi střední a vnitřní vrstvou oční koule (cévnatkou a sítnicí) se nachází reflexní vrstva buněk (*tapetum lucidum*), která výrazně zlepšuje využití světla. Senzorická sítnice je členěna do deseti vrstev a obsahuje buňky pro zachycení a přenos vizuálního vjemu. Fotoreceptory pohlcují světelnou energii, kterou v rámci procesu fototransdukce přeměňují na elektrický impuls. Zrakový podnět je přenášen přes bipolární a gangliové buňky sítnice do vyšších mozkových center. V optickém chiasmatu se u psů kříží více nervových vláken (přibližně 75 %), než je tomu u člověka (50 %).

Ve srovnání s člověkem je vizuální systém psa lépe adaptován na špatné světelné podmínky, a naopak méně citlivý na vnímání barev. V sítnici psa se nachází dva typy čípků s různými absorpčními maximy, které umožňují rozlišovat mezi odstíny modré a žluté barvy. Celkové zorné pole psa je díky laterálně postaveným očím větší (240°) na rozdíl od člověka (180°). Nicméně binokulární překrytí je u psa blokováno dlouhým nosem a jeho rozsah se odhaduje na 30 až 60°. Psi lépe detekují pohybující se objekty na větší vzdálenost, při krátkých vzdálenostech obtížně zaostřují. Bylo již potvrzeno, že zraková ostrost psa je oproti člověku horší, přičemž jednou z příčin je absence žluté skvrny na sítnici.

Závěr této práce zhodnocuje dostupnost informací o vizuální percepci u psů a zároveň předkládá náměty k dalším studiím.

Klíčová slova: zrak, pes, fotoreceptory, percepce, evoluce

Visual Perception in Canines

Summary

This bachelor thesis collects findings about visual organ anatomy and visual perception physiology including specific parameters of visual perception in dog. In this review a chapter on visual organ evolution has been also included. The formation of an eye as a very complex organ is a frequent argument of creationists against evolutionary theory. Although thanks to modern techniques scientists are now much closer to understanding eye evolution, the topic is still open.

The dog's visual organ consists of the eyeball and the eye's accessory organs. Between the middle and inner layers of the eyeball (choroid and retina) there is a reflective layer of cells (*tapetum lucidum*), which significantly improves the use of light. The sensory retina is divided into ten layers and contains cells for capturing and transmitting visual perception. Photoreceptors absorb light energy, which is in the process of phototransduction converted into electrical impulse. Visual stimulus is transmitted through retinal bipolar and ganglion cells to higher brain centers. In optic chiasm, more nerve fibers (about 75 %) cross in dogs than in humans (50 %).

Compared to humans, the dog's visual system is better adapted to dim light conditions, and conversely less sensitive to color perception. In the dog's retina, there are two types of cones with different absorption maxima, which allow to discriminate between shades of blue and yellow. The overall field of view of the dog is due to laterally placed eyes larger (240°) compared to human (180°). However, the binocular overlap in the dog is blocked by long nose and its range is estimated to be from 30 to 60°. Dogs better detect moving objects at greater distances, they focus badly at short distances. It has already been confirmed that the visual acuity of the dog is worse than of the human, one of the causes is the absence of a yellow spot on the retina.

The conclusion of this work evaluates the availability of information on visual perception in canines and at the same time submits suggestions for other studies.

Keywords: vision, dog, photoreceptors, perception, evolution

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíl práce	2
3 Literární rešerše	3
3.1 Anatomie zrakového orgánu	3
3.1.1 Zevní vrstva oční koule.....	3
3.1.2 Střední vrstva oční koule	3
3.1.3 Vnitřní vrstva oční koule	4
3.1.4 Oční pozadí	6
3.1.5 Barva očí	7
3.2 Vývoj zrakového orgánu u psů	8
3.3 Přenos vizuálního vjemu.....	10
3.3.1 Zrakové receptory	10
3.3.1.1 Proces fototransdukce.....	12
3.3.1.2 Vnitřně fotosenzitivní gangliové buňky sítnice.....	13
3.3.2 Zraková dráha	14
3.3.2.1 Nervové buňky sítnice	14
3.3.2.2 Přenos vzruchu do zrakových center mozku	16
3.3.2.3 Zraková centra	17
3.4 Evoluce zrakového orgánu	18
3.4.1 Poznatky molekulární biologie	19
3.4.1.1 Geny rodiny <i>pax</i>	19
3.4.1.2 Studium čtyřhranky trojitě.....	20
3.5 Specifika vizuální percepce u psů	22
3.5.1 Citlivost na světlo	22
3.5.2 Zorné pole	23
3.5.3 Citlivost na pohyb	24
3.5.4 Ostrost vidění	25
3.5.5 Rozlišování tvarů	26
3.5.6 Vnímání jasu	27
3.5.7 Rozlišování barev	27
3.5.8 Morfologická variabilita plemen	29
4 Závěr.....	31
5 Literatura.....	32

1 Úvod

Vývojově nejpokročilejší skupinou obratlovců jsou savci. Vyznačují se dokonale vyvinutou nervovou soustavou, což úzce souvisí s rozvojem smyslových center a orgánů (Buchholtz 2009). Prioritním smyslem některých savců je právě zrak. Nejlepší barevné vidění se vyvinulo u primátů v rámci adaptace na životní podmínky, kdy zrak získal úlohu dobré orientace v prostoru a správného výběru potravy (Jacobs & Bradley 2016). Vizuální vjem není pro psa takovou předností. Hlavním smyslem psa je čich, následně sluch. Ačkoli je zrak až třetím nejvýznamnějším smyslem, v určitých kvalitách překonává zrak člověka (Atasoy 2014).

Pes domácí (*Canis familiaris*) byl domestikován přibližně před 15 000 lety (Savolainen et al. 2002; Frantz et al. 2016). Během procesu domestikace a umělé selekce na konkrétní plemena prošel vizuální systém psa mnoha změnami. Existuje přes tři sta plemen psů, která mají různá postavení očí a odlišná zorná pole. Základ zrakového orgánu však zůstal stejný a splňuje tak svou původní funkci (Serpell 2000), tj. příjem a zpracování informací z vnějšího prostředí. Pohled nebo oční kontakt lze zároveň považovat za významný dorozumívací prostředek užívaný mezi jedinci stejného i odlišného druhu. Zrakové signály jsou nedílnou součástí vnitrodruhové komunikace a jsou řazeny mezi prvky agonistického chování, např. upřený pohled značící dominanci nebo submisivní odvracení hlavy (Goddard & Beilharz 1985; Pal et al. 1998). Mezidruhová vizuální komunikace má velké uplatnění v kynologii v rámci výcviku psa, kdy se k ústním povelům přidávají gesta i mimika člověka (Somppi et al. 2012). Dnes existuje mnoho vizuálně orientovaných aktivit, které využívají zrakových schopností psů, ať už se jedná o práce policejních, vojenských, slepeckých psů nebo rozmanité psí sporty (Miller & Murphy 1995).

2 Cíl práce

Cílem práce je shromáždit informace o anatomii a fyziologii zrakového vnímání u psů a tyto zpracovat do přehledné literární rešerše.

3 Literární rešerše

3.1 Anatomie zrakového orgánu

Zrakovým orgánem je oko (viz obrázek 1), které sestává z oční koule (*bulbus oculi*) a přídatných ústrojí oka (*organa oculi accessoria*). Oční koule psa má téměř kulovitý tvar. Její velikost se liší u jednotlivých plemen, zpravidla však odpovídá 20-22 mm v průměru. Jsou rozlišovány tři soustředné vrstvy oční koule: zevní vazivová vrstva (*tunica fibrosa bulbi*), střední vaskulární vrstva (*tunica vasculosa bulbi*), vnitřní nervová vrstva (*tunica interna bulbi*) (Evans & Delahunta 2013).

3.1.1 Zevní vrstva oční koule

Zevní vazivová vrstva oční koule udržuje stálý tvar oka a chrání ho před vnějšími vlivy. Tato vrstva je tvořena průhlednou rohovkou (*cornea*) v přední části a neprůhlednou bělimou (*sclera*), která zaujímá zbylé tři čtvrtiny oční koule. Přejechod mezi těmito úseky se označuje jako *limbus corneae*. Do bělimy vstupují okohybné svaly a zrakový nerv (*nervus opticus*) (Evans & Delahunta 2013). Rohovka i bělima jsou tvořeny kolagenními a elastickými vlákny. Jejich složení je téměř identické, odlišují se pouze ve strukturním uspořádání kolagenních vláken. V rohovce jsou kolagenní fibrily sestavené do pravidelných lamel, což způsobuje průhlednost této vrstvy. Bělima je protkána kolagenními fibrilami neuspořádaně (Presland & Price 2014). Tvar a tloušťka bělimy se mění v průběhu života jedince (Malhotra et al. 2011). Průměrná povrchová plocha bělimy u psů je přibližně 12,87 ($\pm 2,24$) cm² (Gilger et al. 2005). Rohovka rovněž mění svou velikost, s přibývajícím věkem roste její tloušťka (Evans & Delahunta 2013). Kafarnik et al. (2007) udává průměrnou tloušťku rohovky 555 (± 64) μ m u psů mladších jednoho roku a 606 (± 85) μ m u starších psů.

3.1.2 Střední vrstva oční koule

Střední vrstva oční koule volně přiléhá k bělimě. Tvoří ji vaskularizovaná cévnatka (*choroidea*), která dodává kyslík a živiny do vnitřní vrstvy oční koule a směrem k přední oční komoře. V přední části oční koule cévnatka přechází v řasnaté těleso (*corpus ciliare*), někdy též nazývané ciliární těleso, které se následně spojuje s duhovkou (*iris*). Řasnaté těleso je tvořeno hladkým svalem (*musculus ciliaris*). Tento sval působí na čočku (*lens*) a umožňuje měnit její tvar při akomodaci (Presland & Price 2014).

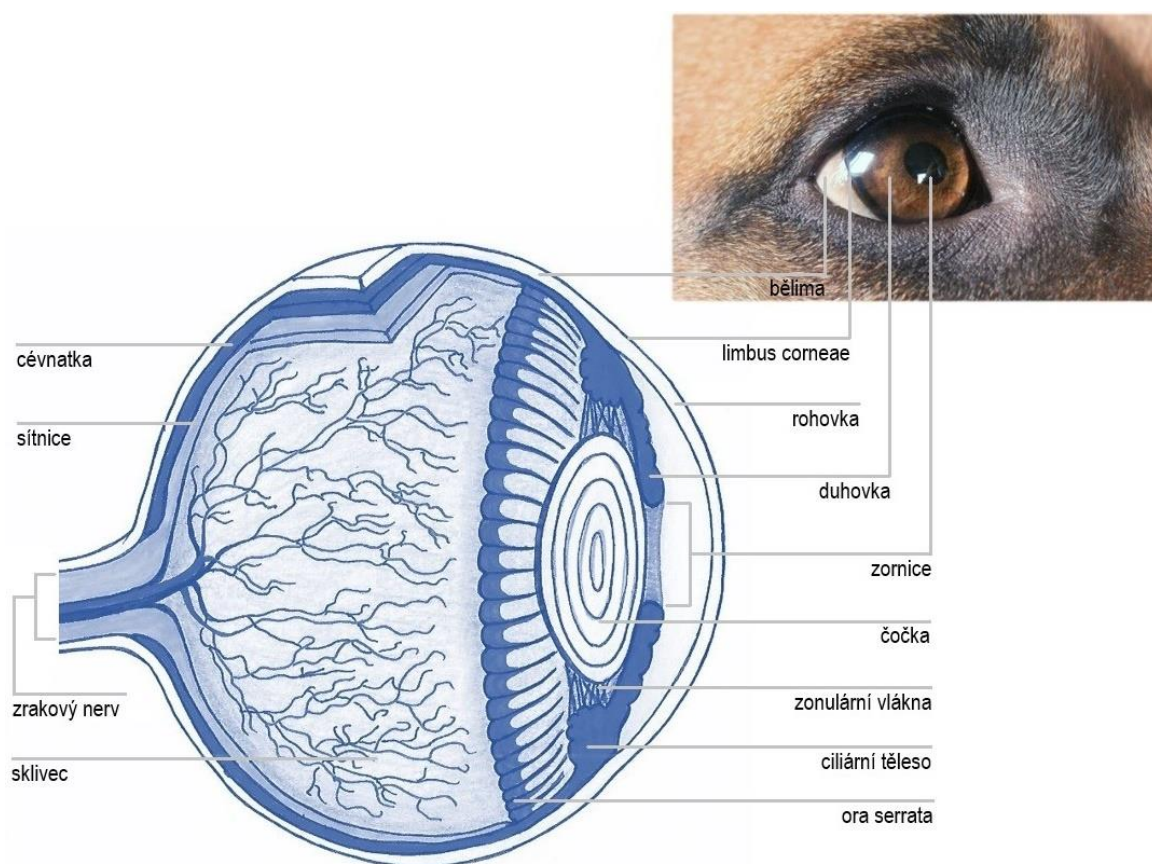
Cévnatka pokrývá stěnu oční koule od zřetkového nervu až po zubovitou linii *ora serrata* (Malhotra et al. 2011), tj. místo přechodu senzorické sítnice v epitel řasnatého tělíska (Nobeschi et al. 2006). Cévnatka tvoří základní cévní a pigmentovou tkáň střední vrstvy oční koule. Svým vnějším zdrsňeným povrchem přiléhá k bělimě. Vnitřní povrch je hladký a připojuje se k epitelu sítnice (Malhotra et al. 2011). Mezi cévnatkou a sítnicí se nachází reflexní vrstva buněk (*tapetum lucidum*), která odráží světlo zpět přes vrstvu fotoreceptorů. U psa je *tapetum lucidum* uloženo v cévnatce, mimo epitel sítnice (*choroidal tapetum lucidum*), a skládá se z protáhlých buněk (*tapetum lucidum cellulosum*) (Lesiuk & Braekevelt 1983; Ollivier et al. 2004). Duhovka je tenká, kontraktilní, pigmentovaná část oka fungující jako clona. Nachází se mezi rohovkou a čočkou a svým postavením odděluje přední oční komoru od zadní oční komory. Ve středu duhovky je otvor zvaný zornice (*pupilla*) (Malhotra et al. 2011), umožňující průnik světla do oční koule. Rozšíření zornice, tzv. mydriázu, ovládá paprskovitě uspořádané hladké svalstvo duhovky, které je inervováno sympatickými vlákny. Naproti tomu cirkulárně uspořádané hladké svalstvo duhovky způsobující zúžení zornice, tzv. miózu, je inervované parasympatickými vlákny (Smerdon 2000). Čočka je průhledná a bikonvexní struktura složená z epiteliálních a vláknitých buněk. Jelikož není prostoupěna cévami, veškeré živiny přijímá z komorové vody (Presland & Price 2014). Nezastupitelnou roli v přenosu živin a iontů mají epitelové buňky a jejich poškození může vést k zakalení čočky. Vláknité buňky probíhají přes ekvátor čočky a obsahují proteiny krystaliny, nezbytné pro zachování transparence (Long et al. 2008). K řasnatému tělesu se čočka pojí pomocí zonulárních vláken (*fibrae zonulares*) (Presland & Price 2014).

3.1.3 Vnitřní vrstva oční koule

Vnitřní nervovou vrstvu oční koule tvoří sítnice (*retina*) (Jayaram & Calder 2004), která je vzhledem k odlišné vnitřní stavbě rozlišována na přední a zadní část. Přední úsek sítnice (*pars ceca retinae*) neobsahuje světločivné receptory. Sestává z vnitřní a vnější vrstvy buněk, které pokrývají řasnaté těleso a zadní povrch duhovky. V místě *ora serrata* sítnice mění svou skladbu a přechází v zadní senzorickou zónu (*pars optica retinae*). Senzorická sítnice se rozlišuje do deseti vrstev: vrstva pigmentového epitelu, vrstva výběžků světločivných buněk, vnější membrána, vnější jaderná vrstva (jádra světločivných buněk), vnější plexiformní vrstva, vnitřní jaderná vrstva, vnitřní plexiformní vrstva, vrstva gangliových buněk, vrstva nervových vláken, vnitřní membrána (Bacha & Bacha 2012). První zmíněná epitelová vrstva je pro svoji pigmentaci označována jako retinální pigmentový epitel (RPE) (Bonilha 2014). RPE přiléhá k cévnatce a tvoří tak bariéru mezi krví a sítnicí. Jako v každé epitelové tkáni jsou tyto buňky

opatřeny bazální membránou a apikálním koncem na opačné straně, kterým regulují transport kyslíku a látek k výběžkům světločivných buněk (Pfeffer & Philp 2014). Tímto způsobem se RPE uplatňuje v regeneraci zrakového pigmentu a je tedy nepostradatelný pro vizuální vnímání (Chiba 2013). Ve vnitřních vrstvách sítnice se nervová vlákna spojují do optického disku a formují zrakový nerv (Bacha & Bacha 2012). V místě výstupu zrakového nervu se nenachází světločivné buňky, proto je tato oblast nazývána jako slepá skvrna (Mauser 2011). Úlohou zrakového nervu je přenos vizuálních impulsů ze sítnice do zrakových center v mozku (Khoshbin-e-Khoshnazar & Pizzi 2014; Kels et al. 2015).

Vnitřní prostor oční koule vyplňuje sklivec (*corpus vitreum*). Nachází se v celém prostoru mezi čočkou a sítnicí, kde zaujímá přibližně 80 % objemu psí oční koule (Labruyère et al. 2008). Sklivec je z velké části tvořen vodou (až 98 %) a sítí kolagenních vláken, s rostoucím věkem se však stává více tekutým. Kromě vody obsahuje také malé množství solí a proteinů. Jeho viskózní konzistence je podmíněna přítomností kyseliny hyaluronové. Sklivec je spojen s čočkou a epitelem řasnatého tělesa. K senzorické sítnici se pojí v místě *ora serrata* a na okraji optického disku (Malhotra et al. 2011).



Obrázek 1: Vlevo: Anatomie zrakového orgánu (autorka podle Bacha & Bacha 2012). Vpravo: Detail psího oka, plemeno: americký stafordšírský teriér (Foto: autorka).

3.1.4 Oční pozadí

Oční pozadí neboli oční fundus je část zadního oka viditelná oftalmoskopem. Utváření očního fundu je u psů velmi rozdílné. Existuje souvislost mezi barvou duhovky a vzhledem pozorovaného fundu. Byly potvrzeny i určité variace ve spojení s barvou a délkou srsti nebo se samotnou velikostí psa. Nejsou vyloučeny i individuální rozdíly (Barnett 1994; Aksoy et al. 2011).

V rámci vyšetření očního pozadí je možné vidět několik jeho částí: tapetální fundus, tj. vysoce reflektivní oblast zadního oka (*tapetum lucidum*), non-tapetální fundus (*tapetum nigrum*), optický disk a sítnicové krevní cévy (Smith 2014; Kelawala et al. 2016). Tvarové a barevné vlastnosti těchto úseků jsou téměř shodné pro obě oči, s výjimkou krevních cév, které probíhají zpravidla zrcadlově (Janssens 2002). Převážnou horní polovinu zadního oka zaujímá tapetální fundus trojúhelníkového nebo obdélníkového tvaru, zcela obklopený non-tapetálním fundem. Zóna tapetálního fundu je nejvíce vyvinutá u chrtů, málo potom u menších plemen, např. u jorkšírského teriéra nebo čivavy. Absence tapetálního fundu je běžná u merle zbarvených plemen jako je kolie, shetlie, border kolie nebo německá doga (zbarvením harlekýn). Jelikož nejsou tapetální buňky pigmentovány, odráží se zde různé vlnové délky světla vytvářející odlišné zbarvení této vrstvy. Je možné vidět barvu žlutou, zelenou, modrou, oranžovou nebo případně kombinaci těchto barev, nejčastěji však barvu žlutou se zeleným okrajem (např. u retrívrů a španělů) nebo barvu zelenou s modrým okrajem (např. u kníračů) (Janssens 2002; Granar et al. 2011; Chaudieu 2014).

Přechod mezi tapetálním a non-tapetálním fundem může být pozvolný (často u dlouhosrstých plemen) nebo ostře vymezený (zejména u krátkosrstých plemen) (Janssens 2002). Non-tapetální fundus je možné vidět okolo tapetálního fundu, nejlépe však v dolní polovině zadního oka (v oblasti pod optickým diskem). Tato nereflektivní pigmentovaná vrstva nabývá různých odstínů hnědé, šedé až černé barvy, také v závislosti na pigmentaci RPE a cévnatky (Granar et al. 2011; Sini et al. 2016). V blízkosti hranice tapetálního a non-tapetálního fundu se nachází optický disk. Může mít kulatý, oválný až nepravidelný tvar. Jeho postavení je ovlivněno pozicí optického nervu a rozměrem tapetálního fundu. Velká plemena se vyznačují posunem optického disku do tapetálního fundu. Naopak u malých plemen je optický disk umístěn níže nebo výhradně v non-tapetálním fundu. Kolem optického disku probíhají silné a tmavé sítnicové žíly společně s patnácti až dvaceti jemnými arterioly. Přítomné žíly vytváří žilní kruh v centrální části disku (Taradach & Sacré-Salem 1999; Janssens 2002; De Geyer 2012).

3.1.5 Barva očí

Zbarvení očí se výrazně liší mezi jednotlivými plemeny i mezi jednotlivci (Newkirk 2010). Za barvu očí je zodpovědný pigment melanin vytvářený ve specializovaných buňkách melanocytech. Tyto buňky se nachází zejména v přední části oka (v duhovce a řasnatém tělese), méně potom v cévnatce (Hu et al. 2008) a pigmentovém epitelu (Zhang et al. 2011; Shu et al. 2017). Barvu očí ovlivňuje výhradně pigmentace duhovky a ciliárních tkání. Distribuci pigmentu melaninu v rámci těchto tkání sledoval Newkirk (2010). K tomuto pozorování bylo použito sedmnáct psů s různě zbarvenými duhovkami, konkrétně sedm psů s modrými duhovkami, pět psů s hnědými duhovkami a pět psů s jednou modrou a jednou hnědou duhovkou. U hnědě zbarvených očí byl nalezen melanin ve stromatu duhovky a stromatu řasnatého tělesa. V duhovce byl melanin přítomen jak v přední povrchové vrstvě, tak i v zadní vrstvě. Ciliární epitel byl v místě *pars plicata*, tj. v místě spojení výběžkatého řasnatého tělesa a duhovky, nepigmentovaný. Naopak s přechodem do *pars plana*, tj. do periferní části plochého řasnatého tělesa, byla zaznamenána silná pigmentace ciliárního epitelu. U modře zbarvených očí byl ve výše uvedených místech zjištěn menší obsah melaninu s výrazným poklesem v oblasti duhovky. Také studie Prota et al. (1998) potvrzuje slabou pigmentaci v případě modré duhovky a výraznější pigmentaci v případě tmavších barev duhovky.

Pigment melanin aktivně vytváří pouze hnědou barvu a její odstíny, nikoliv však barvu modrou (McGraw et al. 2005). Oko albinotických zvířat je zcela bez pigmentu nebo jej obsahuje velmi málo (Rebsam et al. 2012), vznikající barvy jsou pak výsledkem rozptylu světla v duhovce. Intenzita rozptýleného světla je nepřímo úměrná jeho vlnové délce (Horvath 2009). Jelikož má fialové a modré světlo velmi krátkou vlnovou délkou (Imamoto & Shichida 2014), rozptyluje se podstatně více než světlo zelené, žluté a červené. Tento jev je obecně známý jako tzv. Rayleighův rozptyl. Lidské oko však více vnímá rozptýlené světlo modré ve srovnání s tím fialovým. Příčinou je dominance modrého záření ve slunečním spektru a přítomnost čípků v lidském oku, které mají právě k modrému záření zvýšenou citlivost. Vlivem těchto faktorů je pak u člověka vytvářen dojem modré barvy oblohy (Raghuprasad 2017), vody (Ohsawa et al. 2002) a mimo jiné i dojem modrého zbarvení málo pigmentované duhovky (Brown 2009).

3.2 Vývoj zrakového orgánu u psů

Vývoj zrakového orgánu u psa probíhá v prenatalním a částečně i v postnatálním období. Základy oka se začínají tvořit již během 13. dne gravidity z vyvíjejícího se předního mozku. Po obou stranách hlavové části embrya se na neurálních valech objevují oční jamky. Mezi 15. a 17. dnem gravidity se neurální valy spojují a vychlípěním očních jamek vznikají oční váčky. Tyto váčky následně interagují s hlavovým povrchovým ektodermem a na vnější straně předního mozku vytváří mírná vyklenutí tzv. oční plakody. Během 19. dne se postupnou invaginací oční plakody a očního váčku vyvíjí čočka a sítnice (Sinn & Wittbrodt 2013; Van Cruchten et al. 2017).

Čočkový váček vzniká přeměnou z povrchového epitelu, od kterého se odděluje kolem 25. dne gravidity a vytváří tak základ pro přední oční komoru. Primární čočková vlákna se začínají tvořit okolo 29. dne a postupně vyplňují primitivní čočku, která narůstá na objemu. Sekundární čočková vlákna se objevují až 40. den gravidity, avšak dorůstají po celý život (Van Cruchten et al. 2017). Vývoj přední oční komory probíhá od 32. dne a pokračuje i postnatálně. Při narození jsou rohovka a duhovka v těsném kontaktu, v průběhu rané ontogeneze se pak postupně oddělují (Samuelson & Gelatt 1984).

Oční váček dává za vznik dvoustěnnému očnímu pohárku, který se diferencuje na vnější pigmentovou vrstvu a vnitřní neurosenzorickou vrstvu. Kolem 20. dne se v buňkách očního pohárku objevují první stopy melaninu. Diferenciace primitivní sítnice na vnější a vnitřní marginální zónu probíhá během 25. dne. Přibližně 30. den gravidity axony gangliových buněk vytváří vrstvu nervových vláken. Ke 32. dni je sítnice rozlišena na vrstvu nervových vláken, vnitřní neuroblastickou vrstvu, Chievitzovu přechodnou vrstvu, proliferaci vrstvu, vnější neuroblastickou vrstvu a vnější membránu (Aguirre et al. 1972). V této době se formuje také optický nerv, který se následně spojuje s předním mozkem. Ve vnější neuroblastické zóně dochází k diferenciaci bipolárních, amakrinních a horizontálních buněk. Základy fotoreceptorů se objevují kolem 45. dne gravidity (Cook 1995). Po narození je sítnice psa stále nezralá a vývojově odpovídá sítnici lidského fétu v 3 až 4 měsíci gravidity (Van Cruchten et al. 2017). *Tapetum lucidum* bývá plně vyvinuto ve věku 4 měsíců (DeLahunta et al. 2015). Vývoj cévnatky a bělimy u psa není zatím podrobně popsán. Stejně jako u člověka jsou tyto dvě vrstvy odvozeny od mezenchymální tkáně neutrální lišty (Van Cruchten et al. 2017).

Vývoj sklivce je rozdělován do tří fází. Primární sklivec je utvářen z mezenchymálních buněk, kolagenních vláken a hyaloidních cév. V této fázi (od 25. dne) vyživuje hyaloidní tepna (*arteria hyaloidea*) také čočku a přední oční komoru. V další fázi začíná sítnice produkovat

sklivcový mok a dává za vznik sekundárnímu sklivci, který již vyplňuje celou sklivcovou dutinu. Terciální sklivec vzniká akumulací kolagenních fibril mezi ekvátorem čočky a očním pohárkem (Ozanics & Jakobiec 1982; Van Cruchten et al. 2017). Sklivec embryonálního oka je obklopen hylaidními tepnami. Tato hylaidní vaskularizace dosahuje maximálního vývoje okolo 45. dne gravidity, poté dochází k její postupné inhibici (Cook 1995).

Štěňata se jakožto mláďata altriciálního typu rodí nedokonale vyvinutá ve fázi neurální nezralosti (Czerwinski et al. 2016). V raném období ontogeneze probíhá intenzivní synaptogeneze a nervový systém se následně rychle vyvíjí (Foyer 2013). Rozvoj nervové soustavy výrazně ovlivňují také stimuly z vnějšího prostředí (Gazzano 2008). Čerstvě narozená štěňata jsou slepá, neboť mají zavřená víčka (Wilsson 2016). Ty se začínají otevírat až v druhém týdnu věku (přibližně 10. až 14. den po narození). V tomto období je zrakový orgán psa stále nedostatečně vyvinutý. Může trvat až 8 týdnů, než se rohovka stane plně transparentní a duhovka dosáhne své barvy. V dalších 6 týdnech dosahuje pes plnohodnotného vidění, které je typické pro dospělé (Van Cruchten et al. 2017).

3.3 Přenos vizuálního vjemu

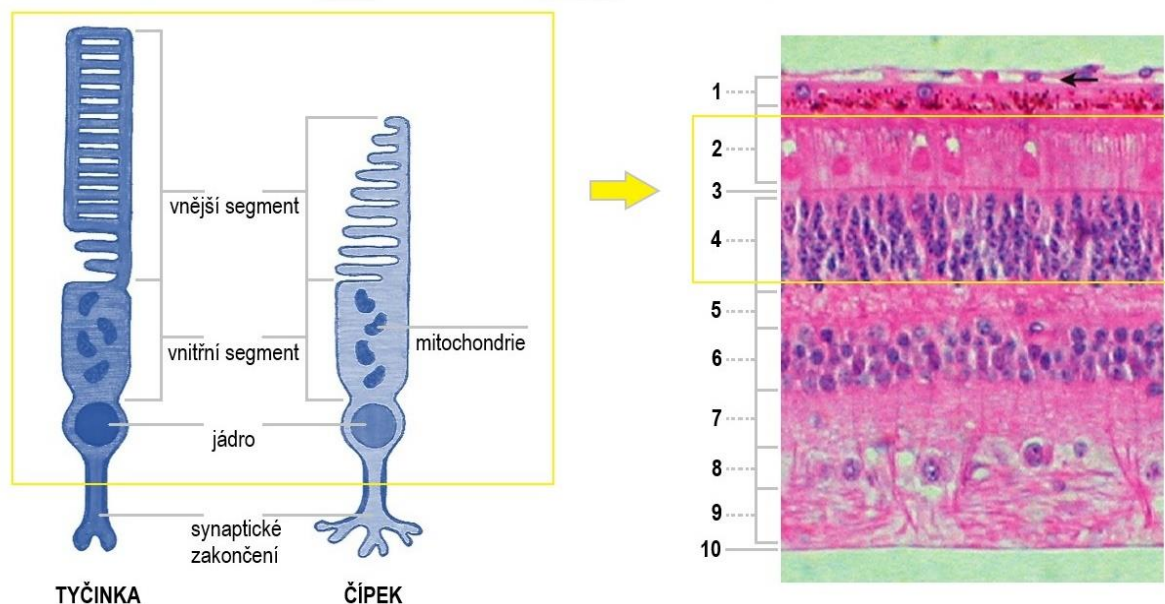
Vizuální percepce je popisována jako proces, při kterém dochází k přenosu vzruchu ze sítnice do mozku, kde je přijatá informace interpretována. Vyhodnocení vizuálního vjemu umožňuje jedinci vnímat své okolí a následně přiměřeně reagovat (Byosiére et al. 2016). Základním předpokladem pro vizuální vjem je zachycení světla vrstvou světločivných buněk. Paprsky dopadají přes rohovku do vnitřního prostředí oka, lámou se uvnitř čočky, prochází sklivcem, sítnicí a odráží se od tapetálního fundu. Fotoreceptory detekují dopadající i odrážené světlo, tudíž dobře vyvinutý tapetální fundus vyvolává druhé a zároveň účinné podráždění světločivných buněk a umožňuje tak lepší vidění za špatných světelných podmínek. Tento jev je příčinou světlkování očí ve tmě (Ollivier et al. 2004; Balakrishnan & Ashwini 2014).

3.3.1 Zrakové receptory

Z důvodů rozdílné struktury, pigmentace a funkce jsou světločivné buňky rozdělovány na tyčinky a čípky (viz obrázek 2). Dohromady představují fotosenzitivní vrstvu sítnice (Presland & Price 2014). Dominantními fotoreceptory u psa jsou tyčinky. Reagují již při nízkých intenzitách světla (skotopické vidění) a uplatňují se při detekci pohybů a tvarů za šera. Menší část senzorické sítnice zaujímají čípky. Vykazují menší citlivost ke světlu, jsou tedy zodpovědné za fotopické vidění (za denního světla). Čípky jsou základním nástrojem pro vnímání barev, a to díky své schopnosti rozlišení vlnových délek dopadajícího světla (Szél et al. 1996; Jacobs et al. 1998).

Oba typy receptorových buněk sestávají ze tří morfologicky odlišných částí: zevní fotosenzitivní oblast, oblast jádra, vnitřní oblast synaptického zakončení (tzv. sferula u tyčinek a pedikulus u čípků). Zevní oblast je dále rozlišována na vnitřní a vnější segment. V prostředí vnitřního segmentu se nachází velké množství mitochondrií, které zodpovídají za metabolismus buňky (Chen & Sampath 2013). Vnější segment obsahuje zrakový pigment umožňující absorpci světla a hraje hlavní roli při procesu fototransdukce, tj. proces transformace světelné energie na elektrické signály. Zrakový pigment je vázán na membrány, jejichž utváření se u každého typu receptorové buňky liší. Membrány u tyčinek mají diskovitý tvar a jsou oddělené od vnější cytoplazmatické membrány. V případě čípků je pigment uložen na záhybech vychlípené cytoplazmatické membrány (Fu & Yau 2007; Warrant 2015). V tyčinkách je přítomen pigment rhodopsin, který vykazuje maximální spektrální citlivost v rozmezí od 506 do 510 nm (Miller & Murphy 1995). Skládá se z bílkovinné složky opsinu a karotenové složky 11-cis-retinalu (Neitz et al. 1991). Při absorpci světla 11-cis-retinal izomeruje a zahajuje tak

proces fototransdukce. Tato nebílkovinná složka je společná pro oba typy světločivných buněk (Fu & Yau 2007).

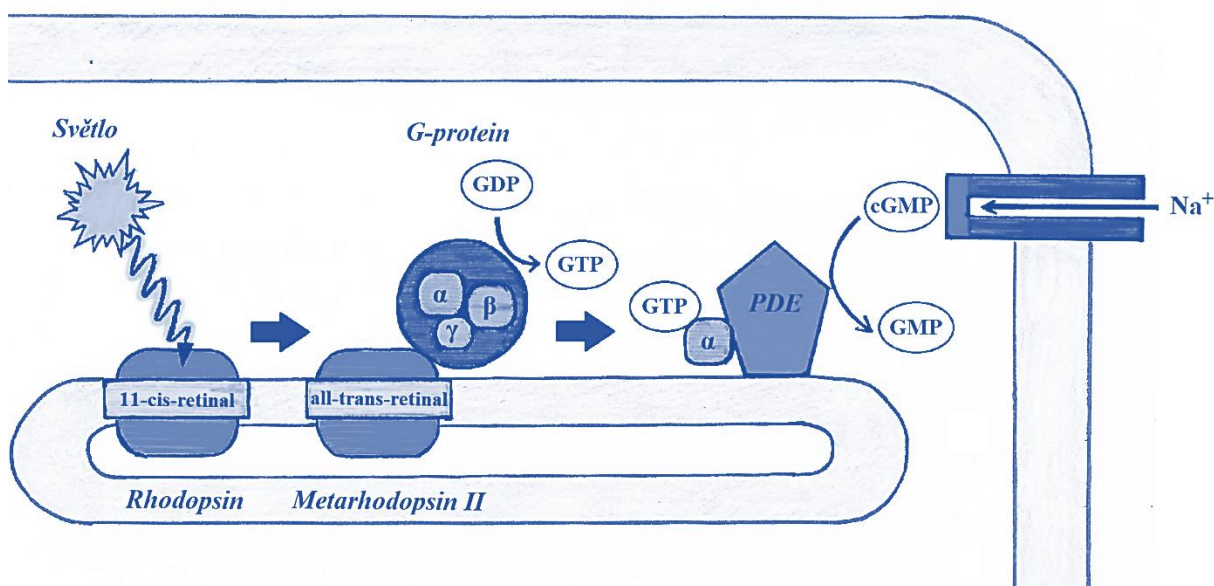


Obrázek 2: Vlevo: Struktura tyčinky a čípku (autorka podle Warrant 2015). Vpravo: Mikrografický snímek sítnice, černá šipka – vnitřní úsek cévnatky (lamina choriocapillaris), 1 – vrstva pigmentového epitelu (RPE), 2 – vrstva výběžků fotoreceptorů, 3 – vnější membrána, 4 – vnější jaderná membrána, 5 – vnější plexiformní vrstva, 6 – vnitřní jaderná vrstva, 7 – vnitřní plexiformní vrstva, 8 – vrstva gangliových buněk, 9 – vrstva nervových vláken, 10 – vnitřní membrána (Remington 2012).

Podle bílkovinné složky pigmentu můžeme rozlišovat několik typů čípků s různými absorpčními maximy. Je známým faktem, že člověk disponuje třemi typy čípků a vnímá tak barvy žlutou, modrou a červenou. V tomto případě se jedná o trichromatické vidění. U mnoha ptáků nebo ryb je známa i tetrachromacie. U většiny savců však převládá dichromatické vidění (Imamoto & Shichida 2014). Taktéž v sítnici psa jsou čípky zastoupeny ve dvou typech. Maximální spektrální citlivost prvního typu čípku se pohybuje v rozmezí od 429 do 435 nm, tyto vlnové délky jsou lidmi vnímány jako fialová barva. Druhý typ čípků vykazuje maximální spektrální citlivost při hodnotě vlnové délky 555 nm, která je spojována se žlutou barvou. Za tohoto předpokladu se viditelné spektrum psů rozděluje do dvou základních odstínů. Viditelné spektrum spojované s modrou až modrofialovou barvou (430 až 475 nm) pes pravděpodobně vnímá jako barvu modrou a viditelné spektrum zeleno-žluté, žluté až červené barvy (500 až 620 nm) pes patrně vnímá jako barvu žlutou (Miller & Murphy 1995).

3.3.1.1 Proces fototransdukce

Pro pochopení biochemického základu fototransdukce je důležité připomenout lokalizaci a funkci rhodopsinu. Tento pigment je součástí membrán vnějšího segmentu světločivných buněk, kde za přítomnosti světla spouští specifické reakce (viz obrázek 3) (Salido et al. 2017). Jedná se vlastně o transmembránový receptor, přesněji receptor spřažený s G-proteinem. Jeho struktura odpovídá sedmi propojeným α -helixům, které vytváří jeden transmembránový celek intracelulárně vázaný na G-protein. V případě rhodopsinu je G-proteinem heterotrimerní transducin (G_t). Označení G-protein bylo odvozeno od jeho schopnosti pojít se s guanosinovými nukleotidy. Převedení G-proteinu do aktivního stavu má za následek výměnu nukleotidů a šíření původního extracelulárního impulzu na jiné intracelulární dráhy (Ernst et al. 2007; Ridge & Palczewski 2007).



Obrázek 3: Zjednodušené schéma procesu fototransdukce (autorka podle Molday & Moritz 2015).

Aktivace rhodopsinu je zahájena absorpcí fotonů. Původní 11-cis-retinal izomeruje na all-trans-retinal a zároveň se mění konformace opsinu. Po několika transformačních změnách na nestabilní meziprodukty (bathorhodopsin, lumirhodopsin a metarhodopsin I) vzniká konečný produkt metarhodopsin II, který je považován za aktivní stav rhodopsinu (Yan et al. 2011). Metarhodopsin II se štěpí na opsin a all-trans-retinal, který dále interaguje s G_t . Během reakce je katalyzována změna konformace G_t , kdy na podjednotce α dochází k výměně guanosindifosfátu (GDP) za guanosintrifosfát (GTP). Tato podjednotka se s navázaným GTP odpojuje od komplexu G_t , přechází do cytoplazmy a aktivuje enzym fosfodiesterázu (PDE). PDE následně způsobuje hydrolyzaci cyklického guanosinmonofosfátu

(cGMP) na necyklický guanosinmonofosfát (GMP). Výsledné snížení hladiny cGMP vede k uzavření sodíkových iontových kanálů a hyperpolarizaci membrány fotoreceptoru. Vzruch se šíří k synapsi, kde je inhibována až zcela zastavena produkce neurotransmiteru glutamátu. Jeho nedostatek vede k depolarizaci nervových buněk v sítnici a k vytvoření akčního potenciálu pro přenos vzruchu zrakovým nervem do mozku. Bez účasti světla enzym retinal-izomeráza přeměňuje all-trans-retinal na 11-cis-retinal, přičemž vzniká původní komplex rhodopsin (Pepe 2001; Fu & Yau 2007). Proces fototransdukce je u čípků a tyčinek téměř totožný. Rozdíl spočívá v pigmentaci, kdy odlišná bílkovinná složka čípkového pigmentu způsobuje rozdíly v absorpci světla (Szél et al. 1996; Fu & Yau 2007).

3.3.1.2 Vnitřně fotosenzitivní gangliové buňky sítnice

Vytvoření zrakového vjemu není jedinou funkcí fotosenzitivních buněk. Fotoreceptory primárně umožňují vnímání světla, které ovlivňuje různé fyziologické pochody jako je režim bdění a spánku, tzv. cirkadiánní rytmus (Kumbalasiri & Provencio 2005). Na základě provedených experimentů byla vyslovena domněnka, že existuje i jiný fotosenzitivní systém, než je systém tyčinek a čípků, který určuje biologické hodiny. Při pokusech na laboratorních myších, u nichž byla geneticky podmíněna slepota, byl zjištěn zachovaný cirkadiánní rytmus navzdory ztrátě fotoreceptorů v sítnici (Foster et al. 1991). Podobné závěry prezentovali i David-Gray et al. (1998) po dokončeném experimentu na slepci egyptském. Přítomnost cirkadiánního rytmu byla pozorována také u lidí se ztrátou zraku. Czeisler et al. (1995) sledovali krevní koncentrace hormonu melatoninu, jehož syntéza je úzce spjata s 24hodinovým cyklem. Maximální produkce dosahuje melatonin v tmavé části dne, za nepřítomnosti světla. Pro tento experiment bylo vybráno jedenáct slepých pacientů různého pohlaví a šest zrakově nepostižených mužů. Následně byla u tří slepých pacientů zaznamenána světlem podmíněná suprese hormonu melatoninu a snížení jeho hladiny v krevní plazmě na hodnoty shodné s kontrolní skupinou (Czeisler et al. 1995). Zachovaný cirkadiánní rytmus nebyl jediným podkladem pro hypotézu o existenci dalšího fotosenzitivního systému. Během jiného pokusu na laboratorních myších byla sledována pupilární odezva na dopadající světlo. I přes absenci klasických fotoreceptorů v sítnici byl u myši přítomen pupilární reflex (Lucas et al. 2001).

V rámci dalších studií byl identifikován třetí typ fotosenzitivních retinálních buněk oddělený od dobře známých tyčinek a čípků. Těmito nově objevenými receptory jsou vnitřně fotosenzitivní gangliové buňky sítnice (v anglickém jazyce ipRGCs – intrinsically photosensitive retinal ganglion cells) využívající pigment melanopsin k pohlcení světla (Hankins et al. 2008). Maximální citlivost melanopsinu se pohybuje okolo 480 nm a odpovídá

modré oblasti spektra (Peirson & Foster 2006). Díky přítomnosti pigmentu jsou ipRGCs schopné vlastní fototransdukce. Do aktivovaného stavu mohou přejít přímo vnitřní aktivací nebo nepřímo pomocí vnějšího stimulu z tyčinek a čípků. Fototransdukční kaskáda ipRGCs připomíná spíše kaskádu probíhající ve fotoreceptorech u bezobratlých než kaskádu probíhající v tyčinkách a čípcích u obratlovců (Schroeder et al. 2018), a je tedy odlišná od schématu znázorněném na obrázku 3. Fototransdukce bezobratlých je zahájena absorpcí světla a aktivací pigmentu, který interaguje s G-proteinem a navozuje výměnu GDP za GTP. Podjednotka α s navázaným GTP aktivuje enzym fosfolipázu C (PCL) a dochází k hydrolýze fosfatidyl-inositoldifosfátu (PIP₂) na inositol-trifosfát (IP₃) a diacylglycerol (DAG). IP₃ proniká do cytoplasmy a otevírá vápníkové kanály, což způsobuje změnu membránového potenciálu a šíření vzruchu k synapsi v podobě depolarizace (Peirson & Foster 2006).

Vyvstává otázka, zda melanopsin přispívá k vizuální percepci nebo ji nějakým způsobem ovlivňuje. Předpokládá se, že úloha ipRGCs je při tvorbě zrakového vjemu pouze okrajová (Ecker et al. 2010). Pro získání přesnějších informací a objasnění úlohy ipRGCs je stále vyžadováno dalších studií na toto téma.

3.3.2 Zraková dráha

Přenos světelného stimulu ze sítnice do příslušných mozkových center je zprostředkován čtyřmi různými typy neuronů, přičemž první tři se nacházejí již v samotné sítnici. Primárními neurony zrakové dráhy jsou fotoreceptory (tyčinky a čípky), které přeměňují světelné podněty na elektrické signály. Vzruch je dále vertikálně přenášen přes bipolární buňky (druhý typ neuronů) ke gangliovým buňkám (třetí typ neuronů), jejichž axony se sbíhají a vystupují ze sítnice v podobě *nervus opticus*. Nervová vlákna se kříží v místě zvaném *chiasma opticum* a pokračují jako *tractus opticus* do oblasti mezimozku. Zraková dráha probíhá přes thalamový hrbolek *corpus geniculatum laterale* (CGL), kde se přepojuje na čtvrtý typ neuronu. V podobě *radiatio optica* dále vstupuje do bílé hmoty koncového mozku a vede do zrakových center v okcipitálním laloku (Georgiev 2011; Erskine & Herrera 2014).

3.3.2.1 Nervové buňky sítnice

Každá bipolární i gangliová buňka reaguje na podněty z určité oblasti sítnice, tzv. receptivního pole (RP), které lze funkčně rozdělit na centrální a periferní zónu. Středová část RP reaguje na stejný podnět antagonisticky než periferní část a vyvolává tak u neuronů opačnou odpověď (Bear et al. 2007). Na základě odlišných reakcí na světelné impulzy lze nervové buňky sítnice rozlišit na ON a OFF buňky. ON buňky přechází do excitovaného stavu

při světelném podnětu v centrální části RP a jsou inhibovány při stimulaci v periferní části RP. Mechanismus reakce OFF buněk je zcela opačný. Jejich excitační odpověď je vyvolána osvětlením periferní části RP a zastíněním centrální části RP (Westheimer 2007). Nervové buňky reagují zvláště na změny v osvětlení v rámci jednotlivých oblastí RP. V případě osvětlení celého RP jsou oba typy nervových buněk výrazně inhibovány (Bear et al. 2007).

Synapse fotoreceptorových a bipolárních buněk jsou zasazeny do vnější plexiformní vrstvy sítnice (Chen et al. 2014). Přímé spojení těchto buněk je limitováno na centrální oblast RP. Kontakt bipolárních buněk s fotoreceptory v periferní oblasti RP umožňují interneurony probíhající v horizontálním směru paralelně s povrchem sítnice, tzv. horizontální buňky (Remington 2012). Tyto buňky se mohou pojit i mezi sebou a vytvářet tak rozsáhlou síť. Přenos vzruchu horizontální sítí je pomalejší a tlumený, přesto mírně blokuje zesílené stimuly z receptivního centra (Gregg et al. 2013).

Synaptické terminály fotoreceptorů se liší ve své složitosti a schopnosti kontaktovat okolní neurony. Zatímco sferula tyčinek přechází v jeden synaptický váček, pedikulus čípků vytváří několik synaptických míst a je schopen se pojit s vyšším počtem nervových buněk (Chen & Sampath 2013). Do synaptického místa pedikulu centrálně vstupuje bipolární buňka typu ON, která je depolarizována při osvětlení čípků z centrální oblasti RP a naopak inhibována při jejich zastínění. Laterálně od bipolární buňky jsou uloženy dvě horizontální buňky. Společně tyto struktury vytváří tzv. synaptickou triádu čípku. K základní triádě se přidává také několik bipolárních buněk typu OFF přiléhajících na synaptické hřebínky. Tento typ bipolárních buněk je hyperpolarizován při stimulaci čípků z centrální oblasti RP a naopak depolarizován za tmy. Bipolární buňky čípků (typu ON/OFF) se ve vnitřních vrstvách sítnice napojují na gangliové buňky stejného funkčního typu (ON/OFF). Do sferuly tyčinky invaginují dvě středové bipolární buňky a dvě laterální horizontální buňky. Bipolární buňky tyčinek jsou všechny depolarizovány při stimulaci v centrální části RP, odpovídají tedy jako buňky typu ON (Kolb 2007; Gregg et al. 2013). Málokdy jsou v přímém spojení s gangliovými buňkami, přenos vzruchu z bipolárních buněk tyčinek do gangliových buněk obou funkčních typů zpravidla zprostředkovávají amakrinní buňky (Remington 2012). Tyto interneurony se podílejí na filtraci signálu a pravděpodobně napomáhají k zvýraznění kontrastu. Existuje několik typů amakrinních buněk. Nejpočetnější skupinou jsou AII amakrinní buňky, které kontaktují gangliové buňky přímo nebo nepřímo svou vazbou na bipolární buňky čípků (Watson 2012). Zvláštním typem jsou S1 a S2 amakrinní buňky, které zpětně inhibují bipolární buňky tyčinek.

Synaptické procesy bipolárních, amakrinních a gangliových buněk probíhají ve vnitřní plexiformní vrstvě sítnice. Gangliové buňky se svými dendrity napojují na odlišná synaptická centra a definují tak svůj funkční typ (ON/OFF). Při podráždění centrální části RP pak přechází stejně jako bipolární buňky do depolarizovaného nebo inhibovaného stavu. Kromě zmíněné klasifikace lze gangliové buňky rozlišovat podle mnoha dalších fyziologických a anatomických kritérií, např. podle velikosti, barvy, receptivního pole, rychlosti vedení vzruchu atd. (Gregg et al. 2013). Velmi používané je dělení na parvocelulární (P), magnocelulární (M) a koniocelulární (K) gangliové buňky. V sítnici převažují malé P-buňky s tenkými axony, které končí v parvocelulárních jaderných vrstvách CGL. Tyto buňky mají malá receptivní pole a reagují nepřetržitě po celou dobu trvání stimulu. Umožňují tak zachytit detailní informace o pozorovaném obrazu (vysoká ostrost) a jeho barevném rozlišení. Méně početné jsou velké M-buňky, jejichž axony vedou do magnocelulárních jaderných vrstev CGL. M-buňky se vyznačují velkými receptivními poli a přechodnou odpovědí na příchozí podnět. Proces reakce a přenosu vzruchu je však mnohem rychlejší než u P-buněk. Tento magnocelulární systém slouží především k detekci pohybu. Nejtenčí axony mají gangliové buňky typu K. Kromě jaderných vrstev CGL vstupují také do dalších struktur středního mozku a uplatňují se tak například při pupilárním reflexu (Nelson 2007; Remington 2012).

3.3.2.2 Přenos vzruchu do zrakových center mozku

Axony gangliových buněk opouští sítnici v podobě *nervus opticus* a pokračují k vyšším mozkovým drahám. Na rozdíl od jiných sítnicových neuronů jsou gangliové buňky schopny vést vzruch na poměrně dlouhou vzdálenost. Při komunikaci se zrakovými centry se uplatňuje excitační neurotransmiter glutamát, kterého využívá většina gangliových buněk (Gregg et al. 2013). Každý zrakový nerv obsahuje axony z temporálních (laterálních) a nazálních (mediálních) kvadrantů sítnice. Svazky nervových vláken se setkávají v chiasmatu v blízkosti hypofýzy a částečně se překřížují. U člověka se kříží 50 % ze všech vláken. Tato křížící se vlákna vedou z nazálních oblastí sítnice a nesou informaci z temporální oblasti zorného pole. Za chiasmatem potom přechází do kontralaterálního *tractus opticus*. Naopak druhá polovina vláken z temporálních oblastí sítnice nesoucí informaci z nazální oblasti zorného pole pokračuje nezkřížená do ipsilaterálního traktu (Prasad & Galetta 2011).

U některých druhů zvířat včetně psa dochází k překřížení většího množství vláken, např. 67 % ze všech vláken se kříží u kočky, 80 % až 90 % u ovce, skotu a koně. Podle některých zdrojů se v chiasmatu psa potkává 75 % až 80 % vláken (DeLahunta & Cummings 1967; Dell'Osso et al. 1999), novější zdroje se ovšem shodují na nižší hodnotě,

tj. 75 % (Maggs et al. 2007; Uemura 2015). U psa tedy dochází k tomu, že zraková centra v levém okcipitálním laloku zpracovávají větší část pravého zorného pole (75 %) prostřednictvím pravého oka a menší část pravého zorného pole (25 %) prostřednictvím levého oka (Herrera 2008).

Tractus opticus se v thalamu rozvětňuje na *radix lateralis* vstupující do CGL a slabší *radix medialis* vedoucí do oblasti mezimozku (Prasad & Galetta 2011). Nervová vlákna jsou již v *tractus opticus* přesně uspořádána pro odpovídající pozici v CGL. Všechny podněty pocházející z pravého zorného pole se pak promítají do levé mozkové hemisféry, naopak podněty získané z levého zorného pole zpracovává pravá mozková hemisféra (McCaa 1982). Jaderná struktura CGL je organizována do šesti vrstev, které jsou označovány čísly 1 až 6 směrem od nejventrálnější k nejdorzálnější straně. Vrstvy 1-2 jsou nazývány jako magnocelulární a obsahují především velké M-neurony. Zbývající vrstvy 3-6 jsou součástí parvocelulárního systému a jsou konečnou stanicí zejména pro tenké axony P-buněk (Prasad & Galetta, 2011). Nezkřížená vlákna z temporálních částí sítnice vedou do vrstev 2, 3 a 5, zatímco zkřížená vlákna z nazálních částí sítnice končí ve vrstvách 1, 4 a 6 (Georgiev 2011). Neurony vycházející z CGL jsou seskupeny do dvou svazků *radiatio optica* mířící do okcipitálního laloku. Parietální (horní) část svazku prochází parietálním lalokem. Temporální (dolní) radiace se nejprve otáčí zadním směrem, vytváří Meyerovu kličku a poté probíhá přes temporální lalok (Prasad & Galetta 2011).

3.3.2.3 Zraková centra

Axony nervových vláken směřují do šedé mozkové kůry, která je podle Brodmanna členěna do 11 okrsků a 52 oblastí. Zraková centra se nachází v okrsku okcipitálního laloku a zaujímají zde tři oblasti (area 17, 18, 19). Primární zraková kůra (area 17) je z velké části zasazena do oblasti týlního žlábků (*sulcus calcarinus*), přitom částečně zasahuje až na plochu zevní hemisféry. Do těchto míst vstupují nervová vlákna v podobě *radiatio optica* a přináší informace jak z pravého, tak levého oka (Georgiev 2011). Primární zraková kůra je odpovědná za zhodnocení základních zrakových informací (detekce tvaru, barvy nebo pohybu). Nervová vlákna dále směřují do oblasti sekundární zrakové kůry (area 18, 19), která z obou stran přiléhá k primárnímu zrakovému poli. Sekundární zrakové centrum je jinak nazýváno jako asociační, neboť slouží ke komplexní analýze zrakových informací. Dochází zde především ke třídění zrakových vjemů a jejich srovnávání se zrakovou pamětí (Prasad & Galetta 2011; Swinton & Thomas 2014).

3.4 Evoluce zrakového orgánu

Tato podkapitola zmiňuje pojmy týkající se anatomie zrakového orgánu a fyziologie vizuální percepce, nicméně tyto výrazy podrobněji nevysvětluje. Z tohoto důvodu nebyla postavena na začátek bakalářské práce, ale navazuje na předchozí podkapitoly rešerše, které se zmíněnými pojmy zabývají.

Průběh evoluce zrakového orgánu patří mezi opakovaně studovaná témata, která nejsou vědcům dosud plně objasněna. Charles Darwin ve své knize O původu druhů z roku 1859 označuje složité oko jako naprosto dokonalý orgán a jen obtížně popisuje možné způsoby jeho vzniku. I v tomto případě ale Darwin zastává názor, že oko vzniklo na základě přírodního výběru v průběhu evoluce. Tyto poznatky však uvádí s nejistotou ve zvláštní kapitole „Úskalí teorie“ (Gehring 2010). V obraně před nesouhlasnými názory kreacionistů Darwin (1859) vyslovuje následující argumenty:

„Rozum mi říká, že můžeme-li dokázat existenci četných stupňů mezi dokonalým a složitým okem a okem velmi nedokonalým a jednoduchým, přičemž každý stupeň je svému majiteli prospěšný (což určitě dokázat lze), a jestliže je oko sebemeně proměnlivé a jeho odchylky jsou dědičné, a mohou-li takovéto odchylky být za měnících se podmínek pro živočicha prospěšné, pak lze sotva pochyby o tom, že by mohlo dokonalé a složité oko vzniknout prostřednictvím přírodního výběru, považovat za rozvracející naši teorii, i když se v naší představě zdají být nepřekonatelné.“

Od 19. století proběhlo mnoho studií, které přiblížily vědce k rozluštění pravého původu zrakového orgánu. Přesto zůstává stále aktuální Darwinova představa, že nejjednodušší oko sestává ze dvou buněk, tj. buňky fotoreceptorové a buňky pigmentové (Ohuchi 2013). Takovéto primitivní oko bylo později objeveno u ploštěnek a larválního stádia (trochofory) některých kroužkovců či měkkýšů (Gehring 2010). V určitých případech lze také uvažovat o existenci jednobuněčného oka obsahujícího obě potřebné části, např. u ploštěnky *Polycelis auricularia* probíhá diferenciace zmíněných dvou základních buněk právě z jedné společné prekurzorové buňky (Takeda 2009). Fotoreceptorové a pigmentové buňky se obvykle dále seskupují do zvláštních vrstev, např. v sítnici obratlovců lze rozlišit vrstvu světločivných buněk a vrstvu pigmentového epitelu. Velkým krokem vpřed v evoluci zrakového orgánu bylo vytvoření dalších specializovaných částí oka, zejména vznik čočky a rohovky. Tyto struktury významně zkvalitnily vizuální vnímání daného jedince, především díky soustředění většího množství

světla na fotoreceptorové vrstvy (Nilsson & Pelger 1994). Překvapivě je možné tvrdit, že složitost zrakového orgánu není úzce spjata s celkovou vyspělostí organismu, jelikož pokročilé oko s čočkou je přítomno nejen u obratlovců, ale i u vývojově nižších organismů, např. žahavců nebo korýšů (Schoenemann 2012; Bielecki et al. 2014; Picciani et al. 2018).

3.4.1 Poznatky molekulární biologie

Zásadním mezníkem pro studium evoluce očí bylo období vzniku nových vědních disciplín, ke kterému se vážou i nové objevy. Právě molekulární biologie a genetika umožnily zkoumat podstatu buněk na molekulární úrovni a sledovat jednotlivé geny zodpovědné za vývoj a funkci zrakového orgánu. Vzhledem ke značným rozdílům v morfologii a složitosti oka mezi živočichy se nejprve předpokládalo, že oko vzniklo v průběhu evoluce několikrát (čtyřicetkrát až šedesátkrát) a nezávisle (Salvini-Plawen & Mayr 1977; Gehring 2012). Velké odlišnosti byly objeveny také v rámci jednoho kmene – na úrovni měkkýšů lze rozeznat několik typů očí na různém stupni vývoje, např. primitivní oko loďenky, komorové oko hlavonožců nebo zvláštní zrcadlové oko mlže hřebenatky (Gehring 2010). Pomocí metod molekulární biologie byly provedeny detailní analýzy, které teorii polyfyletického původu očí zpočátku podpořily. Konkrétně analýzy krystalinů z různých čoček prokázaly, že se jedná o nepříbuzné a často druhově specifické proteiny (Tomarev 1996).

3.4.1.1 Geny rodiny *pax*

Myšlenku o nezávislém původu různých typů očí v polovině 90. let vyvrátil objev genu *pax6*, který je považován za regulátor procesu tvorby oka u obratlovců, hlavonožců i hmyzu. Výsledky provedených výzkumů odhalily, že pouze malá skupina transkripčních faktorů kódovaná zejména geny rodiny *pax* řídí vývoj většiny očí (Irvine et al. 2008; Luan et al. 2014; Yoshida et al. 2015). Bizarní experiment proběhl mezi dvěma modelovými organismy – octomilkou a myší. Důležitým společným znakem těchto organismů byl výskyt homologických genů, jejichž mutace způsobuje absenci očí – *eyeless* u octomilky a *pax6* u myši. Vnesením myšního *pax6* genu do genomu octomilky a zajištěním jeho exprese na nestandardních místech byl podmíněn vývoj ektopických očí na křídlech, nohou a tykadlech (Clements 2009; Weasner 2009; Suzuki 2016). Možným vysvětlením existence blízce příbuzných či dokonce navzájem zastupitelných genů u obratlovců a bezobratlých je právě monofyletický původ očí. Na základě těchto poznatků je podporován názor, že se všechny oči vyvinuly z primitivního oka, které využívalo předchůdce dnešních *pax* genů (Arendt 2002).

3.4.1.2 Studium čtyřhranky trojité

K zajímavým zjištěním došli vědci z Ústavu molekulární genetiky Akademie věd České republiky ve spolupráci se zahraničními kolegy při provádění experimentů na čtyřhrance trojité (*Tripedalia cystophora*). Právě pokusy na čtyřhrance přinesly nečekaná odhalení a tento živočich se stal výjimečným modelem pro studium evoluce očí (Kozmik et al. 2009; Nielsen et al. 2019). I přes svou velikost (kolem 1 cm) žije tato medúza dravým způsobem života a k vyhledávání kořisti využívá právě svůj dobrý zrak. Zrakový orgánem čtyřhranky je tzv. rhopalium složené z šesti drobných oček tří odlišných typů (dvě primitivní jamkovité oči bez čočky, dvě větší štěrbínovité oči a dvě komplexní oči s čočkou). Jelikož mají čtyřhranky tetradální symetrii, jsou vybaveny čtyřmi rhopalii (jedním v každé ze čtyř částí zvonu), tzn. celkem dvaceti čtyřmi oky (Bielecki et al. 2014).

Před samotnými experimenty byl položen námět, že by již zmiňovaný gen *pax6* mohl hrát klíčovou roli i při vývoji rhopalií. Kozmik et al. (2003) ale zjistili, že čtyřhranka gen *pax6* zcela postrádá a místo něj se uplatňuje evolučně starobylý gen *paxB*, který mimo vývoje zrakového orgánu ovlivňuje také tvorbu sluchového a rovnovážného ústrojí u pokročilejších živočichů. Podle Kozmika et al. (2003) původně existoval pouze gen *paxB*, který se u vyspělejších živočichů zdvojnásobil a jeho kopie *pax2* a *pax6* začaly plnit zcela odlišnou úlohu. Gen *pax6* se stal nezbytným pro vývoj očí, zatímco gen *pax2* tuto funkci ztratil a stal se řídicím genem pro vývoj vnitřního ucha. Tyto převratné výsledky poukázaly na společný základ oka a ucha a zároveň vysvětlují, proč v případě dědičných nemocí může porucha jednoho genu způsobit poškození zraku i sluchu.

Z provedených studií lze předpokládat, že většina očí má společný genetický základ, nicméně jejich stavební prvky se zásadně liší. Přestože byl opsin shledán jako univerzální světločivný pigment přítomný ve většině očí, jím iniciované fototransdukční kaskády jsou výrazně specifické jak pro obratlovce, tak pro bezobratlé (Plachetzki 2007; Nilsson & Arendt 2008). Pro obratlovce jsou typické ciliární fotoreceptory, jejichž fototransdukční kaskáda využívá G-proteinu transducinu a enzymu PDE pro přeměnu cGMP na GMP. Naproti tomu rhabdomerické fotoreceptory bezobratlých disponují zcela jiným typem G proteinu a v důsledku hydrolytické činnosti enzymu PCL dochází k jiným látkovým přeměnám (Arendt 2001; Lamb et al. 2017). V závěru fototransdukční kaskády se u obratlovců zvyšuje membránový potenciál (hyperpolarizace), zatímco u bezobratlých se snižuje (depolarizace). Odlišnosti se netýkají pouze fotoreceptorů, ale i stínících buněk, a to v typu jejich pigmentu. Základním stínícím pigmentem v oku obratlovců je melanin, kdežto bezobratlí využívají

ommochromy a pteridiny (Vopalensky 2009). S ohledem na tyto skutečnosti je kladena otázka, jak může docházet k expresi podobných genů regulujících vývoj oka u dalece nepříbuzných organismů s rozdílnou stavbou oka a s jinými fototransdukčními mechanismy využívající různé proteiny. K překvapivým závěrům dospěli Kozmik et al. (2008) v rámci svého dalšího experimentu na čtyřhrance trojitě. U tohoto bezobratlého živočicha byl zjištěn pigment melanin a ciliární fotoreceptory. Také fototransdukční kaskáda využívající enzym PDE připomínala spíše kaskádu u obratlovců. Vzhledem k velké fylogenetické vzdálenosti čtyřhranky a obratlovců Kozmik et al. (2008) preferují hypotézu o paralelní evoluci zrakového orgánu, kdy pod vlivem selekčního tlaku došlo k upřednostnění podobných genů a vytvoření podobných znaků u nepříbuzných organismů, čímž zároveň podporují myšlenku, že evoluce zrakového orgánu probíhala nezávisle na sobě.

3.5 Specifika vizuální percepce u psů

Tato podkapitola má za úkol představit základní specifika vizuální percepce s ohledem na možnosti psa. V závěru podkapitoly jsou nejdůležitější poznatky shrnuty v tabulce 1.

3.5.1 Citlivost na světlo

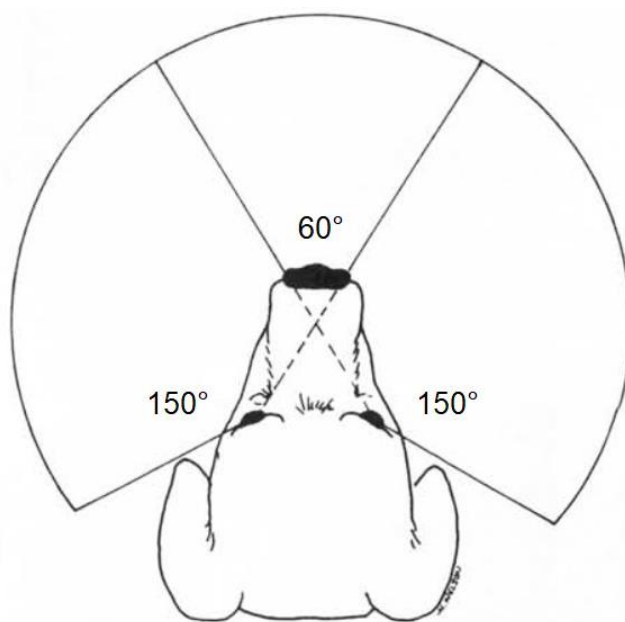
Vizuální systém psa umožňuje vnímání obrazu za denních i nočních podmínek, není tedy striktně adaptován pouze na jednu část dne. Nicméně převaha tyčinek v sítnici psa poukazuje na lepší skotopické vidění na úkor fotopického vidění. Ve srovnání s člověkem sítnice psa obsahuje méně čípkových fotoreceptorů zodpovědných za fotopické a barevné vidění, a to pouze 3 % ze všech retinálních buněk (u člověka zhruba 5 %). Více zdrojů uvádí, že oproti zraku člověka je vizuální systém psů lépe přizpůsoben na špatné světelné podmínky a méně citlivý na rozlišování barev (Miller & Murphy 1995; Pongrácz et al. 2017; Byosiere et al. 2018).

Jak již bylo zmíněno, psí oko obsahuje odrazivou vrstvu buněk (*tapetum lucidum*), která umožňuje maximální využití světla a zlepšuje tak vidění v noci. Tato vrstva byla pozorována u obratlovců, nikoliv však u lidí (Ollivier et al. 2004; Rosolen et al. 2005). Dřívější podkapitola 3.1.4 uvádí, že mezi jednotlivými plemeny psů existuje vysoká variabilita tapetální oblasti. Ve své studii Granar et al. (2011) uvádí absenci reflexní vrstvy u 1,9 % ze 539 studovaných psů 20 různých plemen. Podle výsledků tohoto experimentu by mělo platit, že velikost tapetální oblasti závisí na plemeni a velikosti těla. Menší plemena (papillon, sheltie, jezevčík, americký kokršpaněl, malý knírač, trpasličí pudl, bišonek a kavalír King Charles španěl) mají méně vyvinutou tapetální oblast na rozdíl od velkých plemen (border kolie, leonberger, samojed, zlatý retrívr a anglický špringrspaněl). Redukce tapetální oblasti u menších plemen psů může negativně ovlivnit a snižovat citlivost na světlo. Granar et al. (2011) také upozorňují na možnou variabilitu v rámci jednoho plemene, např. pouze někteří jedinci plemene labradora zcela postrádají *tapetum lucidum*.

Citlivost na světlo ovlivňuje také syntéza rhodopsinu, která může probíhat různě dlouho. Je-li rhodopsin vystaven světlu, rozkládá se a iniciuje další kroky fototransdukční kaskády. K jeho regeneraci dochází za nepřítomnosti světla po dobu 30 minut u lidí a až 60 minut u psů. Prudké změny světla, např. při přechodu z vnějšího prostředí do tmavých místností, mohou psům působit větší potíže, neboť doba zotavení rhodopsinu je oproti lidem téměř dvojnásobná. Tato skutečnost by měla být uvážena i při kognitivním testování psů, kteří byli do laboratorních podmínek přivedeni přímo ze světlého venkovního prostředí (Byosiere et al. 2018).

3.5.2 Zorné pole

Rozsah zorného pole u psů se velmi liší podle daného plemene. Objevují se různé variace postavení očí vzhledem k jejich umístění v lebce a orbitální ose. Na rozdělení jednotlivých částí zorného pole se podílí také další faktory, např. délka nosu. Sherman & Wilson (1975) prováděli experimenty na dvou větších psech (20 kg) odlišného plemene s průměrnou délkou nosu, kteří byli vycvičeni, aby při fixaci na jeden stimul zároveň reagovali na druhý stimul nacházející se v periferní oblasti jejich zorného pole. Pro tyto psy bylo následně stanoveno zorné pole 240° (viz obrázek 4). Sherman & Wilson (1975) také odhadují, že panoramatické neboli monokulární zorné pole psa se pohybuje od 135 do 150° , přičemž jedním okem může pes pozorovat až 120° z ipsilaterální strany a 15 až 30° z kontralaterální strany.



Obrázek 4: Rozsah monokulárního a binokulárního zorného pole u mezocefalického psa (Miller & Murphy 1995).

Stereoskopické neboli binokulární vidění umožňuje vnímat okolní prostředí ve třech dimenzích (3D). Zorné pole pro binokulární vidění se nachází v oblasti, která je společná pro obě oči. Prostřednictvím trojrozměrného vidění jedinec odhaduje vzdálenost a hloubku prostoru (Byosiére et al. 2018). Ovšem samotné pozorování předmětu oběma očima nezaručuje lepší vnímání hloubky, musí nejprve dojít ke sloučení informací z obou očí a sjednocení obrazu. V opačném případě jedinec vnímá dva obrazy současně. Dvojité vidění neboli diplopie může vznikat právě poruchou binokulárního vidění (Bishop 1987; Kawai et al. 2018).

Na základě behaviorálních studií je odhadován rozsah binokulárního zorného pole u psů na 30 až 60° (Miller & Murphy 1995). Obdobný rozsah vypočítal také Peichl (1992) podle hustoty gangliových buněk sítnice. Jiné zdroje uvádí větší míru binokulárního překrytí, a to 80 až 116° na základě prostých optických úvah (Duke-Elder 1958; Walls 1963). Miller & Murphy (1995) ale zdůrazňují, že dlouhý nos psa blokuje přenos informace z nasální části zorného pole do temporální oblasti sítnice mnohem více, než se dříve předpokládalo. Proto se tito autoři přiklání k menšímu rozsahu binokulárního zorného pole, konkrétně k 30 až 60° pro průměrného psa.

Ve srovnání s člověkem nabývá celkové zorné pole psa většího rozsahu. Je to dáno různým postavením očí, které u psa směřují laterálně a odchylují se zhruba o 20°. U člověka se oči neodchylují a směřují přímo dopředu (Duke-Elder 1958). Walls (1963) ve své práci udává, že celkové zorné pole člověka je přibližně 180°. Překvapivá je ale míra binokulárního překrytí, která může u člověka dosahovat až 140° a zabírá tak relativně větší část zorného pole než u psa. V rámci studia topografie gangliových buněk u psa bylo zjištěno, že oblast sítnice detekující informaci z levé a pravé části periferního binokulárního pole neobsahuje gangliové buňky typu alfa neboli typu Y (Peichl 1992). Hloubková vizuální percepce u psa může být tedy horší, než se obecně domnívá. Souvislost chybějících gangliových buněk s omezením binokulárního vidění ale nebyla zatím vědecky podložena (Byosiére et al. 2018).

3.5.3 Citlivost na pohyb

Vizuální systém psů je uzpůsoben k zachycení pohybujících se předmětů na velké vzdálenosti. Při krátké vzdálenosti psi obtížně zaostřují, zejména sledují-li nehybný cíl. Příčinou je omezená akomodace a absence žluté skvrny na sítnici (Pongrácz et al. 2017). V roce 1936 byla provedena studie za použití 14 policejních psů plemene německého ovčáka. Nejcitlivější psi rozpoznali pohybující se objekt na vzdálenost 810 až 900 m, přitom stejně velký objekt stojící na místě detekovali pouze na vzdálenost 585 m a méně (Lindsay 2013). Pasternak & Merigan (1980) sledovali vizuální citlivost na pohyb u koček a jejich závěry jsou víceméně podobné. Nicméně při jasném světle mohou lidé dosahovat 10 až 12krát lepší detekce pohybu než kočky. Tato studie však neuvádí srovnání detekce pohybu u člověka a psa. Naopak při slabém světle mohou domácí savci oproti člověku lépe pozorovat pohyb ve svém rozsáhlém periferním zorném poli, protože právě tato část zorného pole pravděpodobně detekuje pouze pohyb a jas (Miller & Murphy 1995).

3.5.4 Ostrost vidění

Zraková ostrost neboli jasnost vidění představuje schopnost vizuálního systému rozlišovat drobné detaily předmětů, u člověka také schopnost číst malá písmena (Byosiere et al. 2018). Kvalita zrakové ostrosti závisí na optických vlastnostech oka, kvalitě optického prostředí, schopnosti sítnice detekovat a zpracovávat vizuální informaci a schopnosti vyšších nervových cest danou informaci interpretovat. Zraková ostrost může být rovněž ovlivněna psychologickými vlivy, např. sníženou pozorností (Walls 1963). Podle Odom et al. (1983) obecně platí, že zraková ostrost psů může být omezena stavem sítnice, nikoli optickým systémem oka nebo postretinálním zpracováním vizuální informace v mozku. Poslední dva uvedené faktory mohou omezovat ostrost vidění za patologických podmínek, např. při krátkozrakosti (Miller & Murphy 1995).

Zraková ostrost psů se měří velmi obtížně a její odhady se v důsledku rozdílného testování a použití různých metod značně liší (Ezeh et al. 1990; Ofri et al. 1993). Přesto se většina zdrojů shoduje na základním předpokladu, že zraková ostrost psa je ve srovnání s člověkem horší. Je pravděpodobné, že se zvýšená citlivost psiho oka na světlo (viz podkapitola 3.5.1) vyvinula na úkor schopnosti rozeznávat drobné detaily (Miller & Murphy 1995; Byosiere et al. 2018).

Nejpoužívanější metodou pro určení zrakové ostrosti u lidí je čtení Snellenovy tabule (viz obrázek 5). Jedná se o subjektivní vyšetření pomocí jednoduchých znaků na bílém podkladě, tzv. optotypů. Snellenovy optotypy představují znaky velké abecedy nebo číslice definované do 11 řádků podle velikosti. Výsledná zraková ostrost je vyjadřována Snellenovým zlomkem, který udává schopnost rozlišovat mezi znaky ze stanovené vzdálenosti (obvykle 20 stop neboli 6 m). Například záznam 20/40 znamená, že pacient dokáže ze vzdálenosti 20 stop rozlišit znaky určitého řádku, které by průměrný člověk s normálním viděním rozpoznal ze vzdálenosti 40 stop. Osoby s normální kvalitou zraku definuje zraková ostrost 20/20 (Brajkovich 1980; Westheimer 1992).

E	1	20/200
F P	2	20/100
T O Z	3	20/70
L P E D	4	20/50
P E C F D	5	20/40
E D F C Z P	6	20/30
F E L O P Z D	7	20/25
D E F P O T E C	8	20/20
L E F O D P C T	9	20/15
F D P L T C E O	10	20/13
F E Z O L C P T D	11	20/10

Obrázek 5: Snellenova tabule
(autorka podle Yanoff & Duker 2009).

Podle úsudku Miller & Murphy (1995) by měl pes mít zrakovou ostrost 20/75, tudíž by měl na vzdálenost 20 stop (6 m) vidět stejně ostře jako průměrný člověk ze vzdálenosti 75 stop (22 m). Zda je tato hodnota správná, je však dodnes obtížné určit. V roce 1997 byl proveden experiment na třech dospělých beaglech, u kterých byla stanovena zraková ostrost v rozmezí od 20/45 do 20/85 (Murphy et al. 1997). Novější studie u tří psů plemene shiba-inu přinesla poznatky o zrakové ostrosti blížíci se původnímu návrhu z roku 1995. Odhady zrakové ostrosti těchto psů se pohybovaly od 20/60 do 20/85 (Tanaka et al. 2000). Vzhledem k tomu, že jsou odhady ostrosti vidění u psů velmi proměnlivé, zatím nebyl určen konkrétní standard. Byosiere et al. (2018) navrhuje další výzkumné práce týkající se vizuální ostrosti psa, které by rozluštily, zda je určitá schopnost ostrého vidění společná pro všechny psy nebo se liší dle plemenné příslušnosti, morfologie či jiných faktorů.

3.5.5 Rozlišování tvarů

Již několik výzkumů potvrdilo, že je pes schopen rozlišovat mezi různými předměty podle tvaru a velikosti (Miller & Murphy 1995; Milgram et al. 2004; Tapp et al. 2004). První poznatky o vizuální detekci tvarů u psů pochází z přelomu 19. a 20. století. V rámci několika pokusů na psech prováděných I. P. Pavlovem a jeho asistenty bylo zjištěno, že psi dokáží rozeznat mezi kruhem a kulatější elipsou. Nejlepším výsledkem bylo rozlišení kruhu a elipsy o poloměrech 9:8 (Miller & Murphy 1995). Tento experiment spočíval ve střídavém předvádění kruhu, po kterém vždy následovalo jídlo, a elipsy bez žádné odměny. Po osvojení těchto vzorců psi začali slinit po rozpoznání kruhu, naopak s elipsou bylo slinění potlačeno. Jakmile se tvar elipsy přiblížil tvaru kruhu natolik, že je psi od sebe nedokázali rozeznat, excitační a inhibiční tendence pro salivační reflex se dostaly do konfliktu, psi zpanikařili a začali se třást. Pavlov toto chování popsal jako experimentálně vyvolanou neurózu (Hergenhahn 2008).

Vzhledem ke snížené zrakové ostrosti je pro psa obtížnější rozlišovat jemné detaily. Byosiere et al. (2018) uvádí, že psi rozlišují lépe mezi většími objekty než mezi menšími. Během experimentu byli čtyři z osmi psů schopni rozpoznat kruhy, jejichž průměry se lišily o 10 % (cca 6,3 mm), nicméně žádný ze psů nerozlišil kruhy s průměrem odlišným o 5 % (cca 3 mm). Všichni psi ale úspěšně rozeznali mezi kruhy, jejichž odlišnost ve velikosti byla 20 % (12,6 mm). Je tedy zřejmé, že právě absolutní velikost předmětu je důležitým faktorem při percepci tvarů. Zajímavé jsou však výsledky starších pokusů, kdy se psi naučili rychle rozeznávat mezi vodorovnými a svislými čarami, ale pomaleji mezi vzpřímenými a obrácenými trojúhelníky. Tyto údaje napovídají tomu, že percepce těchto tvarů nebyla zcela závislá na jejich velikosti, ale na tom, zda byl tvar veden pouze jako obrys nebo byl vyplněn

(Karn & Mann 1932). Rozdílné záznamy lze přisoudit např. odlišnému tréninku. Úroveň úspěšnosti psů v diskriminaci tvarů podstatně ovlivňuje rozsáhlost výcviku, kterému jsou psi před daným experimentem podrobeni (Byosiére et al. 2018).

3.5.6 Vnímání jasu

Schopnost diskriminace různých úrovní jasu může být definována také jako schopnost rozlišovat mezi šedými odstíny. Vnímání jasových diferencí popisuje Weberův zákon ($\Delta L/L = k$), který staví přírůstek intenzity jasu (nejmenší rozeznatelný rozdíl v jasu mezi dvěma podněty, ΔL) do poměru s intenzitou jasu základního podnětu (L), přičemž výsledné k je konstantní. Podle Weberova zlomku byla pro člověka vypočítána hodnota 0,11 (Griebel & Schmid 1997). V otázce diskriminace jasu u psů si protirečí dvě relevantní studie. V rámci staršího výzkumu na dvou foxteriérech byl pomocí Weberova zlomku vypočítán nejmenší rozdíl mezi dvěma podněty, který jsou schopni psi detekovat. Výsledné hodnoty 0,12 a 0,10 poukázaly na nízkou prahovou hodnotu rozlišování jasu u psa, částečně srovnatelnou s prahovou hodnotou u člověka (Stone 1921). Během této studie byli psi vystavováni pouze jedné standardní intenzitě jasu, a proto mohou být výsledky zavádějící. Podle Craik (1938) se prahová hodnota pro rozeznávání jasu u lidí snižuje s rostoucí intenzitou světla. Ve srovnání se Stone (1921) došla ke zcela opačným závěrům studie z roku 2004, která zjistila horší diskriminaci jasu u psa. Schopnost vnímání jasu byla sledována u jednoho německého ovčáka a dvou belgických ovčáků (malinois). Získané hodnoty 0,22 a 0,27 naznačují, že prahová hodnota pro rozlišování jasu je u psa dvakrát vyšší než u lidí (Pretterer et al. 2004). Vzhledem k rozdílným výsledkům uvedených studií nelze zmíněné hodnoty považovat za definitivní. Nedávno publikovaná rešerše od autorů Byosiére et al. (2018) neuvádí aktuálnější poznatky týkající se diskriminace jasu u psů, naopak podněcuje k dalšímu výzkumu.

3.5.7 Rozlišování barev

Na základě dřívějších behaviorálních studií se předpokládalo, že psi postrádají schopnost rozlišování barev a vnímají pouze šedé odstíny. Tuto myšlenku již vyvrátilo mnoho lépe kontrolovaných studií, které ukázaly na určitou úroveň barevného vidění u psa. Základním předpokladem pro vnímání barev je přítomnost čípků zodpovědných za rozlišení vlnových délek světla (Jacobs et al. 1993; Miller & Murphy 1995). V sítnici psa se nachází dva typy čípků s rozdílnou spektrální citlivostí, jejichž prostřednictvím psi vnímají modrou a žlutou barvu. Ačkoli není známo, zda psi detekují barvy stejným způsobem jako lidé, předpokládá se, že je viditelné spektrum u psů rozděleno do odstínů zmíněných dvou barev (Coile 1998).

Tato problematika byla již podrobněji vysvětlena v podkapitole 3.3.1. Srovnání trichromatického vidění člověka s dichromatickým vnímáním barev psa poskytuje obrázek 6.



Obrázek 6: Různé scény v podobě barevného vidění člověka (levý sloupec) převedené pomocí nástroje na úpravu obrazu (<http://dog-vision.com>) do přibližné podoby barevného vidění psa (pravý sloupec, foto: autorka).

U psů pravděpodobně existuje také úzká oblast viditelného spektra, která se jeví jako bezbarvá (spektrální neutrální bod). Vlnové délky v rozsahu od 475 nm do 485 nm pes patrně vnímá jako bílé nebo šedé světlo, zatímco lidé tuto část spektra vnímají jako modrozelené světlo (Neitz et al. 1989). Douglas & Jeffery (2014) ve své práci navrhuje, že by psi mohli být schopni rozeznat vlnové délky ultrafialového světla. Podle těchto autorů prochází čočkou psa významné množství ultrafialových paprsků (335 nm). Není však dosud jasné, zda by pes mohl být citlivý na ultrafialové záření i bez přítomnosti specifického pigmentu (Byosiere et al. 2018).

3.5.8 Morfologická variabilita plemen

Na závěr této kapitoly je důležité poukázat na velké morfologické rozdíly mezi plemeny, které mohou do značné míry ovlivňovat vizuální percepci. Právě nemožnost stanovení jednoho morfologického standardu pro psa domácího brání intenzivnějšímu studování vizuální percepce u psů (Byosiére et al. 2018).

Vzhledem k odlišné velikosti těla jednotlivých plemen lze usuzovat, že psi vnímají okolní prostředí z různých perspektiv. Výška očí nad zemí má významný dopad na vizuální percepci u jakéhokoliv zvířete. Oči psů se nachází ve výšce od méně než 20 cm do více než 86 cm. V důsledku nižšího vzrůstu mohou mít menší plemena problémy s orientací v hustém terénu, např. plemeno shih-tzu se může ve vysoké trávě hůře orientovat než plemeno irský vlkodav. U některých plemen se vyvinuly vzorce chování, které údajně slouží ke zlepšení vizuální perspektivy, např. skákání do vzduchu u anglického špringršpaněla. Jak již bylo uvedeno v dřívější podkapitole 3.5.2, rozsah zorného pole a binokulárního překrytí je zásadně ovlivňován tvarem lebky, postavením očí a délkou tlamy. U brachycefalických plemen směřují oči více laterálně než u mesocefalických nebo dolichocefalických plemen (Miller & Murphy 1995).

Autoři Kerswell et al. (2010) doložili, že morfologické odchylky mezi plemeny mohou působit na komunikaci mezi psy, a to v závislosti na tom, zda jsou signály prováděny psem s krátkým nebo dlouhým nosem. Studie rovněž naznačují, že morfologická variace může mít dopad na výsledek ve výkonu psa při kognitivním testování (Byosiére et al. 2018). Gácsi et al. (2009) pozorovali, že brachycefalíčtí psi s plochými tvářemi lépe rozeznávali lidská ukazovací gesta oproti dolichocefalickým psům s delším nosem. Zajímavý je předpoklad, že morfologické rozdíly ovlivňují i celkový počet gangliových buněk v sítnici. S délkou nosu pravděpodobně koreluje i distribuce retinálních gangliových buněk. U některých psů s delším nosem byly nalezeny gangliové buňky koncentrující se napříč sítnicí do horizontálního pruhu. U jiných psů, převážně u psů s krátkými nosy, gangliové buňky nevytvářely žádné pruhy, naopak byly koncentrovány v okrouhlé centrální oblasti sítnice (McGreevy et al. 2003). Roberts et al. (2010) poznamenali, že lidská selekce na různé velikosti a tvary těla psa může mít za následek i změny v organizaci mozku. Podle Byosiére et al. (2018) není zatím možné tvrdit, že morfologické rozdíly přímo ovlivňují kognitivní schopnosti psů. S jistotou lze ale říci, že některá plemena mohou být schopna lépe reagovat na určité podněty během kognitivního testování. Stále však nebyla zodpovězena otázka, zda jsou tyto rozdíly způsobeny pouze odlišnou stavbou těla nebo také rozdílným vizuálním zpracováním.

Tabulka 1: Srovnání základních parametrů vizuální percepce u psa a člověka.

Specifika vizuální percepce	Pes	Člověk
Citlivost na světlo		
Přítomnost reflexní vrstvy (<i>tapetum lucidum</i>)	ano (Ollivier et al. 2004), vysoká variabilita mezi plemeny (Granar et al. 2011)	ne (Ollivier et al. 2004)
Maximální spektrální citlivost rhodopsinu	od 506 do 510 nm (Miller & Murphy 1995)	přibližně 496 nm (Miller & Murphy 1995)
Regenerace rhodopsinu	60 min (Byosiére et al. 2018)	30 min (Byosiére et al. 2018)
Zorné pole		
Postavení očí	oči směřují laterálně, odchylují se cca o 20° (Duke-Elder 1958)	oči směřují dopředu, neodchylují se (Duke-Elder 1958)
Celkové zorné pole	240° (Sherman & Wilson 1975)	180° (Walls 1963)
Binokulární zorné pole	30-60° (Miller et Murphy 1995)	až 140° (Walls 1963)
Citlivost na pohyb		
Detekce pohybujícího se a stacionárního předmětu	větší citlivost k pohybujícím se předmětům než ke stacionárním (Miller & Murphy 1995)	větší citlivost k pohybujícím se předmětům než ke stacionárním (Miller & Murphy 1995)
Zraková ostrost		
Snellenův zlomek	20/75 (Miller & Murphy 1995), 20/60 do 20/85 (Tanaka et al. 2000)	20/20 (Westheimer 1992)
Přítomnost žluté skvrny na sítnici	ne (Mowat et al. 2008)	ano (Mowat et al. 2008)
Rozlišování tvarů		
Faktory působící na percepci tvarů	velikost tvaru (Byosiére et al. 2018), pouze obrys/výplň (Karn & Mann 1932)	—
Vnímání jasu		
Prahová hodnota pro rozlišení jasu	0,12 a 0,10 (Stone 1921), 0,22 a 0,27 (Pretterer et al. 2004)	0,11 (Griebel & Schmid 1997)
Rozlišování barev		
Přítomnost čípků v sítnici	2 typy – dichromacie (Neitz et al. 1989)	3 typy – trichromacie (Imamoto & Shichida 2014)
Detekce UV záření	pouze návrh, nepodloženo (Douglas & Jeffery 2014)	ne (Synnott et al. 2017)

4 Závěr

Náplní této práce bylo shrnout informace o vizuální percepci u psů s použitím dostupné literatury. Vzhledem k malému počtu odborných prací zabývajících se konkrétně psy byly pro zpracování rešerše použity také studie týkající se anatomie a fyziologie zrakového vnímání u člověka a u zvířat jiných druhů (zejména myši), ovšem vždy s ohledem na zvláštnosti zrakového vnímání u psa.

Poslední podkapitola literární rešerše předkládá ucelený přehled o konkrétních parametrech vizuální percepce u psa. Jeho sestavení bylo v některých případech komplikované. Vzhledem ke značně odlišným výsledkům od různých zdrojů nebylo často možné stanovit konkrétní hodnotu nebo podat jasný závěr. Otázky se týkají zejména zrakové ostrosti a diskriminace jasu. Neurčité informace jsou uváděny také v souvislosti s faktory ovlivňující percepci tvaru. Nevýhodou dostupných studií je snaha stanovit takovou hodnotu určitého parametru vizuální percepce, která by byla standardní pro všechny psy. To však může být v závěru zavádějící. Je zřejmé, že mezi plemeny psů existuje vysoká morfologická variabilita, která zásadně působí na konkrétní podobu zrakového vjemu. Různá výška očí nad zemí vytváří odlišnou vizuální perspektivu. Jiné utváření hlavy významně limituje rozsah zorného pole a má jednoznačně vliv na míru binokulárního překrytí a vnímání hloubky. Předpokládá se, že by morfologické rozdíly mohly ovlivňovat také fyziologické děje (např. počet a distribuci retinálních gangliových buněk). Poznatky o morfologické variabilitě včetně jejich vlivu na vizuální percepci by měly být zváženy a aplikovány v dalších výzkumech. Pozornost směřovaná více k jednotlivým plemenům by mohla přinést lepší záznamy o vizuální percepci u psů.

Nedostatečná informovanost o smyslovém vnímání psa může podpořit zanášení antropomorfismů do hůře uchopitelných situací, v důsledku čehož mnohdy dochází k nepochopení zvířete a nesprávné výchově. Pro psa může být problémem například takový výcvik, ve kterém je trénován na rozeznávání červených, oranžových a žlutých objektů pouze na základě barvy. V takovém případě by pro psa neměla být hlavní stopou barva, ale jiný vizuální podnět, pach nebo chuť. Určitá znalost zrakového systému psa a povědomí o možnostech jeho percepce jsou důležitými předpoklady pro odborníky i laiky, kteří jakkoli pracují a komunikují se psy.

5 Literatura

- Aksoy Ö, Gungor E, Kirmizibayrak T, Saroglu M, Özaydin I, Yayla, S. 2011. Identification of Normal Retina's Variations in Kars Shepherd Dogs via Fundoscopic Examination. *Kafkas Universitesi Veteriner Fakultesi Dergisi* **17**:167-170.
- Arendt D, Tessmar K, Medeiros de Campos-Baptista M-I, Dorresteyn A, Wittbrodt J. 2002. Development of pigment-cup eyes in the polychaete *Platynereis dumerilii* and evolutionary conservation of larval eyes in Bilateria. *Development* **129**:1143–1154.
- Arendt D, Wittbrodt J. 2001. Reconstructing the eyes of Urbilateria. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **356**:1545–1563.
- Atasoy F. 2014. Senses of dog. *Journal of Lalahan Livestock Research Institute* **54**:33-38.
- Bacha WJ, Bacha LM. 2012. *Color Atlas of Veterinary Histology*. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey.
- Balakrishnan, P, Ashwini, MJ. 2014. Conceptual analysis of Physiology of vision in Ayurveda. *Journal of Ayurveda and Integrative Medicine* **5**:190-196.
- Barnett KC. 1994. The canine ocular fundus: normal variations. *The Compendium on continuing education for the practicing veterinarian* **16**:348-356.
- Bear MF, Connors BW, Paradiso MA. 2007. *Neuroscience: exploring the brain*. 3rd ed. Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia, PA.
- Bielecki J, Zaharoff AK, Leung NY, Garm A, Oakley TH, Warrant EJ. 2014. Ocular and Extraocular Expression of Opsins in the Rhopalium of *Tripedalia cystophora* (Cnidaria:Cubozoa). *PLoS ONE* **9**:e98870.
- Bishop PO. 1987. Binocular vision. Pages 619-689 in Moses RA, Hart WM, editors. *Adler's Physiology of the Eye: Clinical Application*. 8th ed. C.V.Mosby Co, St. Louis.
- Bonilha VL. 2014. Retinal pigment epithelium (RPE) cytoskeleton in vivo and in vitro. *Experimental Eye Research* **126**:38-45.
- Brajkovich H. 1980. Dr. Snellen's 20/20: the Development and Use of the Eye Chart. *Journal of School Health* **50**:472-474.
- Brown NP. 2009. Heterochromia. *Optician* **237**:32-34.
- Buchholtz EA. 2009. Anatomical transformation in mammals: developmental origin of aberrant cervical anatomy in tree sloths. *Evolution* **11**:69-79.

- Byosiére SE, Chouinard PA, Howell TJ, Bennett PC. 2018. What do dogs (*Canis familiaris*) see? A review of vision in dogs and implications for cognition research. *Psychonomic Bulletin & Review* **25**:1798-1813.
- Byosiére SE, Feng LC, Woodhead JK, Rutter NJ, Chouinard PA, Howell TJ, Bennett PC. 2016. Visual perception in domestic dogs: susceptibility to the Ebbinghaus-Titchener and Delboeuf illusions. *Animal Cognition* **20**:435-448.
- Chaudieu G. 2014. Ocular fundus anomalies in dogs (part 1): Changes in the reflection of the tapetum and pigmentation. *Pratique Vet* **120**:150-153.
- Chen J, Sampath AP. 2013. Structure and Function of Rod and Cone Photoreceptors. Pages 342-359 in Ryan SJ, editor. *Retina*. Saunders/Elsevier, London.
- Chen M, Lee S, Park SJH, Looger LL, Zhou ZJ. 2014. Receptive field properties of bipolar cell axon terminals in direction-selective sublaminae of the mouse retina. *Journal of Neurophysiology* **112**:1950-1962.
- Chiba C. 2013. The retinal pigment epithelium: An important player of retinal disorders and regeneration. *Experimental Eye Research* **123**:107-114.
- Clements J, Hens K, Merugu S, Dichtl B, De Couet HG, Callaerts P. 2009. Mutational analysis of the eyeless gene and phenotypic rescue reveal that an intact Eyeless protein is necessary for normal eye and brain development in *Drosophila*. *Developmental Biology* **334**:503-512.
- Coile DC. 1998. Science sheds light on canine color vision. *Dog World* **83**:42-46.
- Craik KJW. 1938. The effect of adaptation on differential brightness discrimination. *The Journal of Physiology* **92**:406-421.
- Czeisler CA, Shanahan TL, Klerman EB, Martens H, Brotman DJ, Emens JS, Klein T, Rizzo JF. 1995. Suppression of Melatonin Secretion in Some Blind Patients by Exposure to Bright Light. *New England Journal of Medicine* **332**:6-11.
- Czerwinski VH, Smith BP, Hynd PI, Hazel SJ. 2016. The influence of maternal care on stress-related behaviors in domestic dogs: What can we learn from the rodent literature?. *Journal of Veterinary Behavior* **14**:52-59.
- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (Hadač E, Hadačová A, translators). John Murray, London.
- David-Gray ZK, Janssen JWH, Degrip WJ, Nevo E, Foster RG. 1998. Light detection in a 'blind' mammal. *Nature Neuroscience* **1**:655-656.
- De Geyer G. 2012. The eye fundus in dogs: Normal appearance. *Pratique Vet*: **98**:34-37.

- DeLahunta A, Cummings JF. 1967. Neuro-ophthalmologic lesions as a cause of visual deficit in dogs and horses. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **150**:994-1011.
- DeLahunta A, Glass E, Kent M. 2015. *Veterinary neuroanatomy and clinical neurology*. Elsevier, St. Louis.
- Dell'Osso LF, Hogan D, Jacobs JB, Williams RW. 1999. Eye movements in canine hemichiasma: does human hemichiasma exist?. *Neuro-Ophthalmology* **22**:47-58.
- Douglas R, Jeffery G. 2014. The spectral transmission of ocular media suggests ultraviolet sensitivity is widespread among mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **281**:20132995.
- Duke-Elder S. 1958. *System of ophthalmology*. CV Mosby Co, St. Louis.
- Ecker JL, Dumitrescu ON, Wong KY, Alam NM, Chen S-K, LeGates T, Renna JM, Prusky GT, Berson DM, Hattar S. 2010. Melanopsin-Expressing Retinal Ganglion-Cell Photoreceptors: Cellular Diversity and Role in Pattern Vision. *Neuron* **67**:49-60.
- Ernst OP, Gramse V, Kolbe M, Hofmann KP, Heck M. 2007. Monomeric G protein-coupled receptor rhodopsin in solution activates its G protein transducin at the diffusion limit. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:10859-10864.
- Erskine L, Herrera E. 2014. Connecting the Retina to the Brain. *ASN Neuro* **6**:1-26.
- Evans HE, Delahunta A. c2013. *Miller's anatomy of the dog*. 4th ed. Elsevier. St. Louis, Missouri.
- Ezeh PI, Myers LJ, Cummins KA, Whitley RD. 1990. Utilizing an optokinetic device in assessing the functional visual acuity of the dog. *Prog Vet Neurol* **1**:427-432.
- Fernald RD. 2006. Casting a Genetic Light on the Evolution of Eyes. *Science* **313**:1914-1918.
- Foster RG, Provencio I, Hudson D, Fiske S, De Grip W, Menaker M. 1991. Circadian photoreception in the retinally degenerate mouse (rd/rd). *Journal of Comparative Physiology A* **169**:39-50.
- Foyer P, Wilsson E, Wright D, Jensen P. 2013. Early experiences modulate stress coping in a population of German shepherd dogs. *Applied Animal Behaviour Science* **146**:79-87.
- Frantz LAF, Lebrasseur O, Linderholm A, Dimopoulos EA, Larson G, Mullin VE, Mattiangeli V, Teasdale MD, Bradley DG, Pionnier-Capitan M, Ollivier M, Duffraisse M, Gillet B, Hughes S, Chassaing O, Hänni C, Tresset A, Bréhard S, Mashkour M, Vigne J-D. 2016. Genomic and archaeological evidence suggests a dual origin of domestic dogs. *Science* **352**:1228-1231.

- Freedman AH, Wayne RK. 2017. Deciphering the Origin of Dogs: From Fossils to Genomes. *Annual Review of Animal Biosciences* **5**:281-307.
- Fu Y, Yau K-W. 2007. Phototransduction in mouse rods and cones. *Pflugers Archiv European Journal of Physiology* **454**:805-819.
- Gazzano A, Mariti C, Notari L, Sighieri C, McBride EA. 2008. Effects of early gentling and early environment on emotional development of puppies. *Applied Animal Behaviour Science* **110**:294-304.
- Gácsi M, McGreevy P, Kara E, Miklósi Á. 2009. Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behavioral and Brain Functions*, **5**:31.
- Gehring WJ. 2011. Chance and Necessity in Eye Evolution. *Genome Biology and Evolution* **3**:1053-1066.
- Gehring WJ. 2012. The animal body plan, the prototypic body segment, and eye evolution. *Evolution & Development* **14**:34-46.
- Gehring WJ, Seimiya M. 2010. Eye evolution and the origin of Darwin's eye prototype. *Italian Journal of Zoology* **77**:124-136.
- Georgiev D. 2011. Photons Do Collapse In the Retina Not in the Brain Cortex: Evidence from Visual Illusions. *NeuroQuantology* **9**:206-230.
- Gilger BC, Reeves KA, Salmon JH. 2005. Ocular parameters related to drug delivery in the canine and equine eye: aqueous and vitreous humor volume and scleral surface area and thickness. *Veterinary Ophthalmology* **8**:265-269.
- Goddard ME, Beilharz RG. 1985. Individual variation in agonistic behaviour in dogs. *Animal Behaviour* **33**:1338-1342.
- Granar MIKS, Nilsson BR, Hamberg-Nyström HL. 2011. Normal color variations of the canine ocular fundus, a retrospective study in Swedish dogs. *Acta Veterinaria Scandinavica* **53**:13-21.
- Gregg RG, McCall MA, Massey SC. 2013. Function and Anatomy of the Mammalian Retina. Pages 342-359 in Ryan SJ, editor. *Retina*. Saunders/Elsevier, London.
- Griebel U, Schmid A. 1997. Brightness discrimination ability in the West Indian manatee (*Trichechus manatus*). *The Journal of Experimental Biology* **200**:1587-1592.
- Hankins MW, Peirson SN, Foster RG. 2008. Review: Melanopsin: an exciting photopigment. *Trends in Neurosciences* **31**:27-36.
- Helton WS, Helton ND.(2010. Physical size matters in the domestic dog's (*Canis lupus familiaris*) ability to use human pointing cues. *Behavioural Processes* **85**:77-79.

- Hergenhahn BR. 2008. An Introduction to the History of Psychology. Cengage Learning, USA.
- Herrera E, Garcia-Frigola C. 2008. Genetics and development of the optic chiasm. *Frontiers in Bioscience* **13**:1646–1653.
- Horvath H. 2009. Gustav Mie and the scattering and absorption of light by particles: Historic developments and basics. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer* **110**: 787-799.
- Hu D-N, Simon JD, Sarna T. 2008. Role of ocular melanin in ophthalmic physiology and pathology. *Photochemistry and Photobiology* **84**:639-644.
- Imamoto Y, Shichida Y. 2014. Cone visual pigments. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics* **1837**:664-673.
- Irvine SQ, Fonseca VC, Zompa MA, Antony R. 2008. Cis-regulatory organization of the Pax6 gene in the ascidian *Ciona intestinalis*. *Developmental Biology* **317**:649-659.
- Jacobs GH, Deegan JF, Crognale MA. 1993. Photopigments of dogs and foxes and their implications for canid vision. *Visual Neuroscience* **10**:173-180.
- Jacobs GH, Deegan II JF, Neitz J. 1998. Photopigment basis for dichromatic color vision in cows, goats, and sheep. *Visual Neuroscience* **15**:581-584.
- Jacobs RL, Bradley B. 2016. Considering the influence of nonadaptive evolution on primate color vision. *PLoS ONE* **11**:e0149664.
- Janssens GHRR. 2002. Normal variation of the ocular fundus in dogs. *European Journal of Companion Animal Practice* **12**:193-198.
- Jayaram H, Calder I. 2004. Eye and orbit. *Anaesthesia & Intensive Care Medicine*. **5**:300-301.
- Johnston J, Esposti F, Lgnado L. 2012. Color Vision: Retinal Blues. *Current Biology* **22**:R637-R639.
- Kafarnik C, Fritsche J, Reese S. 2007. In vivo confocal microscopy in the normal corneas of cats, dogs and birds. *Veterinary Ophthalmology* **10**:222-230.
- Karn WH, Munn NL. 1932. Visual pattern discrimination in the dog. *The Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology* **40**:363-374.
- Kasparson AA, Badridze J, Maximov VV. 2013. Colour cues proved to be more informative for dogs than brightness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:20131356.

- Kawai M, Goseki T, Ishikawa H, Hoshina M, Shoji N. 2018. Causes, background, and characteristics of binocular diplopia in the elderly. *Japanese Journal Of Ophthalmology* **62**:659-666.
- Kelawala DN, Patil DB, Sini KR, Parikh PV, Parulekar EA. 2016. Ocular Fundus Imaging for the Diagnosis of Progressive Retinal Atrophy - A Study in 31 Dogs. *Intas Polivet* **17**:426-428.
- Kels BD, Grzybowski A, Grant-Kels JM. 2015. Human ocular anatomy. *Clinics in Dermatology* **33**:140-146.
- Kerswell KJ, Butler KL, Bennett P, Hemsworth PH. 2010. The relationships between morphological features and social signalling behaviours in juvenile dogs: the effect of early experience with dogs of different morphotypes. *Behavioural Processes* **85**:1-7.
- Khoshbin-e-khoshnazar M, Pizzi R. 2014. Quantum Superposition in the Retina: Evidences and Proposals. *NeuroQuantology* **12**:97-101.
- Kolb H. 2007. Photoreceptors. Pages 65-99 in Kolb H, Fernandez E, Nelson R, editors. *Webvision: The Organization of the Retina and Visual System*. University of Utah Health Sciences Center, Salt Lake City.
- Kozmik Z, Daube M, Frei E, Norman B, Kos L, Dishaw LJ, Noll M, Piatigorsky J. 2003. Role of Pax genes in eye evolution: A cnidarian PaxB gene uniting Pax2 and Pax6 functions. *Developmental Cell* **5**:773–785.
- Kozmik Z, Ruzickova J, Jonasova K, Matsumoto Y, Vopalensky P, Kosmikova I, Strnad H, Kawamura S, Piatigorsky J, Paces V, Vlcek C. 2008. Assembly of the cnidarian camera-type eye from vertebrate-like components. *Proc Natl Acad Sci U S A* **105**:8989–8993.
- Kumbalasiri T, Provencio I. 2005. Review: Melanopsin and other novel mammalian opsins. *Experimental Eye Research* **81**:368-375.
- Labruyère JJ, Hartley C, Rogers K, Wetherill G, McConnell JF, Dennis R. 2008. Ultrasonographic evaluation of vitreous degeneration in normal dogs. *Veterinary radiology* **49**:165-171.
- Lamb TD, Hunt DM. 2017. Evolution of the vertebrate phototransduction cascade activation steps. *Developmental Biology* **431**:77-92.
- Lesiuk TP, Braekevelt CR. 1983. Fine structure of the canine tapetum lucidum. *Journal of Anatomy* **136**:157-164.
- Lindsay SR. 2013. *Handbook of Applied Dog Behavior and Training, Adaptation and Learning*. John Wiley & Sons, USA.

- Long AC, Agler A, Colitz CMH, Zhang J, Hayek MG, Failla ML, Bomser JA. 2008. Isolation and characterization of primary canine lens epithelial cells. *Veterinary Ophthalmology* **11**:38-42.
- Luan Q, Chen Q, Friedrich M. 2014. The Pax6 genes eyeless and twin of eyeless are required for global patterning of the ocular segment in the *Tribolium* embryo. *Developmental Biology* **394**:367-381.
- Lucas RJ, Douglas RH, Foster RG. 2001. Characterization of an ocular photopigment capable of driving pupillary constriction in mice. *Nature Neuroscience* **4**:621-626.
- Maggs DJ, Miller PE, Ofri R, Slatter DH. 2007. *Slatter's Fundamentals of Veterinary Ophthalmology*. 4th ed. Elsevier Health Sciences, St. Louis.
- Malhotra A, Minja FJ, Crum A, Burrowes D. 2011. Ocular Anatomy and Cross-Sectional Imaging of the Eye. *Seminars in Ultrasound, CT and MRI* **32**:2-13.
- Mauser MW. 2011. Exploring the Anatomy of Your Own Eye. *The American Biology Teacher* **73**:28-33.
- McCaa CS. 1982. The eye and visual nervous system: anatomy, physiology and toxicology. *Environmental Health Perspectives* **44**:1-8.
- McGraw, K. J., Safran, R. J., Wakamatsu, K. 2005. How Feather Colour Reflects Its Melanin Content. *Functional Ecology* **19**:816-821.
- McGreevy P, Grassi TD, Harman AM. 2003. A strong correlation exists between the distribution of retinal ganglion cells and nose length in the dog. *Brain, Behavior and Evolution* **63**:13-22.
- Milgram NW, Head E, Weiner E, Thomas E. 1994. Cognitive functions and aging in the dog: acquisition of nonspatial visual tasks. *Behavioral Neuroscience* **108**:57-68.
- Milgram NW, Head E, Zicker SC, Ikeda-Douglas C, Murphey H, Muggenberg BA, Cotman CW. 2004. Long-term treatment with antioxidants and a program of behavioral enrichment reduces age-dependent impairment in discrimination and reversal learning in beagle dogs. *Experimental Gerontology* **39**:753-765.
- Miller PE, Murphy CJ. 1995. Vision in dogs. *Journal of the American Veterinary Medical Association* **207**:1623-1634.
- Molday RS, Moritz OL. 2015. Photoreceptors at a glance. *Journal of Cell Science* **128**:4039-4045.
- Monaco S, Autilio-Gambetti L, Zabel D, Gambetti P. 1985. Giant axonal neuropathy: acceleration of neurofilament transport in optic axons. *Proc Natl Acad Sci U S A* **82**:920-924.

- Mowat FM, Petersen-Jones SM, Williamson H, Williams DL, Luthert PJ, Ali RR, Bainbridge JW. 2008. Topographical characterization of cone photoreceptors and the area centralis of the canine retina. *Molecular Vision* **14**:2518-2527.
- Murphy CJ, Mutti DO, Zadnik K, Ver Hoeve J. 1997. Effect of optical defocus on visual acuity in dogs. *American Journal of Veterinary Research* **58**:414-418.
- Neitz J, Geist T, Jacobs GH. 1989. Color vision in the dog. *Visual Neuroscience* **3**:119-125.
- Neitz M, Neitz J, Jacobs GH. 1991. Spectral tuning of pigments underlying red-green color vision. *Science* **252**:971-974.
- Nelson R. 2007. Visual Responses of Ganglion Cells. Pages 169-225 in Kolb H, Fernandez E, Nelson R, editors. *Webvision: The Organization of the Retina and Visual System*. University of Utah Health Sciences Center, Salt Lake City.
- Newkirk KM. 2010. Distribution and amount of pigment within the ciliary body and iris of dogs with blue and brown irides. *Veterinary ophthalmology* **2**:76-80.
- Nielsen SKD, Koch TL, Hauser F, Garm A, Grimmelikhuijzen CJP. 2019. De novo transcriptome assembly of the cubomedusa *Tripedalia cystophora*, including the analysis of a set of genes involved in peptidergic neurotransmission. *BMC Genomics* **20**:175.
- Nilsson D-E, Arendt D. 2008. Eye Evolution: The Blurry Beginning. *Current Biology* **18**:R1096-R1098.
- Nilsson D-E, Pelger S. 1994. A Pessimistic Estimate of the Time Required for an Eye to Evolve. *Proceedings: Biological Sciences* **256**:53-58.
- Nobeschi L, Freymuller E, Smith RL. 2006. Intercellular Junctions in Rabbit Eye Ora Serrata. *Anatomia, Histologia, Embryologia: Journal of Veterinary Medicine Series C* **35**:287-292.
- Odom JV, Bromberg NM, Dawson WW. 1983. Canine visual acuity: retinal and cortical field potentials evoked by pattern stimulation. *American Journal of Physiology* **245**:R637-R641.
- Ofri R, Dawson WW, Gelatt KN. 1993. Visual resolution in normal and glaucomatous dogs determined by pattern electroretinogram. *Prog Vet Comp Ophthalmol* **3**:111-116.
- Ohsawa S, Kawamura T, Takamatsu N, Yusa Y. 2002. Rayleigh scattering by aqueous colloidal silica as a cause for the blue color of hydrothermal water. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **113**:49-60.
- Ohuchi H. 2013. Molecular aspects of eye evolution and development: from the origin of retinal cells to the future of regenerative medicine. *Acta Med Okayama* **67**:203–12.

- Ollivier FJ, Samuelson DA, Brooks DE, Lewis PA, Kallberg ME, Komaromy AM. 2004. Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Veterinary Ophthalmology* **7**:11-22.
- Ozanics V, Jakobiec FA. 1982. Prenatal development of the eye and its annexa. Pages 11-96 in Jakobiec F, editor. *Ocular anatomy, embryology, and teratology*. Harper & Row, Philadelphia.
- Pal SK, Ghosh B, Roy S. 1998. Agonistic behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to season, sex and age. *Applied animal behaviour science* **59**:331-348.
- Pasternak T, Merigan WH. 1980. Movement detection by cats: Invariance with direction and target configuration. *Journal of comparative and physiological psychology* **94**:943-952.
- Peichl L. 1992. Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *The Journal of Comparative Neurology* **324**:603-620.
- Peirson S, Foster RG. 2006. Review: Melanopsin: Another Way Review of Signaling Light Neuron **49**:331-339.
- Pepe IM. 2001. Recent Advances in Our Understanding of Rhodopsin and Phototransduction. *Progress in Retinal and Eye Research* **20**:733-759.
- Pfeffer, BA, Philp NJ. 2014. Cell culture of retinal pigment epithelium: Special Issue. *Experimental Eye Research* **126**:1-4.
- Picciani N, Kerlin JR, Sierra N, Swafford AJM, Ramirez MD, Roberts NG, Cannon JT, Daly M, Oakley TH. 2018. Prolific Origination of Eyes in Cnidaria with Co-option of Non-visual Opsins. *Current Biology* **28**:2413-2419.
- Plachetzki DC, Degnan BM, Oakley TH. 2007. The origins of novel protein interactions during animal opsin evolution. *PLoS One* **2**:e1054.
- Pongrácz P, Ujvári V, Faragó T, Miklósi A, Péter A. 2017. Do you see what I see? The difference between dog and human visual perception may affect the outcome of experiments. *Behavioural Processes*. **140**:53-60.
- Prasad S, Galetta SL. 2011. Anatomy and physiology of the afferent visual system. *Neuro-ophthalmology* **102**:3-19.
- Presland A, Price J. 2014. Ocular anatomy and physiology relevant to anaesthesia. *Anaesthesia & Intensive Care Medicine* **15**:20-25.
- Pretterer G, Bubna-Littitz H, Windischbauer G, Gabler C, Griebel U. 2004. Brightness discrimination in the dog. *Journal of Vision* **4**:241-249.

- Prevosti FJ. 2010. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics* **26**:456-481.
- Prota G, Hu D-H, Vincensi MR, McCormick SA, Napolitano A. 1998. Characterization of Melanins in Human Irides and Cultured Uveal Melanocytes From Eyes of Different Colors. *Experimental Eye Research* **67**:293-299.
- Raghuprasad PK. 2017. Why the sky is blue. *Physics Essays* **30**:116-119.
- Rebsam A, Bhansali E, Mason CA. 2012. Eye-specific projections of retinogeniculate axons are altered in albino mice. *Journal of Neuroscience* **32**:4821-4826.
- Remington LA. c2012. Retina. Pages 61-92 in Remington LA, Goodwin D, editors. *Clinical anatomy and physiology of the visual system*. 3rd ed. Elsevier/Butterworth Heinemann. St. Louis.
- Ridge KD, Palczewski K. 2007. Visual Rhodopsin Sees the Light: Structure and Mechanism of G Protein Signaling. *Journal of Biological Chemistry* **282**:9297-9301.
- Rosolen SG, Chalier C, Rigaudière F, Lachapelle P. 2005. The ERG of the Beagle dog: Evidence associating a post b-wave negativity with the Tapetum Lucidum. *Documenta Ophthalmologica* **110**:145-153.
- Salido EM, Servalli LN, Gomez JC, Verrastro C. 2017. Phototransduction early steps model based on Beer-Lambert optical law. *Vision Research* **131**:75-81.
- Salvini-Plawen LV, Mayr E. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology* **10**:207–263.
- Samuelson DA, Gelatt KN. 1984. Aqueous outflow in the beagle. I. Postnatal morphologic development of the iridocorneal angle: pectinate ligament and uveal trabecular meshwork. *Curr Eye Res* **3**:783–794.
- Savolainen P, Lundeberg J, Zhang Y-P, Luo J, Leinter T. 2002. Genetic Evidence for an East Asian Origin of Domestic Dogs. *Science* **298**:1610-1613.
- Schoenemann B. 2013. The eyes of a tiny ‘Orsten’ crustacean – A compound eye at receptor level?. *Vision Research* **76**:89-93.
- Schroeder MM, Harrison KR, Jaekel ER, Berger HN, Zhao X, Flannery MP, St. Pierre EC, Pategi N, Jachimska A, Chervenak AP, Wong KY. 2018. The Roles of Rods, Cones, and Melanopsin in Photoresponses of M4 Intrinsically Photosensitive Retinal Ganglion Cells (ipRGCs) and Optokinetic Visual Behavior. *Frontiers in Cellular Neuroscience* **12**:1-14.
- Serpell J. 2000. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour, and Interaction with People*. 1st ed. Cambridge University Press, New York.

- Sherman SM, Wilson JR. 1975. Behavioral and morphological evidence for binocular competition in the postnatal development of the dog's visual system. *Journal of Comparative Neurology* **161**:183-195.
- Shu X, Li H, Dong B, Zhang HF, Sun C. 2017. Quantifying melanin concentration in retinal pigment epithelium using broadband photoacoustic microscopy. *Biomedical Optics Express* **8**:2851-2865.
- Sini KR, Kelawala DN, Patil DB, Parikh PV, Parulekar E.A. 2016. Ocular Funduscopy of Different Canine Breeds in India - A Clinical Study of 70 Normal Dogs. *Intas Polivet* **17**:328-333.
- Sinn R, Wittbrodt J. 2013. An eye on eye development. *Mechanisms of Development* **130**:347-358.
- Smerdon D. 2000. Anatomy of the eye and orbit. *Current Anaesthesia and Critical Care* **11**:286-292.
- Smith K. 2014. Clinical examination and diseases of the fundus in dogs. *In Practice* **36**:315-327.
- Smith K, Czaplewski N, Cifelli RL. 2016. Middle Miocene carnivorans from the Monarch Mill Formation, Nevada. *Acta Palaeontologica Polonica* **6**:231-252.
- Solé F, Smith R, Coillot T, De Bast E, Smith T. 2014. Dental and tarsal anatomy of ‘Miacis’ latouri and a phylogenetic analysis of the earliest carnivoramorphs (Mammalia, Carnivoramorphs). *Journal of Vertebrate Paleontology* **34**:1-21.
- Somppi S, Hänninen L, Vainio O, Törnqvist H, Krause C. 2012. Dogs do look at images: Eye tracking in canine cognition research. *Animal Cognition* **15**:163-174.
- Spaulding M, Flynn JJ. 2010. Anatomy of the postcranial skeleton of “Miacis” uintensis (Mammalia: Carnivoramorphs). *Journal of Vertebrate Paleontology* **29**:1212-1223.
- Stone, C. 1921. Notes on light discrimination in the dog. *Journal of Comparative Psychology* **1**:413-431.
- Suzuki T, Takayama R, Sato M. 2016. Eyeless/Pax6 controls the production of glial cells in the visual center of *Drosophila melanogaster*. *Developmental Biology* **409**:343–353.
- Swienton DJ, Thomas AG. 2014. The visual pathway—functional anatomy and pathology. *Semin Ultrasound CT MRI* **35**:487-503.
- Synnott DP, Sanei H, Dewing K, Ardakani OH, Pedersen PK. 2017. Full Length Article: Insight into visible light spectrum changes with increasing reflectance in bituminite and inertinite macerals. *Fuel* **197**:201-208.

- Szél Á, Röhlich P, Caffé AR, Van Veen T. 1996. Distribution of cone photoreceptors in the mammalian retina. *Microscopy Research and Technique* **35**:445-462.
- Takeda H, Nishimura K, Agata K. 2009. Planarians change their body size by maintaining a constant ratio of different cell types using stem cell system. *Zoological Science* **26**:805–813.
- Tanaka T, Ikeuchi E, Mitani S, Eguchi Y, Uetake K. 2000. Studies on the visual acuity of dogs using shape discrimination learning. *Nihon Chikusan Gakkaiho* **71**:614-620.
- Tanaka T, Watanabe T, Eguchi Y, Yoshimoto T. 2000. Color Discrimination in Dogs. *Nihon Chikusan Gakkaiho* **71**:300-304.
- Tapp PD, Siwak CT, Head E, Cotman CW, Murphey H, Muggenburg BA, Milgram NW. 2004. Concept abstraction in the aging dog: development of a protocol using successive discrimination and size concept tasks. *Behavioural Brain Research* **153**:199-210.
- Taradach C, Sacré-Salem B. 1999. Coloboma of the optic disc in a beagle dog: Case report. *Journal of Toxicology - Cutaneous and Ocular Toxicology* **18**:272.
- Tomarev SI, Piatigorsky J. 1996. Lens crystallins of invertebrates. *European Journal of Biochemistry* **235**:449–465.
- Van Cruchten S, Vrolyk V, Perron Lepage MF, Baudon M, Voute H, Schoofs S, Haruna J, Benoit-Biancamano MO, Ruot B, Allegaert K. 2017. Pre- and Postnatal Development of the Eye: A Species Comparison. *Birth Defects Research* **109**:1540-1567.
- Vopalensky P, Kozmik Z. 2009. Eye evolution: common use and independent recruitment of genetic components. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **364**:2819-2832.
- Walls GL. 1963. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Hafner Publishing Co, New York.
- Warrant E.J. 2015. Photoreceptor Evolution: Ancient ‘Cones’ Turn Out to Be Rods. *Current Biology* **25**:R148-R151.
- Watson C. 2012. Visual System. Pages 646-652 in Watson C, Paxinos G, Puelles L, editors. *The Mouse Nervous System*. Elsevier Academic Press, Boston.
- Weasner BM, Weasner B, Deyoung SM, Michaels SD, Kumar JP. 2009. Transcriptional activities of the Pax6 gene eyeless regulate tissue specificity of ectopic eye formation in *Drosophila*. *Developmental Biology* **334**:492-502.
- Westheimer G. 1992. Visual Acuity. Pages 531-547 in: Hart WM, editor. *Adler's physiology of the eye: clinical application*. 9th ed. Mosby Year Book, St Louis.

- Westheimer G. 2007. The ON–OFF dichotomy in visual processing: From receptors to perception. *Progress in Retinal and Eye Research*. **26**:636-648.
- Wilsson E. 2016. Nature and nurture—How different conditions affect the behavior of dogs. *Journal of Veterinary Behavior* **16**:45-52.
- Yan ECY, Kazmi MA, Ganim Z, Hou J-M, Pan D, Chang BSW, Sakmar TP, Mathies RA. 2011. Retinal counterion switch in the photoactivation of the G protein-coupled receptor rhodopsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**:9262-9267.
- Yanoff M, Duker JS. 2009. *Ophthalmology*. Elsevier Health Sciences, UK.
- Yoshida M, Yura K, Ogura A. 2015. Cephalopod eye evolution was modulated by the acquisition of Pax-6 splicing variants. *Scientific Reports* **4**:4256.
- Zhang X, Puliafito CA, Jiao S, Zhang HF. 2011. Simultaneous in vivo imaging of melanin and lipofuscin in the retina with photoacoustic ophthalmoscopy and autofluorescence imaging. *Journal of Biomedical Optics* **16**:080504-080504-3.
- Zrzavý J, Duda P, Robovský J, Okřinová I, Pavelková Řičánková V. 2018. Phylogeny of the Caninae (Carnivora): Combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta* **47**:373-389.