

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI  
FAKULTA PŘÍRODOVĚDECKÁ  
KATEDRA OPTIKY



Lenka Musilová

*Psychofyzikální měření zrakových funkcí: crowding a konturová interakce*

Disertační práce

Školitel: RNDr. František Pluháček, Ph.D.

Doktorský studijní program: Optika a optoelektronika

Olomouc 2019

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem disertační práci vypracovala samostatně, pod vedením RNDr. Františka Pluháčka, Ph.D., za použití citované literatury a dalších odborných zdrojů.

V Olomouci dne 15. 4. 2019

Podpis autora:

## **Poděkování**

Na tomto místě bych velmi ráda poděkovala vedoucímu této disertační práce RNDr. Františku Pluháčkovi, Ph.D. za odborné vedení a veškerou dosavadní spolupráci, za řadu konzultací, včetně nespočtu podnětných diskuzí, rad, komentářů a doporučení. Zároveň tímto děkuji za jeho podporu, věnovaný čas, energii, ale také trpělivost a empatii, které se mi dostalo nejen v průběhu tvorby této práce, ale v rámci celého studia.

Děkuji také zahraničním kolegům prof. Johnu Siderovi a prof. Haroldu Bedellovi za přínosné debaty při návrhu a vyhodnocení experimentů a za spolupráci při vlastní výzkumné činnosti a při přípravě publikací.

Velké poděkování patří také dalším kolegům z týmu a mým blízkým, kteří mě po celou dobu podporovali. V neposlední řadě tímto děkuji i Mgr. Petru Langerovi za spolupráci při sběru dat pro záměnné matice, Mgr. Romaně Zemanové za součinnost při Studii I a všem figurantům za ochotu a strávený čas v laboratoři.

Výzkumné aktivity byly podpořeny z projektu Optometrie a její aplikace:  
č. IGA\_PrF\_2012\_014, č. IGA\_PrF\_2013\_021, č. IGA\_PrF\_2014\_015,  
č. IGA\_PrF\_2015\_016, IGA\_PrF\_2016\_015, č. IGA\_PrF\_2017\_003,  
č. IGA\_PrF\_2018\_007, č. IGA\_PrF\_2019\_005.

## ABSTRAKT

Disertační práce se zaměřuje na psychofyzikální měření zrakových funkcí, konkrétně na oblast konturové interakce a crowding fenoménu. Oba tyto jevy významně ovlivňují zrakové vnímání, a to především snížením zrakové ostrosti, která je přímým ukazatelem kvality vidění. Optotypové znaky různé velikosti, které jsou fixovány z určité vzdálenosti a za specifických podmínek, tak představují fyzikálně definovaný stimul vyvolávající následnou percepční odpověď. Přitom při konturové interakci je daný optotypový znak obklopen konturami, v případě crowdingu pak znaky podobnými sledovanému optotypu. Ve zrakovém systému dochází ke vzájemné interakci signálů ze všech sledovaných znaků, která vede k výše uvedenému poklesu zrakové ostrosti. Konturovou interakci i crowding můžeme charakterizovat prostřednictvím tzv. rozsahu a magnitudy (velikosti). Tato práce definuje a charakterizuje oba jevy za podpory řady vědeckých studií. Jedním z cílů je tedy vytvořit dostatečně širokou a přehlednou informační základnu, která by přispěla nejen k pochopení mechanismů těchto jevů, ale rovněž by uspořádáním dostupných vědeckých zdrojů napomohla zpřehlednění a shrnutí této problematiky. Hlavním cílem této práce je analyzovat chování konturové interakce za různých jasových podmínek a dále vzájemně porovnat foveální konturovou interakci a crowding za vysokých jasů. Tato analýza je prováděna za účelem ověření teorie objasňující tyto jevy a případně přinést další doplňující informace. Toto bylo podpořeno vlastními experimenty, zaměřenými na rozbor konturové interakce při změnách okolního jasu (odpovídající úrovni fotopického, mezopického a skotopického vidění), a to jak pro foveální (centrální), tak i periferní vidění. Na základě výsledků těchto studií lze konstatovat, že rozsah foveální konturové interakce na jasů nezávisí, ale s klesajícím jasnem dochází k výrazné redukci magnitudy. Navíc rozsah konturové interakce ve fovee vykazuje asi dvacetkrát menší hodnotu než v periférii. Rovněž bylo zjištěno, že v periférii nemá jas pozadí a excentricita zřetelný vliv ani na rozsah, ani na magnitudu konturové interakce. Ve všech sledovaných případech nezávisí rozsah jevů na velikosti znaku při dané sítnicové lokaci. Výše uvedené závěry podporují teorii neurálního původu konturové interakce. Další experiment byl zaměřen na porovnání foveální konturové interakce a crowdingu za vysokého (denního) jasu. Bylo zjištěno, že crowding se vyznačuje silnější magnitudou



než konturová interakce, což podporuje stávající teorii vysvětlující crowding jako kombinaci konturové interakce a dalších jevů.

## **ABSTRACT**

This dissertation is focused on the psychophysical measurements of visual functions, specifically according to the crowding effect and the contour interaction. Both of these phenomena significantly affect visual perception, mainly by reducing visual acuity, which is an indicator of vision quality. Optotype targets of varying sizes, which are fixed at a certain distance and under specific conditions, represent a physically defined stimulus resulting in a subsequent perceptual response. If the optotype target is surrounded by flankers (bars) the contour interaction is observed, by the same or similar targets (letters) occurs to the crowding. There is an interaction of signals from the target and flankers in the visual system according to the reduction of visual acuity. Both contour interaction and crowding can be characterized by a lateral extent and the magnitude. This thesis defines and characterizes both effects with the support of a number of scientific studies. One of the objectives of this work is to create a complete and transparent information base that would not only contribute to the understanding of the mechanisms of these phenomena, but also by the organization of the available scientific resources to the clarification and summarization of this issue. The main goal of this thesis is to analyse the contour interaction under different luminance conditions and compare foveal contour interaction and crowding at high luminance levels. This analysis is performed to verify theories explaining these phenomena and provide additional information. This was supported by own experiments, which were focused on the analysis of contour interaction at changes of background luminance (corresponding to the photopic, mesopic and scotopic vision), for foveal (central) and peripheral vision. The results of own experiments show that extent of foveal contour interaction is constant when changing background luminance, but the magnitude decreases systematically as this luminance is reduced. Moreover, the extent of contour interaction in the fovea is approximately twenty times smaller than in the periphery. The background luminance and eccentricity affect neither the extent nor the magnitude of peripheral contour interaction. The extent of the phenomena does not depend on the target size at the given retinal location under all monitored conditions. These conclusions support the theory of neural origin of contour interaction. Another experiment was focused on comparing foveal contour interaction and crowding

at high luminance. When crowding and contour interaction are compared (on these results based), crowding has a stronger magnitude, which supports existing theory characterized crowding as a combination of contour interaction and other effects.

# ANOTACE

Jméno a příjmení autora: **Mgr. Lenka Musilová**  
Název katedry a fakulty: **Katedra optiky, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci**  
Název disertační práce: **Psychofyzikální měření zrakových funkcí: crowding a konturová interakce**  
Vedoucí disertační práce: **RNDr. František Pluháček, Ph.D.**

Počet stran: 135

Počet titulů použité literatury: 102

Počet příloh: 4

Klíčová slova: crowding fenomén, konturová interakce, rozsah, magnituda, separace, excentricita, ftopické vidění, mezopické vidění, skotopické vidění

Disertační práce se zaměřuje na psychofyzikální měření zrakových funkcí, konkrétně na oblast konturové interakce a crowding fenoménu. Hlavním cílem této práce je analyzovat chování konturové interakce za různých jasových podmínek a dále vzájemně porovnat foveální konturovou interakci a crowding za vysokých jasů. Na základě výsledků experimentálního měření lze konstatovat, že rozsah foveální konturové interakce na jasů nezávisí, ale s klesajícím jasnem dochází k výrazné redukci magnitudy. Navíc rozsah konturové interakce ve fovee vykazuje asi dvacetkrát menší hodnotu než v periférii. Rovněž bylo potvrzeno, že v periférii nemá jas pozadí a excentricita zřetelný vliv ani na rozsah, ani na magnitudu konturové interakce. Ve všech sledovaných případech nezávisí rozsah jevů na velikosti znaku při dané sítnicové lokaci. Výše uvedené podporuje teorii neurálního původu konturové interakce. Taktéž bylo zjištěno, že crowding se vyznačuje silnější magnitudou než konturová interakce, což podporuje stávající teorii vysvětlující crowding jako kombinaci konturové interakce a dalších jevů.

# OBSAH

ABSTRAKT .....	4
ABSTRACT.....	6
ANOTACE .....	8
1 ÚVOD DO PROBLEMATIKY A VYMEZENÍ CÍLŮ DISERTAČNÍ PRÁCE....	11
2 ZRAKOVÉ VNÍMÁNÍ .....	14
2.1 Neurofyziologie zrakového vnímání.....	14
2.1.1 Funkce a vlastnosti fotoreceptorů .....	14
2.1.2 Zraková dráha .....	18
2.1.3 Receptivní pole .....	23
2.2 Zraková ostrost a její měření.....	27
2.2.1 Psychofyzikální měření zraku.....	28
2.2.2 Charakteristika zrakové ostrosti.....	32
2.2.3 Měření zrakové ostrosti a konstrukce optotypů .....	33
2.2.4 Čitelnost optotypových znaků .....	36
2.3 Vliv jasu na zrakové vnímání.....	38
2.3.1 Adaptační procesy.....	39
2.3.2 Vliv jasu na zrakovou ostrost.....	41
2.3.3 Receptivní pole při změnách jasu .....	42
3 CROWDING A KONTUROVÁ INTERAKCE .....	44
3.1 Definice a charakteristika.....	44
3.2 Původ konturové interakce a crowdingu.....	47
3.3 Foveální a periferní crowding a konturová interakce .....	49
3.4 Důsledky crowdingu a konturové interakce.....	51
4 VLIV JASU A EXCENTRICITY PODNĚTU NA KONTUROVOU INTERAKCI.....	53
4.1 Foveální konturová interakce za různých jasových podmínek (Studie I).....	54
4.1.1 Metodika .....	55
4.1.2 Výsledky .....	58
4.1.3 Diskuze .....	63
4.2 Konturová interakce za fotopických a skotopických podmínek (Studie II).....	65
4.2.1 Metodika .....	66
4.2.2 Výsledky .....	71
4.2.3 Diskuze .....	78

5	SROVNÁNÍ CROWDINGU A KONTUROVÉ INTERAKCE VE FOVEE .....	83
5.1	Rozdílný vliv počtu flankerů na foveální crowding a konturovou interakci (Studie III).....	84
5.1.1	Metodika .....	84
5.1.2	Výsledky .....	87
5.1.3	Diskuze .....	90
5.2	Analýz chyb pro crowding a konturovou interakci (Studie IV).....	91
5.2.1	Metodika .....	92
5.2.2	Výsledky .....	94
5.2.3	Diskuze .....	99
6	ZÁVĚR - SHRNUÍ HLAVNÍCH VÝSLEDKŮ PRÁCE.....	101
	LITERATURA A ZDROJE.....	103
	PUBLIKAČNÍ ČINNOST .....	112
	SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK .....	113
	PŘÍLOHA 1 .....	117
	PŘÍLOHA 2 .....	128
	PŘÍLOHA 3 .....	134
	PŘÍLOHA 4 .....	135

# 1 ÚVOD DO PROBLEMATIKY A VYMEZENÍ CÍLŮ DISERTAČNÍ PRÁCE

Tato disertační práce se zaměřuje na zrakové funkce z pohledu psychofyzikálního měření, přesněji na tzv. crowding efekt a konturovou interakci. Jedná se o jevy, které za určitých podmínek podstatně ovlivňují vizuální vnímání okolního prostředí, což se projevuje především snížením zrakové ostrosti. První zmínku o vlivu crowdingu lze vystopovat již ve 30. letech minulého století, kdy Wilhelm Korte ve své práci publikoval poznatky z provedených experimentů. Popisoval mechanismy, které zpracovávají zrakové podněty v případě „přeplněnosti“, „nahuštěnosti“ či „shlukování“ vizuálních stimulů a jsou analyzovány prostřednictvím neurálních procesů, které zprostředkovávají jejich percepční charakteristiky (Korte, 1923). Uvedené vlastnosti lze v angličtině vystihnout výrazem „crowding“ – odtud pramení název tohoto jevu. Konturová interakce pak může být chápána jako specifický typ či součást crowdingu. V průběhu posledních devíti dekad byla vydána řada článků a studií, které svědčí o neutuchajícím zájmu odborné veřejnosti detailněji porozumět těmto specifickým jevům. Tyto fyziologické jevy zasahují do našeho každodenního života, konkrétněji řečeno do našeho prostorového vidění, a proto má své opodstatnění věnovat této problematice určitou pozornost. Vzhledem k tomu, že zraková ostrost představuje jednu z nejdůležitějších zrakových funkcí a lze ji považovat za určité měřítko kvality zraku a vizuálního vnímání, je bezesporu důležité pochopit proč a jak crowding efekt a konturová interakce tuto funkci ovlivňují.

Pro vyšetřování zrakové ostrosti se nejčastěji užívají optotypy, jejichž znaky jsou sledovány z určité vzdálenosti a za specifických podmínek. Optotypové znaky tedy představují podnět, který lze fyzikálně definovat. Tento stimul pak vyvolává ve zrakovém systému určitou percepční odezvu. Působení konturové interakce se projevuje za situace, kdy jsou v blízkosti daného optotypového znaku umístěny kontury, v případě crowdingu je sledovaný znak obklopen dalšími znaky, které jsou mu svým designem velmi podobné. Interakce signálů ze všech pozorovaných znaků pak tedy významně ovlivňuje tuto zrakovou ostrost, dochází k jejímu zhoršení (snížení). Co se týče vizuálního vnímání okolí, které nás obklopuje, jsou účinky crowdingu i konturové

interakce všudypřítomné. Ke crowdingu dochází při mnoha různých lidských činnostech, např. při čtení, rozpoznávání blízkých i vzdálených předmětů, obličejů atd., a zasahuje tedy významně do vizuálního vnímání naší reality.

Těžištěm této práce je zejména experimentální doplnění vybraných charakteristik zmiňovaných jevů (crowdingu a konturové interakce) s cílem upřesnit jejich chování za specifických podmínek a na základě výsledků ověřit jejich možný původ. Nezbytnou součástí práce je shrnutí stávajících poznatků z této oblasti s ohledem na plánované experimenty. Pro lepší porozumění souvislostí a pojmů, které jsou užívány v rámci experimentálních měření, text zahrnuje (v kapitole druhé) nejdůležitější poznatky o stavbě zrakové dráhy včetně fotoreceptorů a receptivních polí a jejich významu v procesu zpracování obrazové informace. Je zde též začleněna úzce související problematika zrakové ostrosti, jejího měření a vlivu jasu na vidění. Aktuální studie totiž poukazují na to, že právě jas může hrát důležitou roli při analýze původu pozorovaných jevů. Oční aparát reaguje na měnící se hodnotu jasu prostřednictvím adaptačních procesů, které zahrnují nejen flexibilní reakci zornice, ale také specifické změny v oblasti fotoreceptorů a vnitřní organizaci receptivních polí. Obecný přehled stávajícího stavu znalostí crowdingu a konturové interakce (kapitola třetí) se zřetelem k zaměření experimentální části práce zahrnuje definici, základní charakteristiku těchto jevů a jejich význam. Vlastním experimentálním studiím a shrnutí s nimi přímo souvisejících aktuálních poznatků jsou věnovány kapitoly čtyři a pět. Všechny studie byly prováděny v rámci mezinárodní spolupráce s pracovišti Anglia Ruskin University v Cambridge (UK) a Houston University v Houstonu (USA).

První výzkumná část (kapitola čtvrtá) se zaměřuje na sledování vlivu jasu na foveální konturovou interakci (Studie I) a na srovnání vlivu jasu s měnící se excentricitou (Studie II). Motivací obou experimentů bylo ověřit předpokládané mechanismy vzniku konturové interakce založené na receptivních polích. Některé vlastnosti receptivních polí se mění s jasnem a tyto změny by se tedy měly projevat i ve změnách (konkrétně v oslabení) konturové interakce. Navíc je velikost a složení receptivních polí odlišné ve fovee a v periférii, což by se opět mělo odrážet v chování konturové interakce.

Druhá výzkumná část přispívá k upřesnění vzájemného vztahu a srovnání foveálního crowdingu a konturové interakce včetně analýzy vlivu počtu flankerů (objekty v okolí sledovaného znaku) na oba zkoumané jevy (Studie III). Předpokládá se,



že konturová interakce je součástí crowdingu, přičemž crowding je komplexnějším jevem. Stávající studie však poukazují spíše na podobné vlastnosti obou jevů ve fovee. Součástí tohoto srovnání je i detailní analýza chyb v rozpoznávání prezentovaných znaků, provedená na základě měření tzv. záměnných matic (Studie IV).

V rámci disertační práce jsem se podílela celkem na čtyřech studiích, z nichž dvě byly publikovány v zahraničních impaktovaných odborných časopisech (vliv jasu a vliv jasu a excentricity na konturovou interakci). U první publikace jsem spoluautorem a u druhé publikace hlavním autorem. Dílčí výsledky jsem též prezentovala v rámci posterové sekce na dvou ročnících zahraniční prestižní mezinárodní konference The Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO). Výsledky studií zaměřených na porovnání crowdingu a konturové interakce ve fovee jsou aktuálně připravovány k publikaci.

## **2 ZRAKOVÉ VNÍMÁNÍ**

Smyslové orgány a jejich specializované buňky představují sofistikovaný nástroj centrální nervové soustavy, která jejich prostřednictvím získává cenné informace o dějích v okolí i nitru organismu v podobě akčních potenciálů. Jeden z našich nejdůležitějších smyslů je zrak, díky kterému vnímáme většinu podnětů z okolního prostředí. Člověk se samozřejmě nerodí s dokonalým viděním, vývoj zraku je složitý a komplexní proces, který prochází několika fázemi. Aktivní fáze je iniciována stálým přísunem zrakových podnětů. Pasivní fáze pak zajišťuje fokusaci těchto podnětů na sítnici, kde vzniká (v případě emetropického oka) obraz pozorovaného předmětu. Tento proces je ovlivňován řadou faktorů, které jsou určujícími hodnotami pro refrakci oka.

### **2.1 Neurofyziologie zrakového vnímání**

V procesu zrakového vnímání tedy hraje významnou roli nejen optická soustava oka, ale značnou měrou se na něm podílejí i biochemické pochody na sítnici a elektrofyziologické procesy ve zrakové kůře. Zrakový vjem tak vzniká za spoluúčasti podkorových nervových center i mozkové kůry.

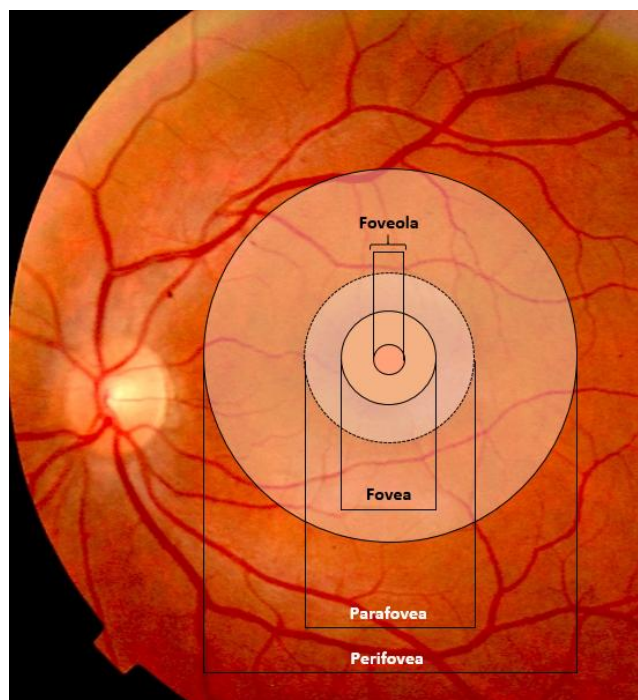
Dokonalé zrakové vnímání okolního prostředí předpokládá existenci dvou klíčových funkcí zrakového aparátu při zpracování zrakových informací, a to schopnost identifikovat sledované podněty a schopnost lokalizovat a popř. detekovat jejich možný pohyb v prostoru (Králíček, 2011).

#### **2.1.1 Funkce a vlastnosti fotoreceptorů**

Jak již bylo uvedeno, zrakový vjem vzniká na základě detekce a zpracování optického obrazu vytvořeného na sítnici oka za spoluúčasti různých částí lidského mozku. Má se za to, že při složitém procesu vzniku zrakového vjemu jsou na základě specifické struktury a funkce jednotlivých částí zrakové dráhy rozpoznávány jednotlivé charakteristiky obrazu (kontury, hrany, pohyb, orientace, atd.) a následně integrovány

do jednoho sensorického celku. Mezi dílčí jevy, které se na této činnosti z části podílejí, z části jsou jejím důsledkem, patří také konturová interakce a crowding fenomén, viz kapitola 3.

Jedním ze stěžejních prvků této komplikované sensorické soustavy je sítnice, která plní funkci detektoru. Tvoří vnitřní vrstvu očního bulbu. Částečně zde též dochází k základnímu zpracování obrazu. Sítnice (*retina*) lidského oka představuje vysoce diferenciovanou strukturu, která vznikla odštěpením z mozkového základu a s mozkem je spojena tzv. zrakovou dráhou. V dospělém stavu se rozlišují dvě části sítnice - optická a slepá část, přičemž právě část optická (*pars optica retinae*) je zodpovědná za zprostředkování zrakových funkcí. Složitou strukturu optické části sítnice tvoří 10 vrstev, které jsou vzájemně propojeny pomocí nervových buněk (Kuchynka et al., 2007). Než se světlo dostane ke světlocitlivým buňkám (fotoreceptorům), musí projít jednotlivými vrstvami sítnice, z tohoto důvodu je označována za tzv. inverzní strukturu. Optická část sítnice obsahuje dvě významné oblasti – papilu zrakového nervu (*papilla nervi optici*) a žlutou skvrnu (*macula lutea*). Papila je slepé místo, kudy prochází cévy a svazky nervových vláken. Žlutá skvrna obklopuje centrální oblast sítnice, ve které je vytvářen obraz pozorovaného předmětu. Uprostřed ní leží jamka (*fovea centralis*) s centrální jamečkou (*foveola*), kde je optickou soustavou oka vytvořený obraz detekován s maximálním rozlišením (Tunnacliffe, 1993), viz obr. 1.



Obr. 1: Oční pozadí se zvýrazněnou makulární oblastí.

Proces vidění začíná podrážděním vrstvy receptorů citlivých na světlo, které se označují jako tzv. fotoreceptory. Adekvátním podnětem pro jejich stimulaci je elektromagnetické záření v rozsahu vlnových délek 380 - 760 nm (Tunnacliffe, 1993). Tyto světločivé buňky jsou schopny měnit energii dopadajícího světla na nervové vzruchy, které jsou pak optickým nervem vedeny dále do mozku a následně zpracovány (Kuchynka et al., 2007; Syka, Voldřich & Vrabec, 1981), viz dále kap. 2.1.2. Lidské oko má dva typy fotoreceptorů – tyčinky a čípky. Sítnice obsahuje asi 7 milionů čípků a 130 milionů tyčinek, přičemž jejich rozložení na sítnici je značně nerovnoměrné (Tunnacliffe, 1993). Hustota čípků je největší ve fovee, k okrajům makuly už výrazně klesá. Za hranicí makuly je denzita čípků relativně konstantní, avšak asymetrická, větší nazálně než temporálně. Tyčinky jsou nejvíce nahromaděny asi 30° okolo *fovea centralis*, směrem k periférii sítnice jejich hustota postupně klesá, a to z max.  $1,5 \cdot 10^5 / \text{mm}^2$  až na jednu třetinu (Silbernagl & Despopoulos, 2004). V místě papily zrakového nervu nejsou obsaženy žádné fotoreceptory. Každý fotoreceptor má dvě části, a to zevní segment, který obsahuje zrakový pigment, a vnitřní segment, který představují buněčné organely (Tunnacliffe, 1993). Zevní segmenty se průběžně regenerují. Vnitřní části fotoreceptorových buněk vytvářející synaptický kontakt s dalšími zapojenými buňkami, kde se uskutečňují metabolické procesy.

Čípky slouží k barevnému vidění detailů při jasném osvětlení (tzv. fotopické vidění, viz dále) a mají menší světelnou citlivost než tyčinky, tudíž nejsou schopny registrovat jednotlivá světelná kvanta. Pravděpodobnou příčinou je, že reakce v čípcích jsou mnohem rychleji inaktivovány. Podle charakteru fotopigmentu - *jodopsinu* rozlišujeme tři typy čípků (11-*cis*-retinal s proměnným podílem opsinu), které mají odlišnou citlivost na různou vlnovou délku dopadajícího světla - oblast modrá, zelená a červená (Remington, 2012; Silbernagl & Despopoulos, 2004). Přítomnost těchto tří různých čípků v sítnici s citlivostí pro tři základní barvy podmiňuje trichromatické barevné vidění (Rosina et al., 2013). Průměr čípků je asi 5 - 8  $\mu\text{m}$  v periferních částech sítnice, v centrální jamce průměr činí pouze 1,5  $\mu\text{m}$ . Každý čípek má v místě nejostřejšího vidění (*fovea centralis*) synapsi s jedinou bipolární buňkou.

Tyčinky umožňují rozeznávat světlo a tmu a slouží k vidění za šera a v noci (tzv. skotopické vidění, viz dále). Vysoká citlivost při vidění za šera je doprovázena snižující se zrakovou ostroť (Silbernagl & Despopoulos, 2004). Hlavní tyčinkový

pigment *rodopsin* má nejvyšší citlivost pro vlnovou délku kolem 500 nm (Kuchynka et al., 2007). Tyčinky nejsou citlivé na červenou barvu, proto při použití červeného filtru (červených brýlí) zůstávají adaptovány na tmou a reagují pouze čípky, neboli jinými slovy řečeno, červený filtr propouští pouze část světla, na kterou reagují pouze čípky. Této skutečnosti se využívá v situacích vyžadujících rychlou adaptaci na tmou, např. v rentgenologii nebo při nočních vojenských operacích (Rosina et al., 2013). Tyčinky jsou štíhlé buňky protáhlého tvaru, jejich průměr odpovídá cca 2  $\mu\text{m}$  a délka 60  $\mu\text{m}$  (Tunnacliffe, 1993).

Vnitřní segment fotoreceptorů se skládá z buněčného jádra, mitochondrií a nervových vláken. Jejich axonálními výběžky je fotoreceptor propojen s příslušnými sousedními horizontálními a bipolárními buňkami, přičemž jejich synapse představuje poslední segment buňky fotoreceptoru (Kuchynka et al., 2007; Šikl, 2013). Úlohou neuronů, které leží ve střední vrstvě sítnice, je především propojení fotoreceptorů a gangliových buněk (ty představují jedinou vrstvu sítnice přímo komunikující se zrakovými centry v mozku). Bipolární buňky mají shodnou orientaci jako fotoreceptory, horizontální a amakriční buňky jsou orientovány laterálně (Šikl, 2013). Informaci o množství dopadajícího světla, kterou vysílají fotoreceptory, odvádí do mozku axony gangliových buněk. Přitom primární signál vzniká na základě pohlcení fotonu ve vnější části fotoreceptorů daným zrakovým barvivem. Absorpce fotonu působí chemické změny barviva (viz např. Levin et al., 2011; Tunnacliffe, 1993), které ve finále vedou k navýšení membránového potenciálu buňky fotoreceptoru oproti klidovému (depolarizovanému) stavu, jedná se o tzv. hyperpolarizaci. U fotoreceptorů a bipolárních buněk má změna potenciálu stupňovaný charakter a její amplituda je úměrná intenzitě podnětu. V případě následujících gangliových buněk dochází ke změnám polarizace, až pokud stimul od buněk, na které je napojena, přesáhne určitou prahovou hodnotu. Pak dojde k prudké změně polarizace (ke vzniku tzv. akčního potenciálu, tedy nervového pulzu) a následnému návratu do původního stavu. Takto vzniklý akční potenciál – nervový pulz se následně šíří dále. Přitom jeho amplituda roste s výškou receptorového potenciálu. Nervové vzruchy jsou gangliovou buňkou vysílány s různou frekvencí v závislosti na počtu stimulů a typu připojení předcházejících (v tomto případě bipolárních) buněk, které mohou gangliovou buňku aktivovat (zvýší frekvenci) či inhibovat (sníží frekvenci).

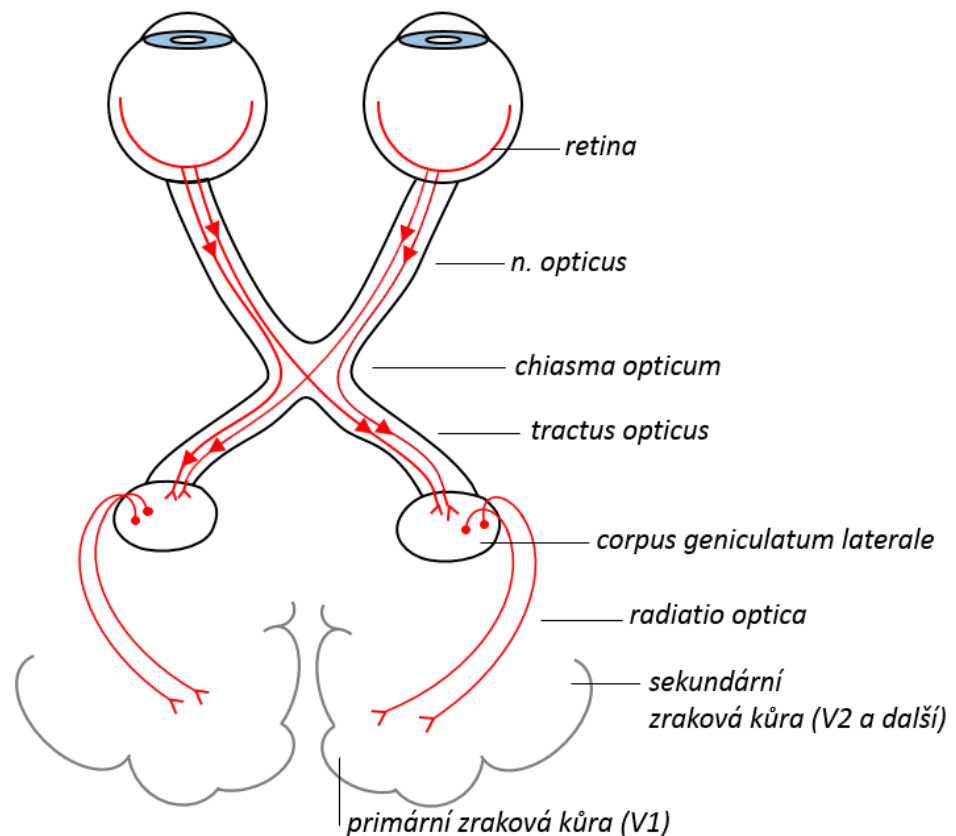
Vzhledem k počtu fotoreceptorů (cca 140 miliónu) a gangliových buněk (cca 1 milion) je zřejmé, že jedna gangliová buňka musí zpracovat signál z více fotoreceptorů. To znamená, že už na sítnici dochází ke konvergenci a reorganizaci signálu, ke kódování promítnutého obrazu, při němž ale nevznikají významnější ztráty. V oblasti žluté skvrny je poměr fotoreceptorů a gangliových buněk 1:1, tzn. informace zachycená jedním fotoreceptorem je do mozku přiváděna jedním axonem (Šikl, 2013). Avšak signál o světle, které dopadá na periferii sítnice, je slučován a koncentrován. Až 33 % gangliových buněk přijímá signál z čípků umístěných ve fovee, která přitom zaujímá necelá 2 % plochy sítnice (Blake & Sekuler, 2005). Vzhledem ke vzájemnému propojení jednotlivých nervových buněk zprostředkujících přenos signálu do korového centra, existuje pro každou tuto buňku na sítnici určitá oblast, která je s ní propojena. Tato senzorká jednotka se označuje jako receptivní pole. Receptivní pole hrají významnou roli ve vnímání jednotlivých charakteristik sledované scény a jsou tedy podstatná pro vznik zrakového vjemu. Blíže jsou jim věnovány kapitoly 2.1.3 a 2.3.3. Na jejich základě lze též vysvětlit některé vlastnosti konturové interakce a crowding fenoménu (viz kapitola 3).

## 2.1.2 Zraková dráha

K převodu podráždění z oka do mozkové kůry slouží zraková dráha, která zajišťuje příslušné spojení sítnicových fotoreceptorů se zrakovou kůrou v týlním mozkovém laloku. Zrakové centrum v týlním laloku je propojeno s dalšími centry mozkové kůry, kde dochází k uvědomění si toho, co právě vidíme (Šikl, 2013). Schematické znázornění jednotlivých částí zrakové dráhy a jejich návaznost prezentuje obr. 2.

Jak již bylo výše zmíněno, k primárnímu zpracování světelného podnětu dochází v oku pozorovatele, nicméně hlavní část toho procesu vidění probíhá až v mozku, který vykazuje při zrakovém vnímání rozsáhlou aktivitu. Zpracování podnětu zrakovým systémem je realizováno vedením podnětového signálu od fotoreceptorů přes bipolární buňky do gangliových buněk sítnice a dále přes thalamus v mezimozku do primární zrakové kůry v týlním laloku a do vyšších korových (zrakových) center, které jsou umístěny v týlním, temenním a spánkovém laloku (Syka, Voldřich & Vrabec, 1981).

Axony gangliových buněk vystupují z oka ve formě optického nervu (*nervus opticus*), přechází do optického chiasmatu (*chiasma opticum*) a následně vedou jako zrakový trakt (*tractus opticus*) do zevního kolínkovitého tělíska (*corpus geniculatum laterale*). Zde se signál přes synapse přenáší do dalšího neuronu zrakové dráhy, jehož axony ve formě zrakové radiace (*radiatio optica*) vedou až do zrakové části mozkové kůry (Tunnacliffe, 1993).



Obr. 2: Schématické znázornění zrakové dráhy.

Dále lze do sensorického systému zahrnout všechny oblasti mozku, kde je možné zaznamenat buď evokovaný potenciál, nebo odpověď neuronů na specifický sensorický podnět. V sensorických drahách a projekčních korových oblastech existuje určitá funkční rezerva, tudíž ohraničené nevelké výpadky neuronů z funkce jsou buď kompenzovány, anebo se ztlačně neprojeví. Určitou možnost kompenzace funkcí

v centrální sensorické dráze poskytují četná zkřížení drah (Syka, Voldřich & Vrabec, 1981).

V *chiasma opticum* dochází ke křížení asi 60 % axonů z nazálních polovin sítnic obou očí a přecházejí odtud do stranově opačné hemisféry (kontralaterální), zatímco axony z temporálních polovin (asi 40 %) jsou nezkříženy a vedou vzruchy do shodné (ipsilaterální) hemisféry. Překřížené axony jednoho oka a nepřekřížené z toho druhého vytvářejí nové uspořádání, které pak mění vlastnosti dalšího zpracování zrakového podnětu. Do pravé a levé mozkové hemisféry se tak nepromítají informace z pravého a levého oka, ale z pravé a levé části zorného pole. Informace o jednom místě v prostoru zachycená oběma očima tedy není zpracována dvakrát (Šikl, 2013).

Po zkřížení tyto neurity sekundární zrakové dráhy vedené jako *tractus opticus* končí v tzv. primárních zrakových centrech v *corpus geniculatum laterale* (CGL). Tuto podkorovou strukturu tvoří šest oddělených vrstev nacházejících se v thalamu a jsou vyplněné těly neuronů. Signál přivedený ze žluté skvrny zabírá ve CGL větší plochu než stejná část zorného pole zobrazující se na periférii sítnice, a to z důvodu menšího rozsahu konvergence. Jakýkoliv bod v zorném poli je reprezentován v neuronech se stejným umístěním v rámci dané vrstvy, což umožňuje interakci jednotlivých vrstev. V rámci CGL však k žádné významné transformaci podnětové informace nedochází. Nicméně neurony směřující z CGL do primární zrakové kůry nejsou jedinými neurony ve vrstvách CGL, což naznačuje, že by CGL mohlo modulovat intenzitu signálu vystupujícího z oka na základě informací přicházejících z jiných částí mozku, např. informací o míře aktivace organismu ze vzestupného retikulárního aktivačního systému a zpětnovazebních informací z primární zrakové kůry (Šikl, 2013).

Týlní lalok mozku představuje rozsáhlý komplex sousedících mozkových oblastí, které se podílí různým způsobem na zpracování zrakového podnětu (Remington, 2012). Jednou z nejvýznamnější je tzv. primární zraková kůra (označována též jako V1, popř. oblast 17 dle Brodmannovy mapy). Neurony, které jsou uloženy v jednotlivých vrstvách V1, jsou navzájem propojené a odvádějí signál do vyšších zrakových center. Každý neuron této kůry reaguje jen na jeden malý výsek zorného pole, jehož plocha při dopadu světla na sítnici odpovídá velikosti receptivního pole neuronu. V této oblasti dochází k rozsáhlé transformaci vstupujícího signálu, což naznačuje soustředění více než 200 milionů neuronů. Oproti předešlým částem zrakové



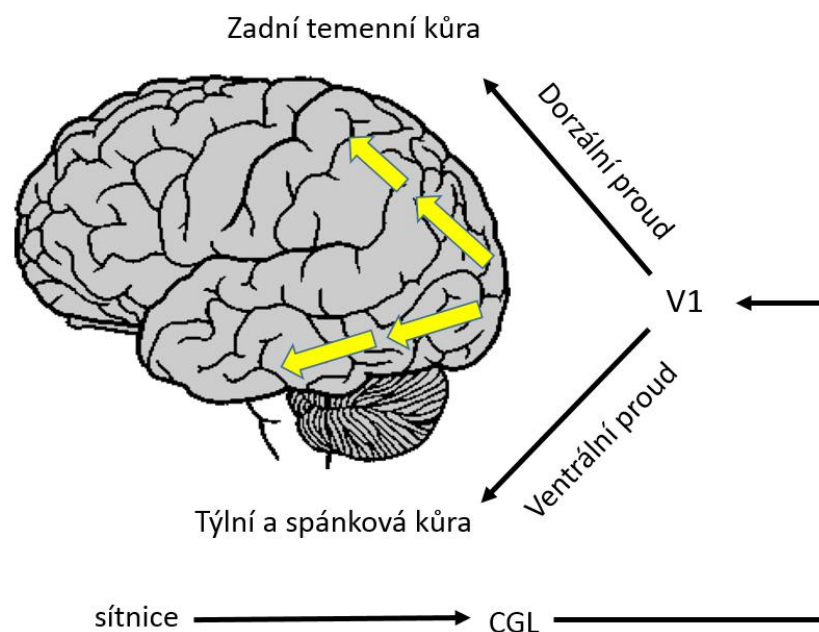
dráhy se odlišuje svojí funkční specializací, aktivaci neuronů ve zrakové kůře vyvolávají pouze podněty určitých tvarů. Pozoruhodnou vlastností těchto neuronů je také jejich výběrová citlivost k orientaci sledovaného podnětu, respektive jeho okrajů či hran. Tento fakt podporuje tvar příslušných receptivních polí, viz kap. 2.1.3. Každý neuron upřednostňuje jinou orientaci, přičemž podstatně vyšší je zastoupení neuronů silně reagujících na podněty v horizontální a vertikální orientaci. Experimentálně (Appelle, 1972) byla zjištěna nižší zraková ostrost a citlivost ke kontrastu u šikmo orientovaných podnětů. Primární zraková kůra rovněž obsahuje neurony silně reagující na pohyb, popř. prostorovou frekvenci. Z výše uvedeného tedy vyplývá, že každý neuron v primární zrakové kůře funguje jako určitý filtr vyladěný pro specifické vlastnosti obrazu určitého podnětu, které vedou k jeho aktivaci.

V primární zrakové kůře také dochází k fúzi obrazů pravého a levého oka (Šikl, 2013). Při integraci sítnicových obrazů neurony zpravidla reagují o něco silněji na jeden z obrazů, tento preferenční sklon je nazýván oční dominancí. Celá funkční struktura V1 má organizovanou a smysluplnou konstrukci, která slouží především ke kódování signálu a jeho distribuci. Většina neuronů ve zrakové kůře reaguje na více než jednu charakteristiku podnětu, jako je např. barva, orientace, směr pohybu, atp. (Šikl, 2013).

Další části zrakové dráhy představují tzv. vyšší korová centra (Šikl, 2013). Nervový vzruch je přenášen z V1 prostřednictvím množství drah do korových oblastí týlního, temenního a spánkového laloku, která dále zpracovávají zrakový signál (Levin et al., 2011). Propojení jednotlivých oblastí je rozsáhlé, čítá na 300 spojujících drah, přičemž informační tok není jednosměrný. Korová centra zrakový signál nejen přijímají, ale také vysílají zpětnovazebnými neurony obráceným směrem. Činnost korových center je vysoce specializovaná. Například neurony ve fuziformním gyru jsou senzitivní především na vjem tváře, neurony v oblasti postranní okcipitotemporální kůře jsou senzitivní na obrázky lidské postavy nebo částí těla. Oblast V3 je zase považována za centrum pro vnímání tvaru. Orientace kontur podnětu je lépe uchopitelnou vlastností než jeho samotný tvar (Šikl, 2013). Z toho tedy plyne, že léze ve vyšších korových centrech vedou ke zcela specifickým zrakovým poruchám oproti poškození ve V1, které má většinou za následek úplnou ztrátu zraku.

Jak již bylo uvedeno výše, zraková kůra představuje složitou síť vzájemně propojených mozkových center. Za korovou oblastí V2 je zpracování signálu rozděleno

do dvou širokých proudů – dorzálního a ventrálního (Laycock, Crewther & Crewther, 2008; Šikl, 2013). Dorzální proud (parietální) jde ve směru z týlního laloku do temenního. Tato cesta je zodpovědná za detekci a lokalizaci pohybu prezentovaného podnětu v prostoru. Ventrální proud (temporální) vede oblastmi ve směru spánkového laloku a je zodpovědný za analýzu struktury (se zaměřením na detaily) a barvy sledovaného podnětu. Uvedená klasifikace je klíčovým poznatkem pro utváření reálných představ a zároveň diskuzí o mozkové činnosti v rámci procesu vidění. Oba tyto nervové proudy nejsou segregované, v některých oblastech se dokonce překrývají. Korový rozsah ventrálního systému je 2,5krát větší než rozsah systému dorzálního, což by mohlo nasvědčovat tomu, že je pro naše vnímání významnější činnost ventrálního proudu. Informační výstupy z obou systémů nejsou časově zkoordinovány, přenos signálu mezi korovými oblastmi dorzálního systému je rychlejší. Neurony jednotlivých korových center obou systémů se podílí na zpracování stejných charakteristik podnětu.

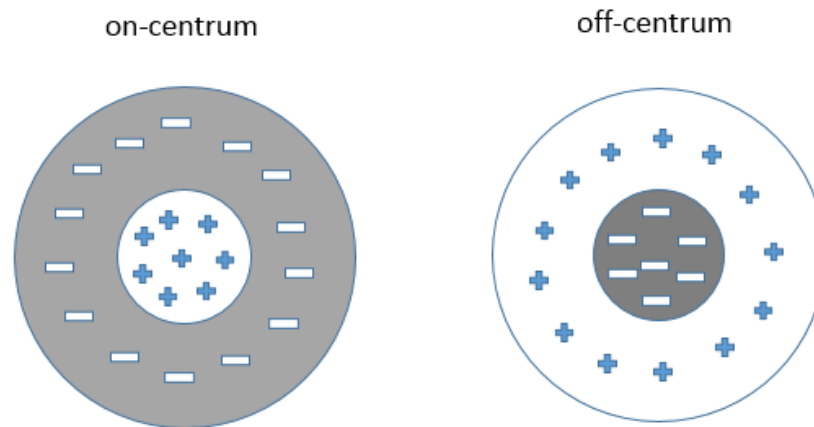


Obr. 3: Dorzální a ventrální proud zrakové informace (upraveno dle Koukolík, 2012; Šikl, 2013).

### 2.1.3 Receptivní pole

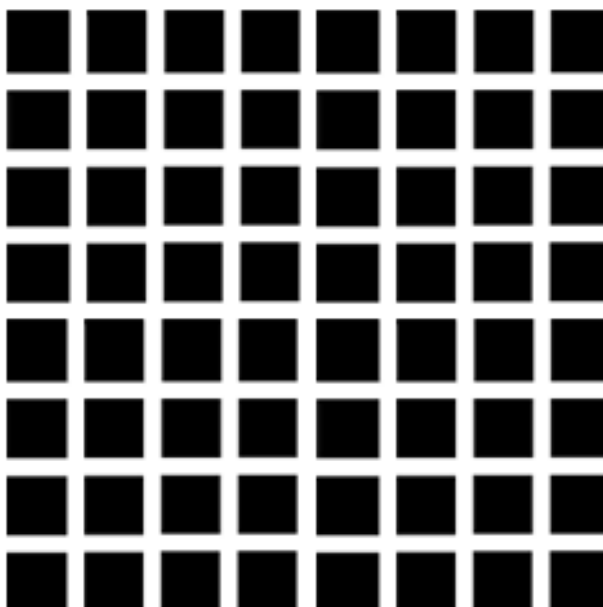
Aktivitu sítnice lze popsat prostřednictvím funkce receptivních polí. Receptivní pole představuje oblast sítnice, která při určité stimulaci způsobuje reakci příslušného neuronu zrakové dráhy. Přitom všechny neurony na sítnici a dále podél zrakových drah mají svá receptivní pole, která reagují na různé podněty (světlé nebo tmavé, barevné nebo pohybující se body, linie), ve zrakové kůře navíc ještě na čáry nebo hrany se specifickou orientací (Dowling & Dowling, Jr., 2016). Receptivní pole daného neuronu lze tedy rovněž přesněji označit za okrsek sítnice (odpovídající části zorného pole), ze kterého vycházejí stimulační (spouští excitaci buňky) i inhibiční vlivy na frekvenci samotných akčních potenciálů (Remington, 2012).

Tyčinky a čípky reagují na světlo ve svých receptivních polích prostřednictvím synapsí bipolárních buněk, které jsou excitační nebo inhibiční. Bipolární buňky dále budují synapse s buňkami gangliovými. Receptivní pole gangliových, ale i bipolárních buněk sítnice jsou koncentrická a při adaptaci na světlo lze rozlišit jejich dvě části - centrum a periferii. Reakce vyvolaná dopadem světla je *antagonistická*, tzn. v jedné části receptivního pole se aktivace např. gangliové buňky vyjádřená změnou frekvence akčního potenciálu zvýší, v druhé naopak sníží. Dopad světla na celou plochu receptivního pole však k významnější změně frekvence akčního potenciálu nepovede. Za funkční organizaci receptivních polí jsou odpovědny horizontální buňky, které invertují informace z fotoreceptorů v periferii receptivních polí a přenášejí je na centra. Receptivní pole gangliových buněk jsou nejčastěji dvojího druhu, a to buď s on-centrem (excitační centrum a inhibiční periferie) nebo s off-centrem (inhibiční centrum a excitační periferie), viz obr. 4. V případě on-centra je frekvence maximální, pokud velikost světelného podnětu bude přesně odpovídat velikosti excitačního centra buňky. V opačném případě, pokud světelný podnět bude aktivovat výhradně obvodovou část receptivního pole, která je inhibiční, frekvence akčních potenciálů se sníží na minimum. Tyto odpovědi na základě konstrukce receptivního pole částečně nastávají v důsledku tzv. laterální inhibice (popsána v kap. 3.2). V případě off-centra jsou reakce daného neuronu opačné. Tato konfigurace receptivního pole umožňuje neuronu reagovat nejen na přímou stimulaci, ale také shromažďovat detailnější informace ze sousedních oblastí o obrazu (podnětu), který je větší než samotné receptivní pole a které přímo ovlivňuje (Remington, 2012).



Obr. 4: Receptivní pole gangliových buněk s on-centrem a off-centrem.

Vzhledem k uvedené struktuře receptivních polí gangliových buněk je pro ně spíše než absolutní hodnota stimulace podstatnější změna či nestejnost ve stimulaci, protože tyto buňky reagují především na rozhraní mezi světlem a tmou (popř. světelný rozdíl), např. na hrany objektů. Protichůdná reakce centra a periferie receptivního pole také zvýrazňuje vnímání kontrastu zrakových podnětů. Například na rozhraní světlé a tmavé plochy je možné pozorovat, že tmavá strana se jeví tmavší a světlá světlejší. Pokud se osvětlí celé receptivní pole, tak většinou převládá signalizace z centra. Na doprovodném obrázku (viz obr. č. 5) je možné pozorovat v místech křížících se bílých linií tmavší plošky, toto snížení kontrastu je možné vysvětlit na základě rozdílného stupně podráždění („součet podnětů“) uvnitř receptivních polí. Podobně také reagují na změny stimulu v čase (přechod světla do tmy a opačně). V případě, že je osvětleno celé receptivní pole, převažuje většinou signalizace z centrální části. Při adaptaci na tmu se centrum receptivního pole zvětšuje na úkor periferie, která nakonec zmizí, což má za následek zvýšení prostorové sumace (tj. zesílení impulzu, který do cílové buňky přichází), ovšem na úkor snížení kontrastu a tím pádem i zrakové ostrosti.



Obr. 5: Hermannova mřížka.

Zároveň existují gangliové buňky a dále centrálně uložené buňky zrakové dráhy, které disponují receptivním polem, které odlišně reaguje na působení červeného (přesněji purpurového) a zeleného nebo modrého a žlutého světla. Důsledkem je existence doplňkových barev, vhodným příkladem může být známé pozorování komplementární barvy na neutrálním pozadí, pokud se zaměříme na barevnou plochu po dobu cca 0,5 s.

V souvislosti s receptivními poli lze jednotlivé neurony zrakové dráhy klasifikovat podle jeho tvarové a funkční charakteristiky. Až 80 % všech gangliových buněk lze považovat za malobuněčné, tzv. *midget* (parvocelulární). Jsou charakteristické tím, že přijímají signál z menšího počtu fotoreceptorů, a proto mají menší receptivní pole. Přenos nervových vzruchů do zrakových center mozku je pomalejší. Jejich aktivace nastává pouze při dopadu určité vlnové délky a při dostatečně velkém rozdílu v intenzitě světla dopadajícího do centra a periferie receptivního pole. Tyto gangliové buňky představují výchozí bod parvocelulární zrakové dráhy, která se promítá do parvocelulárních vrstev CGL. Dalším typem jsou velkobuněčné gangliové buňky, tzv. *parasol* (magnocelulární), které oplývají rozsáhlejším receptivním polem. V případě těchto gangliových buněk jsou nervové vzruchy vedeny rychleji do mozku a na světelnou stimulaci reagují bez ohledu na vlnovou délku dopadajícího světla a také

při velmi malých rozdílech ve světlených intenzitách v centru a v periférii receptivního pole. Jsou výchozím místem magnocelulární zrakové dráhy, která se projikuje do magnocelulární části CGL (Šikl, 2013).

Receptivní pole vyšších center zrakové dráhy jsou obvykle komplikovanějšího tvaru a zjednodušeně si je lze představit jako kombinaci receptivních polí předchozích (např. gangliových) buněk. Jejich citlivost se mění v závislosti na tvaru podnětu (pruh, úhel, ...), jeho délce, osové orientaci a směru pohybu. Například neurony v CGL mají kruhová receptivní pole jako gangliové buňky na sítnici, odlišuje se centrum od periferie a na světelnou stimulaci sítnice reagují antagonicky. Polovina z nich vykazuje centrum excitační a druhá polovina inhibiční. Avšak ve srovnání se receptivními poli na sítnici je zde periferie vzhledem k centru posílená. To zapříčiní slabší reakci při difúzním osvětlení a silnější v místech světelných přechodů. I v CGL lze rozlišovat magnocelulární a parvocelulární neurony s obdobnou reakcí jako na sítnici. Magnocelulární nervové buňky reagují bez ohledu na vlnovou délku světla, navíc citlivě reagují na rychlé proměny světelných intenzit, které jsou způsobeny pohybem předmětu v zorném poli. Naopak parvocelulární neurony reagují pouze na určitou vlnovou délku, aktivita jejich centra a periferie se mění pouze při dopadu elektromagnetického záření o specifických vlnových délkách, které odpovídají komplementárním barvám. To znamená, že k excitaci buňky dojde pouze v případě, že je centrum osvětleno např. červeným (resp. purpurovým) světlem nebo periferní část neuronu světlem zeleným. Korové neurony mají tvar receptivního pole spíše protáhlý, oválný a jsou senzitivní k orientaci podnětu. Jejich aktivace se mění podle toho, jaká je shoda orientace podnětu a hlavní osy receptivního pole neuronu. Frekvence akčního potenciálu je maximální při dokonalé shodě, v případě, že dochází k odlišení osy receptivního pole a orientace podnětu, dochází k prudkému poklesu. Pokud se odlišuje orientace podnětu od hlavní osy receptivního pole o 20° a více, podnět nevyvolá prakticky žádnou reakci. Navíc má každý neuron jinou preferovanou orientaci a proto je možné nalézt v primární zrakové kůře neurony senzitivní k podnětům ve svislé i vodorovné poloze, ale také v šikmých osách a další neurony s komplexnějším receptivním polem a komplikovanější odezvou. Vedle těchto specificky reagujících neuronů na orientaci podnětu, je možné nalézt ve zrakové kůře i takové neurony, které reagují svou aktivitou na pohyb podnětu, přičemž záleží i na směru pohybu. Dalším

druhem neuronů jsou ty, které jsou citlivé k velikosti podnětu nebo jeho prostorové frekvenci.

Z výše uvedeného tedy vyplývá, že primární zraková kůra obsahuje několik druhů receptivních polí specificky reagujících na určité charakteristiky podnětu, které vedou následně k jejich aktivaci.

## 2.2 Zraková ostrost a její měření

Kvantitativně lze vidění v centru i v periférii popsat pomocí tzv. zrakové ostrosti. Přitom centrálním viděním se rozumí vidění v místě nejostřejšího vidění, tj. v ústřední jamce makulární oblasti (ve foveole). Vidění v tomto místě dosahuje nejvyšší kvality zejména co do rozlišení detailů v pozorovaném obraze. V případě, že je pozorovaný předmět zobrazen mimo tuto oblast, hovoří se o tzv. periferním vidění. Pokud jsou podrážděny smyslové buňky v periférii sítnice, následuje obvykle bezděčný pohyb očí takovým směrem, aby podnět, který upoutal naši pozornost, byl zobrazen v místě nejostřejšího vidění – tedy ve foveole. Úhlová velikost foveoly a tedy prostorový rozsah centrálního vidění, je přibližně  $1^\circ$  až  $2^\circ$ , velikost celé fovey je  $5^\circ$  a makula má přibližně  $18^\circ$  (Tunnacliffe, 1993; Strasburger, Rentschler & Jüttner, 2011). Prostorová zraková ostrost determinuje nejmenší detail v prostoru, který je jedinec schopen detekovat, rozlišit nebo identifikovat. Prostorová zraková ostrost v sobě tedy zahrnuje detekci, lokalizaci a rozlišovací schopnost. Na základě výše uvedeného je tedy možné rozlišit tři typy zrakové ostrosti (Norton, Corliss & Bailey, 2002) – detekční, lokalizační a rozlišovací. Detekční ostrost vypovídá o minimální úhlové velikosti objektu, jehož přítomnost je oko ještě schopno zaznamenat (tedy zda stimul je či není přítomen), což v podstatě odpovídá prahové intenzitě vnímání. Lokalizační ostrost je nejmenší vzájemný posun (udaný obvykle v úhlových jednotkách) mezi dvěma objekty, který ještě lze rozpoznat (např. noniová zraková ostrost). Rozlišovací ostrost popisuje schopnost rozlišit od sebe dva různé body; v případě oka je též označovaná *minimum separabile*. Jedná se o významný a obvykle využívaný parametr při hodnocení centrálního vidění a bude podrobněji rozepsána níže. Většina klinických a vědeckých

pracovníků ještě doplňuje čtvrtý typ, tzv. identifikační ostrost, popisující schopnost rozpoznat a určit jednotlivé prezentované znaky či objekty.

Měření zrakové ostrosti tedy představuje určení prahové hodnoty. Je známo, že zraková ostrost se zhoršuje na základě optického defokusu, sníženého jasu a kontrastu pozorovaného objektu. Dále ji negativně ovlivňují pohybující se a velmi krátce prezentované objekty. Též klesá s rostoucí vzdáleností od fovey, přičemž limitem může být rostoucí neurální defokus, který je následkem konvergence prostorových informací na neurony s rozsáhlým centrem receptivních polí (Norton, Corliss & Bailey, 2002). Měření zrakové ostrosti patří mezi nejdůležitější a nejčastější psychofyzikální měření zrakových funkcí oka a celého zrakového systému.

### 2.2.1 Psychofyzikální měření zraku

Psychofyzika představuje exaktní vědeckou disciplínu zaměřující se na funkční vztahy mezi psychickým a fyzickým světem, přičemž její snahou je vystihnout prostřednictvím fyzikálních zákonů určité psychické děje. Cílem je tedy zkoumání počitků, které jsou charakterizovány obsahem, intenzitou a dobou trvání. Na základě působení fyzikálního stimulu je tedy možné obdržet perceptuální odpověď, která může být zprostředkována slovně, popř. prostřednictvím určitých vzorců chování. Pro měření zrakových funkcí je nutná znalost nejen jednotlivých aspektů vidění, ale také jakým vhodným způsobem nastavit fyzikální stimul, popř. jak jej lze měnit pro vyvolání příslušné odpovědi včetně kontroly možného zkreslení očekávaného výsledku. Psychofyziku jako vědní obor definoval německý fyzik a psycholog Gustav Fechner, který je rovněž považován za jednoho ze zakladatelů moderní experimentální psychologie. Je také autorem (společně s E. H. Weberem) definice tzv. Weber-Fechnerova zákona uvedeného níže (Tunnacliffe, 1993; Syka, Voldřich & Vrabec, 1981).

Každé smyslové ústrojí začíná reagovat, překročí-li daný fyzikální podnět určitou mez (práh), při nepatrné (podprahové) intenzitě fyzikálního podnětu daný smyslový orgán nereaguje. Naopak při velmi vysoké intenzitě dochází k saturaci a orgán též přestává reagovat, dokonce může být i poškozen. Většina psychofyzikálních



měření je založena na určení zmíněné prahové hodnoty, kterou je možné popsat jako minimální hodnotu daného stimulu (podnětu) pro získání požadované perceptuální odpovědi. Tuto výslednou perceptuální odpověď ovlivňuje řada faktorů, jako např. náhodné změny fyzikálního podnětu, fyziologický stav nervového systému pozorovatele, psychologická předpojatost a pozornost (Norton, Corliss & Bailey, 2002). Z těchto důvodů je proto nezbytné věnovat patřičnou pozornost výběru vhodné psychofyzikální měřicí metody. Tyto experimentální postupy vycházejí z teorie detekce signálů. V oblasti psychofyzikálních měření je odezva subjektu často sledována v závislosti na kvantitativní změně podnětu. Výsledná závislost bývá označována jako psychofyzikální funkce a poskytuje řadu informací o sledovaném systému.

### Weber-Fechnerův zákon

Weber-Fechnerův psychofyzikální zákon charakterizuje vztah mezi fyzikální intenzitou podnětu působící na receptor a počítkem (subjektivním vjemem této intenzity). Tento vztah poprvé zaznamenal Ernst H. Weber. Zjistil, že pokud se mění fyzikální podněty působící na naše smysly geometrickou řadou, pak je jejich změna vnímána v řadě aritmetické. Tento tzv. Weberův zákon lze vyjádřit rovnicí

$$dS = k \frac{dI}{I}, \quad (1)$$

kde  $S$  představuje intenzitu subjektivního vjemu,  $I$  intenzitu fyzikálního podnětu a  $k$  je konstanta. Symbol  $d$  pak označuje nekonečně malý přírůstek daného parametru. Jinými slovy je možno výše uvedené interpretovat tak, že malá změna subjektivního vjemu je přímo úměrná malé změně intenzity fyzikálního podnětu a zároveň nepřímo úměrná jeho absolutní intenzitě. Gustav V. Fechner rozšířil tyto poznatky na zrakové vnímání.

### Psychometrická funkce

Psychometrická funkce je účinným prostředkem pro vyjádření vztahu odezvy subjektu a daného (fyzikálně definovaného) podnětu. Psychometrickou funkci lze tedy považovat za základní popisný nástroj pro oblast psychofyziky. Konkrétně tato funkce popisuje závislost měřené odezvy respondenta na síle stimulu. Přitom měřená odezva

má obvykle povahu pravděpodobnosti  $P$  (např. pravděpodobnost správného rozpoznání prezentovaného znaku), která se vzhledem k charakteru měřeného parametru a nastavených metod a podmínek měření může v asymptotickém přiblížení obecně měnit od  $\gamma$  po  $1 - \lambda$ ,  $0 \leq \gamma, \lambda < 1$ . V závislosti na síle (velikosti) stimulu  $x$  ji lze obecně vyjádřit vztahem

$$P(x) = \gamma + (1 - \lambda - \gamma) p(x), \quad (2)$$

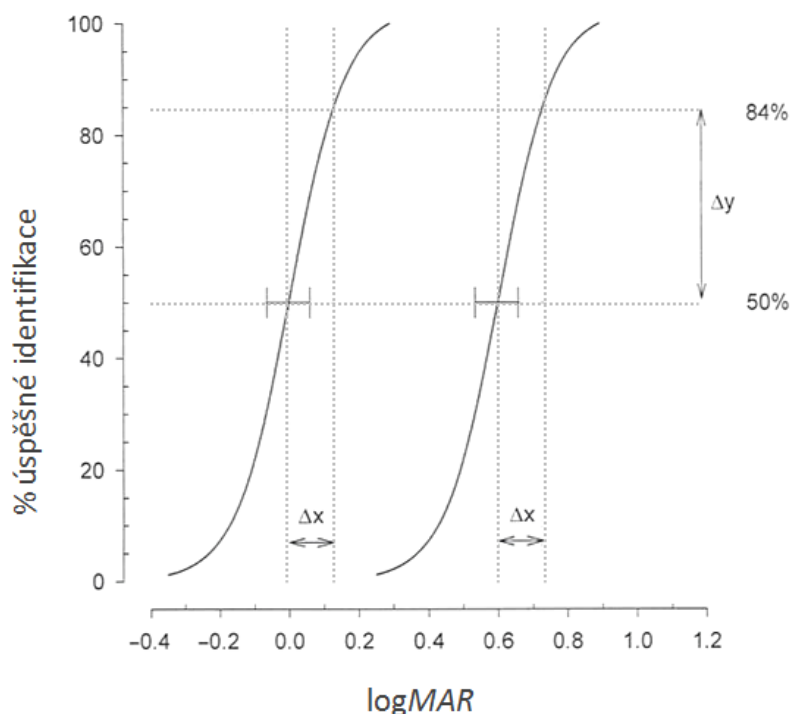
kde  $P(x)$  je psychometrická funkce (pravděpodobnost) ovlivněná konkrétním nastavením experimentu a reprezentující naměřená data a  $p(x)$  je ideální tvar psychometrické funkce reprezentující vlastnosti sledovaného sensorického systému. Na rozdíl od  $P(x)$  nabývá  $p(x)$  hodnot v intervalu 0 až 1. Parametr  $\gamma$  představuje spodní práh (bias), obvykle se jedná o pravděpodobnost náhodného hádání (v situaci, kdy stimul prakticky není rozlišen). Veličina  $\lambda$  lze interpretovat jako pravděpodobnost chyby v odezvě subjektu při významně nadprahové hodnotě stimulu (stimul je zřetelně detekovatelný). V řadě případů platí, že při vysokých (výrazně větších než prahových) hodnotách stimulu je tento rozlišen prakticky s jistotou, tj. lze uvažovat  $\lambda = 0$ . Parametr  $\gamma$  je do značné míry dán metodikou měření a obvykle nelze zanedbat. Například je-li úkolem subjektu rozlišení mezi  $N$  znaky, lze  $\gamma$  odhadnout jako  $1/N$ . Při snaze eliminovat tento efekt je možné provést tzv. korekci hádání, jejímž cílem je stanovení primární psychometrické funkce  $p(x)$ . V nejjednodušším případě lze uvažovat, že funkce  $p(x)$  se pro odlišné hodnoty  $\gamma$  nemění a korekce hádání má tvar

$$p(x) = \frac{P(x) - \gamma}{1 - \gamma}. \quad (3)$$

Bohužel předpoklad neměnnosti  $p(x)$  není obecně platný a je nutné zvažovat jiné možnosti vycházející z teorie signálů, podrobněji diskutované např. v publikaci (Klein, 2001).

V oblasti zrakového vnímání se lze s psychometrickou funkcí typicky setkat v souvislosti s měřením zrakové ostrosti, která je obvykle hodnocena na základě velikosti detailů pozorovaných znaků (viz kapitola 2.2.3) – čím lepší zraková ostrost, tím menší detail je rozlišen a tím menší znaky může měřený subjekt od sebe vzájemně rozpoznat. Při měření zrakové ostrosti se s velikostí znaku postupně mění i pravděpodobnost jeho rozpoznání. Je-li znak extrémně velký, je s jistotou rozlišen a určen. Naopak velmi malé znaky nejsou vůbec rozlišeny. Zná-li měřená osoba

celkovou množinu podnětů o  $N$  prvcích, pak bude při takovéto podprahové hodnotě pouze hádat, a to s pravděpodobností  $1/N$ . Z celkové množiny také můžeme vybrat menší vzorek – pokud to měřený neví, může být hranice hádání stále  $1/N$ . Může však také dojít postupnému naučení se možných výsledků a pak se s časem (s opakováním experimentu) bude hladina hádání měnit. Následující obr. 6 znázorňuje příklad psychometrické funkce udávající závislost pravděpodobnosti rozpoznání testového znaku v závislosti na jeho velikosti udané v obvyklé jednotce logaritmu odpovídajícího minimálního úhlového rozlišení.



Obr. 6: Psychometrická funkce – správná identifikace znaku v závislosti na zrakové ostrosti, uvedené v logMAR (upraveno dle Norton, Corliss & Bailey, 2002).

Důležitým parametrem pro analýzu dat je sklon křivky psychometrické funkce, který je možné definovat pomocí rozsahu velikosti stimulu  $\Delta x$  (šířka sklonu) odpovídajícímu předem definované změně  $\Delta P$  ze zvolené výchozí hodnoty. V případě zmiňované zrakové ostrosti odpovídá pokles správných odpovědí z 84 % na 50 % přibližně 30% změně velikosti prezentovaných písmen. Čím je křivka plošší, tím menší

má změna velikosti stimulu vliv na změnu pravděpodobnosti jeho zaznamenání, což může zhoršovat opakovatelnost měření a zvyšovat chybu v určení správného výsledku např. právě při měření zrakové ostrosti (Norton, Corliss & Bailey, 2002).

## 2.2.2 Charakteristika zrakové ostrosti

Zraková ostrost je z hlediska stavby zrakového ústrojí a zrakové dráhy podmíněna jednak optickými parametry oka, jednak strukturou a funkcí sítnice, ale též již dříve zmiňovanými vzájemnými vztahy centrálně uložených nervových buněk. Závisí také na barvě světla, na kontrastu a průhlednosti optických medií oka a taktéž na místě podráždění v sítnici. Foveální ostrost je za fotopických podmínek asi 20krát vyšší než ostrost při podráždění periferie sítnice. Malý vliv mají i miniaturní oční pohyby.

Z klinického hlediska má podstatný význam především zraková ostrost vystihující rozlišení oka (výše zmiňovaná jako rozlišovací ostrost). Tato je též hodnocena v experimentech realizovaných v rámci této práce. Následující text tedy bude zaměřen tímto směrem. Rozlišovací zrakovou ostrost lze charakterizovat rozlišovací mezí oka, definovanou jako minimální úhlovou vzdálenost dvou pozorovaných bodů, při které je od sebe ještě lze rozlišit. Z hlediska optického soustavy oka je zraková ostrost limitována difrakcí na zornici. Při dostatečně široké zornici však při normálním vidění většinou převažuje vliv struktury sítnice, tzv. fyziologický limit. Z tohoto pohledu jsou dva body od sebe ještě rozlišeny v případě, že se jejich obrazy promítnou na sítnici tak, že mezi dvěma podrážděnými čípkami zůstává alespoň jeden nepodrážděný (resp. poněkud méně podrážděný oproti okolním). To při obvyklých rozměrech čípků ve fovee odpovídá vzdálenosti středů sítnicových obrazů pozorovaných bodů asi 4  $\mu\text{m}$ . Pro určení odpovídající rozlišovací meze oka je pak možné využít např. model standardního redukovaného oka (Kuchynka et al., 2007), kde sítnice leží ve vzdálenosti 16,67 mm od obrazového uzlového bodu oka. Odtud pro úhlovou rozlišovací mez oka, tzv. minimální úhlové rozlišení (se zkratkou MÚR nebo na základě anglického překladu MAR; MAR bude v tomto textu značit příslušnou veličinu), označované též jako tzv. *minimum separabile*, plyne, že  $MAR \approx 0,82'$ . Při posuzování kvality vidění se užívá jako referenční hodnota přibližná a dobře

zapamatovatelná hodnota  $1'$ . Zraková ostrost klesá s přibývajícím věkem (Norton, Corliss & Bailey, 2002).

Minimální úhlové rozlišení je v klinické praxi často nahrazováno relativním parametrem vizus  $V$  vztaženým právě k referenční hodnotě  $1'$ ,

$$V = \frac{1'}{MAR}, \quad (4)$$

kde  $MAR$  je uvažována v úhlových minutách. Vzhledem k platnosti Weber-Fechnerova zákona se ukazuje, zejména pro účely přesného měření, např. v oblasti vědeckých studií, výhodnější používat dekadický logaritmus  $\log MAR$  minimálního úhlového rozlišení, uvažovaného vždy v úhlových minutách (tzv. logaritmické jednotky rozlišovací zrakové ostrosti). Pro  $V > 1$  je  $\log MAR$  záporný. Pro měření zrakové ostrosti se nejčastěji využívají standardizované k tomu určené pomůcky, obecně označované jako optotypy (Kraus et al., 1997).

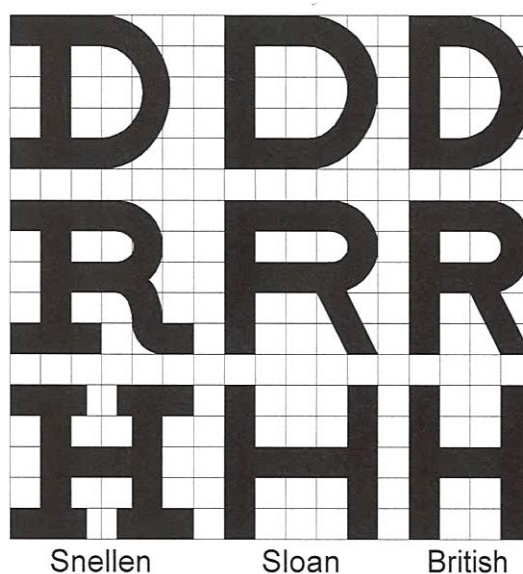
### 2.2.3 Měření zrakové ostrosti a konstrukce optotypů

Optotypy představují nejčastěji používaný prostředek ke klinickému měření  $MAR$ . Obecně se jedná o sadu znaků s proměnnou velikostí, pomocí kterých lze testovat vizuální výkon, nejčastěji právě zrakovou ostrost. U klasických optotypů tvoří obvykle tuto sadu pro většinu lidí dobře známé a lehce identifikovatelné znaky (většinou písmena), což umožňuje rychlou a jednoduchou komunikaci s měřenou osobou bez delší předchozí přípravy. Protože velká část světové populace nepoužívá latinku, byly navrženy i optotypy pro další jazyky užívající odpovídající specifická písmena či sady znaků, přičemž zásady pro konstrukci optotypů zůstávají zachovány (Kraus et al., 1997).

Optotypy jsou v klinické praxi běžně pozorovány ze vzdálenosti 5 nebo 6 m a jsou jejich prostřednictvím prezentovány, jak už bylo zmíněno výše, znaky nejčastěji v podobě písmen, ale také číslic či Landoltových kruhů (neúplné kruhy, u nichž se mění orientace mezery; tvarem připomínají písmeno C). Pro malé děti, popř. analfabety je možné použít tzv. Pflügerovy háky (různě orientované háky připomínající písmeno E) nebo obrázkové optotypy. Znaky těchto optotypů jsou obvykle konstruovány podle klasického Snellenova modelu, kdy tloušťka čáry znaku (tj. jeho detail) je rovna  $1/5$

jeho výšky. Rozlišovací mez pak lze odvodit z předpokladu, že znak je rozlišen, je-li rozlišen jeho detail. Lze však najít i optotypy jiné konstrukce (Kuchynka et al., 2007).

Původní Snellenova konstrukce jednotlivých znaků vychází z jejich zápisu do rastru 5 x 5. Tato standardní konfigurace se používá např. v USA, kdy výška písmene odpovídá jeho šířce a tloušťka každé čáry 1/5 celkové velikosti znaku. Ve Velké Británii je využíván upravený koncept, kde písmeno je zapsáno do matice 5 x 4 (výška x šířka). Detail opět odpovídá 1/5 výšky. Sada obsahuje celkem 20 znaků abecedy. Rozdílná konstrukce je patrná z obr. 7. Oproti původnímu Snellovu návrhu většina moderních optotypů používá především bezpatkové písmo, jako je např. u tzv. písmen podle Sloanové - Sloan letters (název je odvozen od jména autorky), která byla použita i ve studiích řešených v rámci této práce. Tato sada zahrnuje celkem 10 písmen (C, D, H, K, N, O, R, S, V, Z), přičemž každé z nich vykazuje specifické úhly a zakřivení (Benjamin, 2006).



Obr. 7: Rozdílná konstrukce optotypových znaků  
(Norton, Corliss & Bailey, 2002).

Přesnost vlastního měření zrakové ostrosti závisí nejen na vlastnostech znaků, ale též na jejich uspořádání. V klinické praxi jsou znaky často prezentovány v sadě o stejné velikosti na jednom řádku. Zraková ostrost, resp. vízus, se pak odvozuje z detailů znaku na nejmenším přečteném řádku (jedná se o tzv. celořádkový vízus).

V tomto případě se uvažuje za přečtený takový řádek, u kterého vyšetřovaný úspěšně přečetl alespoň 60 % znaků, tj. např. 3 z 5. Výsledek lze vyjádřit jako vízus  $V$  ve formě desetinného čísla, popř. starším zápisem ve tvaru zlomku, kde v čitateli je vyšetřovací vzdálenost a ve jmenovateli vzdálenost, ze které by daný znak byl vidět okem o vízu 1 (tj. pod výškovým úhlem  $5'$ ). Dále je možné výsledek uvést ve formě  $\log MAR$ . Vzhledem k platnosti Weber-Fechnerova zákona je ideální, pokud se velikost znaků mění tak, aby se odpovídající  $\log MAR$  měnil vždy o konstantní hodnotu (obvykle 0,1). Pro zachování stejné přesnosti je potřeba, aby zraková ostrost byla vždy hodnocena na základě vyhodnocení stejného počtu znaků (tj. aby na každém řádku byl stejný počet znaků, obvykle 5). Pokud platí všechny výše uvedené požadavky (ekvidistantní krok mezi řádky v  $\log MAR$ , stejný počet znaků na řádek), lze každému znaku přiřadit konkrétní hodnotu změny  $\log MAR$ . Pro krok 0,1  $\log MAR$  a 5 znaků na řádku připadá na každý znak změna  $\log MAR$  o 0,02 logaritmických jednotek. Při měření hodnoty  $\log MAR$  pak lze zohlednit každé přečtené písmeno optotypu např. tak, že se k  $\log MAR$  stanovenému celořádkovou metodou přičte změna  $\log MAR$  odpovídající počtu nepřečtených znaků na řádku a současně se odečte změna  $\log MAR$  odpovídající počtu přečtených znaků na dalším řádku. Na základě zohlednění počtu jednotlivých přečtených znaků lze vyvodit řadu dalších možností záznamu zrakové ostrosti, viz např. (Benjamin, 2006).

Při konstrukci optotypů je též nutné zohlednit konturovou interakci a crowding. Tyto jevy, podrobně rozebírané v kapitole 3, které jsou současně předmětem této práce v rámci provedených studií, významně ovlivňují vjem stimulu zejména při jen mírně nadprahových hodnotách. Pro jejich eliminaci při centrálním vidění je nutné, aby jednotlivé znaky optotypu byly od sebe dostatečně daleko. Doporučuje se dodržovat mezi znaky na řádku vzdálenost rovnou alespoň šířce znaku a mezi řádky rovnou alespoň výšce menšího řádku.

Všechna výše uvedená pravidla (ekvidistantní změna velikosti detailu v  $\log MAR$ , stejný počet znaků na řádku, dostatečně široké mezery mezi znaky a řádky) spolu s požadavkem alespoň přibližně stejné čitelnosti všech použitých znaků udávají design optimálního optotypu, označovaného podle autorů Bailey-Lovieho optotyp (Benjamin, 2006). Typickým příkladem jsou tzv. ETDRS optotypy (dle *The Early Treatment Diabetic Retinopathy Study*, pro kterou byly konstruovány) (Benjamin, 2006).

Mezi všeobecné podmínky měření zrakové ostrosti patří také dostatečný kontrast tmavých znaků vůči světlému pozadí, přičemž jeho hodnota by měla dosahovat alespoň 0,85 při celkovém jasu pozadí optotypu  $85 \pm 5 \text{ cd/m}^2$  (Kraus et al., 1997). Výše uvedené designy optotypů však nedávají vyšetřujícímu žádnou zpětnou vazbu o rozlišovacích schopnostech oka při nižších kontrastech, které mají opodstatněný význam pro klinickou praxi. U některých patologických stavů, jako je např. diabetická retinopatie, glaukom, katarakta, neuropatie optiku nebo mozkové léze, se projevuje snížení citlivosti na kontrast, přestože jsou dobré hodnoty zrakové ostrosti. Pro tyto případy se užívají speciální tabulky obsahující písmena s postupně se snižujícím kontrastem (např. Ardenovy, Pelli-Robsonovy tabulky, atp.), popř. se měří závislost kontrastní citlivosti na prostorové frekvenci pomocí sinusové mřížky. U zdravých jedinců koreluje zraková ostrost s citlivostí na kontrast.

Pro vyšetřování zrakové ostrosti do blízka lze vycházet ze stejných podmínek jako pro dálku jen s tím rozdílem, že je upravena úhlová velikost optotypů s přihlédnutím ke vzdálenosti 30 – 40 cm, což je obvykle uvažovaná čtecí vzdálenost. Další specifická skupina optotypů je určena pro batolata, malé děti a další jedince, kteří nejsou schopni adekvátně reagovat na prezentovaný stimul standardizovaného optotypového testu. Výběr vhodného optotypu tak závisí na schopnosti pacienta zprostředkovat adekvátní odpověď pro daný test. Existuje určitá hierarchie testů, od zrakově evokovaných potenciálů pro nejméně reagující pacienty, až po progresivní testy tzv. preferenčního vidění, testy pro optokinetický nystagmus, obrázkové optotypy, čtecí tabulky, atd.

#### 2.2.4 Čitelnost optotypových znaků

Přestože jsou na optotypech používána standardizovaná písmena v dané sadě znaků konstruovaná dle stejných zásad, lze při jejich stejné velikosti některá z nich identifikovat hůře a některá snáze. Příkladem můžou být např. velká písmena L a T nebo H a N, které jsou od jiných lehce rozlišitelné. Naproti tomu je mnohem obtížnější identifikovat velké písmeno S nebo B. Tento jev lze charakterizovat pojmem čitelnost znaku, který vypovídá o pravděpodobnosti správné identifikace znaku, popř. relativní čitelnost, jedná-li se o vzájemné srovnávání znaků uzavřené sady mezi sebou. Může být definována různými způsoby, např. publikace (Reich & Bedell, 2000) definuje relativní



čitelnost písmene z dané sady jako rozdíl  $\log MAR$  pro daný konkrétní znak a průměrné hodnoty  $\log MAR$  pro skupinu všech uvažovaných znaků. Přitom  $\log MAR$  je určena na základě velikosti znaku (znaků), při které jsou správně rozpoznány s danou pravděpodobností (publikace Reich & Bedell, 2000 uvádí 50 %). Dále je možné ji definovat procentem správných identifikací znaku při dané velikosti znaků (Sloan, Rowland & Altman, 1952).

Mimo vlastní čitelnost jednotlivých znaků je nutné zohlednit též specifickou záměnnost některých skupin znaků. Písmena, která se častou vzájemně pletou, lze označit jako tzv. záměnná písmena (confusion letters). Typickým příkladem jsou např. písmena velmi podobného tvaru jako třeba H a N, která je relativně jednoduché odlišit od ostatních písmen, ale je vysoká pravděpodobnost jejich vzájemné záměny. Nesprávná odpověď vyšetřovaného nemusí záviset pouze na struktuře vlastních znaků, ale též například na správné korekci refrakční vady, zejména pokud se jedná o astigmatické oko. Vhodným příkladem může být vyšetřovaný myop s astigmatismus v ose  $180^\circ$ , u kterého je možné vystopovat deformace kontur ve vertikálním směru. Pro takového jedince je velmi těžké rozlišit písmeno V od Y, popř. zaměňuje E a F. Na základě těchto známých faktorů by tedy měly řádky optotypů obsahovat písmena se stejnou průměrnou čitelností a taktéž by měly zahrnovat vždy stejný počet párů záměnných písmen.

### Záměnné matice

Pro účely klinické, ale též z hlediska pochopení vlastností zrakového vnímání, je nutné znát vzájemné vztahy mezi jednotlivými znaky optotypu z hlediska jejich záměnnosti. Vhodným prostředkem pro jejich sledování jsou tzv. záměnné matice (confusion matrices), které umožňují přehledné porovnání prezentovaného stimulu a odpovídající subjektivní odezvy, viz například studie (Coates, Bernard & Chung, 2019; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Hanus & Vul, 2013; Liu & Arditi, 2001). Někdy jsou též označovány jako chybové matice. Záměnná matice obsahuje absolutní nebo relativní četnosti záměn znaků. Za předpokladu, že možné odpovědi odpovídají pouze použité sadě znaků, je matice čtvercová. Její řádky obvykle odpovídají jednotlivým prezentovaným znakům (stimulům), sloupce ve stejném pořadí popisují

možné odpovědi. Buňka ležící na průsečíku  $i$ -tého řádku a  $j$ -tého sloupce obsahuje počet registrovaných záměn  $i$ -tého znaku sady s  $j$ -tým znakem. Data na diagonále udávají četnost správných odpovědí, tj.  $i$ -tý znak byl rozlišen jako  $i$ -tý znak. Četnosti mimo diagonálu přísluší chybným odpovědím (záměnám). Matice obecně nemusí být symetrická. Často se využívají v normovaném tvaru, kdy četnosti na daném řádku jsou poděleny jejich součtem, tj. součet normovaných četností na řádku je 1. Údaj v buňce normované matice pak představuje pravděpodobnost výskytu dané záměny. Pokud k záměně nedošlo, buňka obsahuje nulu nebo je prázdná. Rozdělení hodnot v buňkách daného řádku je multinomické, jeho marginální složky v jednotlivých buňkách tedy lze při dostatečně vysokých četnostech aproximovat normálním rozdělením. Dva odpovídající si řádky různých chybových matic lze chápat jako kontingenční tabulku o dvou řádcích. Při jejich porovnání pak lze užít vhodné (asymptotické, simulační či přesné) testy nezávislosti dat (Anděl, 2005; Chráska, 2007). Záměnné matice tedy umožňují přesnou charakteristiku čitelnosti jednotlivých písmen a také slouží jako podpůrný element pro detailní matematický popis fyziologických jevů jako je crowding a konturová interakce.

### 2.3 Vliv jasu na zrakové vnímání

Úroveň jasu okolního prostředí a pozorovaného objektu mají na vlastnosti zrakového vjemu podstatný vliv. Zrak je sice schopen se změnám jasu přizpůsobit (tzv. adaptovat), nicméně se tím zřetelně mění jeho základní charakteristiky, například zraková ostrost. Schopnost adaptace je mimořádná, oko může vnímat jasy v rozsahu až 12 řádů (Tunnacliffe, 1993). Změny při přechodu do prostředí s nižším okolním jasem se označují jako adaptace na tmou, opačným jevem je adaptace na světlo. Minimální jas, který je oko schopno za daných podmínek rozlišit, se nazývá prahový jas. Adaptace je vlastně změna prahového jasu s časem – při adaptaci na světlo se zvětšuje (citlivost klesá), při adaptaci na tmou se naopak zvětšuje (citlivost roste). Nejmenší možnou hodnotou prahového jasu je tzv. absolutní práh, přibližně  $10^{-6}$  cd/m<sup>2</sup>. Při adaptaci na daný jas je oko schopno vnímat jasy až asi 100krát větší a 100krát menší. K adaptaci oka slouží čtyři mechanismy: možnost výběru mezi dvěma různými druhy fotoreceptorů – tyčinkami a čípkami, změna koncentrací jejich fotopigmentu, změny v nervové odpovědi

a změna velikosti pupily (Norton, Corliss & Bailey, 2002; Silbernagl & Despopoulos, 2004).

### 2.3.1 Adaptační procesy

Zrakové pigmenty obou druhů světločivých buněk (tyčinek i čípků) zajišťují zrakovému aparátu schopnost měnit práh citlivosti na světlo. Na světle dochází k rozkladu těchto fotopigmentů, za tmy pak k jejich resyntéze. Se změnou osvětlení se tak mění jejich koncentrace a tím i citlivost na dopadající světlo. Pigmenty každého ze dvou typů fotoreceptorů se však chovají za různých jasů odlišně. Při jasech nad  $1 \text{ cd/m}^2$  je téměř všechen tyčinkový pigment rozložen a tyčinky jsou nefunkční. Naopak při jasech nižších než asi  $10^{-2} \text{ cd/m}^2$  prakticky nereaguje čípkový pigment. Vidění lze tedy rozdělit na denní (fotopické, jas je vyšší než  $10^{-2} \text{ cd/m}^2$ ), noční (skotopické, jas je nižší než  $10^{-2} \text{ cd/m}^2$ ) a přechodové (mezopické, jas je mezi  $1 \text{ cd/m}^2$  a  $10^{-2} \text{ cd/m}^2$ ).

Fotopické vidění je charakterizováno funkcí čípků a jasový práh je vysoký – oko je adaptováno na světlo. Adaptace čípků je velmi rychlá, cca několik vteřin. Čípky jsou větší a zároveň asi tisíckrát méně citlivé než tyčinky. Za dostatečného (denního) osvětlení umožňují vnímat barvu světla prostřednictvím třech typů pigmentu. Vzhledem k vysoké koncentraci čípků ve fovee a jejich přímému propojení na bipolární a následně gangliové buňky (tj. receptivní pole jsou malá) má denní vidění vysokou zrakovou ostrost a je barevné. Při náhlém přechodu z běžného osvětlení do prudkého slunečního jasu provází adaptační proces krátké oslepení, blefarospasmus, zúžení pupil, popř. krátká, přechodná bolest (Otradovec, 2003).

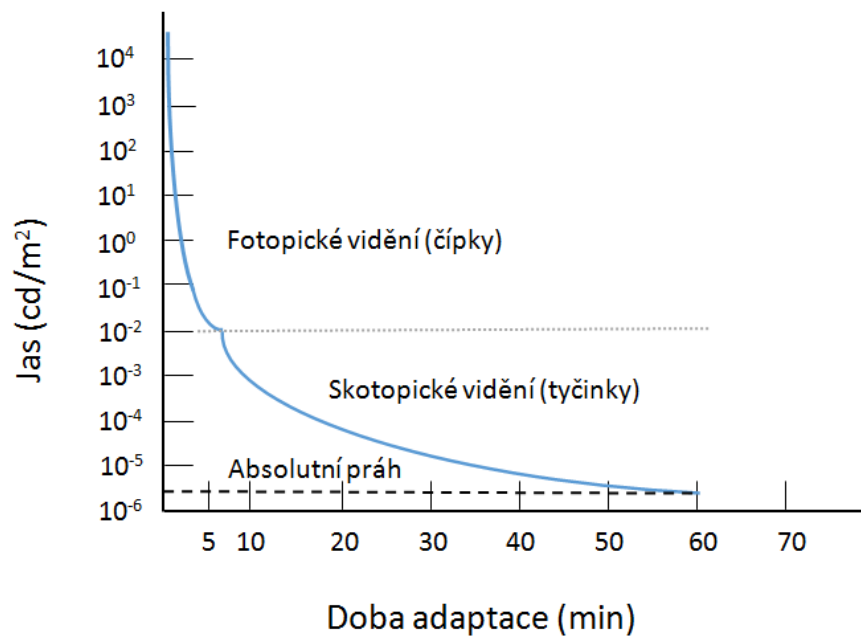
Skotopické vidění představuje vidění tyčinkami, jasový práh je nízký. Tyčinky se adaptují mnohonásobně déle, přibližně 40 - 50 minut. Protože je hustota tyčinek nejvyšší v periférii s prakticky nulovým výskytem v centru, je skotopické vidění především periferní s širokým centrálním výpadkem (skotomem). Vzhledem ke značné konvergenci tyčinek na následující nervové buňky, tj. vzhledem k velkým receptivním polím, je zraková ostrost nízká, ale vykazuje mimořádnou citlivost. Ta je mimo jiné dána též tzv. prostorovou sumací (tj. sčítání signálů z více fotoreceptorů, takže i slabý signál po sečtení může vyvolat nadprahové podráždění následné nervové buňky), která se zvětšuje s rostoucími receptivními poli. Je-li podnět pozorován dostatečně dlouhou

dobu, může dojít též k časové sumaci (sčítání podprahového signálu v čase až na úroveň nadprahovou). Dochází tedy ke změnám neurálních odpovědí a úpravě citlivosti oka i bez nutnosti změn v koncentraci pigmentu. Vzhledem k odlišným vlastnostem pigmentů tyčinek a čípků je při adaptaci na tmou také zřejmý posun spektrální citlivosti oka (sítnice) ke kratší kratším vlnovým délkám (z oblasti asi 550 nm pro denní vidění k 505 nm pro noční vidění). Výše uvedené se označuje jako tzv. Purkyňův jev. S poklesem osvětlení se tedy barvy krátkovlnné oblasti spektra jeví světlejší než barvy z dlouhovlnné oblasti.

Mezopické vidění pak odpovídá stavu zrakového systému, kdy využívá jak tyčinky, tak i čípky. V rámci vzájemného propojení fotoreceptorů, bipolárních a gangliových buněk však vždy u dané bipolární a přeneseně gangliové buňky funguje propojení jen na tyčinky, nebo jen na čípky. Dochází k postupnému útlumu čípků a nárůstu aktivity tyčinek.

Dalším mechanismem, který je propojený s adaptací zrakového aparátu, je změna velikosti pupily, jejíž reakční doba je menší než jedna sekunda. Hlavním úkolem této reakce je rychlé přizpůsobení se oka při náhlé změně jasu, tzv. zornicový reflex. Rozsah průměru zornice odpovídá 2 – 8 mm, oko si tak může samo omezit vstupující světelný tok oproti maximální hodnotě až asi 16x. Samotné pupilární zúžení avšak nedokáže zaručit konstantní osvětlení sítnice. Aktuální velikost pupily tedy souvisí s adaptací na určitou hladinu jasu, přičemž při zvýšeném jasu dochází primárně k zúžení, poté k mírné a postupné dilataci. Ve tmě je zornice širší než za denních světelných podmínek.

Průběh adaptace na tmou lze zachytit pomocí tzv. adaptační křivky, viz obr. 8, jejíž měření se realizuje prostřednictvím tzv. adaptometrů. Horní část křivky je znázorněním normálního průběhu adaptace, kdy se citlivost sítnice zvyšuje v rozsahu 5 řádů. V osmé minutě lze zpozorovat tzv. Kohlrauschův zářez, který odděluje rychlejší adaptaci čípků od pomalejší adaptace tyčinek. Poruchy adaptace na tmou se objevují u sítnicových abiotrofií, jako je např. retinopathia pigmentosa, avitaminóza A nebo u kongenitální stacionární šerosleposti (Kraus et al., 1997).



Obr. 8: Adaptační křivka (upraveno dle Tunnaclyffe, 1993).

### 2.3.2 Vliv jasu na zrakovou ostrost

Jas podnětu představuje jeden z podstatných faktorů, na kterém závisí zraková ostrost. Za vysokého jasu je zraková ostrost optimální ve fovee, zatím co za sníženého (skotopického) jasu není možné vzhledem k centrálnímu skotomu pozorovat stimul místem nejostřejšího vidění, ale až v oblasti asi  $4^\circ$  od fovey. S rostoucí vzdáleností od fovey přitom roste velikost receptivních polí a tedy logicky klesá rozlišovací schopnost (Tunnaclyffe, 1993). Specifickým případem je mezopické vidění, kdy fungují jak tyčinky, tak i čípky a je tedy možné používat centrální vidění.

Znalost charakteru změn zrakové ostrosti za snížených jasových, zejména mezopických podmínek má svůj klinický význam, i když většina klinických i výzkumných aktivit se soustředí na fotopické měření zrakové ostrosti. Centrální zraková ostrost klesá za snižujícího se jasu, což bylo ověřeno řadou experimentů (např. Johnson & Casson, 1995; Westheimer, 1965; Shlaer, 1937). Při přechodu z fotopických do mezopických podmínek sehrávají mimo změny v oblasti fotoreceptorů určitou roli také změny v zapojení jednotlivých složek akomodace, velikost zornice a

aberrace vyšších řádů (Lin, Ng & Nguyen, 2015). Měření zrakové ostrosti za mezopických podmínek může zprostředkovat významné údaje pro zhodnocení některých očních chorob, jako je např. roztroušená skleróza, věkem podmíněná makulární degenerace atp. (Balcer et al., 2017; Puell et al., 2012). Měření zrakové ostrosti za snížených jasových podmínek může mít i další praktický význam v širším pojetí, jako je např. zhodnocení zrakového výkonu řidičů. Odpovídající měření samozřejmě potvrdila známý fakt, že viditelnost se výrazně zhoršuje (při řízení) v noci, a to obzvláště u starších řidičů, což může být předmětem opětovných diskuzí vztahující se ke standardům pro řidičská oprávnění k řízení motorových vozidel (Wood & Owens, 2005). Snížení zrakové ostrosti, oslnění a změna citlivosti na pohyb patří k hlavním aspektů, které ovlivňují zrakové vnímání, a to sekundárně souvisí s řidičským výkonem daného jedince za snížených jasových podmínek.

Lin, Ng & Nguyen (2015) na základě experimentálního měření uvádějí, že průměrná centrální zraková ostrost je o 0,24 logMAR horší za mezopických podmínek, které odpovídaly jasu  $0,75 \text{ cd/m}^2$ , než za fotopického jasu. Toto odpovídá řadě předešlým studiím, např. (Johnson & Casson, 1995; Bedell, 1987; Simpson, Barbeito & Bedell, 1986). Za mezopických podmínek je rovněž snížena magnituda konturové interakce (viz Studie I), což potvrzují již dříve předpokládané změny, které vykazují konturová interakce za různých jasových úrovní (Matteucci, Maraini & Peralta, 1963).

### 2.3.3 Receptivní pole při změnách jasu

Zdá se, že z hlediska základní architektury se receptivní pole buněk v CGL a ve zrakovém kortexu nemění (Bisti et al., 1977; Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966). V případě gangliových buněk sítnice však studie (Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977) uvádí, že velikost jejich receptivních polí se zvětšuje při nízkých hodnotách jasu. Adaptace na tmou také navíc vyvolává trvalejší odezvy ve všech neuronech. Zároveň prodlužuje dobu odezvy a jejich reakční čas.

Stávající poznatky o vlivu adaptace na tmou na antagonistickou organizaci centra a periferie receptivních polí nervových buněk sítnice a CGL jsou nesourodé. Některé neurofyzilogické studie prezentují ztrátu antagonistické reakce periferie receptivního pole oproti jeho středu (Kaplan, Marcus & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wrobel, 1981). Například experimentální měření

(Ramoá, Freeman & Macy, 1985) poukazují na fakt, že receptivní pole (buněk ve zrakové kůře koček) mají za vysokých a nízkých jasů odlišnou vnitřní organizaci. Při nízké hodnotě jasu docházelo k útlumu off-reakcí gangliových buněk nebo chyběly úplně. Stejně tak byly potvrzeny podobné změny v CGL a ve zrakové kůře. Za nízkého jasu buňky nevykazovaly odezvu z periferní části receptivních polí, a to jak u buněk s on-centrem, tak i off-centrem. Studie (Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977) upřesňuje, že pokles inhibičního efektu periferie je zřetelnější u receptivních polí buněk CGL než u gangliových buněk sítnice. Jiné práce naopak udávají přetrvání tohoto efektu (Bisti et al., 1977; Maffei & Fiorentini, 1972; Wiesel & Hubel, 1966). Někteří autoři (Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966) tento rozpor vysvětlují tak, že ke ztrátě antagonistické reakce v periférii dochází, pouze pokud se hodnoty jasu stimulu pohybují v těsné blízkosti absolutního jasového prahu daných fotoreceptorů. Pokud je jas zřetelně nadprahový, zůstává antagonistická organizace zachována.

### 3 CROWDING A KONTUROVÁ INTERAKCE

Zrakové vnímání našeho vnějšího prostředí významně ovlivňují dva jevy, které spolu úzce souvisejí, a to tzv. crowding efekt a konturová interakce. Jejich vliv je zřejmý i při měření zrakové ostrosti, která primárně vypovídá o kvalitě našeho vidění a slouží také jako významné vodítko pro stanovení optimální korekce refrakčních vad. Nejlepší zrakové ostrosti lze dosáhnout při měření jednotlivých znaků, které jsou na optotypu prezentovány izolovaně. V případě, že jsou optotypová písmena uspořádána v podobě několika řádků pod sebou, čitelnost konkrétního písmene negativně ovlivňuje vše, co se nachází v blízkosti čteného písmene a tím pádem i výslednou hodnotu zrakové ostrosti.

#### 3.1 Definice a charakteristika

Konturová interakce představuje snížení zrakové ostrosti neboli ztížené rozpoznání jednotlivých znaků, pokud jsou v blízkém okolí znaku či písmena přítomny obklopující kontury (např. jednoduché úsečky, okraje optotypu), které jsou odlišné od tohoto centrálního objektu. V případě crowdingu (též označován jako crowding efekt nebo crowding fenomenén) hovoříme o nežádoucím vlivu okolních podnětů, které jsou podobného charakteru jako sledovaný objekt. Okolní podněty (i kontury) v blízkosti optotypového znaku výrazně ovlivňují zrakové rozlišení a jejich vliv je všudypřítomný v prostorovém vidění.

Je nutno podotknout, že nomenklatura v této oblasti není zcela jednotná. Pro označení zhoršeného vnímání písmen (rozlišení písmen), která jsou obklopeny různými objekty (též flankery nebo distraktory) se používá řada dalších termínů, které jsou v jiných zdrojích užívány pouze pro označení jednotlivých složek crowdingu či konturové interakce, jako např. laterální masking, laterální interference, laterální inhibice, kognitivní inhibice atd.

Z výše uvedeného vyplývá, že crowding narušuje schopnost rozpoznat shlukované objekty. Jeho vliv je tedy možné pozorovat v mnoha oblastech zrakového vnímání. Je zřejmé, že souvisí nejen s rozpoznáním písmen (Bouma, 1970; Flom,

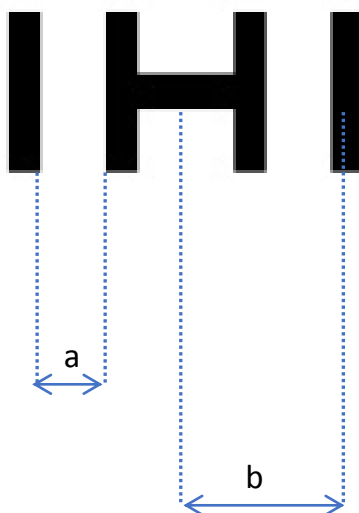


Weymouth & Kahnemann, 1963; Toet & Levi, 1992), ale také např. s rozlišením orientace (Andriessen & Bouma, 1976) a rozpoznáním obličeje (Martelli, Majaj & Pelli, 2005), noniovou zrakovou ostrostí, včetně prostorové zrakové ostrosti. Crowding má rovněž klinický význam pro pacienty s makulární degenerací, amblyopií a dyslexií (Levi, 2008). Řada experimentů zkoumající crowding se zaměřuje právě na amblyopické pacienty. Hlavním důvodem je to, že amblyopové vykazují, kromě snížené zrakové ostrosti a kontrastní citlivosti při optimálním vykorigování a bez viditelných známek oční choroby, také rozsáhlý crowding. Příčinou amblyopie je abnormální vývoj vidění, který může být spojován např. se strabismem, anizotropií, atd. Crowding efekt je větší u strabujících pacientů ve srovnání s těmi anizotropickými, a to bez ohledu na predikovanou sníženou zrakovou ostrost.

Crowding efekt i konturovou interakci lze charakterizovat prostřednictvím tzv. rozsahu a magnitudy. Laterální rozsah představuje maximální vzdálenost mezi centrálním znakem a obklopujícími konturami (popř. dalšími znakem), při které je již možné pozorovat vliv těchto jevů a dochází tak ke kritickému snížení zrakové výkonu (potažmo zrakové ostrosti). Toto kritické snížení výkonu je však v různých publikacích definováno odlišně. Magnitudu lze definovat např. jako největší dosažený pokles zrakového výkonu (rozišitelnosti konkrétního znaku) při přítomnosti flankerů v porovnání s izolovaným znakem.

Pro stanovení rozsahu obou jevů je nutné zvolit vhodnou metriku pro měření separace centrálního znaku a flankeru. Přitom vhodnost konkrétní metriky úzce souvisí s původem sledovaného jevu. Obecně se předpokládá, že při optimální metrice, odpovídající povaze sledovaného jevu, by se neměl rozsah jevu měnit se změnou velikosti centrálního znaku (např. Tripathy & Cavanagh, 2002; Simunovic & Calver, 2004). Obvykle jsou uvažovány dvě možnosti: tzv. separace center-to-center, měřená od středu centrálního zraku po střed flankeru, a separace edge-to-edge, měřená od vnitřní hrany flankeru a hrany přilehlé části centrálního znaku, viz obr. 9. První možnost (center-to-center) se používá především při sledování periferního crowdingu (Bouma, 1970; Toet & Levi, 1992; Tripathy & Cavanagh, 2002), zatím co druhá (edge-to-edge) zejména v případě konturové interakce (Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Takahashi, 1968; Danilova & Bondarko, 2007, Bedell et al., 2013). Každá z uvedených metrik může být dále vyjádřena v míře relativní (v % velikosti centrálního znaku) nebo absolutní (v úhlové míře). Vhodnost konkrétní volby by opět měla odrážet

původ jevu. Např. Siderov (2013) pro foveální konturovou interakci doporučuje jako optimální metriku edge-to-edge v úhlové míře.



Obr. 9: Znárodnění možností měření separace: a – separace edge-to-edge, b – center-to-center.

Vlastnosti konturové interakce a crowdingu je možné sledovat na základě různých přístupů. Mezi obvyklé způsoby patří sledování změn zrakové výkonnosti při konstantní velikosti centrálního znaku v situaci bez flankerů a při různé separaci flankerů (Bouma, 1970; Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Siderov, Waugh & Bedell, 2013). Výsledná křivka závislosti procenta správných odpovědí na separaci (vyjádřené vhodnou metrikou) pak může být použita pro stanovení magnitudy a rozsahu, viz např. Siderov et al. (2013). Tento přístup byl zvolen v níže uvedených Studiích I – IV. Příklad takovéto křivky uvádí obr. 11 ve Studii I. Křivka je shora omezena vstupní pravděpodobností identifikace izolovaného znaku, zdola pak pravděpodobností zcela náhodného uhodnutí znaku. Další možností je sledování daného typu zrakové ostrosti (typy zrakové ostrosti jsou blíže specifikovány v kap. 2.2) v závislosti na přítomnosti flankerů (např. Levi, Song & Pelli, 2007; Pluháček & Siderov, 2018). Zde se tedy mění velikosti centrálního znaku, dokud není splněno dané kritérium, odrážející charakter použitého typu zrakové ostrosti. V obou případech do měření mohou cíleně vstupovat další parametry, jako je kontrast či jas stimulu, velikost, počet, pozice a typ flankerů atd.

Popřípadě je možné provádět kombinované experimenty, měřící odpovídající prahové veličiny (kontrast, jas) v přítomnosti flankerů.

### **3.2 Původ konturové interakce a crowdingu**

Hlavním cílem většiny studií v této oblasti je nejen přesné kvantifikování laterálního rozsahu a magnitudy, ale také vysvětlení podstaty těchto fyziologických efektů. Historicky existuje několik teorií, které se snaží tyto jevy objasnit. Tyto teorie předpokládají jednak jejich fyzikální (frekvenční, optický), jednak neurální původ.

V případě hypotézy fyzikální podstaty tohoto jevu (např. Hess, Dakin & Kapoor, 2000; Levi, Klein & Hariharan, 2002) se předpokládá, že přítomnost blízkých kontur či jiných objektů působí celkové změny v prostorových frekvencích obrazu stimulu, přičemž dochází k jejich posunu k vyšším hodnotám a k navýšení jejich příspěvku v pozorovaném obraze. Jsou-li tyto frekvence na nebo za hranici citlivosti lidského oka, výrazně se snižuje schopnost rozlišení stimulu. Podrobnější výpočty vedou k opakovanému poklesu zrakové ostrosti při přibližování flankerů a dalším jevům, které jsou ale v rozporu s pozorováním (např. Danilova & Bondarko, 2007; Liu, 2001). Dalším možným vysvětlením je tzv. laterální maskování, při kterém je výkon při zrakovém úkolu zhoršen vlivem superpozice pozorovaného objektu a okolních objektů („masky“), přičemž tyto objekty se nemusejí nutně fyzicky v rámci stimulu překrývat (blíže viz např. Pelli, Palomares & Majaj, 2004). Důsledkem by měla být úměrnost velikosti pozorovaného znaku a rozsahu daného jevu. Řada studií jak ve fovee (Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh & Bedell, 2013), tak v periférii (Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) tuto závislost neprokázala. Experimentální měření tedy tyto hypotézy vzniku crowdingu a konturové interakce nepotvrzují.

Dnes se má za to, že jednou z nejpravděpodobnějších příčin je zpracování signálu na neurální úrovni receptivních polí vyšších vrstev zrakové dráhy. Mezi další jevy, u kterých se předpokládá, že přispívají zejména ke vzniku crowdingu, patří náhodné oční pohyby či nepozornost, výrazný efekt může mít též vliv postupného naučení se daného zrakového úkonu (rozlišování objektu) při opakovaném pozorování.

Přitom se uvažuje, že konturová interakce je jako jednodušší jev součástí komplexnějšího crowdingu.

Pro neurální původ svědčí již v 70. letech minulého století zjištěný pozoruhodný fakt, že konturová interakce nastává i v případě, když je prezentován centrální znak a kontury pro každé oko zvlášť (dichopticky) (Flom, Heath & Takahashi, 1963). Jelikož ke spojení (fúzi) obrazů z obou očí dochází v primární zrakové kůře, naznačuje to kortikální původ konturové interakce. Přesněji se jedná o část V1. Výsledky současného výzkumu se přiklánějí ke složitějšímu modelu, kde první stupeň zahrnuje detekci jednoduchých struktur (zřejmě ve V1) a druhý stupeň odpovídá integraci struktur (mimo V1). Tzv. mapování patří k základním principům činnosti lidské neurální aktivity.

Neurální zpracování obrazu je tedy složitý proces, jehož jednotlivé složky i stupně jsou vzájemně provázány. Přitom dochází k procesům suprese (útlumu), integrace (systematické spojení, doplnění, seskupení, též tzv. grouping) či náhodného mísení (tzv. pooling) jednotlivých částí pozorovaného stimulu (Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012). V případě poolingů pozorované stimuly náhodně vizuálně přebírají podobu okolních rysů. Je-li prezentováno vícero okolních struktur, které jsou si podobné, dochází k jejich percepčnímu vzájemnému propojení na základě jejich podobnosti. Seskupeny mohou být okolní znaky, kdy centrálně prezentovaný znak dominuje, popř. může být centrální znak seskupen se znaky okolními. Grouping bude tedy jedním ze stěžejních jevů především v případě crowdingu, jak se domnívají např. Herzog & Manassi (2015). Při vzájemném přiblížení znaků dochází nejen k částečnému promíchání či seskupení, ale též k útlumu některých prvků pozorované scény. Tento útlum může mít původ v antagonistické struktuře receptivních polí, jejichž důsledkem je tzv. laterální inhibice, jak je prezentováno např. v (Levi, Klein & Hariharan, 2002). Pokud některé části stimulu spadají do inhibiční části receptivního pole, dochází k útlumu informace z centrální oblasti. Pro přesnější detekci obrysů a tvarů podnětů v rámci zrakového vnímání hrají zřejmě významnou roli intenzivnější inhibiční účinky uvnitř receptivních polí v CGL (Syka, Voldřich & Vrabec, 1981). Vnitřní organizace receptivních polí se s jasnou měnou, jak uvádí kap. 2.3.3. V návaznosti na tuto skutečnost by se měly měnit i vlastnosti konturové interakce, popř. crowdingu, je-li tento mechanismus jednou z jejich příčin. Vliv jasů však byl sledován jen v několika málo studiích (Simunovic & Calver, 2004; Matteucci, Maraini & Peralta, 1963; Takahashi, 1968), které určité změny potvrdily. Nicméně uvedené studie nepodávají komplexní

přehled a je nutné je doplnit dalšími výsledky. Podrobněji se této problematice věnuje kapitola 4.

V případě, že je fixovaný znak vizuálně podobným těm okolním, může docházet k tomu, že náš smyslový systém jej zamění za okolní znak. Tento jev se nazývá substitute a je uvažován též jako jedna z příčin crowdingu (nikoliv však konturové interakce). K tomuto jevu přispívá nepozornost a přítomnost náhodných očních pohybů (Flom, 1991). Vliv crowdingu tedy roste se zvyšujícím se počtem znaků prezentovaných na optotypu, neboť zrakový aparát rozděluje svoji pozornost mezi vícero znaků. Crowding nastává i za přítomnosti pohyblivých stimulů (Bex, Dakin & Simmers, 2003; Bex & Dakin, 2005).

### **3.3 Foveální a periferní crowding a konturová interakce**

Foveální a periferní části sítnice vykazují co do zrakové ostrosti výrazně odlišné vlastnosti (viz 2.2.2). Také typ, počet a vzájemné propojení fotoreceptorů a tím i vlastnosti receptivních polí (viz kap. 2.1.1, 2.1.3 a 2.3.3) jsou zřetelně odlišné. Lze tedy očekávat, že i konturová interakce a crowding se budou v periférii a ve fovee lišit.

Foveální konturová interakce má neměnný úhlový rozsah (měřeno edge-to-edge v úhlové míře) bez ohledu na velikost prezentovaných znaků (Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh & Bedell, 2013). Studie (Siderov, Waugh & Bedell, 2013) upřesňuje, že tento rozsah o velikosti asi 3 až 5 úhlových minut se nemění ani při poklesu kontrastu centrálně prezentovaných znaků, kdy jejich velikost postupně narůstá až o 0,4 logMAR. Stejně tak bylo zjištěno, že i foveální crowding se projevuje pouze v malé oblasti přibližně konstantní velikosti nezávislé na velikosti znaků (Formankiewicz & Waugh, 2013; Marten-Ellis & Bedell, 2015; Pluháček & Siderov, 2018). Podobné výsledky byly získány také v periférii, kdy se v dané fixní vzdálenosti od fovey rozsah konturové interakce nebo crowdingu s velikostí znaku též neměnil (Chung, Levi & Legge, 2001; Hariharan, Levi & Klein, 2005; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002). Výše uvedené výsledky tedy svědčí o tom, že rozsah konturové interakce není přímo úměrný velikosti pozorovaného znaku a spíše představuje charakteristiku konkrétní sítnicové lokalizace a poukazuje tak na neurální původ obou jevů. Rovněž bylo potvrzeno, že kontrast

sledovaného znaku pro periferní vidění neovlivňuje rozsah crowding efektu, pokud je shodný s kontrastem flankerů (Rashal & Yeshurun, 2014; Kooi et al., 1994). Obdobné poznatky byly publikovány i pro foveální konturovou interakci (Siderov, Waugh & Bedell, 2013).

Zásadním rozdílem periferního a foveálního vidění je však rozsah sledovaných jevů, který v periférii výrazně roste, a to jak pro crowding, tak pro konturovou interakci. Tyto údaje potvrdili též Pelli & Tillman (2008). V případě konturové interakce je však tato závislost výrazně slabší. Např. Levi et al. (2002) deklaruje, že rozsah konturové interakce odpovídá přibližně 0,1 násobku excentricity. Oproti tomu Bouma (1970) uvádí rozsah crowdingu jako 0,5 násobek excentricity. Přehled jednotlivých studií zabývajících se závislostí rozsahu a excentricity konturové interakce i crowdingu podává např. Chung, Levi & Legge (2001). Výsledek samozřejmě též závisí na použité metrice pro měření separace, která bývá v různých studiích odlišná a vnáší do problematiky řadu nesouladů. Zatímco pro konturovou interakci je často používána metrika edge-to-edge, pro crowding je to center-to-center (viz kap. 3.1).

Další rozdíl mezi centrem a periférií lze zaznamenat též ve velikosti magnitudy. Ve fovee se magnituda konturové interakce a crowdingu u dospělých osob liší minimálně (Norgett & Siderov, 2014). Oproti tomu v periférii lze pozorovat podstatné rozdíly – při crowdingu klesá identifikace znaků až k úrovni hádání (Nazir, 1992; Tripathy & Cavanagh, 2002), avšak u konturové interakce nebyl takový silný pokles pozorován.

Výsledky soudobých studií rovněž poukazují na fakt, že crowding efekt je v periferním vidění nehomogenní. Vertikálně orientované flankery ve spodní části zorného pole působí více negativně než ty horizontálně prezentované, zatímco v levé části zorného pole je tomu naopak (Toet & Levi, 1992). Oproti tomu Feng, Jiang & He (2007) poukazují na to, že ve všech kvadrantech zorného pole je crowding signifikantně silnější, když jsou prezentovaný znak a flankery orientovány horizontálně ve srovnání s těmi vertikálními.

S ohledem na výše uvedené informace lze shrnout, že oba sledované jevy jsou tedy výraznější v periférii zorného pole než ve foveální oblasti. Jejich chování ve foveální oblasti se na základě stávajících poznatků jeví velmi podobné, ale v periférii se

zřetelně liší jak rozsahem, tak magnitudou. Z uvedeného lze usuzovat na odlišný původ konturové interakce a crowdingu v periférii, přičemž konturovou interakci lze považovat za součást crowdingu. Crowding v periférii může v souladu se studii (Flom, 1991; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Hanus & Vul, 2013) zahrnovat též substituci (která nemůže být součástí konturové interakce), výrazný pooling a grouping. Shodné chování ve fovee může vypovídat o obdobných mechanismech, což je ale nutné potvrdit dalšími studii.

### **3.4 Důsledky crowdingu a konturové interakce**

Je bezesporu důležité stanovit si také otázku, co vše může v našem každodenním běžném životě crowding a konturová interakce ovlivňovat. Většinu populace obklopuje „vizuálně přeplněné prostředí“, takže efekt crowdingu se může projevit tím, že člověk většinu objektů v periferním zorném poli není schopen rozeznat. Vhodným příkladem může být čtení. Vykonávat tuto běžnou aktivitu je avšak mnohem obtížnější v periférii zorného pole, čtení je výrazně pomalejší než při centrálním vidění. Současné studie poukazují na to, že kritická velikost mezer mezi jednotlivými písmeny by měla odpovídat alespoň kritické separaci (rozsahu) pro crowding (Pelli et al., 2007; Levi, Song & Pelli, 2007). Pokud jsou mezery v textu menší, pak je čtení pomalejší. Je známo, že čtenář provede raději několik fixací za sekundu, než by nepřetržitě sledoval text, což nasvědčuje tomu, že čtení ovlivňuje počet písmen, které lze obsáhnout při jedné fixaci bez pohybu očí. Je tedy zřejmé, že crowding určitým způsobem ovlivňuje čtení, přestože je obecně spojováno čtecí tempo s velikostí písmen než se samotnými mezerami mezi nimi. Příkladem může být výzkum Levi et al. (2007), kteří se zaměřili na porovnání vlivu velikosti písmen a mezer mezi nimi u amblyopických pacientů. Kritický rozstup (vzdálenosti mezi písmeny) pro čtecí tempo odpovídá rozsahu crowding efektu, což platí jak pro centrální a periferní vidění, tak pro amblyopické pacienty a pro ty, kteří jsou bez jakékoliv vady. Autoři studie došli k závěru, že právě crowding, ne zraková ostrost, primárně významně ovlivňuje čtení. Mimo výše uvedené také uvádějí, že amblyopie nemá vliv na periferní čtení. Periferní vidění zdravého oka však není radno připodobňovat centrálnímu vidění oka amblyopického. Při centrálním čtení amblyopické oko vykazuje normální čtecí tempo, avšak za přítomnosti neobvykle velkých mezer. Toto však neodpovídá perifernímu vidění zdravého oka, u kterého je

kritická separace i čtecí tempo výrazně sníženo v porovnání k centrálnímu vidění (Levi, Song & Pelli, 2007). Kritická separace pro crowding a čtení v periférii jsou totožné (crowding efekt představuje jeden limit pro rychlé čtení v periférii), nicméně se zvyšující se excentricitou je čtení pomalejší.

Další spojitost s crowdingem je možné nalézt i u dyslexie (nebo se také užívá označení specifická porucha čtení, popř. učení), která představuje multifaktoriální a komplexní chorobu neurologického původu. Tato běžná dysfunkce se nejčastěji projevuje obtížemi při učení se číst. Charakteristické jsou potíže při rozpoznávání slov, včetně špatného pravopisu a snížených dekódovacích schopností. Vizuelní a jazykové nedostatky jsou pro dyslexii souběžné. Přestože vizuelní faktory nejsou obvykle tou hlavní příčinou, nicméně některé zrakové problémy mohou převládat a významným způsobem tak přispět k čtecím obtížím dítěte. Dyslexii provází řada symptomů a specifických příznaků, které postižená osoba individuálně pociťuje a které mohou udávat, jak moc jsou náchylní k vizuelnímu stresu, popř. jiným zrakovým obtížím (Allen, Evans & Wilkins, 2009).

Několik studií uvádí, že dyslexie vykazuje abnormální crowding (Atkinson, 1991), některé také prezentují, že dyslektici mají menší crowding v periférii. Doba pro vokální odpověď je kratší v případě, že u slovních spojení roste mezera mezi jednotlivými písmeny. Každopádně, tato abnormalita zřejmě souvisí spíše s pamětí než crowdingem.



## 4 Vliv jasů a excentricity podnětu na konturovou interakci

Přestože byly konturová interakce a crowding předmětem mnoha studií, dosud nejsou jejich příčiny a vzájemné vztahy dostatečně objasněny. Směrem do periferie sítnice roste velikost receptivních polí a snižuje se rozlišovací schopnost, viz kapitola 2.1.3. Vzhledem k tomu, že jedním z možných vysvětlení konturové interakce a částečně i crowdingu je neurální původ, měly by se jejich vlastnosti při změně excentricity podnětu měnit. Jak také bylo uvedeno v kapitole 2.3.3, některé vlastnosti receptivních polí, zejména pak jejich organizační struktura, jsou závislé na adaptačním jasů. Proto i jas by měl zřetelně ovlivňovat oba sledované jevy. Ze stávajících studií vyplývá, že při foveálním vidění je rozsah konturové interakce a crowdingu relativně malý (Flom et al., 1963, Toet & Levi, 1992), některé studie dokonce uvádí, že se vůbec nevyskytuje (Strasburger, Harvey & Rentschler, 1991). Naopak při periferním vidění bývá rozsah crowdingu nebo konturové interakce často uváděn jako přímo úměrný excentricitě podnětu - podle typu flankerů je rozsah až od 0,5 násobek excentricity, např. (Bouma, 1970; Toet & Levi, 1992). Obzvláště rozsáhlý crowding také nastává pro centrální zorné pole strabujících amblyopů (Levi, 2008). Stávající studie dále potvrzují, že rozsah konturové interakce v konkrétním místě sítnice se nemění s velikostí stimulu, ale zůstává přibližně stejný (Danilova & Bondarko, 2007; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Siderov, Waugh & Bedell, 2013; Tripathy & Cavanagh, 2002), což opět nasvědčuje jejímu neurálnímu původu. Většina výzkumů byla prováděna za vysokých jasů a jen minimum prací se zabývalo studiem za mezopických podmínek (Takahashi, 1968; Matteucci, Maraini & Peralta, 1963) a jen jediná studie byla provedena za (periferních) skotopických podmínek (Simunovic & Calver, 2004).

Cílem následujících dvou studií, do kterých jsem byla jako spoluautor nebo hlavní autor zapojena, bylo vyhodnotit vliv jasů na foveální (Studie I) a periferní (Studie II) konturovou interakci, přičemž v rámci druhé studie (Studie II) byl též hodnocen vliv excentricity. Hlavními sledovanými parametry byly především rozsah a magnituda. Obě studie probíhaly za podobných podmínek vždy na dvou různých pracovištích (v laboratořích katedry optiky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého (UP) a dále v laboratořích Department of Visual and Hearing Sciences,

Anglia Ruskin University (ARU), Cambridge, UK nebo University of Houston (UH), Houston, Texas, USA). První provedená studie, do které jsem byla zapojena zejména v oblasti zpracování a interpretace dat a přípravy publikace, sloužila jako východisko pro následující podrobnější výzkum, zabývající se nejen změnami jasů, ale jejich efektem v kombinaci se změnou excentricity podnětu. Druhá komplexnější studie byla těžištěm mé experimentální činnosti v této oblasti. Její unikátnost spočívala především v přímém porovnání vlastností konturové interakce za fotopických, mezopických a skotopických podmínek, které dosud přímo v rámci jedné studie nebylo provedeno.

#### **4.1 Foveální konturová interakce za různých jasových podmínek (Studie I)**

Bedell, H. B., Siderov, J., Waugh, S. J., Zemanová, R., Pluháček, F., Musilová, L. (2013). *Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances*. Vision Research, 89, 90-95

Jak již bylo zmíněno, z předpokládané souvislosti konturové interakce s činností a zejména antagonistickou organizací receptivních polí lze vyvozovat určité její vlastnosti. Mezi ně patří konstantní rozsah v daném místě sítnice bez ohledu na velikost sledovaného znaku, který přímo souvisí s velikostí receptivních polí a byl potvrzen řadou studií (Danilova & Bondarko, 2007; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Siderov, Waugh & Bedell, 2013; Tripathy & Cavanagh, 2002). Jelikož jako jeden z mechanismů konturové interakce je uvažován právě antagonismus receptivních polí, kdy off-periferie při stimulaci flankerem utlumuje vjem z centra a zvyšuje tak chybovost ve čtení centrálního znaku, měla by magnituda konturové interakce klesat se snižujícím se jasnem, kdy dochází k redukci inhibiční funkce periferie receptivních polí na sítnici (Barlow, Fitzhugh & Kuffler, 1957; Cleland & Enroth-Cugell, 1968; Derrington & Lennie, 1982; Muller & Dacheux, 1997; Peichl & Wässle, 1983; Rodieck & Stone, 1965) i v oblasti CGL (Kaplan, Marcus, & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wróbel, 1981). Tento jev byl skutečně potvrzen dvěma studiiemi za mezopických podmínek (Takahashi, 1968; Matteucci, Maraini & Peralta, 1963; Simunovic & Calver, 2004).

Hlavním cílem této experimentální studie bylo zjistit, zda a jak se mění foveální konturová interakce při postupné redukci jasu okolí z fotopické úrovně na úroveň mezopickou. Konkrétně byly sledovány magnituda a rozsah v závislosti na jasu pozadí sledovaného optotypu při konstantním kontrastu pozorovaných stimulů. Experimentální měření probíhala souběžně na Anglia Ruskin University (ARU) ve Velké Británii a na Univerzitě Palackého (UP) v Olomouci.

#### 4.1.1 Metodika

##### Subjekty

Měření se zúčastnilo celkem 10 probandů, z toho 5 bylo měřeno na ARU a 5 na UP. Jednalo se o 8 žen a 2 muže ve věku od 21 do 64 let. Žádný z figurantů nevykazoval oční patologii či jakoukoliv zrakovou anomálii, v případě refrakční vady byli kompenzováni nejlepší možnou korekcí, přičemž byl požadován monokulární vízus alespoň 1,0. Výzkum byl proveden v souladu s Helsinskou deklarací. Každý z testovaných byl před začátkem měření seznámen s celým průběhem studie a studie se účastnil dobrovolně. Výše uvedené každý účastník stvrdil podpisem informovaného souhlasu.

##### Stimul

Jako stimul byla použita sada tmavých písmen zkonstruovaných podle Sloanové (Sloan letters) na světlém (bílém) pozadí. Weberův kontrast písmen oproti pozadí byl -89 %. Figurantovi bylo prezentováno vždy jen jedno písmeno, které bylo buď izolováno, anebo obklopeno čtyřmi identickými konturami (viz obr. 10) o stejném kontrastu jako měl centrální znak. Zmíněnými konturami byly úsečky, jejichž délka odpovídala šířce (výšce) znaku a tloušťka byla rovna jedné pětině šířky znaku. Umístěny byly ekvidistantně vlevo, vpravo, nad a pod centrálním písmenem. Pro prezentaci stimulu bylo užito softwaru Test Chart 2000Pro od firmy Thomson Software Solutions a PC monitoru. V laboratoři ARU byl použit monitor o uhlopříčce 19'' s rozlišením 1024x768 pixelů a jasem bílého pozadí 108 cd/m<sup>2</sup>. V případě UP byl použit monitor s uhlopříčkou 22'', rozlišení 1680x1050 pixelů a jas bílého pozadí byl 195 cd/m<sup>2</sup>. Vyšetřovací místnost byla na obou pracovištích zatemněná, jediným výrazným zdrojem světla v místnosti byl použitý monitor.



Obr. 10: Příklad stimulu při konturové interakci.

### Postup

Testování probíhalo vždy monokulárně a písmeno bylo prezentováno po dobu nezbytně nutnou k reakci testovaného, která byla zprostředkována formou jeho slovní odpovědi a spolu se skutečně prezentovaným znakem zaznamenána. Nejprve bylo testování provedeno na izolovaných znacích (bez kontur) a následně při zobrazení kontur, a to v pěti různých vzdálenostech (separacích) od centrálního znaku. Úhlové vzdálenosti kontur od znaku byly měřeny tzv. ege-to-edge, tj. od vnitřního okraje kontury k přilehlému vnějšímu okraji písmene, a odpovídaly 10 %, 20 %, 40 %, 60 % a 100 % šířky centrálního znaku při nejvyšším použitém jasu. U daného konkrétního figuranta byly tedy za všech jasových podmínek použity stejné hodnoty separace. Průměrné použité hodnoty separací uvádí tab. 1.

Tab. 1: Průměrné velikosti znaků a minimální a maximální separace pro jednotlivé jasové podmínky (ND 0 až ND 3) na ARU a UP.

	ARU				UP			
	ND 0	ND 1	ND 2	ND 3	ND 0	ND 1	ND 2	ND 3
Průměrná velikost znaku (v úhlových minutách)	4,5	5,4	9,1	14,5	3,2	3,2	4,6	11,0
Min. separace (% velikost znaku)	10	8	5	3	10	10	7	3
Max. separace (% velikost znaku)	100	83	50	31	100	100	69	29

Vyšetřovací vzdálenost a velikost písmen byly nastaveny tak, aby figurant dosáhl při identifikaci písmene bez přítomnosti kontur přibližně 80% úspěšnosti. Odpovídající rozsah úhlové velikosti písmen byl 3,2 až 4,75 úhlových minut a rozsah pozorovací vzdálenosti 10 až 12 m. Redukce jasu pozadí byla realizována prostřednictvím neutrálních (šedých) optických filtrů, dále značených jako ND (neutral density). Při redukci jasu byla velikost písmene zvětšena tak, aby byla při čtení stále zachována přibližně 80% úspěšnost identifikace. Vzhledem k nárůstu velikosti znaku při snížení jasu byla separace kontur při jejím vyjádření v % velikosti znaku při nejnižším jasu asi 3,5krát menší než při nejvyšším jasu. Výsledné průměrné velikosti použitých znaků uvádí tab. 1.

Každému figurantovi bylo za daného konkrétního jasu a separace flankerů (popř. bez flankerů) nabídnuto k identifikaci celkem 100 až 200 prezentací stimulu, rozdělených v blocích po 25 prezentacích. Všechny do studie zařazené osoby byly nejprve testovány bez předloženého filtru (za fotopického jasu), další pořadí jasových podmínek (daných předloženými filtry a při konstantním jasu monitoru) bylo nastaveno náhodně, přičemž za každého jasu byly vystřídány všechny uvažované separace flankerů (jejich posloupnost byla taktéž náhodná). Mezi výměnou filtrů prošel každý testovaný subjekt odpovídající adaptací.

Jak už bylo zmíněno výše, k redukci jasu sloužily tzv. ND filtry, a to konkrétně filtry od firmy Thorlabs s nominálními hodnotami optické hustoty 1, 2 a 3 a označené jako ND 1 až 3, které byly umístěny ve speciálně upravených ochranných brýlích, kde byla rovněž zabudována okluze pro netestované oko. Označení ND 0 bylo použito pro pozorování bez filtru. Při testování na UP byla navíc před vyšetřované oko předložena stenopeická clona s otvorem o průměru 2,5 mm pro omezení zorného pole a eliminaci vlivu velikosti zornice, na pracovišti ARU nebyla clona použita. Jasy pozadí stimulu při testování odpovídající podmínkám ND 0 až 3 byly 108, 12,1, 0,82 a 0,09 cd/m<sup>2</sup> na ARU a 195, 19,7, 1,46 a 0,21 cd/m<sup>2</sup> na UP. Všichni probandi byli při měření vyzváni k fixaci centrálně umístěného písmene.

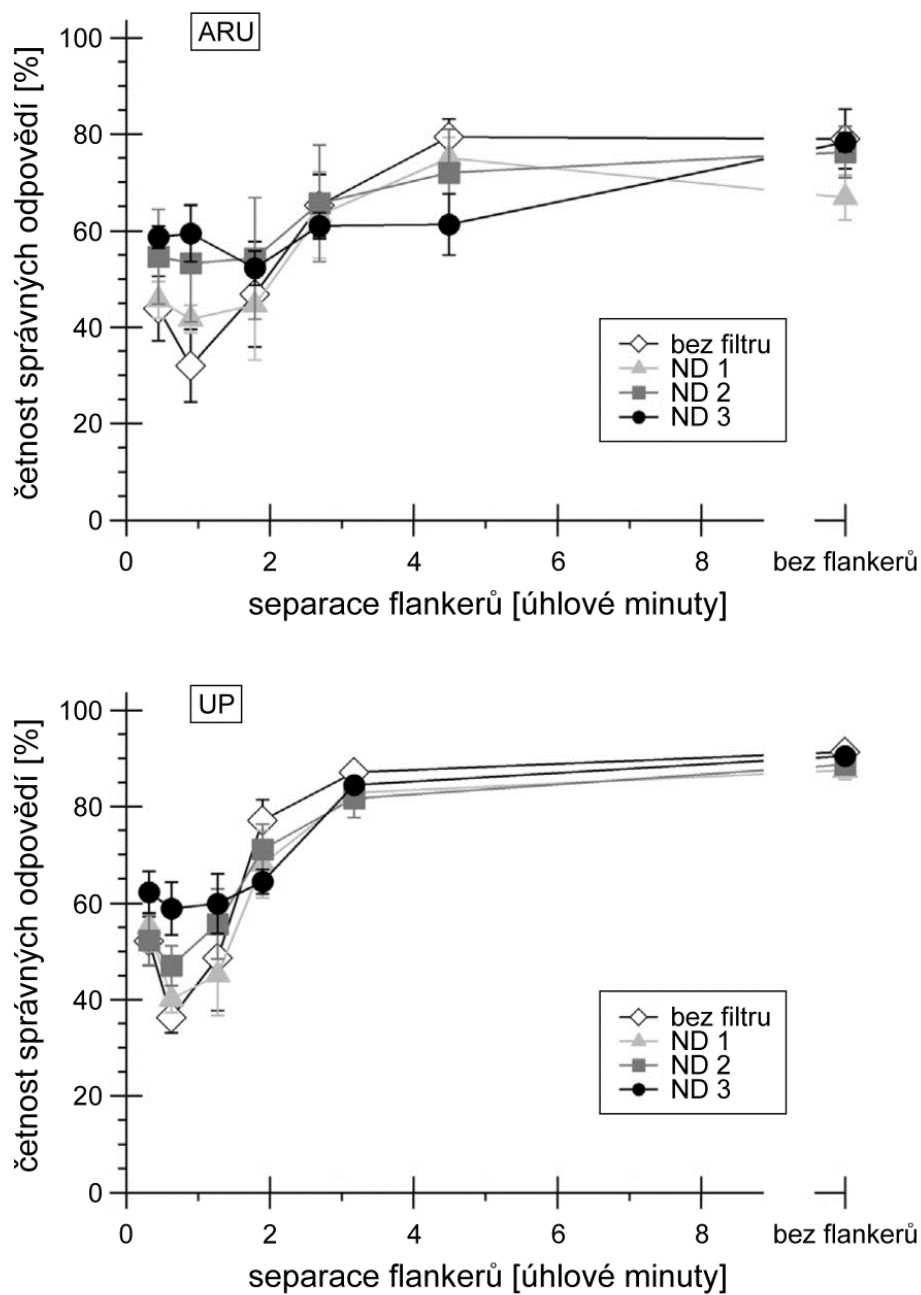
### Analýza dat

Ke statistickému vyhodnocení vlivu separace a jasu byla použita metoda analýzy rozptylu (ANOVA) pro opakovaná měření. V textu jsou uváděny příslušné hodnoty testovacího kritéria  $F$  a odpovídající počty stupňů volnosti  $df$  ve formě dolního indexu,

$F_{df}$ . Dále jsou uvedeny mezní hodnoty hladiny významnosti  $p$ , při které by právě došlo k zamítnutí testované hypotézy. V případě nutnosti byla použita Huynh–Feldtova korekce.

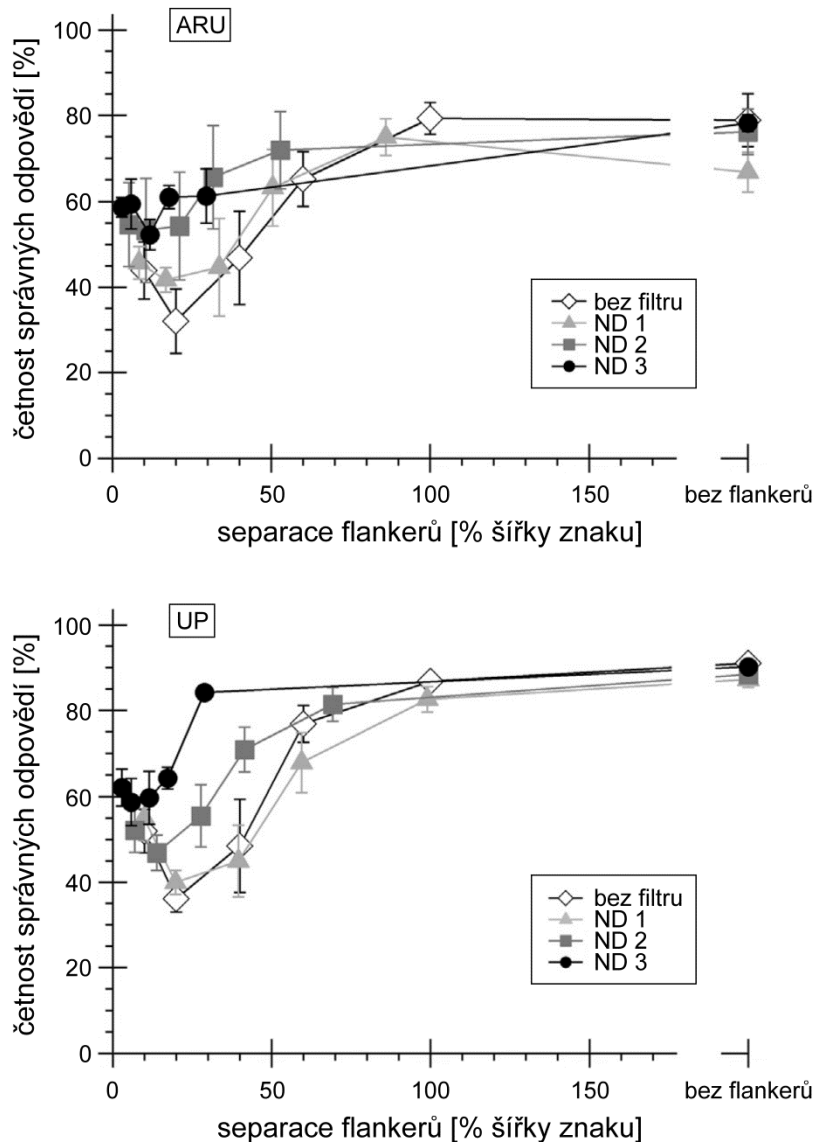
#### 4.1.2 Výsledky

Průměrné hodnoty procenta správné identifikace centrálních písmen v závislosti na separaci flankerů jsou uvedeny na obr. 11. Hodnoty separace jsou udány v úhlových minutách a jejich nastavení bylo pro všechny jasové podmínky u daného subjektu stejné. Z grafů na obr. 11 je patrné, že konturová interakce zhoršuje správnou identifikaci písmene pro separace menší než přibližně 3 až 4 úhlové minuty. Z grafů je též vidět zřetelné snížení magnitudy konturové interakce (nárůst počtu správných odpovědí) s klesajícím jasem. Tyto výsledky potvrdila též statistická analýza metodou ANOVA, která prokázala v případě obou skupin dat signifikantní vliv separace ( $F_{df=5,20} = 17,61$ ,  $p = 0,0021$  v případě dat z ARU a  $F_{df=5,20} = 47,88$  a  $p < 0,0001$  pro data z UP) a interakce jasu a separace ( $F_{df=15,60} = 3,97$ ,  $p < 0,0001$  pro ARU a  $F_{df=15,60} = 2,89$ ,  $p = 0,0018$  pro UP). Interakce jasu a separace odpovídá pozorovanému navýšení procenta správných reakcí u nízkých separacích (tj. poklesu magnitudy) se snížením jasu. Vliv samotného jasu však významný nebyl. Na pracovišti ARU bylo dále na pěti subjektech provedeno kontrolní měření s cílem ověřit, zda separace použití při nízkých jasech a vycházející z velikosti znaku při vysokých jasech nejsou příliš malé, tj. zda při větších separacích nedochází k nějakému zřetelnému efektu. Výsledná data prezentovaná na obr. 2 v publikaci (Bedell et al., 2013) (jedná se jen o podpůrné měření, data nejsou začleněna do textu této práce) nevykazují žádný odlišný trend.



Obr. 11: Závislost průměrných hodnot relativní četnosti správných odpovědí na separaci flankerů udané v úhlových minutách v případě dat z ARU (nahore) a UP (dole) pro čtyři úrovně jasu (bez filtru a s filtry ND 1 – 3). Symboly reprezentují jednotlivé průměrné hodnoty, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

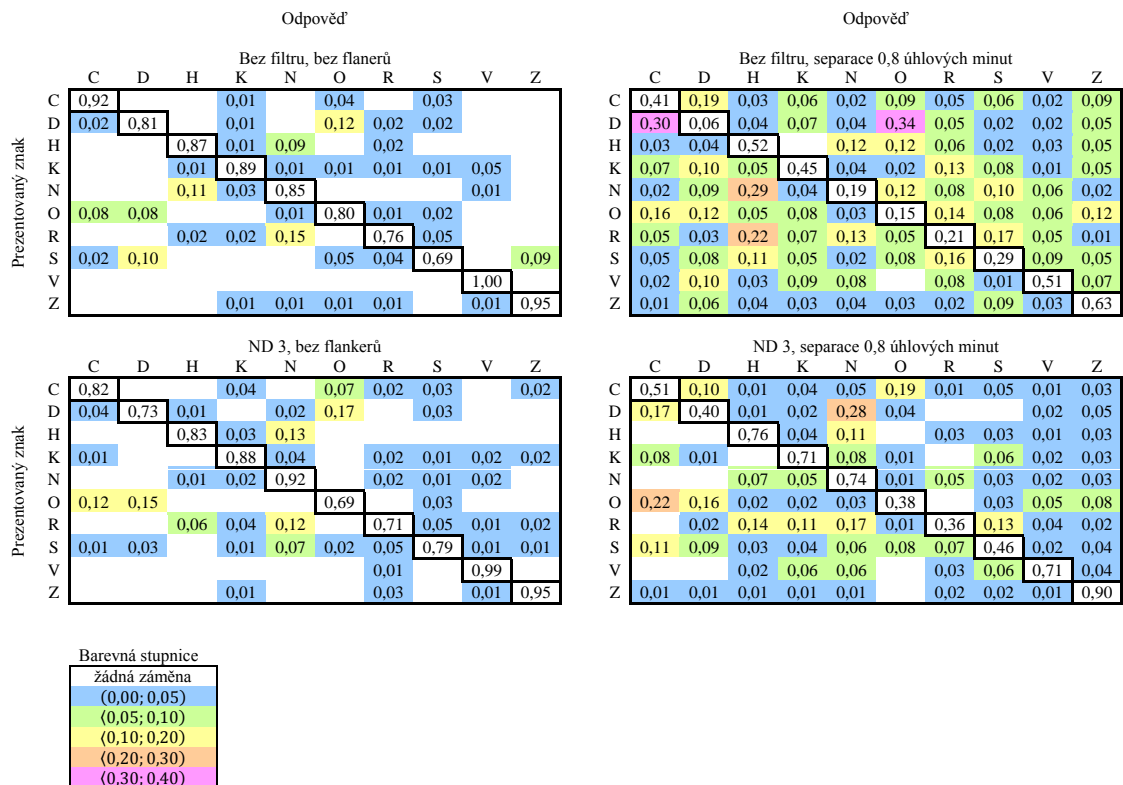
Zatímco tedy magnituda konturové interakce klesá se snižujícím se jasem, její rozsah udaný v úhlových minutách zůstává víceméně beze změny. Vzhledem k tomu, že velikost znaku s poklesem jasu roste, lze říci, že rozsah interakce není velikosti znaku úměrný. Toto je zřejmé i z grafů na obr. 12, kde jsou získaná data vynesena v závislosti na separaci vyjádřené v procentech velikosti znaku, a kde dochází ke zřetelnému posunu jednotlivých křivek – rozsah se v tomto případě tedy s jasem mění.



Obr. 12: Závislost průměrných hodnot relativní četnosti správných odpovědí na separaci flankerů udané v % šířky znaku v případě dat z ARU (nahore) a UP (dole) pro čtyři úrovně jasu (bez filtru a s filtry ND 1 – 3). Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



Předešlé studie prokázaly, že záměny znaků v případě konturové interakce se mohou lišit od záměn pozorovaných v případě izolovaného stimulu (Liu & Arditi, 2001; Wolford & Hollingsworth, 1974). Dalším naším záměrem proto bylo zjistit, zda konturová interakce vede ke specifickým záměnám určitých znaků za různých jasových podmínek. K tomuto účelu byly z naměřených hodnot vygenerovány záměnné matice, přehledně shrnující četnosti konkrétních odpovědí testovaných osob pro jednotlivé prezentované znaky (blíže viz kap. 2.2.4). Konkrétně byly srovnávány matice odpovídající separaci přibližně 0,8 úhlových minut, při které vykazovala konturová interakce maximální účinek, a to pro pozorování za maximálního (ND 0) a minimálního (ND 3) jasu. Při konstrukci každé z matic byla využita data z obou pracovišť, takže každá z matic vychází z 1000 prezentací stimulu. Matice jsou v normované formě, tj. součet hodnot na každém řádku je roven 1. Dle očekávání se v každé matici nacházejí nejvyšší hodnoty na hlavní diagonále (tučně orámováno) odpovídající správným odpovědím testované osoby. Hodnoty mimo hlavní diagonálu představují chybné reakce. Pro usnadnění orientace jsou jednotlivé buňky barevně odlišeny, přičemž nejnižší míra zaměnitelnosti odpovídá modré a nejvyšší růžové barvě. Pokud nedošlo k příslušné záměně, je políčko tabulky prázdné.



Obr. 13: Normované záměnné matice reprezentující záměnnost znaků bez přítomnosti flankerů (vlevo) a při průměrné separaci 0,8 úhlových minut (vpravo) za fotopických (nahore) a mezopických (dole) podmínek. Matice byly vytvořeny zprůměrováním dílčích matic všech probandů u ARU a UP. Buňky na diagonále představují správné odpovědi. Buňky s chybnými odpověďmi (mimo diagonálu) jsou barevně škálovány podle relativní četnosti od modré (nejnižší) po červenou (nejvyšší). Nenastala-li daná záměna, je buňka prázdná.

Matice záměnnosti izolovaných znaků za obou sledovaných jasových podmínek (ND 0 a ND 3) jsou si velmi podobné. Oproti těmto maticím však matice zahrnující konturovou interakci vykazují výrazné odlišnosti. Konkrétně pro maximální jas vykazuje matice konturové interakce oproti matici pro izolované znaky určité specifické záměny, např. odpověď „D“ pro prezentované písmeno C; „O“ pro H; „D“ pro K; „O“ pro R; „Z“ pro O; „H“ pro S a „V“ pro D. Některé tyto záměny, jako je odpověď „D“ pro prezentované písmeno C nebo „H“ pro S, lze přičíst na vrub obecně (nespecificky) zvýšenému počtu chybných odpovědí. Nicméně některé ze záměn (odpověď „O“ pro prezentované R; „Z“ pro O; „V“ pro D) nelze považovat za typické zaměnění, ale pravděpodobně jsou následkem interakce prezentovaných písmen a kontur, jak již bylo uvedeno ve studii (Liu & Arditi, 2001). Matice konturové interakce při minimálním jasu

se jeví jako přechod mezi oběma maticemi (s a bez konturové interakce) v případě maximálního jasu.

### 4.1.3 Diskuze

Námi zjištěný podobný rozsah foveální konturové interakce za různých jasových podmínek je v souladu s výsledky předchozích studií, které uvádějí, že foveální konturová interakce má neměnný úhlový rozsah bez ohledu na velikost prezentovaných znaků (Danilova & Bondarko; 2007, Siderov, Waugh & Bedell, 2013). Studie (Siderov, Waugh & Bedell, 2013) upřesňuje, že tento rozsah o velikosti asi 3 až 5 úhlových minut se nemění ani při poklesu kontrastu centrálně prezentovaných znaků, kdy jejich velikost postupně narůstá až o 0,4 logMAR. Podobné výsledky byly získány také v případě periferní konturové interakce, kdy se v dané fixní vzdálenosti od fovey rozsah konturové interakce nebo crowdingu s velikostí znaku též neměnil (Chung, Levi & Legge, 2001; Hariharan, Levi & Klein, 2005; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002). Výše uvedené výsledky tedy svědčí o tom, že rozsah konturové interakce není přímo úměrný velikosti pozorovaného znaku a spíše představuje charakteristiku konkrétní sítnicové lokalizace.

Na rozdíl od konstantního rozsahu naměřená data jednoznačně ukazují na systematický pokles magnitudy s redukcí jasu pozadí stimulu. Toto zjištění je konzistentní se stávajícími studii, zaměřenými na popis změn magnitudy s jasem (Takahashi, 1968; Matteucci, Maraini & Peralta, 1963). Přitom pozorovaný pokles magnitudy nelze považovat za důsledek změny zrakové ostrosti s jasem, protože Siderov et al. (2013) při změně foveální zrakové ostrosti s kontrastem žádný takový pokles nezaznamenali. Jedná se tedy o efekt přímo související s poklesem jasu, nikoliv zrakové ostrosti.

Pro objasnění konturové interakce existuje několik teorií (kap. 3.4). Jedna z nich se opírá o fyzikální principy a vysvětluje konturovou interakci tak, že přítomnost blízkých kontur vede k posunu prostorových frekvencí pozorovaného obrazu k vyšším hodnotám, které jsou na nebo za hranici citlivosti lidského oka (Hess, Dakin & Kapoor, 2000; Hess et al., 2000; Levi, Klein & Hariharan, 2002). Z této teorie vyplývá, že rozsah konturové interakce by měl být úměrný velikosti znaku. Toto však nebylo

prokázáno ani pro centrální (Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh & Bedell, 2013) ani pro periferní (Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) vidění. Další vysvětlení (pro nefoveální konturovou interakci) je založeno na nesprávném seskupení rysů pozorovaného centrálního znaku a kontur (tzv. grouping), což má za následek vnímání jiného znaku než je ten prezentovaný (Dakin et al., 2010; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Greenwood, Bex & Dakin, 2010). Změny jasu navozené v naší studii by měly mít stejné účinky na viditelnost jak kontur, tak centrálních znaků. Specifické záměny, pozorované v chybové matici konturové interakce za sníženého jasu jsou však v rozporu s touto teorií. Tento výklad také neposkytuje rozumné objasnění pozorovaného poklesu magnitudy.

Možnou příčinou konturové interakce může být antagonistická neurální interakce mezi centrálním znakem a konturami v rámci receptivního pole (Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Latham & Whitaker, 1996; Wolford & Chambers, 1984). Experimenty, které se zaměřily na konturovou interakci za dichoptických podmínek (Flom et al., 1963; Kooi et al., 1994), rovněž poukazují na to, že k těmto interakcím dochází pravděpodobně až na úrovni zrakové kůry. Je známo, že aktivita inhibičního mechanismu vnější části receptivního pole gangliové buňky klesá během adaptace na tmou (Powers & Green, 1990). Přitom starší studie předpokládala (Barlow, Fitzhugh & Kuffler, 1957) nárůst efektivní velikosti centra receptivního pole během tohoto procesu. Novější výsledky ale ukazují, že vnější inhibiční oblast je tlumena bez jakýchkoliv dalších výrazných dimenzionálních změn (Cleland & Enroth-Cugell, 1968; Derrington & Lennie, 1982). Tyto změny byly v průběhu adaptace pozorovány i v CGL (Kaplan et al., 1979; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977) a v receptivních polích zrakové kůry (Ramoá, Freeman & Macy, 1985). Námi pozorované změny magnitudy a víceméně neměnný rozsah konturové interakce se zdají být v souladu s pozorovanými poklesem jasu indukovanými změnami v organizaci receptivních polí.

## 4.2 Konturová interakce za fotopických a skotopických podmínek (Studie II)

Musilová, L., Pluháček, F., Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. B., Siderov, J. (2018) *Contour interaction under photopic and scotopic conditions*. Journal of Vision. doi: 10.1167/18.6.5

Stěžejní výsledky předchozí studie, tj. konstantnost rozsahu foveální konturové interakce a pokles její magnitudy s jasem, potvrzují její neurální původ. Existuje tedy předpoklad, že výše popsané neurální jevy by mohly alespoň z části přispívat též k periferní konturové interakci. Situace v periférii je však od centrální oblasti značně odlišná – na rozdíl od centra, kde se vyskytují pouze čípky, zde jsou přítomny jak čípky, tak tyčinky, přičemž s rostoucí excentricitou zahrnují receptivní pole gangliových buněk, CGL buněk i buněk v korové oblasti V1 čím dál více tyčinek (Duffy & Hubel, 2007; Wikler, Williams & Rakic, 1990). Navíc se při mezopických jasech prolíná činnost tyčinek i čípků. Tyčinky dosahují maximální účinnosti až za skotopických podmínek, kdy jsou čípky již zcela neaktivní. V periferní oblasti byla provedena pouze jediná studie (Simunovic & Calver, 2004) zaměřená na chování konturové interakce za velmi nízkých (skotopických) jasů, přičemž její autoři své výsledky interpretovali na základě srovnání skotopické periferní konturové interakce a fotopického periferního crowdingu, který se ale od konturové interakce zřetelně liší jak rozsahem, tak magnitudou (blíže viz diskuze). Takto provedená interpretace může vést k nesprávným závěrům.

Stěžejní stanovenou výzkumnou otázkou pro tuto studii tedy bylo, zda konturová interakce vykazuje signifikantní změny na základě změny jasových podmínek, a to jak pro centrální, tak i pro periferní vidění. Hlavním cílem tohoto měření bylo na stejném vzorku testovaných subjektů porovnat foveální konturovou interakci za fotopických a mezopických podmínek s periferní konturovou interakcí v různých retinálních excentricitách, a to za fotopických, mezopických a skotopických podmínek. Tato experimentální měření byla realizována jak na Univerzitě Palackého v Olomouci (UP), tak i na spolupracující University of Houston (UH), Texas, USA.

## 4.2.1 Metodika

### Subjekty

Studie se účastnilo celkem 9 probandů, kteří nevykazovali žádnou oční patologii či systémové onemocnění nebo jiné anomálie, jež by mohly ovlivnit vidění, a měli normální naturální (popř. korigovanou) zrakovou ostrost. Všichni byli s testy použitými v experimentu předem dostatečně obeznámeni. Pět osob (2 muži a 3 ženy ve věku 25 až 39 let) bylo měřeno v laboratorních podmínkách UP, další 4 účastníci (3 muži a 1 žena ve věku 22 až 66 let) byli testováni na UH.

### Stimul

Stimulem byly opět písmena podle Sloanové (Sloan letters) černé barvy, které byly prezentovány na bílém pozadí. Vždy byl prezentován pouze jeden znak, a to buď izolovaně, nebo uprostřed mezi čtyřmi symetricky rozmístěnými konturami (viz obr. 10). Tyto kontury měly stejnou délku, kontrast a tloušťku čáry jako centrální znak. Stimuly byly generovány pomocí pro tento účel speciálně navrženého a připraveného softwaru spuštěného na počítači a promítány na připojeném LCD monitoru. V laboratoři UP byl nastaven Weberův kontrast stimulu na hodnotu -97 % při jasu pozadí  $208 \text{ cd/m}^2$ , uhlopříčka monitoru byla  $22''$  a jeho rozlišení činilo  $1680 \times 1050$  pixelů. Na UH byl použit stimul o Weberově kontrastu -98 % při jasu pozadí  $200 \text{ cd/m}^2$ , monitor s  $13''$  uhlopříčkou a rozlišením  $1600 \times 900$  pixelů. Osvětlení v obou laboratořích bylo během měření ztlumeno. Možný parazitní vliv rozptýleného okolního světla byl redukován pomocí speciálně upravené pokrývky hlavy (viz obr. 14) v případě UP nebo umístěním hlavy pozorovatele do černé krabice s průzorem v případě UH. Stimul byl prezentován po dobu 2 s (UP) nebo neomezeně (UH).

Požadované úrovně jasu pozadí stimulu bylo dosaženo pomocí předkládání kalibrovaných neutrálních (šedých) filtrů od firmy Thorlabs před testované oko. Filtry byly zasazeny do speciálně upravených ochranných brýlí. Měření probíhalo monokulárně, druhé oko bylo zakryto neprůhlednou clonou taktéž umístěnou v brýlích. Při měření na UP sloužila pro potřebné omezení zorného pole apertura ve tvaru horizontálně orientované kapky s délkou 18 mm a výškou 12 mm, která se nacházela přibližně ve vzdálenosti 40 mm před testovaným okem. Apertura byla umístěna tak, aby

testový stimul byl vnímán širší částí apertury. Při periferním měření byla fixační značka zobrazena v užší části apertury. V laboratoři UH byla pro omezení zorného pole využita stenopeická clona o průměru 3 mm, která byla ve vzdálenosti asi 10 mm od oka. Jak již bylo zmíněno výše, jas bílého pozadí stimulu odpovídající denním podmínkám byl na UP  $208 \text{ cd/m}^2$  a  $200 \text{ cd/m}^2$  na UH. Mezopické, skotopické a hluboké skotopické podmínky byly navozeny útlumem jasu pomocí zmiňovaných filtrů na úroveň  $0,150 \text{ cd/m}^2$ ,  $0,0014 \text{ cd/m}^2$  a  $0,00026 \text{ cd/m}^2$  na UP a  $0,5 \text{ cd/m}^2$ ,  $0,008 \text{ cd/m}^2$  a  $0,00036 \text{ cd/m}^2$  na UH. Jas byl tedy utlumen o 3,1, 5,2 a 5,9 logaritmických jednotek (UP) a o UH 2,6, 4,4 a 5,7 logaritmických jednotek (UH).

### Postup

Měřilo se monokulárně, v případě refrakční vady byla použita odpovídající korekce. Testované osoby identifikovaly prezentované písmeno slovně. Periferně byl stimul pozorován za všech čtyř jasových podmínek, zatímco foveálně pouze za fotopického a mezopického jasu. Skotopickému testování předcházela minimálně 45minutová adaptace na tmu.

Foveální měření bylo prováděno jako kontrolní za účelem ověření platnosti výsledků předchozí studie (Studie I) pro aktuálně testované osoby. V případě UP byly takto proměřeny pouze dvě osoby, na UH všechny čtyři. Pozorovací vzdálenost pro foveální stimul byla na UP 12 metrů, na UH v rozsahu vzdáleností 2 až 5 metrů v závislosti na jasových podmínkách.

Při periferním měření byla testovaná osoba vyzvána k fixaci červené LED diody. Vlastní testový stimul byl pozorován periferně, a to v nazální části zorného pole v úhlové vzdálenosti (excentricitě)  $6^\circ$  a  $12^\circ$  od fixačního bodu v laboratoři UP a v dolní části zorného pole při excentricitě  $5^\circ$  a  $10^\circ$  na UH. Pozorovací vzdálenost pro periferní měření byla stanovena na 1,2 m (UP) a 2 m (UH). V případě UP byly obě excentricity testovány za všech jasových podmínek kromě hlubokého skotopického jasu, u kterého proběhlo měření jen při excentricitě  $12^\circ$ . Na UH byly testovány všechny jasové podmínky pro obě zmiňované excentricity. Pilotní experimenty stejně tak jako dříve publikované studie (např. Calver & Simunovic, 2004) prokázaly, že za nízkého jasu přestává být v poměrně krátkém čase periferní stimul viditelný (tj. rychle se „ztrácí“) z důvodu adaptace podrážděné sítnicové oblasti. Aby byl tento efekt minimalizován, bylo nutné mírně měnit pozici stimulu v zorném poli. Na UP toho bylo dosaženo

drobným vertikálním posunem stimulu o 30 úhlových minut mezi dvěma po sobě jdoucími prezentacemi. Na UH byli figuranti vyzváni ke střídavé fixaci dvou fixačních diod, které byly posunuty o 11° ve směru a proti směru hodinových ručiček oproti vertikální ose.

Pro každou kombinaci excentricity a konkrétního jasu byla velikost stimulu přizpůsobena tak, aby byl samostatný znak (tj. bez kontur) správně identifikován přibližně s pravděpodobností 80 %. Následně bylo měřeno procento správných odpovědí na prezentovaný stimul pro několik edge-to-edge separací mezi písmenem a flankerem (tj. separací měřených od vnitřní hrany flankeru k přilehlé hraně písmene). Pro foveální vidění to bylo minimálně pět a pro periferní alespoň sedm separací. Pro danou excentricitu u dané testované osoby byly pro fotopické a mezopické podmínky nastaveny přibližně stejné úhlové separace. Obdobně za skotopických a hlubokých skotopických podmínek byly při dané excentricitě nastaveny téměř stejné úhlové separace. Detailní rozpis použitých průměrných separací podává tab. 2.

Tab. 2: Hodnoty průměrné velikosti písmene, min. a max. separace pro jednotlivé jasové podmínky a různé excentricity.

**UP**

Jas	fotopický			mezopický			skotopický		hluboký skotopický	
Excentricita (stupně)	0	6	12	0	6	12	6	12	6	12
Prům. velikost písmene (úhl. minuty)	3,8	12,8	24,0	16,2	18,3	28,4	67,6	67,6	---	122,1
Min. separace (% velikost písmene)	10	10	10	3	7	9	10	10	---	6
Max. separace (% velikost písmene)	100	200	200	24	146	172	200	200	---	112

**UH**

Jas	fotopický			mezopický			skotopický		hluboký skotopický	
Eccentricity (stupně)	0	5	10	0	5	10	5	10	5	10
Prům. velikost písmene (úhl. minuty)	3,6	21,2	30,1	8,1	25,0	30,1	42,2	44,0	80,1	87,0
Min. separace (% velikost písmene)	10	10	10	5	9	10	10	10	5	5
Max. separace (% velikost písmene)	100	200	200	45	169	200	200	200	88	101

Každému testovanému bylo za každého konkrétního nastavení (daný jas, separace flankerů a excentricita stimulu) nabídnuto k identifikaci alespoň 100 prezentací stimulu. Před začátkem jakéhokoliv měření byla každá testovaná osoba obeznámena s optotypy a celým postupem měření, přičemž pilotní odzkoušení testu bylo provedeno bez flankerů a za fotopických podmínek.





Obr. 14: Pilotní měření periferní konturové interakce za skotopických podmínek.

### Analýza dat

Měřené procento správných odpovědí  $p(s)$  na stimul bylo uvažováno jako funkce separace  $s$  ve formě distribuční funkce normálního rozdělení (Tripathy & Cavanagh, 2002) v modifikovaném tvaru

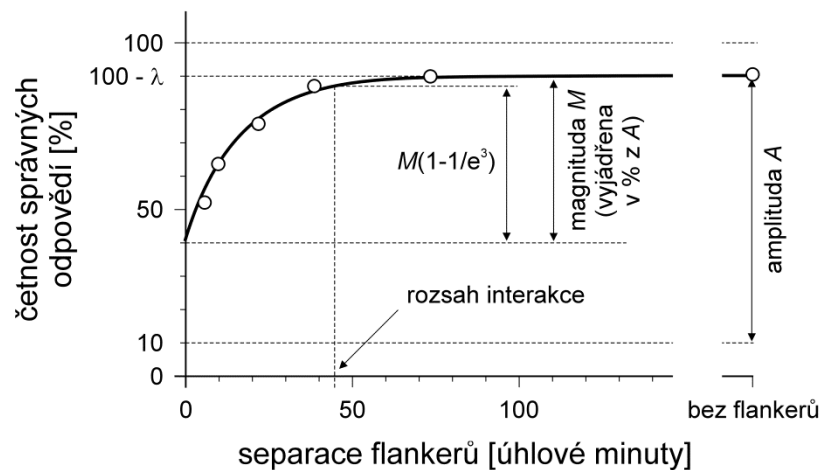
$$p(s) = \gamma + (1 - \lambda - \gamma) \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^s e^{-\frac{(t-s_0)^2}{2\sigma^2}} dt, \quad (5)$$

kde  $e$  je Eulerovo číslo ( $e \approx 2,718$ ),  $s_0$  a  $\sigma$  jsou průměrná hodnota a směrodatná odchylka distribuční funkce normálního rozdělení a  $\gamma$  a  $(1 - \lambda)$  představují spodní a horní asymptotu. Pro periferní data byl spodní limit pevně nastaven na hodnotu 0,1, což odpovídá 10% pravděpodobnosti náhodného uhodnutí prezentovaného znaku.

Pro srovnání výsledků získaných v rámci testování za různých podmínek byla magnituda konturové interakce definována jako pokles procenta správných odpovědí z počáteční hodnoty pro izolovaný znak (tj. od horního limitu  $1 - \lambda$ ) k extrapolované hodnotě procenta správných odpovědí pro nulovou edge-to-edge separaci. Extrapolace byla provedena na základě křivky (5) proložené daty. Protože se hodnota  $\lambda$  mohla pro každou experimentální podmínku lišit, byla magnituda vyjádřena jako procento z intervalu od 0,1 po  $(1 - \lambda)$  označeného jako amplituda  $A$ . Tato definice je nezávislá na jednotce použité pro měření edge-to-edge separace, tzn. vypočtená magnituda bude

stejná jak pro separaci vyjádřenou v úhlových minutách, tak v procentech šíře velikosti testového znaku (písmene).

Rozsah konturové interakce byl definován jako separace, ve které procento správných odpovědí pokleslo z  $(1 - \lambda)$  na  $(1 - e^{-3})$ , což odpovídá asi 0,95násobku výše definované magnitudy (viz obr. 15). Oproti tomu Tripathy a Cavanagh (2002) definují rozsah na základě poklesu procenta správných odpovědí na hodnotu  $(1 - e^{-1}) \approx 0,632$  z amplitudy proložené křivky. Tento přístup ale může vést k podhodnocení rozsahu nebo dokonce k jeho negativním hodnotám, klesá-li aproximující křivka příliš pomalu. Námí navržená modifikace těmto nežádoucím jevům předchází.



Obr. 15: Příklad určení amplitudy  $A$ , magnitudy  $M$  (v % velikosti amplitudy  $A$ ) a rozsahu konturové interakce, odvozených z průběhu hladké křivky (tučná čára) proložené jednotlivými daty (kroužky).

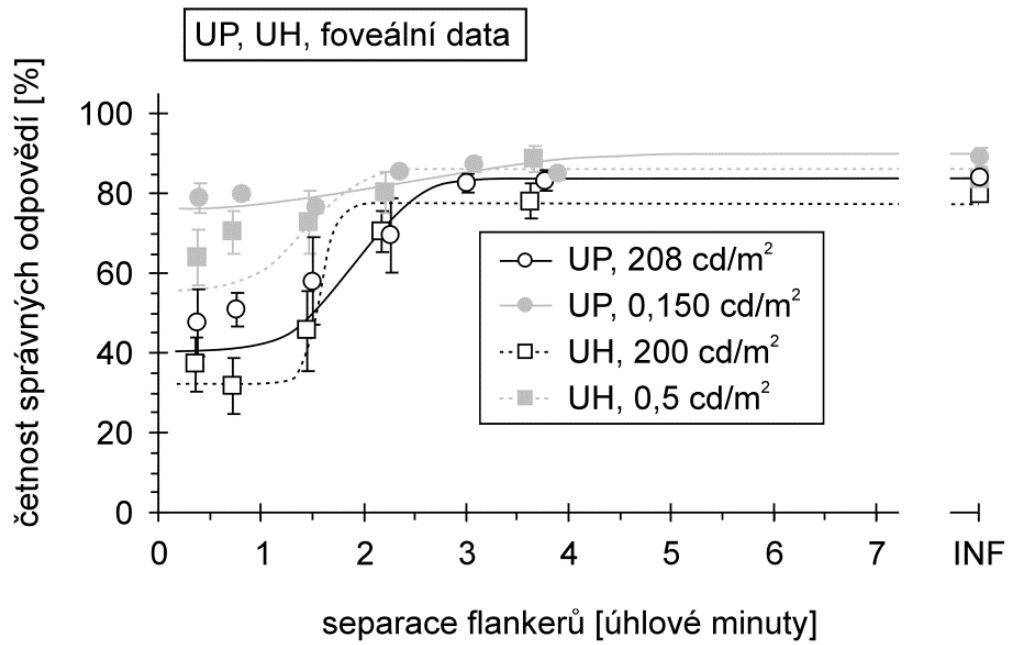
Všechny požadované parametry (tj.  $s_0$ ,  $\sigma$ ,  $\lambda$  a  $\gamma$  pro foveální data a  $s_0$ ,  $\sigma$  a  $\lambda$  pro periferní data), odvozené magnitudy a rozsahy konturové interakce a jejich 95% konfidenční intervaly byly pro každou experimentální podmínku (tj. jas a excentricitu) a dané pracoviště vypočteny ze souboru vzniklého sloučením dat všech subjektů za daných podmínek na daném pracovišti metodou bootstrap analýzy, blíže popsané např. v (Davison & Hinkley, 2003). Přitom bylo v rámci aplikace této metody vždy použito alespoň 1000 iterací, tj. 1000 vzorků nahrazujících původní soubor. Každý vzorek měl stejný počet prvků jako originální soubor dat, přičemž prvky byly do vzorků

dosazovány z původního souboru náhodně s možností opakování. V rámci dané iterace (tedy pro každý vzorek) byly parametry křivky (5) fitovány pomocí metody nejmenších čtverců užitím Gaussovy-Newtonovy numerické metody. V některých případech tato metoda nekonvergovala a nebylo nalezeno řešení. Proto bylo pro vyhodnocení každé podmínky uvažováno pouze prvních 1000 iterací (vzorků), kde fitovací algoritmus dokonvergoval k výsledku. Všechny početní operace byly realizovány v programu MATLAB 6.5 za použití statistického toolboxu.

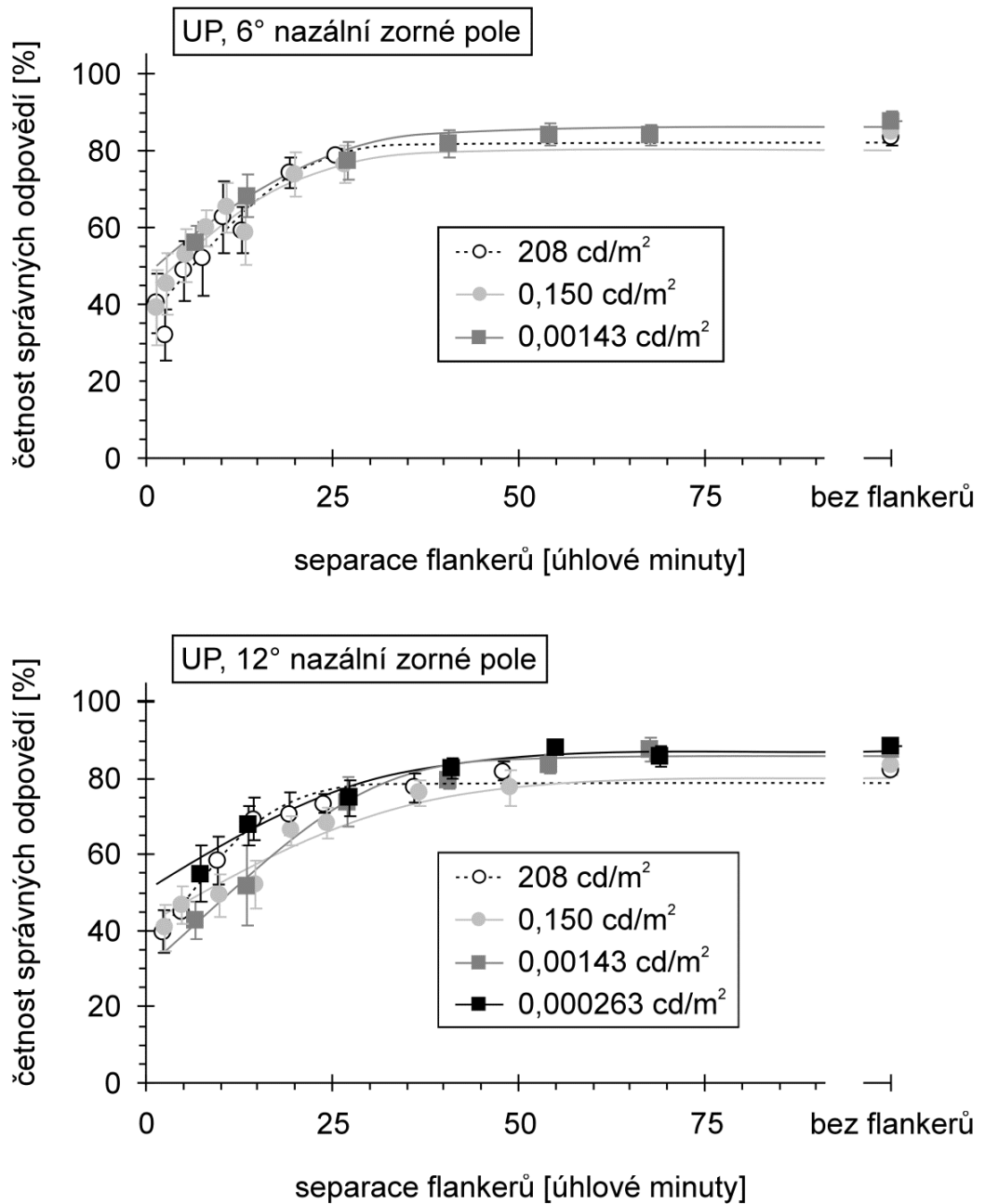
Statistická analýza odhadových magnitud a rozsahů konturové interakce byla založena na porovnání bootstrap metodou získaných 95% konfidenčních intervalů sledovaných parametrů pro jednotlivé podmínky měření, tj. na hladině významnosti 5 %. Vzhledem k menším rozdílům v metodice experimentu byla data z obou laboratoří (UP, UH) vyhodnocována odděleně.

#### 4.2.2 Výsledky

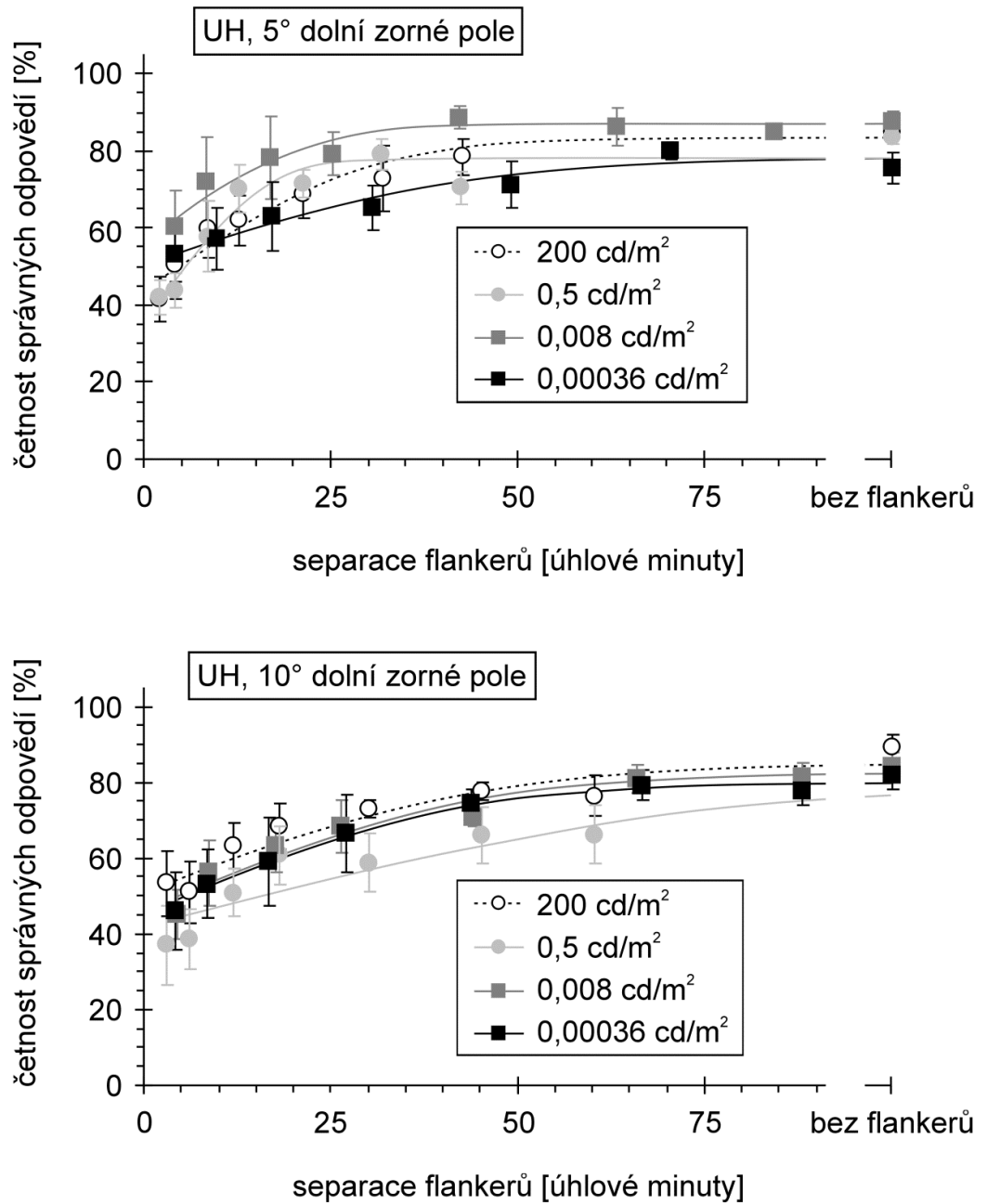
Grafy na obr. 16 až 18 prezentují průměrné hodnoty procenta správných odpovědí samostatně pro obě pracoviště, a to v závislosti na separaci vyjádřené v úhlových minutách. Každý soubor dat byl proložen hladkou křivkou. Foveální data na obr. 16 vykazují pro fotopický jas nižší relativní četnost správných odpovědí než pro jas mezopický, tj. foveální konturová interakce má větší magnitudu za fotopického než mezopického jasu. Oproti tomu periferní konturová interakce z obou laboratoří zachycená v grafech na obr. 17 (UP) a 18 (UH) nevykazuje žádnou významnou závislost na jasu, přičemž průběh všech grafů daného pracoviště je velmi podobný.



Obr. 16: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí při foveální konturové interakci za fotopického a mezopického jasu pro probandy z UP a UH vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



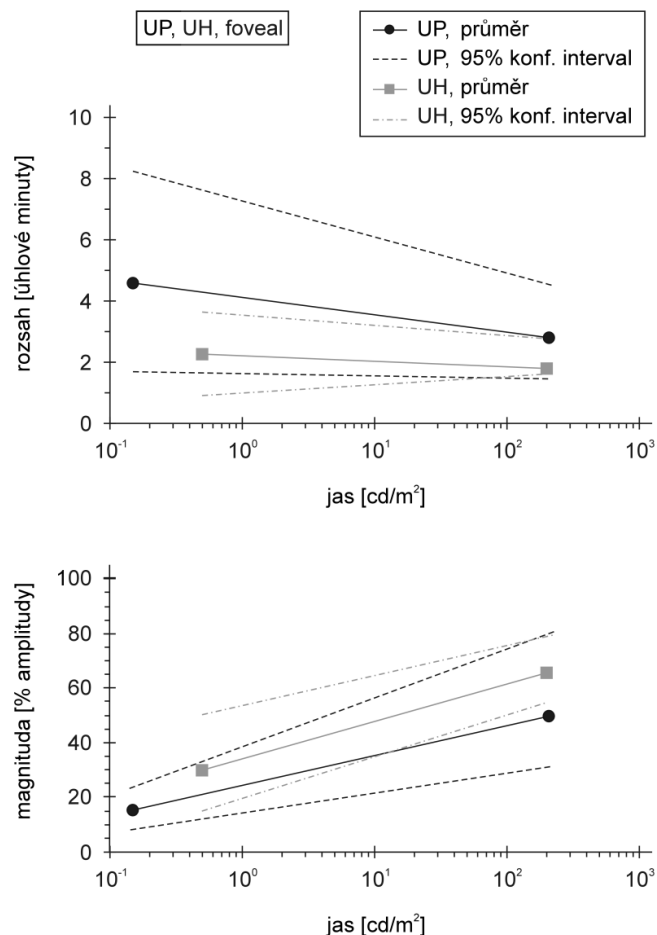
Obr. 17: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u periferní konturové interakce při excentricitě 6° (nahore) a 12° (dole) v nazálním zorném poli za fotopického, mezopického a skotopického, popř. velmi nízkého skotopického jasu pro probandy z UP vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



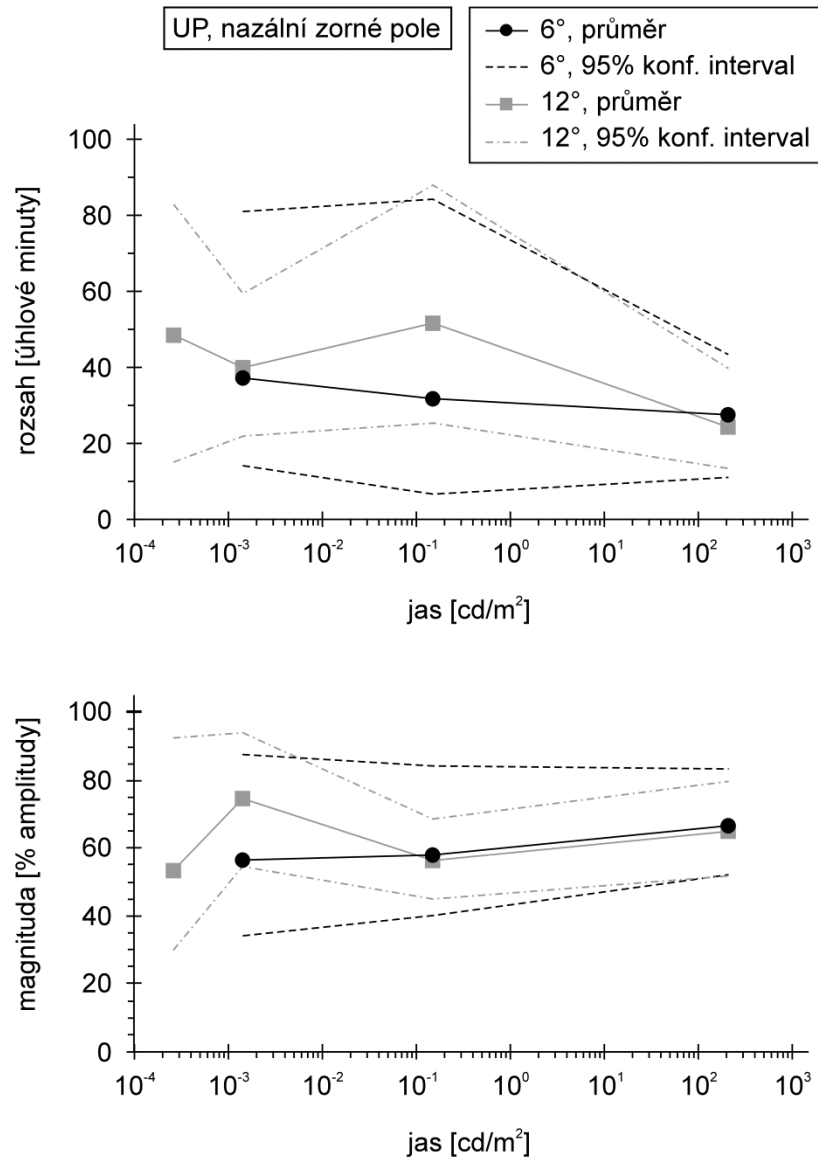
Obr. 18: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u periferní konturové interakce při excentricitě 5° (nahore) a 10° (dole) v dolním zorném poli za fotopického, mezopického, skotopického a velmi nízkého skotopického jasu pro probandy z UH vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

Rozsah a magnituda konturové interakce byly na základě křivek fitovaných ve tvaru dle vzorce (5) stanoveny postupem popsáním v metodice. Metodou bootstrap byly určeny jejich průměrné hodnoty a 95% konfidenční intervaly. Výsledky jsou pro každou z testovaných excentricit vyneseny na obr. 19 až 21 jako funkce použitého jasu pozadí.

Pro foveální vidění je rozsah konturové interakce (v úhlových minutách) přibližně stejný (viz horní graf na obr. 19). Oproti tomu se zde magnituda s klesajícím okolním jasnem významně redukuje (obr. 19, dolní graf). Toto oslabení konturové interakce za mezopických jasových podmínek je nejvíce patrné u malých separací (viz obr. 16).

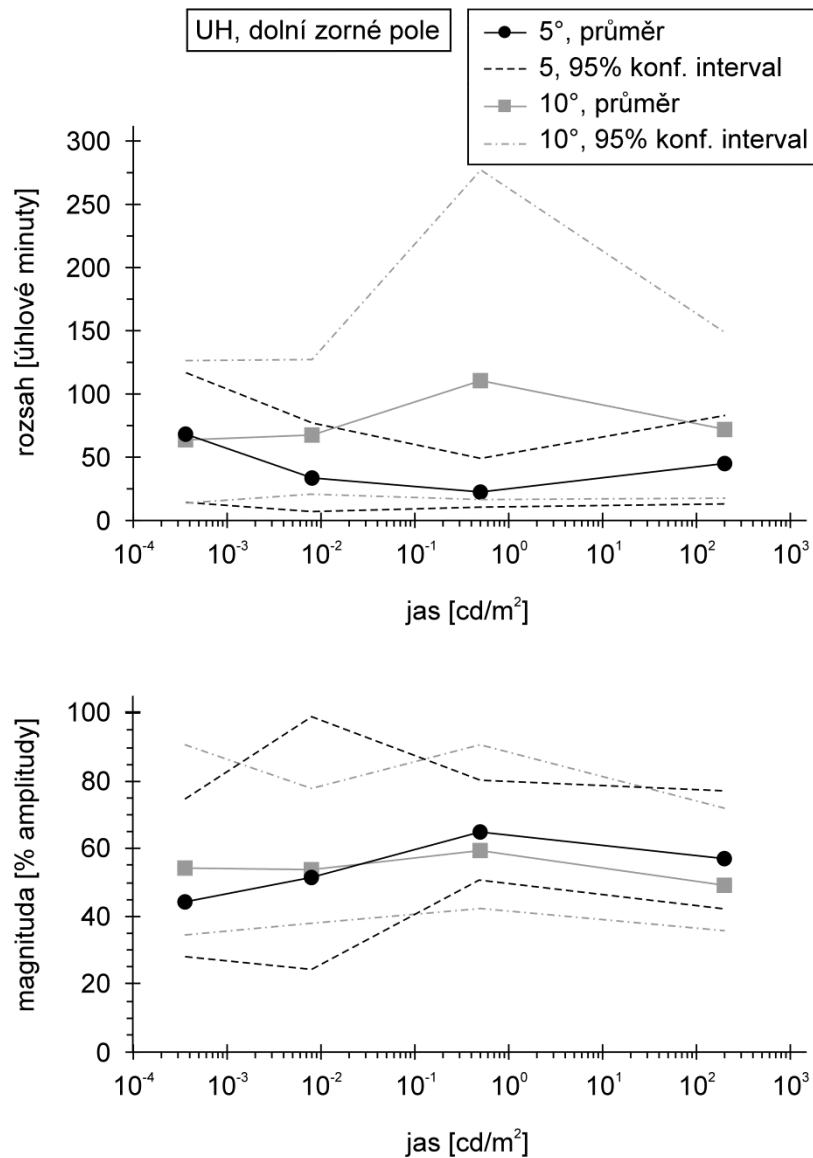


Obr. 19: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) foveální konturové interakce probandů z UH a UP vynesené v závislosti na jasu.



Obr. 20: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) periferní konturové interakce při excentricitě 6° a 12° v nazálním zorném poli u probandů z UP vynesené v závislosti na jasů.





Obr. 21: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) periferní konturové interakce při excentricitě 5° a 10° v dolním zorném poli u probandů z UH vynesené v závislosti na jas.

Rozsah konturové interakce v periférii je v rozpětí 22,5 až 110,6 úhlových minut pro všechny testované excentricity a jasové podmínky (viz horní grafy na obr. 20 a 21). Průměrná data z UP vykazují poměrně konzistentní rozpětí rozsahu u obou excentricit, a to 27,5 až 37,2 úhlových minut pro excentricitu 6° a 24,3 až 51,6 úhlových minut pro excentricitu 12°. Průměrný periferní rozsah konturové interakce určený na základě dat z UH je v rozmezí hodnot 22,5 až 68,3 úhlových minut pro excentricitu 5° a 63,7 až 110,6 úhlových minut pro excentricitu 10°. Při srovnání konfidenčních intervalů nejsou zřejmé žádné výrazné rozdíly mezi uvedenými pracovišti. Na základě těchto výsledků lze konstatovat, že není zřejmý žádný vzájemný vztah mezi excentricitou, jasem a rozsahem konturové interakce pro podmínky testované v rámci této studie.

Magnituda periferní konturové interakce (spodní grafy na obr. 20 a 21), srovnávaná v rámci konfidenčních intervalů, nevykazuje na rozdíl od foveálních dat (viz obr. 16, popř. Studie I) výraznou redukci v závislosti na jasu pozadí. Srovnání konfidenčních intervalů neprokázalo ani vliv excentricity, a to jak pro UP, tak UH. Vliv jasu pozadí i excentricity podnětu na periferní konturovou interakci se zdá bezvýznamný.

#### 4.2.3 Diskuze

Výsledky této studie konzistentně s dosavadními poznatky (Studie I; Takahashi, 1968) potvrzují pokles magnitudy foveální konturové interakce s jasem. Naopak v případě rozsahu konturové interakce ve fovee, vyjádřeném v úhlových minutách, nedošlo k žádným podstatným jasem indukovaným změnám, ačkoliv při poklesu jasu došlo k nárůstu velikosti prezentovaného znaku asi 2x až 4x. Oproti tomu v případě periferní konturové interakce byly nalezené magnitudy za fotopického, mezopického i obou skotopických jasů a při všech excentricitách podobné. Ve srovnání s foveálním měření byl průměrný rozsah periferní konturové interakce stanovený pro excentricity mezi 5° a 12° asi dvacetkrát větší. Konkrétní průměrné hodnoty v jednotlivých sledovaných excentricitách (5°, 6°, 10° a 12°) byly 42, 32, 78 a 41 úhlových minut. Statistická analýza těchto výsledků neprokázala u periferní konturové interakce ani v případě rozsahu signifikantní vliv excentricity nebo jasu.

S poklesem jasů stimulu a jeho pozadí bylo pro dosažení zvolené hranice úspěšnosti v identifikaci písmen nutné volit jejich větší velikost. Přitom se ale rozsah jak foveální, tak periferní konturové interakce s jasem téměř neměnil. Z toho lze usuzovat na to, že rozsah konturové interakce se nemění s velikostí pozorovaného znaku. Toto tvrzení je v souladu s dosavadními výsledky publikovanými jak pro foveální (Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh & Bedell, 2013) a periferní (Simunovic & Calver, 2004) konturovou interakci, tak pro periferní crowding (Chung, Levi & Legge, 2001; Hariharan, Levi & Klein, 2005; Peli, Palomares & Majaj, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002). Výsledky této experimentální studie tedy potvrzují tvrzení, že ani periferní crowding, ani foveální či periferní konturovou interakci nelze vysvětlit na základě laterálního maskování, které předpokládá změny rozsahu s velikostí znaku (Chung, Levi & Legge, 2001; Danilova & Bondarko, 2007; Ehrt & Hess, 2005; Nandy & Tjan, 2007). Navíc pokud by rozsah konturové interakce závisel na velikosti znaku, musel by být její relativní rozsah, tj. vyjádřený v procentech velikosti znaku, konstantní. Naše výsledky, přepočtené do této relativní míry, se však pohybují od 40 % do 216 % pro data z UP a od 73 % do 368 % pro data z UH.

Jak už bylo diskutováno výše, většina studií zabývajících se crowdingem měří separaci znaku a flankerů od středu znaku do středu flankeru (center-to-center), zatímco většina studií zaměřených na konturovou interakci, včetně té naší, používá pro vyjádření separace vzdálenost přílehlých hran flankeru a znaku (edge-to-edge). Vhodná metrika separace přitom úzce souvisí se základním mechanismem jevu. Při použití správné metriky by rozsah pozorovaného jevu neměl záviset na velikosti prezentovaného znaku (např. Tripathy & Cavanagh, 2002; Simunovic & Calver, 2004). Tento poznatek je v souladu s další studií (Marten-Ellis & Bedell, 2015), jejíž výsledky nasvědčují tomu, že základem periferního crowdingu a periferní konturové interakce jsou odlišné neurální mechanismy.

Řada autorů předpokládá, že konturová interakce je výsledkem neurálních interakcí mezi centrálním znakem a flankery promítnutými na receptivní pole s antagonistickou strukturou centra a periferie (Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Latham & Whitaker, 1996; Wolford & Chambers, 1984). Protože ke konturové interakci dochází i při dichoptické prezentaci znaků (písmen) a flankerů, předpokládá se, že odpovídající neurální interakce nastávají v jádrech CGL nebo ještě pravděpodobněji v oblasti V1 nebo ve vyšších

korových centrech. Některé neurofyziologické studie poukazují na významné snížení antagonistické organizace receptivních polí na úrovni CGL (Kaplan, Marcus & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wróbel, 1981) za snížených jasových podmínek (viz též kapitola 2.3.3), naopak další studie vztahující se k jádrům CGL a primární zrakové kůře prokázaly jejich neměnnou strukturu i při nízkých úrovních jasu (Bisti et al., 1977; Maffei & Fiorentini, 1972; Wiesel & Hubel, 1966). Očividný nesoulad těchto výsledků může být vysvětlen tak, že k redukci antagonismu dochází pouze v těsné blízkosti detekční prahové hodnoty buněk, ale zůstává přítomen za nadprahových podmínek. Uvedené tvrzení koresponduje s výsledky této studie, jak rozebírá následující odstavec.

Gangliové buňky sítnice, neurony CGL a také neurony v oblasti zrakové kůry při malých excentricitách (asi do 2°) přijímají většinu signálů z čípků, zatímco periferní receptivní pole je získávají jak z čípků, tak i tyčinek, jejichž příspěvek se prudce zvyšuje s excentricitou (Duffy & Hubel, 2007; Wikler, Williams & Rakic, 1990), jak již bylo popsáno v kap. 2.3.1. Vzhledem k tomu, že prahová hodnota čípků odpovídá mezopickému vidění, mechanismus antagonistických foveálních receptivních polí by měl být utlumen za nízkých mezopických jasů a magnituda foveální konturové interakce by se tedy měla také snižovat, což bylo experimentálně potvrzeno (Studie I; Takahashi, 1968). Na druhou stranu všechny testované hodnoty jasů v tomto experimentu představovaly podmínky nad prahovou hodnotou tyčinek (více než 2 log jednotky nad absolutním prahem pro skotopické vidění  $10^{-6}$  cd/m<sup>2</sup>). Lze tedy předpokládat, že antagonistická funkce periferních receptivních polí v průběhu našeho experimentu přetrvávala. V naší studii by tedy nemělo docházet k výrazným změnám magnitudy periferní konturové interakce i za předpokládaného přispění tohoto antagonistického mechanismu, což bylo pozorováno. Dalším, alternativním vysvětlením je, že mechanismus konturové interakce se ve fovee a v periférii liší.

Zatímco je antagonistická reakce periferie receptivních polí vzhledem k centru výrazně snížena za světelných podmínek blízkých prahové hodnotě, další základní strukturální vlastnosti neurálních receptivních polí CGL i korových, zejména jejich průměr, zůstávají během adaptace na tmu nezměněny (např. Bisti et al., 1977; Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966). Toto zjištění je v souladu s pozorováním přibližně konstantního rozsahu konturové interakce pro značné rozpětí jasů v dané sítnicové lokaci (fovea nebo periferie). Mezi foveou a periférií však byl zjištěn značný

rozdíl v rozsahu interakce, který ale opět dobře koresponduje s vlastnostmi odpovídajících receptivních polí v primární zrakové kůře, jak uvádí např. Duffy a Hubel (2007).

Řada studií se zabývala sledováním souvislosti excentricity a rozsahu konturové interakce a crowdingu. Dle Boumy (1970) by měl být rozsah crowdingu přibližně polovina excentricity stimulu (Boumův zákon). Odtud lze předpokládat, že při excentricitách  $5^\circ$  a  $6^\circ$  by měl být odpovídající rozsah asi  $2,5^\circ$  a  $3^\circ$ , pro excentricity  $10^\circ$  a  $12^\circ$  pak asi  $5^\circ$  a  $6^\circ$ . V naší studii stanovené maximální hodnoty rozsahu činí pouze přibližně  $1,3^\circ$ . Podobnou odchylku od Boumova zákona publikovali Wolford a Chambers (1984), kteří uváděli průměrnou hodnotu rozsahu konturové interakce přibližně  $0,24^\circ$  při excentricitě  $2^\circ$  a  $0,8^\circ$  při excentricitě  $5^\circ$ . Rozdíly mezi hodnotami, které uvádí Bouma (1970) a které byly naměřeny v naší studii, lze přisuzovat rozdílným studovaným interakčním jevům – konturové interakci a crowdingu. Srovnání našich výsledků s pracemi věnovanými perifernímu crowdingu (Chung, Levi & Legge, 2001; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) skutečně ukazuje, že rozsah periferního crowdingu je mnohem větší než rozsah konturové interakce. Například studie (Tripathy & Cavanagh, 2002) uvádí rozsah crowdingu cca  $3^\circ$  při excentricitě  $9,2^\circ$  (a separaci měřené center-to center). Pokud na naše výsledky bude použita stejná metodika výpočtu rozsahu jako v práci (Tripathy & Cavanagh, 2002), průměrný rozsah konturové interakce pro excentricity  $10^\circ$  a  $12^\circ$  nepřesáhne hodnotu 80 úhlových minut (pro separaci měřenou center-to-center) nebo 24 úhlových minut (edge-to-edge).

Aktuální studie (Marten-Ellis & Bedell, 2015) uvádí, že rozsah periferní konturové interakce při excentricitě stimulu  $5^\circ$  je přibližně 4x menší než rozsah crowdingu (separace byla v obou případech měřena edge-to-edge). Výsledky práce (Levi, Hariharan & Klein, 2002) ukazují, že periferní konturová interakce má rozsah 0,1násobku excentricity (měřeno pro  $5^\circ$  a  $10^\circ$ ). Výsledky naší studie, však nevykazují statisticky významnou závislost na excentricitě. Separace u studie Levi et al. (2002) byla měřena odlišnou metodou - od středu flankeru ke středu přilehlé „čáry“ centrálně prezentovaného písmene. Aplikujeme-li stejný přístup na naše výsledky, dojde vzhledem k relativně malým šířkám kontur a čar písmen jen k minimálním změnám (např. u fotopických dat z UP se při separacích  $6^\circ$  a  $12^\circ$  změní rozsah z 28 a 24 na 30 a 29 úhlových minut). Odlišná míra separace tedy nemůže objasnit rozdíly

ve výsledcích. Příčinou ale může být vlastní struktura použitých znaků – v našem experimentu byla použita kompaktní písmena a kontury, zatímco Levi et al. (2002) sestavili znaky z elementů neostrého profilu (založeného na Gaborově nebo Gaussově funkci).

Doposud byla realizována pouze jediná studie věnovaná konturové interakci za skotopických podmínek (Simunovic & Calver, 2004). Její autoři použili pro určení rozsahu vzorec dle publikace (Tripathy & Cavanagh, 2002) aplikovaný na separaci měřenou metodou edge-to-edge, přičemž dospěli k průměrnému výsledku  $0,2^\circ$  (12 úhlových minut) pro excentricitu  $10^\circ$ . Maximální naměřená hodnota rozsahu v jejich datech byla  $0,6^\circ$  (36 úhlových minut). Při stejné metodice vychází z námi naměřených dat průměrný rozsah 12 úhlových minut v případě excentricity  $10^\circ$  a 16 úhlových minut pro excentricitu  $12^\circ$ . Simunovic a Calver (2004) srovnávali svoje skotopické výsledky s daty studií zaměřených na fotopický periferní crowding a dospěli k závěru, že rozsah konturové interakce se podstatně snižuje při adaptaci na tmu. Naše data však vykazují jen malé změny rozsahu periferní konturové interakce při změně jasu o více jak 6 logaritmických jednotek. Uvedené skutečnosti vedou k závěru, že výrazný rozdíl prezentovaný v publikaci (Simunovic & Calver, 2004) vychází z nevhodného srovnání (skotopické) konturové interakce a (fotopického) crowdingu.

## 5 SROVNÁNÍ CROWDINGU A KONTUROVÉ INTERAKCE VE FOVEE

Předchozí dvě studie (Studie I a II) poukazují na neurální původ konturové interakce, přičemž k němu zřejmě z velké části přispívá antagonistická struktura receptivních polí buněk zrakové dráhy. V případě crowding fenoménu se předpokládá vliv dalších jevů zasahujících do zpracování výsledného vjemu, jako např. substituce (viz např. Flom, 1991; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Hanus & Vul, 2013). Crowding by tedy měl být silnější, tj. s větší magnitudou než konturová interakce. V případě periferního crowdingu byl při malých separacích skutečně zjištěn výrazný pokles správných odpovědí, a to až k hladině hádání (např. Nazir, 1992; Tripathy & Cavanagh, 2002), na rozdíl od konturové interakce, kde se tyto hodnoty pohybují výrazně výše, jak ukazují např. předešlá Studie II. Ve foveální oblasti však jsou stávající výsledky odlišné. Autoři Norgett & Siderov (2014) zjistili sice rozdíl mezi crowdingem a konturovou interakcí u dětí, ale nenalezli významný rozdíl u dospělých. Z grafů publikovaných na obr. 3 a 5 v publikaci (Danilova & Bondarko, 2007) též nevyplývá zřetelný rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem.

Cílem následujících studií (Studie III a IV) bylo přímé porovnání vlastností obou těchto jevů ve fovee, a to při různém počtu a pozici flankerů. Studie III se zaměřila na sledování průběhu závislosti procenta správných odpovědí na separaci a na vyhodnocení magnitudy a rozsahu obou jevů, zatímco Studie IV se soustředila na porovnání záměnných matic s cílem objasnit podstatu případných rozdílů. Oba výzkumy probíhaly částečně na pracovišti Anglia Ruskin University v Cambridge (ARU), částečně v laboratoři katedry optiky Univerzity Palackého v Olomouci (UP). Sběr dat na ARU byl součástí mé zahraniční stáže na tomto pracovišti.

## 5.1 Rozdílný vliv počtu flankerů na foveální crowding a konturovou interakci (Studie III)

Musilová, L., Pluháček, F., Bedell, H. E., Siderov, J. (2018). *Number of flankers influences crowding and contour interaction differently*. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 59(9),1079

Jak již bylo uvedeno, předpokládá se, že periferní crowding je komplexnějším jevem než konturová interakce. Sestává se tedy z řady dílčích jevů (Flom, 1991; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Hanus & Vul, 2013), přičemž zahrnuje též konturovou interakci. To má za následek jeho větší magnitudu. Pokud je předpoklad komplexnosti crowdingu platný i při centrálním vidění, mělo by oproti konturové interakci docházet k výraznějšímu poklesu správných odpovědí testované osoby při rostoucím počtu flankerů, se kterým by měla úměrně narůstat například pravděpodobnost předpokládané záměny centrálního znaku za flanker (substituce). Stávající studie však spíše poukazují na podobnost obou jevů (Norgett & Siderov, 2014; Danilova & Bondarko, 2007).

Cílem následující studie je tedy provést přímé porovnání foveální konturové interakce a crowdingu za stejných podmínek při různých separacích shodujících se pro oba jevy. Experiment byl proveden pro různé počty a pozice flankerů. Experimentální měření byla realizována z větší části na pracovišti Anglia Ruskin University (ARU), Cambridge v rámci mé vědecko-výzkumné stáže, a dále v laboratořích optometrie na Univerzitě Palackého (UP).

### 5.1.1 Metodika

#### Subjekty

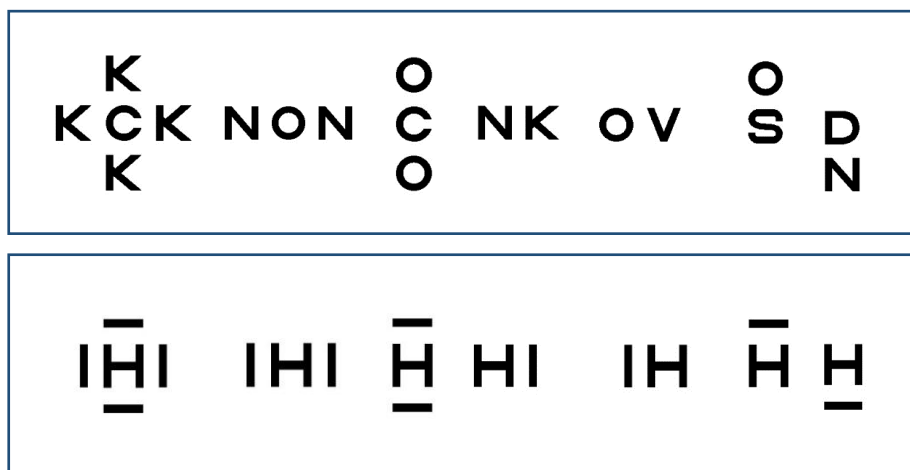
Tohoto experimentálního měření se účastnilo celkem 5 probandů, kteří byli měřeni na dvou různých pracovištích (UP, ARU). Na ARU se zúčastnili měření dva muži a jedna žena ve věkovém rozsahu 33 – 66 let a na UP dva muži ve věku 23 a 37 let. Jednalo se o trénované subjekty se zkušenostmi v měření konturové interakce a crowdingu. Všichni zúčastnění byli bez jakýchkoliv očních nebo systémových chorob a s normální naturální (popř. korigovanou) zrakovou ostrostí. Výzkum probíhal



v souladu Helsinskou deklarací, každý z účastníků podepsal před zahájením experimentu informovaný souhlas.

### Stimul

Stimulem byla opět písmena podle Sloanové (Sloan letters) v provedení černých vysoce kontrastních znaků na bílém pozadí, a to buďto izolovaná, nebo obklopená flankery o stejném kontrastu. Stimul byl vždy pozorován foveálně za fotopických podmínek, výběr centrálního znaku byl náhodný. Jako flankery byly u konturové interakce použity kontury o šířce rovné pětině šířky pozorovaného centrálního znaku a délce shodné s velikostí centrálního znaku. V případě crowdingu byly v daný okamžik všechny zobrazené flankery stejné, přičemž jako flanker bylo náhodně vybráno jedno písmeno ze čtyř předem zvolených ze sady Sloan letters (D, K, N, O), a to stejné velikosti jako měl centrální znak; centrální znak a flankery byly vždy odlišné. Flankery byly prezentovány v různém počtu (jeden, dva nebo čtyři) a různých pozicích (vlevo, vpravo, nahoře, dole) pro několik edge-to-edge separací (viz obr. 22). Byl-li použit jeden flanker, byl umístěn v pozici vlevo (L), vpravo (R), nahoře (U) nebo dole (D) od centrálního znaku. Pokud byly použity 2 flankery, byly vždy symetricky (se stejnou separací) umístěny současně nahoře a dole (UD) nebo vpravo a vlevo (RL) od centrálního znaku; symetrické rozložení bylo použito i v případě čtyř flankerů (LRUD). Weberův kontrast stimulu odpovídal hodnotě -92 % na pracovišti ARU a hodnotě -97 % na UP. Stimuly byly generovány pomocí, pro tento účel speciálně navrženého a připraveného, softwaru spuštěného na počítači a promítány na připojeném LCD monitoru o úhlopříčce 13'', s rozlišením 1280x1024 pixelů a jasem pozadí 191 cd/m<sup>2</sup> (ARU) nebo s úhlopříčkou monitoru 22'', rozlišením 1680x1050 pixelů a jasem pozadí 208 cd/m<sup>2</sup> (UP). Osvětlení obou laboratoří bylo umělé, během celého experimentu konstantní a odpovídalo běžným denním podmínkám.



Obr. 22: Příklady stimulů v případě crowdingu (horní panel) a konturové interakce (dolní panel) při prezentaci všech čtyř flankerů a dále v pozicích LR, UD, R, L, U, D (vyobrazeno zleva doprava).

### Postup

Testování probíhalo monokulárně za fotopických podmínek, zorné pole oka nebylo uměle omezeno clonou. V případě potřeby byla použita odpovídající brýlová korekce. Pozorovací vzdálenost byla na UP 12 m a na ARU 15 m (pro dosažení této vzdálenosti bylo na obou pracovištích využito zrcadlo). Proband identifikoval stimuly verbálně.

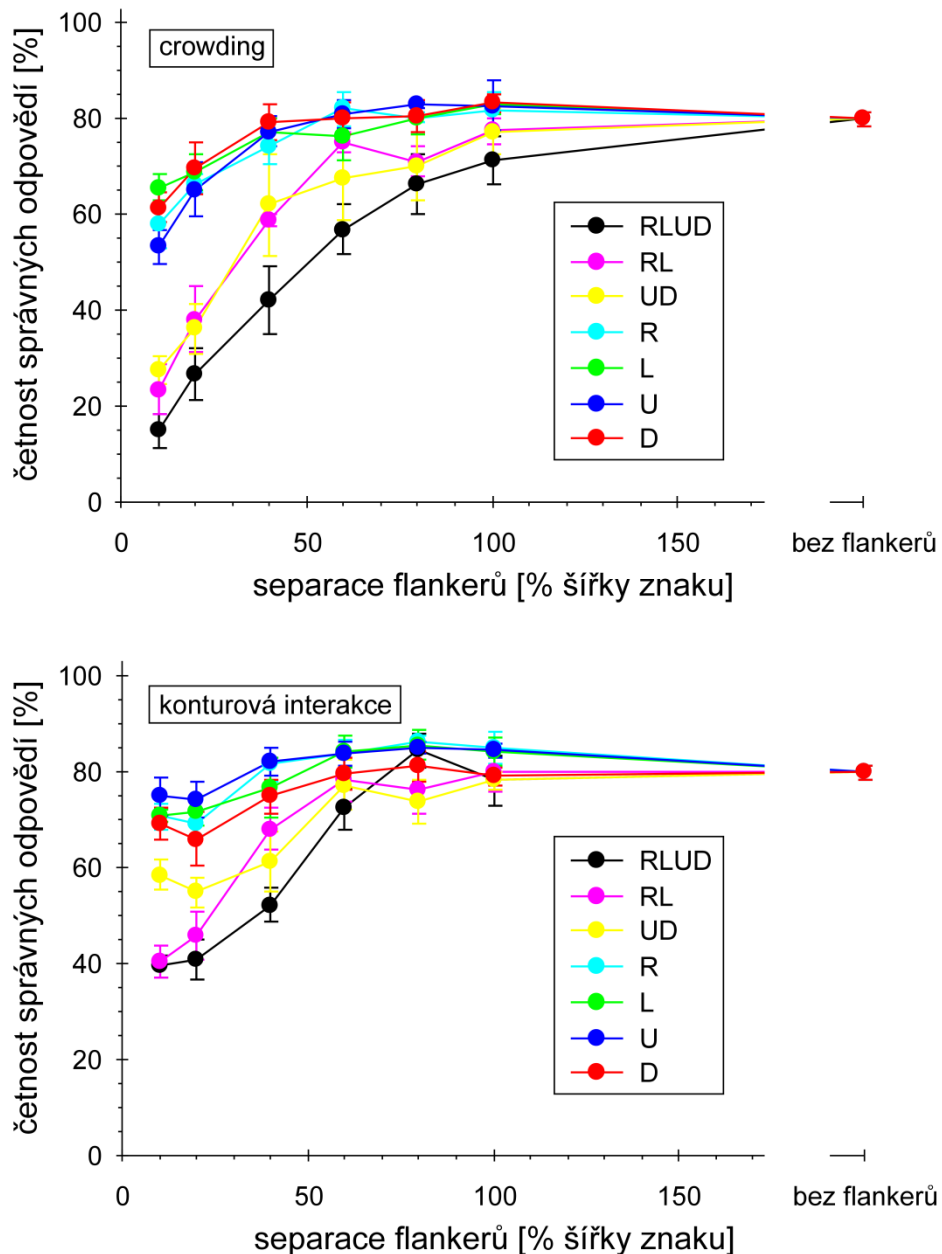
Velikost centrálního znaku stimulu byla u každého probanda nastavena tak, aby byl izolovaný znak (bez flankerů) správně identifikován s pravděpodobností přibližně 80 %. Velikost znaku se během všech dalších měření u daného probanda neměnila. Následně proběhlo měření na izolovaném znaku a při šesti různých edge-to-edge separacích flankerů pro každou z uvažovaných podmínek (tj. pro každý typ flankerů – kontur nebo písmen, jejich pozici a počet) volených v náhodném pořadí. Separace odpovídaly 10, 20, 40, 60, 80 a 100 % šířky centrálního písmene (pořadí separací bylo za daných podmínek voleno náhodně). V každé sérii bylo probandovi prezentováno vždy 100 stimulů. Průměrná velikost písmene byla  $3,6 \pm 0,7$  úhlových minut. Testovací měření pro seznámení probandů s použitým optotypem proběhlo bez flankerů.

## Analýza dat

Vzhledem k téměř stejným podmínkám na obou pracovištích byla data zpracovávána společně. Statistická analýza získaných dat byla provedena metodou analýzy rozptylu (ANOVA) pro opakovaná měření, přičemž byl sledován vliv separace, typu a počtu flankerů (přesněji se jednalo o vliv počtu i pozice, protože při daném počtu byla každá pozice uvažována v analýze samostatně, celkem tedy 7 úrovní tohoto faktoru) včetně jejich vzájemné interakce na správnou identifikaci centrálního znaku. V textu jsou uváděny příslušné hodnoty testovacího kritéria  $F$  a odpovídající počty stupňů volnosti  $df$  ve formě dolního indexu,  $F_{df}$ . Dále jsou uvedeny mezní hodnoty hladiny významnosti  $p$ , při které by právě došlo k zamítnutí testované hypotézy. V případě nutnosti byla použita Huynh–Feldtova korekce. Pro post-hoc párové porovnání dat byl použit Tukeyův HSD test. Uvedené statistické výpočty byly provedeny v programu Statistica 13.0.

### 5.1.2 Výsledky

Závislost průměrných hodnot správné identifikace centrálního znaku (průměrováno přes data všech probandů) pro všechny testované počty a pozice flankerů na velikosti separace (edge-to-edge, vyjádřené v % šířky znaku) ukazují grafy na obr. 23. Horní panel prezentuje výsledky crowdingu, spodní panel konturovou interakci. Z grafů je zřejmé, že jak u crowdingu, tak i u konturové interakce klesá procento správné identifikace znaku se zmenšující se separací. Tento jev byl statisticky potvrzen signifikantním vlivem separace ( $F_{df=6,24} = 61,639; p < 0,0001$ ).



Obr. 23: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (nahore) a konturové interakce (dole) pro různé počty a pozice flankerů vynesené v závislosti na edge-to-edge separaci flankerů měřené v % šířky znaku. Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

Oba grafy také ukazují, že s rostoucím počtem flankerů (jak písmen, tak znaků) se snižuje pravděpodobnost správné identifikace znaku, což je v souladu s metodou ANOVA prokázaným vlivem počtu flankerů ( $F_{df=6,24} = 22,675; p < 0,0001$ ). Tento efekt je patrný zejména při malých separacích, jak potvrzuje též signifikantní interakce mezi počtem flankerů a separací ( $F_{df=36,144} = 12,033; p < 0,0001$ ) a je příčinou systematického

nárůstu magnitudy s rostoucím počtem flankerů. Přitom rozdíly mezi různými pozicemi flankerů při jejich stejném počtu nebyly statisticky významné (post-hoc Tukeyův test,  $p > 0,99$  v případě jak jednoho, tak dvou flankerů).

Statistická analýza neprokázala, že by typ flankerů měl na úspěšnost rozpoznání znaků významný vliv ( $F_{df=1,4} = 5,155$ ;  $p = 0,086$ ), avšak interakce mezi separací a typem flankerů byla signifikantní ( $F_{df=6,24} = 12,848$ ;  $p < 0,0001$ ). Výsledek odpovídá průběhu grafů (obr. 23), který v oblasti nejmenších separací ukazuje zřetelný pokles úspěšné identifikace znaků v případě crowdingu oproti konturové interakci. Přitom největší rozdíly jsou patrné u 10% separace. U konturové interakce je navíc při nejmenší separaci patrné zmenšení sklonu křivek nebo dokonce mírné zlepšení identifikace znaku. Crowding tyto jevy nevykazuje.

Navíc byla potvrzena významná interakce typu flankerů a jejich počtu ( $F_{df=6,24} = 4,153$ ;  $p = 0,0053$ ). Přitom post-hoc Tukeyův test prokázal významný rozdíl mezi crowdingem a konturovou interakcí v případě všech čtyř a dvou vertikálních (UD) flankerů

( $p = 0,00029$  a  $p = 0,012$ ), zatím co pro dva horizontálně umístěné (LR) flankery a stejně tak pro všechny pozice s jedním flankerem nebyl mezi oběma jevy rozdíl ( $p > 0,16$  pro všechna odpovídající párová srovnání). Tyto statistické výsledky spolu s průběhem grafů na obr. 23 naznačují, že vliv crowdingu je silnější než vliv konturové interakce, a to především v případě čtyř flankerů.

U společné interakce typu, počtu a separace flankerů nebyl zjištěn významný vliv na úspěšnost identifikace ( $F_{df=36,144} = 1,216$ ;  $p = 0,21$ ). Rozsah crowdingu se oproti konturové interakci jeví mírně větší, zejména v případě čtyř flankerů. V této souvislosti provedený post-hoc Tukeyův test pro čtyři flankery zjistil, že procento úspěšnosti rozpoznání centrálního znaku je oproti sledování izolovaného znaku významně nižší pro separace 60 % (přibližně 2,2 úhlových minut) a menší v případě crowdingu, zatímco u konturové interakce byl zjištěn rozdíl až od 40% separace (tj. přibližně od 1,4 úhlových minut).

### 5.1.3 Diskuze

Na základě výše uvedených výsledků je možné konstatovat, že vliv flankerů na identifikaci znaku jednoznačně roste s jejich počtem, a to v případě obou sledovaných jevů. V případě crowdingu se však zdá vliv počtu flankerů větší. Při maximálním počtu flankerů crowding navíc vykazuje větší magnitudu a mírně větší rozsah. Flankery ve formě písmen tedy mají na čitelnost znaku, který obklopují, větší vliv než jednoduché kontury.

Námi zjištěná větší magnituda v případě crowdingu (při čtyřech flankerech) nebyla zaznamenána v předchozích studiích (Norgett & Siderov, 2014; Danilova & Bondarko, 2007). Norgett & Siderov (2014) však pozorovali oba jevy pouze při minimální separaci 50 %. Podle našich výsledků je však rozdíl mezi typy flankerů patrný až při nízkých separacích, v daném uspořádání tedy nemusel být pozorován. Danilova & Bondarko (2007) sice sledovali i nízké separace, avšak jako centrální znak používali Landoltův prstenec (viz obr. 5 v citované publikaci), který se při konturové interakci chová poměrně specificky (vliv orientace flankerů oproti orientaci modifikovaného (čtvercového) Landoltova prstence sledoval např. Liu (2001). V případě dat studie (Danilova & Bondarko, 2007) je možné obdobně jako v našich výsledcích sledovat ve většině případů u konturové interakce zlepšení úspěšnosti v rozpoznání centrálního znaku při velmi malých separacích. Naopak u crowdingu se tento jev vyskytuje minimálně nebo vůbec. Příčiny tohoto jevu mohou být kombinací optických a neurálních aspektů, kdy může vlivem rozmazání obrazu kontur dojít k jejich splynutí s centrálním znakem, a tak ke snížení jejich inhibičního potenciálu; u flankerů dostatečné velikosti (např. v případě písmen) tento jev není tak výrazný. Popisovaný efekt je aktuálně předmětem dalších studií na pracovištích ARU, UH a UP. Je tedy otázkou, zda za rozdílem mezi foveálním crowdingem a konturovou interakcí stojí pouze právě zmíněný jev nebo zda je alespoň z části zapříčiněn předpokládanou větší komplexností crowdingu (např. přítomností substitute a jiných jevů). Prokázaný výraznější vliv počtu flankerů u crowdingu by mohl poukazovat na příspěvek například substitute, která by měla s rostoucím počtem flankerů zvyšovat pravděpodobnost záměny centrálního znaku a tím zvyšovat chybovost probanda oproti konturové interakci.

V naší studii nebyl nalezen významný rozdíl mezi vertikálně a horizontálně orientovanými flankery. Někteří autoři (Freeman, 1980; Feng, Jiang & He, 2007) však u crowdingu uvádí vliv orientace na čitelnost. Ve svých výsledcích se ale liší. Feng et al. (2007) udávají lepší čitelnost při pozici UD než RL, zatímco Freeman (1980) pozoroval větší počet chyb při vertikální orientaci oproti horizontální (čtení sloupců oproti čtení řádků). První citovaná studie však sledovala periferní crowding, který se může od centrálního lišit. Druhá studie se sice zabývala centrálním crowdingem, ale testované osoby četly celý řádek znaků oproti jedinému centrálnímu, obklopenému flankery v našem případě. Při čtení řádku oproti sloupci se tak mohla zřetelně projevit naučená schopnost číst v řádcích, zatímco u našeho experimentu s jedním sledovaným znakem byl tento vliv minimální.

Výsledky studie poukazují na to, že mezi foveálním crowdingem a konturovou interakcí je rozdíl, přičemž crowding se ukazuje jako silnější jev. Pro jeho detailnější objasnění je však nutné provést další studie, zaměřené např. na sledování záměnných matic.

## **5.2 Analýz chyb pro crowding a konturovou interakci (Studie IV)**

Měření provedená v rámci Studie III prokázala, že foveální crowding a konturová interakce se od sebe mírně liší, a to především silnější magnitudou a větším vlivem počtu flankerů u crowdingu. Důvodem může být např. mírné zlepšení v rozlišitelnosti centrálního znaku u konturové interakce při separacích kolem 10 %, způsobené neurálně-optickými jevy (viz diskuze u Studie III). Dalším možným vysvětlením je již výše předpokládaná komplexnost crowdingu a přispění např. substituce. Na možnou přítomnost substituce při centrálním crowdingu poukazuje např. publikace (Norgett & Siderov, 2014).

Cílem Studie IV je ověřit pro velké počty prezentací stimulu výsledky předešlé studie v případě separací, kde dochází u crowdingu i konturové interakce k dostatečně velkému počtu chyb, ale kde se ještě patřičně neprojevuje zmiňované zlepšení u konturové interakce. Dalším cílem je sestavit a porovnat odpovídající záměnné matice.

## 5.2.1 Metodika

### Subjekty

Do studie byli zapojeni celkem čtyři probandi ze dvou laboratoří. Tři z probandů (dvě ženy, jeden muž), ve věku od 33 do 66 let, se účastnili experimentu v laboratoři ARU, jeden muž (37 let) byl testován v laboratoři optometrie na UP. Žádný z probandů netrpěl oční patologií nebo systémovou chorobou ovlivňující vidění. Všichni probandi měli normální vizení nebo vizení korigované na normální. Výzkum na obou pracovištích probíhal v souladu s Helsinskou deklarací, každý z účastníků byl s průběhem experimentu předem dostatečně obeznámen a před vlastním měřením podepsal informovaný souhlas.

### Stimul

Jako stimul byla opět použita černá písmena podle Sloanové, zobrazená na bílém pozadí, a to buďto izolovaná, nebo obklopená jedním, dvěma nebo čtyřmi flankery o stejném kontrastu jako centrální znak. Celé měření probíhalo za fotopického jasu. Centrální znak byl při každé prezentaci volen náhodně. V případě crowdingu byly flankery při dané prezentaci vždy tvořeny stejným znakem, náhodně vybraným ze čtyř zvolených písmen ze sady Sloan letters (D, K, N, O), které se vždy lišilo od centrálního znaku; velikost flankeru byla shodná s velikostí centrálního znaku. Konturová interakce byla navozena pomocí kontur o šířce rovné pětině šířky znaku a délce rovné šířce znaku. V případě prezentace jednoho znaku byl tento umístěn vlevo (L), vpravo (R), nahoře (U) nebo dole (D) od centrálního znaku. V případě dvou a čtyř flankerů byly znaky rozmístěny vždy symetricky od centrálního znaku, a to v pozici vlevo a vpravo (LR), nahoře a dole (UD) a ve všech možných pozicích současně (LRUD), viz obr. 22 v kapitole 5.1.1. Stimul byl prezentován na LCD monitoru počítače prostřednictvím speciálního softwaru vyvinutého pro tyto účely na katedře optiky. Monitory, kontrast stimulů a jas bílého pozadí byly stejné jak o předchozí Studii III (viz kapitola 5.1.1). Doba prezentace stimulu byla v obou laboratořích neomezená.

### Postup

Testováno bylo vždy jedno oko, v případě potřeby s odpovídající monokulární korekcí, a to za fotopických podmínek. Stimul byl pozorován bez omezení zorného pole, pozorovací vzdálenosti byla 15 m na ARU a 12 m na UP (pozorování stimulu bylo



realizováno přes zrcadlo). Proband identifikoval každé prezentované písmeno verbálně, přičemž experimentátor tuto odpověď zadal pomocí klávesnice do projekčního programu, který v průběhu měření automaticky generoval příslušnou záměnnou matici (popis záměnných matic je uveden v kapitole 2.2.4). Každá záměnná matice měla rozměr 10 x 10, přičemž řádky odpovídaly prezentovaným znakům a sloupce odpovědím probanda.

Velikost stimulu byla pro každého probanda volena tak, aby bylo dosaženo 80% správné identifikace centrálního znaku prezentovaného bez flankerů. Velikost znaku se pro daného probanda v průběhu experimentu neměnila. Následně probíhalo měření záměnných matic včetně procenta správných odpovědí pro dvě různé separace (edge-to-edge) mezi centrálním písmenem a flankery, a to pro separaci 20 % šířky znaku (tj. při vysokém crowdingu a konturové interakci) a pro separaci 100 % (tj. když byl vliv crowdingu a konturové interakce jen malý nebo žádný). Průměrná velikost centrálního znaku pro všechny probandy byla  $3,4 \pm 0,5$  úhlových minut. Pro každého pozorovatele byla vygenerována záměnná matice a určena úspěšnost identifikace centrálního znaku na základě celkem 900 až 1100 prezentací stimulu při daném počtu, pozici a separaci flankerů (dané parametry byly voleny náhodně). Měření bylo realizováno v sériích po 100 prezentacích. Před vlastním měřením byl každý proband dostatečně seznámen s optotypem a průběhem experimentu, přičemž úvodní měření probíhalo se stimulem bez flankerů.

### Analýza dat

Vlivy separace, počtu (včetně konkrétní pozice) a typu flankerů na procento správných odpovědí byly hodnoceny metodou analýzy rozptylu (ANOVA) pro opakovaná měření na hladině významnosti 0,05, přičemž data z ARU a UP byla analyzována společně. V textu je též uváděna mezní hladina významnosti  $p$ , při které by právě došlo k zamítnutí testové hypotézy a dále hodnota testovacího kritéria  $F$  spolu se stupni volnosti  $df$  ve formě dolního indexu,  $F_{df}$ . V případě potřeby byla u metody ANOVA použita Huynh-Feldtova korekce.

Záměnné matice byly srovnávány po jednotlivých řádcích, tj. samostatně pro každý prezentovaný centrální znak. Přitom do srovnání byly zahrnuty pouze buňky obsahující chybnou reakci, tj. 9 buněk na každém řádku. Pro účely srovnání byly matice

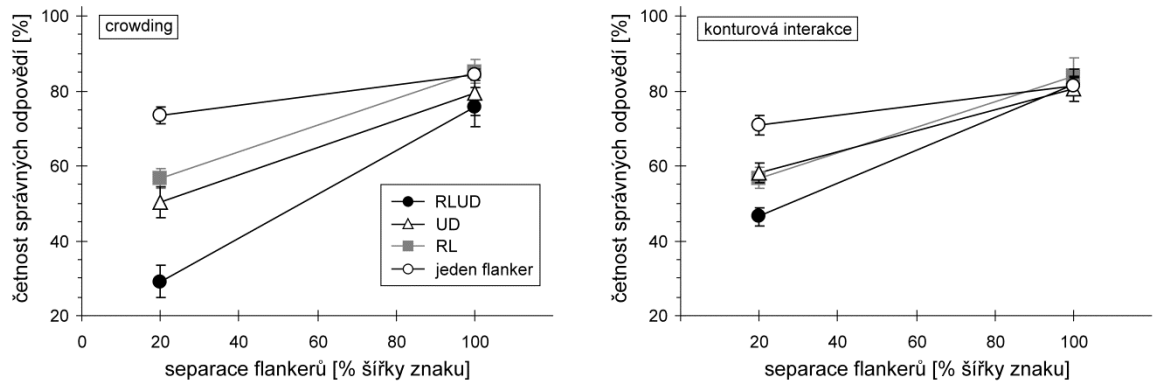
pro jednotlivé probandy a odpovídající stejným podmínkám sloučeny (finální matice pro statistickou analýzu tedy zahrnovaly data z 3900, 4000 nebo 4100 prezentací). Referenční matice reprezentující stav s minimálním efektem flankerů byla vytvořena sloučením všech matic pro konturovou interakci při separaci 100 % (konturová interakce se při této separaci prakticky neprojevuje; celkem se jednalo o 28 000 prezentací). Srovnání bylo provedeno pomocí testu nezávislosti  $\chi^2$  na hladině významnosti 0,05. Před použitím testu bylo ověřeno, zda jsou četnosti dat dostatečně vysoké, tj. zda je očekávaný počet četností ve všech buňkách větší než 1 a maximálně ve 20 % buněk menší než 5 (Chráška, 2007). V případě signifikantního výsledku byly rozdíly mezi odpovídajícími si buňkami v řádcích dále porovnány na základě odlišnosti adjustovaných standardizovaných reziduí (z-score) od nuly (Chráška, 2007; Everitt, 1992), přičemž byla aplikována Holm-Bonferroniho korekce pro vícenásobná porovnání na hladině významnosti 0,05. Pro grafickou prezentaci byly použity normované matice, u nichž jsou hodnoty četnosti normovány tak, aby jejich součet na daném řádku byl roven 1.

Pro aplikaci metody ANOVA bylo využito software STATISTICA 13. Testy nezávislosti, testy reziduí a korekce pro vícenásobná porovnání byly provedeny pomocí algoritmů sestavených v programu MS Excel.

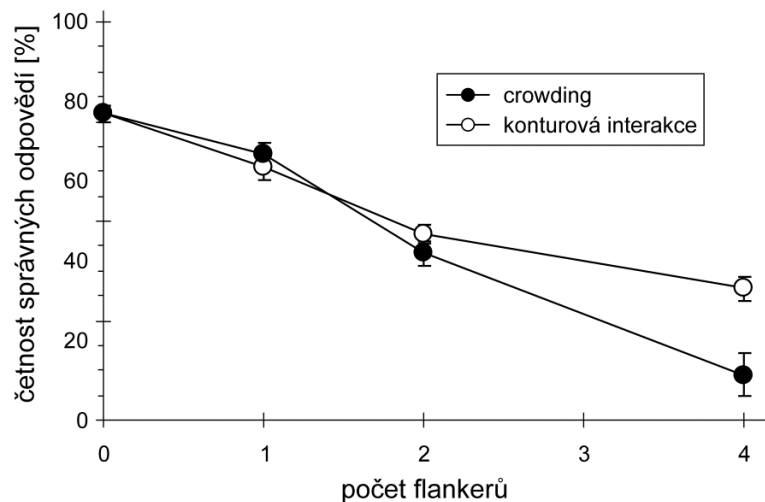
## 5.2.2 Výsledky

Průměrné hodnoty procenta správných odpovědí pro jednotlivé počty flankerů jsou včetně standardních chyb průměrů vyneseny v závislosti na separaci na obr. 24 pro konturovou interakci (vlevo) i crowding (vpravo). V případě prezentace jednoho flankeru jsou pro přehlednost hodnoty ze všech čtyř pozic uvedeny jako souhrnný průměr, ostatní případy jsou prezentovány samostatně. Konturová interakce i crowding se projevují poklesem procent úspěšných odpovědí při zmenšení separace. Z grafů je patrné, že vliv konturové interakce i crowdingu roste s rostoucím počtem flankerů. Tento efekt je pro separaci 20 % demonstrován též na obr. 25. Přitom referenční hodnota pro stav bez flankerů je nahrazena průměrnou hodnotou pro konturovou interakci při separaci 100 %, kdy se konturová interakce prakticky neuplatňuje, jak je patrné z výsledků Studie III. Při separaci 20 % a maximálním počtu flankerů vykazuje crowding výrazně silnější vliv oproti konturové interakci. Průměrná magnituda

u crowdingu definovaná jako pokles procenta správných odpovědí oproti referenční hodnotě je 52 % se střední chybou průměru 9 %, zatím co u konturové interakce činí 35 % se střední chybou 6 %.



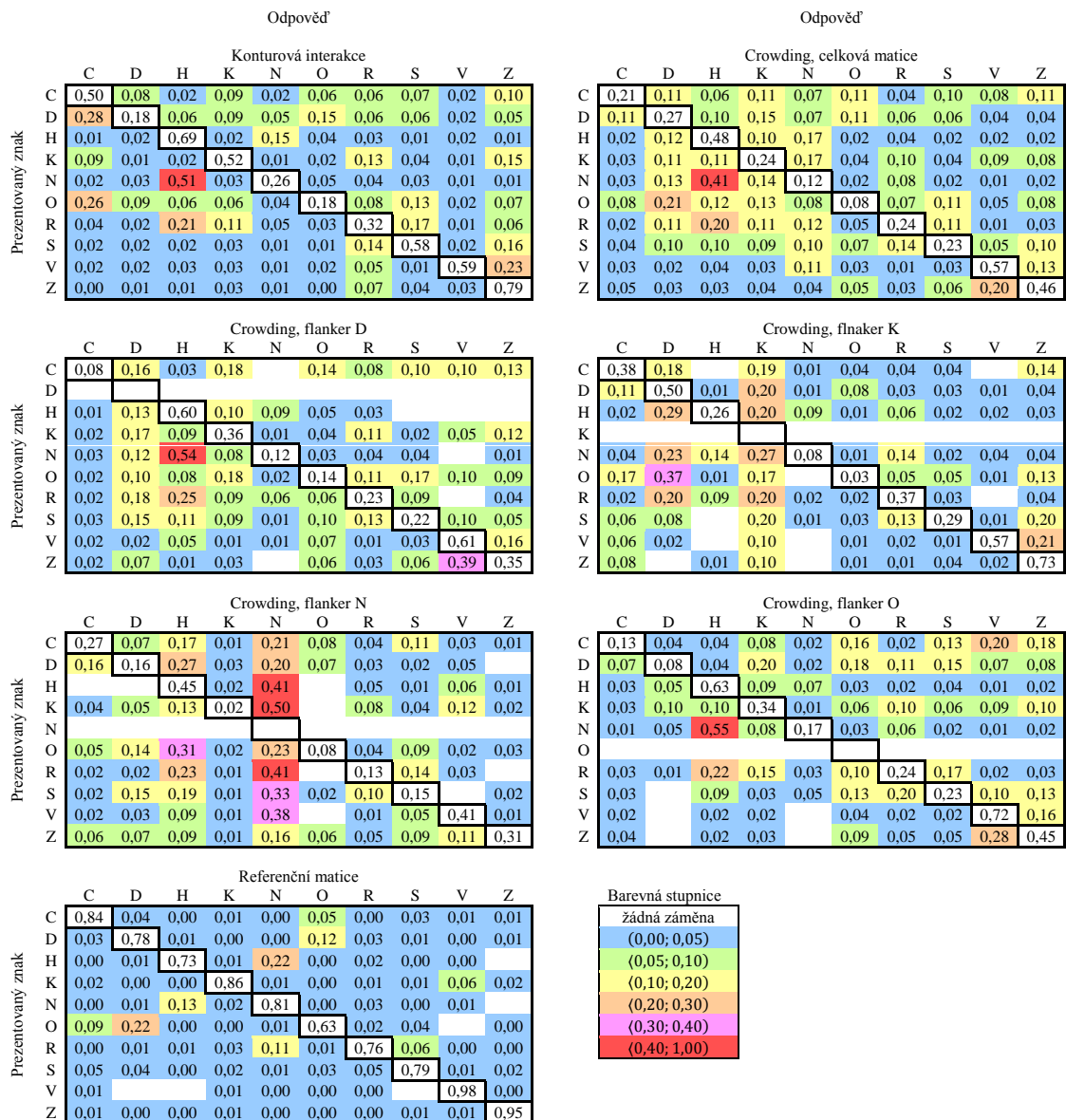
Obr. 24: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (vlevo) a konturové interakce (vpravo) pro čtyři flankery (RLUD), dva vertikální (UD) a dva horizontální (RL) flankery a pro jeden flanker (získaný jako průměr ze všech čtyř možných pozic) vynesené v závislosti na edge-to-edge separaci flankerů měřené v % šířky znaku. Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



Obr. 25: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (plné kroužky) a konturové interakce (prázdné kroužky) v závislosti na počtu použitých flankerů. Četnost v situaci bez flankerů je nahrazena průměrem četnosti správných odpovědí u konturové interakce se separací 100 % (kdy se interakce prakticky neprojevuje; průměrováno přes všechny počty kontur a všechny subjekty). Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

Tyto výsledky jsou podpořeny statistickou analýzou metodou ANOVA. Analýza prokázala významný vliv separace ( $F_{df=1,3} = 56,526$ ;  $p < 0,0049$ ) a počtu flankerů ( $F_{df=6,18} = 17,501$ ;  $p < 0,0001$ ). Signifikantní je též jejich vzájemná interakce ( $F_{df=6,18} = 14,315$ ;  $p < 0,0001$ ), která poukazuje na výrazný vliv počtu flankerů pouze při separaci 20 % (Tukeyův HSD post-hoc test neprokázal rozdíly mezi jednotlivými počty flankerů při separaci 100 %,  $p > 0,81$ ). Přitom obě pozice se dvěma flankery se mezi sebou neliší ani při 20% separaci ( $p > 0,99$ ) stejně jako všechny čtyři pozice s jedním flankerem (vždy  $p > 0,99$ ). Naopak všechny pozice s různým počtem flankerů se při separaci 20 % navzájem významně liší v počtu správných odpovědí (vždy  $p < 0,0122$ ). Vliv typu flankerů byl statisticky nevýznamný ( $F_{df=1,3} = 0,013$ ;  $p = 0,917$ ) stejně jako jeho interakce se separací ( $F_{df=1,3} = 3,784$ ;  $p = 0,1469$ ). Naopak významná byla interakce typu flankerů s jejich počtem ( $F_{df=6,18} = 3,832$ ;  $p = 0,0123$ ) a dále interakce separace, typu a počtu flankerů ( $F_{df=6,18} = 3,379$ ;  $p = 0,0207$ ). Tyto výsledky potvrzují již zmíněnou a z grafů patrnou skutečnost, že crowding se při daném počtu flankerů liší od konturové interakce pouze při separaci 20 % a maximálním počtu flankerů (Tukeyův HSD post hoc test,  $p = 0,0002$ , v ostatních případech vždy  $p > 0,11$ ).

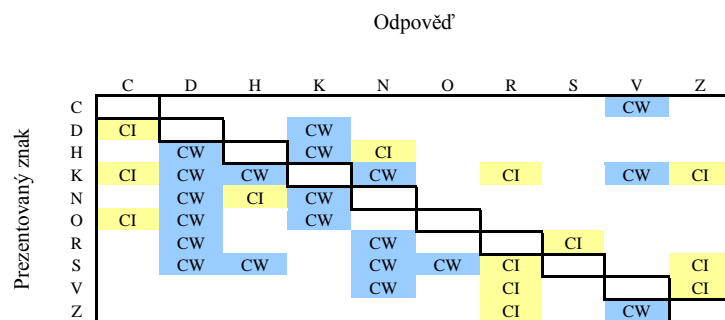
Normované záměnné matice reprezentující crowding a konturovou interakci v situaci, kdy dochází k maximálnímu rozdílu (čtyři flankery, 20% separace), jsou uvedeny na obr. 26.



Obr. 26: Normované záměnné matice reprezentující záměnnost znaků při konturové interakci (vlevo nahoře), crowdingu (vpravo nahoře) a u crowdingu v případě jednotlivých flankerů (po řadě zleva doprava od druhého řádku dolů pro D, K, N a O). Matice byly vytvořeny na základě sloučení dat všech probandů. Poslední matice (vlevo dole) představuje normovanou referenční matici se záměnností znaků při minimálním efektu flankerů vytvořenou na základě sloučení dat všech probandů při konturové interakci a separaci 100 %. Buňky na diagonále představují správné odpovědi. Buňky s chybnými odpověďmi (mimo diagonálu) jsou barevně škálovány podle relativní četnosti od modré (nejnižší) po červenou (nejvyšší). Nenastala-li daná záměna, je buňka prázdná.

V případě crowdingu jsou mimo celkovou matici uvedeny též dílčí normované matice odpovídající chybám při prezentaci konkrétních flankerů D, K, N a O. Pro srovnání je uvedena normovaná referenční matice odpovídající situaci s minimálním vlivem flankerů. Chybné odpovědi jsou barevně škálovány od nejnižších hodnot (modře) po nejvyšší (červeně); pokud nebyla daná odpověď zaregistrována, je políčko prázdné a bílé. Z obrázku je zřejmé, že jak matice konturové interakce, tak crowdingu se od referenční matice (matice prostých záměn bez flankerů) liší nejen v množství chyb, ale též v jejich rozložení na jednotlivých řádcích. Nedochozí tedy k prostému nárůstu chyb z důvodu pouhého zhoršení zrakové ostrosti, ale ke vzniku specifických chyb, daných interakcí flankeru a centrálního znaku, které jsou patrné z nerovnoměrných změn barevné škály v jednotlivých řádcích. Tyto specifické záměny jsou navíc odlišné mezi konturovou interakcí a crowdingem. Ze srovnání buněk na diagonále celkových matic reprezentujících relativní četnost správných odpovědí vyplývá, že procento správných odpovědí je v případě crowdingu téměř u všech prezentovaných písmen zřetelně nižší oproti konturové interakci. Výjimku tvoří pouze písmeno D, u kterého byla při crowdingu úspěšnost jeho rozpoznání o něco málo vyšší, a písmeno V, kde nebyl mezi oběma případy výrazný rozdíl. Statistické srovnání těchto matic, řádek po řádku pomocí  $\chi^2$  testu nezávislosti prokázalo, že se každé dva odpovídající si řádky navzájem významně liší ( $p < 0,0001$  pro každou dvojici). Výsledky následného porovnání jednotlivých odpovídajících si buněk ukazují matice na obr. 27. Prázdné buňky mimo diagonálu představují pozice, kde se obě matice signifikantně neliší, vyšší četnost záměn u konturové interakce je označena jako „CI“, u crowdingu „CW“; signifikance je též zvýrazněna barevně. Z porovnání buněk vyplývá, že u crowdingu docházelo statisticky častěji k záměnám, kdy byla promítaná písmena mylně identifikována jako „D“, „K“, „N“ a „V“, zatímco u konturové interakce převažovaly mylné odpovědi „C“, „R“ a „Z“. Tyto výsledky v případě flankerů D, K a N jsou v souladu s předpokladem, že významnou součástí foveálního crowdingu je záměna centrálního znaku za znak okolní (tzv. substituce). V případě počtu mylných odpovědí „O“ není mezi konturovou interakcí a crowdingem signifikantní rozdíl vyjma záměny S za „O“. Příčinou může být skutečnost, že znak O má (podle referenční matice) nejnižší čitelnost ze všech použitých znaků. Můžeme tedy předpokládat, že v případě, kdy byl centrální znak zaměněn s flankerem O, byl následně s velkou pravděpodobností flanker O mylně vyhodnocen jako jiné písmeno. Uvedené skutečnosti též potvrzují vizuální srovnání dílčích matic pro jednotlivé flankery s maticí

konturové interakce, kde v případě flankerů D, K a N je evidentní nárůst záměn za tato písmena, u matice flankeru O je tento nárůst minimální. Navíc v případě matice pro flanker D je patrný též nárůst mylných odpovědí „V“ (zejména při prezentaci písmene Z), u matice flankeru K narostly mylné odpovědi „D“, u matice flankeru N odpovědi „H“ a „V“ (naopak zřetelně poklesly odpovědi „Z“) a u flankeru O mírně „V“. Mimo nárůstu chyb „H“ v případě prezentace flankeru N, kdy mohlo dojít k substituci a následné záměně dle referenční matice prostých záměn, nelze nárůst těchto chyb objasnit substitucí v kombinaci se záměnou substituovaného znaku. Existují zde tedy rozdíly oproti konturové interakci, které nemají oporu v substituci a jejich příčinu je nutné hledat v dalších jevech, např. v kombinaci centrálního znaku s flankerem (grouping, pooling), přičemž výsledek je vnímán jako další (jiný) znak. Naopak některé záměny jsou typické pro téměř všechny matice ovlivněné některým ze studovaných jevů, např. záměna N za „H“ nebo R za „H“.



Obr. 27: Statistická významnost rozdílů v záměnných maticích pro konturovou interakci a crowding při prezentaci čtyř flankerů (data sloučena pro všechny probandy); srovnání v rámci jednotlivých řádků probíhalo na základě testování adjustovaných reziduí. Signifikantně vyšší četnosti odpovědí u konturové interakce odpovídají žluté buňky označené „CI“, u crowdingu modré buňky s označením „CW“. Prázdné bílé buňky se mezi oběma jevy významně neliší.

### 5.2.3 Diskuze

Provedený experiment potvrdil výsledky Studie III, tj. že crowding je při užití čtyř flankerů silnější než konturová interakce, přičemž rostoucí počet flankerů ovlivňuje crowding více než konturovou interakci. Z rozboru záměnných matic lze usuzovat, že crowding v sobě zahrnuje podobné jevy jako konturová interakce, dále chyby vzniklé na

základě substituce (ve které se projeví též vlastní prostá záměnnost flankerů) a další, komplikovanější efekty.

Z výsledků předchozí Studie III nebylo zcela zřejmé, zda není rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem při malých separacích způsoben mírným zlepšením v identifikaci znaku, která může mít neurálně-optický původ (viz diskuze u Studie III). V této studii proto byly použity separace, kde k tomuto zlepšení obvykle ještě nedochází. Výsledky předchozí studie byly přesto potvrzeny. Navíc rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem potvrdili též záměnné matice.

Výsledky studií (Marten-Ellis & Bedell, 2015; Pluháček & Siderov, 2018) ukazují, že při mezopickém jasu dochází k výraznému poklesu foveálního crowdingu obdobně jako u konturové interakce (Studie I a II). Tyto výsledky poukazují na již dříve rozebíraný vliv antagonistické struktury foveálních receptivních polí, která s poklesem jasu mizí (Kaplan, Marcus & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wróbel, 1981), i v případě crowdingu. Tato skutečnost je v souladu s naším výsledným tvrzením, že crowding částečně zahrnuje i jevy podílející se na konturové interakci (evidentně tedy vliv antagonismu receptivních polí), popř. přímo konturovou interakci.

Z uvedeného je zřejmé, že foveální crowding, obdobně jako crowding periferní, je jevem komplexním. Otázkou však zůstává míra zapojení jednotlivých uvažovaných procesů (konturová interakce, resp. jí odpovídající mechanismy, substituce, grouping atd.). Na zodpovězení těchto otázek by bylo vhodné podrobně, např. opět pomocí záměnných matic, sledovat rozdíly mezi crowdingem a konturovou interakcí v případě normálních a nízkých jasů a porovnat je s těmito jevy v periférii.



## 6 ZÁVĚR - SHRNUÍ HLAVNÍCH VÝSLEDKŮ PRÁCE

Příčiny a vzájemné vztahy crowdingu a konturové interakce doposud nejsou zcela objasněny. Hlavním cílem této práce bylo na základě provedených experimentů přispět k porozumnění těmto jevům a jejich příčinám. Konkrétně byl sledován jednak vlivu jasů a excentricity podnětu na konturovou interakci, jednak bylo provedeno vzájemné porovnání a analýza mechanismů konturové interakce a crowdingu ve fovee. Text dále poskytuje souhrn základních poznatků z oblasti zrakového vnímání, přičemž hlavní pozornost byla věnována popisu a charakteristice crowding efektu a konturové interakce. Teoretická část se kromě úvodu do zrakového vnímání, zejména zrakové dráhy a receptivních polí, zaměřila na popis stávajícího stavu poznání v oblasti mechanismů vzniku těchto jevů, na jejich projevy při foveálním a periferním vidění a na případné důsledky jejich působení. Provedené shrnutí poskytlo dostatečný informační základ pro návrh a úspěšnou realizaci jednotlivých experimentů.

Hlavním vědeckým přínosem v oblasti konturové interakce bylo zmapování změn jejího rozsahu a magnitudy v závislosti na změnách jasů stimulu od fotopické až po skotopickou úroveň a na lokalizaci stimulu v zorném poli. Dosud existovalo jen několik málo studií zabývajících se touto problematikou, přičemž jen jediná sledovala i skotopickou konturovou interakci (Simunovic & Calver, 2004). V rámci Studií I a II byly zjištěny tyto dílčí výsledky:

- Foveální konturová interakce vykazuje podobný rozsah za fotopických i mezopických jasových podmínek a systematický pokles magnitudy s jasnem v souladu s útlumem antagonistické struktury receptivních polí.
- Periferní konturová interakce nevykazuje výrazné změny rozsahu a magnitudy v závislosti na excentricitě a jasnem (adaptační jas pozadí stimulu vždy dosahoval nadprahových hodnot  $> 10^{-6}$  cd/m<sup>2</sup>).
- Konturová interakce má ve fovee násobně menší rozsah než v periférii.

K výsledkům je nutné dodat, že poklesu jasů vždy odpovídal nárůst velikosti stimulu. Tedy rozsah interakce se neměnil s velikostí stimulu při dané lokalizaci v zorném poli. Uvedené výsledky podporují předpoklad, že konturová interakce má neurální původ, který je ve fovee založený na antagonistické struktuře receptivních polí

zrakové dráhy. Výsledky získané v periferní oblasti sice přímo vliv antagonistického mechanismu nepodporují, nicméně jej ani nevyvracejí. Pro upřesnění konkrétního neurálního mechanismu v periférii bude tedy třeba provést další doplňující studie.

Při srovnání crowdingu a konturové interakce ve fovee bylo hlavním přínosem sledování vlivu počtu flankerů na průběh obou jevů a vyhodnocení rozdílů v chybách při identifikaci znaku. Stávající studie uvádějí výrazný rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem v periférii, v centrální oblasti se však oba jevy zdají obdobné. V rámci studií III a IV byly zjištěny tyto dílčí výsledky:

- Vliv flankerů na identifikaci znaku ve fovee jednoznačně roste s jejich počtem, a to jak u crowdingu, tak i konturové interakce ve fovee. V případě crowdingu je však efekt výraznější.
- Při maximální počtu prezentovaných flankerů vykazuje foveální crowding větší magnitudu a mírně větší rozsah oproti konturové interakci.
- Foveální konturová interakce ve většině případů vykazuje zlepšení úspěšnosti v rozpoznání centrálního znaku při velmi malých separacích. U crowdingu tento efekt nebyl pozorován.
- Chyby v identifikaci znaků u foveálního crowdingu se významně liší od chyb při konturové interakci, přičemž u crowdingu je patrný větší počet záměn centrálního písmene za periferní.

Z analýzy výsledků vyplývá, že foveální crowding je oproti foveální konturové interakci komplexnějším jevem, který zřejmě konturovou interakci zahrnuje, ale současně se na jeho vzniku podílí více příčin, zejména tzv. substituce. Z aktuálně publikovaných studií (např. Pluháček & Siderov, 2018) však vyplývá, že obdobně jako u konturové interakce, i u crowdingu se zmenšuje magnituda s jasnem. Tento jev odpovídá spíše vlivu antagonismu receptivních polí než působení substituce a dalších u crowdingu předpokládaných vlivů. Uvedené výsledky proto nastolují další otázky, které budou vyžadovat další doplňující experimenty.

## LITERATURA A ZDROJE

Allen, P. M., Evans, B. J., Wilkins, A. J. (2009). *Vision And Reading Difficulties*. The Association of Optometrists. ISBN 10: 09559235-1-4

Anděl, J. (2005). *Základy matematické statistiky*. Praha: Matfyzpress. ISBN 80-86732-40-1

Andriessen, J. J., Bouma, H. (1976). Eccentric vision: adverse interactions between line segments. *Vision Research*, 16(1), 71-78

Appelle, S. (1972). Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The "oblique effect" in man and animals. *Psychological Bulletin*, 78(4), 266-278

Atkinson, J. (1991). Vision and visual dyslexia. Review of human visual development: crowding and dyslexia, 44-57.

Balcer, L. J., Raynowska, J., Nolan, R., Galetta, S. L., Kapoor, R., Benedict, R., Phillips, G., LaRocca, N., Hudson, L., Rudick, R. (2017). Validity of low-contrast letter acuity as a visual performance outcome measure for multiple sclerosis. *Multiple Sclerosis*, 23(5), 734–747

Barlow, H. B., Fitzhugh, R., Kuffler, S. W. (1957). Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. *Journal of Physiology*, 137, 338–354

Bedell, H. E. (1987). Eccentric regard, task, and optical blur as factors influencing visual acuity at low luminances. *Night Vision, Current Research and Future Directions*. National Research Council Symposium Proceedings. Washington, DC: National Academy Press, 146–161

Benjamin, W. J. (2006). *Borish's Clinical Refraction*. USA: Butterworth Heinemann - Elsevier Science Inc. ISBN 978-0-7506-7524-6

Bex, P. J., Dakin, S. C., Simmers, A. J. (2003). The shape and size of crowding for moving targets. *Vision Research*. 43, 2895–2904

Bex, P. J., Dakin, S. C. (2005). Spatial interference among moving targets. *Vision Research*. 45, 1385–1398

- Bisti, S., Clement, R., Maffei, L., Mecacci, L. (1977). Spatial frequency and orientation tuning curves of visual neurones in the cat: Effects of mean luminance. *Experimental Brain Research*, 27, 335–345
- Blake, R., Sekuler, R. (2005). *Perception*. New York: McGraw-Hill Higher Education. ISBN-13: 978-0071112727
- Bouma, H. (1970). Interaction effects in parafoveal letter recognition. *Nature*, 226, 177–178
- Cleland, B. G., Enroth-Cugell, C. (1968). Quantitative aspects of sensitivity and summation in the cat retina. *Journal of Physiology*, 198, 17-38
- Coates, D. R., Bernard, J. B., Chung, S. T. L. (2019). Feature contingencies when fading letter strings. *Vision Research*, 156, 84-95
- Dakin, S. C., Cass, J., Greenwood, J. A., Bex, P. J. (2010). Probabilistic, positional averaging predicts object-level crowding effects with letter-like stimuli. *Journal of Vision*, 10(10), 14,1-16
- Danilova, M. V., Bondarko, V. M. (2007). Foveal contour interactions and crowding effects at the resolution limit of the visual system. *Journal of Vision*, 7(2), 25, 1–18
- Davison, A. C., Hinkley, D. V. (2003). *Bootstrap methods and their applications*. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-57471-4
- Derrington, A. M., Lennie, P. (1982). The influence of temporal frequency and adaptation level on receptive field organization of retinal ganglion cells in cat. *Journal of Physiology*, 333, 343–366
- Dowling, J. E., Dowling, J. L. (2016). *Vision: How It Works and What Can Go Wrong*. MIT Press. ISBN 978-0-262-03461-6
- Duffy, K. R., Hubel, D. H. (2007). Receptive field properties of neurons in the primary visual cortex under photopic and scotopic lighting conditions. *Vision Research*, 47, 2569-2574
- Ehrt, O., Hess, R. F. (2005). Foveal contour interaction: Detection and discrimination. *Journal of the Optical Society of America A*, 22(2), 209–216

- Everitt, B. S. (1992). *The Analysis of Contingency Tables*. Chapman and Hall/CRC, ISBN 0-412-39850-8
- Feng, Ch., Jing, Y., He, S. (2007). Horizontal and vertical asymmetry in visual spatial crowding effects. *Journal of Vision*, 7(2),13, 1-10
- Flom, M. C. (1991). Contour interaction and the crowding effect. *Problems in Optometry*, 3(2), 237–257
- Flom, M. C., Heath, G. G., Takahashi, E. (1963). Contour interaction and visual resolution: contralateral effects. *Science*, 142, 979-980
- Flom, M. C., Weymouth, F. W., Kahneman, D. (1963). Visual resolution and contour interaction. *Journal of the Optical Society of America*, 53, 1026–1032
- Formankiewicz, M. A., Waugh, S. J. (2013) The effects of blur and eccentric viewing on adult acuity for pediatric tests: implications for amblyopia detection. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 54, 6934–6943
- Freeman, J., Chakravarthi, R., Pelli, D. G. (2012). Substitution and pooling in crowding. *Attention, Perception & Psychophysics*, 74(2), 379-396
- Freeman, R. D. (1980). Visual acuity is better for letters in rows than in columns. *Nature*, 286, 62-64
- Greenwood, J. A., Bex, P. J., Dakin, S. C. (2010). Crowding change appearance. *Current Biology*, 20,496-501
- Hanus, D., Vul, E. (2013). Quantifying error distributions in crowding. *Journal of Vision*, 13(4), 17, doi: 10.1167/13.4.17
- Hariharan, S., Levi, D. M., Klein, S. A. (2005). “Crowding” in normal and amblyopic vision assessed with Gaussian and Gabor C’s. *Vision Research*, 45, 617–633
- Herzog, M. H., Manassi, M. (2015). Uncorking the bottleneck of crowding: a fresh look at object recognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 86-93
- Hess, R. F., Dakin, S. C., Kapoor, N. (2000). The foveal ‘crowding’ effect: physics or physiology? *Vision Research*, 40, 365-370

- Hess, R. F., Dakin, S. C., Kapoor, N., Tewfik, M. (2000). Contour interaction in fovea and periphery. *Journal of the Optical Society of America A*, 17(9), 1516-1524
- Chráska, M. (2007). *Metody pedagogického výzkumu. Základy kvantitativního výzkumu*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-1369-4
- Chung, S. T., Levi, D. M., Legge, G. E. (2001). Spatial-frequency and contrast properties of crowding. *Vision Research*, 41(14), 1833-1850
- Johnson, C. A., Casson, E. J. (1995). Effects of luminance, contrast, and blur on visual acuity. *Optometry and Vision Science*, 72(12), 864–869
- Kaplan, E., Marcus, S., So, Y. T. (1979). Effects of dark adaptation on spatial and temporal receptive fields in cat lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, 294, 561–580
- Klein, S. A. (2001). Measuring, estimating, and understanding the psychometric function: A commentary. *Perception & Psychophysics*, 63, 1421 – 1455
- Kooi, F. L., Toet, A., Tripathy, S. P., Levi, D. M. (1994). The effect of similarity and duration on spatial interaction in peripheral vision. *Spatial Vision*, 8(2), 255-279
- Korte, W. (1923). Über die Gestaltauffassung im indirekten Sehen. *Zeitschrift für Psychologie*, 93, 17-82
- Koukolík, F. (2012). *Lidský mozek: Funkční systémy. Norma a poruchy*. Praha: Galén. 978-80-7262-861-2
- Králíček, P. (2011). *Úvod do speciální neurofyzologie*. Praha: Galén. ISBN 978-80-7262-618-2
- Kraus, H., et al. (1997). *Kompendium očního lékařství*. Praha: Grada. ISBN 80-7169-079-1
- Kuchynka, P., et al. (2007). *Oční lékařství*. Praha: Grada Publishing. ISBN 978-80-247-1163-8
- Latham, K., Whitaker, D. (1996). Relative roles of resolution and spatial interference in foveal and peripheral vision. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 16 (1), 49–57

- Laycock, R., Crewther, D. P., Crewther, S. G. (2008). The advantage in being magnocellular: a few more remarks on attention and the magnocellular system. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 32(8), 1409-1415
- Levi, D. M. (2008). Crowding – an essential bottleneck for object recognition: a mini-review. *Vision Research*, 48(5), 635-654
- Levi, D. M., Hariharan, S., Klein, S. A. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in amblyopic vision. *Vision Research*, 42, 1379-1394
- Levi, D. M., Klein, S. A., Hariharan, S. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in foveal vision: Foveal crowding is simple contrast masking. *Journal of Vision*, 2(2), 140–166
- Levi, D. M., Song, S., Pelli, D. G. (2007) Amblyopic reading is crowded. *Journal of Vision*, 7(2), 1-17
- Levin, L. A., Nilsson, S. F. E., Ver Hoeve, J., Wu, S. M., Kaufman, P. L., Alm, A. (2011). *Adler's physiology of the eye*. Saunders Elsevier. ISBN 978-0-323-05714-1
- Lin, R. J., Ng, J. S., Nguyen, A. L. (2015). Determinants and standardization of mesopic visual acuity. *Optometry and Vision Science*, 92(5), 559–565
- Liu, L. (2001). Can the amplitude difference spectrum peak frequency explain the foveal crowding effect? *Vision Research*, 41 (27), 3693-3704
- Liu, L., Arditi, A. (2001). How crowding affects letter confusion. *Optometry and Vision Science*, 78(1), 50-55
- Maffei, L., Fiorentini, A. (1972). Retinogeniculate convergence and analysis of contrast. *Journal of Neurophysiology*, 35, 65–72
- Martelli, M., Majaj, N. J., Pelli, D. G. (2005) Are faces processed like words? A diagnostic test for recognition by parts. *Journal of Vision*, 5(1), 58-70
- Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. E. (2015). Do different mechanisms mediate contour interaction and crowding in the fovea and visual periphery? *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 56, 2213

- Matteucci, P., Maraini, G., Peralta, S. (1963). Modifications de la difficulté de séparation dans l'œil amblyope strabique à luminance mésopique. *Archives d'Ophtalmologie*, 23, 655–658
- Muller, J. F., Dacheux, R. F. (1997). Alpha ganglion cells of the rabbit retina lose antagonistic surround responses under dark adaptation. *Visual Neuroscience*, 14, 395–401
- Nandy, A. S., Tjan, B. S. (2007). The nature of letter crowding as revealed by first- and second-order classification images. *Journal of Vision*, 7(2), 5, 1-26
- Nazir, T. A. (1992). Effects of lateral masking and spatial precueing on gap-resolution in central and peripheral vision. *Vision Research*, 32, 771–777
- Norgett, Y., Siderov, J. (2014). Foveal crowding differs in children and adults. *Journal of Vision*, 14(12), doi: 10.1167/14.12.23.
- Norton, T. T., Corliss, D. A., Bailey, J. E. (2002). *The Psychophysical Measurement of Visual Function*. USA: Butterworth Heinemann - Elsevier Science Inc. ISBN 0-7506-9935-3
- Otradovec, J. (2003). *Klinická neurooftalmologie*. Praha: Grada Publishing. ISBN 80-247-0280-0
- Peichl, L., Wässle, H. (1983). The structural correlate of the receptive field centre of alpha ganglion cells in the cat retina. *Journal of Physiology*, 341, 309–324
- Pelli, D. G., Palomares, M., Majaj, N. J. (2004). Crowding is unlike ordinary masking: Distinguishing feature integration from detection. *Journal of Vision*, 4(12), 1136–1169
- Pelli, D. G., Tillman, K. (2008). The uncrowded window of object recognition. *Nature Neuroscience*, 11(10), 1129-1135
- Pluháček, F., Siderov, J. (2018). Mesopic visual acuity is less crowded. *Graefe's archive for clinical and experimental ophthalmology*, 256(9), 1739-1746
- Powers, M. K., Green, D. G. (1990). Physiological mechanism of visual adaptation at low light levels. *Night Vision*, 125-145



- Puell, M. C., Barrio, A. R., Palomo-Alvarez, C., Gómez-Sanz, F. J., Clement-Corral, A., Pérez-Carrasco, M. J. (2012). Impaired mesopic visual acuity in eyes with early age-related macular degeneration. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 53(11), 7310–7314
- Ramoá, A. S., Freeman, R. D., Macy, A. (1985). Comparison of response properties of cells in the cat's visual cortex at high and low luminance levels. *Journal of Neurophysiology*, 54, 61–72
- Rashal, E., Yeshurun, Y. (2014). Contrast dissimilarity effects on crowding are not simply another case of target saliency. *Journal of Vision*, 14(9), DOI:10.1167/14.6.9
- Reich, L. N., Bedell, H. E. (2000). Relative legibility and confusions of letter acuity in the peripheral and central retina. *Optometry and Vision Science*, 77(5), 270-275
- Remington, L. A. (2012). *Clinical Anatomy and Physiology of the Visual System*. Butterworth Heinemann - Elsevier Science Inc. ISBN 978-1-4377-1926-0
- Rodieck, R. W., Stone, J. (1965). Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells. *Journal of Neurophysiology*, 28, 833–849
- Rosina, J., Vránová, J., Kolářová, H., Stanek, J. (2013). *Biofyzika*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-4237-3
- Shlaer, S. (1937). The relation between visual acuity and illumination. *The Journal of general physiology*, 21(2), 165–188
- Siderov, J., Waugh, S. J., Bedell, H. E. (2013). Foveal contour interaction for low contrast acuity targets. *Vision Research*, 77, 10–13
- Silbernagl, S., Despopoulos, A. (2004). *Atlas fyziologie člověka*. Praha: Grada Publishing. ISBN 80-247-0630-X
- Simpson, T. L., Barbeito, R., Bedell, H. E. (1986). The effect of optical blur on visual acuity for targets of different luminances. *Ophthalmic & Physiological Optics*, 6(3), 279–281
- Simunovic, M. P., Calver, R. (2004). Crowding under scotopic conditions. *Vision Research*, 44, 963–969

- Sloan, L. L., Rowland, W. M., Altman, A. (1952). Comparison of three types of test target for the measurement of visual acuity. *Review of Ophthalmology*, 8, 4-16
- Strasburger, H., Harvey, L. O., Rentschler, I. (1991). Contrast thresholds for identification of numeric characters in direct and eccentric view. *Perception & Psychophysics*, 49(6), 495-508
- Strasburger, H., Rentschler, I., Jüttner, M. (2011). Peripheral vision and pattern recognition: A review. *Journal of Vision*, 11(5), 13, doi: 10.1167/11.5.13.
- Syka, J., Voldřich, L., Vrabec, F. (1981). *Fyziologie a patofyziologie zraku a sluchu*. Praha: Avicem. ISBN 08-010-81
- Šikl, R. (2013). *Zrakové vnímání*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3029-5
- Takahashi, E. S. (1968). Effects of flanking contours on visual resolution at foveal and near-foveal loci. PhD Thesis: School of Optometry, PhD (Berkeley: University of California)
- Toet, A., Levi, D. M. (1992). The two-dimensional shape of spatial interaction zones in the parafovea. *Vision Research*, 32, 1349-1357
- Tripathy, S. P., Cavanagh, P. (2002). The extent of crowding in peripheral vision does not scale with target size. *Vision Research*, 42, 2357–2369
- Tunnacliffe, A. H. (1993). *Introduction to Visual Optics*. Canterbury: ABDO College. ISBN 09009 928 3
- Virsu, V., Lee, B., Creutzfeldt, O. D. (1977). Dark adaptation and receptive field organization of cells in the cat lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 27, 35–50
- Westheimer, G. (1965). Visual acuity. *Annual Review of Psychology*, (16), 359–380
- Wiesel, T. N., Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 29, 1115–1156
- Wikler, K. C., Williams, R. W., Rakic, P. (1990). Photoreceptor mosaic: number and distribution of rods and cones in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 297(4), 499–508

Wolford, G., Hollingsworth, S. (1974). Evidence that short-term memory is not the limiting factor in the tachistoscopic full-report procedure. *Memory & Cognition*, 2(4), 796-800

Wolford, G., Chambers, L. (1984). Contour interaction as a function of retinal eccentricity. *Perception & Psychophysics*, 36, 457-460

Wood, J. M., Owens, D. A. (2005). Standard measures of visual acuity do not predict drivers' recognition performance under day or night conditions. *Optometry and Vision Science*, 82(8), 698–705

Wróbel, A. (1981). Light level induced reorganization of cat's lateral geniculate nucleus receptive fields: A spatiotemporal study. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 41(5), 447-466

## PUBLIKAČNÍ ČINNOST

Musilová, L., Pluháček, F., Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. B., Siderov, J. (2018). *Contour interaction under photopic and scotopic conditions*. Journal of Vision, 18(6), doi: 10.1167/18.6.5

Bedell, H. B., Siderov J., Waugh S. J., Zemanová, R., Pluháček, F., Musilová, L. (2013). *Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances*. Vision Research, 89, 90-95

Musilová, L., Pluháček, F., Bedell, H. B., Marten-Ellis, S. M., Siderov, J. (2017). *Peripheral contour interaction is similar under photopic and scotopic luminances*. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 58(8), 4217

Musilová, L., Pluháček, F., Bedell, H. B., Siderov, J. (2018). *Number of flankers influences crowding and contour interaction differently*. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 59(9), 1079

## SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK

- Obr. 1: Oční pozadí se zvýrazněnou makulární oblastí.
- Obr. 2: Schématické znázornění zrakové dráhy.
- Obr. 3: Dorzální a ventrální proud zrakové informace.
- Obr. 4: Receptivní pole gangliových buněk s on-centrem a off-centrem.
- Obr. 5: Hermannova mřížka.
- Obr. 6: Psychometrická funkce – správná identifikace znaku v závislosti na zrakové ostrosti, uvedené v  $\log MAR$ .
- Obr. 7: Rozdílná konstrukce optotypových znaků.
- Obr. 8: Adaptační křivka.
- Obr. 9: Znázornění možností měření separace: a – separace edge-to-edge, b – center-to-center.
- Obr. 10: Příklad stimulu při konturové interakci.
- Obr. 11: Závislost průměrných hodnot relativní četnosti správných odpovědí na separaci flankerů udané v úhlových minutách v případě dat z ARU (nahore) a UP (dole) pro čtyři úrovně jasu (bez filtru a s filtry ND 1 – 3). Symboly reprezentují jednotlivé průměrné hodnoty, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 12: Závislost průměrných hodnot relativní četnosti správných odpovědí na separaci flankerů udané v % šířky znaku v případě dat z ARU (nahore) a UP (dole) pro čtyři úrovně jasu (bez filtru a s filtry ND 1 – 3). Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 13: Normované záměnné matice reprezentující záměnnost znaků bez přítomnosti flankerů (vlevo) a při průměrné separaci 0,8 úhlových minut (vpravo) za fotopických (nahore) a mezopických (dole) podmínek. Matice byly vytvořeny zprůměrováním dílčích matic všech probandů u ARU a UP. Buňky na diagonále představují správné odpovědi. Buňky s chybnými odpověďmi (mimo diagonálu) jsou barevně škálovány podle relativní četnosti od modré (nejnižší) po červenou (nejvyšší). Nenastala-li daná záměna, je buňka prázdná.
- Obr. 14: Pilotní měření periferní konturové interakce za skotopických podmínek.

- Obr. 15: Příklad určení amplitudy  $A$ , magnitudy  $M$  (v % velikosti amplitudy  $A$ ) a rozsahu konturové interakce, odvozených z průběhu hladké křivky (tučná čára) proložené jednotlivými daty (kroužky).
- Obr. 16: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí při foveální konturové interakci za fotopického a mezopického jasu pro probandy z UP a UH vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 17: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u periferní konturové interakce při excentricitě  $6^\circ$  (nahore) a  $12^\circ$  (dole) v nazálním zorném poli za fotopického, mezopického a skotopického, popř. velmi nízkého skotopického jasu pro probandy z UP vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 18: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u periferní konturové interakce při excentricitě  $5^\circ$  (nahore) a  $10^\circ$  (dole) v dolním zorném poli za fotopického, mezopického, skotopického a velmi nízkého skotopického jasu pro probandy z UP vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 19: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) foveální konturové interakce probandů z UH a UP vynesené v závislosti na jasu.
- Obr. 20: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) periferní konturové interakce při excentricitě  $6^\circ$  a  $12^\circ$  v nazálním zorném poli u probandů z UP vynesené v závislosti na jasu.
- Obr. 21: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) periferní konturové interakce při excentricitě  $5^\circ$  a  $10^\circ$  v dolním zorném poli u probandů z UH vynesené v závislosti na jasu.
- Obr. 22: Příklady stimulů v případě crowdingu (horní panel) a konturové interakce (dolní panel) při prezentaci všech čtyř flankerů a dále v pozicích LR, UD, R, L, U, D (vyobrazeno zleva doprava).

- Obr. 23: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (nahore) a konturové interakce (dole) pro různé počty a pozice flankerů vynesené v závislosti na edge-to-edge separaci flankerů měřené v % šířky znaku. Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 24: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (vlevo) a konturové interakce (vpravo) pro čtyři flankery (RLUD), dva vertikální (UD) a dva horizontální (RL) flankery a pro jeden flanker (získaný jako průměr ze všech čtyř možných pozic) vynesené v závislosti na edge-to-edge separaci flankerů měřené v % šířky znaku. Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 25: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (plné kroužky) a konturové interakce (prázdné kroužky) v závislosti na počtu použitých flankerů. Četnost v situaci bez flankerů je nahrazena průměrem četnosti správných odpovědí u konturové interakce se separací 100 % (kdy se interakce prakticky neprojevuje; průměrováno přes všechny počty kontur a všechny subjekty). Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.
- Obr. 26: Normované záměnné matice reprezentující záměnnost znaků při konturové interakci (vlevo nahore), crowdingu (vpravo nahore) a u crowdingu v případě jednotlivých flankerů (po řadě zleva doprava od druhého řádku dolů pro D, K, N a O). Matice byly vytvořeny na základě sloučení dat všech probandů. Poslední matice (vlevo dole) představuje normovanou referenční matici se záměnností znaků při minimálním efektu flankerů vytvořenou na základě sloučení dat všech probandů při konturové interakci a separaci 100 %. Buňky na diagonále představují správné odpovědi. Buňky s chybnými odpověďmi (mimo diagonálu) jsou barevně škálovány podle relativní četnosti od modré (nejnižší) po červenou (nejvyšší). Nenastala-li daná záměna, je buňka prázdná.
- Obr. 27: Statistická významnost rozdílů v záměnných maticích pro konturovou interakci a crowding při prezentaci čtyř flankerů (data sloučena pro všechny probandy); srovnání v rámci jednotlivých řádků probíhalo na základě testování adjustovaných reziduí. Signifikantně vyšší četnosti odpovědí u konturové interakce odpovídají žluté buňky označené „CI“, u crowdingu modré buňky s označením „CW“. Prázdné bílé buňky se mezi oběma jevy významně neliší.

- Tab. 1: Průměrné velikosti znaků a minimální a maximální separace pro jednotlivé jasové podmínky (ND 0 až ND 3) na ARU a UP.
- Tab. 2: Hodnoty průměrné velikosti písmene, min. a max. separace pro jednotlivé jasové podmínky a různé excentricity.



## Contour interaction under photopic and scotopic conditions

Lenka Musilová

Palacky University Olomouc, Department of Optics,  
Olomouc, Czech Republic



František Pluháček

Palacky University Olomouc, Department of Optics,  
Olomouc, Czech Republic



Stephanie M. Marten-Ellis

University of Houston, College of Optometry,  
Houston, Texas, USA



Harold E. Bedell

University of Houston, College of Optometry,  
Houston, Texas, USA



John Siderov

Anglia Ruskin University,  
Department of Vision & Hearing Sciences, Cambridge, UK



In the present study, we asked whether contour interaction undergoes significant changes for different luminance levels in the central and peripheral visual field. This study included nine normal observers at two laboratories (five at Palacky University Olomouc, Czech Republic and four at the University of Houston, USA). Observers viewed a randomly selected Sloan letter surrounded by four equally spaced bars for several separations measured edge-to-edge in min arc. Stimuli were viewed foveally under photopic and mesopic luminances and between 5° and 12° peripherally for four different background luminances of the display monitors, corresponding to photopic, mesopic, scotopic, and dim scotopic levels. The extent of the contour interaction in the fovea is approximately 20 times smaller than in the periphery. Whereas the magnitude of foveal contour interaction markedly decreases with decreasing luminance, no consistent luminance-induced change occurs in peripheral contour interaction. The extent of contour interaction does not scale with the size of the target letter, either in the fovea or peripherally. The results support a neural origin of contour interaction consistent with the properties of center-surround antagonism.

### Introduction

Contour interaction is a reduction of visual resolution or an impairment of single-letter identification in the presence of nearby flanking contours (Flom, 1991; Flom, Weymouth, & Kahneman, 1963; Takahashi, 1968). If the flanking stimuli are not simple bar targets,

but are more similar to the acuity target (e.g., a central letter target surrounded by other letters), the more general crowding phenomenon is observed (Flom, 1991; Flom, Weymouth, & Kahneman, 1963). It has been proposed that contour interaction contributes to the crowding effect, together with unstable and imprecise fixational eye movements and inaccurate attention (Flom, 1991). Both contour interaction and crowding can be characterized by a lateral *extent* (or critical spacing), within which the identification of acuity targets is reduced, and by the *magnitude* of this reduction. The lateral extent represents the angular distance at which the surrounding flankers begin to produce a criterion degradation of visual performance. The magnitude of contour interaction or crowding can be defined as the maximal decrease in visual performance compared to the condition with no flanking targets. The distance (separation) between the flankers and target stimulus is often defined from the center of the stimulus to the center of the flanker, particularly for peripheral crowding (center-to-center separation; e.g., Bouma, 1970; Toet & Levi, 1992; Tripathy & Cavanagh, 2002), whereas the flanker-to-target distance for contour interaction is defined more frequently from the edge of the stimulus to the innermost edge of the flanking target (edge-to-edge separation; e.g., Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Flom, Weymouth, & Kahneman, 1963; Siderov, Waugh, & Bedell, 2014; Takahashi, 1968).

A main goal of many studies of crowding or contour interaction is to quantify precisely the lateral extent and magnitude and to explain the basis of these effects. The extent of contour interaction does not scale with the

Citation: Musilová, L., Pluháček, F., Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. E., & Siderov, J. (2018). Contour interaction under photopic and scotopic conditions. *Journal of Vision*, 18(6):5, 1–11, <https://doi.org/10.1167/18.6.5>.

<https://doi.org/10.1167/18.6.5>

Received September 25, 2017; published June 15, 2018

ISSN 1534-7362 Copyright 2018 The Authors

Downloaded from jov.arvojournals.org on 09/14/2019. This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License.



target size if the location of the target remains unchanged (for contour interaction see, e.g., Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh, & Bedell, 2013; Simunovic & Calver, 2004; for crowding, e.g., Pelli, Palomares, & Majaj, 2004, Tripathy & Cavanagh, 2002). In peripheral viewing, the contrast of the stimulus does not change the extent of crowding, provided the contrast of the target and distractors are matched (Kooi, Toet, Tripathy, & Levi, 1994; Rashal & Yeshurun, 2014). Similar observations were reported for foveal contour interaction (Siderov et al., 2013). With an increasingly peripheral eccentricity of the target, the extent of contour interaction or crowding increases. Bouma (1970) reported that the extent of crowding is roughly 0.5 times the target eccentricity (for a detailed review see Pelli & Tillman, 2008). Recent work indicates that the presence of flankers outside Bouma's "window" can markedly influence the effect of flankers within the window (e.g., Herzog & Manassi, 2015). However, when peripheral crowding and contour interaction are compared, contour interaction has a more limited extent (e.g., compare Levi, Hariharan, & Klein, 2002, and Wolford & Chambers, 1984, for contour interaction vs. Chung, Levi & Legge, 2001, Pelli et al., 2004; and Tripathy & Cavanagh, 2002 for crowding). A direct comparison between peripheral crowding and contour interaction also shows a smaller magnitude of contour interaction (Marten-Ellis & Bedell, 2015).

The majority of previous studies have investigated crowding or contour interaction under photopic conditions; significantly fewer have done so for mesopic or scotopic luminance levels (Bedell et al., 2013; Matteucci, Maraini, & Peralta, 1963; Simunovic & Calver, 2004; Takahashi, 1968). Bedell et al. (2013) and Takahashi (1968) reported that the magnitude of foveal contour interaction decreases systematically as the stimulus and background luminance of the acuity target are reduced. A similar result was obtained by Matteucci et al. (1963) for crowding in amblyopic eyes. On the other hand, Bedell et al. (2013) showed that the extent of contour interaction remains more or less constant over a 3-log unit range of foveal luminances. The systematic reduction in magnitude and the approximately constant extent of foveal contour interaction as luminance decreases is analogous to the luminance-dependent properties of the antagonistic receptive-field surround of neurons in the retina (Barlow, Fitzhugh, & Kuffler, 1957; Cleland & Enroth-Cugell, 1968; Derrington & Lennie, 1982; Muller & Dacheux, 1997; Peichl & Wässle, 1983; Rodieck & Stone, 1965) and the lateral-geniculate nucleus (Kaplan, Marcus, & So, 1979; Ramoa, Freeman, & Macy, 1985; Virsu, Lee, & Creutzfeldt, 1977; Wróbel, 1981), consistent with a neural rather than physical origin (Hess, Dakin & Kapoor, 2000) of the contour-interaction effect.

Only one previous study (Simunovic & Calver, 2004) assessed peripheral contour interaction using targets of scotopic luminance. For Landolt C targets presented at a luminance of 0.001 cd/m<sup>2</sup> and an eccentricity of 10°, Simunovic & Calver (2004) reported that the extent of scotopic contour interaction does not scale with the size of the acuity target. These authors also concluded that the spatial extent of contour interaction for their scotopic targets was significantly less (about 0.6°) than the extent of crowding reported for photopic viewing at a similar eccentricity (e.g., Bouma, 1970; Tripathy & Cavanagh, 2002). This counter-intuitive conclusion—that the extent of peripheral contour interaction is larger under photopic than scotopic conditions—may have resulted from (in our opinion) Simunovic and Calver's inappropriate comparison of their scotopic results to crowding data from the literature, rather than to the measured extent of photopic contour interaction at the same retinal location. A major goal of our investigation was to provide clarification of this issue.

To do so, the present study compared contour interaction measured foveally and at different retinal eccentricities for targets of photopic, mesopic and scotopic luminance. Similar experiments were conducted concurrently at Palacky University, Olomouc, Czech Republic (PU) and the University of Houston, Houston, USA (UH). The PU experimenters used peripheral targets that were displaced horizontally from the fixation point, whereas a vertical target displacement from fixation was used in the laboratory at UH.

## Methods

### Observers

A total of nine observers took part in the study. Five trained observers (FP, JL, KK, LM, and PL; two males and three females, age range 25–39 years) participated in the experiment at PU and four (DL, HEB, PV, SME; three males and one female, age range 22–66 years) at UH. Observers were free from ophthalmic pathology or any systematic condition known to affect vision and had normal or corrected-to-normal vision. The research at both universities was conducted in accordance with the tenets of the Declaration of Helsinki, and written informed consent was obtained from each observer before participating.

### Stimuli

Dark Sloan letters (C D H K N O R S V Z) were presented one at a time on a white background, either in isolation or surrounded symmetrically by four

flanking bars. The flanking bars had the same contrast, length and stroke width as the central letter. Weber contrasts of the stimuli were  $-97\%$  at PU and  $-98\%$  at UH. The stimuli were generated using custom software developed by one of authors (FP) and displayed on a PC monitor. The monitor at PU measured 22 in. diagonally, with  $1,680 \times 1,050$  pixel resolution and a background luminance of  $208 \text{ cd/m}^2$ . A 13-in. monitor was used at UH, with  $1,600 \times 900$  pixel resolution and background luminance of  $200 \text{ cd/m}^2$ . Ambient illumination in both laboratories was dim and produced primarily by luminance from the display monitor. Ambient light was reduced using a dark cloth shroud at PU and by having the observers view the display monitor from inside a blackened box at UH. The exposure duration of each stimulus was 2 s at PU and unlimited at UH.

To vary the luminance of both the stimuli and the background, the observers at PU viewed the computer monitor through calibrated Thorlabs glass neutral density filters (<http://www.thorlabs.com>). The filters were mounted in a pair of light-tight goggles, which included an opaque shield to occlude the nonviewing eye. An aperture with a horizontally oriented teardrop design of length 18 mm and height 12 mm was located about 40 mm in front of the tested eye to limit the field of view of the tested eye. For peripheral testing conditions, the observers viewed the fixation light through the narrow part of the tear-drop aperture and the target and flanking bars through the wider part of the aperture. At UH, luminance was controlled using calibrated Tiffen neutral density filters (<http://tiffen.com/neutral-density/>) mounted in a filter holder in front of the tested eye. A 3-mm pinhole controlled the retinal illuminance but was close enough to the eye ( $\sim 10$  mm) that the observers could view simultaneously the test stimuli on the computer monitor and (for nonfoveal testing) the fixation LEDs. As noted above, the unattenuated luminance of the background field under the photopic luminance condition was  $208 \text{ cd/m}^2$  at PU and  $200 \text{ cd/m}^2$  at UH. The mesopic, scotopic, and dim scotopic background luminances were  $0.150 \text{ cd/m}^2$ ,  $0.0014 \text{ cd/m}^2$ , and  $0.00026 \text{ cd/m}^2$ , respectively, at PU and  $0.5 \text{ cd/m}^2$ ,  $0.008 \text{ cd/m}^2$ , and  $0.00036 \text{ cd/m}^2$ , respectively, at UH. These luminances represent attenuation of the background and target luminances by 3.1, 5.2, and 5.9 log units at PU and 2.6, 4.4, and 5.7 log units at UH.

## Procedure

Testing was performed monocularly, with appropriate refractive correction determined under photopic testing, if needed. The observer identified each presented letter verbally. Stimuli were viewed peripherally

under all four luminance conditions and foveally for just the photopic and mesopic luminance levels. Before scotopic and dim scotopic testing began, subjects underwent 45 min of dark adaptation.

Measurements using foveal stimuli were done to compare with the results obtained in a previous experiment (Bedell et al., 2013). Two of the observers at PU and all four observers at UH underwent these control measurements. The viewing distance for foveal stimuli was 12 m at PU and, depending on the luminance condition, ranged from 2.0 to 5.5 m at UH.

Observers were asked to fixate on either one or two LEDs during nonfoveal viewing of the stimuli. The center of the stimulus was located in the nasal visual field at angular eccentricities of  $6^\circ$  and  $12^\circ$  from the fixation light at PU and in the inferior visual field at eccentricities of  $5^\circ$  and  $10^\circ$  at UH. Viewing distances for the peripheral measurements were 1.2 m (PU) and 2 m (UH). At PU, both eccentricities ( $6^\circ$  and  $12^\circ$ ) were tested for the photopic, mesopic, and scotopic luminance conditions. For the dim scotopic luminance condition, only the  $12^\circ$  stimulus eccentricity was used. At UH, all four background luminance conditions were tested at both the  $5^\circ$  and  $10^\circ$  eccentricities. Pilot experiments as well as previously published observations (e.g., Simunovic & Calver, 2004) indicated that perception of the test stimuli rapidly fades in the peripheral low-luminance conditions. To overcome this, the stimuli in the scotopic and dim scotopic conditions at the PU laboratory changed position vertically within a small range of 30 min arc between successive presentations. To prevent fading in the UH laboratory, from one target presentation to the next the observers switched fixation between two LEDs that subtended angles of  $11^\circ$  clockwise and anticlockwise with respect to the vertical meridian.

For each combination of eccentricity and luminance, the size of the stimuli on the computer monitor was adjusted to achieve approximately 80% correct identification responses, when the letters were presented without flanking bars. Percent correct letter identification was then determined in the absence of flanking bars and for several edge-to-edge separations between the letter and the surrounding flanking bars (at least five flanker-to-target separations at the fovea and at least seven for peripheral viewing). Approximately the same angular separations were used for the photopic and mesopic luminance conditions at each eccentricity. Similarly, approximately the same angular separations were tested for the scotopic and dim scotopic luminance conditions at each eccentricity. Details about the letter sizes and separations tested are provided in Table 1. For each observer, percent correct letter identification was determined from a total of at least 100 presentations per viewing condition both at PU and UH. Before any measurements, each observer was



	Luminance level		Photopic			Mesopic			Scotopic		Dim scotopic	
	Eccentricity (°)		0	6	12	0	6	12	6	12	6	12
<b>PU</b>												
Average letter size (min arc)	3.8	12.8	24.0	16.2	18.3	28.4	67.6	67.6	—	122.1		
Minimum gap size (% letter size)	10	10	10	3	7	9	10	10	—	6		
Maximum gap size (% letter size)	100	200	200	24	146	172	200	200	—	112		
	Luminance level		Photopic			Mesopic			Scotopic		Dim scotopic	
	Eccentricity (°)		0	5	10	0	5	10	5	10	5	10
<b>UH</b>												
Average letter size (min arc)	3.6	21.2	30.1	8.1	25	30.1	42.2	44.0	80.1	87.0		
Minimum gap size (% letter size)	10	10	10	5	9	10	10	10	5	5		
Maximum gap size (% letter size)	100	200	200	45	169	200	200	200	88	101		

Table 1. Average letter size and minimum and maximum flanker separations (gaps) for each of the luminance condition and eccentricity for two groups of observers. Notes: Peripheral data were measured in the nasal visual field at PU and the inferior visual field at UH.

familiarized with the optotypes and the experimental procedure. Practice was provided using the photopic luminance condition with no flankers.

The percentages of correct letter identification,  $p(s)$ , were considered as a function of the flanker-to-target separation,  $s$ , in the form of a cumulative normal density curve with modified range (Tripathy & Cavanagh, 2002) in the form

$$p(s) = \gamma + (1 - \lambda - \gamma) \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^s e^{-\frac{(t-s_0)^2}{2\sigma^2}} dt,$$

where  $e$  is Euler's number ( $e \approx 2.718$ ),  $s_0$  and  $\sigma$  are the mean and standard error of the cumulative normal density function, and  $\gamma$  and  $(1 - \lambda)$  are its lower and upper asymptotes. For all peripheral data, the lower limit  $\gamma$  was set equal to 0.1, i.e. the likelihood of guessing correctly, which is 10%.

To compare the results obtained under the different testing conditions, the *magnitude* of contour interaction is defined as the decrease of the percentage correct from the no-flanker condition (i.e., from the upper limit  $1 - \lambda$ ) to the extrapolated percentage correct at zero edge-to-edge separation, as computed using the fitted curve. Because the value of  $\lambda$  can differ for each condition, the magnitude of contour interaction is expressed as a percentage of the interval (amplitude  $A$ ) from 0.1 to  $(1 - \lambda)$ . This definition is independent of the units used to define the edge-to-edge separation; i.e., the calculated magnitude is the same whether the separation is expressed in min arc or as a percentage of the letter size.

The spatial *extent* of contour interaction was defined as the separation at which the percentage of correct responses decreases from  $(1 - \lambda)$  to  $(1 - e^{-3})$ , corresponding to  $\sim 0.95$  of the above defined magnitude (Figure 1). Tripathy and Cavanagh (2002) defined

the extent as the separation at which the percentage of correct responses decreased to  $(1 - e^{-1}) \approx 0.632$  of the fitted curve's amplitude, which can underestimate the extent or even be negative if the curve decreases very slowly. Our modification precludes these effects.

All required basic parameters (i.e.,  $s_0$ ,  $\sigma$ ,  $\lambda$ , and  $\gamma$  for foveal data;  $s_0$ ,  $\sigma$ , and  $\lambda$  for peripheral data), the derived magnitudes and extents of contour interaction, as well as the 95% confidence intervals for each condition were determined from the pooled data within each lab using bootstrapping (Davison & Hinkley, 2003). We considered at least 1000 bootstrap iterations of samples taken with replacement from the original pooled data set. Each sample was equal in size to that of the original data set. The basic curve parameters were fitted using a least-squares criterion (Gauss-Newton numerical method) for each bootstrap sample.

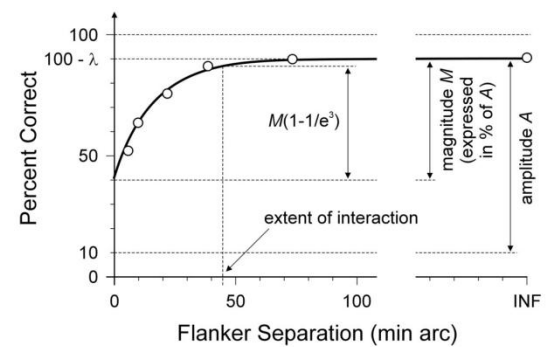


Figure 1. Specification of the amplitude  $A$ , magnitude  $M$  (expressed as a percentage of  $A$ ) and extent of contour interaction, derived from the smooth curve (bold solid line) fitted to illustrative experimental data (circles).

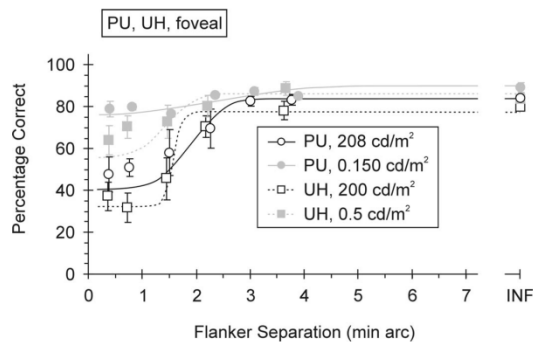


Figure 2. Percentage of correct responses for foveal contour interaction for two luminance levels, averaged separately for the observers at PU and UH and plotted as a function of flanker separation measured edge-to-edge in min arc. Error bars represent  $\pm 1$  SE. Data at “INF” on the abscissa represent the unflanked condition.

For each fit, we considered only the first 1000 samples for which the fitting algorithm converged properly. All computations were realized by using MATLAB 6.5 with statistical toolbox.

The statistical analysis of the estimated magnitudes and extents of contour interaction were based on comparing the 95% CI, i.e. with a significance level of 5%. Because of the differences in the testing conditions, the data from the laboratories at PU and UH were analyzed separately.

## Results

Figures 2 through 4 present the average values of percentage correct letter identification obtained at PU and UH, plotted as a function of the edge-to-edge flanker-to-target separation expressed in terms of min arc. Each data set was fitted with a smooth curve. The foveal data in Figure 2 reveal lower values of percent correct for photopic than for mesopic luminance conditions when the flanker-to-target separations are small, i.e. the magnitude of foveal contour interaction is greater at a photopic compared to a mesopic luminance level. In contrast to foveal viewing, the peripheral contour interaction data from PU and UH in Figures 3 and 4, respectively, do not show any marked dependence on luminance level. Moreover, the plots seem similar for both eccentricities in each data set.

The extent and magnitude of contour interaction were computed using bootstrapping as described above in Section 2.3. The mean values and 95% CI for the estimates of extent and magnitude of contour interac-

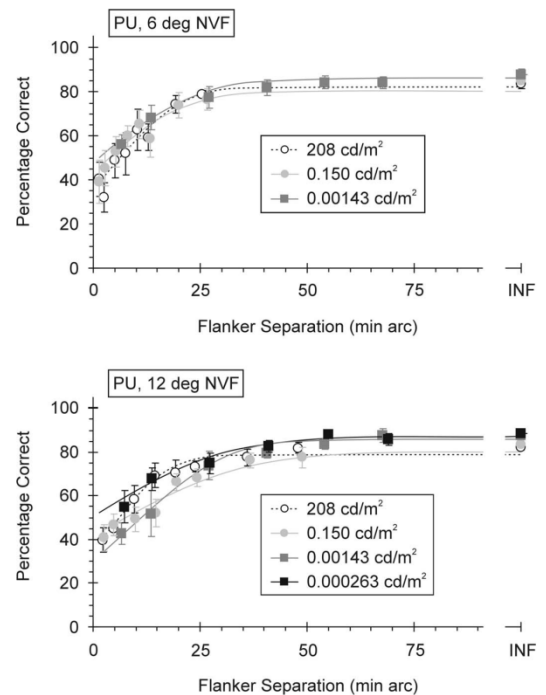


Figure 3. Percentage of correct responses for peripheral contour interaction at 6° (top) and 12° (bottom) eccentricity in the nasal visual field (NVF), averaged for the observers at PU and plotted as a function of flanker edge-to-edge separation in min arc. Error bars represent  $\pm 1$  SE. Data at “INF” on the abscissa represent the unflanked condition.

tion at each tested eccentricity are presented in Figures 5, 6, and 7 as a function of luminance.

For foveal viewing, the extent of contour interaction (in min arc) is roughly the same with small insignificant differences between the photopic and mesopic luminance conditions (see the upper panel in Figure 5). In contrast, the magnitude of contour interaction decreases significantly at the fovea when the stimulus and background luminances are reduced (see the lower panel in Figure 5). The weakening of contour interaction at mesopic luminance is most evident at the smaller flanker-to-target separations (see Figure 2).

The estimated mean angular extent of peripheral contour interaction ranges between 22.5 and 110.6 min arc for all of the eccentricities and luminance levels tested (see the upper panels in Figures 6 and 7). The mean PU data yield relatively consistent estimates of extent at the two peripheral eccentricities (from 27.5 to 37.2 min arc at 6° and from 24.3 to 51.6 min arc at 12°).

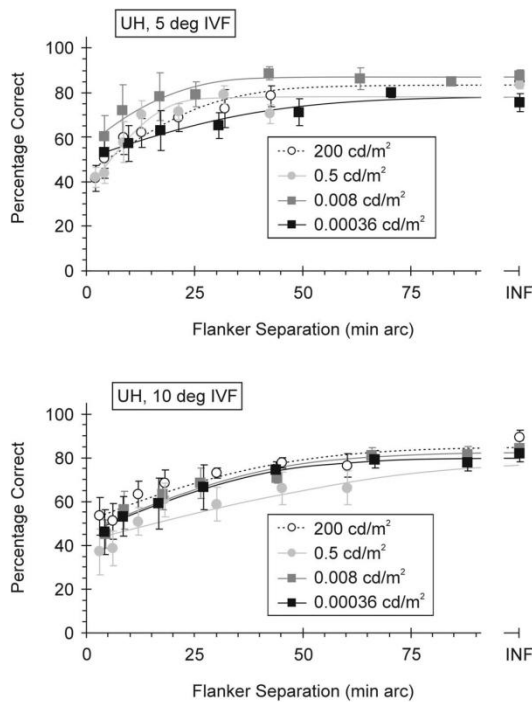


Figure 4. Percentage of correct responses for peripheral contour interaction at 5° (top) and 10° (bottom) eccentricity in the inferior visual field (IVF), averaged for the observers at UH and plotted as a function of flanker edge-to-edge separation in min arc. Error bars represent  $\pm 1$  SE. Data at “INF” on the abscissa represent the unflanked condition.

The mean peripheral extents of contour interaction estimated from the mean UH data range from 22.5 to 68.3 min arc at 5° and from 63.7 to 110.6 min arc at 10°. Comparisons of the confidence intervals do not show any significant differences in extent among conditions in the data from either laboratory. According to these results, there is no marked relationship among eccentricity, luminance, and the extent of contour interaction for the conditions tested in this study.

The magnitude of peripheral contour interaction (lower panels in Figures 6 and 7) does not exhibit the distinct luminance-related reduction, as occurs in foveal viewing (Figure 2; see also Bedell et al., 2013). The comparison of confidence intervals does not show any significant differences in magnitude as a function of either luminance or eccentricity, either in the PU or UH data. Thus, the effect of luminance and eccentricity on the magnitude of peripheral contour interaction seems unimportant.

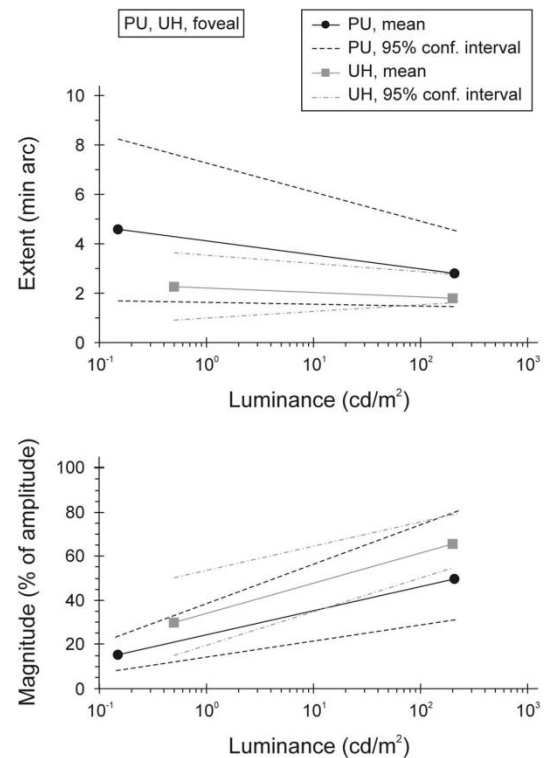


Figure 5. Mean values (symbols and solid lines) and 95% CI (dashed lines) for the extent (top) and magnitude (bottom) of foveal contour interaction for the observers at PU and UH, plotted as a function of luminance.

## Discussion

Our results confirm the few previous reports that the magnitude of foveal contour interaction decreases substantially between photopic and mesopic luminances (Bedell et al., 2013; Takahashi, 1968). In contrast, the extent of contour interaction expressed in min arc does not change significantly at the fovea when the stimulus and background luminances are reduced, i.e., as the target letters become bigger (by approximately 2×–4×, in our study). On the other hand, we found similar magnitudes of contour interaction for targets presented in the peripheral visual field at photopic, mesopic, scotopic, and dim scotopic luminances. When compared to the fovea, the extent of peripheral contour interaction is, on average, approximately twenty times larger for targets presented between 5° and 12°. The average extents of contour interaction for stimuli shown at 5°, 6°, 10°, and 12°



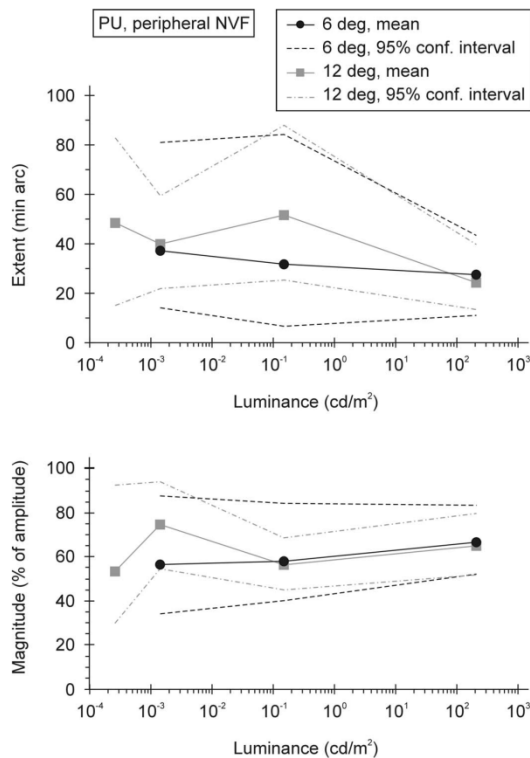


Figure 6. Mean values (symbols and solid lines) and 95% CI (dashed lines) for the extent (top) and magnitude (bottom) of peripheral contour interaction at 6° and 12° in the nasal visual field (NVF) for the observers at PU, plotted as a function of luminance.

eccentricities are 42, 32, 78, and 41 min arc, respectively. However, statistical analysis showed no significant influence of eccentricity. The effect of luminance on the extent of peripheral contour interaction also was either insignificant or very small.

As the stimulus and background luminances are reduced, larger letters are required to achieve the fixed criterion value of percent correct letter identification in the absence of any flanking contours. As our results show that the extent of both foveal and peripheral contour interaction (expressed in min arc) exhibits no dependence on the luminance, our study indicates that contour interaction does not scale with the size of the stimulus letter, in agreement with previous studies of contour interaction at the fovea (Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Siderov et al., 2013) and in the periphery (Simunovic & Calver, 2004), as well as with studies of peripheral crowding (Chung et al., 2001; Hariharan, Levi, & Klein, 2005; Pelli et al., 2004;

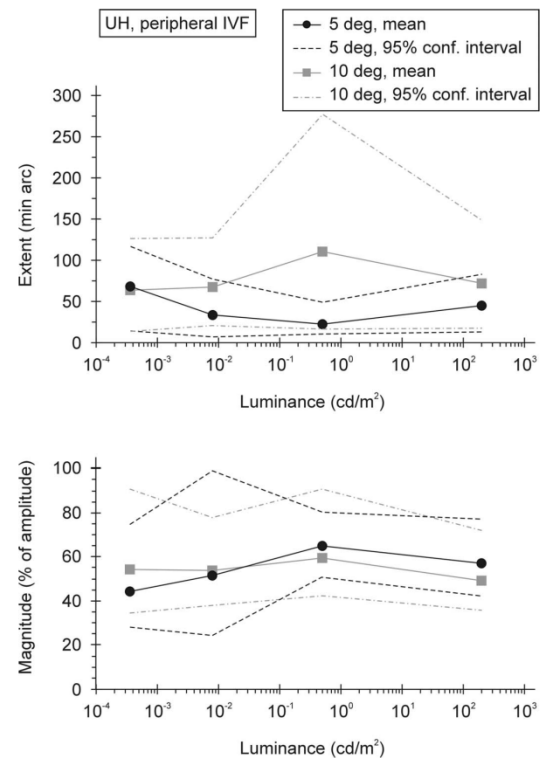


Figure 7. Mean values (symbols and solid lines) and 95% CI (dashed lines) for the extent (top) and magnitude (bottom) of peripheral contour interaction at 5° and 10° in the inferior visual field (IVF) for the observers at UH plotted as a function of luminance.

Tripathy & Cavanagh, 2002). Thus, our results support the contention that, like peripheral crowding, neither foveal nor peripheral contour interaction can be explained on the basis of lateral masking, which would predict that the extent of contour interaction should scale with the target size (Chung et al., 2001; Danilova & Bondarko, 2007; Ehrt & Hess, 2005; Nandy & Tjan, 2007). Moreover, if the extent of contour interaction were to scale with the target size, then the extent expressed as a percentage of the letter size should remain approximately the same. Our results, recomputed in terms of a percentage of the target-letter size, show a mean peripheral extent of contour interaction that varies from 40% to 216% of letter size for the PU data and from 73% to 368% of the letter size for the UH data.

As discussed above, most crowding studies specified the flanker-to-target separation as center-to-center, whereas most contour-interaction studies, including

ours, expressed separation as edge-to-edge. Because the extent of peripheral crowding and contour interaction remain approximately constant across target size only when the appropriate metric (center-to-center and edge-to-edge, respectively) is used to express the flanker-to-target separation (e.g., Tripathy & Cavanagh, 2002; Simunovic & Calver, 2004), the measure of separation appears to be closely linked with the basic mechanism of each phenomenon. This observation suggests, in agreement with other data (Marten-Ellis & Bedell, 2015), that different neural mechanisms underlie peripheral crowding and peripheral contour interaction.

A number of authors suggested that contour interaction results from the antagonistic neural interactions between stimuli that are imaged within a common neural receptive field (Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Flom, Weymouth, & Kahneman, 1963; Latham & Whitaker, 1996; Wolford & Chambers, 1984). Based on psychophysical data that contour interaction persists for dichoptically presented targets and flanking bars (Flom, Heath, & Takashi, 1963), it is assumed that the relevant neural interaction occurs at the lateral-geniculate nucleus or, more likely, in cortical area V1 or later. Some neurophysiological studies showed a significant diminution of surround antagonism in receptive fields at the level of the lateral-geniculate nucleus (Kaplan et al., 1979; Ramoa et al., 1985; Virsu et al., 1977; Wróbel, 1981) under low luminance. Other studies of the lateral-geniculate nucleus and visual cortex found persistence of the antagonistic surround at low luminance levels (Bisti, Clement, Maffei, & Mecacci, 1977; Maffei & Fiorentini, 1972; Wiesel & Hubel, 1966). The apparent disagreement between these reports may be explained by the observation that the surround effect falls off only with respect to a cell's absolute detection threshold, but remains present for suprathreshold conditions (Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966). This explanation corresponds with our results<sup>1</sup> as elaborated in the following paragraph.

Retinal ganglion and lateral geniculate cells as well as the neurons in area V1 at small eccentricities (up to  $\sim 2^\circ$ ) receive the majority of their input from cones, whereas peripheral receptive fields receive both rod and cone inputs, with the contribution of rods rising sharply with eccentricity (Duffy & Hubel, 2007; Wikler, Williams, & Rakic, 1990). Because the cone threshold corresponds to a mesopic light level, the antagonistic mechanism of foveal receptive fields should be diminished at low mesopic luminances and the magnitude of foveal contour interaction should decrease, as we observed (see also Bedell et al., 2013; Takahashi, 1968). On the contrary, as all of the luminances tested in our experiment represent suprathreshold conditions for rods (more than 2 log units above the absolute scotopic

threshold of  $10^{-6}$  cd/m<sup>2</sup>), we can suppose that the antagonistic surround of peripheral receptive fields persists for the luminances used in this study. Persistence of the antagonistic receptive field surround as the luminance of a nonfoveal target decreases from photopic to a dim scotopic level would be consistent with the only minor changes in the magnitude of contour interaction that we observed for peripheral viewing.

Whereas the magnitude of surround antagonism is reduced at near-threshold light levels, the basic architecture of lateral geniculate and cortical neural receptive fields, including their diameter, has been reported to remain unchanged during dark adaptation (e.g., Bisti et al., 1977; Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966). This observation is in agreement with the roughly unchanged extent of contour interaction that we observed for the wide range of foveal and peripheral luminances tested in this study. Moreover, the substantial difference between the foveal and peripheral extent of contour interaction corresponds with properties of the receptive fields in the primary visual cortex, as reported for example by Duffy and Hubel (2007).

According to Bouma (1970), the extent of interaction in crowding should be approximately one half of the tested eccentricity. Hence, Bouma's "law" implies that the extent of crowding should be  $2.5^\circ$ – $3^\circ$  at eccentricities of  $5^\circ$  and  $6^\circ$ , and  $5^\circ$ – $6^\circ$  at eccentricities of  $10^\circ$  and  $12^\circ$ . However, the maximum extent of contour interaction that we observed is on the order of  $1.3^\circ$ . A similar departure from Bouma's law was reported by Wolford and Chambers (1984), who reported that the mean extent of contour interaction was approximately  $0.24^\circ$  at an eccentricity of  $2^\circ$  and  $0.8^\circ$  at an eccentricity of  $5^\circ$ . The differences between the extent of interaction reported by Bouma (1970) and our observations may be attributable to the different interaction effects that were studied—contour interaction in our case and crowding in Bouma's investigation. Comparison of our results with those obtained in studies of peripheral crowding (Chung et al., 2001; Pelli et al., 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) indeed shows that the extent of peripheral crowding is much larger than the extent of contour interaction. For example, Tripathy and Cavanagh (2002) reported that the extent of crowding is about  $3^\circ$  (center-to-center) at an eccentricity  $9.2^\circ$ . If we apply the same definition used by Tripathy and Cavanagh (2002) to define the extent of interaction for eccentricities of  $10^\circ$  and  $12^\circ$ , the mean extent (averaged across subjects) of contour interaction based on our data does not exceed 80 min arc (center-to-center) or 24 min arc (edge-to-edge).

A recent study by Marten-Ellis and Bedell (2015) reported that the extent of contour interaction is approximately  $4\times$  smaller than the extent of crowding at  $5^\circ$  in the inferior field. In this study, edge-to-edge separation was used to quantify the flanker-to-target



separations for both types of interaction. Based on the results of Levi, Hariharan and Klein (2002), peripheral contour interaction (i.e., using bar-like flankers) should have an extent of 0.1-fold of eccentricity at 5° and 10°. In contrast, our results show no significant dependence on eccentricity. In the Levi, Hariharan, et al. (2002) study, flanker-to-target separation was measured from the center of the flanker to the center of the adjacent limb of the central letter target. If we consider our results in terms of the separation between the center of the flanker and the center of the adjacent limb of the central letter target, the extents of contour interaction that we measured for different eccentricities should change relatively little, due to the relatively small width of the flanking bars and the letter strokes our stimuli (e.g., the extent of contour interaction in the PU photopic data for 6° and 12° would change from 28 and 24 min arc to 30 and 29 min arc, respectively). Thus, the measure of flanker-to-target separation is not the reason for the difference in extents found by Levi, Hariharan, et al. (2002) and the present study. A relevant factor could be the design of flanking bars and letter strokes. Whereas we used compact bars and letter strokes, both of high contrast, Levi, Hariharan, et al. (2002) constructed their stimuli from more distributed Gabor or Gaussian patches.

The only previous study to investigate contour interaction using scotopic targets reported a *maximum* extent of interaction (edge-to-edge, using Tripathy & Cavanagh's formula to determine the extent) of 0.6°, or 36 min arc, at an eccentricity of 10° (Simunovic & Calver, 2004). The *average* extent reported by Simunovic and Calver (2004) was approximately 0.2°, or 12 min arc. For comparison (using Tripathy's & Cavanagh's definition of extent), we obtained an average scotopic extent of 12 min arc at 10° and 16 min arc at 12° eccentricity. Simunovic and Calver (2004) compared their scotopic results to data from studies of photopic peripheral crowding (see above) and concluded that the extent of interaction is substantially reduced by dark adaptation. Our data show that the extent of peripheral contour interaction exhibits little variation over a 6-log unit change in background luminance, suggesting that the difference in extent noted by Simunovic and Calver (2004) resulted from an unfortunate comparison between (scotopic) contour interaction and (photopic) crowding.

*Keywords:* contour interaction, crowding effect, luminance, scotopic, photopic, mesopic, peripheral vision

## Acknowledgments

This research was supported by Grants IGA\_PrF\_2016\_015, IGA\_PrF\_2017\_003 and

IGA\_PrF\_2018\_007 from the Faculty of Science of Palacky University, Olomouc, Czech Republic, and by short-term training grant T35 EY07088 and Core Center grant P30 EY07551 from the National Eye Institute.

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Lenka Musilová.

Email: musilova@optics.upol.cz.

Address: Palacky University Olomouc, Department of Optics, Czech Republic.

## Footnote

<sup>1</sup> An alternative explanation is that the mechanism of contour interaction differs in the fovea and periphery. For example, whereas foveal contour interaction may result from the antagonistic receptive-field mechanism discussed above, the unchanged magnitude of peripheral contour interaction as luminance decreases could signify the operation of a different, or an auxiliary mechanism.

## References

- Barlow, H. B., Fitzhugh, R., & Kuffler, S. W. (1957). Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. *Journal of Physiology*, *137*, 338–354.
- Bedell, H. E., Siderov, J., Waugh S. J., Zemanová, R., Pluháček, F., & Musilová, L. (2013). Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances. *Vision Research*, *89*, 90–95.
- Bisti, S., Clement, R., Maffei, L., & Mecacci, L. (1977). Spatial frequency and orientation tuning curves of visual neurons in the cat: Effects of mean luminance. *Experimental Brain Research*, *27*, 335–345.
- Bouma, H. (1970, April 11). Interaction effects in parafoveal letter recognition. *Nature*, *226*, 177–178.
- Chung, S. T. L., Levi, D. M., & Legge, G. E. (2001). Spatial-frequency and contrast properties of crowding. *Vision Research*, *41*, 1833–1850.
- Cleland, B. G., & Enroth-Cugell, C. (1968). Quantitative aspects of sensitivity and summation in the cat retina. *Journal of Physiology*, *198*, 17–38.
- Danilova, M. V., & Bondarko, V. M. (2007). Foveal contour interactions and crowding effects at the resolution limit of the visual system. *Journal of Vision*, *7*(2):25, 1–18, <https://doi.org/10.1167/7.2.25>. [PubMed] [Article]

- Davison, A. C., & Hinkley, D. V. (2003). *Bootstrap methods and their applications*. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-57471-4.
- Derrington, A. M., & Lennie, P. (1982). The influence of temporal frequency and adaptation level on receptive field organization of retinal ganglion cells in cat. *Journal of Physiology*, 333, 343–366.
- Duffy, K. R., & Hubel, D. H. (2007). Receptive field properties of neurons in the primary visual cortex under photopic and scotopic lighting conditions. *Vision Research*, 47, 2569–2574.
- Ehrt, O., & Hess, R. F. (2005). Foveal contour interaction: Detection and discrimination. *Journal of the Optical Society of America A*, 22(2), 209–216.
- Flom, M. C. (1991). Contour interaction and the crowding effect. *Problems in Optometry*, 3(2), 237–257.
- Flom, M. C., Heath, G. G., & Takahashi, E. (1963, November 15). Contour interaction and visual resolution: contralateral effects. *Science*, 142, 979–980.
- Flom, M. C., Weymouth, F. W., & Kahneman, D. (1963). Visual resolution and contour interaction. *Journal of the Optical Society of America*, 53, 1026–1032.
- Hariharan, S., Levi, D. M., & Klein, S. A. (2005). “Crowding” in normal and amblyopic vision assessed with Gaussian and Gabor C’s. *Vision Research*, 45, 617–633.
- Herzog, M. H., & Manassi, M. (2015). Uncorking the bottleneck of crowding: A fresh look at object recognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 86–93.
- Hess, R. F., Dakin, S. C., & Kapoor, N. (2000). The foveal “crowding” effect: Physics or physiology? *Vision Research*, 40, 365–370.
- Kaplan, E., Marcus, S., & So, Y. T. (1979). Effects of dark adaptation on spatial and temporal receptive fields in cat lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, 294, 561–580.
- Kooi, F. L., Toet, A., Tripathy, S. P., & Levi, D. M. (1994). The effect of similarity and duration on spatial interaction in peripheral vision. *Spatial Vision*, 8(2), 255–279.
- Latham, K., & Whitaker, D. (1996). Relative roles of resolution and spatial interference in foveal and peripheral vision. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 16(1), 49–57.
- Levi, D. M., Hariharan, S., & Klein, S. A. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in amblyopic vision. *Vision Research*, 42, 1379–1394.
- Levi, D. M., Klein, S. A., & Hariharan, S. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in foveal vision: Foveal crowding is simple contrast masking. *Journal of Vision*, 2(2):2, 140–166, <https://doi.org/10.1167/2.2.2>. [PubMed] [Article]
- Maffei, L., & Fiorentini, A. (1972). Retinogeniculate convergence and analysis of contrast. *Journal of Neurophysiology*, 35, 65–72.
- Marten-Ellis, S. M., & Bedell, H. E. (2015). Do different mechanisms mediate contour interaction and crowding in the fovea and visual periphery? *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 56, 2213.
- Matteucci, P., Maraini, G., & Peralta, S. (1963). Modifications de la difficulté de séparation dans l’œil amblyope strabique à luminance mésopique. [Modifications in the difficulty of separation of the amblyopic and strabismic eye, under mesopic luminance.] *Archives d’Ophthalmologie*, 23, 655–658.
- Muller, J. F., & Dacheux, R. F. (1997). Alpha ganglion cells of the rabbit retina lose antagonistic surround responses under dark adaptation. *Visual Neuroscience*, 14, 395–401.
- Nandy, A. S., & Tjan, B. S. (2007). The nature of letter crowding as revealed by first- and second-order classification images. *Journal of Vision*, 7(2):5, 1–26, <https://doi.org/10.1167/7.2.5>. [PubMed] [Article]
- Peichl, L., & Wässle, H. (1983). The structural correlate of the receptive field centre of alpha ganglion cells in the cat retina. *Journal of Physiology*, 341, 309–324.
- Pelli, D. G., Palomares, M., & Majaj, N. J. (2004). Crowding is unlike ordinary masking: Distinguishing feature integration from detection. *Journal of Vision*, 4(12):12, 1136–1169, <https://doi.org/10.1167/4.12.12>. [PubMed] [Article]
- Pelli, D. G., & Tillman, K. (2008). The uncrowded window of object recognition. *Nature Neuroscience*, 11(10), 1129–1135.
- Ramo, A. S., Freeman, R. D., & Macy, A. (1985). Comparison of response properties of cells in the cat’s visual cortex at high and low luminance levels. *Journal of Neurophysiology*, 54, 61–72.
- Rashal, E., & Yeshurun, Y. (2014). Contrast dissimilarity effects on crowding are not simply another case of target saliency. *Journal of Vision*, 14(6):9, 1–12, <https://doi.org/10.1167/14.6.9>. [PubMed] [Article]
- Rodieck, R. W., & Stone, J. (1965). Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells. *Journal of Neurophysiology*, 28, 833–849.
- Siderov, J., Waugh, S. J., & Bedell, H. E. (2013). Foveal

- contour interaction for low contrast acuity targets. *Vision Research*, 77, 10–13.
- Siderov, J., Waugh, S. J., & Bedell, H. E. (2014). Foveal contour interaction on the edge: Response to “letter to the editor” by Drs. Coates and Levi. *Vision Research*, 96, 145–148.
- Simunovic, M. P., & Calver, R. (2004). Crowding under scotopic conditions. *Vision Research*, 44, 963–969.
- Takahashi, E. S. (1968). Effects of flanking contours on visual resolution at foveal and near-foveal loci. (Doctoral thesis, School of Optometry, University of California, Berkeley, CA).
- Toet, A. & Levi, D. M. (1992). The two-dimensional shape of spatial interaction zones in the parafovea. *Vision Research*, 32, 1349–1357.
- Tripathy, S. P., & Cavanagh, P. (2002). The extent of crowding in peripheral vision does not scale with target size. *Vision Research*, 42, 2357–2369.
- Virsu, V., Lee, B., & Creutzfeldt, O. D. (1977). Dark adaptation and receptive field organization of cells in the cat lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 27, 35–50.
- Wiesel, T. N., & Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 29, 1115–1156.
- Wikler, K. C., Williams, R. W., & Rakic, P. (1990). Photoreceptor mosaic: Number and distribution of rods and cones in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 297(4), 499–508.
- Wolford, G. & Chambers, L. (1984). Contour interaction as a function of retinal eccentricity. *Perception & Psychophysics*, 36, 457–460.
- Wróbel, A. (1981). Light level induced reorganization of cat's lateral geniculate nucleus receptive fields: A spatiotemporal study. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 41(5), 447–466.



Contents lists available at ScienceDirect

Vision Research

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/visres](http://www.elsevier.com/locate/visres)

## Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances

Harold E. Bedell<sup>a,\*</sup>, John Siderov<sup>b</sup>, Sarah J. Waugh<sup>b</sup>, Romana Zemanová<sup>c</sup>, František Pluháček<sup>c</sup>, Lenka Musilová<sup>c</sup><sup>a</sup> College of Optometry & Center for Neuro-Engineering and Cognitive Science, University of Houston, Houston, TX 77204-2020, USA<sup>b</sup> Department of Vision & Hearing Sciences, Anglia Ruskin University, Cambridge CB1 1PT, United Kingdom<sup>c</sup> Department of Optics, Palacky University, Olomouc, Czech Republic

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 23 March 2013

Received in revised form 26 June 2013

Available online 20 July 2013

## Keywords:

Contour interaction

Crowding

Visual acuity

Luminance

## ABSTRACT

Single-letter visual acuity is impaired by nearby flanking stimuli, a phenomenon known as contour interaction. We showed previously that when foveal acuity is degraded by a reduction of letter contrast, both the magnitude and angular spatial extent of foveal contour interaction remain unchanged. In this study, we asked whether contour interaction also remains unchanged when foveal visual acuity is degraded by a reduction of the target's background luminance.

Percent correct letter identification was measured for isolated, near-threshold black Sloan letters and for letters surrounded by 4 flanking bars in 10 normal observers, 5 at Anglia Ruskin University, UK (ARU) and 5 at Palacky University, Czech Republic (PU). A stepwise reduction in the background luminance over 3 log units resulted in an approximately threefold increase in the near-threshold letter size. At each background luminance, black flanking bars with a width equal to 1 letter stroke were presented at separations between approximately 0.45 and 4.5 min arc (ARU) or 0.32 and 3.2 min arc (PU).

The results indicate that the angular extent of contour interaction remains unchanged at approximately 4 min arc at all background luminances. On the other hand, the magnitude of contour interaction decreases systematically as luminance is reduced, from approximately a 50% reduction to a 30% reduction in percent correct. The constant angular extent and decreasing magnitude of contour interaction with a reduction of background luminance suggest foveal contour interaction is mediated by luminance-dependent lateral inhibition within a fixed angular region.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

## 1. Introduction

Contour interaction is the reduction of performance on visual spatial tasks, such as letter acuity, that results from the presence of nearby flanking contours. Across observers, the lateral extent of contour interaction generally is scaled in proportion to the observer's visual acuity (Flom, Weymouth, & Kahneman, 1963; Hess & Jacobs, 1979; Simmers et al., 1999; Stuart & Burian, 1962; for exceptions see Hess et al., 2001). Within observers, the extent of contour interaction increases from the fovea to the peripheral retina, more rapidly than the worsening of non-foveal visual acuity (Bouma, 1970; Hess et al., 2000; Jacobs, 1979; Latham & Whitaker, 1996; Leat, Li, & Epp, 1999; Toet & Levi, 1992). However, recent studies demonstrate that the extent of contour interaction measured at a specific retinal location does not scale with the size of the target, but remains essentially fixed (Danilova & Bondarko, 2007; Pelli, Palomares, & Majaj, 2004; Siderov, Waugh, & Bedell,

2013; Tripathy & Cavanagh, 2002). For example, Siderov et al. demonstrated that the lateral extent of foveal contour interaction, expressed in units of min arc, remains the same for targets of high and low contrast, for which foveal acuity differs by up to 2.5 times (0.4 log units). This study showed also that the magnitude of foveal contour interaction, i.e., the maximum reduction in percent correct letter identification compared to the condition with no flanking targets, remains the same for high- and low-contrast acuity targets.

The purpose of the present study was to examine how the magnitude and extent of contour interaction depend on the luminance of a foveal acuity target. Although acuity is highly dependent on target luminance (e.g., Mandelbaum & Sloan, 1947; Shlaer, 1937), the influence of luminance on contour interaction has hardly been addressed. Takahashi (1968) measured foveal contour interaction using a two-line resolution task. Her results for one observer revealed a decrease in the magnitude of contour interaction but no change in its angular extent, as the luminance was reduced from 178 to 1.3 mL (567–4.1 cd/m<sup>2</sup>). Matteucci, Maraini, and Peralta (1963) reported that the magnitude of 'separation difficulty' in amblyopic eyes, measured as the difference in visual acuity for lines of letters on a chart compared to isolated optotypes, is small-

\* Corresponding author. Address: College of Optometry, 505 J. Davis Armistead Building, University of Houston, Houston, TX 77204-2020, USA. Fax: +1 713 743 2053.

E-mail address: [HBedell@Optometry.uh.edu](mailto:HBedell@Optometry.uh.edu) (H.E. Bedell).



ler for acuity charts presented at a mesopic (2 lux) compared to a photopic (120 lux) level of illuminance. Simunovic and Calver (2004) assessed contour interaction for scotopic Landolt C targets that were presented at an eccentricity of 10 deg. They found that contour interaction for different sized targets (range  $\approx$  1.2–1.9 deg) occurs within an approximately fixed spatial extent, on the order of 0.25 deg. Simunovic and Calver noted that this value is smaller than the extent of contour interaction that has been reported using peripheral photopic targets (e.g., Bouma, 1970; Jacobs, 1979; Tripathy & Cavanagh, 2002), but did not present comparison data for their subjects using other target luminances.

Our study examined the extent and magnitude of contour interaction produced by flanking bars on dark Sloan letters, presented at the fovea for a range of background luminances. Similar experiments were conducted concurrently at Anglia Ruskin University, Cambridge, UK (ARU) and at Palacky University, Olomouc, Czech Republic (PU). The results of both experiments indicate that the lateral extent of foveal contour interaction remains unchanged, but the magnitude of contour interaction decreases systematically as the background luminance of the acuity target is reduced.

## 2. Methods

A total of 10 observers participated in this study, 5 at ARU (3 female and two male, age range = 21–64 years old) and 5 at PU (5 women, age range = 22–24 years old). All of the observers had normal eye movement control, were free from ocular pathology, and had better than 6/6 corrected visual acuity in each eye. The research was conducted in accordance with the tenets of the Declaration of Helsinki. Appropriate institutional review board approval was obtained at each institution and written informed consent was obtained from each observer before participation. When required, the observers wore appropriate lens correction during testing.

The methods used in both labs were similar to those described previously by Siderov, Waugh, and Bedell (2013). Dark Sloan letters (C D H K N O R S V Z) with a Weber contrast of  $\approx$  89% were presented one at a time on a bright background, either in isolation or surrounded by 4 flanking bars with the same contrast, length, and stroke width as the surrounded letter. The stimuli were generated using Test Chart 2000Pro software (Thomson Software Solutions, Herts, UK) and displayed on a PC monitor. The display monitor at ARU measured 19 inches diagonally, with  $1024 \times 768$  pixel resolution, a refresh rate of 100 Hz, and an unattenuated luminance of  $108 \text{ cd/m}^2$ . A 22-in. monitor was used at PU, with  $1680 \times 1050$  pixel resolution, a frame rate of 60 Hz, and an unattenuated luminance of  $195 \text{ cd/m}^2$ . Ambient illumination in the experimental room at both experimental venues (produced primarily by luminance from the display monitor) remained dim. Testing was performed monocularly and each letter was presented until the observer made a verbal response.

Percent correct letter identification was determined in the absence of flanking bars and for 5 edge-to-edge separations between the letter and the surrounding flanking bars. The same 5 angular flanking separations were used for each observer for all background luminances, which spanned a range of 3 log units (see below). These letter-to-flanking-bar separations corresponded to 0.5,

1, 2, 3 and 5 stroke widths of the Sloan letters that were presented in the highest luminance condition, designated 0 ND. In the 0 ND condition, the letter size and viewing distance were selected for each observer to achieve approximately 80% correct when the letters were presented without flanking bars (range of angular letter sizes across observers = 3.2–4.75 min arc; range of viewing distances = 10–12 m). As the background luminance was reduced, the physical size of the targets on the display screen was increased to maintain approximately 80% correct identification in the no-flank condition. On average, a reduction of the background luminance by 3 log units (3 ND) required an increase in the angular letter size corresponding to 0.56 logMAR for the observers at ARU and 0.53 logMAR for the observers at PU (Table 1). Because of the increase in letter size as the background luminance was reduced, the edge-to-edge separations of the flanking bars at the lowest luminance, when expressed in multiples of the letter stroke width, were approximately 3.5 times smaller than the values listed above for the 0 ND condition (average values listed in Table 1).

For each observer, percent correct letter identification was determined from a total of 100–200 presentations per condition, presented in blocks of 25 for each combination of background luminance and flanking-bar separation. For all observers, the data for the 0 ND condition were collected first. The order of the other 3 background luminances varied pseudo-randomly among the observers tested at each site, with the trials for all 5 flanking-bar separations for one background luminance completed before the next luminance condition was begun. Observers were provided at least 10 min to adapt before the start of data collection at the two lowest luminance levels.

To vary the luminance of the acuity and background stimuli, the observers viewed through glass neutral density filters (Thorlabs; <http://www.thorlabs.com/>) with nominal values of 1, 2 and 3 ND, mounted in a pair of light-tight goggles that also included an opaque shield to occlude the non-viewing eye. The measured luminances of the background field without (0 ND) and with the neutral density filters (1, 2 and 3 ND) were 108, 12.1, 0.82 and  $0.09 \text{ cd/m}^2$  at ARU and 195, 19.7, 1.46 and  $0.21 \text{ cd/m}^2$  at PU. A difference between the testing conditions at the two institutions is that the observers at PU viewed the acuity targets through a 2.5 mm artificial pupil, whereas the observers at ARU viewed using their natural pupil. All observers were asked to centrally fixate the acuity targets at all luminance levels.

Because of the difference in the testing conditions, the percent correct letter-identification data obtained at ARU and PU were analyzed using separate repeated-measures ANOVAs. Where necessary, the levels of statistical significance reported in section 3, below, include a Huynh–Feldt correction for departures from sphericity.

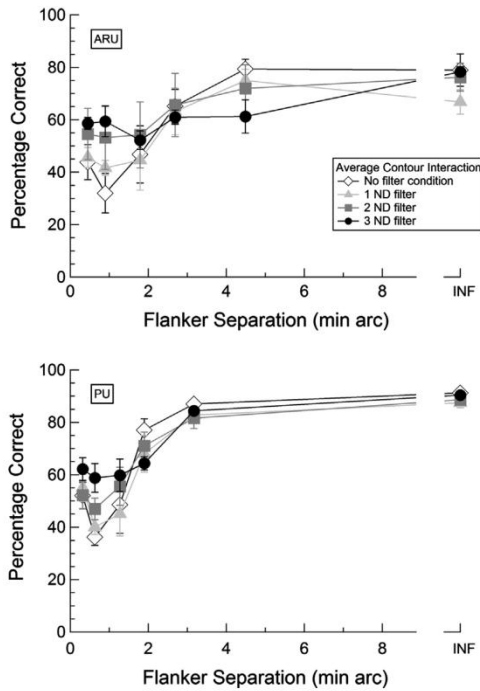
## 3. Results

The two panels of Fig. 1 show the average values of percent correct letter identification for the observers at ARU (top) and PU (bottom) as a function of the edge-to-edge flanking-bar separation in min arc. Contour interaction is revealed by the reduced values of percent correct for flank separations less than approximately

**Table 1**

Average letter sizes and minimum and maximum flanker separations (gaps) for each of the luminance conditions for the two groups of observers.

	ARU				PU			
	0 ND	1 ND	2 ND	3 ND	0 ND	1 ND	2 ND	3 ND
Average letter size (min arc)	4.5	5.4	9.1	14.5	3.2	3.2	4.6	11.0
Min gap size (% letter size)	10	8	5	3	10	10	7	3
Max gap size (% letter size)	100	83	50	31	100	100	69	29

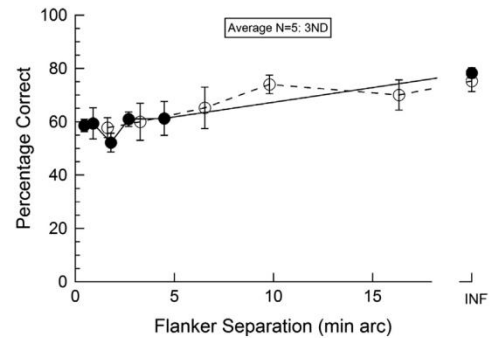


**Fig. 1.** Percentage correct responses averaged across the observers at Anglia Ruskin University (ARU, top) and Palacky University (PU, bottom) and plotted as a function of flanker separation in min arc for the 4 luminance conditions. Error bars represent  $\pm 1$  SE. Data at 'INF' on the abscissa represent the unflanked condition.

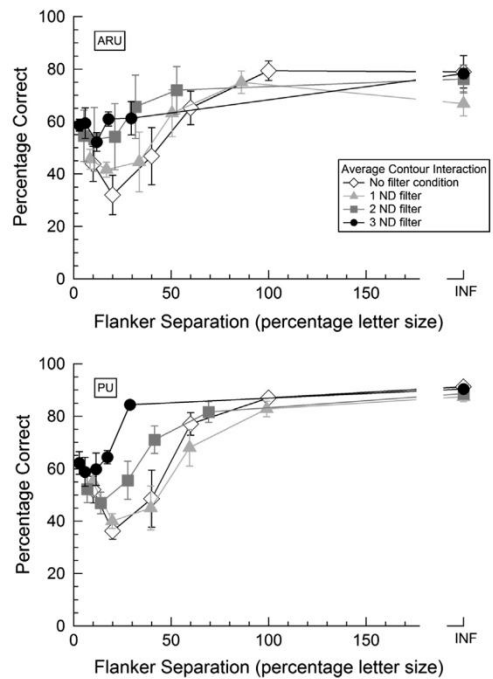
3–4.5 min arc. A significant main effect of separation exists in both data sets (for the ARU data,  $F_{df=5,20} = 17.61$ ,  $p = 0.0021$ ; for the PU data,  $F_{df=5,20} = 47.88$ ,  $p = 1.1 \times 10^{-8}$ ). Although there is no main effect of background luminance, the interaction between luminance and flank separation is significant for both groups of observers (for the ARU data,  $F_{df=15,60} = 3.97$ ,  $p < 0.0001$ ; for the PU data,  $F_{df=15,60} = 2.89$ ,  $p = 0.0018$ ). This interaction reflects a systematic reduction in the *magnitude* of contour interaction as the background luminance is reduced. Specifically, in the 0 ND condition, the introduction of flanking bars produced a maximum reduction of percent correct letter identification from 79% to 32% (ARU) and from 91% to 36% (PU). In contrast, the maximum reduction of percent correct in the 3 ND luminance condition was only from 78% to 52% (ARU) and from 90% to 59% (PU).

Recall that the flanking bars were presented at the same angular separations from the acuity target for all background luminances. It is therefore possible that a larger magnitude of contour interaction would be found for low luminance condition if the range of flank-to-target separations were increased. To address this possibility, the 5 observers from ARU were re-tested using acuity targets with a background luminance of  $0.09 \text{ cd/m}^2$  and edge-to-edge separations of the flanking bars equal to 0.5, 1, 2, 3 and 5 stroke widths; i.e., between approximately 3.3 and 16.3 min arc, averaged across observers. The resulting variation in percent correct is in close agreement with the data for the 3 ND luminance condition in Fig. 1A. As shown in Fig. 2, the magnitude of contour interaction for low-luminance foveal targets remains small for the entire range of flanking-bar separations that were tested.

Whereas the magnitude of contour interaction decreases when the background luminance of the acuity targets is reduced, Fig. 1 illustrates that the lateral *extent* of contour interaction, in min



**Fig. 2.** Percentage correct responses averaged across observers at Anglia Ruskin University and plotted as a function of flanker separation for the 3 ND luminance condition. Filled symbols replot the data for this luminance condition from the top panel of Fig. 1. Unfilled symbols show the results for flanker separations equal to 10%, 20%, 40%, 60% and 100% of the letter size. As in Fig. 1, the error bars represent  $\pm 1$  SE and 'INF' on the abscissa indicates the unflanked condition.



**Fig. 3.** Percentage correct responses averaged across the observers at Anglia Ruskin University (ARU, top) and Palacky University (PU, bottom) for the 4 luminance conditions re-plotted from Fig. 1, with flanker separation expressed as a percentage of the letter size. Error bars represent  $\pm 1$  SE. Data at 'INF' on the abscissa represent the unflanked condition.

arc, remains essentially unchanged. For example, in the PU data percent correct letter identification for a flanking-bar separation of 3.2 min arc is similar to that obtained using unflanked letters at all 4 background luminances. A comparable result is evident in the data from ARU, except that the percent correct letter identification for a background luminance of  $0.09 \text{ cd/m}^2$  is slightly poorer when the average flanking-bar separation is 4.5 min arc than in the unflanked condition. If the data in Fig. 1 are replotted with the flanking-bar separations expressed as multiples of the letter-



stroke width, it is clear that the extent of contour interaction does not scale with the size of the threshold acuity target (Fig. 3).

Previous reports demonstrated that letter confusions can differ for crowded vs. uncrowded testing conditions (Liu & Arditi, 2001; Wolford & Hollingsworth, 1974). We therefore investigated whether unique letter confusions occurred when the flanking bars were present in our low- and high-luminance background conditions. Specifically, we constructed letter-confusion matrices to compare the observers' responses in the 0 and 3 ND conditions for letter presentations without flanking bars and when the letter-to-flanking-bar separation was ~0.8 min arc, i.e., the condition that produced the greatest magnitude of contour interaction. Fig. 4 presents confusion matrices based on 1000 letter presentations for these 4 conditions, constructed by averaging the responses of the observers at ARU and PU. In each matrix, the rows specify the letter that was presented and the columns indicate the proportion of the aggregate responses corresponding to each of the 10 possible Sloan letters. As expected, the highest values in each matrix fall principally along the main diagonal, which gives the proportion of trials on which the observers correctly reported each letter. Values off the main diagonal represent letter confusions, which are color coded from light blue to pink to represent low vs. high proportions of confusions. The blank cells in each matrix indicate combinations of presented letters and responses for which no confusions occurred.

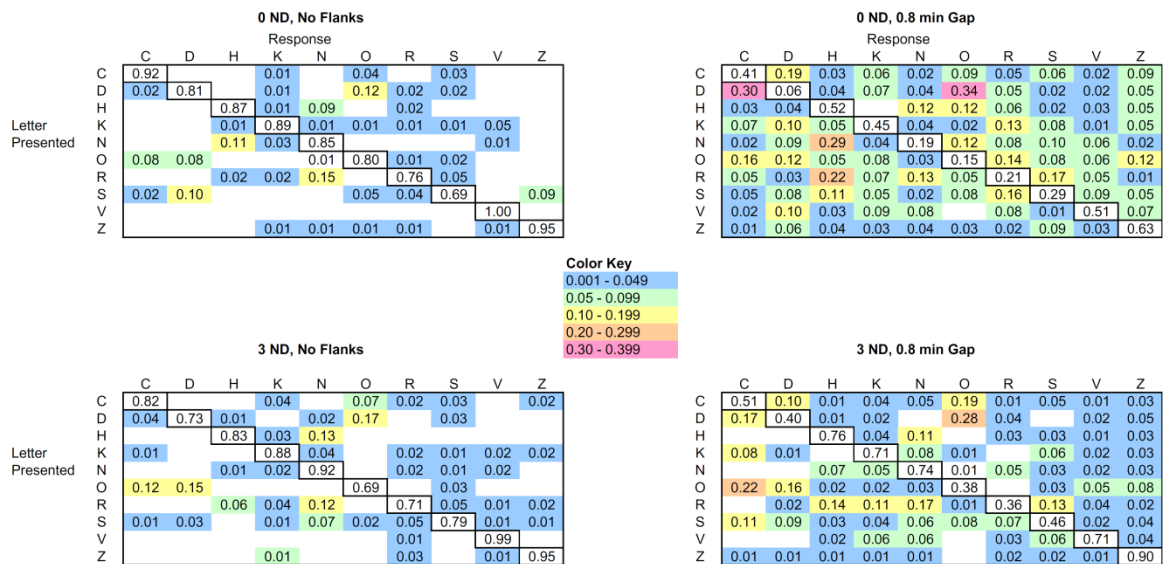
It is clear that the confusion matrices for the 0 and 3 ND conditions without flanking bars are similar. On the other hand, when flanking bars are presented at a separation of ~0.8 min arc, the matrix for 0 ND condition includes a number of letter confusions that did not occur in the absence of flanking bars, e.g., responses of "D" for C, "O" for H, "D" for K, "O" for R, "Z" for O, "H" for S, and "V" for D. Some of these unique confusions, such as "D" for C and "H" for S, may be accounted for by the overall increase in the number of response errors that occurs when nearby flanking bars are introduced. However, some of these other confusions, such as "O" for R, "Z" for O, and "V" for D, are not typical miscalls and may result

from interactions between the test letter and the flanking bars (Liu & Arditi, 2001). The confusion matrix obtained in the 3 ND condition with flanking bars at a separation of 0.8 min arc appears to be intermediate between the matrix in the 0 ND condition with flanking bars, and the confusion matrices generated in the absence of flanking bars.

#### 4. Discussion

The similar extent of contour interaction for foveal acuity targets with different background luminances is consistent with previous reports that the lateral extent of foveal contour interaction occurs within a fixed angular extent, regardless of the size of the acuity target (Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh, & Bedell, 2013). For example, Siderov et al. demonstrated that the extent of contour interaction for high- and low-contrast Sloan letters remains between 3 and 5 min arc, despite a 0.4 logMAR difference in the size of the high- and low-contrast acuity targets. Similarly, for targets presented at a fixed eccentricity from the fovea, the extent of contour interaction or crowding was reported to be essentially independent of the target size (Chung, Levi, & Legge, 2001; Hariharan, Levi, & Klein, 2005; Pelli, Palomares, & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002). These results indicate that the lateral extent of contour interaction does not scale with the size of the acuity target and suggest that this extent is a property of the specific retinal location tested. An implication of this result is that the tight relationship between the acuity threshold and the extent of crowding that occurs, for example, when the retinal location of the acuity stimulus is changed (Latham & Whitaker, 1996; Toet & Levi, 1992) breaks down when visual acuity at a single retinal location is altered by varying the parameters of the stimulus.

In contrast to the constant lateral extent of foveal contour interaction, the data presented here show clearly that the magnitude of contour interaction decreases systematically as the background



**Fig. 4.** Letter confusion matrices for the 0 and 3 ND luminance conditions (top and bottom, respectively), without flanking bars (left) and with flanking bars at a separation of ~0.8 min arc (right). Each matrix was constructed by averaging the proportions of responses made by the observers at ARU and PU for each of the 10 presented Sloan letters. Blank cells indicate that the specified letter-response combination did not occur. Color coding of the values in the off-diagonal cells indicates relatively low (blue) to high (pink) proportions of the individual letter confusions.

luminance of the acuity target is reduced. This result is consistent with the limited previous observations about the magnitude of contour interaction at different luminances, made by Takahashi (1968) and Matteucci, Maraini, and Peralta (1963). The reduced magnitude of contour interaction found at low luminance cannot be attributed to the change in visual acuity when luminance is decreased, as Siderov, Waugh, and Bedell (2013) showed that a similar reduction of foveal visual acuity, produced by reducing the letter contrast, leaves the magnitude of contour interaction unchanged.

Two competing explanations for contour interaction dominate current research. The first is that the spatial frequency components of the flanking bar stimuli are responsible for contour interaction by reducing the detectability of critical spatial frequency components in the target (Hess, Dakin, & Kapoor, 2000; Hess et al., 2000; Levi, Klein, & Hariharan, 2002). As pointed out previously (Chung, Levi, & Legge, 2001; Danilova & Bondarko, 2007; Simunovic & Calver, 2004), this explanation predicts that the extent of contour interaction should scale with the size of the acuity target. However, both the present and previous results indicate that scaling is not observed when the size of the acuity target changes, either in foveal (Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh, & Bedell, 2013) or non-foveal (Pelli, Palomares, & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) vision. A second explanation, used to account primarily for the contour interaction at non-foveal retinal locations, is that the features comprising the target and flanks are grouped inappropriately, such that the visual features of the flanking targets are assigned incorrectly to the acuity stimulus (Dakin et al., 2010; Freeman, Chakravarthi, & Pelli, 2012; Greenwood, Bex, & Dakin, 2009, 2010) and vice versa (Zhang et al., 2012). In the current study, changes in the background luminance should have exerted comparable effects on the visibility of the acuity targets and surrounding flanking bars. Although an inappropriate-grouping explanation can account for some aspects of non-foveal crowding, it is difficult to see why an inappropriate grouping of letters and flanking bars should decrease when the background luminance is reduced. The grouping explanation therefore provides no ready explanation for our observation that the magnitude of foveal contour interaction is reduced substantially at low luminance.

A number of investigators favored an explanation for contour interaction based on antagonistic neural interactions between stimuli that are imaged within a common neural receptive field (Flom, Weymouth, & Kahneman, 1963; Latham & Whitaker, 1996; Wolford & Chambers, 1984). The observation that contour interaction occurs under dichoptic viewing conditions, i.e., when the acuity target is presented to one eye and flanking bars are presented to the other eye (Flom, Heath, & Takahashi, 1963; Kooi et al., 1994; Taylor & Brown, 1972) indicates that these interactions can occur at the level of the visual cortex. It is well known that the contribution of the antagonistic retinal receptive-field surround to the output of a retinal ganglion cell decreases during dark adaptation (Powers & Green, 1990). Although an initial report suggested that the receptive field surround of retinal ganglion cells disappears during dark adaptation, leading to an effective increase in the receptive-field diameter (Barlow, Fitzhugh, & Kuffler, 1957), subsequent studies concluded that the effect of dark adaptation is to reduce the relative weighting of stimuli imaged within the receptive-field surround compared to the center, without any change in the receptive field dimensions (Cleland & Enroth-Cugell, 1968; Derrington & Lennie, 1982). A reduction in the relative weighting of the receptive-field surround compared to the center has been shown to occur also during dark adaptation in lateral-geniculate (Kaplan, Marcus, & So, 1979; Virsu, Lee, & Creutzfeldt, 1977) and cortical receptive fields (Ramo, Freeman, & Macy, 1985). Both the reduction in the magnitude of contour interaction and the

more-or-less fixed extent of interaction that we observed for dim foveal stimuli appear to be consistent with the changes in receptive-field structure that have been observed to occur at low light levels.

## Acknowledgments

We thank Yuzo Chino and Gopathy Purushothaman for helpful discussions. This research was supported in part by a grant from the Evelyn Trust, Cambridge, UK, a Leverhulme Visiting Professorship to Anglia Ruskin University, and Grant No. PrF-2012-014 from the Faculty of Science of Palacky University, Olomouc, Czech Republic.

## References

- Barlow, H. B., Fitzhugh, R., & Kuffler, S. W. (1957). Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. *Journal of Physiology*, *137*, 338–354.
- Bouma, H. (1970). Interaction effects in parafoveal letter recognition. *Nature*, *226*, 177–178.
- Chung, S. T. L., Levi, D. M., & Legge, G. E. (2001). Spatial frequency and contrast properties of crowding. *Vision Research*, *41*, 1833–1850.
- Cleland, B. G., & Enroth-Cugell, C. (1968). Quantitative aspects of sensitivity and summation in the cat retina. *Journal of Physiology*, *198*, 237–250.
- Dakin, S. C., Cass, J., Greenwood, J. A., & Bex, P. J. (2010). Probabilistic, positional averaging predicts object-level crowding effects with letter-like stimuli. *Journal of Vision*, *10*(10), 14, 1–16.
- Danilova, M. V., & Bondarko, V. M. (2007). Foveal contour interactions and crowding effects at the resolution limit of the visual system. *Journal of Vision*, *7*(2), 25, 1–18.
- Derrington, A. M., & Lennie, P. (1982). The influence of temporal frequency and adaptation level on receptive field organization of retinal ganglion cells in cat. *Journal of Physiology*, *333*, 343–366.
- Flom, M. C., Heath, G. C., & Takahashi, E. (1963). Contour interaction and visual resolution: Contralateral effects. *Science*, *142*, 979–980.
- Flom, M. C., Weymouth, F. W., & Kahneman, D. (1963). Visual resolution and contour interaction. *Journal of the Optical Society of America*, *53*, 1026–1032.
- Freeman, J., Chakravarthi, R., & Pelli, D. G. (2012). Substitution and pooling in crowding. *Attention, Perception & Psychophysics*, *74*, 379–396.
- Greenwood, J. A., Bex, P. J., & Dakin, S. C. (2009). Positional averaging explains crowding with letter-like stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, *106*, 13130–13135.
- Greenwood, J. A., Bex, P. J., & Dakin, S. C. (2010). Crowding changes appearance. *Current Biology*, *20*, 496–501.
- Hariharan, S., Levi, D. M., & Klein, S. A. (2005). "Crowding" in normal and amblyopic vision assessed with Gaussian and Gabor C's. *Vision Research*, *45*, 617–633.
- Hess, R. F., Dakin, S. C., & Kapoor, N. (2000). The foveal 'crowding' effect: Physics or physiology? *Vision Research*, *40*, 365–370.
- Hess, R. F., Dakin, S. C., Kapoor, N., & Tewfik, M. (2000). Contour interaction in the fovea and periphery. *Journal of the Optical Society of America A*, *17*, 1516–1524.
- Hess, R. F., Dakin, S. C., Tewfik, M., & Brown, B. (2001). Contour interaction in amblyopia: Scale selection. *Vision Research*, *41*, 2285–2296.
- Hess, R. F., & Jacobs, R. J. (1979). A preliminary report of acuity and contour interactions across the amblyope's visual field. *Vision Research*, *19*, 1403–1408.
- Jacobs, R. J. (1979). Visual resolution and contour interaction in the fovea and periphery. *Vision Research*, *19*, 1187–1195.
- Kaplan, E., Marcus, S., & So, Y. T. (1979). Effects of dark adaptation on spatial and temporal receptive fields in cat lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, *294*, 561–580.
- Kooi, F. L., Toet, A., Tripathy, S. P., & Levi, D. M. (1994). The effect of similarity and duration on spatial interaction in peripheral vision. *Spatial Vision*, *8*, 255–279.
- Latham, K., & Whitaker, D. (1996). Relative roles of resolution and spatial interference in foveal and peripheral vision. *Ophthalmic & Physiological Optics*, *16*, 49–57.
- Leat, S. J., Li, W., & Epp, K. (1999). Crowding in central and eccentric vision: The effects of contour interaction and attention. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, *40*(2), 504–512.
- Levi, D. M., Klein, S. A., & Hariharan, S. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in foveal vision: Foveal crowding is simple contrast masking. *Journal of Vision*, *2*(2), 140–166.
- Liu, L., & Arditi, A. (2001). How crowding affects letter confusion. *Optometry & Vision Science*, *78*, 50–55.
- Mandelbaum, J., & Sloan, L. L. (1947). Peripheral visual acuity. *American Journal of Ophthalmology*, *30*, 581–588.
- Matteucci, P., Maraini, G., & Peralta, S. (1963). Modifications de la difficulté de séparation dans l'œil amblyope strabique à luminance mésopique. *Archives d'Ophthalmologie*, *23*, 655–658.
- Pelli, D. G., Palomares, M., & Majaj, N. J. (2004). Crowding is unlike ordinary masking: Distinguishing feature integration from detection. *Journal of Vision*, *4*(12), 1136–1169.



- Powers, M. K., & Green, D. G. (1990). Physiological mechanisms of visual adaptation at low light levels. In R. F. Hess, L. T. Sharpe, & K. Nordby (Eds.), *Night vision* (pp. 125–145). New York: Cambridge University Press.
- Ramo, A. S., Freeman, R. D., & Macy, A. (1985). Comparison of response properties of cells in the cat's visual cortex at high and low luminance levels. *Journal of Neurophysiology*, 54, 61–72.
- Shlaer, S. (1937). The relation between visual acuity and illumination. *Journal of General Physiology*, 21, 165–188.
- Siderov, J., Waugh, S. J., & Bedell, H. E. (2013). Foveal contour interaction for low contrast acuity targets. *Vision Research*, 77, 10–13.
- Simmers, A. J., Gray, L. S., McGraw, P. V., & Winn, B. (1999). Contour interaction for high and low contrast optotypes in normal and amblyopic observers. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 19, 253–260.
- Simunovic, M. P., & Calver, R. (2004). Crowding under scotopic conditions. *Vision Research*, 44, 963–969.
- Stuart, J. A., & Burian, H. M. (1962). A study of separation difficulty: Its relationship to visual acuity in normal and amblyopic eyes. *American Journal of Ophthalmology*, 53, 471–477.
- Takahashi, E. S. (1968). Effects of flanking contours on visual resolution at foveal and near-foveal loci. *PhD Thesis: School of Optometry*, PhD (Berkeley: University of California).
- Taylor, S. G., & Brown, D. R. (1972). Lateral visual masking: Supraretinal effects when viewing linear arrays with unlimited viewing time. *Perception & Psychophysics*, 12, 97–99.
- Toet, A., & Levi, D. M. (1992). The two dimensional shape of spatial interaction zones in the parafovea. *Vision Research*, 32(7), 1349–1357.
- Tripathy, S. P., & Cavanagh, P. (2002). The extent of crowding in peripheral vision does not scale with target size. *Vision Research*, 42, 2357–2369.
- Virsu, V., Lee, B., & Creutzfeldt, O. D. (1977). Dark adaptation and receptive field organization of cells in the cat lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 27, 35–50.
- Wolford, G., & Chambers, L. (1984). Contour interaction as a function of retinal eccentricity. *Perception & Psychophysics*, 35, 457–460.
- Wolford, G., & Hollingsworth, S. (1974). Lateral masking in visual information processing. *Perception & Psychophysics*, 16, 315–320.
- Zhang, J. Y., Zhang, T., Liu, L., & Yu, C. (2012). Whole report uncovers correctly identified but incorrectly placed target information under visual crowding. *Journal of Vision*, 12(7), 5, 1–11.

## PŘÍLOHA 3

### ARVO 2017 Abstract

SECTION: Visual Psychophysics/Physiological Optics/Low vision/Visual Neuroscience

#### **Peripheral contour interaction is similar under photopic and scotopic luminances**

Lenka Musilová, František Pluháček, Harold E. Bedell, Stephanie M. Marten-Ellis, John Siderov

**Purpose:** The characteristics of peripheral contour interaction are well documented for photopic conditions. The aim of this study is to compare peripheral contour interaction (CI) under photopic and scotopic luminances.

**Methods:** We analysed the data of 9 normal observers in two laboratories (Palacky University Olomouc, Czech Republic (PU) and University of Houston, USA (UH)), who viewed randomly selected individual Sloan letters surrounded by 4 equally spaced bars for several edge-to-edge separations. Stimuli were viewed peripherally at eccentricities of 6 and 12 deg (PU) and 5 and 10 deg (UH) under photopic and scotopic conditions. Percent correct letter identification for each subject was fitted by a cumulative normal density curve that ranged from a guessing level of 10% to an estimated upper asymptote ( $100\% - \lambda$ ). The extent and magnitude of CI were defined from these fitted functions and statistically analysed using repeated-measures ANOVAs.

**Results:** The estimated mean angular extent of CI ranged from 25 to 102 min arc for photopic luminance levels and from 29 to 77 min arc under scotopic levels for all eccentricities. The magnitude of CI ranged from 47% to 69% photopically and from 56% to 81% scotopically. The extent and magnitude of the PU data showed no significant effect of luminance, eccentricity or their interaction. The magnitudes of CI measured at UH also were unaffected by luminance or eccentricity, but the extent of CI increased significantly with increasing eccentricity. As for the PU data, the effects of luminance and eccentricity x luminance interaction were insignificant.

**Conclusions:** Peripheral CI does not show consistent differences between photopic and scotopic luminance levels. The only previous study of scotopic CI (Simunovic & Calver, 2004) found a markedly smaller extent than had been reported for the interaction between photopic stimuli, a conclusion that can be attributed to an inappropriate comparison between scotopic CI and photopic crowding functions.

## PŘÍLOHA 4

### ARVO 2018 Abstract

SECTION: Visual Psychophysics/Physiological Optics/Low vision/Visual Neuroscience

#### **Number of flankers influences crowding and contour interaction differently**

Lenka Musilová, František Pluháček, Harold E. Bedell, John Siderov

**Purpose:** Nearby contours have a deleterious effect on visual resolution. If the flankers are similar to the resolution target this influence is called crowding (CW); if the flankers are simple bars then the phenomenon is known as contour interaction (CI). The aim of this study is to compare the influence of the number of flankers on foveal CW and CI.

**Methods:** We analyzed the data of 4 normal observers from two laboratories, who viewed single, foveally presented high-contrast Sloan letters surrounded by 1, 2 or 4 high-contrast flankers under photopic conditions. Flankers were one of a selected set of Sloan letters (D, K, N, O for CW) that differed from the central target, or one-stroke-width bars (for CI), presented at several edge-to-edge separations. Single flankers were presented in the right, left, up or down position, 2 flankers were placed equally to the right and left or top and bottom of the central target, and 4 flankers were equally spaced in all four positions. Percent correct letter identification for each observer was determined for each type, number, position and separation of flankers based on 100 presentations of the stimulus and analyzed using repeated measures ANOVA.

**Results:** Crowding and contour interaction were indicated by a significant effect of flanker separation ( $p < 2.1 \times 10^{-13}$ ). Four and 2 flankers decreased target identification markedly in comparison with 1 flanker ( $p < 8.7 \times 10^{-9}$ ). The effect of flanker number was especially apparent for smaller target-to-flanker separations, consistent with a significant interaction between number of flankers and separation ( $p < 10^{-13}$ ). The number of flankers showed a stronger influence on the percentage of correct responses for letter than bar flankers, as shown by a significant interaction between flanker type and number ( $p = 0.0053$ ). Letter flankers also reduced the percentage of correct responses more than bar flankers at small target-to-flanker separations, as shown by a significant interaction between flanker type and separation ( $p < 1.8 \times 10^{-6}$ ). However, the main effect of flanker type was not significant ( $p = 0.086$ ).

**Conclusions:** The influence of nearby flankers on foveal letter identification increases with the number of flankers. The effect of letter flankers (i.e., crowding) is greater than bar flankers (i.e., contour interaction), especially for smaller target-to-flanker separations and a larger number of flankers.

**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI**  
**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**

**Katedra optiky**



Lenka Musilová

**Psychofyzikální měření zrakových funkcí:  
crowding a konturová interakce**

Autoreferát disertační práce  
k získání akademicko-vědeckého titulu doktor (Ph.D.)

Školitel: RNDr. František Pluháček, Ph.D.

Olomouc 2019



Výsledky prezentované v disertační práci byly získány v rámci prezenčního doktorského studia studijního oboru Optika a optoelektronika, programu Fyzika, na Přírodovědecké fakultě Univerzity Palackého v Olomouci.

Doktorandka: **Mgr. Lenka Musilová**

Školitel: **RNDr. František Pluháček, Ph.D.**  
Katedra optiky  
Přírodovědecká fakulta  
Univerzita Palackého v Olomouci

Oponenti: **doc. RNDr. Roman Kubínek, CSc.**  
Katedra experimentální fyziky  
Přírodovědecká fakulta  
Univerzita Palackého v Olomouci

**prof. Ing. Jiří Novák, Ph.D.**  
Katedra fyziky  
Fakulta stavební  
České vysoké učení v Praze

Předseda komise: **prof. RNDr. Zdeněk Hradil, CSc.**  
Přírodovědecká fakulta  
Univerzita Palackého v Olomouci

Autoreferát byl rozeslán dne 2019

Obhajoba se koná dne 2019 v hodin před komisí pro obhajobu disertační práce doktorského studijního programu Fyzika, studijního oboru Optika a optoelektronika na katedře optiky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, na adrese 17. listopadu 12, 771 46 Olomouc.

S disertační prací je možné seznámit se na studijním oddělení Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, sídlícím na stejné adrese.



## **ANNOTATION**

**Department of Optics, Faculty of Science  
Palacký University Olomouc**

**Student: Mgr. Lenka Musilová**

**Title: The Psychophysical Measurements of Visual Functions:  
Crowding and Contour Interaction**

**Supervisor: RNDr. František Pluháček, Ph.D.**  
Department of Optics  
Faculty of Science  
Palacky University Olomouc

The main goal of this thesis was to analyse the contour interaction under different luminance conditions and compare foveal contour interaction and crowding at high luminance levels. This was supported by own experiments, which were focused on the analysis of contour interaction with changes of background luminance (corresponding to the photopic, mesopic and scotopic vision), for foveal (central) and peripheral vision. The results of own experiments showed that extent of foveal contour interaction is constant when changing background luminance, but the magnitude decreases systematically as this luminance is reduced. Moreover, the extent of contour interaction in the fovea is approximately twenty times smaller than in the periphery. The background luminance and eccentricity affect neither the extent nor the magnitude of peripheral contour interaction. These conclusions support the theory of neural origin of contour interaction. Another experiment was focused on comparing foveal contour interaction and crowding at high luminance. When crowding and contour interaction are compared (on these results based), crowding has a stronger magnitude, which supports existing theory characterized crowding as a combination of contour interaction and other effects.

**Key words:** crowding effect, contour interaction, extent, magnitude, separation, eccentricity, photopic vision, mesopic vision, scotopic vision

**Year:** 2019



## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci s názvem „Psychofyzikální měření zrakových funkcí: crowding a konturová interakce“ sepsala samostatně pod odborným vedením RNDr. Františka Pluháčka, Ph.D., s využitím odborné literatury a zdrojů, které náležitě cituji. V rámci realizace jednotlivých experimentů, včetně zpracování celé této disertační práce byly dodrženy zásady vědecké etiky.

Základem pro předloženou disertační práci je níže uvedená publikační činnost [A1-A4], která zahrnuje stěžejní výsledky zveřejněné jak v impaktované odborné literatuře [A1, A2], tak ve formě abstrakt z mezinárodních konferencí [A3, A4], na kterých byly prezentovány.

[A1] Musilová, L., Pluháček, F., Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. E., Siderov, J. (2018). *Contour interaction under photopic and scotopic conditions*. Journal of Vision, 18(6), doi: 10.1167/18.6.5

[A2] Bedell, H. E., Siderov J., Waugh S. J., Zemanová, R., Pluháček, F., Musilová, L. (2013). *Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances*. Vision Research, 89, 90-95

[A3] Musilová, L., Pluháček, F., Bedell, H. E., Marten-Ellis, S. M., Siderov, J. (2017). *Peripheral contour interaction is similar under photopic and scotopic luminances*. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 58(8), 4217

[A4] Musilová, L., Pluháček, F., Bedell, H. E., Siderov, J. (2018). *Number of flankers influences crowding and contour interaction differently*. Investigative Ophthalmology & Visual Science, 59(9), 1079

Souhlasím s dalším využitím této práce dle pravidel katedry optiky, Přírodovědecké fakulty, Palackého Univerzity v Olomouci.

V Olomouci dne

Mgr. Lenka Musilová

## Poděkování

Na tomto místě bych velmi ráda poděkovala vedoucímu této disertační práce RNDr. Františku Pluháčkovi, Ph.D. za odborné vedení a veškerou dosavadní spolupráci, za řadu konzultací, včetně nespočtu podnětných diskuzí, rad, komentářů a doporučení. Zároveň tímto děkuji za jeho podporu, věnovaný čas, energii, ale také trpělivost a empatii, které se mi dostalo nejen v průběhu tvorby této práce, ale v rámci celého studia.

Děkuji také zahraničním kolegům prof. Johnu Siderovi a prof. Haroldu E. Bedellovi za přínosné debaty při návrhu a vyhodnocení experimentů a za spolupráci při vlastní výzkumné činnosti a při přípravě publikací.

Velké poděkování patří také dalším kolegům z týmu a mým blízkým, kteří mě po celou dobu podporovali. V neposlední řadě tímto děkuji i Mgr. Petru Langerovi za spolupráci při sběru dat pro záměnné matice, Mgr. Romaně Zemanové za součinnost při Studii I a všem figurantům za ochotu a strávený čas v laboratoři.

Výzkumné aktivity byly podpořeny z projektu Optometrie a její aplikace:  
č. IGA\_PrF\_2012\_014, č. IGA\_PrF\_2013\_021, č. IGA\_PrF\_2014\_015,  
č. IGA\_PrF\_2015\_016, IGA\_PrF\_2016\_015, č. IGA\_PrF\_2017\_003,  
č. IGA\_PrF\_2018\_007, č. IGA\_PrF\_2019\_005.

## ABSTRAKT

Disertační práce se zaměřuje na psychofyzikální měření zrakových funkcí, konkrétně na oblast konturové interakce a crowding fenoménu. Oba tyto jevy významně ovlivňují zrakové vnímání, a to především snížením zrakové ostrosti, která je přímým ukazatelem kvality vidění. Optotypové znaky různé velikosti, které jsou fixovány z určité vzdálenosti a za specifických podmínek, tak představují fyzikálně definovaný stimul vyvolávající následnou percepční odpověď. Přitom při konturové interakci je daný optotypový znak obklopen konturami, v případě crowdingu pak znaky podobnými sledovanému optotypu. Ve zrakovém systému dochází ke vzájemné interakci signálů ze všech sledovaných znaků, která vede k výše uvedenému poklesu zrakové ostrosti. Konturovou interakci i crowding můžeme charakterizovat prostřednictvím tzv. rozsahu a magnitudy (velikosti). Tato práce definuje a charakterizuje oba jevy za podpory řady vědeckých studií. Jedním z cílů je tedy vytvořit dostatečně širokou a přehlednou informační základnu, která by přispěla nejen k pochopení mechanismů těchto jevů, ale rovněž by uspořádáním dostupných vědeckých zdrojů napomohla zpřehlednění a shrnutí této problematiky. Hlavním cílem této práce je analyzovat chování konturové interakce za různých jasových podmínek a dále vzájemně porovnat foveální konturovou interakci a crowding za vysokých jasů. Tato analýza je prováděna za účelem ověření teorie objasňující tyto jevy a případně přinést další doplňující informace. Toto bylo podpořeno vlastními experimenty, zaměřenými na rozbor konturové interakce při změnách okolního jasu (odpovídající úrovni fotopického, mezopického a skotopického vidění), a to jak pro foveální (centrální), tak i periferní vidění. Na základě výsledků těchto studií lze konstatovat, že rozsah foveální konturové interakce na jasů nezávisí, ale s klesajícím jasnem dochází k výrazné redukci magnitudy. Navíc rozsah konturové interakce ve fovee vykazuje asi dvacetkrát menší hodnotu než v periférii. Rovněž bylo zjištěno, že v periférii nemá jas pozadí a excentricita zřetelný vliv ani na rozsah, ani na magnitudu konturové interakce. Ve všech sledovaných případech nezávisí rozsah jevů na velikosti znaku při dané sítnicové lokaci. Výše uvedené závěry podporují teorii neurálního původu konturové interakce. Další experiment byl zaměřen na porovnání foveální konturové interakce a crowdingu za vysokého (denního) jasu. Bylo zjištěno, že crowding se vyznačuje

silnější magnitudou než konturová interakce, což podporuje stávající teorii vysvětlující crowding jako kombinaci konturové interakce a dalších jevů.

## **ABSTRACT**

This dissertation is focused on the psychophysical measurements of visual functions, specifically according to the crowding effect and the contour interaction. Both of these phenomena significantly affect visual perception, mainly by reducing visual acuity, which is an indicator of vision quality. Optotype targets of varying sizes, which are fixed at a certain distance and under specific conditions, represent a physically defined stimulus resulting in a subsequent perceptual response. If the optotype target is surrounded by flankers (bars) the contour interaction is observed, by the same or similar targets (letters) occurs to the crowding. There is an interaction of signals from the target and flankers in the visual system according to the reduction of visual acuity. Both contour interaction and crowding can be characterized by a lateral extent and the magnitude. This thesis defines and characterizes both effects with the support of a number of scientific studies. One of the objectives of this work is to create a complete and transparent information base that would not only contribute to the understanding of the mechanisms of these phenomena, but also by the organization of the available scientific resources to the clarification and summarization of this issue. The main goal of this thesis is to analyse the contour interaction under different luminance conditions and compare foveal contour interaction and crowding at high luminance levels. This analysis is performed to verify theories explaining these phenomena and provide additional information. This was supported by own experiments, which were focused on the analysis of contour interaction with changes of background luminance (corresponding to the photopic, mesopic and scotopic vision), for foveal (central) and peripheral vision. The results of own experiments show that extent of foveal contour interaction is constant when changing background luminance, but the magnitude decreases systematically as this luminance is reduced. Moreover, the extent of contour interaction in the fovea is approximately twenty times smaller than in the periphery. The background luminance and eccentricity affect neither the extent nor the magnitude of peripheral contour interaction. The extent of the phenomena does not depend on the target size at the given retinal location under all monitored conditions. These conclusions support the theory of neural origin of contour interaction. Another experiment was focused on comparing foveal contour interaction and crowding at high luminance.

When crowding and contour interaction are compared (on these results based), crowding has a stronger magnitude, which supports existing theory characterized crowding as a combination of contour interaction and other effects.

# OBSAH

ANNOTATION .....	4
Prohlášení.....	5
Poděkování.....	6
ABSTRAKT.....	7
ABSTRACT.....	9
1 ÚVOD DO PROBLEMATIKY A VYMEZENÍ CÍLŮ DISERTAČNÍ PRÁCE ....	12
2 ZRAKOVÉ VNÍMÁNÍ.....	15
3 CROWDING A KONTUROVÁ INTERAKCE.....	18
4 VLIV JASU A EXCENTRICITY PODNĚTU NA KONTUROVOU INTERAKCI.....	20
4.1 Foveální konturová interakce za různých jasových podmínek (Studie I) .....	21
4.2 Konturová interakce za fotopických a skotopických podmínek (Studie II).....	27
5 SROVNÁNÍ CROWDINGU A KONTUROVÉ INTERAKCE VE FOVEE .....	39
5.1 Rozdílný vliv počtu flankerů na foveální crowding a konturovou interakci (Studie III).....	39
5.2 Analýz chyb pro crowding a konturovou interakci (Studie IV).....	44
6 ZÁVĚR - SHRUTÍ HLAVNÍCH VÝSLEDKŮ PRÁCE .....	51
LITERATURA A ZDROJE.....	53

# 1 ÚVOD DO PROBLEMATIKY A VYMEZENÍ CÍLŮ DISERTAČNÍ PRÁCE

Tato disertační práce se zaměřuje na zrakové funkce z pohledu psychofyzikálního měření, přesněji na tzv. crowding efekt a konturovou interakci. Jedná se o jevy, které za určitých podmínek podstatně ovlivňují vizuální vnímání okolního prostředí, což se projevuje především snížením zrakové ostrosti. První zmínku o vlivu crowdingu lze vystopovat již ve 30. letech minulého století, kdy Wilhelm Korte ve své práci publikoval poznatky z provedených experimentů. Popisoval mechanismy, které zpracovávají zrakové podněty v případě „přeplněnosti“, „nahuštěnosti“ či „shlukování“ vizuálních stimulů a jsou analyzovány prostřednictvím neurálních procesů, které zprostředkovávají jejich percepční charakteristiky (Korte, 1923). Uvedené vlastnosti lze v angličtině vystihnout výrazem „crowding“ – odtud pramení název tohoto jevu. Konturová interakce pak může být chápána jako specifický typ či součást crowdingu. V průběhu posledních devíti dekad byla vydána řada článků a studií, které svědčí o neutuchajícím zájmu odborné veřejnosti detailněji porozumět těmto specifickým jevům. Tyto fyziologické jevy zasahují do našeho každodenního života, konkrétněji řečeno do našeho prostorového vidění, a proto má své opodstatnění věnovat této problematice určitou pozornost. Vzhledem k tomu, že zraková ostrost představuje jednu z nejdůležitějších zrakových funkcí a lze ji považovat za určité měřítko kvality zraku a vizuálního vnímání, je bezesporu důležité pochopit proč a jak crowding efekt a konturová interakce tuto funkci ovlivňují.

Pro vyšetřování zrakové ostrosti se nejčastěji užívají optotypy, jejichž znaky jsou sledovány z určité vzdálenosti a za specifických podmínek. Optotypové znaky tedy představují podnět, který lze fyzikálně definovat. Tento stimul pak vyvolává ve zrakovém systému určitou percepční odezvu. Působení konturové interakce se projevuje za situace, kdy jsou v blízkosti daného optotypového znaku umístěny kontury, v případě crowdingu je sledovaný znak obklopen dalšími znaky, které jsou mu svým designem velmi podobné. Interakce signálů ze všech pozorovaných znaků pak tedy významně ovlivňuje tuto zrakovou ostrost, dochází k jejímu zhoršení (snížení). Co se týče vizuálního vnímání okolí, které nás obklopuje, jsou účinky crowdingu i konturové interakce všudypřítomné. Ke crowdingu dochází při mnoha



různých lidských činnostech, např. při čtení, rozpoznávání blízkých i vzdálených předmětů, obličejů atd., a zasahuje tedy významně do vizuálního vnímání naší reality.

Těžištěm této práce je zejména experimentální doplnění vybraných charakteristik zmiňovaných jevů (crowdingu a konturové interakce) s cílem upřesnit jejich chování za specifických podmínek a na základě výsledků ověřit jejich možný původ. Nezbytnou součástí práce je shrnutí stávajících poznatků z této oblasti s ohledem na plánované experimenty. Pro lepší porozumění souvislostí a pojmů, které jsou užívány v rámci experimentálních měření, text zahrnuje také nejdůležitější poznatky o stavbě zrakové dráhy včetně fotoreceptorů a receptivních polí, dále se věnuje zrakové ostrosti, jejímu měření a vlivu jasu na vidění. Aktuální studie totiž poukazují na to, že právě jas může hrát důležitou roli při analýze původu pozorovaných jevů. Všechny studie byly prováděny v rámci mezinárodní spolupráce s pracovišti Anglia Ruskin University v Cambridge (UK) a University of Houston, Houston (USA).

První výzkumná část se zaměřuje na sledování vlivu jasu na foveální konturovou interakci (Studie I) a na srovnání vlivu jasu s měnící se excentricitou (Studie II). Motivací obou experimentů bylo ověřit předpokládané mechanismy vzniku konturové interakce založené na receptivních polích. Některé vlastnosti receptivních polí se mění s jasem a tyto změny by se tedy měly projevit i ve změnách (konkrétně v oslabení) konturové interakce. Navíc je velikost a složení receptivních polí odlišné ve fovee a v periférii, což by se opět mělo odrážet v chování konturové interakce.

Druhá výzkumná část přispívá k upřesnění vzájemného vztahu a srovnání foveálního crowdingu a konturové interakce včetně analýzy vlivu počtu flankerů (objekty v okolí sledovaného znaku) na oba zkoumané jevy (Studie III). Předpokládá se, že konturová interakce je součástí crowdingu, přičemž crowding je komplexnějším jevem. Stávající studie však poukazují spíše na podobné vlastnosti obou jevů ve fovee. Součástí tohoto srovnání je i detailní analýza chyb v rozpoznávání prezentovaných znaků, provedená na základě měření tzv. záměnných matic (Studie IV).

V rámci disertační práce jsem se podílela celkem na čtyřech studiích, z nichž dvě byly publikovány v zahraničních impaktovaných odborných časopisech (vliv jasu a vliv jasu a excentricity na konturovou interakci). U první publikace jsem spoluautorem a u druhé publikace hlavním autorem. Dílčí výsledky jsem též prezentovala v rámci posterové sekce na dvou ročnících zahraniční prestižní mezinárodní konference The Association for Research in Vision and Ophthalmology (ARVO). Výsledky studií zaměřených na porovnání crowdingu a konturové interakce ve fovee jsou aktuálně připravovány k publikaci.

## 2 ZRAKOVÉ VNÍMÁNÍ

V procesu zrakového vnímání hraje významnou roli nejen optická soustava oka, ale značnou měrou se na něm podílejí i biochemické pochody na sítnici a elektrofyziologické procesy ve zrakové kůře. Zrakový vjem vzniká za spoluúčasti podkorových nervových center i mozkové kůry. Jedním ze stěžejních prvků této komplikované senzorní soustavy je sítnice, která plní funkci detektoru. Proces vidění začíná podrážděním vrstvy receptorů citlivých na světlo, které se označují jako tzv. fotoreceptory. K převodu podráždění z oka do mozkové kůry slouží zraková dráha, která zajišťuje příslušné spojení sítnicových fotoreceptorů se zrakovou kůrou v týlním mozkovém laloku. Zrakové centrum v týlním laloku je propojeno s dalšími centry mozkové kůry, kde dochází k uvědomění si toho, co právě vidíme (Šikl, 2013). Při složitém procesu vzniku zrakového vjemu jsou na základě specifické struktury a funkce jednotlivých částí zrakové dráhy rozpoznávány jednotlivé charakteristiky obrazu (kontury, hrany, pohyb, orientace, atd.) a následně integrovány do jednoho senzorního celku. Mezi dílčí jevy, které se na této činnosti z části podílejí, z části jsou jejím důsledkem, patří také konturová interakce a crowding fenomén.

Aktivitu sítnice lze popsat prostřednictvím funkce receptivních polí. Receptivní pole představuje oblast sítnice, která při určité stimulaci způsobuje reakci příslušného neuronu zrakové dráhy. Přitom všechny neurony na sítnici a dále podél zrakových drah mají svá receptivní pole, která reagují na různé podněty, např. světlé nebo tmavé, barevné nebo pohyblivé body nebo linie se specifickou orientací (Dowling & Dowling, Jr., 2016). Receptivní pole gangliových a bipolárních buněk sítnice jsou koncentrická a při adaptaci na světlo lze rozlišit jejich dvě části - centrum a periferii. Reakce vyvolaná dopadem světla je antagonistická, tzn. v jedné části receptivního pole se aktivace, např. gangliové buňky, vyjádřená změnou frekvence tzv. akčního potenciálu buňky zvýší, v druhé naopak sníží. Receptivní pole gangliových buněk jsou nejčastěji dvojího druhu, a to buď s on-centrem (excitační centrum a inhibiční periferie) nebo s off-centrem (inhibiční centrum a excitační periferie). V souvislosti s receptivními poli lze jednotlivé neurony zrakové dráhy klasifikovat podle jeho tvarové a funkční charakteristiky.

Kvantitativně lze vidění v centru i v periférii popsat pomocí tzv. zrakové ostrosti, nejčastěji charakterizované minimálním úhlovým rozlišením oka *MAR*, popř. jeho logaritmem  $\log MAR$ . Přitom centrálním viděním se rozumí vidění v místě nejostřejšího vidění, tj. v ústřední jamce makulární oblasti (ve foveole). Vidění v tomto místě dosahuje nejvyšší kvality zejména co do rozlišení detailů v pozorovaném obraze. V případě, že je pozorovaný předmět zobrazen mimo tuto oblast, hovoří se o tzv. periferním vidění. Pokud jsou podrážděny smyslové buňky v periférii sítnice, následuje obvykle bezděčný pohyb očí takovým směrem, aby podnět, který upoutal naši pozornost, byl zobrazen v místě nejostřejšího vidění – tedy ve foveole.

Cílem psychofyzikálního měření je zkoumání počitků, které jsou charakterizovány obsahem, intenzitou a dobou trvání. Na základě působení fyzikálního stimulu je tedy možné obdržet perceptuální odpověď. Závislost percepční odpovědi na vybrané fyzikální charakteristice stimulu představuje tzv. psychometrickou funkci. V oblasti zrakového vnímání je to typicky závislost správných odpovědí testovaného na velikosti znaku udané v  $\log MAR$ . Přestože jsou na optotypech používána standardizovaná písmena v dané sadě znaků, konstruovaná dle stejných zásad, lze při jejich stejné velikosti některá z nich identifikovat hůře a některá snáze. Tento jev lze charakterizovat pojmem čitelnost znaku, který vypovídá o pravděpodobnosti jeho správné identifikace. Mimo vlastní čitelnost jednotlivých znaků je nutné zohlednit též specifickou záměnnost některých skupin znaků. Vhodným prostředkem pro jejich sledování jsou tzv. záměnné matice (confusion matrices), které umožňují přehledné porovnání prezentovaného stimulu a příslušné subjektivní odezvy, viz například studie (Coates, Bernard & Chung, 2019; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Hanus & Vul, 2013; Liu & Arditi, 2001).

Úroveň jasu okolního prostředí a pozorovaného objektu mají na vlastnosti zrakového vjemu také podstatný vliv. Zrak je sice schopen se změnám jasu přizpůsobit (tzv. adaptovat), nicméně se tím zřetelně mění jeho základní charakteristiky, například zraková ostrost. Schopnost adaptace je mimořádná, oko může vnímat jasy v rozsahu až 12 řádů (Tunnacliffe, 1993). Stávající poznatky o vlivu adaptace na tmu na antagonistickou organizaci centra a periferie receptivních polí nervových buněk sítnice a CGL jsou nesourodé. Některé neurofyzilogické studie prezentují ztrátu antagonistické reakce periferie receptivního pole oproti jeho

středu (Kaplan, Marcus & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wrobel, 1981), jiné práce naopak udávají přetrvání tohoto efektu (Bisti et al., 1977; Maffei & Fiorentini, 1972; Wiesel & Hubel, 1966). Někteří autoři (Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966) tento rozpor vysvětlují tak, že ke ztrátě antagonistické reakce v periférii dochází, pouze pokud se hodnoty jasu stimulu pohybují v těsné blízkosti absolutního jasového prahu daných fotoreceptorů. Pokud je jas zřetelně nadprahový, zůstává antagonistická organizace zachována.

### 3 CROWDING A KONTUROVÁ INTERAKCE

Konturová interakce představuje snížení zrakové ostrosti neboli ztížené rozpoznání jednotlivých znaků, pokud jsou v blízkém okolí znaku či písmena přítomny obklopující kontury (např. jednoduché úsečky, okraje optotypu). V případě crowdingu (též označovaného jako crowding efekt nebo crowding fenomén) hovoříme o nežádoucím vlivu okolních podnětů, které jsou podobného charakteru jako sledovaný objekt. Oba efekty souvisí nejen s rozpoznáním písmen (Bouma, 1970; Flom, Weymouth & Kahnemann, 1963; Toet & Levi, 1992), ale také např. s rozlišením orientace (Andriessen & Bouma, 1976) a rozpoznáním obličeje (Martelli, Majaj & Pelli, 2005), noniovou zrakovou ostrostí, včetně prostorové zrakové ostrosti. Crowding má rovněž klinický význam pro pacienty s makulární degenerací, amblyopií a dyslexií (Levi, 2008).

Crowding efekt i konturovou interakci lze charakterizovat prostřednictvím tzv. rozsahu a magnitudy. Laterální rozsah představuje maximální vzdálenost mezi centrálním znakem a obklopujícími konturami (popř. dalšími znaky), při které je již možné pozorovat vliv těchto jevů a dochází tak ke kritickému snížení zrakové výkonu (potažmo zrakové ostrosti). Magnitudu lze definovat např. jako největší dosažený pokles zrakového výkonu (rozlišitelnosti konkrétního znaku) při přítomnosti flankerů v porovnání s izolovaným znakem. Pro stanovení rozsahu obou jevů je nutné zvolit vhodnou metriku pro měření separace centrálního znaku a flankeru. Přitom vhodnost konkrétní metriky úzce souvisí s původem sledovaného jevu. Obvykle jsou uvažovány dvě možnosti: tzv. separace center-to-center, měřená od středu centrálního znaku po střed flankeru, a separace edge-to-edge, měřená od vnitřní hrany flankeru a hrany přilehlé části centrálního znaku.

Vlastnosti konturové interakce a crowdingu je možné sledovat na základě různých přístupů. Mezi obvyklé způsoby patří sledování změn zrakové výkonnosti při konstantní velikosti centrálního znaku v situaci bez flankerů a při různé separaci flankerů (Bouma, 1970; Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Siderov, Waugh & Bedell, 2013). Výsledná křivka závislosti procenta správných odpovědí na separaci (vyjádřené vhodnou metrikou) pak může být použita pro stanovení magnitudy a rozsahu, viz např. Siderov et al. (2013). Tento přístup byl zvolen v níže uvedených Studiích I – IV. Příklad takovéto křivky uvádí obr. 1 ve Studii I. Křivka je

shora omezena vstupní pravděpodobností identifikace izolovaného znaku, zdola pak pravděpodobností zcela náhodného uhodnutí znaku. Další možností je sledování daného typu zrakové ostrosti v závislosti na přítomnosti flankerů (např. Levi, Song & Pelli, 2007; Pluháček & Siderov, 2018). Zde se tedy mění velikosti centrálního znaku, dokud není splněno dané kritérium, odrážející charakter použitého typu zrakové ostrosti. V obou případech do měření mohou cíleně vstupovat další parametry, jako je kontrast či jas stimulu, velikost, počet, pozice a typ flankerů atd.

Hlavním cílem většiny studií v této oblasti je nejen přesné kvantifikování laterálního rozsahu a magnitudy, ale také vysvětlení podstaty těchto fyziologických efektů. Historicky existuje několik teorií, které se snaží tyto jevy objasnit. Tyto teorie předpokládají jednak jejich fyzikální (frekvenční, optický), jednak neurální původ. Dnes se má za to, že jednou z nejpravděpodobnějších příčin je zpracování signálu na neurální úrovni receptivních polí vyšších vrstev zrakové dráhy. Mezi další jevy, u kterých se předpokládá, že přispívají zejména ke vzniku crowdingu, patří náhodné oční pohyby či nepozornost, výrazný efekt může mít též vliv postupného naučení se daného zrakového úkonu (rozlišování objektu) při opakovaném pozorování. Přitom se uvažuje, že konturová interakce je jako jednodušší jev součástí komplexnějšího crowdingu.

Foveální a periferní části sítnice vykazují co do zrakové ostrosti výrazně odlišné vlastnosti. Také typ, počet a vzájemné propojení fotoreceptorů a tím i vlastnosti receptivních polí jsou zřetelně odlišné. Lze tedy očekávat, že i konturová interakce a crowding se budou v periférii a ve fovee lišit.

#### **4 Vliv jasů a excentricity podnětu na konturovou interakci**

Přestože byly konturová interakce a crowding předmětem mnoha studií, dosud nejsou jejich příčiny a vzájemné vztahy dostatečně objasněny. Směrem do periferie sítnice roste velikost receptivních polí a snižuje se rozlišovací schopnost. Vzhledem k tomu, že jedním z možných vysvětlení konturové interakce a částečně i crowdingu je neurální původ, měly by se jejich vlastnosti při změně excentricity podnětu měnit. Některé vlastnosti receptivních polí, zejména pak jejich organizační struktura, jsou závislé na adaptačním jasů. Proto i jas by měl zřetelně ovlivňovat oba sledované jevy.

Cílem následujících dvou studií, do kterých jsem byla jako spoluautor nebo hlavní autor zapojena, bylo vyhodnotit vliv jasů na foveální (Studie I) a periferní (Studie II) konturovou interakci, přičemž v rámci druhé studie (Studie II) byl též hodnocen vliv excentricity. Hlavními sledovanými parametry byly především rozsah a magnituda. Obě studie probíhaly za podobných podmínek vždy na dvou různých pracovištích (v laboratořích katedry optiky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého (UP) a dále v laboratořích Department of Visual and Hearing Sciences, Anglia Ruskin University (ARU), Cambridge, UK nebo University of Houston (UH), Houston, Texas, USA. První provedená studie, do které jsem byla zapojena zejména v oblasti zpracování a interpretace dat a přípravy publikace, sloužila jako východisko pro následující podrobnější výzkum, zabývající se nejen změnami jasů, ale jejich efektem v kombinaci se změnou excentricity podnětu. Druhá komplexnější studie byla těžištěm mé experimentální činnosti v této oblasti. Její unikátnost spočívala především v přímém porovnání vlastností konturové interakce za fotopických, mezopických a skotopických podmínek, které dosud přímo v rámci jedné studie nebylo provedeno.



## **4.1 Foveální konturová interakce za různých jasových podmínek (Studie I)**

Bedell, H. E., Siderov, J., Waugh, S. J., Zemanová, R., Pluháček, F., Musilová, L. (2013). *Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances*. Vision Research, 89, 90-95

Hlavním cílem této experimentální studie bylo zjistit, zda a jak se mění foveální konturová interakce při postupné redukci jasů okolí z fotopické úrovně na úroveň mezopickou. Konkrétně byly sledovány magnituda a rozsah v závislosti na jasů pozadí sledovaného optotypu při konstantním kontrastu pozorovaných stimulů. Experimentální měření probíhala souběžně na Anglia Ruskin University (ARU) ve Velké Británii a na Univerzitě Palackého (UP) v Olomouci.

### **Metodika**

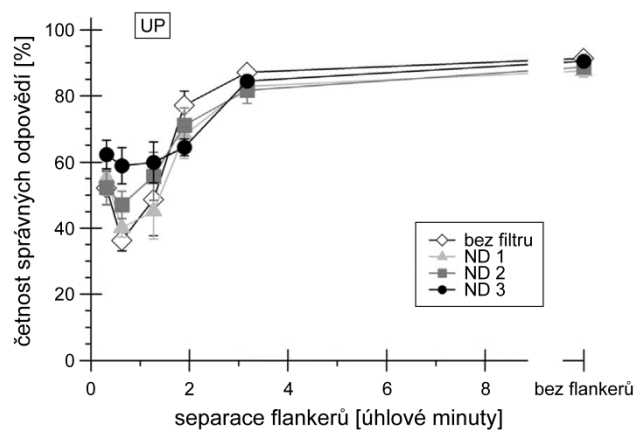
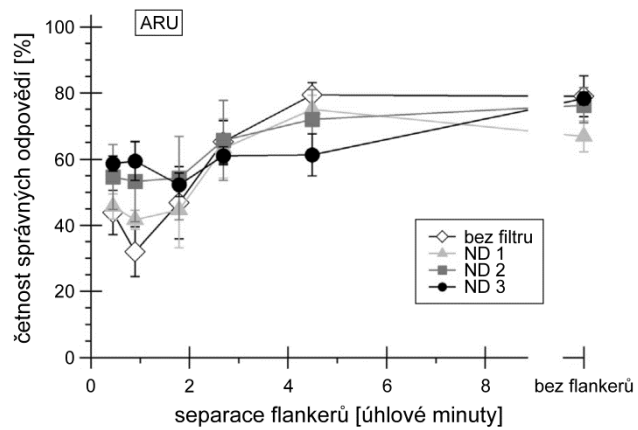
Měření se zúčastnilo celkem 10 probandů, z toho 5 bylo měřeno na ARU a 5 na UP. Jednalo se o 8 žen a 2 muže ve věku od 21 do 64 let. Žádný z figurantů nevykazoval oční patologii či jakoukoliv zrakovou anomálii, v případě refrakční vady byli kompenzováni nejlepší možnou korekcí, přičemž byl požadován monokulární vize alespoň 1,0. Jako stimul byla použita sada tmavých písmen zkonstruovaných podle Sloanové (Sloan letters) na světlém (bílém) pozadí. Weberův kontrast písmen oproti pozadí byl -89 %. Figurantovi bylo prezentováno vždy jen jedno písmeno, které bylo buď izolováno, anebo obklopeno čtyřmi identickými ekvidistantně umístěnými konturami o stejném kontrastu jako měl centrální znak. Zmíněnými konturami byly úsečky, jejichž délka odpovídala šířce (výšce) znaku a tloušťka byla rovna jedné pětina šířky znaku. Stimuly byly prezentovány na LCD monitoru počítače pomocí speciálního programu. Testování probíhalo vždy monokulárně a písmeno bylo prezentováno po dobu nezbytně nutnou k reakci testovaného, která byla zprostředkována formou jeho slovní odpovědi a spolu se skutečně prezentovaným znakem zaznamenána. Nejprve bylo testování provedeno na izolovaných znacích (bez kontur) a následně při zobrazení kontur, a to v pěti různých vzdálenostech (separacích) od centrálního znaku. Úhlové vzdálenosti kontur od znaku byly měřeny tzv. ege-to-edge, tj. od vnitřního okraje kontury k přilehlému vnějšímu okraji písmene, a odpovídaly 10 %, 20 %, 40 %, 60 % a 100 % šířky

centrálního znaku při nejvyšším použitém jasu. U daného konkrétního figuranta byly tedy za všech jasových podmínek použity stejné hodnoty separace.

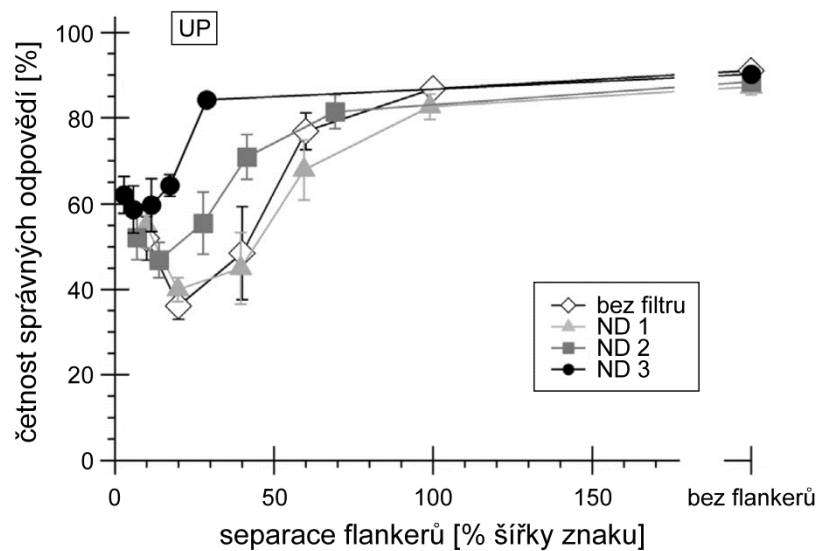
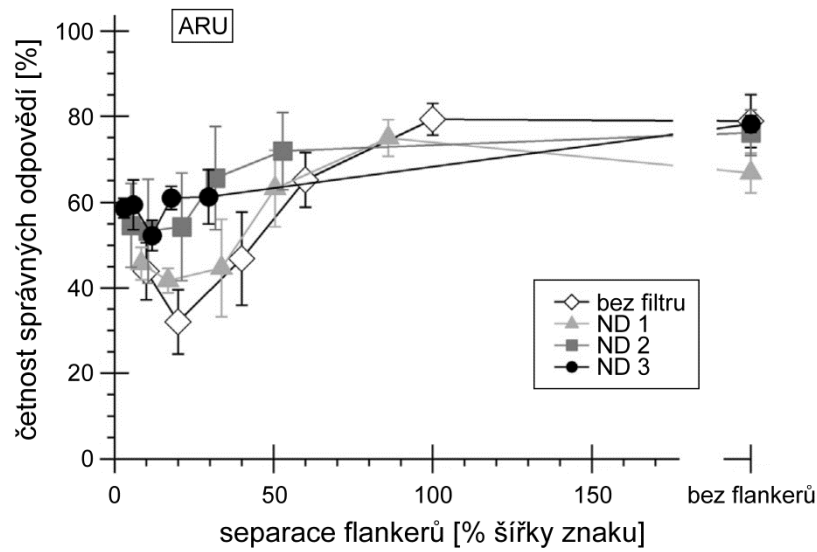
Vyšetřovací vzdálenost a velikost písmen byly nastaveny tak, aby figurant dosáhl při identifikaci písmene bez přítomnosti kontur přibližně 80% úspěšnosti (3,2 až 4,75 úhlových minut). Redukce jasu pozadí byla realizována prostřednictvím neutrálních (šedých) optických filtrů, dále značených jako ND 0 až ND 3. Mezi výměnou filtrů prošel každý testovaný subjekt odpovídající adaptací. Při redukci jasu byla velikost písmene zvětšena tak, aby byla při čtení stále zachována přibližně 80% úspěšnost identifikace. Jasy pozadí stimulu při testování odpovídající podmínkám ND 0 až 3 byly 108 (bez filtru), 12,1, 0,82 a 0,09  $\text{cd/m}^2$  na ARU a 195 (bez filtru), 19,7, 1,46 a 0,21  $\text{cd/m}^2$  na UP. Všichni probandi byli při měření vyzváni k fixaci centrálně umístěného písmene. Ke statistickému vyhodnocení vlivu separace a jasu byla použita metoda analýzy rozptylu (ANOVA) pro opakovaná měření.

## **Výsledky**

Průměrné hodnoty procenta správné identifikace centrálních písmen v závislosti na separaci flankerů jsou uvedeny na obr. 1 a 2. Z grafů je zřejmý vliv separace na počet správných odpovědí a dále redukce magnitudy s jasem. Tyto výsledky též potvrdila statistická analýza metodou ANOVA, která prokázala významný vliv separace a interakci jasu a separace. Pokud byla separace měřena v úhlových minutách (obr. 1), byl pozorovaný rozsah konturové interakce za všech jasových podmínek konstantní, a to přibližně 3 až 4 úhlové minuty. Naopak při separaci měřené v % velikosti znaku (obr. 2) se rozsah s jasem (a tedy s nárůstem velikosti znaku) zřetelně měnil.



Obr. 1: Závislost průměrných hodnot relativní četnosti správných odpovědí na separaci flankerů udané v úhlových minutách v případě dat z ARU (nahore) a UP (dole) pro čtyři úrovně jasu (bez filtru a s filtry ND 1 – 3). Symboly reprezentují jednotlivé průměrné hodnoty, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



Obr. 2: Závislost průměrných hodnot relativní četnosti správných odpovědí na separaci flankerů udané v % šířky znaku v případě dat z ARU (nahore) a UP (dole) pro čtyři úrovně jasu (bez filtru a s filtry ND 1 – 3). Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

Dalším našim záměrem bylo zjistit, zda konturová interakce vede ke specifickým záměnám určitých znaků za různých jasových podmínek. K tomuto účelu byly z naměřených hodnot vygenerovány záměnné matice. Z jejich porovnání vyplynulo, že matice při minimálním jasu se jeví jako předchod mezi maticí s a bez konturové interakce při maximálním jasu.

## Diskuze

Námi zjištěný podobný rozsah foveální konturové interakce za různých jasových podmínek je v souladu s výsledky předchozích studií, které uvádějí, že foveální konturová interakce má neměnný úhlový rozsah bez ohledu na velikost prezentovaných znaků (Danilova & Bondarko; 2007, Siderov, Waugh & Bedell, 2013). Studie (Siderov, Waugh & Bedell, 2013) upřesňuje, že tento rozsah o velikosti asi 3 až 5 úhlových minut se nemění ani při poklesu kontrastu centrálně prezentovaných znaků, kdy jejich velikost postupně narůstá až o 0,4 logMAR. Podobné výsledky byly získány také v případě periferní konturové interakce, kdy se v dané fixní vzdálenosti od fovey rozsah konturové interakce nebo crowdingu s velikostí znaku též neměnil (Chung, Levi & Legge, 2001; Hariharan, Levi & Klein, 2005; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002). Výše uvedené výsledky tedy svědčí o tom, že rozsah konturové interakce není přímo úměrný velikosti pozorovaného znaku a spíše představuje charakteristiku konkrétní sítnicové lokalizace.

Na rozdíl od konstantního rozsahu naměřená data jednoznačně ukazují na systematický pokles magnitudy s redukcí jasu pozadí stimulu. Toto zjištění je konzistentní se stávajícími studii, zaměřenými na popis změn magnitudy s jasem (Takahashi, 1968; Matteucci, Maraini & Peralta, 1963). Přitom pozorovaný pokles magnitudy nelze považovat za důsledek změny zrakové ostrosti s jasem, protože Siderov et al. (2013) při změně foveální zrakové ostrosti s kontrastem žádný takový pokles nezaznamenali. Jedná se tedy o efekt přímo související s poklesem jasu, nikoliv zrakové ostrosti.

Pro objasnění konturové interakce existuje několik teorií. Jedna z nich se opírá o fyzikální principy a vysvětluje konturovou interakci tak, že přítomnost blízkých kontur vede k posunu prostorových frekvencí pozorovaného obrazu k vyšším hodnotám, které jsou na nebo za hranici citlivosti lidského oka (Hess, Dakin & Kapoor, 2000; Hess et al., 2000; Levi, Klein & Hariharan, 2002). Z této teorie vyplývá, že rozsah konturové interakce by měl být úměrný velikosti znaku. Toto však nebylo prokázáno ani pro centrální (Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh & Bedell, 2013) ani pro periferní (Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Simunovic & Calver, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) vidění. Další vysvětlení

(pro nefoveální konturovou interakci) je založeno na nesprávném seskupení rysů pozorovaného centrálního znaku a kontur (tzv. grouping), což má za následek vnímání jiného znaku než je ten prezentovaný (Dakin et al., 2010; Freeman, Chakravarthi & Pelli, 2012; Greenwood, Bex & Dakin, 2010). Změny jasu navozené v naší studii by měly mít stejné účinky na viditelnost jak kontur, tak centrálních znaků. Specifické záměny, pozorované v chybové matici konturové interakce za sníženého jasu jsou však v rozporu s touto teorií. Tento výklad také neposkytuje rozumné objasnění pozorovaného poklesu magnitudy.

Možnou příčinou konturové interakce může být antagonistická neurální interakce mezi centrálním znakem a konturami v rámci receptivního pole (Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Latham & Whitaker, 1996; Wolford & Chambers, 1984). Experimenty, které se zaměřily na konturovou interakci za dichoptických podmínek (Flom et al., 1963; Kooi et al., 1994), rovněž poukazují na to, že k těmto interakcím dochází pravděpodobně až na úrovni zrakové kůry. Je známo, že aktivita inhibičního mechanismu vnější části receptivního pole gangliové buňky klesá během adaptace na tmu (Powers & Green, 1990). Přitom starší studie předpokládala (Barlow, Fitzhugh & Kuffler, 1957) nárůst efektivní velikosti centra receptivního pole během tohoto procesu. Novější výsledky ale ukazují, že vnější inhibiční oblast je tlumena bez jakýchkoliv dalších výrazných dimenzionálních změn (Cleland & Enroth-Cugell, 1968; Derrington & Lennie, 1982). Tyto změny byly v průběhu adaptace pozorovány i v CGL (Kaplan et al., 1979; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977) a v receptivních polích zrakové kůry (Ramoá, Freeman & Macy, 1985). Námi pozorované změny magnitudy a víceméně neměnný rozsah konturové interakce se zdají být v souladu s pozorovanými poklesem jasu indukovanými změnami v organizaci receptivních polí.

## 4.2 Konturová interakce za fotopických a skotopických podmínek (Studie II)

Musilová, L., Pluháček, F., Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. E., Siderov, J. (2018) *Contour interaction under photopic and scotopic conditions*. Journal of Vision. doi: 10.1167/18.6.5

Stěžejní stanovenou výzkumnou otázkou pro tuto studii bylo zjistit chování konturové interakce při změnách jasu, a to jak pro centrální, tak i pro periferní vidění. Konkrétně bylo cílem na stejném vzorku testovaných subjektů porovnat foveální konturovou interakci za fotopických a mezopických podmínek s periferní konturovou interakcí v různých retinálních excentricitách, a to za fotopických, mezopických a skotopických podmínek. Tato experimentální měření byla realizována jak na Univerzitě Palackého v Olomouci (UP), tak i na spolupracující University of Houston (UH), Texas, USA.

### Metodika

Studie se účastnilo celkem 9 probandů, kteří nevykazovali žádnou oční patologii či systémové onemocnění, jež by mohly ovlivnit vidění, a měli normální naturální (popř. korigovanou) zrakovou ostrost. Pět osob (2 muži a 3 ženy ve věku 25 až 39 let) bylo měřeno v laboratorních podmínkách UP, další 4 účastníci (3 muži a 1 žena ve věku 22 až 66 let) byli testováni na UH.

Stimulem byly opět písmena podle Sloanové (Sloan letters) černé barvy, které byly prezentovány na bílém pozadí. Vždy byl prezentován pouze jeden znak, a to buď izolovaně, nebo uprostřed mezi čtyřmi symetricky rozmístěnými konturami. V laboratoři UP byl nastaven Weberův kontrast stimulu na hodnotu -97 % při jasu pozadí 208 cd/m<sup>2</sup>. Na UH byl použit stimul o Weberově kontrastu -98 % při jasu pozadí 200 cd/m<sup>2</sup>. Stimul byl prezentován po dobu 2 s (UP) nebo neomezeně (UH). Stimuly byly prezentovány na LCD monitoru počítače pomocí speciálního programu.

Požadované úrovně jasu pozadí stimulu bylo dosaženo pomocí předkládání kalibrovaných neutrálních (šedých) filtrů od firmy Thorlabs před testované oko. Jas bílého pozadí stimulu odpovídající denním podmínkám byl na UP 208 cd/m<sup>2</sup> a 200 cd/m<sup>2</sup> na UH. Mezopické, skotopické a hluboké skotopické podmínky byly

navozeny útlumem jasu pomocí zmiňovaných filtrů na úroveň 0,150 cd/m<sup>2</sup>, 0,0014 cd/m<sup>2</sup> a 0,00026 cd/m<sup>2</sup> na UP a 0,5 cd/m<sup>2</sup>, 0,008 cd/m<sup>2</sup> a 0,00036 cd/m<sup>2</sup> na UH.

Měřilo se monokulárně, v případě refrakční vady byla použita odpovídající korekce. Testované osoby identifikovaly prezentované písmeno slovně. Periferně byl stimul pozorován za všech čtyř jasových podmínek, zatímco foveálně pouze za fotopického a mezopického jasu. Skotopickému testování předcházela minimálně 45minutová adaptace na tmu. Foveální měření bylo prováděno jako kontrolní za účelem ověření platnosti výsledků předchozí studie (Studie I) pro aktuálně testované osoby. Pozorovací vzdálenost pro foveální stimul byla na UP 12 metrů, na UH v rozsahu vzdáleností 2 až 5 metrů v závislosti na jasových podmínkách.

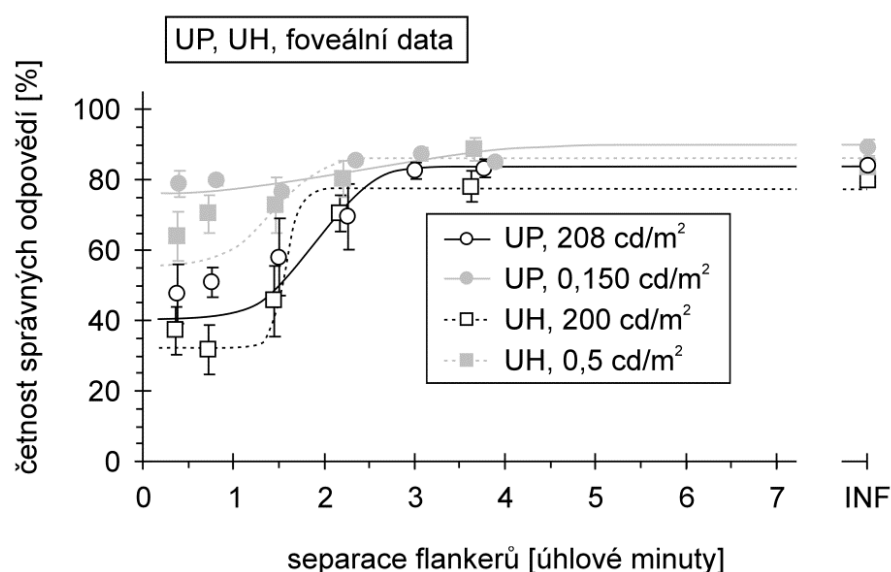
Při periferním měření byla testovaná osoba vyzvána k fixaci červené LED diody. Vlastní testový stimul byl pozorován periferně, a to v nazální části zorného pole v úhlové vzdálenosti (excentricitě) 6° a 12° od fixačního bodu v laboratoři UP a v dolní části zorného pole při excentricitě 5° a 10° na UH. Pozorovací vzdálenost pro periferní měření byla stanovena na 1,2 m (UP) a 2 m (UH). Pro každou kombinaci excentricity a konkrétního jasu byla velikost stimulu přizpůsobena tak, aby byl samostatný znak (tj. bez kontur) správně identifikován přibližně s pravděpodobností 80 %. Následně bylo měřeno procento správných odpovědí na prezentovaný stimul pro několik edge-to-edge separací mezi písmenem a flankerem (tj. separací měřených od vnitřní hrany flankeru k přilehlé hraně písmene).

Naměřená data byla dále analyzována metodou bootstrap (Davison & Hinkley, 2003), přičemž byl každý v rámci této metody generovaný vzorek proložen hladkou křivkou ve formě modifikované distribuční funkce normálního rozdělení. Z těchto křivek byly následně určeny průměrné hodnoty a 95% konfidenční intervaly rozsahu a magnitudy konturové interakce. Magnituda byla definována na základě extrapolovaného poklesu interakce při separaci 0, rozsah představoval hodnotu separace, při níž procento správných odpovědí kleslo o asi 0,05násobek magnitudy oproti stavu bez flankerů.

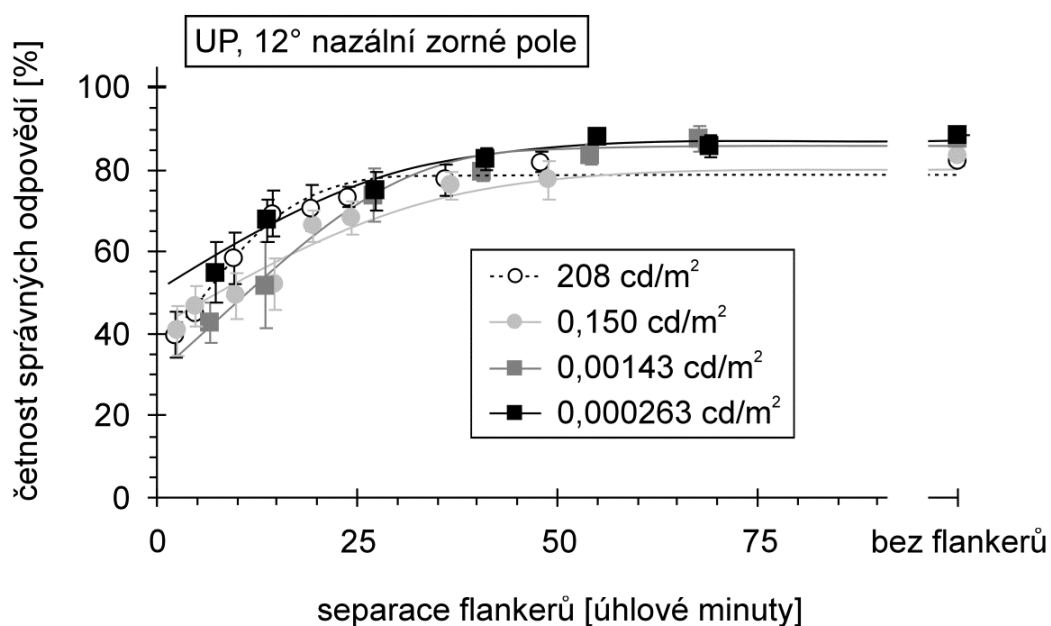
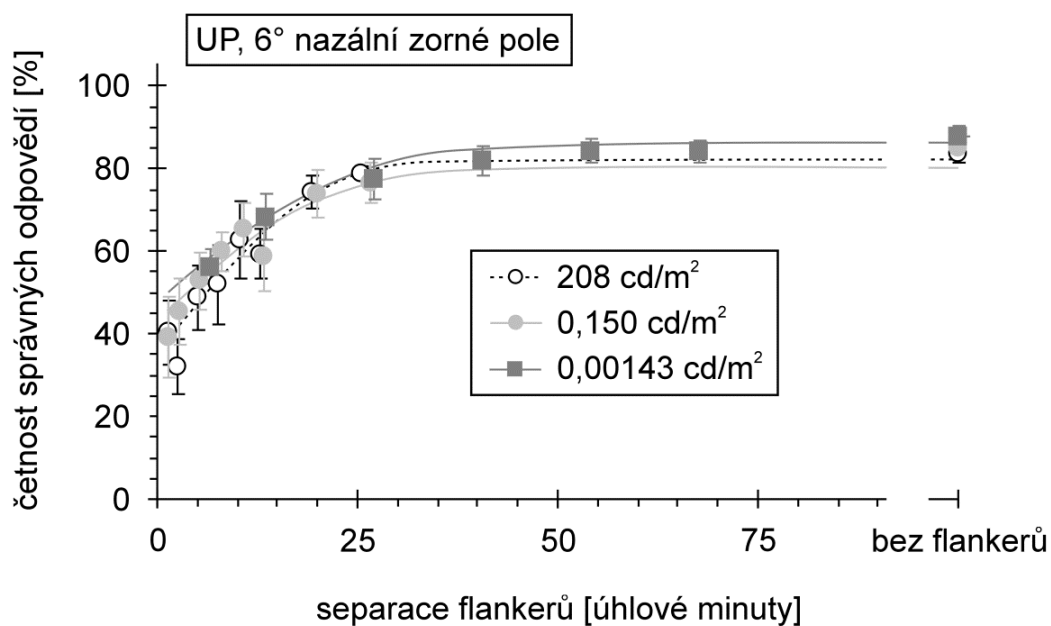


## Výsledky

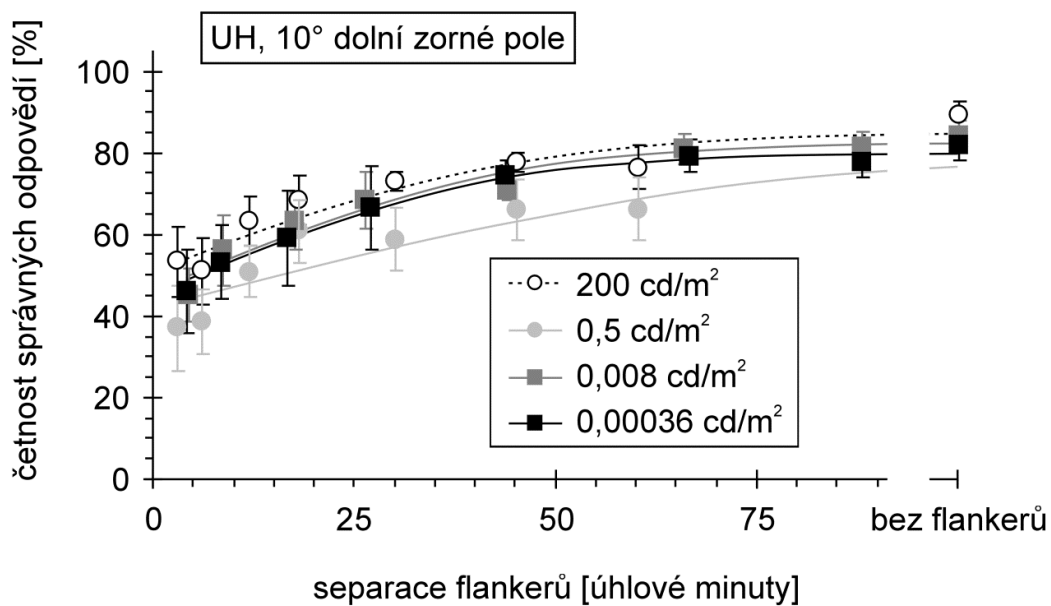
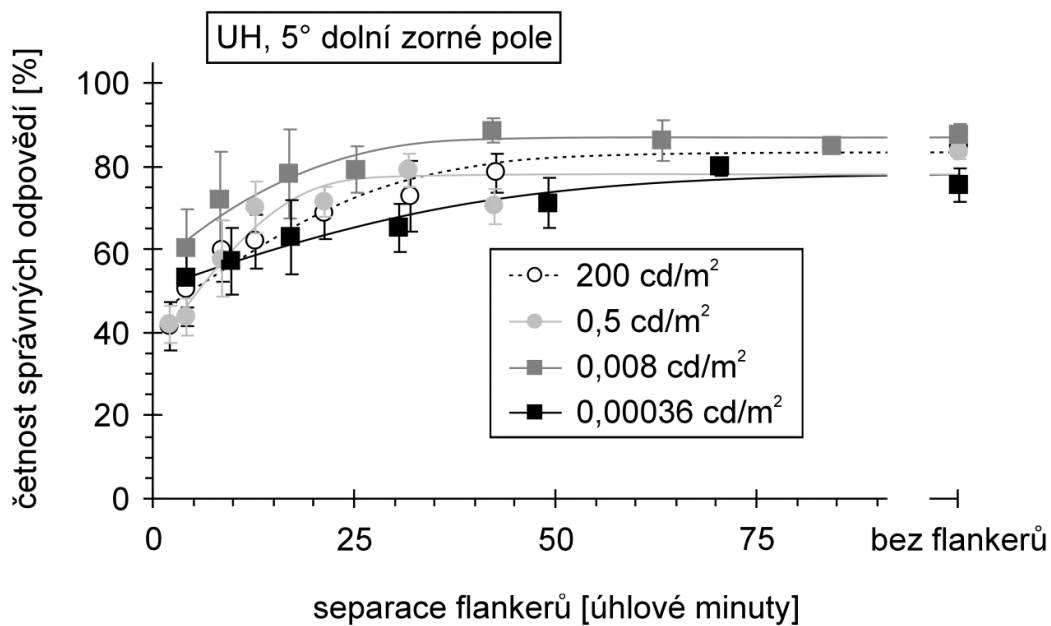
Grafy na obr. 3 až 5 prezentují průměrné hodnoty procenta správných odpovědí samostatně pro obě pracoviště, a to v závislosti na separaci vyjádřené v úhlových minutách. Foveální data na obr. 3 vykazují pro fotopický jas nižší relativní četnost správných odpovědí než pro jas mezopický, tj. foveální konturová interakce má větší magnitudu za fotopického než mezopického jasu. Oproti tomu periferní konturová interakce z obou laboratoří zachycená v grafech na obr. 4 (UP) a 5 (UH) nevykazuje žádnou významnou závislost na jasu a nemění se zřetelně mezi uvažovanými excentricitami. Obr. 6 - 8 ukazují metodou bootstrap získané hodnoty rozsahu a magnitudy konturové interakce za všech pozorovaných podmínek. Grafy potvrzují, že ve fovee se výrazně mění s jasem jen magnituda. V periférii nedochází k signifikantním změnám s jasem ani u magnitudy, ani u rozsahu. Oba periferní parametry také nevykazují závislost excentricitě. Foveální rozsah konturové interakce je ale asi dvacetkrát menší než u periferní konturové interakce.



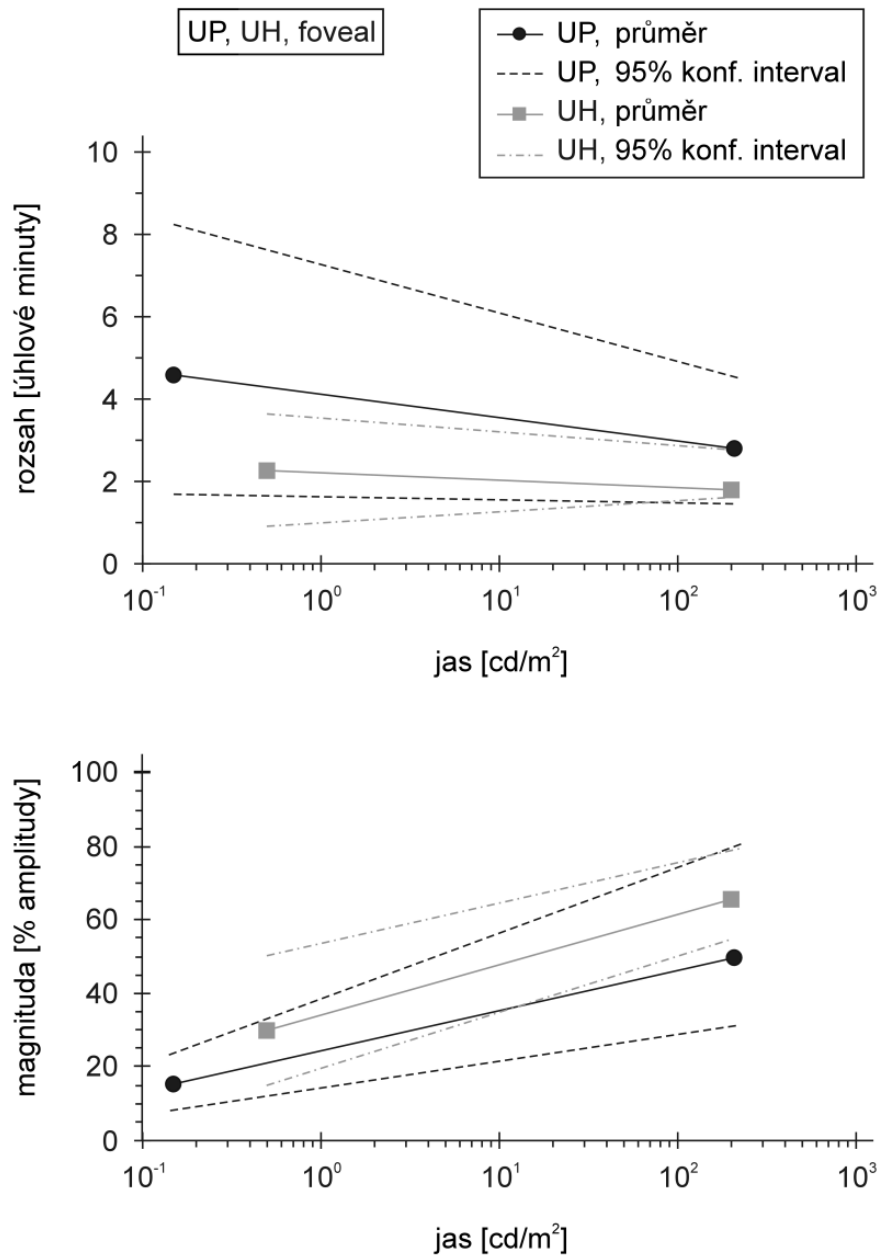
Obr. 3: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí při foveální konturové interakci za fotopického a mezopického jasu pro probandy z UP a UH vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



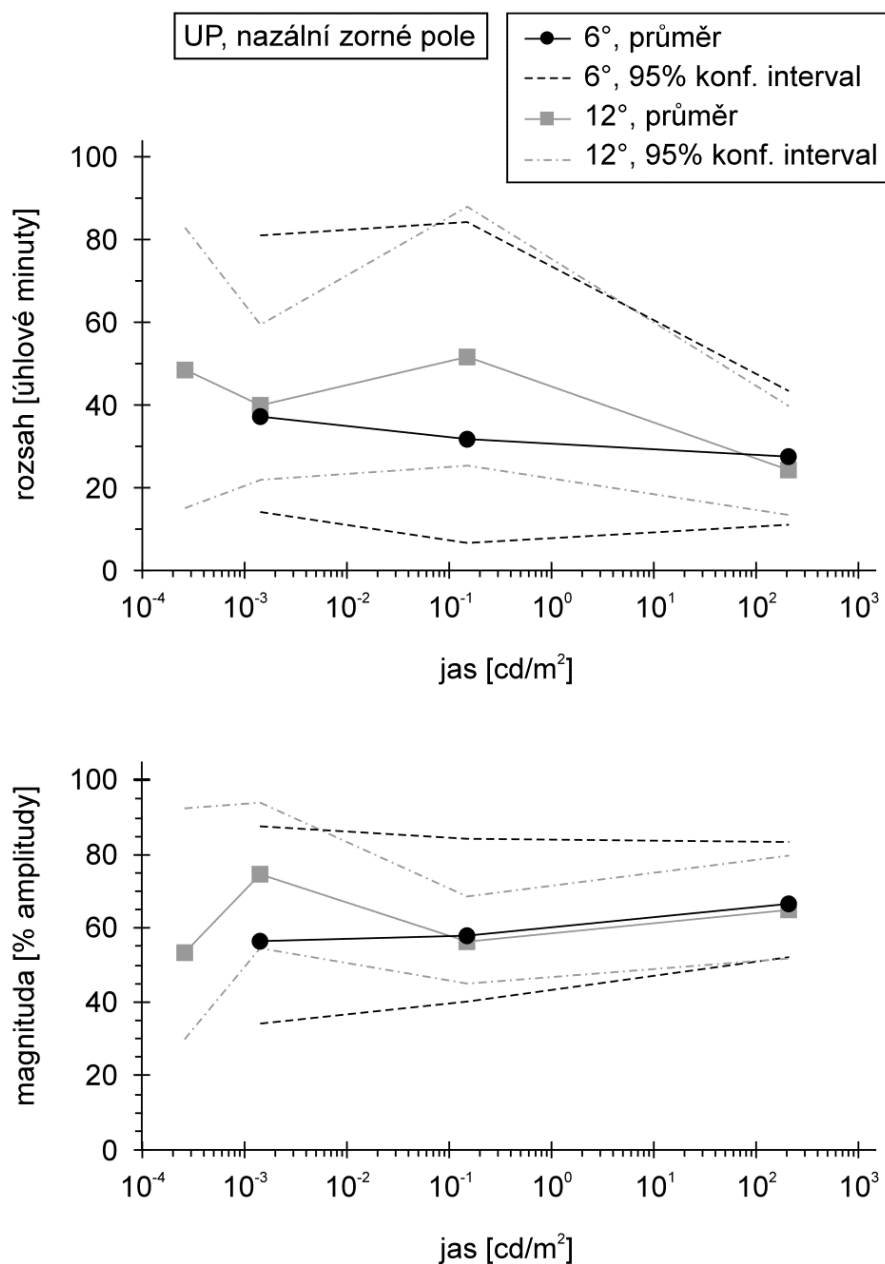
Obr. 4: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u periferní konturové interakce při excentricitě 6° (nahore) a 12° (dole) v nazálním zorném poli za fotonického, mezopického a skotopického, popř. velmi nízkého skotopického jasů pro probandy z UP vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



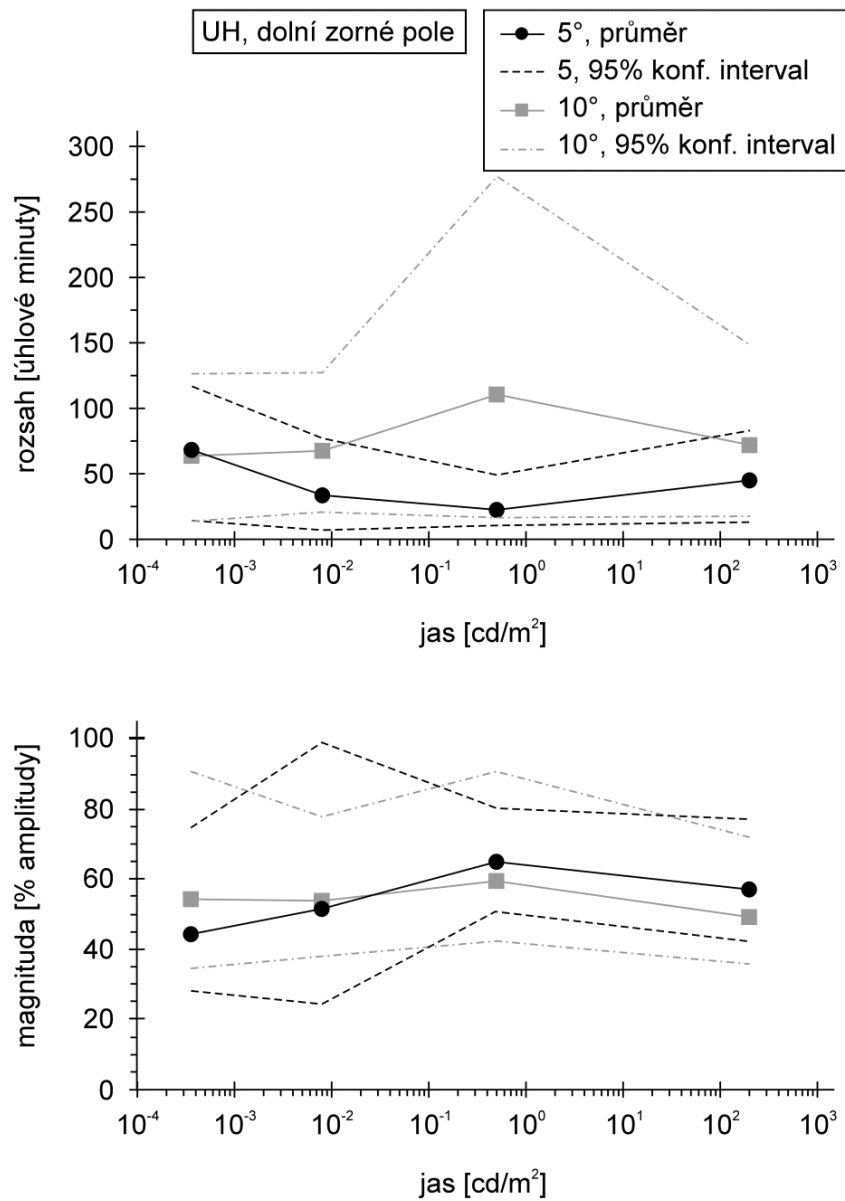
Obr. 5: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u periferní konturové interakce při excentricitě 5° (nahore) a 10° (dole) v dolním zorném poli za fotopického, mezopického, skotopického a velmi nízkého skotopického jasu pro probandy z UH vynesené v závislosti na separaci flankerů měřené edge-to-edge v úhlových minutách. Data jsou proložena hladkou křivkou, vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



Obr. 6: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) foveální konturové interakce probandů z UH a UP vnesené v závislosti na jasu.



Obr. 7: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) periferní konturové interakce při excentricitě 6° a 12° v nazálním zorném poli u probandů z UP vynesené v závislosti na jasu.



Obr. 8: Průměrné hodnoty (symboly a plné čáry) a 95% konfidenční intervaly rozsahu (nahore) a magnitudy (dole) periferní konturové interakce při excentricitě 5° a 10° v dolním zorném poli u probandů z UH vynesené v závislosti na jas.

## Diskuze

S poklesem jasů stimulu a jeho pozadí bylo pro dosažení zvolené hranice úspěšnosti v identifikaci písmen nutné volit jejich větší velikost. Přitom se ale rozsah jak foveální, tak periferní konturové interakce s jasem téměř neměnil. Z toho lze usuzovat na to, že rozsah konturové interakce se nemění s velikostí pozorovaného znaku. Toto tvrzení je v souladu s dosavadními výsledky publikovanými jak pro foveální (Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Siderov, Waugh & Bedell, 2013) a periferní (Simunovic & Calver, 2004) konturovou interakci, tak pro periferní crowding (Chung, Levi & Legge, 2001; Hariharan, Levi & Klein, 2005; Peli, Palomares & Majaj, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002). Výsledky této experimentální studie tedy potvrzují tvrzení, že ani periferní crowding, ani foveální či periferní konturovou interakci nelze vysvětlit na základě laterálního maskování, které předpokládá změny rozsahu s velikostí znaku (Chung, Levi & Legge, 2001; Danilova & Bondarko, 2007; Ehr̄t & Hess, 2005; Nandy & Tjan, 2007).

Řada autorů předpokládá, že konturová interakce je výsledkem neurálních interakcí mezi centrálním znakem a flankery promítnutými na receptivní pole s antagonistickou strukturou centra a periferie (Bedell et al., 2013; Danilova & Bondarko, 2007; Flom, Weymouth & Kahneman, 1963; Latham & Whitaker, 1996; Wolford & Chambers, 1984). Protože ke konturové interakci dochází i při dichoptické prezentaci znaků (písmen) a flankerů, předpokládá se, že odpovídající neurální interakce nastávají v jádrech CGL nebo ještě pravděpodobněji v oblasti V1 nebo ve vyšších korových centrech. Některé neurofyziologické studie poukazují na významné snížení antagonistické organizace receptivních polí na úrovni CGL (Kaplan, Marcus & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wróbel, 1981) za snížených jasových podmínek, naopak další studie vztahující se k jádrům CGL a primární zrakové kůře prokázaly jejich neměnnou strukturu i při nízkých úrovních jasů (Bisti et al., 1977; Maffei & Fiorentini, 1972; Wiesel & Hubel, 1966). Očividný nesoulad těchto výsledků může být vysvětlěn tak, že k redukci antagonismu dochází pouze v těsné blízkosti detekční prahové hodnoty buněk, ale zůstává přítomen za nadprahových podmínek. Uvedené tvrzení koresponduje s výsledky této studie, jak rozebírá následující odstavec.

Gangliové buňky sítnice, neurony CGL a také neurony v oblasti zrakové kůry při malých excentricitách (asi do 2°) přijímají většinu signálů z čípků, zatímco periferní receptivní pole je získávají jak z čípků, tak i tyčinek, jejichž příspěvek se prudce zvyšuje s excentricitou (Duffy & Hubel, 2007; Wikler, Williams & Rakic, 1990). Vzhledem k tomu, že prahová hodnota čípků odpovídá mezopickému vidění, mechanismus antagonistických foveálních receptivních polí by měl být utlumen za nízkých mezopických jasů a magnituda foveální konturové interakce by se tedy měla také snižovat, což bylo experimentálně potvrzeno (Studie I; Takahashi, 1968). Na druhou stranu všechny testované hodnoty jasů v tomto experimentu představovaly podmínky nad prahovou hodnotou tyčinek (více než 2 log jednotky nad absolutním prahem pro skotopické vidění  $10^{-6}$  cd/m<sup>2</sup>). Lze tedy předpokládat, že antagonistická funkce periferních receptivních polí v průběhu našeho experimentu přetrvávala. V naší studii by tedy nemělo docházet k výrazným změnám magnitudy periferní konturové interakce i za předpokládaného přispění tohoto antagonistického mechanismu, což bylo pozorováno. Dalším, alternativním vysvětlením je, že mechanismus konturové interakce se ve fovee a v periférii liší.

Zatímco je antagonistická reakce periferie receptivních polí vzhledem k centru výrazně snížena za světelných podmínek blízkých prahové hodnotě, další základní strukturní vlastnosti neurálních receptivních polí CGL i korových, zejména jejich průměr, zůstávají během adaptace na tmu nezměněny (např. Bisti et al., 1977; Duffy & Hubel, 2007; Wiesel & Hubel, 1966). Toto zjištění je v souladu s pozorováním přibližně konstantního rozsahu konturové interakce pro značné rozpětí jasů v dané sítnicové lokaci (fovea nebo periferie). Mezi foveou a periférií však byl zjištěn značný rozdíl v rozsahu interakce, který ale opět dobře koresponduje s vlastnostmi odpovídajících receptivních polí v primární zrakové kůře, jak uvádí např. Duffy a Hubel (2007).

Řada studií se zabývala sledováním souvislosti excentricity a rozsahu konturové interakce a crowdingu. Dle Boumy (1970) by měl být rozsah crowdingu přibližně polovina excentricity stimulu (Boumův zákon). Odtud lze předpokládat, že při excentricitách 5° a 6° by měl být odpovídající rozsah asi 2,5° a 3°, pro excentricity 10° a 12° pak asi 5° a 6°. V naší studii stanovené maximální hodnoty rozsahu činí pouze přibližně 1,3°. Podobnou odchylku od Boumova zákona



publikovali Wolford a Chambers (1984), kteří uváděli průměrnou hodnotu rozsahu konturové interakce přibližně  $0,24^\circ$  při excentricitě  $2^\circ$  a  $0,8^\circ$  při excentricitě  $5^\circ$ . Rozdíly mezi hodnotami, které uvádí Bouma (1970) a které byly naměřeny v naší studii, lze přisuzovat rozdílným studovaným interakčním jevům – konturové interakci a crowdingu. Srovnání našich výsledků s pracemi věnovanými perifernímu crowdingu (Chung, Levi & Legge, 2001; Pelli, Palomares & Majaj, 2004; Tripathy & Cavanagh, 2002) skutečně ukazuje, že rozsah periferního crowdingu je mnohem větší než rozsah konturové interakce. Například studie (Tripathy & Cavanagh, 2002) uvádí rozsah crowdingu cca  $3^\circ$  při excentricitě  $9,2^\circ$  (a separaci měřené center-to-center). Pokud na naše výsledky bude použita stejná metodika výpočtu rozsahu jako v práci (Tripathy & Cavanagh, 2002), průměrný rozsah konturové interakce pro excentricity  $10^\circ$  a  $12^\circ$  nepřesáhne hodnotu 80 úhlových minut (pro separaci měřenou center-to-center) nebo 24 úhlových minut (edge-to-edge).

Aktuální studie (Marten-Ellis & Bedell, 2015) uvádí, že rozsah periferní konturové interakce při excentricitě stimulu  $5^\circ$  je přibližně 4x menší než rozsah crowdingu (separace byla v obou případech měřena edge-to-edge). Výsledky práce (Levi, Hariharan & Klein, 2002) ukazují, že periferní konturová interakce má rozsah 0,1 násobku excentricity (měřeno pro  $5^\circ$  a  $10^\circ$ ). Výsledky naší studie, však nevykazují statisticky významnou závislost na excentricitě. Separace u studie Levi et al. (2002) byla měřena odlišnou metodou - od středu flankeru ke středu přilehlé „čáry“ centrálně prezentovaného písmene. Aplikujeme-li stejný přístup na naše výsledky, dojde vzhledem k relativně malým šířkám kontur a čar písmen jen k minimálním změnám (např. u fotopických dat z UP se při separacích  $6^\circ$  a  $12^\circ$  změní rozsah z 28 a 24 na 30 a 29 úhlových minut). Odlišná míra separace tedy nemůže objasnit rozdíly ve výsledcích. Příčinou ale může být vlastní struktura použitých znaků – v našem experimentu byla použita kompaktní písmena a kontury, zatímco Levi et al. (2002) sestavili znaky z elementů neostrého profilu (založeného na Gaborově nebo Gaussově funkci).

Doposud byla realizována pouze jediná studie věnovaná konturové interakci za skotopických podmínek (Simunovic & Calver, 2004). Její autoři použili pro určení rozsahu vzorec dle publikace (Tripathy & Cavanagh, 2002) aplikovaný na separaci měřenou metodou edge-to-edge, přičemž dospěli k průměrnému výsledku  $0,2^\circ$

(12 úhlových minut) pro excentricitu  $10^\circ$ . Maximální naměřená hodnota rozsahu v jejich datech byla  $0,6^\circ$  (36 úhlových minut). Při stejné metodice vychází z námi naměřených dat průměrný rozsah 12 úhlových minut v případě excentricity  $10^\circ$  a 16 úhlových minut pro excentricitu  $12^\circ$ . Simunovic a Calver (2004) srovnávali svoje skotopické výsledky s daty studií zaměřených na fotopický periferní crowding a dospěli k závěru, že rozsah konturové interakce se podstatně snižuje při adaptaci na tmu. Naše data však vykazují jen malé změny rozsahu periferní konturové interakce při změně jasu o více jak 6 logaritmických jednotek. Uvedené skutečnosti vedou k závěru, že výrazný rozdíl prezentovaný v publikaci (Simunovic & Calver, 2004) vychází z nevhodného srovnání (skotopické) konturové interakce a (fotopického) crowdingu.

## 5 SROVNÁNÍ CROWDINGU A KONTUROVÉ INTERAKCE VE FOVEE

Cílem následujících studií (Studie III a IV) bylo přímé porovnání vlastností obou těchto jevů ve fovee, a to při různém počtu a pozici flankerů. Studie III se zaměřila na sledování průběhu závislosti procenta správných odpovědí na separaci a na vyhodnocení magnitudy a rozsahu obou jevů, zatímco Studie IV se soustředila na porovnání záměnných matic s cílem objasnit podstatu případných rozdílů. Oba výzkumy probíhaly částečně na pracovišti Anglia Ruskin University v Cambridge (ARU), částečně v laboratoři katedry optiky Univerzity Palackého v Olomouci (UP). Sběr dat na ARU byl součástí mé zahraniční stáže na tomto pracovišti.

### 5.1 Rozdílný vliv počtu flankerů na foveální crowding a konturovou interakci (Studie III)

Musilová, L., Pluháček, F., Bedell, H. E., Siderov, J. (2018). *Number of flankers influences crowding and contour interaction differently*. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 59(9),1079

Cílem následující studie bylo tedy provést přímé porovnání foveální konturové interakce a crowdingu za stejných podmínek při různých separacích shodujících se pro oba jevy. Experiment byl proveden pro různé počty a pozice flankerů. Experimentální měření byla realizována z větší části na pracovišti Anglia Ruskin University (ARU), Cambridge v rámci mé vědecko-výzkumné stáže, a dále v laboratořích optometrie na Univerzitě Palackého (UP).

#### Metodika

Tohoto experimentálního měření se účastnilo celkem 5 probandů, kteří byli měřeni na dvou různých pracovištích (UP, ARU). Na ARU se zúčastnili měření dva muži a jedna žena ve věkovém rozsahu 33 – 66 let a na UP dva muži ve věku 23 a 37 let. Všichni zúčastnění byli bez jakýchkoliv očních nebo systémových chorob a s normální naturální (popř. korigovanou) zrakovou ostrostí.

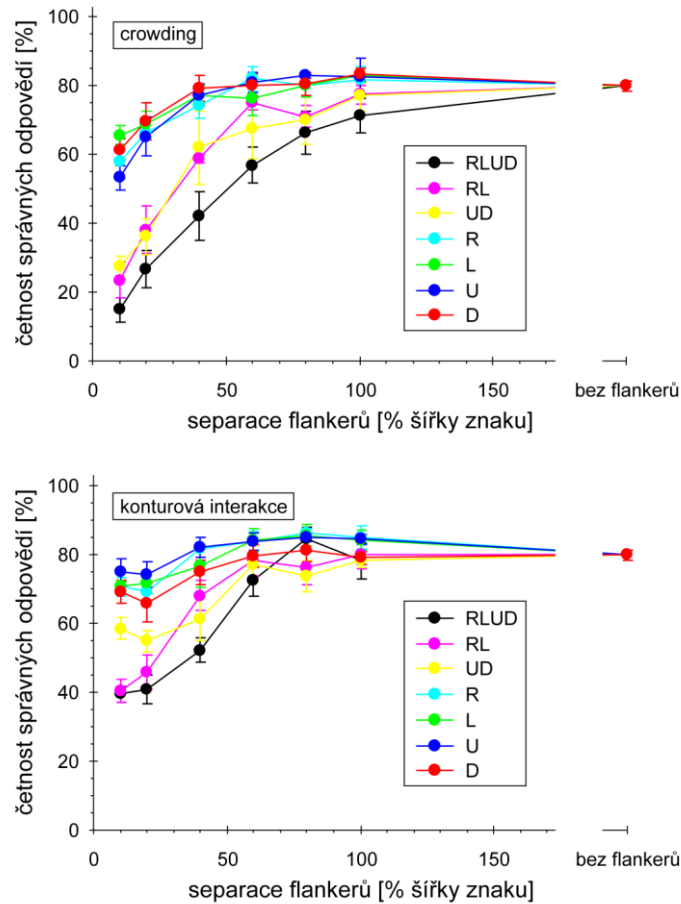
Stimulem byla opět písmena podle Sloanové (Sloan letters) v provedení černých vysoce kontrastních znaků na bílém pozadí, a to buďto izolovaná, nebo obklopená flankery o stejném kontrastu. Stimul byl vždy pozorován foveálně za fotopických podmínek, výběr centrálního znaku byl náhodný. Jako flankery byly u konturové interakce použity kontury o šířce rovné pětina šířky pozorovaného centrálního znaku a délce shodné s velikostí centrálního znaku. V případě crowdingu byly v daný okamžik všechny zobrazené flankery stejné, přičemž jako flanker bylo náhodně vybráno jedno písmeno ze čtyř předem zvolených ze sady Sloan letters (D, K, N, O), a to stejné velikosti jako měl centrální znak; centrální znak a flankery byly vždy odlišné. Flankery byly prezentovány v různém počtu (jeden, dva nebo čtyři) a různých pozicích (vlevo – L, vpravo – R, nahoře – U, dole – D) pro několik edge-to-edge separací. Weberův kontrast stimulu odpovídal hodnotě -92 % na pracovišti ARU a hodnotě -97 % na UP. Stimuly byly prezentovány na LCD monitoru počítače pomocí speciálního programu..

Testování probíhalo monokulárně za fotopických podmínek. Pozorovací vzdálenost byla na UP 12 m a na ARU 15 m (pro dosažení této vzdálenosti bylo na obou pracovištích využito zrcadlo). Proband identifikoval stimuly verbálně. Velikost centrálního znaku stimulu byla u každého probanda nastavena tak, aby byl izolovaný znak (bez flankerů) správně identifikován s pravděpodobností přibližně 80 %. Velikost znaku se během všech dalších měření u daného probanda neměnila. Následně proběhlo měření na izolovaném znaku a při šesti různých edge-to-edge separacích flankerů pro každou z uvažovaných podmínek (tj. pro každý typ flankerů – kontur nebo písmen, jejich pozici a počet) volených v náhodném pořadí. Separace odpovídaly 10, 20, 40, 60, 80 a 100 % šířky centrálního písmene. Průměrná velikost písmene byla  $3,6 \pm 0,7$  úhlových minut. Testovací měření pro seznámení probandů s použitým optotypem proběhlo bez flankerů.

Statistická analýza získaných dat byla provedena metodou analýzy rozptylu (ANOVA) pro opakovaná měření, přičemž byl sledován vliv separace, typu a počtu flankerů (přesněji se jednalo o vliv počtu i pozice, protože při daném počtu byla každá pozice uvažována v analýze samostatně, celkem tedy 7 úrovní tohoto faktoru) včetně jejich vzájemné interakce na správnou identifikaci centrálního znaku.

## Výsledky

Závislost průměrných hodnot správné identifikace centrálního znaku (průměrováno přes data všech probandů) pro všechny testované počty a pozice flankerů na velikosti separace (edge-to-edge, vyjádřené v % šířky znaku) ukazují grafy na obr. 9. Horní panel prezentuje výsledky crowdingu, spodní panel konturovou interakci. Z grafů je zřejmé, že jak u crowdingu, tak i u konturové interakce klesá procento správné identifikace znaku se zmenšující se separací a s rostoucím počtem flankerů. Vliv flankerů je patrný především u vyšších separací. Počet správných odpovědí je v případě nízkých separací a maximálního počtu flankerů nižší u crowdingu – crowding má tedy v případě čtyř flankerů větší magnitudu než konturová interakce. Tyto výsledky potvrdila též statistická analýza metodou ANOVA, která prokázala významný vliv separace, počtu flankerů, interakce separace s počtem flankerů a interakce separace s typem flankerů. Různý vliv počtu flankerů na konturovou interakci a crowding prokázala signifikantní interakce mezi typem flankerů a jejich počtem.



Obr. 9: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (nahore) a konturové interakce (dole) pro různé počty a pozice flankerů vynesené v závislosti na edge-to-edge separaci flankerů měřené v % šířky znaku. Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

## Diskuze

Stěžejním výsledkem byl pozorovaný rozdíl v magnitudě konturové interakce a crowdingu při maximálním počtu flankerů a dále odlišný (silnější) vliv počtu flankerů na crowding oproti konturové interakci. Námi zjištěná větší magnituda v případě crowdingu (při čtyřech flankerech) nebyla zaznamenána v předchozích studiích (Norgett & Siderov, 2014; Danilova & Bondarko, 2007). Norgett & Siderov (2014) však pozorovali oba jevy pouze při minimální separaci 50 %. Podle našich výsledků je však rozdíl mezi typy flankerů patrný až při nízkých separacích, v daném uspořádání tedy nemusel být pozorován. Danilova & Bondarko (2007) sice sledovali

i nízké separace, avšak jako centrální znak používali Landoltův prstenec (viz obr. 5 v citované publikaci), který se při konturové interakci chová poměrně specificky, viz např. Liu (2001). V případě dat studie (Danilova & Bondarko, 2007) je možné obdobně jako v našich výsledcích sledovat ve většině případů u konturové interakce zlepšení úspěšnosti v rozpoznání centrálního znaku při velmi malých separacích. Naopak u crowdingu se tento jev vyskytuje minimálně nebo vůbec. Příčiny tohoto jevu mohou být kombinací optických a neurálních aspektů, kdy může vlivem rozmazání obrazu kontur dojít k jejich splynutí s centrálním znakem, a tak ke snížení jejich inhibičního potenciálu; u flankerů dostatečné velikosti (např. v případě písmen) tento jev není tak výrazný. Popisovaný efekt je aktuálně předmětem dalších studií na pracovištích ARU, UH a UP. Je tedy otázkou, zda za rozdílem mezi foveálním crowdingem a konturovou interakcí stojí pouze právě zmíněný jev nebo zda je alespoň z části zapříčiněn předpokládanou větší komplexností crowdingu (např. přítomností substituce a jiných jevů). Prokázaný výraznější vliv počtu flankerů u crowdingu by mohl poukazovat na příspěvek například substituce, která by měla s rostoucím počtem flankerů zvyšovat pravděpodobnost záměny centrálního znaku a tím zvyšovat chybovost probanda oproti konturové interakci.

V naší studii nebyl nalezen významný rozdíl mezi vertikálně a horizontálně orientovanými flankery. Někteří autoři (Freeman, 1980; Feng, Jiang & He, 2007) však u crowdingu uvádí vliv orientace na čitelnost. Ve svých výsledcích se ale liší. Feng et al. (2007) udávají lepší čitelnost při pozici UD než RL, zatímco Freeman (1980) pozoroval větší počet chyb při vertikální orientaci oproti horizontální (čtení sloupců oproti čtení řádků). První citovaná studie však sledovala periferní crowding, který se může od centrálního lišit. Druhá studie se sice zabývala centrálním crowdingem, ale testované osoby četly celý řádek znaků oproti jedinému centrálnímu, obklopenému flankery v našem případě. Při čtení řádku oproti sloupci se tak mohla zřetelně projevit naučená schopnost číst v řádcích, zatímco u našeho experimentu s jedním sledovaným znakem byl tento vliv minimální.

Výsledky studie poukazují na to, že mezi foveálním crowdingem a konturovou interakcí je rozdíl, přičemž crowding se ukazuje jako silnější jev. Pro jeho detailnější objasnění je však nutné provést další studie, zaměřené např. na sledování záměnných matic.

## 5.2 Analýz chyb pro crowding a konturovou interakci (Studie IV)

Cílem Studie IV je ověřit pro velké počty prezentací stimulu výsledky předešlé studie v případě separací, kde dochází u crowdingu i konturové interakce k dostatečně velkému počtu chyb, ale kde se ještě patřičně neprojevuje zmiňované zlepšení u konturové interakce. Dalším cílem je sestavit a porovnat odpovídající záměnné matice.

### Metodika

Do studie byli zapojeni celkem čtyři probandi ze dvou laboratoří. Tři z probandů (dvě ženy, jeden muž), ve věku od 33 do 66 let, se účastnili experimentu v laboratoři ARU, jeden muž (37 let) byl testován v laboratoři optometrie na UP. Žádný z probandů netrpěl oční patologií nebo systémovou chorobou ovlivňující vidění. Všichni probandi měli normální vÍzus nebo vÍzus korigovaný na normální.

Jako stimul byla opět použita černá písmena podle Sloanové, zobrazená na bílém pozadí, a to buďto izolovaná, nebo obklopená jedním, dvěma nebo čtyřmi flankery o stejném kontrastu jako centrální znak. Celé měření probíhalo za fotopického jasu. Centrální znak byl při každé prezentaci volen náhodně. V případě crowdingu byly flankery při dané prezentaci vždy tvořeny stejným znakem, náhodně vybraným ze čtyř zvolených písmen ze sady Sloan letters (D, K, N, O), které se vždy lišilo od centrálního znaku; velikost flankeru byla shodná s velikostí centrálního znaku. Konturová interakce byla navozena pomocí kontur o šířce rovné pětina šířky znaku a délce rovné šířce znaku. V případě prezentace jednoho znaku byl tento umístěn vlevo (L), vpravo (R), nahoře (U) nebo dole (D) od centrálního znaku. V případě dvou a čtyř flankerů byly znaky rozmístěny vždy symetricky od centrálního znaku, a to v pozici vlevo a vpravo (LR), nahoře a dole (UD) a ve všech možných pozicích současně (LRUD). Doba prezentace stimulu byla v obou laboratořích neomezená. Stimuly byly prezentovány na LCD monitoru počítače pomocí speciálního programu.

Testováno bylo vždy jedno oko, v případě potřeby s odpovídající monokulární korekcí, a to za fotopických podmínek. Stimul byl pozorován bez



omezení zorného pole, pozorovací vzdálenosti byla 15 m na ARU a 12 m na UP (pozorování stimulu bylo realizováno přes zrcadlo). Proband identifikoval každé prezentované písmeno verbálně, přičemž experimentátor tuto odpověď zadal pomocí klávesnice do projekčního programu, který v průběhu měření automaticky generoval příslušnou záměnnou matici. Každá záměnná matice měla rozměr 10 x 10, přičemž řádky odpovídaly prezentovaným znakům a sloupce odpovědím probanda.

Velikost stimulu byla pro každého probanda volena tak, aby bylo dosaženo 80% správné identifikace centrálního znaku prezentovaného bez flankerů (v průměru  $3,4 \pm 0,5$  úhlových minut). Velikost znaku se pro daného probanda v průběhu experimentu neměnila. Následně probíhalo měření záměnných matic včetně procenta správných odpovědí pro dvě různé separace (edge-to-edge) mezi centrálním písmenem a flankery, a to pro separaci 20 % šířky znaku (tj. při vysokém crowdingu a konturové interakci) a pro separaci 100 % (tj. když byl vliv crowdingu a konturové interakce jen malý nebo žádný). Pro každého pozorovatele byla vygenerována záměnná matice a určena úspěšnost identifikace centrálního znaku na základě celkem 900 až 1100 prezentací stimulu při daném počtu, pozici a separaci flankerů (dané parametry byly voleny náhodně). Měření bylo realizováno v sériích po 100 prezentacích. Před vlastním měřením byl každý proband dostatečně seznámen s optotypem a průběhem experimentu, přičemž úvodní měření probíhalo se stimulem bez flankerů.

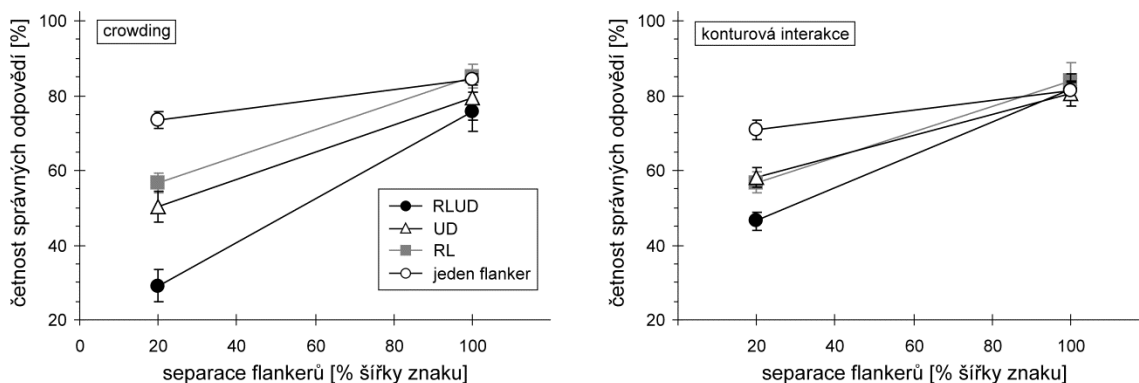
Vlivy separace, počtu (včetně konkrétní pozice) a typu flankerů na procento správných odpovědí byly hodnoceny metodou analýzy rozptylu (ANOVA) pro opakovaná měření na hladině významnosti 0,05.

Záměnné matice byly srovnávány po jednotlivých řádcích, tj. samostatně pro každý prezentovaný centrální znak. Přitom do srovnání byly zahrnuty pouze buňky obsahující chybnou reakci, tj. 9 buněk na každém řádku. Pro účely srovnání byly matice pro jednotlivé probandy a odpovídající stejným podmínkám sloučeny (finální matice pro statistickou analýzu tedy zahrnovaly data z 3900, 4000 nebo 4100 prezentací). Referenční matice reprezentující stav s minimálním efektem flankerů byla vytvořena sloučením všech matic pro konturovou interakci při separaci 100 % (konturová interakce se při této separaci prakticky neprojevuje; celkem se jednalo o 28 000 prezentací). Srovnání bylo provedeno pomocí testu nezávislosti  $\chi^2$  na

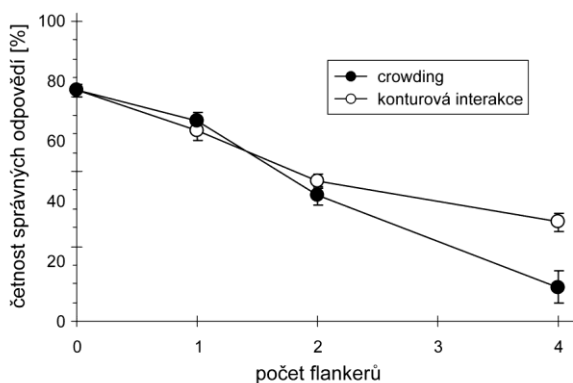
hladině významnosti 0,05 (Chráška, 2007). V případě signifikantního výsledku byly rozdíly mezi odpovídajícími si buňkami v řádcích dále porovnány na základě odlišnosti adjustovaných standardizovaných reziduí (z-score) od nuly (Chráška, 2007; Everitt, 1992), přičemž byla aplikována Holm-Bonferroniho korekce pro vícenásobná porovnání na hladině významnosti 0,05. Pro grafickou prezentaci byly použity normované matice, u nichž jsou hodnoty četnosti normovány tak, aby jejich součet na daném řádku byl roven 1.

## **Výsledky**

Průměrné hodnoty procenta správných odpovědí pro jednotlivé počty flankerů jsou včetně standardních chyb vyneseny v závislosti na separaci na obr. 10 pro konturovou interakci (vlevo) i crowding (vpravo). V případě prezentace jednoho flankeru jsou pro přehlednost hodnoty ze všech čtyř pozic uvedeny jako souhrnný průměr, ostatní případy jsou prezentovány samostatně. Konturová interakce i crowding se projevují poklesem procent úspěšných odpovědí při zmenšení separace. Z grafů je patrné, že vliv konturové interakce i crowdingu roste s rostoucím počtem flankerů. Tento efekt je pro separaci 20 % demonstrován též na obr. 11. Přitom referenční hodnota pro stav bez flankerů je nahrazena průměrnou hodnotou pro konturovou interakci při separaci 100 %, kdy se konturová interakce prakticky neuplatňuje, jak je patrné z výsledků Studie III. Při separaci 20 % a maximálním počtu flankerů vykazuje crowding výrazně silnější vliv oproti konturové interakci. Signifikanci uvedených změn statisticky potvrdila ANOVA, kterou byl zjištěn významný vliv separace, počtu flankerů, jejich vzájemné interakce, interakce typu flankerů s jejich počtem a intrakce typu, počtu a separace flankerů.

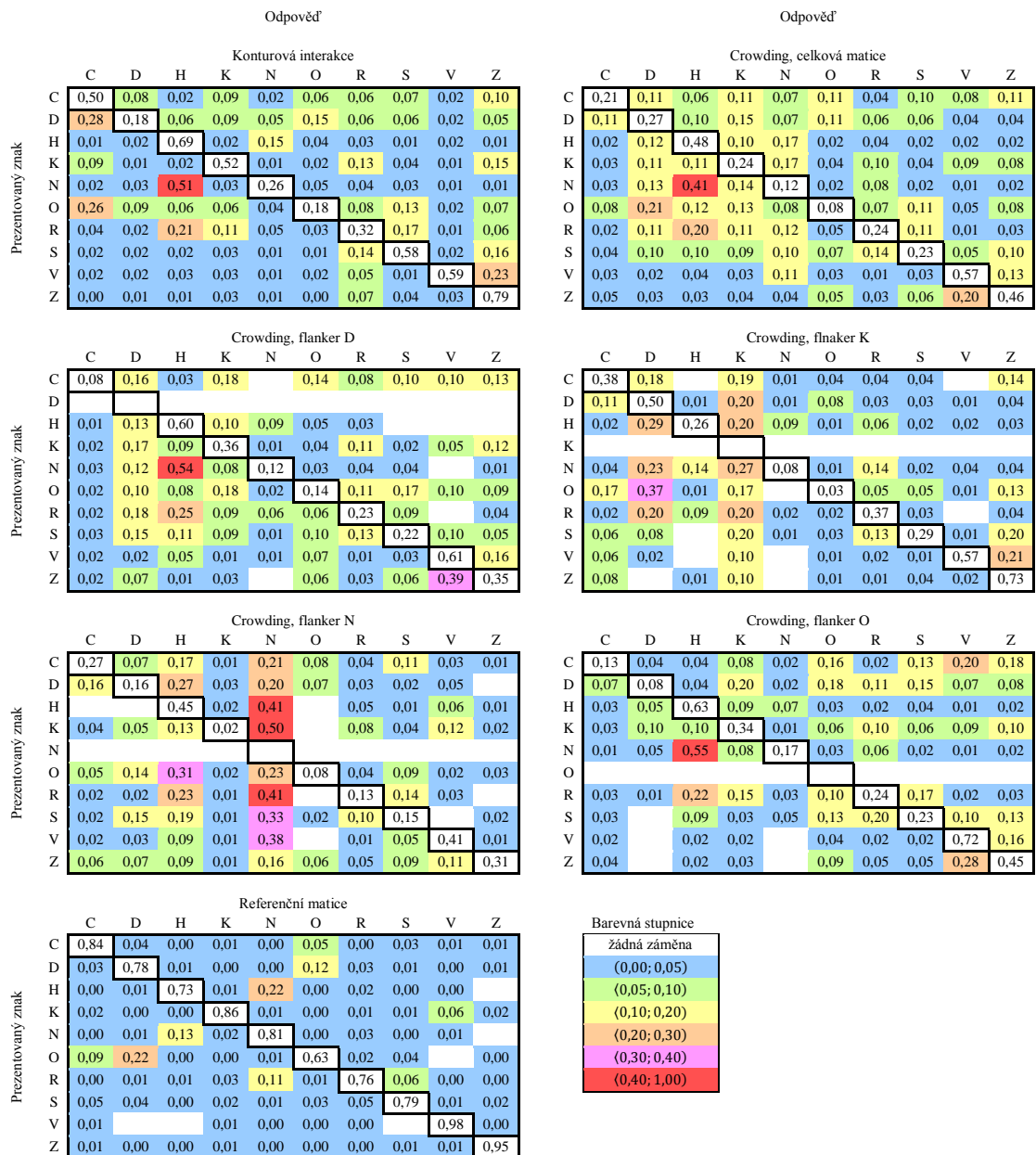


Obr. 10: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (vlevo) a konturové interakce (vpravo) pro čtyři flankery (RLUD), dva vertikální (UD) a dva horizontální (RL) flankery a pro jeden flanker (získaný jako průměr ze všech čtyř možných pozic) vynesené v závislosti na edge-to-edge separaci flankerů měřené v % šířky znaku. Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.



Obr. 11: Průměrné relativní četnosti správných odpovědí u foveálního crowdingu (plné kroužky) a konturové interakce (prázdné kroužky) v závislosti na počtu použitých flankerů. Četnost v situaci bez flankerů je nahrazena průměrem četnosti správných odpovědí u konturové interakce se separací 100 % (kdy se interakce prakticky neprojevuje; průměrováno přes všechny počty kontur a všechny subjekty). Vertikální úsečky představují dvojnásobek střední chyby průměru.

Z normovaných záměnných matic (obr. 12) je zřetelný rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem. U crowdingu se více vyskytují záměny za písmena, která byla použita jako flankery (výsledky statistické analýzy ukazuje obr. 13), což svědčí o tzv. substituci (mylném nahrazení sledovaného znaku flankerem). Výjimku tvoří flanker O. Písmeno O je však snadno zaměnitelné s jinými znaky, proto v případě substituce není jeho vliv tak patrný.



Obr. 12: Normované záměnné matice reprezentující záměnnost znaků při konturové interakci (vlevo nahoře), crowdingu (vpravo nahoře) a u crowdingu v případě jednotlivých flankerů (po řadě zleva doprava od druhého řádku dolů pro D, K, N a O). Matice byly vytvořeny na základě sloučení dat všech probandů. Poslední matice (vlevo dole) představuje normovanou referenční matici se záměnností znaků při minimálním efektu flankerů vytvořenou na základě sloučení dat všech probandů při konturové interakci a separaci 100 %. Buňky na diagonále představují správné odpovědi. Buňky s chybnými odpověďmi (mimo diagonálu) jsou barevně škálovány podle relativní četnosti od modré (nejnižší) po červenou (nejvyšší). Nenastala-li daná záměna, je buňka prázdná.

Odpověď

	C	D	H	K	N	O	R	S	V	Z
C									CW	
D	CI			CW						
H		CW		CW	CI					
K	CI	CW	CW		CW		CI		CW	CI
N		CW	CI	CW						
O	CI	CW		CW						
R		CW			CW			CI		
S		CW	CW		CW	CW	CI			CI
V					CW		CI			CI
Z							CI		CW	

Obr. 13: Statistická významnost rozdílů v záměnných maticích pro konturovou interakci a crowding při prezentaci čtyř flankerů (data sloučena pro všechny probandy); srovnání v rámci jednotlivých řádků probíhalo na základě testování adjustovaných reziduí. Signifikantně vyšší četnosti odpovědí u konturové interakce odpovídají žluté buňky označené „CI“, u crowdingu modré buňky s označením „CW“. Prázdné bílé buňky se mezi oběma jevy významně neliší.

## Diskuze

Provedený experiment potvrdil výsledky Studie III, tj. že crowding je při užití čtyř flankerů silnější než konturová interakce, přičemž rostoucí počet flankerů ovlivňuje crowding více než konturovou interakci. Z rozboru záměnných matic lze usuzovat, že crowding v sobě zahrnuje podobné jevy jako konturová interakce, dále chyby vzniklé na základě substituce (ve které se projeví též vlastní prostá záměnnost flankerů) a další, komplikovanější efekty.

Z výsledků předchozí Studie III nebylo zcela zřejmé, zda není rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem při malých separacích způsoben mírným zlepšením v identifikaci znaku, která může mít neurálně-optický původ (viz diskuze u Studie III). V této studii proto byly použity separace, kde k tomuto zlepšení obvykle ještě nedochází. Výsledky předchozí studie byly přesto potvrzeny. Navíc rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem potvrdili též záměnné matice.

Výsledky studií (Marten-Ellis & Bedell, 2015; Pluháček & Siderov, 2018) ukazují, že při mezopickém jasu dochází k výraznému poklesu foveálního crowdingu obdobně jako u konturové interakce (Studie I a II). Tyto výsledky poukazují na již

dříve rozebíraný vliv antagonistické struktury foveálních receptivních polí, která s poklesem jasu mizí (Kaplan, Marcus & So, 1979; Ramoa, Freeman & Macy, 1985; Virsu, Lee & Creutzfeldt, 1977; Wróbel, 1981), i v případě crowdingu. Tato skutečnost je v souladu s naším výsledným tvrzením, že crowding částečně zahrnuje i jevy podílející se na konturové interakci (evidentně tedy vliv antagonismu receptivních polí), popř. přímo konturovou interakci.

Z uvedeného je zřejmé, že foveální crowding, obdobně jako crowding periferní, je jevem komplexním. Otázkou však zůstává míra zapojení jednotlivých uvažovaných procesů (konturová interakce, resp. jí odpovídající mechanismy, substituce, grouping atd.). Na zodpovězení těchto otázek by bylo vhodné podrobně, např. opět pomocí záměnných matic, sledovat rozdíly mezi crowdingem a konturovou interakcí v případě normálních a nízkých jasů a porovnat je s těmito jevy v periférii.

## 6 ZÁVĚR - SHRNUTÍ HLAVNÍCH VÝSLEDKŮ PRÁCE

Příčiny a vzájemné vztahy crowdingu a konturové interakce doposud nejsou zcela objasněny. Hlavním cílem této práce bylo na základě provedených experimentů přispět k porozumnění těmto jevům a jejich příčinám. Konkrétně byl sledován jednak vlivu jasů a excentricity podnětu na konturovou interakci, jednak bylo provedeno vzájemné porovnání a analýza mechanismů konturové interakce a crowdingu ve fovee. Text dále poskytuje souhrn základních poznatků z oblasti zrakového vnímání, přičemž hlavní pozornost byla věnována popisu a charakteristice crowding efektu a konturové interakce. Teoretická část se kromě úvodu do zrakového vnímání, zejména zrakové dráhy a receptivních polí, zaměřila na popis stávajícího stavu poznání v oblasti mechanismů vzniku těchto jevů, na jejich projevy při foveálním a periferním vidění a na případné důsledky jejich působení. Provedené shrnutí poskytlo dostatečný informační základ pro návrh a úspěšnou realizaci jednotlivých experimentů.

Hlavním vědeckým přínosem v oblasti konturové interakce bylo zmapování změn jejího rozsahu a magnitudy v závislosti na změnách jasů stimulu od fotopické až po skotopickou úroveň a na lokalizaci stimulu v zorném poli. Dosud existovalo jen několik málo studií zabývajících se touto problematikou, přičemž jen jediná sledovala i skotopickou konturovou interakci (Simunovic & Calver, 2004). V rámci Studií I a II byly zjištěny tyto dílčí výsledky:

- Foveální konturová interakce vykazuje podobný rozsah za fotopických i mezopických jasových podmínek a systematický pokles magnitudy s jasnem v souladu s útlumem antagonistické struktury receptivních polí.
- Periferní konturová interakce nevykazuje výrazné změny rozsahu a magnitudy v závislosti na excentricitě a jasů (adaptační jas pozadí stimulu vždy dosahoval nadprahových hodnot  $> 10^{-6}$  cd/m<sup>2</sup>).
- Konturová interakce má ve fovee násobně menší rozsah než v periférii.

K výsledkům je nutné dodat, že poklesu jasů vždy odpovídal nárůst velikosti stimulu. Tedy rozsah interakce se neměnil s velikostí stimulu při dané lokalizaci v zorném poli. Uvedené výsledky podporují předpoklad, že konturová interakce má neurální původ, který je ve fovee založený na antagonistické struktuře receptivních

polí zrakové dráhy. Výsledky získané v periferii oblasti sice přímo vliv antagonistického mechanismu nepodporují, nicméně jej ani nevyvracejí. Pro upřesnění konkrétního neurálního mechanismu v periferii bude tedy třeba provést další doplňující studie.

Při srovnání crowdingu a konturové interakce ve fovee bylo hlavním přínosem sledování vlivu počtu flankerů na průběh obou jevů a vyhodnocení rozdílů v chybách při identifikaci znaku. Stávající studie uvádějí výrazný rozdíl mezi konturovou interakcí a crowdingem v periferii, v centrální oblasti se však oba jevy zdají obdobné. V rámci studií III a IV byly zjištěny tyto dílčí výsledky:

- Vliv flankerů na identifikaci znaku ve fovee jednoznačně roste s jejich počtem, a to jak u crowdingu, tak i konturové interakce ve fovee. V případě crowdingu je však efekt výraznější.
- Při maximální počtu prezentovaných flankerů vykazuje foveální crowding větší magnitudu a mírně větší rozsah oproti konturové interakci.
- Foveální konturová interakce ve většině případů vykazuje zlepšení úspěšnosti v rozpoznání centrálního znaku při velmi malých separacích. U crowdingu tento efekt nebyl pozorován.
- Chyby v identifikaci znaků u foveálního crowdingu se významně liší od chyb při konturové interakci, přičemž u crowdingu je patrný větší počet záměn centrálního písmene za periferní.

Z analýzy výsledků vyplývá, že foveální crowding je oproti foveální konturové interakci komplexnějším jevem, který zřejmě konturovou interakci zahrnuje, ale současně se na jeho vzniku podílí více příčin, zejména tzv. substituce. Z aktuálně publikovaných studií (např. Pluháček & Siderov, 2018) však vyplývá, že obdobně jako u konturové interakce, i u crowdingu se zmenšuje magnituda s jasnem. Tento jev odpovídá spíše vlivu antagonismu receptivních polí než působení substituce a dalšímu crowdingu předpokládaných vlivů. Uvedené výsledky proto nastolují další otázky, které budou vyžadovat další doplňující experimenty.



## LITERATURA A ZDROJE

Allen, P. M., Evans, B. J., Wilkins, A. J. (2009). *Vision And Reading Difficulties*. The Association of Optometrists. ISBN 10: 09559235-1-4

Anděl, J. (2005). *Základy matematické statistiky*. Praha: Matfyzpress. ISBN 80-86732-40-1

Andriessen, J. J., Bouma, H. (1976). Eccentric vision: adverse interactions between line segments. *Vision Research*, 16(1), 71-78

Appelle, S. (1972). Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The "oblique effect" in man and animals. *Psychological Bulletin*, 78(4), 266-278

Atkinson, J. (1991). Vision and visual dyslexia. Review of human visual development: crowding and dyslexia, 44-57.

Balcer, L. J., Raynowska, J., Nolan, R., Galetta, S. L., Kapoor, R., Benedict, R., Phillips, G., LaRocca, N., Hudson, L., Rudick, R. (2017). Validity of low-contrast letter acuity as a visual performance outcome measure for multiple sclerosis. *Multiple Sclerosis*, 23(5), 734–747

Barlow, H. B., Fitzhugh, R., Kuffler, S. W. (1957). Change of organization in the receptive fields of the cat's retina during dark adaptation. *Journal of Physiology*, 137, 338–354

Bedell, H. E. (1987). Eccentric regard, task, and optical blur as factors influencing visual acuity at low luminances. *Night Vision, Current Research and Future Directions*. National Research Council Symposium Proceedings. Washington, DC: National Academy Press, 146–161

Benjamin, W. J. (2006). *Borish's Clinical Refraction*. USA: Butterworth Heinemann - Elsevier Science Inc. ISBN 978-0-7506-7524-6

Bex, P. J., Dakin, S. C, Simmers, A. J. (2003). The shape and size of crowding for moving targets. *Vision Research*. 43, 2895–2904

- Bex, P. J., Dakin, S. C. (2005). Spatial interference among moving targets. *Vision Research*, 45, 1385–1398
- Bisti, S., Clement, R., Maffei, L., Mecacci, L. (1977). Spatial frequency and orientation tuning curves of visual neurones in the cat: Effects of mean luminance. *Experimental Brain Research*, 27, 335–345
- Blake, R., Sekuler, R. (2005). *Perception*. New York: McGraw-Hill Higher Education. ISBN-13: 978-0071112727
- Bouma, H. (1970). Interaction effects in parafoveal letter recognition. *Nature*, 226, 177–178
- Cleland, B. G., Enroth-Cugell, C. (1968). Quantitative aspects of sensitivity and summation in the cat retina. *Journal of Physiology*, 198, 17-38
- Coates, D. R., Bernard, J. B., Chung, S. T. L. (2019). Feature contingencies when fading letter strings. *Vision Research*, 156, 84-95
- Dakin, S. C., Cass, J., Greenwood, J. A., Bex, P. J. (2010). Probabilistic, positional averaging predicts object-level crowding effects with letter-like stimuli. *Journal of Vision*, 10(10), 14,1-16
- Danilova, M. V., Bondarko, V. M. (2007). Foveal contour interactions and crowding effects at the resolution limit of the visual system. *Journal of Vision*, 7(2), 25, 1–18
- Davison, A. C., Hinkley, D. V. (2003). *Bootstrap methods and their applications*. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 0-521-57471-4
- Derrington, A. M., Lennie, P. (1982). The influence of temporal frequency and adaptation level on receptive field organization of retinal ganglion cells in cat. *Journal of Physiology*, 333, 343–366
- Dowling, J. E., Dowling, J. L. (2016). *Vision: How It Works and What Can Go Wrong*. MIT Press. ISBN 978-0-262-03461-6
- Duffy, K. R., Hubel, D. H. (2007). Receptive field properties of neurons in the primary visual cortex under photopic and scotopic lighting conditions. *Vision Research*, 47, 2569-2574

- Ehrt, O., Hess, R. F. (2005). Foveal contour interaction: Detection and discrimination. *Journal of the Optical Society of America A*, 22(2), 209–216
- Everitt, B. S. (1992). *The Analysis of Contingency Tables*. Chapman and Hall/CRC, ISBN 0-412-39850-8
- Feng, Ch., Jing, Y., He, S. (2007). Horizontal and vertical asymmetry in visual spatial crowding effects. *Journal of Vision*, 7(2),13,1-10
- Flom, M. C. (1991). Contour interaction and the crowding effect. *Problems in Optometry*, 3(2), 237–257
- Flom, M. C., Heath, G. G., Takahashi, E. (1963). Contour interaction and visual resolution: contralateral effects. *Science*, 142, 979-980
- Flom, M. C., Weymouth, F. W., Kahneman, D. (1963). Visual resolution and contour interaction. *Journal of the Optical Society of America*, 53, 1026–1032
- Formankiewicz, M. A., Waugh, S. J. (2013) The effects of blur and eccentric viewing on adult acuity for pediatric tests: implications for amblyopia detection. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 54, 6934–6943
- Freeman, J., Chakravarthi, R., Pelli, D. G. (2012). Substitution and pooling in crowding. *Attention, Perception & Psychophysics*, 74(2), 379-396
- Freeman, R. D. (1980). Visual acuity is better for letters in rows than in columns. *Nature*, 286, 62-64
- Greenwood, J. A., Bex, P. J., Dakin, S. C. (2010). Crowding change appearance. *Current Biology*, 20,496-501
- Hanus, D., Vul, E. (2013). Quantifying error distributions in crowding. *Journal of Vision*, 13(4), 17, doi: 10.1167/13.4.17
- Hariharan, S., Levi, D. M., Klein, S. A. (2005). “Crowding” in normal and amblyopic vision assessed with Gaussian and Gabor C’s. *Vision Research*, 45, 617–633
- Herzog, M. H., Manassi, M. (2015). Uncorking the bottleneck of crowding: a fresh look at object recognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 1, 86-93

- Hess, R. F., Dakin, S. C., Kapoor, N. (2000). The foveal 'crowding' effect: physics or physiology? *Vision Research*, 40, 365-370
- Hess, R. F., Dakin, S. C., Kapoor, N., Tewfik, M. (2000). Contour interaction in fovea and periphery. *Journal of the Optical Society of America A*, 17(9), 1516-1524
- Chráska, M. (2007). *Metody pedagogického výzkumu. Základy kvantitativního výzkumu*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-1369-4
- Chung, S. T., Levi, D. M., Legge, G. E. (2001). Spatial-frequency and contrast properties of crowding. *Vision Research*, 41(14), 1833-1850
- Johnson, C. A., Casson, E. J. (1995). Effects of luminance, contrast, and blur on visual acuity. *Optometry and Vision Science*, 72(12), 864–869
- Kaplan, E., Marcus, S., So, Y. T. (1979). Effects of dark adaptation on spatial and temporal receptive fields in cat lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, 294, 561–580
- Klein, S. A. (2001). Measuring, estimating, and understanding the psychometric function: A commentary. *Perception & Psychophysics*, 63, 1421 – 1455
- Kooi, F. L., Toet, A., Tripathy, S. P., Levi, D. M. (1994). The effect of similarity and duration on spatial interaction in peripheral vision. *Spatial Vision*, 8(2), 255-279
- Korte, W. (1923). Über die Gestaltauffassung im indirekten Sehen. *Zeitschrift für Psychologie*, 93, 17-82
- Koukolík, F. (2012). *Lidský mozek: Funkční systémy. Norma a poruchy*. Praha: Galén. 978-80-7262-861-2
- Králíček, P. (2011). *Úvod do speciální neurofyzologie*. Praha: Galén. ISBN 978-80-7262-618-2
- Kraus, H., et al. (1997). *Kompendium očního lékařství*. Praha: Grada. ISBN 80-7169-079-1
- Kuchynka, P., et al. (2007). *Oční lékařství*. Praha: Grada Publishing. ISBN 978-80-247-1163-8

- Latham, K., Whitaker, D. (1996). Relative roles of resolution and spatial interference in foveal and peripheral vision. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 16 (1), 49–57
- Laycock, R., Crewther, D. P., Crewther, S. G. (2008). The advantage in being magnocellular: a few more remarks on attention and the magnocellular system. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 32(8), 1409-1415
- Levi, D. M. (2008). Crowding – an essential bottleneck for object recognition: a mini-review. *Vision Research*, 48(5), 635-654
- Levi, D. M., Hariharan, S., Klein, S. A. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in amblyopic vision. *Vision Research*, 42, 1379-1394
- Levi, D. M., Klein, S. A., Hariharan, S. (2002). Suppressive and facilitatory spatial interactions in foveal vision: Foveal crowding is simple contrast masking. *Journal of Vision*, 2(2), 140–166
- Levi, D. M., Song, S., Pelli, D. G. (2007) Amblyopic reading is crowded. *Journal of Vision*, 7(2), 1-17
- Levin, L. A., Nilsson, S. F. E., Ver Hoeve, J., Wu, S. M., Kaufman, P. L., Alm, A. (2011). *Adler's physiology of the eye*. Saunders Elsevier. ISBN 978-0-323-05714-1
- Lin, R. J., Ng, J. S., Nguyen, A. L. (2015). Determinants and standardization of mesopic visual acuity. *Optometry and Vision Science*, 92(5), 559–565
- Liu, L. (2001). Can the amplitude difference spectrum peak frequency explain the foveal crowding effect? *Vision Research*, 41 (27), 3693-3704
- Liu, L., Arditi, A. (2001). How crowding affects letter confusion. *Optometry and Vision Science*, 78(1), 50-55
- Maffei, L., Fiorentini, A. (1972). Retinogeniculate convergence and analysis of contrast. *Journal of Neurophysiology*, 35, 65–72
- Martelli, M., Majaj, N. J., Pelli, D. G. (2005) Are faces processed like words? A diagnostic test for recognition by parts. *Journal of Vision*, 5(1), 58-70

- Marten-Ellis, S. M., Bedell, H. E. (2015). Do different mechanisms mediate contour interaction and crowding in the fovea and visual periphery? *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 56, 2213
- Matteucci, P., Maraini, G., Peralta, S. (1963). Modifications de la difficulté de séparation dans l'œil amblyope strabique à luminance mésopique. *Archives d'Ophthalmologie*, 23, 655–658
- Muller, J. F., Dacheux, R. F. (1997). Alpha ganglion cells of the rabbit retina lose antagonistic surround responses under dark adaptation. *Visual Neuroscience*, 14, 395–401
- Nandy, A. S., Tjan, B. S. (2007). The nature of letter crowding as revealed by first- and second-order classification images. *Journal of Vision*, 7(2), 5, 1-26
- Nazir, T. A. (1992). Effects of lateral masking and spatial precueing on gap-resolution in central and peripheral vision. *Vision Research*, 32, 771–777
- Norgett, Y., Siderov, J. (2014). Foveal crowding differs in children and adults. *Journal of Vision*, 14(12), doi: 10.1167/14.12.23.
- Norton, T. T., Corliss, D. A., Bailey, J. E. (2002). *The Psychophysical Measurement of Visual Function*. USA: Butterworth Heinemann - Elsevier Science Inc. ISBN 0-7506-9935-3
- Otradovec, J. (2003). *Klinická neurooftalmologie*. Praha: Grada Publishing. ISBN 80-247-0280-0
- Peichl, L., Wässle, H. (1983). The structural correlate of the receptive field centre of alpha ganglion cells in the cat retina. *Journal of Physiology*, 341, 309–324
- Pelli, D. G., Palomares, M., Majaj, N. J. (2004). Crowding is unlike ordinary masking: Distinguishing feature integration from detection. *Journal of Vision*, 4(12), 1136–1169
- Pelli, D. G., Tillman, K. (2008). The uncrowded window of object recognition. *Nature Neuroscience*, 11(10), 1129-1135

- Pluháček, F., Siderov, J. (2018). Mesopic visual acuity is less crowded. *Graefe's archive for clinical and experimental ophthalmology*, 256(9), 1739-1746
- Powers, M. K., Green, D. G. (1990). Physiological mechanism of visual adaptation at low light levels. *Night Vision*, 125-145
- Puell, M. C., Barrio, A. R., Palomo-Alvarez, C., Gómez-Sanz, F. J., Clement-Corral, A., Pérez-Carrasco, M. J. (2012). Impaired mesopic visual acuity in eyes with early age-related macular degeneration. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 53(11), 7310–7314
- Ramoá, A. S., Freeman, R. D., Macy, A. (1985). Comparison of response properties of cells in the cat's visual cortex at high and low luminance levels. *Journal of Neurophysiology*, 54, 61–72
- Rashal, E., Yeshurun, Y. (2014). Contrast dissimilarity effects on crowding are not simply another case of target saliency. *Journal of Vision*, 14(9), DOI:10.1167/14.6.9
- Reich, L. N., Bedell, H. E. (2000). Relative legibility and confusions of letter acuity in the peripheral and central retina. *Optometry and Vision Science*, 77(5), 270-275
- Remington, L. A. (2012). *Clinical Anatomy and Physiology of the Visual System*. Butterworth Heinemann - Elsevier Science Inc. ISBN 978-1-4377-1926-0
- Rodieck, R. W., Stone, J. (1965). Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells. *Journal of Neurophysiology*, 28, 833–849
- Rosina, J., Vránová, J., Kolářová, H., Stanek, J. (2013). *Biofyzika*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-4237-3
- Shlaer, S. (1937). The relation between visual acuity and illumination. *The Journal of general physiology*, 21(2), 165–188
- Siderov, J., Waugh, S. J., Bedell, H. E. (2013). Foveal contour interaction for low contrast acuity targets. *Vision Research*, 77, 10–13
- Silbernagl, S., Despopoulos, A. (2004). *Atlas fyziologie člověka*. Praha: Grada Publishing. ISBN 80-247-0630-X

- Simpson, T. L., Barbeito, R., Bedell, H. E. (1986). The effect of optical blur on visual acuity for targets of different luminances. *Ophthalmic & Physiological Optics*, 6(3), 279–281
- Simunovic, M. P., Calver, R. (2004). Crowding under scotopic conditions. *Vision Research*, 44, 963–969
- Sloan, L. L., Rowland, W. M., Altman, A. (1952). Comparison of three types of test target for the measurement of visual acuity. *Review of Ophthalmology*, 8, 4-16
- Strasburger, H., Harvey, L. O., Rentschler, I. (1991). Contrast thresholds for identification of numeric characters in direct and eccentric view. *Perception & Psychophysics*, 49(6), 495-508
- Strasburger, H., Rentschler, I., Jüttner, M. (2011). Peripheral vision and pattern recognition: A review. *Journal of Vision*, 11(5), 13, doi: 10.1167/11.5.13.
- Syka, J., Voldřich, L., Vrabc, F. (1981). *Fyziologie a patofyziologie zraku a sluchu*. Praha: Avicem. ISBN 08-010-81
- Šikl, R. (2013). *Zrakové vnímání*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3029-5
- Takahashi, E. S. (1968). Effects of flanking contours on visual resolution at foveal and near-foveal loci. PhD Thesis: School of Optometry, PhD (Berkeley: University of California)
- Toet, A., Levi, D. M. (1992). The two-dimensional shape of spatial interaction zones in the parafovea. *Vision Research*, 32, 1349-1357
- Tripathy, S. P., Cavanagh, P. (2002). The extent of crowding in peripheral vision does not scale with target size. *Vision Research*, 42, 2357–2369
- Tunnacliffe, A. H. (1993). *Introduction to Visual Optics*. Canterbury: ABDO College. ISBN 09009 928 3
- Virsu, V., Lee, B., Creutzfeldt, O. D. (1977). Dark adaptation and receptive field organization of cells in the cat lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 27, 35–50
- Westheimer, G. (1965). Visual acuity. *Annual Review of Psychology*, (16), 359–380



- Wiesel, T. N., Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 29, 1115–1156
- Wikler, K. C., Williams, R. W., Rakic, P. (1990). Photoreceptor mosaic: number and distribution of rods and cones in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 297(4), 499–508
- Wolford, G., Hollingsworth, S. (1974). Evidence that short-term memory is not the limiting factor in the tachistoscopic full-report procedure. *Memory & Cognition*, 2(4), 796-800
- Wolford, G., Chambers, L. (1984). Contour interaction as a function of retinal eccentricity. *Perception & Psychophysics*, 36, 457-460
- Wood, J. M., Owens, D. A. (2005). Standard measures of visual acuity do not predict drivers' recognition performance under day or night conditions. *Optometry and Vision Science*, 82(8), 698–705
- Wróbel, A. (1981). Light level induced reorganization of cat's lateral geniculate nucleus receptive fields: A spatiotemporal study. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 41(5), 447-466