PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY PALACKÉHO V OLOMOUCI

KATEDRA OPTIKY

MEZOPICKÁ FOVEÁLNA A PERIFÉRNA KONTÚROVÁ INTERAKCIA

Diplomová práca

VYPRACOVALA:

Bc. Daniela Kratkoczká

Obor 5345T008 OPTOMETRIE

Študijný rok 2019/2020

VEDÚCI DIPLOMOVEJ PRÁCE:

RNDr. Mgr. František Pluháček, Ph.D.

Čestné prehlásenie:

Prehlasujem, že som diplomovú prácu vypracovala samostatne, pod vedením RNDr. Mgr. Františka Pluháčka, Ph.D. a s použitím literatúry uvedenej v závere práce.

V Olomouci, dňa 3.6.2020

.....

Bc. Daniela Kratkoczká

Pod'akovanie

Chcela by som poďakovať vedúcemu mojej diplomovej práce RNDr. Mgr. Františkovi Pluháčkovi, Ph.D. za ochotnú spoluprácu, za všetky rady a cenné pripomienky, ktoré mi počas písania mojej práce poskytoval.

Táto práca bola vytvorená za podpory projektov IGA PřF UP v Olomouc s názvom "Optometrie a její aplikace", č. IGA_PrF_2018_007 a IGA_PrF_2019_005 a IGA_PrF_2020_008.

OBSAH

ÚVOD	5
1 ZRAKOVÁ DRÁHA	7
1.1 Sietnica	11
1.2 Fotoreceptory	15
1.3 Receptívne polia	20
2 FOTOPICKÉ, MEZOPICKÉ A SKOTOPICKÉ VIDENIE	26
2.1 Adaptácia	27
2.1.1 Adaptácia na svetlo	28
2.1.2 Adaptácia na tmu	28
2.2 Základy fotometrie	30
3 KONTÚROVÁ INTERAKCIA	32
3.1 Zraková ostrosť	33
3.2 Základná charakteristika a príčiny kontúrovej interakcie	36
3.2.1 Mechanizmus vzniku kontúrovej interakcie	37
3.3 Vplyv jasu na kontúrovú interakciu	38
4 EXPERIMENTÁLNA ČASŤ	40
4.1 Subjekty a metodika	40
4.1.1 Subjekty	40
4.1.2 Metodika	41
4.1.3 Štatistické spracovanie dát	43
4.2 Výsledky	43
4.2.1 Dáta jednotlivých probandov	44
4.2.2 Komplexné dáta	50
4.3 Diskusia	53
ZÁVER	55
ZOZNAM POUŽITEJ LITERATÚRY	56

ÚVOD

Čitateľnosť znaku sa zhoršuje, ak sa v jeho okolí nachádzajú kontúry. Tento jav býva označovaný ako kontúrová interakcia a má vplyv na meranú zrakovú ostrosť, pričom je výrazný najmä u amblyopických očí. Kontúrová interakcia závisí na vzdialenosti kontúr od centrálneho znaku, s čím súvisí aj nárast čitateľnosti písmena, keď je zobrazené samostatne alebo široko vzdialené od susedných znakov. Objasneniu kontúrovej interakcie sa venovalo niekoľko štúdii, pričom prevládajú neurálne teórie o mechanizme jej vzniku. Konkrétne je podľa niekoľkých autorov príčinou kontúrovej interakcie inhibičné nervové pôsobenie medzi znakom a kontúrami, zobrazenými v rámci antagonisticky pôsobiacich častí tzv. receptívnych polí zrakovej dráhy. Túto teóriu podporuje zistené oslabenie foveálnej kontúrovej interakcie pri poklese jasu, korešpondujúce so správaním antagonistickej štruktúry receptívnych polí, ktorá pri nízkych jasoch vymizne. V prípade periférnej kontúrovej interakcie však neboli zodpovedajúce zmeny s poklesom jasu pozorované. Možným vysvetlením bolo, že zatiaľ čo vo fovei boli zapojené iba čapíky, v periférii boli do interakcie zapojené ako čapíky, tak i tyčinky. Pritom je možné, že u tyčiniek dochádza k redukcii antagonizmu receptívnych polí až pri veľmi nízkych jasoch oproti čapíkom a preto neboli pozorované zmeny. Ďalším vysvetlením je, že mechanizmy kontúrovej interakcie sa v centre a periférii kvalitatívne líšia.

Hlavným cieľom tejto diplomovej práce je experimentálne overiť správanie kontúrovej interakcie pri rôznych jasoch vo fovei a v periférii a vhodným usporiadaním experimentálnych podmienok sa pokúsiť zistiť, či za danými javmi v rôznych sietnicových lokáciách stoja rovnaké nebo odlišné mechanizmy. Ďalším cieľom je zhrnutie problematiky kontúrovej interakcie so zameraním sa práve na vplyv jasu. Keďže je dôležité pochopiť samotný prenos zrakových informácii, práca sa v teoretickej časti najprv zaoberá jednotlivými časťami zrakovej dráhy a špeciálne sietnicou a jej nervovými bunkami. Kvôli teórii o vzniku kontúrovej interakcie na základe antagonizmu receptívnych polí sa práca zameriava aj na objasnenie receptívnych polí a ich vlastností. Následne sú tiež priblížené pojmy fotopické, mezopické a skotopické videnie a taktiež mechanizmy, vďaka ktorým je oko schopné prispôsobiť sa rôznym úrovniam okolitého jasu. Vlastný experiment spočíva v skúmaní foveálnej a periférnej kontúrovej interakcie pri rôznych separáciách medzi kontúrami a prezentovaným znakom, a to pri fotopických

i mezopických jasových podmienkach. V oboch prípadoch bol vplyv tyčiniek na videnie obmedzený za použitia selektívneho červeného filtra.

1 ZRAKOVÁ DRÁHA

Zraková dráha je nositeľom zrakových informácii a je tvorená výstupom približne jedného milióna nervových vlákien gangliových buniek z oka. Informácia z každej snímacej jednotky je v zrakovom systéme šírená pozdĺž jej vlastného nervového vlákna až k prijímajúcej oblasti, ktorou je primárna zraková kôra. [1]





Vzruchy, ktoré vznikajú pri dopade svetelných lúčov na sietnicu, vedie optický nerv (nervus opticus) svojimi vláknami cez optický kanál do chiasma opticum a v ňom nastáva čiastočné kríženie nervových vlákien. Vlákna následne pokračujú ako tractus opticus do corpus geniculatum laterale a podráždenie je ďalej vedené Gratioletovým zväzkom (radiatio optica) až do primárneho kôrového zrakového centra, ktoré sa nachádza na mediálnej strane okcipitálneho laloka. Tu sa spája pôvodné podráždenie so zvyšnou mozgovou činnosťou a vzniká tak vnem okolitého prostredia. Priebeh zrakovej dráhy i čiastočné kríženie nervových vlákien sú znázornené na obrázku 1. [1, 2, 3, 4]

Zraková dráha je štvorneurónová. Jej prvý neurón tvoria zrakové receptory – tyčinky a čapíky (viď kap. 1.2). Druhým neurónom zrakovej dráhy sú bipolárne bunky

sietnice, spoločne tvoriace tzv. ganglion retinae. Ich výbežky končia na telách tretích neurónov zrakovej dráhy - gangliových buniek, ktoré sa nachádzajú na vnútornom povrchu sietnice, pričom ich súbor tvorí tzv. ganglion nervi optici. Štvrtý neurón vychádza z buniek corpus geniculatum laterale a prebieha ako radiatio optica do primárnej kôrovej zrakovej oblasti. [3, 4, 6]

Jednou z funkcií nervovej dráhy od sietnice po zrakovú kôru je všeobecné zachovanie nervovej identity so sietnicou. Dá sa teda predpokladať kadiaľ vedie v zrakovej dráhe nervové vlákno zo snímacej jednotky a kde v zrakovej kôre má konečnú stanicu. Na označenie tohto usporiadania v rámci zrakového systému je často používaný termín retinotopia a v dráhe teda existuje retinotopografický alebo retinotopický vzťah. [7, 8]

Okrem optického traktu existuje aj takzvaný tractus retinohypothalamicus. Je evolučne starší a odchyľuje sa od optického chiasma. Jeho funkciou je ovplyvnenie metabolickej a hormonálnej stimulácie podľa množstva svetla, dopadajúceho na sietnicu a pôsobí tak na cirkadiánny rytmus. [3, 9]

Optický nerv

Nervus opticus je druhým hlavovým nervom. Je tvorený takmer 1,2 miliónmi vlákien gangliových buniek sietnice. Optický nerv prebieha od oka smerom dozadu a po prechode cez optický kanál sa v mieste tureckého sedla optické nervy z oboch strán spájajú do chiasma opticum. [4, 9, 10]

Dĺžka celého optického nervu je 5 cm. Intrakraniálna časť (časť pred optickým chiasma) má dĺžku asi 1 cm, intrakanalikulárna časť má 0,6 cm, intraorbitálna časť 3 cm a intraokulárna časť 0,07 cm. Optický nerv sa však častejšie člení iba na dve časti – intraokulárnu (bulbárnu) a orbitálnu (retrobulbárnu). [10]

Chiasma opticum

Chiasma opticum je štruktúra uložená nad hypofýzou, ktorá je tvorená spojením a čiastočným krížením optických nervov. Centrálne a periférne vlákna z temporálnych polovíc sietnic sa nekrížia a vstupujú do optického traktu na tej istej strane. Naopak vlákna z nazálnych polovíc sietnic sa v strede chiasma krížia a následne pokračujú do protiľahlého tractus opticus. [9, 10]

Do opačného traktu sa kríži okolo 62 % vlákien a neskrížene prebieha asi 38 % vlákien. To odráža fakt, že plocha nazálnej časti sietnice je väčšia ako oblasť temporálnej sietnice. Predel medzi nazálnou a temporálnou polovicou sietnice prechádza vertikálne sietnicou cez centrum makuly. Vlákna z makuly prechádzajú skrížene i neskrížene. Následkom tohto usporiadania je, že ľavá polovica mozgu dostáva informácie z ľavých polovíc očí, takže z pravej polovice zorného poľa. Takisto to platí opačne, pravá polovica mozgu dostáva informácie z ľavej polovice zorného poľa (viď obr. 1). [6, 7, 8, 10]

Tractus opticus

Optické trakty sú dve skupiny nervových vlákien, ktorými sú vedené zrakové impulzy. Prebiehajú z chiasma opticum smerom dozadu a následne putujú postranne, obkolesujúc zozadu hypotalamus na ceste ku corpus geniculatum laterale. Tractus opticus sa však delí na dve časti – radix lateralis (80 % vlákien), končiaci v corpus geniculatum laterale a radix medialis, ktorého vlákna privádzajú informácie do rôznych oblastí centrálneho nervového systému. [3, 6, 10]

Corpus geniculatum laterale

Corpus geniculatum laterale sú hrbolky elipsovitého tvaru, ktoré sú centrom zrakového prenosu v thalame. V corpus geniculatum laterale končí tractus opticus a tretí neurón zrakovej dráhy sa tu napája na štvrtý neurón. Kvôli čiastočnému prekríženiu optických nervových vlákien v chiasma opticum prijíma corpus geniculatum laterale v pravom thalame temporálne vlákna pravého oka a nazálne vlákna ľavého oka. [8, 9, 10]

Corpus geniculatum laterale je zložené zo šiestich šedých oblastí alebo vrstiev neurónových bunkových tiel, oddelených bielymi oblasťami – nervovými vláknami. Vpredu je vrstva 1 a vzadu vrstva 6. Kým vo vrstvách 1, 4 a 6 končia prekrížené (nazálne) vlákna z protiľahlej sietnice, vrstvy 2, 3 a 5 prijímajú neprekrížené (temporálne) vlákna rovnostrannej sietnice. Keďže vrstvy 1 a 2 obsahujú veľké bunky, nazývajú sa magnocelulárne (lat. magnus – veľký), zatiaľ čo zvyšné vrstvy majú bunky menšie a preto sú označované ako parvocelulárne vrstvy (lat. parvus – malý). Kým vlákna, pochádzajúce z horných polovíc sietnic, končia v mediálnej časti corpus geniculatum laterale, vlákna z dolných polovíc končia v jeho laterálnej časti. [6, 8, 10]

Nervové komponenty corpus geniculatum laterale bez krvných ciev a krycej vrstvy tvoria jeho jadro. V jadre sa nachádzajú magno a parvo bunky. Hlavným vstupom do buniek magno sú magno gangliové bunky a naopak hlavným vstupom do buniek parvo sú parvo gangliové bunky (viď kap. 1.1). [10]

Corpus geniculatum laterale obsahuje približne 1 milión tzv. kolienkovitých buniek a každý axón gangliovej bunky tvorí až 30 synapsií na rozdielnych kolienkovitých bunkách (avšak vždy v rovnakej vrstve). Kolienkovité bunky môžu okrem vysielania svojho signálu do kôry vyslať susediacim kolienkovitým bunkám inhibičné správy. Tie bunky, ktoré dostávajú slabý sietnicový podnet z gangliových buniek, môžu byť inhibované tými silnejšie stimulovanými. To môže nastať napríklad v prípade anizometropie, kedy je obraz z jedného oka rozmazaný, čo môže viesť k trvalej supresii obrazu z makulárnej oblasti jedného oka. [8, 10]

Radiatio optica

Radiatio optica býva tiež označované ako tractus geniculocorticalis, alebo ako Gratioletov zväzok. Je tvorený axónmi, vychádzajúcimi z buniek corpus geniculatum laterale, ktoré vejárovito prebiehajú dozadu a mediálne ku kôre okcipitálneho laloku. Spodné vlákna z corpus geniculatum laterale, prijímajúce impulzy zo spodných sietnicových kvadrantov, urobia slučku smerom vpred do temporálneho laloku a potom sa obrátia naspäť ku okcipitálnej kôre. Tieto vlákna tvoria takzvanú Meyerovu slučku. Vlákna z horných sietnicových kvadrantov prechádzajú k okcipitálnemu laloku cez temenný lalok. [6, 9, 10]

Primárna zraková kôra

Okcipitálna kôra je povrchová šedá hmota na zadnej časti každej hemisféry, zahŕňajúca Brodmanove oblasti 17, 18 a 19. Griatioletove zväzky končia v Brodmanovej oblasti 17, ktorá je primárnou zrakovou oblasťou. Táto oblasť je tiež kvôli prítomnosti pruhov alebo rýh dendritov a axónov známa ako striate cortex, majúca typický pruhovaný vzhľad. Na porozumenie videného musí informácia prísť aj do asociačných oblastí zrakovej projekcie v okcipitálnom laloku – oblasti 18 a 19. [1, 8, 10]

Primárna zraková kôra sa člení na šesť vrstiev, ktoré sú charakterizované typom buniek nachádzajúcich sa v každej vrstve. Vrstvy sú číslované 1 až 6 (odhora dolu), pričom vrstva 4 je rozdelená na tri podvrstvy – 4A, 4B a 4C. Vlákna z magnocelulárnych kolienkovitých vrstiev končia pod tými z parvocelulárnych vrstiev. V strede štvrtej vrstvy zrakovej kôry, na každej strane fissury calcarina, sa vyskytuje biela línia – Gennariho pruh, ktorá je tvorená vláknami z optických radiácií a podľa nej je rozpoznaná primárna zraková oblasť. Makula je zastúpená nepomerne veľkou oblasťou kôry, približne 500-násobkom jej rozlohy, na najzadnejšej časti okcipitálneho laloku. Centrálne a stredne periférne oblasti zorného poľa sú zastúpené spredu, pričom najviac vpredu je zastúpený temporálny polmesiac zorného poľa. [8, 9, 10]

Z hľadiska tvaru existujú v zrakovej kôre štyri hlavné typy buniek. Boli pomenované pyramídové, hviezdicovité (podľa ich približne pyramídového a hviezdicového tvaru), horizontálne (podľa horizontálneho rozloženia dendritov a axónov) a vretenové bunky. Posledné spomenuté sa nachádzajú vo vrstve VI, kde sú ich axóny ohnuté a prenikajú do bielej hmoty. Axóny pyramídových buniek sa vzďaľujú od povrchu a sú projektované buď do iných kôrových oblastí, alebo do subkortikálnych oblastí. Hviezdicovité bunky zvyčajne tvoria vnútro-kôrové spojenia. [8]

1.1 Sietnica

Sietnica (lat. retina) je nervovou vnútornou vrstvou oka. Je to tenká transparentná membrána s rozlohou asi 266 mm². Leží medzi sklovcom a cievovkou a vystiela zadnú časť oka. Sietnica je trojneurónová štruktúra, ktorá obsahuje nervové vlákna a svetlocitlivé, nervové a podporné bunky, zaisťujúce vnímanie svetla a jeho premenu na nervové podráždenia. Tie sú vedené ďalej až do kôrového zrakového centra. [2, 6, 8, 9, 10]

Sietnica sa skladá z dvoch častí – fotoreceptívnej a nereceptívnej. Fotoreceptívna časť prebieha od okraja riasnatého telieska dozadu a nazýva sa tiež optická časť sietnice (lat. pars optica). Nereceptívna časť sietnice býva označovaná aj ako slepá časť (lat. pars caeca) a pokrýva vnútornú plochu ciliárneho telieska a dúhovky. Táto periférna časť sietnice má zmenenú stavbu - tvorí ju iba pigmentová vrstva a neobsahuje žiadne zmyslové bunky. Optická a slepá časť sietnice sa spájajú v takzvanej zubovitej línii (ora serrata), ktorá sa nachádza približne 8 mm od limbu. V tomto mieste je sietnica pevne priľnutá k cievovke. Hrúbka optickej časti sietnice sa pohybuje medzi $100 - 400 \mu m$. [2, 3, 6, 9, 10]

Sietnica obsahuje desať rozdielnych vrstiev (niektoré zdroje uvádzajú jedenásť vrstiev), pričom dve z nich sú synaptické. Pohybujúc sa proti trase dopadajúceho svetla, teda od vonkajšej vrstvy po najvnútornejšiu, sú vrstvy sietnice nasledujúce:

- 1) sietnicový pigmentový epitel vrstva silne pigmentovaných epitelových buniek,
- 2) vrstva fotoreceptorov tyčiniek a čapíkov, t. j. ich svetlocitlivých výbežkov,
- vonkajšia limitujúca membrána vzniká z výbežkov podporných Müllerových buniek, oddeľujúc svetlocitlivé výbežky fotoreceptorov od ich jadier,
- vonkajšia vrstva jadier bunkové jadrá tyčiniek a čapíkov, predstavujúce prvý neurón sietnice,
- vonkajšia plexiformná (molekulárna) vrstva synapsie medzi axónmi prvého a dendritmi druhého neurónu,
- vnútorná vrstva jadier obsahuje jadrá bipolárnych buniek, predstavujúce druhý neurón sietnice, a tiež amakrinné bunky, horizontálne bunky a jadrá Müllerových vlákien,
- vnútorná plexiformná (molekulárna) vrstva synapsie medzi axónmi druhého a dendritmi tretieho neurónu,
- vrstva gangliových buniek jadrá gangliových buniek, predstavujúce tretí neurón sietnice,
- 9) vrstva nervových vlákien axóny tretieho neurónu sietnice,
- 10) vnútorná limitujúca membrána vzniká prepojením výbežkov Müllerových podporných buniek.

Synaptickými vrstvami, kde sa zrakové signály po výstupe z tyčiniek a čapíkov na ich ceste k optickému nervu napájajú, sú dve molekulárne vrstvy – vonkajšia a vnútorná. Tyčinky a čapíky spája s gangliovými bunkami komplexná sieť buniek, kam okrem bipolárnych buniek patria aj amakrinné a horizontálne bunky, ktoré sú spájajúcimi neurónmi. Svetlo musí prejsť cez všetky nervové vrstvy predtým, ako dosiahne fotosenzitívne tyčinky a čapíky. Táto orientácia sietnice je označovaná termínom inverzná sietnica. [6, 7, 9, 10]



Obr. 2 – Schéma stavby sietnice ([3], upravené)

Pigmentový epitel slúži na redukovanie rozptylu svetla a na skladovanie alebo transport vitamínu A, ktorý je potrebný na regeneráciu fotosenzitívnych pigmentov vo fotoreceptoroch. Do pigmentovej vrstvy sú zanorené tyčinky a čapíky, ktorým je vzhľadom k ich významu venovaná samostatná kapitola 1.2. [1, 8]

Bipolárne bunky spájajú fotoreceptory s amakrinnými a gangliovými bunkami. Vzájomné prepojenie bipolárnych buniek a fotoreceptorov, rovnako ako bipolárnych a gangliových buniek, má význam pri tvorbe tzv. receptívnych polí, viď kapitola 1.3. Podľa prepojení na fotoreceptory sa bipolárne bunky delia na tri typy: čapíkové, plošné a tyčinkové. Čapíkové (midget) bipolárne bunky sa spájajú iba s jedným čapíkom, zatiaľ čo plošné (flat) bipolárne bunky až so šiestimi alebo siedmymi čapíkmi. Tyčinková (rod) bipolárna bunka sa naopak môže spojiť až s päťdesiatimi tyčinkami. [8, 10]

Gangliové bunky spájajú bipolárne a ďalšie bunky vo vnútornej plexiformnej vrstve s corpus geniculatum laterale. Ich axóny utvárajú vlákna optického nervu. Podľa prepojení s bipolárnymi bunkami delíme gangliové bunky na dva typy: čapíková (midget) gangliová bunka, ktorá sa spája s čapíkovou bipolárnou bunkou, a difúzna gangliová bunka, ktorá sa spája s niekoľkými bipolárnymi bunkami. Dráha od čapíka k čapíkovej gangliovej bunke je pravdepodobne základom vysokej zrakovej ostrosti vo fovei. Existuje aj ďalšie delenie gangliových buniek na dva typy: magno (M) a parvo (P) gangliové bunky. M gangliové bunky (10 % gangliových buniek) vybiehajú najmä k magnocelulárnym vrstvám corpus geniculatum laterale a naopak P gangliové bunky

(82 % gangliových buniek) vybiehajú k parvocelulárnym vrstvám corpus geniculatum laterale. [8, 10]

Horizontálne bunky spájajú dohromady niekoľko tyčiniek a čapíkov. Ich dendritické výbežky sa vo vonkajšej plexiformnej vrstve spájajú iba s pediculami čapíkov a axónové výbežky horizontálnych buniek naopak končia iba na tyčinkách. Tieto bunky dostávajú vstupy od receptorov, avšak ich výstupy sú stále nejasné – buď naspäť k receptorom, alebo k bipolárnym bunkám, alebo k obom. Gangliové bunky s bipolárnymi spájajú amakrinné bunky, pričom niektoré majú vzostupné axóny synapsujúce s receptormi. Všetky priestory v sietnici, ktoré nie sú obsadené neurónmi alebo krvnými cievami, sú zaplnené neurogliálnymi bunkami – Müllerovými bunkami. Tie sa rozprestierajú po celej šírke sietnice. Oddeľujú od seba receptory na vonkajšom povrchu a ich výbežky vypĺňajú povrch sietnice na vnútornej strane. [8, 10, 11]

Receptor môže aktivovať niekoľko bipolárnych buniek a tie môžu potom aktivovať viac ako jednu gangliovú bunku a spôsobiť tak horizontálne šírenie svetelného stimulu. Horizontálne a amakrinné bunky ešte zvyšujú možnosť horizontálnej interakcie. Dráha od receptoru ku gangliovej bunke tak reprezentuje vertikálnu organizáciu sietnice, zatiaľ čo spojenia naprieč sietnicou v dvoch plexiformných vrstvách tvoria horizontálnu organizáciu sietnice. V každej sietnici je pritom približne 125 miliónov vstupných buniek – tyčiniek a čapíkov, ale iba približne jeden milión výstupných buniek – gangliových buniek. Táto nerovnováha poháňa vznik receptívnych polí, ktorým sa bližšie venuje kapitola 1.3. [7, 8]

Na sietnici je možné pozorovať dve významné oblasti – makulu a optický disk. Optický disk predstavuje miesto bez fotoreceptorov, ktorým prechádzajú nervové vlákna do optického nervu a tiež centrálne cievy sietnice. Je umiestnený asi 15° horizontálne od stredu sietnice smerom k nosu. Na vlastné videnie nemá vplyv. Naopak makula (lat. macula lutea), umiestnená v centre sietnice, predstavuje miesto najostrejšieho videnia. Je to sploštená oválna oblasť sietnice s odlišnou pigmentáciou o priemere asi 3 mm. Je zároveň miestom najostrejšieho videnia. Uprostred má malú jamku o priemere približne 1,5 mm – fovea centralis. Centrálna oblasť fovei o priemere 0,3 mm je úplne bez tyčiniek a nesie názov foveola. Čapíky sú tu veľmi zhustené, pričom separácia od centra k centru je okolo 1,5 µm. V celej makule a najmä vo fovei sa nachádzajú iba vonkajšie segmenty čapíkov a časti čapíkov s jadrami, bipolárne bunky a gangliové bunky sú periférne odklonené. To spôsobuje vznik jamky a svetelný stimul môže vďaka tomuto posunu pôsobiť priamo na senzorické bunky. V okolí fovei sú gangliové bunky oveľa početnejšie ako inde na sietnici, pričom sú navrstvené do piatich až siedmych vrstiev. [2, 3, 6, 8, 9, 10]

1.2 Fotoreceptory

Fotoreceptory sú receptory schopné reakcie na stimuláciu svetlom. Sietnica obsahuje dva druhy fotoreceptorov – tyčinky a čapíky. Majú odlišné rozloženie na sietnici a tiež rozdielne úlohy. Kým tyčinky sú špecializované na detekciu pri veľmi nízkych úrovniach jasu (pri nočnom, skotopickom videní), čapíky reagujú na vyššie intenzity svetla (pri dennom, fotopickom videní), zaisťujúc však lepšiu zrakovú ostrosť. Charakteristiky fotopického a skotopického videnia budú rozobrané v kapitole 2. Kým vonkajšia časť fotoreceptorov je v spojení s pigmentovým epitelom a obsahuje fotosenzitívny zrakový pigment, vnútorný synaptický koniec fotoreceptorov prenáša svetelný účinok na bipolárne a horizontálne bunky. [6, 7, 8, 10]

Odlišné časti sietnice sú funkčne špecializované a to je spojené aj s rozložením fotoreceptorov na sietnici. Tam, kde je hustota čapíkov najvyššia, dosahuje zraková ostrosť maximálnych hodnôt. To sa objavuje pri fotopickom videní. Tam, kde je hustota tyčiniek najvyššia, je sietnica najcitlivejšia na rozlišovanie tlmeného svetla pri skotopickom videní. Smerom k periférii sietnice pribúda množstvo tyčiniek a čapíky naopak ubúdajú. Rozloženie tyčiniek a čapíkov na sietnici je zobrazené na obrázku 3, pričom pri 15° nazálne od fovei sa vyskytuje tzv. slepá škvrna, ktorá predstavuje miesto výstupu optického nervu z oka a teda je bez fotoreceptorov (viď kap. 1.1). [1, 8]



Obr. 3 – Rozloženie tyčiniek a čapíkov na sietnici [12]

<u>Tyčinky</u>

Tyčinky sú fotoreceptorové bunky sietnice, umožňujúce mezopické a skotopické videnie (viď kap. 2). Sú približne 500-krát viac citlivé na svetlo ako čapíky, pretože na podráždenie tyčinky stačí energia jedného fotónu, kým na podráždenie čapíkov ich treba niekoľko stoviek. V celej sietnici je 110 - 130 miliónov tyčiniek a počtom tak prevyšujú čapíky v pomere 20:1. Jediným miestom sietnice bez výskytu tyčiniek je foveola. Hustota tyčiniek vrcholí 20° od foveoly a klesá približne na 30 000 tyčiniek na mm² v krajných temporálnych oblastiach a na 80 000 tyčiniek na mm² v krajných sietnicových oblastiach (viď obr. 3). Najlepšia zraková ostrosť pri tyčinkovom videní je iba približne jednou osminou najlepšej ostrosti pri videní čapíkovom. [1, 7, 8, 9, 10]



Obr. 4 – Schéma stavby tyčinky; žltá šípka označuje smer dopadajúceho svetla; 1 svetlocitlivá časť tyčinky, 2 metabolická časť tyčinky, 3 časť tyčinky, ktorá sa spája s dendritmi bipolárnych buniek, 4 disky s dvojitou membránou, obsahujúce fotosenzitívny pigment – rhodopsín [6]

Tyčinky obsahujú fotopigment rhodopsín. Ide o zrakový pigment, ktorého molekuly sú obsiahnuté v približne tisíc dutých diskoch, ktoré sú oddelené jeden od druhého a tiež od hraničnej membrány tyčinky. Tieto disky s dvojitou membránou sa nachádzajú vo vonkajších segmentoch tyčiniek (t. j. časti najbližšie k pigmentovému epitelu). Zrakový pigment rhodopsín býva tiež nazývaný zrakový purpur a vyznačuje sa tým, že je citlivý na svetlo (fotosenzitívny). Jeho prítomnosť v tyčinkách je predpokladom videnia za zníženého osvetlenia. V tme má rhodopsín fialovú farbu, ktorá sa vplyvom svetla mení cez oranžovú a žltú až na bielu. Výsledkom komplexných zmien po absorpcii fotónu jeho molekulou je teda jeho vybielenie, pričom sa stáva vitamínom A a proteínom – opsínom. Tento proces je vratný. Regenerácia rhodopsínu z vitamínu A a opsínu je podstatou adaptácie na tmu (viď kap. 2.1.2) a nastáva v pigmentovom epiteli. Rhodopsín je najcitlivejší pre vlnovú dĺžku 500 nm, lúče patriace dlhovlnnému koncu viditeľného spektra (t. j. červené svetlo) naň pôsobia obmedzene a infračervené lúče ho nemenia. [1, 2, 8, 10]

Rhodopsín teda pri stimulácii sietnice svetlom mení farbu (bledne) a vyvoláva nervové vzruchy, prechádzajúce opačnou stranou tyčinky na synapsie s dendritmi bipolárnych buniek. Cibuľovitý synaptický koniec tyčinky, umiestnený vo vonkajšej plexiformnej vrstve sietnice, sa nazýva spherula. V mechúrikoch obsiahnutých v koncovke tyčinky je uložený neurotransmiter glutamate, ktorého uvoľňovanie je pri stimulácii fotoreceptorov svetlom znížené. [3, 6, 10]

<u>Čapíky</u>

Čapíky sú fotosenzitívne receptory sietnice. Sú zodpovedné za fotopické videnie, rozlišovaciu schopnosť a vnímanie farieb. Na sietnici sa vyskytuje približne 6-7 miliónov čapíkov, ktoré však nie sú rozložené rovnomerne. V makule je hustota čapíkov najvyššia, narastajúc až k 146 000 čapíkov na mm². Ich hustota klesá pri vzdialenosti 10° od centra na zhruba 10 000 čapíkov na mm² a približne na tejto hodnote zostáva naprieč sietnicou (viď obr. 3). V závislosti od ich pozície na sietnici sa veľkosť a tvar čapíkov mení. V centre fovei (t. j. oblasti bez tyčiniek), majú čapíky v priemere okolo 1,5 µm a podobajú sa tu na tyčinky. [1, 8, 9, 10]

Stavba čapíkov je podobná ako u tyčiniek (viď obr. 5), sú však kratšie, hrubšie a konické. Zrakový pigment, uložený na membránach čapíkov, je iodopsín. Taktiež je vplyvom svetla vybielený, ale vytvára aldehyd vitamínu A (retinal) a proteín – photopsín. Zistilo sa, že vrchol krivky spektrálnej citlivosti iodopsínu je okolo 562 nm. Premenou iodopsínu pri dopade svetla na sietnicu sú vyvolané nervové vzruchy, ktoré (podobne ako u tyčiniek) prechádzajú nôžkou čapíka (pediculus) na synapsie s dendritmi bipolárnych buniek. Pediculus, teda synaptické zakončenie čapíka, je umiestnené vo vonkajšej plexiformnej vrstve sietnice a má tvar stopky. Neurotransmiterom je, rovnako ako u tyčiniek, glutamate. [6, 8, 10]



Obr. 5 – Schéma stavby čapíka; žltá šípka označuje smer dopadajúceho svetla; 1 svetlocitlivá časť čapíka, 2 metabolická časť čapíka, 3 časť čapíka, ktorá sa spája s dendritmi bipolárnych buniek, 4 presvitajúce membrány čapíkov zložené v plochých vrstvách, obsahujúce fotosenzitívny pigment – iodopsín [6]

Existujú tri typy čapíkov, pričom každý obsahuje odlišný zrakový pigment, citlivý na inú časť svetelného spektra. Tým vzniká diferencovaná citlivosť ku trom farbám, z kombinácii ktorých je zložený farebný obraz. Tieto zrakové pigmenty maximálne absorbujú v určitých oblastiach viditeľného spektra, umožňujúc tak vnem farieb rozličných odtieňov podľa toho, v akom pomere a s akou účinnosťou ich príslušný podnet dráždi. Krivky spektrálnej absorpcie majú maximum okolo 445 nm, 535 nm a 570 nm s maximálnou citlivosť na modrú, zelenú a červenú oblasť spektra (viď obr. 6). [1, 6, 8, 9, 10]



Obr. 6 – Krivky spektrálnej citlivosti pre tri typy čapíkov [8]

1.3 Receptívne polia

Receptívne pole zrakového neurónu je oblasť sietnice, ktorá pri stimulácii vyvolá reakciu daného neurónu. Neurón pritom môže byť na ľubovoľnej úrovni zrakovej dráhy, od receptorov až po kôrové alebo subkortikálne jadrá. [8, 10]

Receptívne polia vznikajú na základe vzájomného prepojenia jednotlivých neurónov zrakovej dráhy a ich veľkosť súvisí s počtom neurónov prepojených na nasledujúci neurón. Mnoho receptívnych polí sa vzájomne prekrýva, čo je zapríčinené horizontálnymi prepojeniami na sietnici. Aj tá najmenšia svetelná stopa tak môže ovplyvniť stovky gangliových buniek. Vo väčšine prípadov je fyzický polomer receptívnych polí väčší, ako vzdialenosť medzi susediacimi gangliovými bunkami. Predpokladá sa tiež, že na jednom mieste sietnice (okrem fovei) sa môže prekrývať až 35 receptívnych polí. [7, 8, 11]

Počet receptorov na gangliovú bunku (tzv. konvergenčný faktor) sa líši podľa umiestnenia na sietnici. Najmenší konvergenčný faktor sa vyskytuje vo fovei, kde jestvuje iba prepojenie jeden čapík na jednu gangliovú bunku a veľkosť receptívnych polí je tu najmenšia. Veľkosti receptívnych polí sa zväčšujú s rastúcou excentricitou a zároveň s klesajúcou hustotou gangliových buniek. Najväčšie receptívne polia sa teda nachádzajú v periférii sietnice. Porovnanie prepojenia fotoreceptorov na gangliové bunky (a teda porovnanie veľkostí receptívnych polí) v oblasti fovei a v periférii sietnice je zobrazené na obrázku 7. Veľkosti receptívnych polí však nie sú konštantné, ale menia sa podľa intenzity stimulu. Zvýšením úrovne svetla nastáva nárast veľkosti receptívnych polí, zachytávajúc signály cez ich laterálne spoje zo vzdialenejších oblastí sietnice. Väčšia inhibícia z okolia receptívneho poľa funkčne zmenšuje jeho centrum (centrum a okolie receptívneho poľa budú popísané nižšie), ktoré sa vo fovei môže stať menším, ako priemer čapíka. To umožňuje zlepšenie ostrosti pri zvýšení úrovne svetla. [7, 8, 13]



Obr. 7 – Porovnanie prepojenia fotoreceptorov a neurónov v oblasti fovei a v periférii sietnice [5]

Veľké receptívne polia, ako tie, nachádzajúce sa v periférii sietnice, môžu zhromaždiť veľmi málo fotónov a pre vytvorenie nervového signálu ich sčítať. Tento jav sa nazýva sumácia. Jej efektom je, že aj stimul o nízkej intenzite svetla môže vyvolať podráždenie. Kým periféria sietnice má vysokú citlivosť na svetlo avšak slabé priestorové rozlíšenie, fovea má dobré priestorové rozlíšenie, ale nízku citlivosť na svetlo. [8, 13]

Receptívne polia čapíkov

Predpokladá sa, že receptívne pole čapíka je menšie ako receptívne pole gangliovej bunky. Pri stimulácii jedného čapíka v sietnici korytnačky boli objavené reakcie u susedných, nestimulovaných čapíkov. Z toho vyplýva, že receptívne pole čapíka nie je limitované na jediný stimulovaný čapík, ale vyskytuje sa laterálne šírenie účinku. Toto vzájomné pôsobenie môže dosahovať priemer 100 µm a pravdepodobne je spôsobené laterálnymi prepojeniami výbežkov medzi pediculami čapíkov. Laterálne šírenie účinku pomáha pri detekcii slabého stimulu. [8]

Receptívne polia gangliových buniek

Receptívne polia gangliových buniek sietnice sú približne okrúhle, v oblasti makuly veľmi malé a v periférii sietnice naopak veľké – môžu tam dosahovať priemer až do 1 mm. Pozostávajú z dvoch rozdielnych, vedľa seba postavených oblastí: kruhové

centrum a kruhovité okolie. Centrum receptívneho poľa je tvorené prepojením s vlastnými receptormi a činnosť periférie receptívneho poľa je uskutočnená funkciou horizontálnych a amakrinných buniek. Gangliové bunky pritom reagujú na osvetlenie rôznych receptorov v rámci svojich receptívnych polí odlišne. Kým niektoré reagujú na stimuláciu v centrálnej časti poľa (tzv. on-centrum bunky), iné reagujú najlepšie naopak pri stimulácii na kraji poľa (tzv. off-centrum bunky). Receptívne pole on-centrum buniek pozostáva z on-centra a off-okolia a receptívne pole off-centrum buniek tvorí naopak off-centrum a on-okolie (vid' obr. 8). V závislosti od toho, kam dopadne svetlo v rámci týchto dvoch oblastí receptívneho poľa, je vyvolaná jedna z dvoch reakcí: on-odpoveď alebo off-odpoveď. Pri on-odpovedi narastá aktivita gangliovej bunky a naopak pri off-odpovedi je aktivita bunky znížená. Oblasti centra a okolia receptívneho poľa teda reagujú antagonisticky. Laterálny antagonizmus (alebo laterálna inhibícia) vo všeobecnosti predstavuje pôsobenie jedného neurónu na susediaci neurón (napríklad na sietnici), pričom efektom tohto pôsobenia je znížiť alebo zabrániť v aktivite toho druhého neurónu. Tento mechanizmus je zodpovedný za zvýšené vnímanie kontrastu, ktoré je pozorované na rozhraní čierneho a bieleho vzoru. Čím väčšiu oblasť (on- alebo off-) zaplní stimul, tým väčšia je reakcia. Osvetlenie celej centrálnej oblasti on-centrum receptívneho poľa teda vyvoláva silnejšiu reakciu, ako osvetlenie iba jej časti. Bodové svetlo v centrálnej časti vyvolá väčšiu reakciu, ako rovnaké bodové svetlo v periférii. Keď je však osvetlené celé receptívne pole gangliovej bunky rovnomerným svetlom, je vyvolaná iba slabá alebo žiadna reakcia gangliovej bunky, pretože sa v tomto prípade zvyknú efekty centra a periférie vyrušiť. Rozdielne reakcie on-centrum a off-centrum gangliových buniek na stimuláciu svetlom v rôznych oblastiach ich receptívneho poľa sú zobrazené na obrázku 9. [1, 7, 8, 10, 11]



Obr. 8 – Demonštrácia receptívnych polí on-centrum a off-centrum buniek. Znamienko "+" označuje on-odpoveď (nárast aktivity bunky) a znamienko "–" off-odpoveď (pokles aktivity bunky) [14]



Obr. 9 – Reakcie gangliových buniek na stimuláciu svetlom v rôznych oblastiach ich receptívneho poľa [5]

Niektoré gangliové bunky majú okrem priestorovej antagonistickej reakcie centra a okolia antagonizmus vlnovej dĺžky. Jedna bunka tak môže mať on-centrum stimulované červenou farbou, ktoré je brzdené zeleným stimulom a v okolitej oblasti to je naopak. Existujú tiež typy buniek, nemajúce receptívne pole založené na centre a okolí, ktoré ale môže modré svetlo inhibovať a žlté svetlo excitovať (alebo opačne), zatiaľ čo biele svetlo nemá žiaden efekt. [8]

Gangliové bunky môžu byť ďalej klasifikované na trvalé a prechodné bunky. Trvalé bunky (X-bunky) reagujú počas trvania stimulu a tvoria približne 56 % gangliových buniek. Prechodné bunky (Y-bunky), ktoré tvoria okolo 4 %, reagujú buď na začiatku stimulu, alebo pri jeho odstránení. Zvyšných 40 % tvoria takzvané W-bunky. X-bunky reagujú na trvalý podnet. Majú menšie receptívne polia, stredné vodivostné rýchlosti a častejšie sa vyskytujú smerom k fovei. Je nimi detegovaný detail. Y-bunky sú citlivé na pohyb cez alebo v rámci svojich receptívnych polí. Majú najväčšie receptívne polia, vysoké vodivostné rýchlosti a zvyčajne sa vyskytujú v periférii sietnice. Detegujú teda časovo premenlivé aspekty obrazu, t. j. pohyb alebo blikanie. Mnohé z W-buniek sú citlivé na smer pohybu objektu a majú relatívne malé vodivostné rýchlosti, pričom môžu byť základom pre určenie pozície objektu. [8]

Receptívne polia buniek corpus geniculatum laterale

Receptívne polia buniek corpus geniculatum laterale (kolienkovité bunky) sú, podobne ako pri gangliových bunkách, približne koncentrické. Kolienkovité bunky majú svoje receptívne polia v rovnostranných poloviciach sietnic. U väčšiny z nich je receptívne pole vstupom z menej ako štyroch gangliových buniek, pričom on-centre (off-centre) kolienkovitá bunka sa napája iba na on-centre (off-centre) gangliové bunky. Existujú tiež X- a Y-kolienkovité bunky, ktoré majú trvalé (X-bunky) a prechodné (Y-bunky) reakcie na primeraný stimul v náležitej časti receptívneho poľa, rovnako ako X- a Y- gangliové bunky. [8]

Receptívne polia buniek primárnej zrakovej kôry

Zistilo sa, že receptívne polia zrakovej kôry nie sú kruhové. To neplatí pre vrstvu IV, kde sú receptívne polia koncentrické a vykazujú iba malý rozdiel od ich vstupu z kolienkovitých buniek. Bunky zrakovej kôry môžu byť klasifikované do troch skupín: jednoduché, komplexné a hyperkomplexné bunky. [8]

Jednoduché bunky reagujú na stimul lineárneho tvaru, ktorý môže mať formu štrbiny (svetlá čiara na tmavom pozadí), tmavého pásu (tmavá čiara na svetlom pozadí) alebo okraja (rovná hranica medzi svetlou a tmavou). Receptívne polia týchto buniek sú dlhé, rovné a ich orientácia je daná dlhou osou každej oblasti. Tieto receptívne polia majú on- a off- antagonistické oblasti, ktoré môžu tvoriť buď on-centrum (off-okolie) alebo off-centrum (on-okolie), prípadne môže byť polovica poľa on-oblasť a druhá polovica off-oblasť. Maximálna reakcia sa vyskytuje pri stimule – línii, ktorá zodpovedá orientácii a pozícii receptívneho poľa. Najslabšie tieto polia reagujú, keď je štrbina orientovaná kolmo na orientáciu poľa. [8]

Receptívne polia komplexných buniek, na rozdiel od jednoduchých, nemajú rozdielne antagonistické on-off oblasti. Komplexné bunky reagujú na lineárny stimul iba v obmedzenej oblasti sietnice a pri špecifickej orientácii. Optimálne reagujú na pohyb špecificky orientovanej štrbiny, ktorá je posúvaná v špecifickom smere. [8, 10]

Hyperkomplexná bunka je bunka v zrakovej kôre, ktorá prijíma vstupy z niekoľkých jednoduchých a komplexných buniek. Z toho dôvodu má rozvinutejšie receptívne pole ako komplexná bunka. Najlepšie reaguje na okraje špecifickej dĺžky – ak teda správne orientovaná štrbina pasuje do receptívneho poľa, bude reakcia bunky na pohyb oveľa väčšia, ako keď štrbina presahuje mimo poľa. [8, 10]

Receptívne polia a zmeny jasu

Pri poklese jasu bolo pozorované vymiznutie antagonistickej interakcie centra a okolia receptívneho poľa a to ako u gangliových buniek, tak i na úrovni jadra corpus geniculatum laterale a u receptívnych polí zrakovej kôry. Zistilo sa však, že pôsobenie antagonistického receptívneho poľa klesá, iba pokiaľ ide o stimuly blízko absolútneho prahu detekcie bunky. Pre nadprahové podmienky však zostáva prítomné. Zatiaľ čo miera antagonizmu okolia je blízko prahového jasu znížená, základná stavba corpus geniculatum laterale a kôrových nervových receptívnych polí, zahŕňajúc ich priemer, zostáva počas adaptácie na tmu nezmenená. [15, 16, 17]

2 FOTOPICKÉ, MEZOPICKÉ A SKOTOPICKÉ VIDENIE

Oko je schopné fungovať v rozmedzí jasov približne od 10^6 cd/m² po 10^{-6} cd/m². Efektívne však pri danej adaptácii funguje v rozsahu asi 10^4 cd/m². Tento široký rozsah jasov ešte v nadväznosti na tzv. duplicitnú teóriu videnia delíme na dve kľúčové oblasti – dennú (fotopickú) a nočnú (skoptopickú). Pri znížení jasu od fotopických ku skotopickým úrovniam nastáva posun citlivosti ku kratším vlnovým dĺžkam – takzvaný Purkyňov posun. Pri poklese jasu dochádza tiež ku zmene citlivosti oka, ktorá sa označuje ako adaptácia (viď kap. 2.1). [8, 10]

Fotopické videnie je videnie pri vysokej úrovni jasu. Býva tiež označované ako denné. Sú zaň zodpovedné čapíky a naopak tyčinky pri fotopických podmienkach nepôsobia. Pri fotopickom videní teda nastáva vnem farieb a v centrálnom zornom poli môžu byť rozlíšené detaily. Pretože čapíky vyžadujú úroveň okolitého jasu približne 10 cd/m², je táto hodnota zároveň spodnou hranicou fotopického videnia. Maximálna citlivosť oka pri fotopickom videní približne korešponduje s maximom citlivosti čapíkov, a to 555 nm. [7, 8, 10, 13]

Skotopické videnie nastáva pri veľmi nízkych úrovniach jasu, t. j. približne pod 10⁻³ cd/m². Označuje sa aj ako nočné videnie. Pri takomto stave zrakového systému reagujú na stimuláciu iba tyčinky, takže fovea je nečinná a nenastáva vnem farieb. Súlad medzi krivkou spektrálnej absorpcie rhodopsínu a krivkou skotopickej citlivosti viedol k záveru, že za skotopické videnie zodpovedajú tyčinky. Maximálnu citlivosť dosahuje oko pri skotopickom videní pre vlnovú dĺžku 500 nm. [8, 10, 13]



Obr. 10 - Krivka skotopickej citlivosti [8]

Prechod zo skotopického na fotopické videnie nie je prudký – pri stredných úrovniach jasu ide o videnie mezopické, ktoré býva tiež označované ako videnie za šera. Reaguje pri jasoch, pohybujúcich sa približne od 10⁻³ cd/m² po 10 cd/m², pričom mechanizmy tyčiniek a čapíkov tu pôsobia spoločne. Za šera sú odhad vzdialenosti a detekcia predmetov nízkeho kontrastu náročné práve kvôli neúplnému fungovaniu čapíkov. [8, 10]

2.1 Adaptácia

Schopnosť oka prispôsobiť sa rôznym svetelným podmienkam sa nazýva adaptácia. Ľudské oko je vďaka nej schopné rozlišovať predmety aj pri nedostatočnom osvetlení. V praxi rozlišujeme dva druhy adaptácie oka – na svetlo a na tmu. Môže dochádzať aj k poruchám adaptácie, ktoré môžu byť spôsobené napríklad nedostatočným prísunom vitamínu A, očnými ochoreniami, prípadne tiež ako dôsledok nekorigovanej refrakčnej vady. [9, 13, 18, 19]

Adaptácia zahŕňa tri rozdielne mechanizmy: zmenu veľkosti zornice, nervovú adaptáciu a fotochemickú adaptáciu. Nervová adaptácia je rýchla zmena v citlivosti (trvajúca menej ako 200 ms), tvorená synaptickými spojmi v zrakovom systéme. Zmena v koncentrácii fotopigmentu zaberie niekoľko minút. Citlivosť sietnice na svetlo je funkciou koncentrácie pigmentu vo fotoreceptoroch a neurónovej aktivity sietnicových buniek. [9, 13]

Dúhovka sa sťahuje a rozťahuje ako odpoveď na nárast a pokles úrovne osvetlenia. Správa sa ako clona a kontroluje tak množstvo svetla, vstupujúceho do oka. Zúženie zornice je pritom rýchlejší proces (asi 0,3 s) ako jej rozšírenie (asi 1,5 s). Priemer zornice mladých ľudí je pre vysoké osvetlenia sietnice bežne asi 3 mm a pre nízke osvetlenia asi 8 mm. [9, 13]

Najnižší možný jasový podnet, schopný vyvolať v danom okamihu odpoveď zmyslovej oblasti, sa nazýva prahový jas. Absolútny prahový jas je najnižšia intenzita svetla, potrebná na vyvolanie vnemu svetla. Oko nedokáže detegovať podnet s nižšou úrovňou jasu, ako je absolútny prahový jas. Prahový jas neustále klesá, čím dlhšie zotrváva subjekt v tme a absolútny prahový jas je dosiahnutý po približne jednej hodine v tme. [8]

2.1.1 Adaptácia na svetlo

Adaptácia na svetlo je prispôsobenie oka tak, aby bola pri pozorovaní jasného poľa znížená citlivosť na svetlo a teda zvýšený prahový jas. Zrakové pigmenty sú pri adaptácii na svetlo vybielené a tyčinkové videnie ustupuje v prospech čapíkového. Adaptácia na svetlo je oveľa rýchlejšia ako adaptácia na tmu, trvajúc do niekoľko desiatok sekúnd. [2, 9, 10]

Na prudké navýšenie intenzity svetla reaguje oko taktiež zúžením zorníc, čo ho chráni pred oslnením. Termín oslnenie označuje rušivý jas v rámci zorného poľa, ktorý je oveľa vyšší ako jas, na aký sú oči zadaptované. Príkladom môže byť intenzívne odrazené slnečné svetlo alebo reflektory premávky v protismere. Videnie je narušené, pretože je sietnica zadaptovaná na nižší jas. Citlivosť na oslnenie môže byť zmeraná prístrojom, kedy sú pacientovi v rýchlom slede predvedené série zrakových symbolov, ktoré musí napriek oslneniu rozlíšiť. [2, 9, 10]

Porucha adaptácie oka na svetlo (hemeralopia) je klinicky menej významná ako porucha adaptácie na tmu. [18]

2.1.2 Adaptácia na tmu

Pri prechode z osvetleného do tmavého priestoru klesá schopnosť vnímať svetelné podnety. Pri zrakovej adaptácii na tmu ide o prispôsobenie oka tak, aby bola pri pobyte v tme citlivosť na svetlo značne navýšená, t. j. zníženie prahového jasu. Adaptácia na tmu je vykonaná dvomi hlavnými mechanizmami: obnovou vybielených zrakových pigmentov a dilatáciou zorníc. Samotný proces adaptácie na tmu je oveľa pomalší ako adaptácia na svetlo. Zvyčajne trvá 40 - 60 minút. Rhodopsín sa obnoví rýchlo – v priebehu 5 minút (rýchla adaptácia), pričom nočné videnie sa naďalej zlepšuje počas

30 minút až 1 hodiny (úplná adaptácia). Starším ľuďom zvyčajne trvá prispôsobenie na tmu dlhšie ako mladým, pričom dosiahnu vyšší prahový jas. [2, 3, 8, 9, 10]

Významným faktorom pri adaptácii na tmu je rýchlosť, akou klesá intenzita svetla. Pri pomalom poklese intenzity sa postupne zhoršuje vnem detailov, farby a tvaru predmetu a pri ďalšom znížení intenzity aj vnímanie samotných predmetov. Pri náhlom poklese intenzity svetla je videnie značne zhoršené až znemožnené. [2]

Porucha adaptácie oka na tmu (nyktalopia) je klinicky významnejšia ako porucha adaptácie na svetlo. Môže sa prejaviť napríklad predĺžením doby adaptácie na tmu, stratou kontrastnej citlivosti oka alebo oslnením. [18]

Prechod zo stavu adaptácie na tmu do stavu adaptácie na svetlo môže byť nepríjemný. Zvýšená citlivosť, spôsobená adaptáciou na tmu, poskytuje regenerované fotopigmentové molekuly, pripravené na zachytávanie fotónov. Komfortné videnie sa však pri rýchlom blednutí čapíkových pigmentov vracia rýchlo. [8]



Obr. 11 – Krivka adaptácie na tmu [8]

Vyjadrením závislosti prahovej citlivosti sietnice na čase sa získa krivka adaptácie na tmu (obr. 11), ktorej predchádza jasný predadaptačný stimul. Skladá sa z dvoch častí. Horná časť krivky predstavuje fotopické videnie sprostredkované čapíkmi a býva označovaná ako rýchla alebo čapíková fáza. Dolná časť krivky predstavuje adaptáciu tyčiniek počas dlhšej doby v tme a nazýva sa tyčinková. Po približne 60 minútach nastáva úplná adaptácia na tmu, kedy je dosiahnutý absolútny prahový jas. Citlivosť sietnice sa v prvej fáze zvyšuje 100-krát a v druhej fáze až 100 000-krát. [3, 8, 10]

Na obrázku 12 sú vyobrazené krivky adaptácie na tmu pri rôznych vzdialenostiach od stredu foveoly (v °), používajúc terč o priemere 2°. Keď že sa vo foveole vyskytujú iba

čapíky, krivka so značením 0° je krivkou adaptácie na tmu pre čapíky. Pri excentrických pozíciách, kde sa vyskytuje menej čapíkov a viac tyčiniek, je možná detekcia pod prahovým jasom čapíkov, naznačujúc tak, že do detekcie veľmi tlmeného svetla sú zapojené iba tyčinky. [8]



Obr. 12 – Krivky adaptácie na tmu pri rôznych vzdialenostiach (v °) od centra foveoly [8]

2.2 Základy fotometrie

Pre štúdium citlivosti oka a jeho správania za rôznych jasov je potrebné poznať a vedieť charakterizovať vlastnosti svetelných zdrojov s ohľadom na ľudské zrakové vnímanie. Ľudské zrakové vnímanie pokrýva spektrálnu oblasť približne od 360 nm až do 830 nm. Energetickými charakteristikami zdrojov prepočítaných na citlivosť oka sa zaoberá fotometria. Základnými fotometrickými veličinami sú svietivosť, svetelný tok, osvetlenie a jas. [20]

Svetelný tok

Svetelný tok sa označuje ako Φ a zodpovedá energetickému výkonu, prepočítanému na ľudské zrakové vnímanie, vyžiarenému zo zdroja. Jednotkou svetelného toku je lumen (lm). Lumen je svetelný tok, emitovaný do jednotkového priestorového uhlu z bodového zdroja, ktorého svietivosť je jedna candela (viď nižšie). Ak by zdroj o svietivosti 1 candela emitoval svetlo rovnomerne do všetkých smerov, potom by bol svetelný tok 4π lm. Žiarivý tok 1 watt pre vlnovú dĺžku 555 nm, pre ktorú je fotopické videnie najcitlivejšie, je rovnocenný so svetelným tokom 638 lm. [8, 10, 20]

Svietivosť

Svietivosť charakterizuje bodové svetelné zdroje a je základnou fotometrickou veličinou. Označuje sa ako *I* a jej jednotkou je candela (cd), ktorá patrí medzi základné jednotky medzinárodnej sústavy jednotiek. Odvodzujú sa od nej ďalšie fotometrické jednotky. [10, 20]

Jas

Jas je najčastejšie meraná fotometrická veličina. Charakterizuje plošné zdroje. Označuje sa L a je rovný svietivosti jednotkovej kolmej plochy a je teda svetelným tokom, emitovaným plochou alebo nebodovým zdrojom do jednotkového priestorového uhlu jednotkovej plochy v danom smere. Jednotkou jasu je candela na meter štvorcový (cd/m²), pričom táto jednotka bola v minulosti známa ako nit (nt). Merania jasu sú konštantné bez ohľadu na vzdialenosť medzi zdrojom a detektorom. [10, 20]

Osvetlenie

Intenzita, ktorou svetlo dopadá na jednotkovú plochu povrchu, je známa ako osvetlenie. Ide o podiel dopadajúceho svetelného toku a plochy osvetleného povrchu. Označuje sa symbolom E a jednotkou je lux alebo lm/m². Ak jeden lumen dopadá na plochu jeden meter štvorcový, potom osvetlenie je 1 lux. Osvetlenie sa meria, keď má byť špecifikovaná úroveň svetla na konkrétnej ploche. [8, 10, 20]

3 KONTÚROVÁ INTERAKCIA

Termín kontúrová interakcia označuje zhoršenie identifikácie znaku v prítomnosti okolitých kontúr. Tento efekt, ktorý majú kontúry na rozlíšiteľnosť malého detailu, tak ovplyvňuje meranú zrakovú ostrosť. V každodennom živote obsahujú zrakové scény mnoho stimulov, ktorých rozlíšenie je sťažené alebo znemožnené kvôli výskytu kontúr v ich okolí. Taktiež je kontúrová interakcia spolu s veľkosťou písma dôležitým činiteľom, obmedzujúcim čitateľnosť tlačených materiálov. [15, 21, 22, 23]

Obr. 13 – Kontúry v okolí písmena [24]

Flom a kol. [22] vykonal experiment s použitím Landoltovho prstenca (viď kap. 3.1) a kontúr, umiestnených napravo, naľavo, nad a pod prstencom. Kontúry mali dĺžku rovnú výške prstenca a šírku rovnú veľkosti medzery prstenca (t. j. 1/5 jeho výšky). Bolo zistené, že schopnosť rozlíšiť pozíciu medzery prstenca závisí na vzdialenosti kontúr od prstenca. Pri väčšej vzdialenosti nebolo rozlíšenie prstenca ovplyvnené. Keď však boli kontúry k prstencu bližšie, ako asi 5-násobok veľkosti medzery prstenca, schopnosť rozoznať orientáciu medzery značne klesala. Pri separácii medzi kontúrami a prstencom rovnej výške prstenca bola pozícia medzery správne určená asi v 80 %, kvôli čomu bola považovaná za hranicu rozlíšenia. Keď bola veľkosť separácie medzi kontúrami a prstencom veľká ako šírka medzery prstenca, orientácia medzery bola správne identifikovaná iba asi v 25 %. Tento jav súhlasí s klinickým pozorovaním, že čitateľnosť písmena sa zvyšuje, keď sú písmená osamotené, alebo široko vzdialené od svojich susedov. Avšak v prípade, kedy sa kontúry nachádzali veľmi blízko prstenca, sa rozlišovanie väčšinou zlepšilo, pričom v mnohých prípadoch bolo rozlíšenie pri kontúrach dotýkajúcich sa prstenca rovnaké, ako bez prítomnosti okolitých kontúr. [8, 21, 23]

Ak nie sú susednými stimulmi jednoduché kontúry, ale sledovaný znak (napríklad písmeno) je obklopené podobnými znakmi (písmenami), opäť môžeme pri ich dostatočne malej vzdialenosti pozorovať zhoršenie zrakového výkonu. V tomto prípade sa jav nazýva crowding fenomén. Tento termín tak označuje neschopnosť rozlíšiť malé testy zrakovej ostrosti, keď sú prezentované vedľa seba v riadku, kým znaky o rovnakej veľkosti, ale zobrazené jednotlivo na jednotnom pozadí, sú rozlíšené. Predpokladá sa, že ku crowdingu prispieva kontúrová interakcia, ale tiež ďalšie činitele, ako sú pozornosť a nepresné fixačné pohyby oka. [10, 15, 21, 22, 25]

Oba javy sú veľmi zreteľné najmä u amblyopických očí, kedy k nim dochádza už pri pomerne veľkej vzdialenosti kontúr či znakov od pozorovaného znaku. To sa prejavuje napr. pri teste zrakovej ostrosti. V prípade, že test obsahuje niekoľko riadkov písmen, môže byť zmeraná zraková ostrosť relatívne nízka. Obvykle sa však zlepší pri prezentovaní jediného riadku písmen a ešte výraznejšie zlepšenie je pozorované pri prezentovaní jediného písmena. Častým javom tiež je, že amblyopický pacient prečíta z každého riadku jedno alebo dve (väčšinou koncové) písmená, čo komplikuje stanovenie jeho zrakovej ostrosti. V niektorých prípadoch pacient nemusí rozoznať veľké písmená testu, ktoré sú orámované jeho okrajom, zatiaľ čo oveľa menšie písmená uprostred prečíta správne. [8, 22, 26]

Z predchádzajúceho textu je zrejmé, že kontúrová interakcia úzko súvisí so zrakovou ostrosťou. Preto bude najprv stručne popísaná zraková ostrosť a základy jej merania. Následne sa text bude venovať základným charakteristikám kontúrovej interakcie a jej príčinám a v nadväznosti na experimentálnu časť tiež vplyvu jasu na kontúrovú interakciu.

3.1 Zraková ostrosť

Zraková ostrosť je schopnosť zreteľne vidieť detaily objektu. Mierou schopnosti oka rozlíšiť detail je minimálny uhol rozlíšenia (MUR). Ide o uhol zvieraný uzlovým bodom oka s dvomi bodmi alebo čiarami, ktoré môžu byť práve od seba rozlíšené. Ak je MUR vyjadrený v uhlových minútach, býva zraková ostrosť často charakterizovaná parametrom vízus V, ktorý je definovaný ako prevrátená hodnota MUR. Tento systém bol prvý krát navrhnutý v roku 1875 Ferdinandom Monoyerom. Ďalšou možnosťou

vyjadrenia zrakovej ostrosti je desiatkový logaritmus *MUR*, log*MUR*. Tento parameter sa často využíva v odborných štúdiách, pretože dobre odráža nelinearitu zrakového vnímania danú tzv. Weber-Fechnerovým zákonom, ktorý hovorí, že ak rastie podnet radou geometrickou, tak vnem rastie radou aritmetickou. [8, 10]

Zraková ostrosť sa obvykle v klinickej praxi vyhodnocuje na základe schopnosti rozpoznať známe znaky, najčastejšie písmená. Pritom je znak považovaný za rozpoznaný, ak je rozlíšený jeho detail. Z veľkosti detailov najmenších rozpoznaných znakov je potom možné odvodiť *MUR*, log*MUR* alebo *V*. V roku 1862 bola Snellenom vytvorená tabuľka písmen, kde šírka ramena písmena zvierala na stanovenú vzdialenosť uhol 1' a výška i šírka písmena zvierali uhol 5'. Písmená boli navrhnuté na mriežke 5 x 5. Detail písmena teda zodpovedal 1/5 jeho výšky. Príslušný test mal formu tabuľky, ktorá obsahovala série riadkov písmen s jedným písmenom na vrchu, ktoré bolo zároveň najväčšie. Snellen zvolil ako testovaciu vzdialenosť 6 metrov, pričom pri tejto vzdialenosti oko takmer nemusí akomodovať. V prípade takéhoto alebo obdobného usporiadania testu zrakovej ostrosti je zraková ostrosť odvodená z veľkosti detailu znakov na najmenšom prečítanom riadku, pričom riadok je považovaný za prečítaný, ak je prečítané určité percento jeho znakov (dnes je to obvykle 60 %). Alternatívou, ktorá je použitá v experimentálnej časti práce, je opakovaná prezentácia jedného znaku. [8]

Vízus môže byť vyjadrený buď desatinným číslom, alebo v tvare zlomku ako tzv. Snellenov podiel (napr. 6/6). Čitateľ zlomku označuje testovaciu vzdialenosť, t. j. vzdialenosť medzi subjektom a testom, ktorá je zvyčajne vyjadrená v metroch. Menovateľ predstavuje vzdialenosť, z ktorej by mal byť normálny subjekt o víze 1 schopný prečítať testovacie písmená daného riadku. Menovateľ je teda vzdialenosťou, pri ktorej je výška písmen (pri klasickej konštrukcii podľa Snellena) na riadku 5'. Priemerná klinická zraková ostrosť sa pohybuje medzi 6/4 a 6/6. [7, 8, 10]

Druh testu, využívaný pri meraní zrakovej ostrosti, sa nazýva optotyp. Dnes sa pôvodné Snellenove optotypy používajú zriedka, hoci moderné optotypy bývajú stále označované týmto pomenovaním. Väčšina moderných tabuliek používa bezpätkové veľké písmená. Pri návrhu a používaní optotypov sa musí vziať do úvahy niekoľko faktorov, pričom jedným z nich je rozostup medzi písmenami. Ten by mal byť rovný aspoň šírke písmena na riadku a rozostup medzi za sebou idúcimi riadkami by mal byť rovný výške písmen na nižšom riadku. Dôvodom tohto odporučenia je práve kontúrová interakcia a crowding. Ak by boli písmená príliš blízko pri sebe, vznikol by vďaka týmto javom problém rozlíšiť jedno písmeno od druhého a výsledok merania zrakovej ostrosti by bol skreslený. Ďalším dôležitým parametrom je zmena veľkosti medzi riadkami. Vzhľadom k vlastnostiam zrakového vnímania sa za optimálne považuje, ak zmena veľkosti znakov medzi riadkami zodpovedá vždy rovnakej hodnote log*MUR*, typicky 0.1. [8, 10]

Rôzne písmená abecedy sa nečítajú rovnako ľahko, na čo má tiež vplyv typ písma. Zo štúdii čitateľnosti písmen pri rovnakom type písma vychádza, že pre väčšinu západných čitateľov sú písmená C, D, E, F, H, K, M, N, O, R, S, U, V, X, Z približne rovnako čitateľné. Ich čitateľnosť je približne rovná čitateľnosti tzv. Landoltovho prstenca, ktorý je považovaný za štandard (viď nižšie). Ostatné písmená môžu byť ľahšie alebo ťažšie čitateľné. V roku 1952 navrhla Sloanová desať bezpätkových písmen (S, O, C, D, K, V, R, H, N, Z) na mriežke 5 x 5, pričom stupeň náročnosti bol vyhodnocovaný percentami správnych odpovedí pre každé písmeno na medzi rozlišovacej schopnosti. Tieto písmená sú použité tiež v experimentálnej časti tejto práce. [7, 8]

Landoltov prstenec je testovací objekt, využívaný na meranie zrakovej ostrosti, ktorý je alternatívou pre optotypové písmená. Pozostáva z neúplného prstenca, podobného písmenu C. Vonkajší priemer prstenca zviera na stanovenú vzdialenosť uhol 5′, zatiaľ čo šírka medzery aj hrúbka prstenca tvoria 1/5 z celkového priemeru prstenca a teda zvierajú na stanovenú vzdialenosť uhol 1′. Pri vyšetrení na optotype, obsahujúcom odstupňované série Landoltových prstencov, musí subjekt udať orientáciu medzery. Tento typ testu je menej subjektívny ako Snellenove tabuľky, pretože nezahŕňa rušivé premenné, ako napríklad kultúrne a vzdelávacie pozadie subjektu. Je vhodný najmä pre pacientov, ktorí nie sú oboznámení s abecedou, avšak vyžaduje tiež viac poučenia o priebehu. Bol použitý aj v niektorých štúdiách zameraných na kontúrovú interakciu. [7, 8, 10]



Obr. 14 – Landoltov prstenec [27]

Zraková ostrosť sa môže líšiť napríklad v závislosti od oblasti na sietnici (maximálna je vo foveole, smerom do periférie klesá), celkového osvetlenia, kontrastu, farby, typu testu, alebo od refrakčnej vady oka. Kým periférna zraková ostrosť označuje zrakovú ostrosť periférnych častí sietnice, centrálna zraková ostrosť je zrakovou ostrosťou fovei a oblasti makuly. Vízus je vždy testovaný pri dobrom osvetlení a vysokom kontraste. Preto spadá do fotopickej triedy testov a závisí skôr na čapíkoch, ako na tyčinkách. [7, 10]

3.2 Základná charakteristika a príčiny kontúrovej interakcie

Ako už bolo spomínané, kontúrová interakcia závisí na vzdialenosti kontúr od centrálneho znaku. Medzi jej základné charakteristiky preto patrí jej laterálny rozsah, v rámci ktorého je rozlíšenie stimulu znížené. Ďalšou podstatnou charakteristikou je jej veľkosť (magnitúda). [15, 22]

Laterálny rozsah kontúrovej interakcie môže byť definovaný ako maximálna uhlová vzdialenosť od testovacieho znaku, pri ktorej začnú okolité kontúry tvoriť merateľné zhoršenie zrakového výkonu. S rastúcou periférnou excentricitou podnetu narastá aj rozsah kontúrovej interakcie, pričom v štúdii od Musilová a kol. [15] bol v periférii približne 20-krát väčší, ako vo fovei. Magnitúda kontúrovej interakcie predstavuje maximálny pokles zrakového výkonu proti stavu bez okolitých kontúr. Podľa výsledkov autorov Siderov a kol. [25] sú pri znížení kontrastu foveálneho stimulu magnitúda i uhlový rozsah foveálnej kontúrovej interakcie približne rovnaké a pre foveálne stimuly o vysokom kontraste bolo spozorované, že rozsah interakcie je obvykle úmerný minimálnemu uhlu rozlíšenia, pričom však existujú aj výnimky. Cieľom mnohých štúdii je kvantifikovať laterálny rozsah a magnitúdu kontúrovej interakcie i crowdingu a objasniť ich podstatu. Kontúrová interakcia je obyčajne vyhodnocovaná na základe zmien v percentách správnej identifikácie písmen v závislosti na separácii medzi stimulom a kontúrou a prípadne i na ďalších podmienkach (veľkosť znaku, kontrast, jas). [22, 28]

3.2.1 Mechanizmus vzniku kontúrovej interakcie

Správanie rozsahu i magnitúdy kontúrovej interakcie je závislé na mechanizme, ktorý stojí za jej vznikom. Vo výskumoch obvykle prevládajú tri vysvetlenia kontúrovej interakcie, ktoré si konkurujú. [22, 28]

Prvým vysvetlením kontúrovej interakcie, ktoré býva označované ako fyzikálne, je, že s priblížením sa kontúr k pozorovanému znaku dochádza k nárastu priestorových frekvencií v celom stimule až za hranicu rozlíšiteľnosti oka. Tým dôjde ku zhoršeniu čitateľnosti centrálneho znaku. Takéto vysvetlenie kontúrovej interakcie (na základe laterálneho maskovania) by predpokladalo, že by sa mal rozsah interakcie prispôsobiť veľkosti stimulu. Výsledky publikovaných štúdii [15, 25, 28] však naznačujú, že prispôsobovanie rozsahu nie je pri zmene veľkosti stimulu pozorované, a to ani vo foveálnom, ani v periférnom videní. Podľa dát z publikácie [25] sa kontúrová interakcia vyskytuje v rámci približne rovnakého uhlového rozsahu pre písmená, ktoré sa líšia vo veľkosti 2,5-krát (zmena veľkosti v tejto štúdii bola dosiahnutá zmenou kontrastu písmen pri zachovaní pravdepodobnosti ich identifikácie v situácii bez kontúr).

Dnes sa všeobecne predpokladá, že príčinou kontúrovej interakcie sú neurálne interakcie v zrakovej dráhe, teda neurálny pôvod. Aj v tejto oblasti však existuje niekoľko teórií. Druhým vysvetlením je, že znak s obklopujúcimi kontúrami sú v zrakovom systéme vplyvom zmieňovaných neurálnych interakcii nevhodne zoskupené, takže vizuálne vlastnosti kontúr sú nesprávne priradené k centrálnemu znaku a obrátene. Táto teória však neposkytuje vhodné vysvetlenie pre pozorovanie, že magnitúda foveálnej kontúrovej inetrakcie je pri nízkych jasoch podstatne znížená (viď kap. 3.3). Býva tak využívaná najmä pri objasnení kontúrovej interakcie nefoveálnych oblastí sietnice. [28]

Ďalšie vysvetlenie, ktoré opäť vychádza z neurálnej teórie kontúrovej interakcie, vychádza zo štruktúry a vlastností receptívnych polí. Kontúrová interakcia tak podľa niekoľkých autorov vyplýva z antagonistických nervových pôsobení medzi stimulmi, ktoré sú zobrazené v rámci spoločného nervového receptívneho poľa (antagonistická štruktúra receptívnych polí je bližšie popísaná v kap. 1.3). V tomto prípade sa predpokladá, že kontúry stimulujú periférne oblasti receptívnych polí, ktoré majú inhibičný efekt na príslušnú bunku, a tým spôsobujú zníženie signálu z centrálnej časti,

vedúce k pozorovanému poklesu zrakového výkonu. Túto teóriu podporujú pozorované zmeny v správaní kontúrovej interakcie pri poklese jasu [15, 28], ktoré korešpondujú so správaním antagonistickej štruktúry receptívnych polí. Nervový pôvod kontúrovej interakcie podporuje i experiment [22], v ktorom bol stimul prezentovaný jednému oku a kontúry striedavo obom očiam. Kontúry, prezentované protiľahlému oku ako stimul, tvorili rovnaký rozsah a magnitúdu, ako rovnostranne zobrazené kontúry. Kontúrová interakcia teda pretrváva aj pri dichoptických podmienkach. Takýto výsledok navyše naznačuje, že miesto inhibičného účinku kontúrovej interakcie je na nervovej úrovni, kde sa uskutočňuje binokulárna interakcia. Toto miesto môže byť v jadre corpus geniculatum laterale alebo pravdepodobnejšie v kôrovej oblasti V1 alebo ďalej.

3.3 Vplyv jasu na kontúrovú interakciu

Tomu, či foveálna i periférna kontúrová interakcia prechádzajú pre rôzne úrovne jasu významnými zmenami, sa venovalo niekoľko málo štúdií, pričom v rôznych sietnicových lokáciách sa výsledky líšia. Bolo zistené, že vo fovei má kontúrová interakcia pri fotopickom i mezopickom jase (t. j. pri odlišnej veľkosti stimulu) rovnaký rozsah [15, 28], ak je rozsah meraný od hrany kontúry k vonkajšej hrane centrálneho písmena a je vyjadrený v uhlových minútach. Zistený rozsah foveálnej kontúrovej interakcie bol približne 3' alebo 4'. Naopak magnitúda kontúrovej interakcie vo fovei podstatne klesá pri poklese jasu a to z približne 50 % na 30 % [28].

Pokles magnitúdy kontúrovej interakcie a jej približne stály rozsah, pozorované pre foveálne stimuly pri poklese jasu, sú podobné ako zmeny v štruktúre receptívnych polí, ktoré boli pozorované pri nízkych úrovniach jasu (viď kap. 1.3). Tento jav je teda podľa [15, 28] v súlade skôr s nervovým, ako fyzikálnym pôvodom kontúrovej interakcie. Konkrétne podporuje vplyv antagonistickej štruktúry receptívnych polí, ktorá mizne s klesajúcim jasom. Periférna kontúrová interakcia bola skúmaná v štúdii [15] a to pre štyri rôzne úrovne jasu, t. j. fotopické, mezopické, skotopické a tmavé skotopické. Rozsah bol meraný opäť v uhlových minútach od hrany kontúry k vonkajšej hrane písmena. Výsledky ukazovali, podobne ako vo fovei, že sa rozsah s jasom (a teda odpovedajúcou zmenou veľkosti písmena, nutnou pre zachovanie jeho konštantnej čitateľnosti bez kontúr) nemení. Na rozdiel od foveálnej kontúrovej

interakcie bol tento rozsah asi 20-krát väčší, čo dobre korešponduje so zmenami vo veľkostiach receptívnych polí vo fovei a v periférii. Magnitúda kontúrovej interakcie pri poklese jasu však zostávala takmer rovnaká. Túto skutočnosť je možné vysvetliť dvomi spôsobmi. Buď nie je príčinou kontúrovej interakcie v periférii antagonizmus receptívnych polí, ale skôr nevhodné miešanie signálu z kontúr a centrálneho znaku, alebo je síce antagonizmus príčinou interakcie, ale v experimente nedošlo k jeho utlmeniu. Niektoré štúdie [17] totiž poukazujú na fakt, že k útlmu dochádza až tesne v blízkosti detekčného prahu fotoreceptorov. K tomuto prahu sa však štúdia v periférii, kde sú väčšinou tyčinky, dostatočne nepriblížila. Otázka vplyvu antagonizmu receptívnych polí v periférii tak zostáva otvorená a jej objasnenie je hlavným cieľom experimentálnej časti tejto práce.

4 EXPERIMENTÁLNA ČASŤ

Vplyv jasu na čapíkovú kontúrovú interakciu

Cieľom experimentálnej časti diplomovej práce bolo zistiť, ako sa správa kontúrová interakcia vo fovei a v periférii sietnice za fotopických a mezopických podmienok a to pri významnom obmedzení či úplnej eliminácii činnosti tyčiniek pomocou selektívneho červeného filtra. Za týchto podmienok bude nielen vo fovei, ale i v periférii dominantná funkcia čapíkov. Mezopický jas sa tak stane prahovým jasom aktívnych fotoreceptorov ako vo fovei, tak v periférii, a antagonistická štruktúra receptívnych polí, popísaná v kapitole 1.3, vymizne. Ak je táto štruktúra príčinou vzniku kontúrovej interakcie nielen vo fovei (ako uvádza napr. publikácia [15, 28]), ale i v periférii, predpokladáme, že budeme pozorovať pokles magnitúdy interakcie v oboch sietnicových lokalizáciách. V opačnom prípade je možné očakávať odlišnú príčinu kontúrovej interakcie v periférii oproti fovei.

4.1 Subjekty a metodika

4.1.1 Subjekty

Experimentu sa zúčastnilo päť probandov z radov vyučujúcich a študentov Katedry optiky na Univerzite Palackého v Olomouci. Išlo o štyri ženy a jedného muža vo veku 23 – 42 rokov.

Probandi museli byť bez očných patológii alebo bez akéhokoľvek systematického stavu, ovplyvňujúceho videnie. Museli mať normálnu zrakovú ostrosť alebo normálnu korigovanú zrakovú ostrosť, bez abnormalít farebného videnia. Pred začiatkom štúdie dali probandi svoj písaný informovaný súhlas a boli oboznámení s priebehom výskumu a jeho rizikami.

4.1.2 Metodika

Experiment prebiehal v laboratóriu optometrie na Katedre Optiky Univerzity Palackého v Olomouci. Úlohou probandov bolo rozlíšiť prezentované písmeno. Prezentovanými stimulmi boli čierne písmená podľa Sloanovej (C D H K N O R S V Z) na bielom pozadí, a to buď samostatne, alebo symetricky obklopené kontúrami. Kontúry tvorili štyri čiary – nad, pod, napravo a naľavo od písmena, pričom mali rovnaký kontrast a dĺžku ako ústredné písmeno a ich šírka zodpovedala detailu písmena (t. j. 1/5 jeho výšky).

Probandi pozorovali stimuly foveálne a periférne pri fotopických a mezopických jasových podmienkach. Na minimalizovanie činnosti tyčiniek boli stimuly pozorované cez červený filter, prepúšťajúci iba vlnové dĺžky väčšie ako 600 nm. Okolité osvetlenie tvorilo pri fotopickej časti experimentu osvetlenie v laboratóriu a jas monitora, pričom pri mezopickej časti experimentu bolo okolité osvetlenie tlmené, tvorené prevažne jasom monitora. Odlišné jasové podmienky boli dosiahnuté pomocou filtrov vkladaných pred merané oko. Fotopické meranie prebiehalo pri pozorovaní iba cez červený filter a zodpovedajúci fotopický jas bol 7,8 cd/m². Pri mezopickom meraní bol ku červenému filtru pridaný ešte optický neutrálny filter s nominálnou hodnotou optickej hustoty 2 (ND2 filter). Tým bol dosiahnutý pozorovaný mezopický jas pozadia 0,06 cd/m². Jas bol zmeraný pomocou jasomeru LMT L 1003.

Filtre boli vsadené do svetlotesných ochranných okuliarov, ktoré mal proband počas celého experimentu nasadené. Vyšetrenie prebiehalo monokulárne (u každého pacienta išlo o pravé oko), s vhodnou korekciou refrakcie. Pred nevyšetrovaným okom sa nachádzala nepriehľadná clona. Pred testovaným okom bola umiestnená štrbina v tvare horizontálnej slzy, ktorá mala dĺžku 18 mm a maximálnu výšku 12 mm. Tento otvor bol umiestnený približne 40 mm pred testovaným okom, obmedzujúc tak zorné pole vyšetrovaného oka. Pacient mal po celý čas fixovanú hlavu v opierke a mal tiež tmavé textilné prekrytie hlavy na obmedzenie vplyvu okolitého svetla.

Meranie každého probanda trvalo približne 4 – 5 hodín. Každý proband bol vopred oboznámený s prezentovanými písmenami. Pri experimente musel slovne rozlíšiť každé písmeno a v prípade, ak nejaké rozlíšiť nevedel, musel hádať. Stimuly, generované softvérom dodaným vedúcim práce, boli prezentované v strede 22-palcového LCD

monitora s rozlíšením 1680 x 1050 pixelov a s jasom pozadia 208 cd/m². Každé písmeno bolo prezentované po dobu 2 s a vždy boli zaznamenané písmená prezentované probandom prečítané.

Pozorovacia vzdialenosť pri foveálnej časti experimentu bola 12 metrov (za použitia zrkadla). Pri periférnom meraní bola pozorovacia vzdialenosť 1,2 m, pričom pacient hľadel na malé, fixačné, intenzívne červené LED svetlo a znaky vnímal periférne. Centrum stimulu bolo umiestnené v nazálnom zornom poli pravého oka, pri uhlovej excentricite 6° od fixačného svetla. Pacient pozoroval fixačné svetlo cez užšiu časť štrbiny tvaru slzy a písmeno a kontúry cez širšiu časť štrbiny.

Pri každej časti experimentu boli najprv probandovi prezentované série päťdesiatich písmen bez prítomnosti kontúr. Veľkosť stimulu bola pre každého probanda a kombináciu excentricity a jasu nastavená tak, aby bolo správne identifikovaných približne 80 – 90 % znakov (tzv. východisková hladina vízu). U každého probanda sa predpokladalo prejavenie učebného efektu, teda zvyšovanie správnosti identifikácie písmen po ich opakovanom prezentovaní. Z tohto dôvodu boli série písmen prezentované viackrát a aj východisková hladina vízu bola následne niekoľkokrát overená.

Po stanovení východiskovej hladiny vízu boli probandovi prezentované série po sto písmenách s okolitými kontúrami, ktoré boli umiestnené v rôznych vzdialenostiach od písmena. Pritom separácie medzi písmenom a kontúrou boli merané v uhlových minútach od vnútornej hrany kontúry po priľahlú vonkajšiu hranu písmena. Ďalej prebehla jedna kontrolná séria bez kontúr. Pri každej sérii bol sledovaný percentuálny počet správnych odpovedí. Pre fotopické a mezopické jasové podmienky boli pri danej excentricite použité približne rovnaké uhlové separácie. Pri foveálnom meraní bolo vyšetrených 5 rôznych separácii (zodpovedajúc pri fotopickom jase 10, 20, 40, 60, 100 % veľkosti znaku) a pri meraní periférnej kontúrovej interakcie bolo vyšetrených 7 rôznych separácii (zodpovedajúc pri fotopickom jase 10, 20, 150, 200 % veľkosti znaku). Poradie separácii bolo náhodné.

Pred meraním pri mezopických jasových podmienkach, a teda po vsadení ND2 filtra, musel proband podstúpiť najmenej 30 minút adaptácie na tmu. Počas meraní boli vykonávané časté prestávky z dôvodu odpočinku figuranta a prevencie zahmlievania filtrov v ochranných okuliaroch. Pri otvorení okuliarov musel mať proband stále zatvorené oči, inak by sa prerušil proces adaptácie.

U každého probanda prebehlo aj kontrolné meranie vyradenia činnosti tyčiniek. Po adaptácii na tmu bol pred červený a ND2 filter priložený ešte prídavný optický filter s nominálnou optickou hustotou 1 (čím poklesol jas na skotopickú úroveň) a proband mal hlásiť, či dokáže periférne detegovať prítomnosť znaku o veľkosti zodpovedajúcej použitej periférnej hladine vízu. Pri týchto testovacích podmienkach nedokázal žiaden proband písmeno rozlíšiť.

4.1.3 Štatistické spracovanie dát

Výsledné namerané hodnoty sú charakterizované vo forme priemeru, smerodajnej odchýlky dát a štandardnej chyby priemeru. Vplyvy separácie, rôznych úrovní jasu a ich interakcie na merané dáta, boli hodnotené metódou analýzy rozptylu (ANOVA) pre opakované merania na hladine významnosti 0,05. Táto analýza bola vykonaná oddelene pre foveálne a periférne dáta. V texte sú tiež uvedené medzné hodnoty hladiny významnosti *p*, pri ktorých by bol práve zamietnutý vplyv sledovaného efektu. Štatistická analýza bola vykonaná pomocou programu STATISTICA 13.0.

4.2 Výsledky

Percentá správnej identifikácie písmen pre každú kombináciu jasu a excentricity sú v závislosti na separácii kontúr a písmena (t. j. vo forme tzv. krivky kontúrovej interakcie) vyobrazené na grafoch č. 1 - 12. Výsledky sú kvôli prehľadnosti zobrazené na individuálnych grafoch pre každého figuranta a na dvoch komplexných grafoch, kde môžeme sledovať priemerné hodnoty všetkých probandov. Grafy predstavujú buď foveálne, alebo periférne dáta, porovnávajúc výsledky iba za použitia červeného filtra (ČF) s výsledkami, získanými pri použití kombinácie červeného filtra s ND2 filtrom (ND2 + ČF). Vodorovná os grafov predstavuje hodnoty uhlových separácii medzi kontúrami a centrálnym písmenom ("inf" označuje stav bez kontúr). Zvislá os reprezentuje percentá správnej identifikácie písmen. Kým prerušovaná čiara zobrazuje krivku kontúrovej interakcie pri fotopických podmienkach, čierna čiara predstavuje kontúrovú interakciu pri mezopických jasových podmienkach. U všetkých probandov je

zrejmý pokles percent úspešnej identifikácie oproti východiskovej hodnote (bez kontúr) s klesajúcou separáciou kontúr. Z priebehu experimentu vyplýva, že individuálne dáta sú značne variabilné a ovplyvnené šumom. Pre celkové vyhodnotenie vplyvu sledovaných faktorov je vhodné posudzovať priemerné dáta.

4.2.1 Dáta jednotlivých probandov

Proband G.H.

Krivky kontúrovej interakcie u probanda G.H. zachytávajú grafy č. 1 (vo fovei) a 2 (v periférii). V oboch prípadoch majú krivky za fotopických a mezopických podmienok podobný priebeh, vplyv kontúrovej interakcie je zrejmý pre separácie menšie ako asi 2' foveálne, v periférii sa začína prejavovať medzi 18' a 26'. Ako vo fovei, tak v periférii je rozdiel magnitúd medzi obomi jasovými podmienkami malý (38 % a 36 % vo fovei a 51 % a 48 % v periférii, pričom mierne väčšia je fotopická magnitúda).



Graf č. 1 – Krivka foveálnej kontúrovej interakcie probanda G.H.



Graf č. 2 – Krivka periférnej kontúrovej interakcie probanda G.H.

Proband P.O.

Priebeh kontúrovej interakcie v závislosti na separácii zachytávajú grafy č. 3 (vo fovei) a 4 (v periférii). Vo fovei má kontúrová interakcia zreteľnejší a výraznejší vplyv za fotopických podmienok, rozsah sa tu pohybuje medzi 2' a 3'. Zreteľne sa líšia aj magnitúdy – za fotopických podmienok to je asi 41 %, zatiaľ čo za mezopických iba 7 %. V periférii dochádza ku znateľnému poklesu percent úspešnosti u oboch kriviek okolo 15', no jednako neskôr nasleduje výrazný nárast nasledovaný opätovným poklesom. Celkovo je priebeh kriviek výrazne odlišný od ostatných probandov, magnitúda je v tomto prípade väčšia pri mezopických podmienkach (15 %) oproti fotopickým (4 %).



Graf č. 3 – Krivka foveálnej kontúrovej interakcie probanda P.O.



Graf č. 4 – Krivka periférnej kontúrovej interakcie probanda P.O.

Proband N.K.

Priebeh kontúrovej interakcie ako funkcie separácie u probanda N.K. zachytávajú grafy č. 5 (foveálne) a 6 (periférne). Vo fovei krivky vykazujú podobný rozsah (2' a 3'), ale výrazne väčšiu fotopickú magnitúdu (63 %) oproti mezopickej (27 %). Naopak periférne dáta majú veľmi podobný priebeh, interakcia sa začína prejavovať u separácii pod 30'. Magnitúda je v tomto prípade za fotopických i mezopických podmienok taktiež veľmi podobná (57 % a 51 %).



Graf č. 5 – Krivka foveálnej kontúrovej interakcie probanda N.K.



Graf č. 6 – Krivka periférnej kontúrovej interakcie probanda N.K.

Proband F.P.

Kontúrovú interakciu probanda F.P. prezentujú grafy č. 7 (foveálne) a 8 (periférne). Vo fovei je v oboch prípadoch zrejmý pokles úspešnej identifikácie znakov už pri separácii 5', výraznejší zlom nastáva pri 3'. Mezopická krivka je plochejšia, avšak s výrazným finálnym poklesom pri malých separáciách, takže rozdiel medzi magnitúdami nie je príliš veľký (28 % a 27 %). V periférii majú obe krivky obdobný priebeh, pričom vplyv interakcie je zrejmý pre separácie pod 35'. Mezopické dáta vykazujú o niečo menšiu magnitúdu (41 %) ako fotopické (58 %).



Graf č. 7 – Krivka foveálnej kontúrovej interakcie probanda F.P.



Graf č. 8 – Krivka periférnej kontúrovej interakcie probanda F.P.

Proband A.Š.

Grafy č. 9 a 10 zachytávajú krivky kontúrovej interakcie pre probanda A.Š. Pri fotopických dátach (graf č. 9) je zrejmý rovnaký rozsah za oboch jasových podmienok

(medzi 2' a 3'), ale podstatne väčšia magnitúda za fotopického jasu (57 %) oproti mezopickému (20 %). Periférne dáta sa v magnitúde tak výrazne nelíšia (29 % a 32 %), vplyv kontúrovej interakcie je zrejmý pri separácii 23' za fotopického jasu a 11' za mezopického jasu.



Graf č. 9 – Krivka foveálnej kontúrovej interakcie probanda A.Š.



Graf č. 10 – Krivka periférnej kontúrovej interakcie probanda A.Š.

4.2.2 Komplexné dáta

Výsledné priemerné hodnoty percent správnych odpovedí, ich štandardné chyby a smerodajné odchýlky dát pre jednotlivé separácie a jasové podmienky sú uvedené v tabuľkách 1 a 2 pre foveálne dáta a tabuľkách 3 a 4 pre periférne dáta. Graficky sú tieto výsledky prezentované na grafoch č. 11 a 12.

Foveálna kontúrová interakcia

Z prezentovaných priemerných hodnôt pre foveálne dáta vyplýva, že kontúrová interakcia je výrazne silnejšia za fotopických podmienok, než mezopických, pričom rozdiel je zrejmý najmä pre malé separácie. Veľkosť foveálnej kontúrovej interakcie klesá z priemernej magnitúdy 44,5 % pre fotopické stimuly na 18,5 % pre mezopické stimuly. Pri najmenšej separácii je veľkosť kontúrovej interakcie za fotopických podmienok približne 2,4 krát väčšia, než za mezopických podmienok. Pritom je rozsah interakcie v oboch prípadoch približne rovnaký, a to asi 2'. Obdobný rozsah pri oboch jasových podmienkach je vidieť tiež z individuálnych kriviek pre jednotlivých probandov, výrazný pokles magnitúdy potvrdzujú grafy troch z piatich probandov, u dvoch sú zmeny navodené jasom minimálne.

Tieto tvrdenia podporujú taktiež výsledky analýzy ANOVA pre opakované merania, ktoré podľa očakávaní vykazujú štatisticky významný vplyv separácie (p < 0,0001). Vplyv jasu bol na hranici významnosti (p = 0,051), pričom interakcia jasu a separácie bola štatisticky významná (p = 0,0021). Táto interakcia medzi separáciou a jasom poukazuje na odlišný priebeh kriviek kontúrovej interakcie za rôznych jasových podmienok, potvrdzujúc redukciu veľkosti foveálnej kontúrovej interakcie pri mezopickom jase.

Fotopické dáta			
uhlové separácie	% správnych odpovedí	smerodajná odchýlka	štandardná chyba
0,49	36,8	10,2	4,5
0,98	38,2	13,0	5,8
1,96	66,4	8,3	3,7
2,94	71,0	9,6	4,3
4,91	78,9	9,3	4,2
bez kontúr	81,3	5,3	2,4

Tab. 1 – Priemerné hodnoty dát pri fotopických jasových podmienkach vo fovei

Mezopické dáta			
uhlové separácie	% správnych odpovedí	smerodajná odchýlka	štandardná chyba
0,46	60,4	9,4	4,2
0,96	62,0	13,5	6,0
1,96	69,4	7,8	3,5
2,98	74,6	8,0	3,6
4,91	76,0	7,9	3,5
bez kontúr	78,9	4,1	1,8

Tab. 2 – Priemerné hodnoty dát pri mezopických jasových podmienkach vo fovei



Graf č. 11 – Krivka foveálnej kontúrovej interakcie; body predstavujú priemerné hodnoty, úsečky reprezentujú smerodajné chyby priemeru

Periférna kontúrová interakcia

Dáta merané v periférii nevykazujú významné rozdiely. Veľkosť periférnej kontúrovej interakcie je v skutočnosti približne rovnaká pre obe úrovne jasu (36,5 % pre fotopické a 35,4 % pre mezopické podmienky). Rozsah je približne 30'. Rozsah periférnej kontúrovej interakcie je teda v porovnaní s foveálnou približne 15-krát väčší. Veľký, približne zhodný, ale značne variabilný rozsah kontúrovej interakcie potvrdzujú tiež dáta jednotlivých probandov. Magnitúda bola u väčšiny probandov za rôznych jasov v periférii veľmi podobná, väčší rozdiel bol zrejmý iba u dvoch (F.P. vykazoval za mezopického jasu menšiu magnitúdu, zatiaľ čo P.O. naopak väčšiu), pričom u jedného (P.O.) mali krivky celkovo neobvyklý priebeh.

Štatistická analýza (ANOVA pre opakované merania) potvrdila iba vplyv separácie (p < 0,0001), pričom vplyv jasu (p = 0,75) ani interakcie jasu a separácie (p = 0,99) neboli štatisticky významné.

Fotopické dáta			
uhlové separácie	% správnych odpovedí	smerodajná odchýlka	štandardná chyba
1,39	45,6	23,2	10,4
2,78	44,8	20,8	9,3
5,55	56,6	25,2	11,3
8,33	59,0	17,7	7,9
13,88	67,2	9,5	4,3
20,82	70,8	8,8	3,9
27,76	74,4	7,1	3,2
bez kontúr	81,3	1,3	0,6

Tab. 3 – Priemerné hodnoty dát pri fotopických jasových podmienkach v periférii

Mezopické dáta			
uhlové separácie	% správnych odpovedí	smerodajná odchýlka	štandardná chyba
1,43	46,2	14,5	6,5
2,78	44,6	11,7	5,2
5,56	60,0	15,4	6,9
8,39	59,8	12,2	5,4
13,90	68,6	5,6	2,5
20,79	73,2	3,3	1,5
27,80	77,4	2,2	1,0
bez kontúr	80,0	2,6	1,2

Tab. 4 – Priemerné hodnoty dát pri mezopických jasových podmienkach v periférii



Graf č. 12 – Krivka periférnej kontúrovej interakcie; body predstavujú priemerné hodnoty, úsečky reprezentujú smerodajné chyby priemeru

4.3 Diskusia

V tomto experimente bola porovnávaná foveálna a periférna kontúrová interakcia pri fotopických a mezopických jasových podmienkach. Stimulácia tyčiniek bola podstatne znížená sledovaním písmen a kontúr cez červený filter s vhodnými spektrálnymi vlastnosťami.

Ťažným výsledkom štúdie je zistenie, že jas má na čapíkovú kontúrovú interakciu rozdielny vplyv vo fovei a v periférii zorného poľa. Vo fovei bol zistený značný pokles veľkosti kontúrovej interakcie pri prechode z fotopických na mezopické jasové podmienky, pričom rozsah kontúrovej interakcie bol približne rovnaký. Naopak v periférii má kontúrová interakcia podobný priebeh za vysokého i nízkeho (mezopického) jasu. Náš predpoklad, že pri eliminácii tyčiniek využitím vhodného spektra použitého svetla bude vplyv jasu na kontúrovú interakciu vo fovei a v periférii podobný, sa nepreukázal.

Pri poklese jasu musela byť uhlová veľkosť písmen navýšená, kvôli zachovaniu rovnakých percent správnej identifikácie pre písmená bez kontúr. Vo fovei tak boli písmená zväčšené zo 4,9' na 14,6' a v periférii z 13,9' na 26,4'. Avšak rozsah kontúrovej interakcie zostal približne rovnaký a to pri oboch testovaných excentricitách. Rozsah teda nie je funkciou veľkosti sledovaného znaku, čo podporuje teóriu, vysvetľujúcu vznik kontúrovej interakcie na základe receptívnych polí skôr než iné vysvetlenia (napr. tzv. laterálne maskovanie), ktoré predpokladajú, že sa rozsah kontúrovej interakcie prispôsobí veľkosti sledovaného stimulu. Receptívne pole síce s jasom mení štruktúru, ale nie rozsah. Rozsah kontúrovej interakcie sa neprispôsobil veľkosti písmen pri zmene jasu ani v štúdii [15] a to ani vo fovei, ani v periférii. Vo fovei dospela ku rovnakým výsledkom tiež práca [28] zameraná opäť na vplyv jasu a taktiež štúdie [25], kde bol pozorovaný približne rovnaký uhlový rozsah kontúrovej interakcie pre vysoké a nízke kontrasty písmen, ktoré mali rozdielnu veľkosť.

Zmeny v magnitúde foveálnej kontúrovej interakcie navodené jasom sledovali práce [15, 28], avšak bez červeného filtra. Obe v súlade s našimi výsledkami potvrdzujú pokles magnitúdy s poklesom jasu vo fovei. Eliminácia vplyvu tyčiniek v našom experimente teda nemala vo fovei žiadny vplyv, čo bolo vzhľadom k ich neprítomnosti v tejto oblasti očakávané. Pozorovaný pokles foveálnej kontúrovej interakcie s nízkym jasom súhlasí s udávaným vymiznutí antagonistickej štruktúry receptívnych polí pri nízkom jase na úrovni, ktoré bolo pozorované u receptívnych polí gangliových buniek, corpus geniculatum laterale a ďalších častiach zrakovej dráhy [16]. Bolo však pozorované, že pôsobenie antagonistického receptívneho poľa klesá, iba pokiaľ ide o stimuly blízko absolútneho prahu detekcie bunky, ale naopak zostáva prítomný pre nadprahové podmienky [17]. Vzhľadom k tomu, že vo fovei sú prítomné iba čapíky (a prípadný vplyv tyčiniek bol minimalizovaný), predstavoval nami použitý mezopický jas hodnotu dostatočne blízku prahovej hodnote.

Kontúrovú interakciu v periférii za nízkych jasov sledovala aj štúdia [15]. Naše pozorovanie, že veľkosť aj rozsah periférnej kontúrovej interakcie sú pre fotopické a mezopické stimuly približne rovnaké, súhlasí s výsledkami zo štúdie [15], ktorý prebiehal pre širší rozsah periférnych jasov. Pre podmienky, testované v štúdii [15], nebol zistený žiaden významný vzťah medzi excentricitou, jasom a rozsahom kontúrovej interakcie a veľkosť periférnej kontúrovej interakcie nevykazovala zreteľný pokles pri znížení jasu, ako tomu bolo pri foveálnom videní. Vysvetlením podľa záverov štúdie [15] bolo, že receptívne polia sa utlmia až na hranici citlivosti [17], avšak keďže v ich štúdii boli zapojené tyčinky a testované jasy predstavovali pre tyčinky nadprahové jasové podmienky, útlm nenastal. V našej štúdii boli tyčinky eliminované a použitý jas bol blízko prahovej hodnoty čapíkov, preto mal nastať útlm tak, ako tomu bolo vo fovei. Avšak situácia sa nezmenila a nebol spozorovaný vplyv jasu na kontúrovú interakciu.

Ak by boli periférna i foveálna kontúrová interakcia spôsobené antagonizmom okolia, mali by podľa všetkého vykazovať podobné vlastnosti, t. j. pokles veľkosti interakcie pri nízkych jasoch. Táto redukcia bola v tejto štúdii overená pre foveálne videnie, avšak pri periférnej interakcii nebola pozorovaná. Receptívne polia sa tak zrejme budú správať inak v periférii, ako vo fovei, alebo sa mechanizmus vzniku kontúrovej interakcie v periférii a vo fovei líši. Stála veľkosť periférnej kontúrovej interakcie pri poklese jasu môže napríklad značiť účinok odlišného, alebo doplnkového mechanizmu. Overiť funkciu tlmiaceho mechanizmu receptívnych polí by bolo možné pri jase 10⁻⁵ alebo 10⁻⁶ cd/m², teda na hranici funkcie tyčiniek.

ZÁVER

Cieľom tejto diplomovej práce bolo zistiť, ako sa správa kontúrová interakcia vo fovei a v periférii sietnice za fotopických a mezopických jasových podmienok pri obmedzení činnosti tyčiniek, a pokúsiť sa tak objasniť mechanizmus jej vzniku. Motiváciou k skúmaniu tejto problematiky bolo nadviazať na predošlé štúdie, ktoré sa zaoberali práve vplyvom zmien jasu na kontúrovú interakciu.

Na začiatku práce sa zameriavam na zrakovú dráhu, postupne popisujúc jej jednotlivé časti. Následne sa venujem sietnici a jej nervovým bunkám – najmä bipolárnym a gangliovým bunkám, ktoré spolu s fotoreceptormi zohrávajú úlohu pri vzniku receptívnych polí. Ďalej sú podrobne popísané receptívne polia a zameriavam sa aj na to, aký vplyv na ne majú zmeny jasu. V druhej kapitole objasňujem pojmy fotopické, skotopické a mezopické videnie. Následne sa venujem adaptácii oka, a teda jeho schopnosti prispôsobiť sa rôznym jasovým podmienkam, pričom som sa zvlášť zamerala na adaptáciu na svetlo a adaptáciu na tmu. V závere kapitoly sa stručne venujem základným fotometrickým veličinám, ktorými sú svietivosť, svetelný tok, osvetlenie a jas. Tretia časť tejto práce je venovaná kontúrovej interakcii. Je teda ťažiskom tejto práce, pričom som využívala najmä štúdie, ktoré sa ňou zaoberali. Zameriavam sa na základné charakteristiky kontúrovej interakcie – rozsah a magnitúdu, a na teórie o mechanizme jej vzniku. Časť kapitoly je venovaná zrakovej ostrosti pre jej súvislosť skontúrovou interakciou.

Poslednú kapitolu tejto diplomovej práce tvorí jej experimentálna časť. Je v nej podrobne popísaný priebeh experimentu i jeho výsledky, doplnené príslušnými grafmi a tabuľkami. Podľa výsledkov foveálnej kontúrovej interakcie nastáva pri poklese jasu (z fotopického na mezopický) tiež pokles magnitúdy kontúrovej interakcie, pričom jej rozsah zostáva nezmenený. Pri periférnej kontúrovej interakcii však dáta pri poklese jasu nevykazujú významné rozdiely. Výsledky tejto štúdie teda naznačujú, že jas vplýva na kontúrovéj interakciu vo fovei a v periférii rozdielne. Kým pozorovaný pokles veľkosti foveálnej kontúrovej interakcie pri mezopickom jase súhlasí s utlmením antagonizmu receptívnych polí, v periférii tento pokles nebol pozorovaný a receptívne polia sa tak zrejme budú správať inak v periférii, ako vo fovei, alebo je mechanizmus vzniku kontúrovej interakcie vo fovei a v periférii sietnice rozdielny.

ZOZNAM POUŽITEJ LITERATÚRY

- MOUREK, J. Fyziologie. Učebnice pro studenty zdravotnických oborů. 2. vydání. Praha: Grada Publishing, 2012. ISBN 978-80-247-3918-2.
- [2] POLÁŠEK, J. *Technický sborník oční optiky*. Praha: Státní nakladatelství technické literatury, 1974.
- [3] SYNEK, S., SKORKOVSKÁ, Š. *Fyziologie oka a vidění*. 2. vydání.
 Praha: Grada Publishing, 2014. ISBN 978-80-247-3992-2.
- [4] KAŇOVSKÝ, P., HERZIG, R. a kol. *Obecná neurologie*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 2007. ISBN 978-80-244-1663-2.
- [5] KITTNAR, O. a kol. *Lékařská fyziologie*. 2. vyd. Praha: Grada Publishing, 2020. ISBN 978-80-247-1963-4.
- [6] ČIHÁK, R. *Anatomie 3*. 2. vydání. Praha: Grada Publishing, 2004. ISBN 80-247-1132-X.
- [7] FRISÉN, L. Clinical Tests of Vision. New York: Raven Press, 1990. ISBN 0-88167-639-X.
- [8] TUNNACLIFFE, Alan H. Introduction to visual optics. 4th ed. Canterbury: Association of British Dispensing Opticians, 1993. ISBN 9780900099281.
- [9] LANG, G. *Ophthalmology: a pocket textbook atlas.* 2nd ed. Stuttgart: Thieme, 2007. ISBN 978-1-58890-555-0.
- [10] MILLODOT, M. Dictionary of optometry and visual science. 7th ed. St. Louis: Butterworth- Heinemann/Elsevier, 2009. ISBN 978-0-7020-2958-5.
- [11] HUBEL, D. H. *Eye, brain and vision*. 2nd ed. New York: W. H. Freeman, 1995. ISBN 978-0716760092.

[12] Research Gate. Distribution of cones and rods in a typical human retina
 [online]. © 2020 [cit. 2020-05-29]. Dostupné z:

https://www.researchgate.net/figure/Distribution-of-cones-and-rods-in-atypical-human-retina-14_fig1_235387264

- [13] REA, M. S. *Lighting handbook*. 9th ed. New York: IESNA, 2000. ISBN 0-87995-150-8.
- [14] Department of Psychology, New York University. *Perception Lecture Notes: Retinal Ganglion Cells* [online]. © 2006 [cit. 2020-05-29]. Dostupné z:

https://www.cns.nyu.edu/~david/courses/perception/lecturenotes/ganglio n/ganglion.html

- [15] MUSILOVÁ, L., PLUHÁČEK, F., MARTEN-ELLIS, S.M., BEDELL
 H.E., SIDEROV, J. Contour interaction under photopic and scotopic conditions. Journal of Vision, Vol. 18, 2018, No. 6, pp. 1 11.
- [16] RAMOA, A. S., FREEMAN, R. D., MACY, A. Comparison of response properties of cells in the cat's visual cortex at high and low luminance levels. Journal of Neurophysiology, Vol. 54, 1985, No. 1, pp. 61 – 72.
- [17] DUFFY, K. R., HUBEL, D. H. Receptive field properties of neurons in the primary visual cortex under photopic and scotopic lighting conditions.
 Vision Research, Vol. 47, 2007, No. 19, pp. 2569 – 2574.
- [18] VESELÝ, P., BENEŠ, P. Vyšetřovací metody v optometrii a interpretace jejich výsledků v praxi. Praha: Grada Publishing, 2019. ISBN 978-80-271-2071-0.
- [19] Centrum spoločných činností Slovenskej akadémie vied, Encyklopedický ústav. Encyclopaedia Beliana [online]. [cit. 2020-05-27]. Dostupné z: https://beliana.sav.sk/heslo/adaptacia-oka

- [20] Photonics Media. Photometry: The Answer to How Light is Perceived
 [online]. © 2020 [cit. 2020-05-27]. Dostupné z:
 <u>https://www.photonics.com/Articles/Photometry_The_Answer_to_How_</u>
 Light Is Perceived/a25119
- [21] BENJAMIN, W.J. Borish's Clinical Refraction. St. Louis: Butterworth-Heinemann/Elsevier, 1998. ISBN 978-0-7506-7524-6.
- [22] FLOM, M. C. Contour Interaction and the Crowding Effect. Problems in Optometry, Vol. 3, 1991, No. 2, pp. 237 – 257.
- [23] LIU, L. Dual oriented mechanisms in contour interaction. Vision Research, Vol. 41, 2001, 853 858.
- [24] Duane's Ophthalmology on CD-ROM. Interactive bars surrounding a Snellen test letter [online]. © 2006 [cit. 2020-05-29]. Dostupné z: http://www.oculist.net/downaton502/prof/ebook/duanes/pages/v1/ch010/ 002f.html
- [25] SIDEROV, J., WAUGH, S. J., BEDELL, H. E. Foveal contour interaction for low contrast acuity targets. Vision Research, Vol. 77, 2013, pp. 10 – 13.
- [26] GROSVENOR, T. *Primary Care Optometry*. St. Louis: Butterworth-Heinemann/Elsevier, 2007. ISBN 978-0-7506-7575-8.
- [27] Wikimedia Commons. *Landolt ring* [online]. © 2017 [cit. 2020-05-29].Dostupné z:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Landolt_ring_0.png

[28] BEDELL, H. E., SIDEROV, J., WAUGH, S. J., ZEMANOVÁ, R., PLUHÁČEK, F., MUSILOVÁ, L. Contour interaction for foveal acuity targets at different luminances. Vision Research, Vol. 89, 2013, pp. 90 – 95.