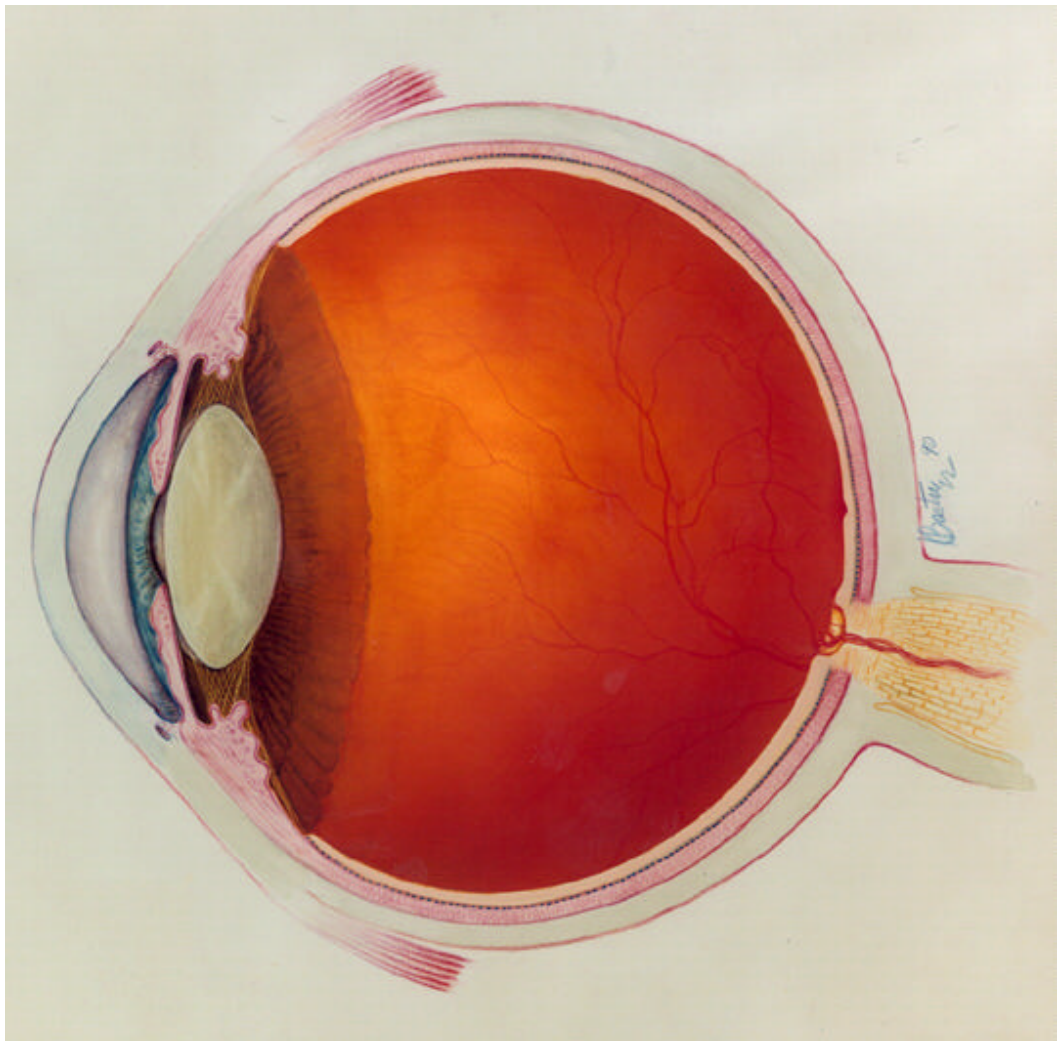


1.2 fejezet.

Vizuális észlelés

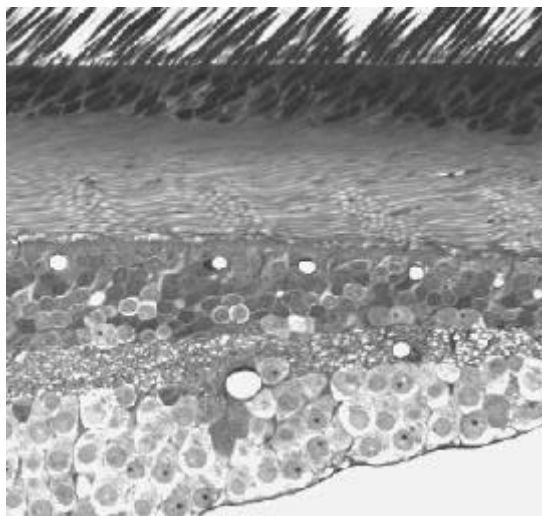
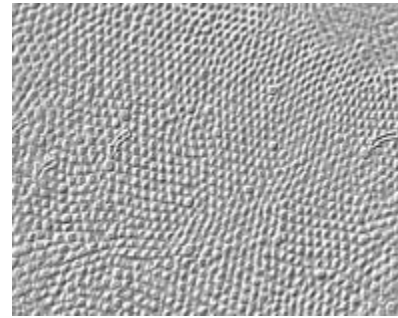
A gerincesek evolúció során a fényérzékelő hámsejtek a testfelszínről visszahúzódtak, a védelmi szerveződés optikai berendezéssel egészült ki, amely a szemlencse összenyomásával-széthúzásával a fókusztávolságot (0 - 8 dioptria), a tágabb-szűkebb pupillával (1 – 8 mm) a szemgolyóba jutó fényerosséget szabályozza. A két szem együttes látószöge vízszintes-függőleges irányban $200^\circ \times 135^\circ$.



1. sz. ábra. A szemgolyó

A fényérzékelő ideghártya, a retina területe mintegy 1100 mm². Rétegződése fordított, az agy belsejébe induló idegpályák és a vérellátó erek a belső, fény felőli oldalon helyezkednek, a hajszerűen elfekvő fényérzékeny receptorok a külső oldalon beágyazódnak a vérellátó érhártyába (cloroid). Az idegpályák kimeneténél a receptorok hiányoznak, ez a vakfolt. A retina középpontjában, az optikai tengelytől mintegy 3.4 mm távolságra (11.8°) az idegpályák enyhén bemélyedést formálva szétválnak, hogy a receptorok közvetlenül érintkezzenek a csarnokvízen keresztül áthatoló fényvel. Ez a látógödör (fovea), az éleslátás központja, amelyet és környezetét sárga színű védőréteg, a makula, másnéven sárgafolt borítja. Területe meglehetősen kicsi (átmérő: 1.5 mm), de itt a legnagyobb a receptorok sűrűsége, a fovea közepén 100-300 ezer

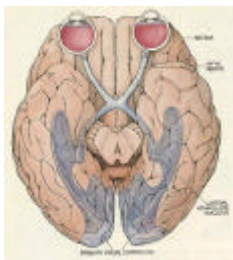
csap/mm². A fovea területén a legnagyobb szem felbontóképessége, nappali háttérmegvilágításban, sárgászöld színű fényenél körülbelül 26 szögmásodperc. Ennek ellenére a látóterünket szélesnek, folytonosnak, egyidejűleg látottnak érezzük, mert a szem állandó, az érdeklődése tárgyát körbejáró, fürkészo mozgása egyesíti az éleslátás területét a periférikus látás homályosabb képalkotásával. A szemmozgást kiegészíti a szemteke 100 Hz frekvenciájú rezgése, amelynek következtében a képpontok legalább 2-4 receptor között mozognak. A rezgés megakadályozza, hogy a belső oldali erek árnyéka tudatosuljon, és csökkenti a szem korlátozott felbontóképességéből származó kognitív bizonytalanságot (aliasing jelenség). A szemrezgésre szükség van azért is, mert a receptorok gyors reakcióideje az ismétlődő aktiválódáson és gyors lecsengésen alapul. Állandó fény mellett a látás elhomályosulna. Ezt a jelenséget a negatív utókép bizonyítja.



2 - 3. sz. ábra. Mozaik és metszet a foveából.

A gerincesek retináján a fényérzékelő alapegységnek a ganglion sejtek tekinthetők, a foemlosoknál számuk mintegy 1.2 millió (Quigley 1982, Balaszi 1984). A rganglion sejtekből kiágazó hosszú rostok (neuritek) többsége az agytörzsben felerészben kereszteződnek, - a foemlosoknál csak a nazális oldal -, és az agy vizuális elosztó központjában, a laterális geniculatum magban (LGN) végződnek. Innen szinaptikus átkapcsolódás után a látópályákat az agykéreg nyakszirti lebenyében, az

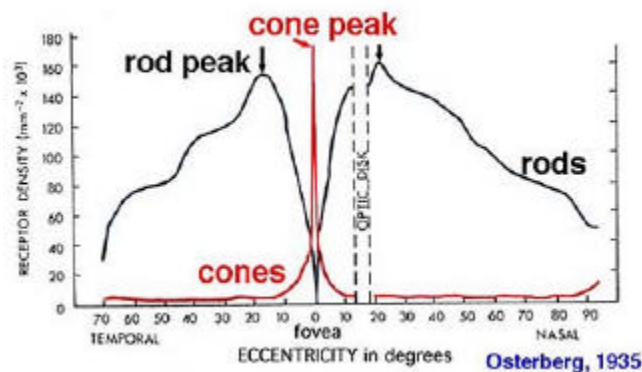
area striata fogadja. A kereszteződés következtében a kettős látótér bal – és jobboldali részét az agy ellentétes oldali féltékéje külön-külön veti össze. A ganglion sejtekből kiágazó rövid rostokhoz (dentritekhez) Be és Ki típusú bipolaris sejtek és amakrin sejtek közvetítésével csatlakoznak a receptorok, pálcák és csap alakú sejtek. A hierarhikus struktúrát horizontális sejtek egészítik ki, amelyek a csapokhoz és pálcákhoz egyaránt kapcsolódnak.



4. sz. ábra. Az optikai idegpályák kereszteződése, az LG és a vizuális cortex.

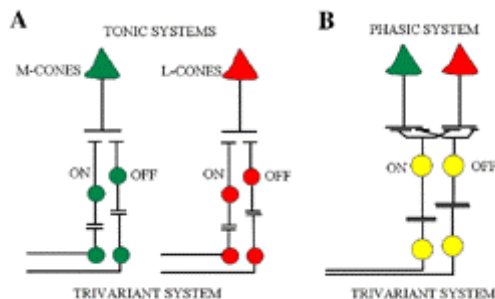
A ganglion sejtek érzékelő területe egymást átfedő, mérete a retina közepétől kifelé haladva 0.01 – 1 mm között tágul. A foveában egy ganglion sejthez egy bipolaris és csap receptorsejt tartozik. A középső gyuruban megjelennek a pálcák is, amelyek a foveából hiányoznak, számuk eléri a 100-at. A periférián a sejtek is nagyobbak, a csapok száma változatlan, a pálcák száma viszont fokozatosan csökken. Az érzékelő terület koncentrikus helyzetű központra és gyűrűre tagolódnak. A központ és a gyűrű kapcsolata antagonisztikus. Ha a központot éri a fény, a gyűrű gátlás alá kerül. Ha a gyűrűt éri a fény, a központ kerül gátlás alá. Ha mindkettőt egyidejűleg éri fényinger, a ganglion sejtekben gyenge választ eredményeznek. A fényero mint abszolút érték jórészt megsemmisül, a különbségek exponálódnak, úgy a fényerőt mint a hullámhosszt tekintve. Ez a szerveződés nemcsak a retinán figyelhető meg, hanem a laterális genikulátum és a látókéreg különböző rétegeiben több mint tízszer reprezentálódó retinaképekben is. Retinális szinten a központ-gyűrű szerveződés rendeltetése látásjavító képi kiegyenlítődés és a konturkontraszt, de az ismétlődő

előfordulás az információ feldolgozás egyre magasabb szintjein, a kognitív műveletek (alakfelismerés, vizuális emlékezés stb.) alapvető működési elvét sejtetik. A kiegyenlítés a látottak kognitív állandóságának optikai fenntartása miatt lényeges, a kontúrkontraszt az alakfelismerés és az éleslátás szempontjából fontos. Kiegyenlítés hiányában a tárgyra vetődő tovatűnő árnyék vagy színvisszaverődés a látottak ismétlődő újraértelmezését igényelné, ráadásul a fény-árnyék adaptáció miatt késleltetett módon. A központ-gyűrű szerveződés erőteljes fényerő és színváltozás mellett is fenntartja a tárgyak világosságát és színét. A kontúrkontraszt hiányában a retinamozaik felbontása határozná meg a folytonos látvány diszkrét mintavételezésének minőségét. A központ-gyűrű szerveződés egyszerre növeli a szem feloldóképességét és csökkenti az alias hatásokat. Bizonyos határérték alatt az ingerület alacsony, a vonalak összeolvadnak, bizonyos határértéken belül a vonalak élesen megkülönböztethetők egymástól.



5. sz. ábra. Csapok és pálcák megoszlása a főmlosok retináján.

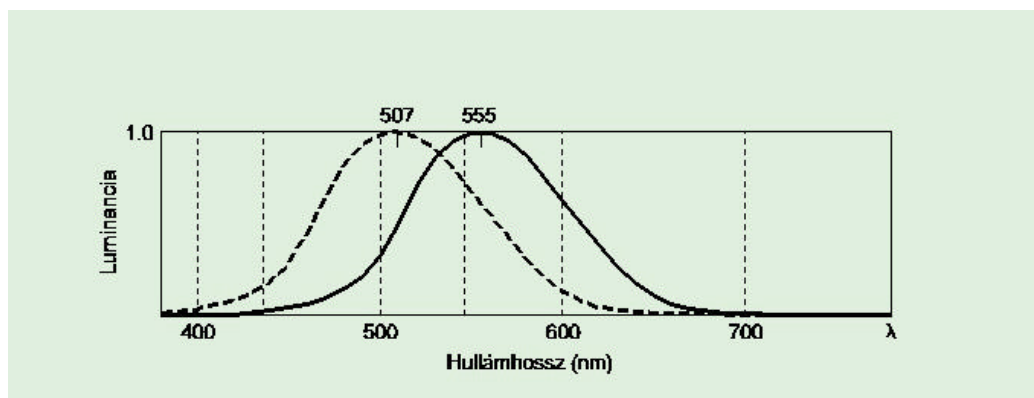
A ganglion érzékelő területeket két rendszer működteti, amelyek a perifériától a centrum felé haladva fokozatosan helyet cserélnek egymással. A periférián gyakoribb (nyolcból hét) nagysejtes rendszer, másnéven magnocelluláris vagy X rendszer akromatikus és alacsonyabb felbontású, - az érzékelő terület szélesebb, viszont gyors reagálású, mozgásra és fényre érzékeny. A centrumban gyakoribb kisesejtes rendszer, másnéven parvocelluláris vagy Y rendszer színérzékeny és magas felbontású, - az érzékelő terület szűkebb, viszont lassú reagálású, mozgásra érzéketlen, alacsony fényérzékenységu. A perifériális nagysejtes rendszer sejtjei nagyobbak, a receptorok száma magasabb, a receptor mozaik lazuló és véletlenszerű. Az (alfa) ganglion sejtek axonjai vastagabbak, és az LGN magnocelluláris rétegeiben végződnek, ingervezetésük gyors, de a jeltovábbítás gyengülő (phasic), a jel átmeneti. A közép és hosszuhullámú receptorok ingerülete összeadódik, viszont alacsony kontraszt különbségre is érzékenyek. E körben található olyan központ-gyűrű szerveződések is, amelyek a fényerőtől függetlenül csak meghatározott irányú lassú vagy gyors mozgásra válaszolnak. A csatlakozó pálcák gyűrű alakban veszik körül a csapokat. A centrális



kisesejtes rendszer sejtjei kisebbek, a receptorok száma alacsonyabb, a foveában két ganglion sejtre egy receptor jut, a receptor mozaik tömör és rendezett. A (béta) ganglion sejtek axonjai vékonyabbak, és az LGN parvocelluláris rétegeiben végződnek, az ingervezetésük lassú, de a jeltovábbítás erősítő (tonik), a jel tartósan fenntartott. Ki és Be választ adó receptor antagonizmusok egyaránt előfordulnak, azzal a megszorítással, hogy a központban csak vörös, vagy zöld, vagy kék csapok találhatóak, a gyűrűben pedig csak zöld és vörös. Tehát a kék rendszernél a központ-gyűrű szerveződés hiányzik. Ily módon a kisesejtes rendszerben a ganglion sejtekre legalább hat féle szerveződés épül.

A molekuláris genetika feltárta, hogy a látórendszert kezdetben nem a fény, hanem az árnyék stimulálja. Az osi organizmusok a mozgást és az alakzatokat nem a fény hanem az árnyék alapján észlelték. A receptorokban a kezdő ingerület azzal keletkezik, hogy árnyék hatására a depolarizálódó sejt a sejtsatlakozásokban ingerátadó anyagot (metabó- és ionótróp glutamát) termelnek, amely megindítja a *Be* típusú bipoláris és horizontális sejtek kisülését, és gátolja a *Ki* típusú bipoláris sejtek feltöltődését. E sejtek tehát a fényhatásról az ingerátadó anyag csökkenése útján értesülnek. A folyamatot a fotópigmentek, elnevezésük a görög látás szó után opszin-ok szabályozzák. A fény hatására lebomló fotópigmentek a receptorok feltöltődését megszakítják, minnél erőteljesebb a fény, annál annál gyorsabb a lebomlás, és annál gyorsabban kész a receptor a kisülésre. Ez a nagyszerű mechanizmus csökkenti a receptor érzékenységet és az abszolút fényerőkülönbséget, viszont növeli a válasz gyorsaságát és a relatív fényerőkülönbséget.

A receptorok az óriási fényerőkülönbségek átahidalására azonban így sem képesek, ezért a gerincesek retinája éjszakai és nappali látásra differenciálódott. Sötétben, ha a háttérmegvilágítás erőssége 0.03 cd/m^2 alá kerül, a ganglion sejtek a pálcákból érkező jeleket továbbítják az agy felé, a csapok működését a horizontális sejtek gátolják. Ez az éjszakai vagy másnéven szkotópiás látás. Az átállás, a sötét adaptáció akár 5-10 percig is eltarthat. A pálcák száma 110 – 125 millió (Osterberg, 1935), mivel a retina centrumából hiányoznak, a látótér közepe sötétben nem működik. A pálcák fényérzékelő küszöbértéke igen alacsony, és az érzékenységet tovább fokozza az érzékelő mezókra jutó magasabb pálcaszám. A macska ganglion sejt akár egy foton által keltett energiaszint emelkedést is képes érzékelni (Hecht 1942, Barrow 1971). A nagyobb érzékelő terület miatt éjszakai látás felbontóképessége – a perifériáisan hanyatló optikai feltételektől függetlenül, de azzal összefüggésben – alacsonyabb, és a közbeékelődő amakrin sejtek miatt a jeltovábbítási idő is hosszabb. A pálcák a spektrum alsó-középső tartományára válaszolnak, az érzékenységi maximum az 530 nm-es hullámhossznál található, mintegy 25 nm-re a nappali látás érzékenységi csúcspontjától. Az érzékenység 670 nm feletti tartományban megszűnik, a vörös színt a sötétben nem látjuk. A pálcás érzékelés egy receptoros rendszer, a hullámhossz változást a fényerő változástól nem képes megkülönböztetni, ezért a sötétben nem látunk színeket. A fokozatosan növelt fényerősségű multikromatikus fehér fényt a sötétadaptációs küszöb elérésig szintelennek látjuk, a küszöböt átlépve az első színérzet az 530 nm-es sárga. A fokozatosan növelt monokromatikus vörös fényt a sötét adaptációs küszöb eléréséig nem látjuk, a küszöböt átlépve az első színérzet mindjárt vörös. Naplemente után, tehát az átmeneti szakaszban, a kék, ibolya és a zöld szín világosabbnak tűnik mint a sárga és a narancs, a vörös pedig fekete. A pálcák közreműködése a nappali perifériális látásban vita tárgya. A sz. ábra szemlélteti az 1 nm-ként tabulált spektrumszínek első észlelését szkotópiás és fotópiás megvilágítási körülmények között. A magas érték alacsonyabb küszöbértéket, tehát alacsonyabb fényerőséget jelent.

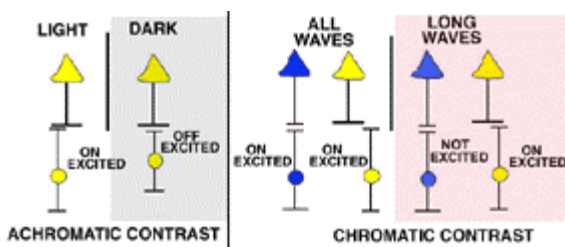


7. sz. ábra. A spektrumszínek fotópiikus és szkotópiikus érzékenységi görbéi.

Világosban, ha a háttér megvilágítás 1 cd/m^2 felé kerül, a ganglion sejtek a csapokból érkező jeleket továbbítják az agy felé. Ez a nappali, másnéven fotópiás látás. A három csap érzékenységi görbéje átlapolva átfogja az egész spektrumot, de az érzékenységi

maximumhelyek különbözőek. Elnevezésük rövid, közép és hosszuhullámú csap, kollokválisan kék, zöld és vörös csap, mert a fotópigmentek lebomlása a 447 nm-nél, az 540 nm-nél és a 577 nm hullámhosszúságú fénynél a leggyorsabb. Számuk körülbelül 6 millió, ebből a rövid hullámhosszra érzékeny kék populáció csak 8-10 %, az alsó érték a fovea közepére esik. A csapok nagy- és kisjeles rendszerekben egyaránt előfordulnak, kromatikus és akromatikus színinger megindítására egyaránt alkalmasak, így a két nappali és az éjszakai rendszer működése észrevétlenül összesimul. A színlátás itt is a központ-gyuru összevetésen alapul, de retinális szinten az opponencia csak színerosító szuroként működik. A hullámhossz különbségek összevetése, tehát a tulajdonképpeni színinger létrehozása a vizuális kortextben található duplán ellentétes neuronok feladata. Ahhoz ugyanis, hogy a hullámhossz különbségek manifestálódjanak, a fényero és a hullámhossz különbségek kiértékelése el kell különüln.

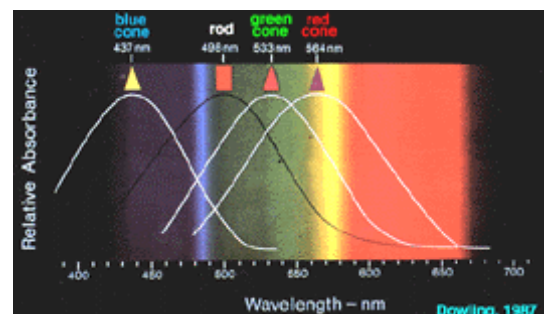
Egy receptoros rendszerben két fényhatás nettó összevetése egydimenziós akromatikus látást eredményez. A két fényhatás hullámhossza lehet különböző, az azonos receptorok azonban csak az energia különbséget érzékeltehetik. Tehát háttér és az alakzat csak akkor válik el egymástól, ha a fénysűrűségük eltérő. A két receptoros rendszer már kétdimenziós színlátást eredményez. Ha a receptorok a spektrum különböző hullámhosszúságú tartományában eltérő erősségu választ adnak, az energia különbségen kívül megkülönböztethető a hullámhosszok különbözősége is. Tehát a háttér és az alakzat akkor is elválik egymástól, ha a fénysűrűségük azonos. Ehhez azonban háromcsatornás rendszerre van szükség. A rövidhullámú csap és bipoláris sejt az első csatorna, szerepe csak a hullámhossz érzékelésére korlátozódik. Ezzel a kromatikus aberráció lehetősége csökken: ha nincs rövidhullámú fény, a hiányzó képpontot a hosszuhullámú receptor akromatikus információval pótolja. A hosszú hullámú csap, a *Ki* és *Be* bipolárisokkal a második és harmadik csatorna. Ha nincs hosszú hullámú fény, a *Ki* hosszuhullámú csatorna ad választ, ha van, akkor a *Be* hosszuhullámú csatorna ad választ, az akromatikus és kromatikus információ tehát elkülöníthető.



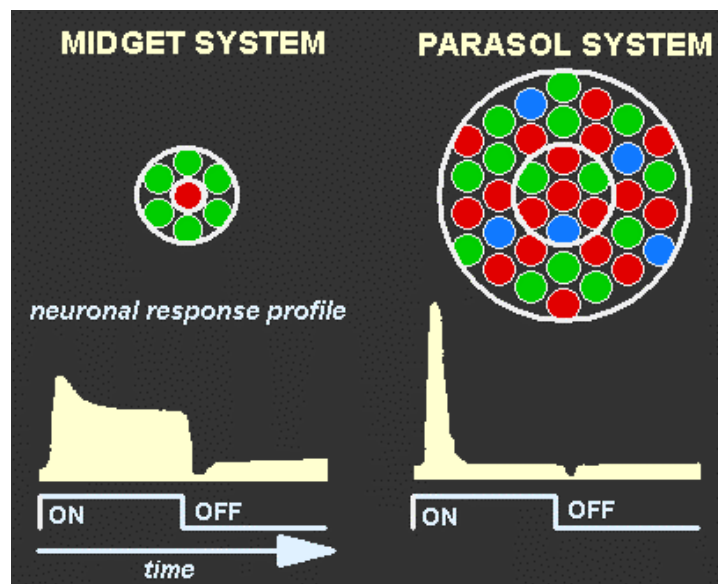
8. sz. ábra. Akromatikus és kromatikus kontraszt három csatornával. 9. sz. ábra. A négy receptor spektrális érzékenységi görbéi.

Mivel a két csapos rendszer bizonyos hullámhossz együttállásoknál megtévesztő színingert eredményez, a hosszuhullámú rendszer utólagos differenciálódásával, feltételezések szerint 40 millió

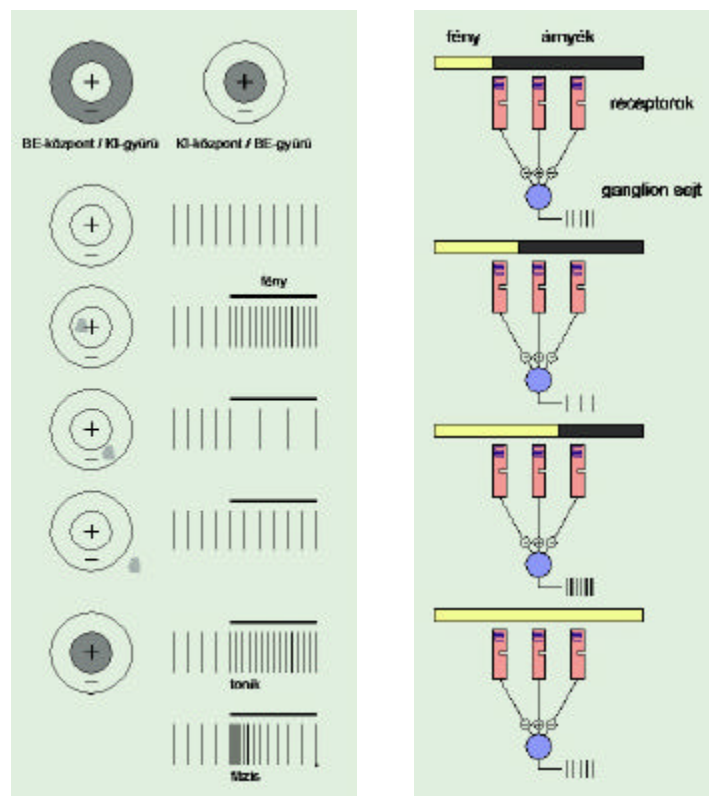
évele ezelőtt harmadik csap rendszer alakult ki. Az emlosok többségénél két csaptípus található, a három fotópiás csatorna a fomesosök sajátossága. A differenciálódással a teljes hosszuhullámú rendszer megkettozodott, csak a fotópigmentek molekuláris szerkezete eltérő. Az érzékenységi görbék az akromatikus feladatokat ellátását veszélyeztető kromatikus aberráció miatt nem távolodhattak el egymástól. Az érzékenységi csúcsok különbsége a középso és a hosszú receptor között csak 37 nm, míg a rövid és a középso recetorok között 93 nm. Ezzel az evolúciós fejlődéssel magyarázhatók a színlátásunk sajátosságai. Ha a fényhatás összetevői a spektrum alsó részéből kerülnek ki, a közép és hosszuhullámú csatornák válaszában a különbségek elsimulnak, az agy a rövid és a közép-hosszuhullámú csatornák energia különbségét veti össze. Ily módon keletkeznek a kék és a zöldessárga színek. Ha a fényhatás összetevői a spektrum felső részéből kerülnek ki, a rövidhullámú csatorna néma marad, a közép- és hosszuhullámú csatornák között keletkezik kontraszt, az agy a közép- és hosszuhullámú csatornákat veti össze. Ily módon keletkeznek a zöld és vörös színek. Ha a fényhatás összetevői a teljes spektrumot tartalmazzák, az agynak nincs lehetősége a hullámhossz összevetésre, így visszatér az akromatikus megkülönböztetésre. Ily módon keletkeznek a fehértől a feketéig tartó szürke színek.



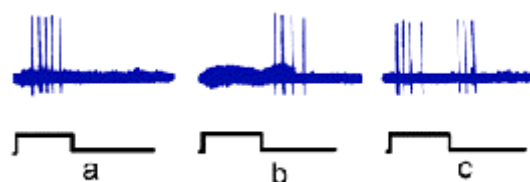
Központ-gyűrű antagonizmusok (melléklet)



9. sz. ábra. Kissejtes és nagysejtes rendszer.

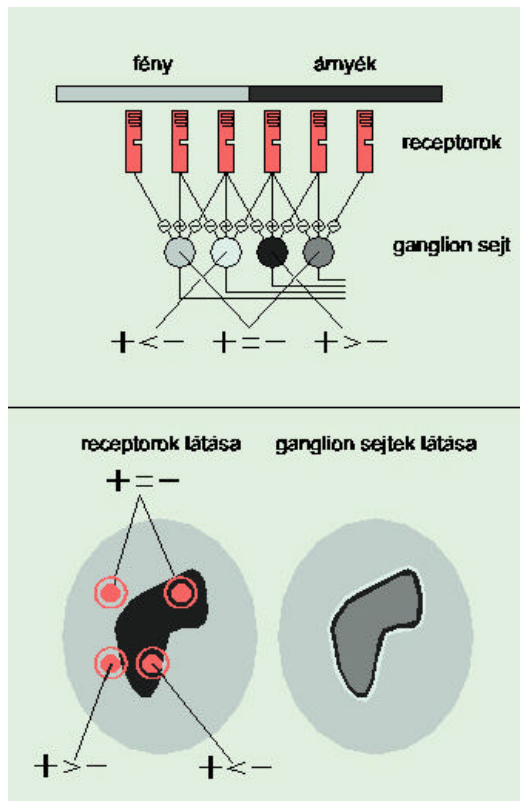


10. sz. ábra. retina ganglion sejt válasza az érzékelő területen áthaladó fényfoltra.

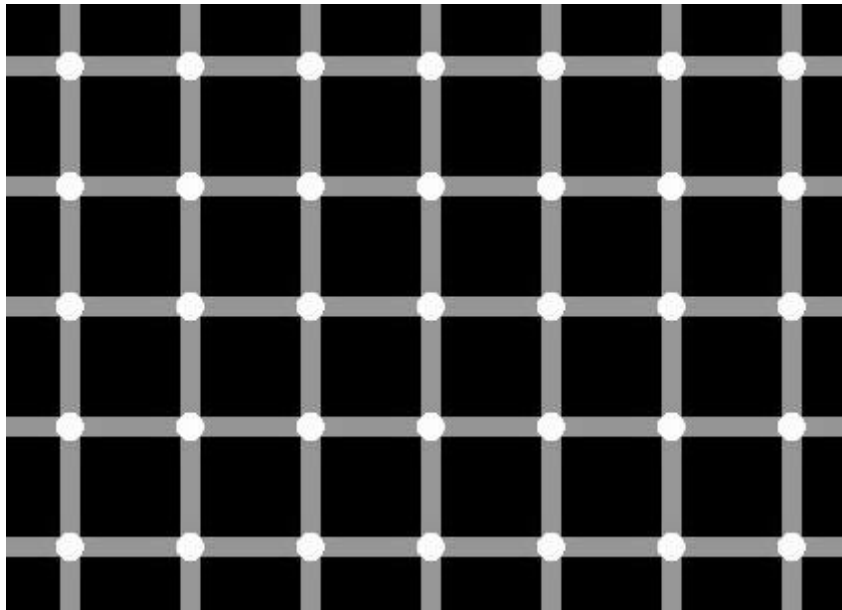


Kuffler, 1953

11. sz. ábra. Ki és Be típusú macska retina ganglion sejt kisülése fény hatására.



11. sz. ábra. Konturkontraszt keletkezése.



12. sz. ábra. Központ-gyűrű hatás.

