MASARYKOVA UNIVERZITA

Lékařská fakulta

RECEPTIVNÍ POLE ZRAKOVÉ DRÁHY A NEURONŮ VIZUÁLNÍHO KORTEXU

Bakalářská práce

Vedoucí práce:
Mgr. Gabriela Spurná

Vypracovala: Petronela Weberová
Studijní obor: Ortoptika

Brno, duben 2019

MASARYKOVA UNIVERZITA
LÉKAŘSKÁ FAKULTA
Katedra optometrie a ortoptiky
Pekařská 53, 656 91 Brno

ANOTACE

Jméno a příjmení autora:	Petronela Weberová
Obor:	Ortoptika
Název práce:	Receptivní pole zrakové dráhy a neuronů vizuálního kortexu
Vedoucí práce:	Mgr. Gabriela Spurná
Rok obhajoby:	2019

Bakalářská práce obsahuje systematický přehled teoretických poznatků o neuronech v průběhu zrakové dráhy, jejich organizaci, možnostech stimulace a následné evokované odpovědi na pozorovaný podnět. Práce se skládá ze dvou hlavních kapitol. První kapitola je věnována neuroanatomickému popisu jednotlivých vrstev zrakového systému. Kapitola druhá již objasňuje funkční souvislosti ve smyslu popisu receptivních polí neuronů zrakového systému, od sítnice až po nejvyšší, asociační kortikální etáže.

Klíčová slova:
Receptivní pole, zraková dráha, vizuální kortex, parvocelulární dráha, magnocelulární dráha, dorzální systém, ventrální systém, analytický kortex, asociační kortex

MASARYK UNIVERSITY
FACULTY OF MEDICINE
Department of Optometry and Orthoptics
Pekařská 53, 656 91 Brno

ANNOTATION

Name of author:	Petronela Weberová
Specialization:	Ortoptika
Theme of the work:	Receptive fields of visual pathway and neurons of visual cortex.
Leader of the work:	Mgr. Gabriela Spurná
Year:	2019

The bachelor thesis contains a systematic overview of theoretical knowledge of the neurons along the entire visual pathway, their organization, possibilities of stimulation and evoked responses to the observed stimulus. The thesis consists of two main chapters. The first chapter is devoted to the neuroanatomical description of the individual layers of the visual system. The second chapter explains the functional connections in the sense of the description of receptive fields of the neurons of the visual system, from the retina to the highest, association cortical levels.

Key words:
Receptive fields, visual pathway, visual cortex, parvocellular pathway, magnocellular pathway, dorzal system, ventral system, analytic cortex, association cortex

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Receptivní pole zrakové dráhy a neuronů vizuálního kortexu zpracovala samostatně a veškeré informační zdroje, použité k sepsání této práce, jsou citovány a uvedeny v seznamu použitých pramenů. Souhlasím, aby práce byla uložena v knihovně Lékařské fakulty Masarykovy univerzity a zpřístupněna ke studijním účelům.

V Brně, duben 2019

.....

Petronela Weberová

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala Mgr. Gabriele Spurné za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích a vypracování bakalářské práce.

Obsah

ÚVOD 8
1. Neuroanatomie vizuálního systému 10
1.1 Nervová vrstva oka 12
1.1.1 Fotoreceptory 13
1.1.1.1 Tyčinky 14
1.1.1.2 Čípky 14
1.1.2 Spoje nervových buněk sítnice 16
1.1.3 Gangliové buňky 17
1.2 Corpus geniculatum laterale 19
1.3 Primární vizuální kortex 20
1.4 Sekundární vizuální kortex 22
1.5 Asociační korové oblasti 23
1.5.1 Ventrální a dorzální dráha 23
2. Receptivní pole 27
2.1 Receptivní pole retinálních buněk 28
2.2 Receptivní pole fotoreceptorů 28
2.3 Receptivní pole bipolárních buněk 29
2.4 Receptivní pole gangliových buněk 30
2.4.1 Vnímání tvaru 30
2.4.2 Kódování barevné informace 32
2.4.3 Detekce pohybu 33
2.5 Receptivní pole CGL 34
2.6 Receptivní pole primárního vizuálního kortexu 35
2.6.1 Jednoduché buňky 35
2.6.2 Komplexní buňky 36
2.6.3 „End - stopped“ buňky 37
2.6.4 Kortikální organizace neuronů v oblasti V1 38
2.7 Receptivní pole neuronů v oblasti V2 41
2.8 Receptivní pole vyšších, asociačních etáží zrakového kortexu 42
2.8.1 Korová oblast V3 43
2.8.2 Korová oblast V4 44
2.8.3 Střední temporální oblast 44
2.8.4 Horní mediotemporální oblast 45

2.8.5 Inferotemporální kortex 46
2.9 Teorie hierarchického uspořádání vizuálního kortexu 48
ZÁVĚR 50
Použité zkratky 51
Seznam použitých obrázků 52
Seznam použité literatury 54

ÚVOD

Zrak je pro člověka dominantním smyslem, který má v životě významnou roli; pomáhá pochopit svět kolem nás a správně se v něm orientovat. Dominance zraku před ostatními smysly je dána také řadou biologických indikátorů. Jedním z těchto indikátorů je množství neuronů podílejících se na vzniku vizuálního vjemu. Zatímco pro zpracování například sluchového podnětu, se podílí přibližně 30 000 nervových buněk, již samotný optický nerv před dosažením primární zrakové kůry, obsahuje nervových buněk více než jeden milion. Dalším, neméně důležitým důkazem preference zraku před ostatními smysly, je 30 % zastoupení mozkové kůry pro zpracování vizuálních informací, a to především v oblasti týlního, temenního a spánkového laloku, přičemž těmto oblastem je dodáváno až 60 % celkové energie mozkové kůry. (Šikl 2012, s. 12; Van Essen et al. 1992) Všechny tyto zmíněné fakty vedou k věnování zvýšené pozornosti problematice vnímání a k jeho aktivnímu zkoumání.

Vizuální systém člověka je schopen zaznamenat a rozlišovat nepřeberné množství podnětů s různými kvalitami zobrazení. Co se týká přijatých vizuálních podnětů na sítnici, je zřejmé, že výsledný neurální produkt je v jistém smyslu vždy stejný, ať již pozorujeme objekty barevné či bezbarvé, pohyblivé či stacionární, dvourozměrné, třírozměrné, se strukturou nebo bez. Chemická fototransdukce ve fotoreceptorech a přenos signálu přes vertikální a horizontální interakce mezi buňkami sítnice vede k vygenerování neustále se měnících proudů akčních potenciálů v gangliových buňkách, které jsou základním kamenem pro naše vizuální vnímání. Jak přesně dochází k subkortikálnímu a následně kortikálnímu zpracování těchto zdánlivě identických signálů je rébusem, který zaměstnává i v současné době tisíce vědců po celém světě. Až v posledních desetiletích postupně dochází společně s vývojem nových výzkumných metod ke zpracování základní struktury řešení této problematiky. Ve výzkumu se došlo k velkému pokroku při využití animálních modelů, které umožnily získat informace nejen o struktuře, ale i funkci jednotlivých kortikálních etáží.

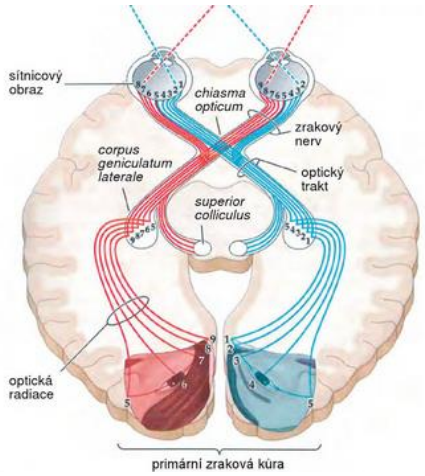
Cílem práce je poskytnout základní souhrn co nejaktuálnějších informací o zpracování přijímaného vizuálního signálu od etáží retinálních až po nejvyšší asociační oblasti vizuálního kortexu. Práce je zaměřená především na popis receptivních polí neuronů jednotlivých oblastí. Receptivním polím je proto věnována celá druhá kapitola práce. Pochopením těchto funkčních oblastí získáme přehled o zpracování signálů jednotlivých

neuronů v průběhu zrakové dráhy a tyto znalosti poté můžeme využít i pro pochopení případných patofyziologických jevů, se kterými se lze setkat v oftalmologické praxi nebo na ortoptických pracovištích.

1. Neuroanatomie vizuálního systému

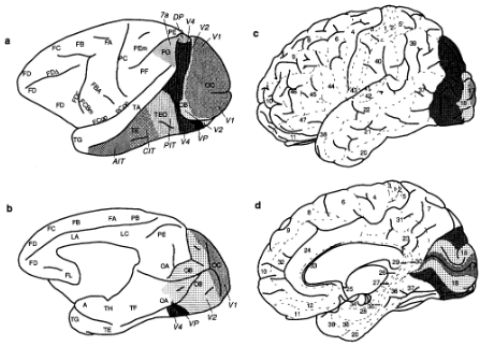
Zraková dráha je nejčastěji popisována jako čtyřneuronová aferentní, senzitivní dráha s pátým, cílovým neuronem v korové oblasti okcipitálního laloku. (Petrovický 2008, s. 496) Prvním neuronem jsou specializované fotosenzitivní buňky – tyčinky a čípky. Druhý neuron zrakové dráhy tvoří buňky bipolární, které se souhrnně nazývají jako tzv. *ganglion retinae*. Třetím neuronem jsou gangliové buňky, jejichž souhrnný název je *ganglion opticum*. Axony gangliových buněk se sbíhají v oblasti na sítnici, v tzv. papile zrakového nervu a opouštějí oko jako optický nerv (*nervus opticus*). Zrakové nervy obou očí se po průchodu skrz *canalis opticus* sbíhají a tvoří *chiasma opticum*, ve kterém dochází k částečnému křížení zrakových vláken, tzv. hemidekusace. Křížení se účastní vlákna z nasálních polovin sítnic, tj. temporálních částí zorného pole, a některá vlákna z *macula lutea*. Zbytek vláken z *macula lutea* a temporálních polovin sítnic probíhají bez zkřížení (viz. obr. 1). Do pravé a levé hemisféry se díky hemidekusaci, dostávají informace z pravé a levé poloviny zorného pole. Přijímaná zraková informace o jednom místě v prostoru zachycená oběma očima tak není zpracovávána vizuálním systémem dvakrát. (Šikl 2012, s. 65) U člověka se tímto způsobem kříží 53–57 % nervových vláken. Poměr křížících a nekřížících se vláken závisí na umístění očí a tento poměr je přímo úměrný velikosti binokulárního zorného pole. Jiní zástupci živočišné říše, především savci s tzv. frontálním postavením očí, např. kůň, má jen malé množství zkřížených nervových vláken, a proto jeho binokulární zrakové pole je pouze kolem 5°. (Stidwill a Fletcher 2011, s. 154) Uspořádání vláken v chiasmatu je tak pro člověka významné pro další zpracování zrakové informace a umožnění stereoskopického binokulárního vidění. (Steinman et al. 2000, s. 236)

Z *chiasma opticum* vystupuje pravý a levý *tractus opticus*. Většina vláken optického traktu směřuje přímo do struktury *corpus geniculatum laterale* (CGL), ve kterém jsou axony gangliových buněk ukončeny. Buňky v CGL tvoří čtvrtý neuron, kterým začíná poslední úsek zrakové dráhy. Axony těchto buněk tvoří tzv. *radiatio optica* a končí v primární zrakové kůře, v oblasti nazývané jako area 17, V1 či *area striata*. V primární zrakové kůře se nachází cílové intrakortikální neurony zrakové dráhy. Tato oblast je počátkem rozsáhlého komplexu navzájem sousedících mozkových oblastí, z nichž každá je nezbytná pro zpracovávání různé kvality příchozích vizuálních informací. Rozlišujeme dvě základní dráhy, které vstupují dále, do vyšších etáží v mozku. Tzv. dorzální dráha, směřující do frontálního laloku a dráha ventrální, která vede do laloku temporálního.



Obr. 1. Zrakový systém člověka, včetně zvýrazněné projekce vláken zrakového nervu z pravého a levého oka do mozkové kůry v okcipitálním laloku.(Šikl 2012, s. 68)

Vyšší, subkortikální a kortikální etáže, především pak jejich funkční náležitosti, nejsou doposud podrobně prozkoumány. Existuje však řada odborných studií, které realizují experimenty na animálních modelech, a to z důvodu neetičnosti experimentálních výzkumů na lidském mozku. Většina experimentů je prováděna na mozku primátů (především z rodu makak) nebo na domestikovaných kočkách (*Felis domestica*). Mozek makaka je mozku lidskému v mnoha směrech podobný. Vizuální kortex makaka se nachází také v okcipitálním laloku a lze zde rozlišit i obdobné oblasti jako v mozku lidském (viz. obr. 2), avšak celková velikost okcipitálního laloku makaka je průměrně 1400 mm^2, zatímco u člověka je velikost více než dvojnásobná, cca 3000 mm^2. (Smith 2008, s. 358) V mozku makaka bylo prostřednictvím elektrofyziologických vyšetřovacích technik objeveno 32 oblastí mozku, jejichž činnost je spojená s analýzou viděného podnětu. Doposud bylo prozkoumáno více než 300 nervových drah mezi jednotlivými oblastmi, což však tvoří pouze 1/3 veškerých vláken, které jsou potřeba pro vytvoření komplexní nervové sítě vizuálního kortexu. (Van Essen et al. 1992; Šikl 2012, s. 12)



Obr. 2 Porovnání vizuálních korových oblastí mozku makaka (a, b) a člověka (b, c). Relativní velikosti mozků nejsou v měřítku. (Smith 2008, s. 358)

1.1 Nervová vrstva oka

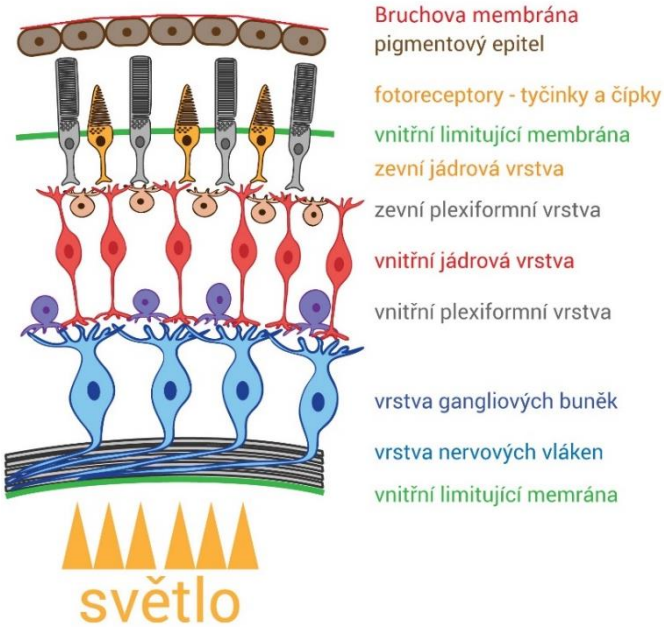
Sítnice, lat. retina, je bohatě inervovaná blána, jejíž tloušťka kolísá od 0,1 mm v oblasti ora serrata[1], až k 0,5 mm při okraji papily optiku, jehož nadzdvižení je dáno nahromaděním nervových vláken. Samotný disk papily zrakového nervu však vykazuje fyziologickou exkavaci, jelikož zde dochází k redukci světločivných buněk. Papila optického nervu je tvořena axony multipolárních, tj. gangliových buněk, které probíhají v průběhu celého zrakového nervu. (Synek a Skorkovská 2014, s. 21) Sítnice je tvořena dvěma základními oddíly, které se od sebe odlišují svou strukturou i funkcí. Za ekvátorem bulbu se nachází optická část sítnice (*pars optica retinae*), část před ekvátorem tvoří takzvanou slepou část sítnice (*pars caeca retinae*), tvořenou pouze pigmentovou vrstvou.

Optická část sítnice je funkčně nejdůležitější vrstvou. Současná literatura se shoduje, že je sítnice tvořena z 11, ne zcela striktně oddělenými vrstvami specializovaných buněk, které jsou vzájemně propojeny buněčnými synapsemi. Můžeme se však setkat i s informací, že se sítnice skládá z 10 vrstev, přičemž zde Bruchova membrána není brána jako součást sítnice, ale jako bazální membrána *choriokapilaris* cévnatky. Jelikož se jedná o strukturu nezbytnou pro správnou funkci obou vrstev a bazální membrána pigmentového epitelu je součástí Bruchovy membrány, ve výpisu vrstev níže je jako součást sítnice zahrnuta.

1. Bruchova membrána – bazální membrána pro pigmentový epitel
2. retinální pigmentový epitel (RPE)
3. vrstva fotoreceptorů – vnější a vnitřní segment tyčinek a čípků
4. membrána limitans externa – výběžky gliových Müllerových buněk[2]
5. zevní jádrová vrstva – jádra fotoreceptorů
6. zevní plexiformní vrstva – synaptické spojení mezi fotoreceptory, bipolárními a horizontálními buňkami
7. vnitřní jádrová vrstva – jádra bipolárních, horizontálních, amakrinních a Müllerových buněk
8. vnitřní plexiformní vrstva – synaptické spojení mezi bipolárními a gangliovými buňkami

[1] Ora serrata retinae – klikatá linie, která vyznačuje přechod mezi světločivnou (lat. pars optica retinae) a slepou (lat. pars coeca retinae) částí sítnice. Nachází se 6-7 mm posteriorně od limbu rohovky.
[2] Müllerovy buňky – podpůrné buňky sítnice, které mají kromě strukturních a integračních funkcí i funkce metabolické a reparační. Na všech úrovních sítnice se nacházejí i další podpůrné buňky – především astrocyty a mikroglie.

9. vrstva gangliových buněk – jádra gangliových buněk
10. vrstva nervových vláken – axony gangliových buněk vytvářejících nervus opticus
11. membrána limitans interna – výběžky gliových Müllerových buněk



Obr. 3 Vrstvy sítnice, upraveno autorkou

Na obr. 3 můžeme zaznamenat, že světlo dopadá na vnitřní vrstvu sítnice. Světelné záření tak musí prostupovat celou neurální vrstvou, aby dopadlo na světločivné elementy, bylo absorbováno a dále zpracováno. Ač dané seskupení vede k jistým informačním ztrátám, umístění fotoreceptorů u pigmentového epitelu je nezbytné pro plnohodnotnou regeneraci fotoreceptorového pigmentu. (Šikl 2012, s. 55)

1.1.1 Fotoreceptory

Fotoreceptory jsou specializované senzorické buňky nacházející se v zevní jádrové vrstvě sítnice. Histologicky se fotoreceptory skládají ze dvou hlavních segmentů; vnitřního a zevního. Zevní segmenty adherují k RPE, nezbytné vrstvě pro regeneraci fotoreceptorů. Regenerace probíhá prostřednictvím fagocytózy odloučených zevních segmentů obsahujících fotosenzitivní pigment. Tento pigment je uložen v membránovitých discích poskládaných do lamel. Každý fotoreceptor má zhruba 1000 disků, jejichž kompletní obnova trvá necelé dva týdny. (Young 1971, s. 308) Zrakový pigment je nezbytný pro absorpci fotonů. Absorpce následně vede ke komplikované přeměně světelné energie na

energii elektrickou, tzv. fototransdukci, která se projeví změnou membránového potenciálu fotoreceptoru. Na sítnici rozlišujeme dva typy fotoreceptorů; tyčinky a čípky. Funkčně se odlišují především ve schopnosti vnímání světla o různé intenzitě.

1.1.1.1 *Tyčinky*

Tyčinky jsou vysoce senzitivní buňky, které nám zajišťují tzv. skotopické vidění, což je vnímání světelných podnětů při nízkém osvětlení. Tyčinky se uplatňují také při vnímání pohybu v periferii sítnice. Výsledkem zpracování obrazu tyčinkami je monochromatický obraz. V sítnici se nachází více než 100 milionů tyčinek, což je asi 95 % z celkového počtu fotoreceptorů. Nacházejí se především v periferii sítnice. Směrem k makule počet tyčinek klesá a foveální oblast o průměru přibližně 350 µm je již zcela bez jejich přítomnosti. (Řehák a Rehák 2011, s. 37)

Zrakový fotopigment tyčinek, nezbytný pro absorpci fotonů, se nazývá rodopsin. Rodopsin se skládá z retinalu, což je aldehyd vitamínu A, který je vázaný na receptor spřažený s G-proteinem[3], tzv. opsin. Pokud světlo na tyčinky nedopadá, nachází se v regenerovaném stavu, ve kterém retinal je v tzv. 11 cis-formě. V tomto stavu část molekuly přesně zapadá do opsinové části. Po absorpci světelného záření dochází ke konformačním změnám a změnám v prostorovém uspořádání retinalu. Sled dějů, ke kterému po dopadu fotonů dochází, se nazývá fototransdukční kaskáda. Přechodná forma, ve které se po fototransdukční kaskádě retinal nachází, se nazývá all-trans retinal, který již do opsinové formy nezapadá. Následně je all-trans retinal od opsinu odštěpen, transportován do cytoplazmy fotoreceptoru, kde dochází k další redukci na trans-retinol. V této formě vstupuje do RPE. Resyntéza trans-retinolu na 11-cis retinal, která probíhá v RPE, a následné připojení 11-cis retinalu k opsinovému proteinu, je klíčovým dějem pro schopnost adaptace na tmu. (Kuchynka 2007, s. 264; Řehák a Rehák 2011, s. 36)

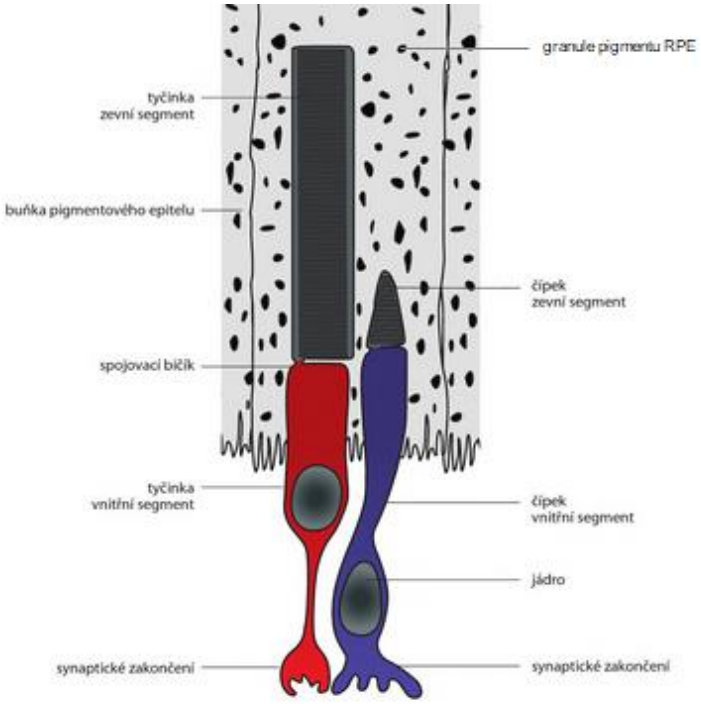
1.1.1.2 *Čípky*

Čípky jsou fotoreceptory, které jsou oproti tyčinkám na světlo senzitivní méně a zajišťují nám tak vnímání světelných podnětů za denního světla, tzv. fotopické vidění.

[3] G-protein je označení pro regulační protein, který se nachází na vnitřní straně cytoplasmatické membrány. Jeho hlavní funkcí je zprostředkovávání spojení pomocí tzv. „druhých poslů“ mezi informační molekulou (např. hormon či v našem případě neurotransmiter) a buněčným efektorem, kterým může být například enzym nebo membránový kanál.

Fotopigment čípků, označován také jako iodopsin, je obdobně jako u tyčinek tvořen proteinovou složkou opsinem. Od molekuly tyčinkových opsinů se opsiny čípků strukturálně liší jen v několika aminokyselinových zbytcích. Rozlišujeme tři varianty čípkových opsinů s odlišnými aminokyselinovými zbytky, z nichž každý má vlastní specifickou spektrální citlivost. Čípky nám tak slouží i pro vnímání barev. Čípkové opsiny jsou známy pod označením cyanolab (=opsin typu S, pro modrou spektrální barvu), chlorolab (=opsin typu M, pro zelenou spektrální barvu) a erytrolab (=opsin typu L, pro červenou spektrální barvu). (Mysliveček 2009, s. 195; Šikl 2012, s. 59) I přesto, že maximum citlivosti čípku je jen pro jednu spektrální barvu, mohou být čípky stimulovány i světlem jiné vlnové délky. Receptorový potenciál, který se tvoří na podkladě stimulace tak nebude záviset jen na barvě světla, ale i na jeho intenzitě. (Langmeier 2009, s. 238) Co se týká vzniku receptorového potenciálu vyvolaného dopadem světelného záření na receptor, dochází v čípcích obdobná kaskáda dějů jako u receptorů tyčinkových.

Z celkového množství fotoreceptorů čípky tvoří asi 5 %, což je přibližně pět milionů receptorů na sítnici. Rozložení čípků, stejně jako tyčinek, není na sítnici rovnoměrné. Nejvíce čípků se nachází v makulární oblasti a směrem do periferie jejich počet klesá. V centru fovey hustota čípků může individuálně dosahovat až na cca 320 000 čípků/mm^2 a směrem do periferie se počet snižuje exponenciálně. (Curcio et al. 1990) Ve vzdálenosti 20° od fovey se již čípky prakticky nevyskytují.



Obr. 4 Stavba receptorových buněk sítnice (Langmeier 2009)

1.1.2 Spoje nervových buněk sítnice

Lehce laterálně od zadního pólu oka, se nachází žlutá skvrna (lat. *macula lutea),* v jejíž středu je oblast nejostřejšího vidění – *fovea centralis*. V centru fovey – foveole, se nachází pouze čípky, přepojené monosynaptickými bipolárními buňkami; dochází zde k přímému přenosu signálu z jednoho čípku na jednu bipolární a gangliovou buňku. Proto je tato oblast nejdůležitější pro zrakovou ostrost. Směrem do periferie se hustota čípků snižuje a roste hustota tyčinek. Zároveň zde dochází i k větší konvergenci fotoreceptorů k jedné gangliové buňce, přepojené pomocí polysynaptických (= difúzních) bipolárních buněk. Polysynaptické bipolární buňky jsou schopny obsáhnout i stovky fotoreceptorů, což vede k postupnému poklesu rozlišovací schopnosti směrem do periferie. Výhodou daného přepojení tyčinkových receptorů polysynaptickými bipolárními buňkami je schopnost sumace přijímaných signálů, která umožňuje zvýšení citlivosti sítnice při snížených hladinách osvětlení. (Hornová 2011, s. 35; Synek a Skorkovská 2014, s. 22)

Synaptické přepojení v zevní plexiformní vrstvě však většinou není přímé spojení fotoreceptoru s bipolární buňkou. Zahrnuje i nepřímé propojení přes horizontální buňky, které slouží k vertikálnímu přenosu informace. Rozlišujeme tři základní typy horizontálních buněk, které se odlišují svou strukturou a polem záběru v centru a periferii sítnice. Horizontální buňky mohou přenášet signál jak k bipolárním buňkám, tak i mezi jednotlivými fotoreceptory navzájem, což slouží k promíchání signálu mezi nimi. Funkce horizontálních buněk je především tzv. laterální inhibice signálu, která je nezbytná pro vnímání kontrastu.

Vnitřní plexiformní vrstva sítnice je hustá síť synaptických propojení bipolárních a amakrinních buněk s dendrity buněk gangliových. Rozlišujeme až 30 typů amakrinních buněk v sítnici člověka, které rozlišujeme dle velikostí dendritů (malé, střední, velké), charakterů stočení dendritů (lineární, radiální, stočené, nepravidelné) a především dle určitého místa[4] ve vnitřní plexiformní vrstvě, ve kterém dochází k dendritickému větvení. Amakrinní buňky plní obdobnou funkci jako buňky horizontální. Slouží jednak k přepojení přímému mezi bipolárními a gangliovými buňkami a zároveň i jako zpětná vazba mezi jednotlivými buňkami bipolárními. (Řehák a Rehák 2011, s. 31–32; Besharse et al. 2010, s. 330) Zpětná vazba je důležitá pro regulaci kontrastu a detekci pohybu, mechanismus daných funkcí však není doposud zcela objasněn. Amakrinní buňky jsou prvními buňkami,

[4] Vnitřní plexiformní vrstvu tvoří celkem pět vrstev, které jsou rozděleny do dvou sublamin. Sublamina A obsahuje dvě vrstvy, sublamina B obsahuje vrstvy tři. (Kolb et al. 1981)

které na světlo reagují generováním akčních potenciálů, které se pak šíří dále, do buněk gangliových.

1.1.3 Gangliové buňky

Vrstva gangliových buněk je výstupním stupněm sítnicového zpracování obrazu. Axony gangliových buněk jako jediné opouštějí oko, konkrétně ve formě optického nervu, který slouží pro přenos informací ze sítnice do optických jader mozkového kmene přes *corpus geniculatum laterale*. Optický nerv je tvořen přibližně 1 milionem nervových vláken. Již v roce 1892 S. R. Cajal[5] rozlišil několik typů gangliových buněk. Klasifikujeme je obdobně jako buňky amakrinní, tj. dle velikosti, tvaru a délky dendritů a úrovně ve vnitřní plexiformní vrstvě, ve které dochází k větvení.

Morfologie a funkce gangliových buněk byly zkoumány nejčastěji na kočkách, králících a některých primátech, přičemž u všech těchto savců se rozlišuje 15-20 typů gangliových buněk. Pro lidskou sítnici jsou však specifické a unikátní tři typy gangliových buněk označované jako M, P a K[6]. (Řehák a Rehák 2011, s. 33; Binder et al. 2009, s. 3507) Přibližně 10 % z celkového množství gangliových buněk tvoří velké M-buňky (magnocelulární), jejichž axony mají největší rychlost vedení impulzu (více než 40 m/s) a reagují na nízké prostorové frekvence. Nachází se spíše v periferii sítnice a slouží především pro detekci pohybu a rozpoznávání hrubších tvarů. P-buňky (parvocelulární) jsou menší, signál vedou pomaleji (20 m/s), reakce na konstantní světlo je tonická a slouží nám především k analýze barev a strukturálních detailů pozorovaného objektu. Jinými slovy nám P-buňky slouží k identifikaci objektu. P-buňky tvoří až 80 % všech gangliových buněk a nachází se především v makule. Nejmenší buňky s nejpomalejším vedením vzruchu jsou K-buňky (koniocelulární). Axony K-buněk přenáší informaci do dalších subkortikálních struktur mozku, především do *colliculus superior*, což je oblast středního mozku sloužící jako integrační centrum sluchového, vestibulárního a zrakového systému. Z toho vyplývá, že K-buňky se výrazně podílejí při okulomotorických mechanismech, nepodmíněných

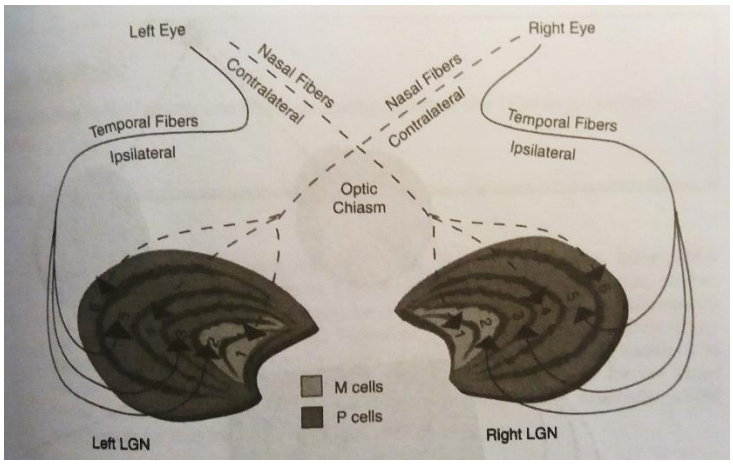
[5] Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) byl španělský histolog a lékař. V roce 1906 získal Nobelovu cenu za fyziologii a medicínu, konkrétně za dlouholetou práci o struktuře nervového systému.
[6] Autoři, jako jsou například Kuchynka ve své publikaci *Oční lékařství* nebo Skorkovská a Synek ve své publikaci *Fyziologie oka a vidění*, volí označení pro jednotlivé systémy buněk Y, X a W. Jedná se však o stejné typy buněk s odlišným pojmenováním.

reflexních činnostech a k orientaci v prostoru. (Kuchynka 2007, s. 700; Silbernagl et al. 2016, s. 380)

Dle výše uvedených informací můžeme shrnout, že zásadní význam gangliových buněk je identifikace, lokalizace a detekce pohybu objektů v prostoru, a zároveň zprostředkování barevného vidění odečítáním aktivity čípků. Po nedávném chronobiologickém výzkumu v roce 2002 se k připojil další významný účel gangliových buněk. Přibližně 0,2 % všech gangliových buněk (tj. přibližně 3000 na jednom oku), byl objeven opsinový protein tzv. melanopsin, který funguje jako fotopigment. Vlivem melanopsinu jsou gangliové buňky schopny vlastní fototransdukce, obdobně jako fotoreceptory. Axony těchto buněk jsou součástí zrakového nervu a jsou dále ve spojení s dalšími centry v mozku. Gangliové buňky s obsahem melanopsinu se nachází především v předním hypothalamu – v centrech pro řízení cirkadiánního rytmu nebo v dorzálním středním mozku, v centrech pro řízení zornicového reflexu. To vysvětluje, proč je zornicový reflex a cirkadiánní rytmus i po poškození tyčinek a čípků, zejména při pigmentové retinopatii u pacientů, nadále zachován. Gangliové buňky mají sníženou schopnost absorpce světla. Pro vyvolání aktivace buněk je proto potřeba déletrvající stimulace a vyššího jasu, avšak dle výše zmíněných informací je zřejmé, že tyčinky, čípky a gangliové buňky se vzájemně ve svých činnostech doplňují. (Skorkovská K. a Skorkovská Š. 2015; Silverthorn 2010, s. 369–370)

1.2 Corpus geniculatum laterale

Corpus geniculatum laterale (CGL) je podkorová struktura tvaru podkovy, ve které jsou synapsemi ukončeny axony gangliových buněk. Nachází se v thalamu a tvoří ji celkem šest vrstev oddělených úzkými interlaminárními prostory. Každá vrstva je vyplněná těly neuronů. Vnitřní vrstvy 1 a 2 obsahují neurony s větším tělem, tj. magnocelulární, zbylé, vnější vrstvy 3-6 obsahují těla malých, parvocelulárních neuronů. Tyto dva typy neuronů v CGL jsou základními proudy vizuální zrakové dráhy. Jednotlivé vrstvy zohledňují hemidekusaci nervových vláken v chiasmatu. Nezkřížená vlákna z temporálních polovin sítnic se promítají do vrstev 2, 3 a 5, zatímco vlákna zkřížená z nasálních polovin sítnic se promítají do vrstev 1, 4 a 6 (viz. obr. 5). (Steinman et al. 2000, s. 241) Co se týká intralaminárních prostorů, na základě současných výzkumů bylo zjištěno, že obsahují především koniocelulární – K neurony, které přijímají signál z K gangliových buněk. O pokračování koniocelulární dráhy je však dosud známo pouze málo informací a bude tak tato oblast předmětem dalšího zkoumání. (Pfaff 2013, s. 658)



Obr. 5 Vrstvy CGL včetně projekce nervových vláken po průchodu chiasmatem (Steinman et al. 2000, s. 241)

Organizace neuronů v CGL je označována jako retinotopická. Jinými slovy je CGL uspořádán do logických sekvencí přesně podle pozice retinálních obrazů. Vizuální scéna a její topografické uspořádání je tak v souladu s uspořádáním neuronů v CGL. Avšak v důsledku odlišné konvergence signálů v periferii a centru sítnice, zde dochází k jistým proporčním nesrovnalostem. V makule dochází ke konvergenci v menší míře, proto signály přicházející z makuly zabírají ve vrstvách CGL větší plochu ve srovnání s periferií sítnice. Daný nepoměr pokračuje i v primární zrakové kůře a vede ke korovému zvětšení, které je ve

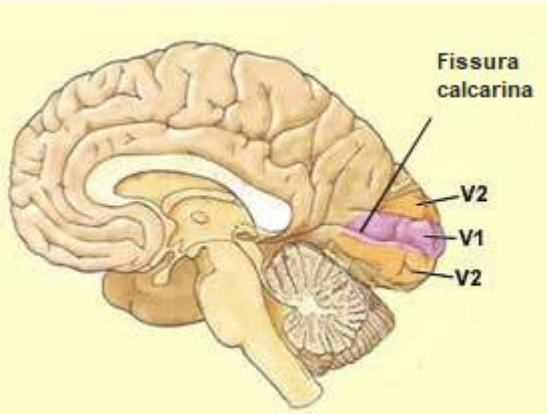
svém důsledku primárně nezbytné pro ostré centrální vidění. (Šikl 2012, s. 65–69; Steinman et al. 2000, s. 240)

Neurony CGL mají pravděpodobně také důležitou roli při binokulární rivalitě a fyziologické binokulární supresi obrazů. Dochází zde totiž mezi neurony CGL pravého a levého oka k vzájemné inhibici stejných vizuálních podnětů, které do oka přicházejí. Děje se tak ve vybraných buňkách, nacházejících se v oblastech intralaminárních, které vytvářejí pomyslné hranice mezi jednotlivými vrstvami CGL. Funkce této oblasti je tak pravděpodobně, mimo jiné, utlumení nervových vláken přinášejících stejné podněty z obou očí před vstupem do vizuálního kortexu, ve kterém dochází k binokulární integraci. (Stidwill a Fletcher 2011, s. 155) Zároveň však doposud není zcela prokázáno, že tento stav není způsoben jen zpětnou vazbou z vizuálního kortexu. (Howard a Rogers 2012, s. 99) Daná problematika bude pravděpodobně předmětem výzkumu v následujících letech.

1.3 Primární vizuální kortex

Primární vizuální kortex, známý i pod názvem *area striata,* Brodmannova area 17 či oblast V1, je velmi komplikovaným orgánem, který se nachází v oblasti okcipitálního laloku obou hemisfér nad a pod *fissura calcarina* (viz. obr. 6). V celé oblasti V1 je obsaženo více než 200 milionů neuronů, což je mnohonásobně více oproti předešlým úsekům. Dochází zde k rozsáhlé transformaci vstupujícího signálu.

Buňky oblasti V1, ostatně jako celá mozková kůra, je uspořádána do šesti hlavních vrstev (1-6) o různé hustotě. Jednotlivé vrstvy jsou složeny z dalších podvrstev, které přijímají signál přicházející z CGL. Převážná většina axonů CGL končí ve čtvrté vrstvě, která je v mozku makaka členěná na čtyři podvrstvy (sublaminy): 4A, 4B, 4Cα, 4Cβ. Na základě výzkumu, při kterém byl sledován odchozí signál z CGL v mozku primátů, bylo odhaleno, že magnocelulární neurony směřují především do vrstvy 4Cα, parvocelulární neurony do vrstvy 4Cβ. Axony K-buněk z intralaminárních oblastí CGL směřují do vrstev 2 a 3, kde inervují izolované shluky neuronů, nazývané jako bloby, které budou níže popsány. (Kandel et al. 2000, s. 532; Pfaff 2013, s. 658) Jednotlivé vrstvy jsou mezi sebou komplikovaně propojené. Komunikace probíhá především mezi vrstvou 4 a vrstvami 2/3. Do 2. a 3. vrstvy tak dochází k přísunu signálů z dráhy P i M (viz obr. 7).



Obr. 6 Zobrazení oblasti V1 a V2

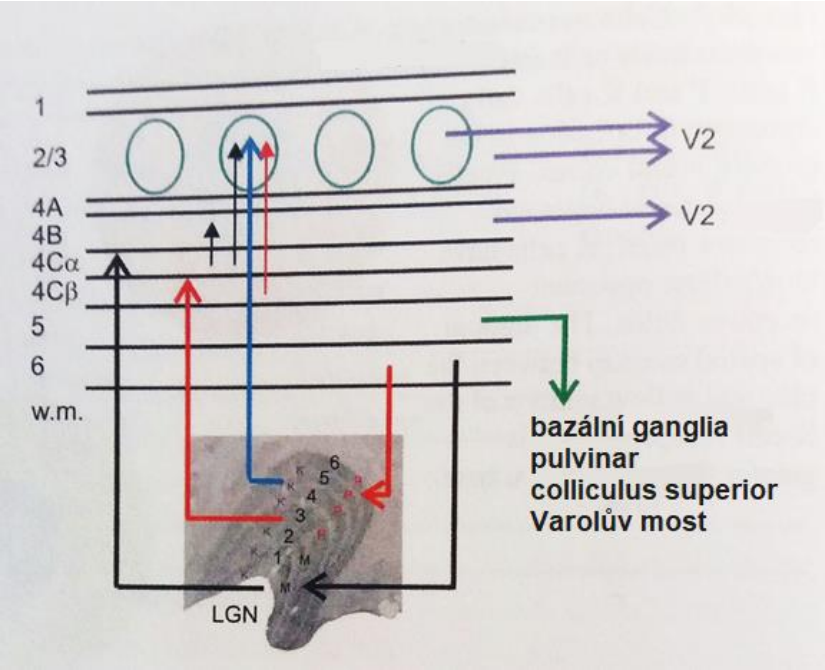
Funkce jednotlivých vrstev V1 závisí na typu převažujících buněk v nich obsažených. Vrstva 4Cβ s převažujícím obsahem P-buněk je senzitivní především na barvy (červená-zelená), zatímco vrstva 4Cα a 4B, jakožto vrstva patřící proudu M, reaguje především na stimuly s nižší prostorovou frekvencí a detekuje orientaci a směr pohyblivých objektů v prostoru. Z důvodu přenosu signálů z dráhy M i P do vrstvy 2/3, je funkce těchto vrstev v určité míře selektivní na všechny výše zmíněné podněty. Buňky ve vrstvě 5 a 6 mají také důležitou roli ve vizuálním procesu. Do vrstvy 5 přichází informace z vrstvy 2/3 a jsou dále jejich axony přenášeny do subkortikálních oblastí jako jsou bazální ganglia, *colliculus superior* ve čtverhrbolí, *pulvinar* nebo Varolův most. Na základě těchto spojení, vrstva 5 ovlivňuje motorickou činnost zrakového aparátu. Vrstva 6 sbírá signály z vrstvy 4 a 5 a axony jejích buněk se vrací zpět do CGL. Zajišťuje tak zpětnou vazbu mezi oblastí V1 a CGL (viz. obr. 7). Vrstva 1 slouží také k získávání zpětné vazby, avšak z vyšších zrakových center. (Pfaff 2013, s. 661; Šikl 2012, s. 67)

1.4 Sekundární vizuální kortex

Nad oblastí V1 se nachází kortikální oblasti, ve kterých dochází ke specializovanějšímu zpracování podnětu. Především v cizojazyčné literatuře jsou tyto oblasti označovány jako exrastriatum a obsahují oblasti od sekundárního vizuálního kortexu výše.

Sekundární vizuální kortex je známý především pod označením V2 nebo Brodmannova area 18. V2 patří společně s V1 do analytické složky vizuálního kortexu, ale můžeme ho chápat i jako počátek asociačních oblastí, jelikož při bližším zkoumání slouží k regulaci a interakci i s dalšími oblastmi CNS. Oblast V2 přijímá informace především z V1, ale také z pulvinaru či z CGL a je ve spojení s V3-V5 a střední temporální oblastí (*middle temporal* zkr. MT).

V oblasti V2 dochází k rozdělení zrakového signálu do dvou základních proudů jejichž popis je obsažen v následující kapitole.



Obr. 7 Schéma zobrazující organizaci přechodu signálu z CGL do jednotlivých vrstev oblasti V1. Černá šipka zobrazuje dráhu M, červená dráhu P a modrá dráhu K. Vrstva 5 přeposílá signály do podkorových oblastí a vrstva 6 zajišťuje zpětnou vazbu mezi V1 a CGL.(Pfaff 2013, s. 660)

1.5 Asociační korové oblasti

Pro asociační korové oblasti je typické, že zde dochází k recipročnímu propojení s ostatními korovými či subkortikálními oblastmi mozku. Zajišťují komplexní zpracování vjemu, včetně srovnávání viděného s vizuální pamětí. Jejich vlivem jsou aktivovány i nejvyšší, gnostické funkce mozku. Poruchy asociačních oblastí se projevují jako tzv. agnózie, při kterých dochází k neschopnosti rozeznávání a analýzy smyslových vjemů.

1.5.1 Ventrální a dorzální dráha

Přestože se na první pohled může zdát zraková kůra jako složitě propojená síť nervových vláken, dochází zde k rozdělení zrakového signálu do dvou hlavních proudů; ventrálního a dorzálního. Podkladem pro rozdělení je podkorová magnocelulární a parvocelulární dráha jejíž základy nalezneme již na sítnici. Proudy však nejsou striktně oddělené a nelze je považovat za přímé pokračování M a P drah, jelikož v kortikálních oblastech dochází k jejich vzájemnému ovlivňování a reorganizacím. Dokazuje to i fakt, že reakce neuronů obou drah reagují v určité míře na stejné podněty a v některých případech dochází dokonce k jejich překrývání (např. oblast V4). (Laycock et al. 2008; Šikl 2012, s. 76)

Poprvé bylo rozdělení zrakových systémů popsáno v roce 1982. Každý proud slouží ke zpracování odlišných zrakových úloh:

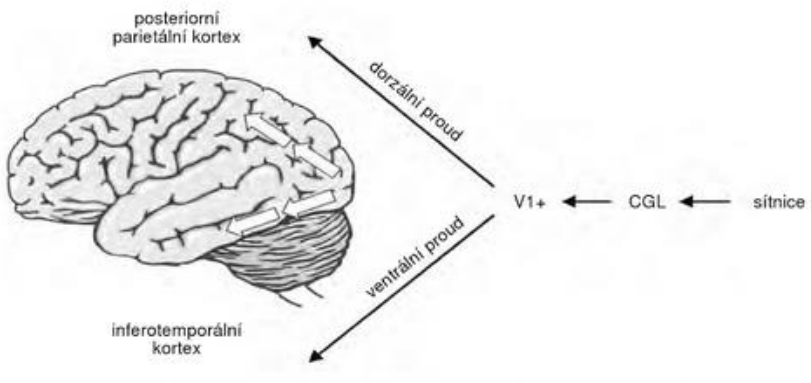
a) Dorzální dráha

Dorzální proud je tvořen neurálními strukturami napojenými na magnocelulární dráhu a směřuje z týlního do temenního laloku. Promítá se do parietookcipitální oblasti, a proto se někdy nazývá jako parietální proud. Jeho činnost spočívá v extrakci informací o prostorovém uspořádání a pohybu předmětů v prostoru. Setkáme se s označením dorzálního systému jako tzv. *where* systém, jelikož nám zodpovídá na otázky typu: „Kde se předmět v prostoru nachází?“ Dorzální dráha je považována za evolučně starší oproti dráze ventrální.

b) Ventrální dráha

Ventrální proud zpracovává informace přicházející především z parvocelulárního systému a směřuje do dolního temporálního laloku, proto je někdy přezdívaný jako temporální. Na rozdíl od dorzálního proudu nám zprostředkovává analýzu předmětu, ve

smyslu rozpoznávání objektů a barev. Lze ho označovat jako tzv. *what* systém, zodpovídá totiž otázky typu: „Jaký je to objekt“? Jelikož je ventrální proud až dvaapůlkrát větší oproti dorzálnímu systému, usuzuje se, že pro lidské vnímání je jeho činnost významnější. (Šikl 2012, s. 74-76)



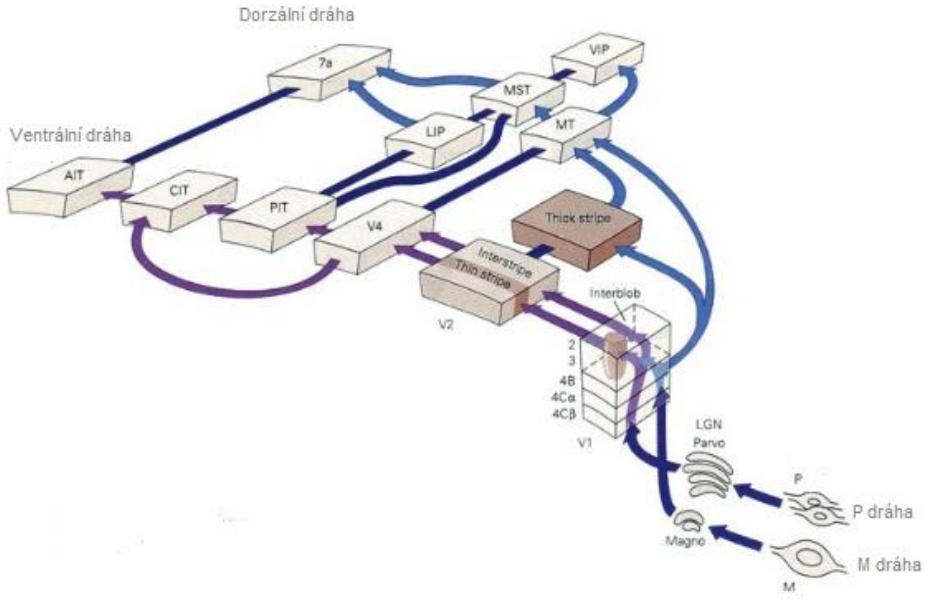
Obr. 8 Model dorzálního a ventrálního proudu (Šikl 2012, s. 75)

V následující tabulce jsou stručně shrnuté základní rozdíly mezi drahami:

Tabulka 1 Základní rozdílové vlastnosti mezi ventrální a dorzální dráhou (Norman 2001, s. 84–85)

	Ventrální dráha	**Dorzální dráha**
Funkce	Rozpoznávání a identifikace objektu.	Zrakem vedené chování vzhledem k prostředí a objektů v něm (např. chůze, ukazování, uchopení atd.).
Maximální senzitivita	Vysoké prostorové frekvence (detaily).	Vysoké časové frekvence (pohyb).
Paměť	Dlouhodobá (uložená reprezentace k rozpoznávání a identifikaci objektů/událostí).	Krátkodobá (především pro činnost motorického systému).
Vizuální vstup	Foveolární a parafoveolární (parvocelulární dráha).	Především z periferie sítnice (magnocelulární dráha).
Rychlost reakce	Pomalejší reakce.	Rychlejší reakce.

Obr. 9 zobrazuje zjednodušené schéma průběhu nervového signálu od gangliových buněk sítnice až po nejvyšší, asociační oblasti vizuálního kortexu.



Obr. 9 Schéma dorzální a ventrální dráhy včetně vyznačení hlavních spojů mezi jednotlivými oblastmi (Kandel et al. 2000)

Jak již bylo výše zmíněno, jako určitý počátek asociačních oblastí můžeme označit již oblast V2, jelikož zde dochází ke komunikaci s dalšími vyššími oblastmi vizuálního kortexu. Bezprostředně před oblastí V2 se nachází oblast V3, avšak o výpočtech v ní probíhajících je doposud známo velmi málo. Hlavním důvodem je anatomická lokace, která znesnadňuje přístup pro histologické a elektrofyziologické výzkumy. (Simos 2001, s. 100) Existuje několik teorií o velikosti a rozdělení oblasti V3. Na rozdíl od ostatních oblastí (V2, V4, V5 a další) není area V3 uznávána jako společná pro všechny primáty a odlišuje se mezi primáty včetně člověka jak organizací, tak i funkcí. (Kaas a Lyon 2001) Proto se také v některé literatuře setkáme se souhrnným označením typu „*terciální vizuální kortex zahrnující oblast V3*“. (Stidwill a Fletcher 2011, s. 166)

Area V4 je u člověka součástí ventrální dráhy terciálního vizuálního kortexu. Rozděluje se nejméně do čtyř subtypů. Signály přijímá především z oblasti V2, prozatím však ne zcela objasněným způsobem. Dále je zde přímé spojení i s oblastí V1 a slabší propojení s V5, prostřednictvím čehož dochází ke komunikaci mezi dorzální a ventrální dráhou.

Více probádaná je oblast mediálního temporálního kortexu, ozn. MT (*middle temporal*) nebo oblast V5. Nachází se v dorzálním proudu a je v přímém spojení s vrstvou 4β a 6 oblastí V1 a dalšími kortikálními i subkortikálními oblastmi (např. CGL). Na MT v dorzálním proudu navazuje taktéž poměrně probádaná horní mediotemporální oblast, ozn. MST (*middle superior temporal*). K neúplnému výčtu extrastriátových oblastí můžeme zmínit i zajímavé dolní temporální oblasti, ozn. IT (*inferotemporal*) ve ventrálním proudu, přijímající informace především z oblasti V4 a V2. Tato oblast je členěná do dalších suboblastí (zadní – ozn. PIT, centrální – ozn. CIT a přední – ozn. AIT) a kompletní zaujímá až 10 % povrchu mozkového kortexu. (Smith 2008, s. 375)

Nejvyšší asociační oblasti jsou nazývány jako gnostická centra. Jedná se o oblasti sloužící ke zpracovávání exterocepčních i interocepčních vjemů, emocí, paměti, vlastního vědomí aj.

2. Receptivní pole

V následujících kapitolách je popsána funkce neuronů v jednotlivých korových etážích CNS. Citlivost na jednotlivé atributy pozorovaného objektu jsou experimentálně zjišťovány třemi hlavními způsoby. Prvním způsobem je měření elektrické aktivity zkoumané oblasti prostřednictvím mikroelektrod, kde základy pro zjištění funkce vizuálního sytému položili nositelé Nobelovy ceny, neurofyziologové David H. Hubel a Torsten N. Wiesel. Druhým způsobem je výzkum lézí. Daný výzkum spočívá v poškození určité izolované korové oblasti a je následováno sledováním změn ve zpracovávání kvality obrazu. Od druhé poloviny devadesátých let jsou pro výzkum vnímání využívány moderní zobrazovací techniky, zejména funkční magnetická rezonance (zkr. fMRI), prostřednictvím které lze mapovat mozkové odezvy na vnější, ale i vnitřní podněty.

V roce 1938, byly poprvé popsána receptivní pole (zkr. RP) nervových buněk sítnice americkým fyziologem a neurobiologem H. K. Harlinem, který ve svém experimentu popsal gangliové buňky typu ON a OFF na základě záznamů impulzů po osvitu jednotlivých receptivních polí optického nervu skokana volského. Již v tomto období totiž byly vyvinuty elektrofyziologické metody, které umožnily rozšířit vědění o fyziologii nejen buněk sítnice. (Hartline 1938; Pfaff 2013, s. 559).

Hartline definoval RP následovně: *„Dané vlákno optického nervu reaguje na světlo pouze v případě, že osvětlení dopadne na určitou oblast sítnice. Tato oblast je nazývána receptivním polem tohoto vlákna.“*[7] (Hartline 1940, s. 690). RP zrakového systému můžeme tedy obecně definovat jako část senzitivní plochy, odkud lze při stimulaci vyvolat excitační nebo inhibiční odpověď jediného neuronu, který se nachází kdekoliv v senzorické dráze. Stimulace je způsobena podrážděním oblasti dopadem elektromagnetického záření na sítnici, což vede ke vzniku akčních potenciálů, které jsou vedeny dále do vyšších etáží vizuálního kortexu. Daný bod v senzorické dráze může patřit i několika receptivním polím, především tehdy, pokud jsou blízko sebe a překrývají se. (Trojan 2003, s. 566; Mysliveček 2009, s. 195)

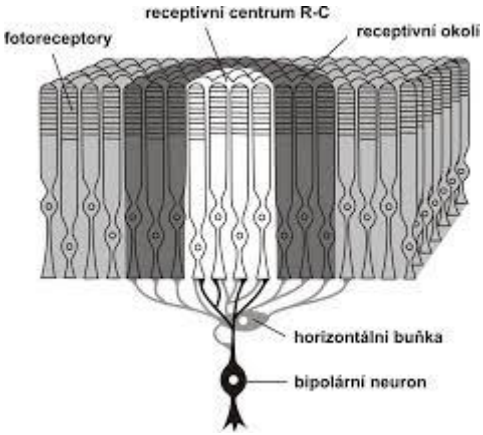
Rozlišujeme receptivní pole buněk jak v oblasti sítnice, konkrétně dobře probádané receptivní pole fotoreceptorů, bipolárních a gangliových buněk, v průběhu zrakové dráhy (CGL), tak i v primárním a sekundárních zrakových centrech zrakového kortexu.

[7] Originál překládaného textu: A given optic nerve fiber responds to light only if a particular region of the retina receives illumination. This regionis termed the receptive field of that fiber.

Organizace, stimulace a výsledná odpověď jednotlivých receptivních polí v oblastech ve směru zrakové dráhy je obsahem následujících podkapitol.

2.1 Receptivní pole retinálních buněk

Z anatomických poznatků můžeme vyvodit, že velikost receptivních polí v centru a periferii sítnice se bude výrazně lišit. Jelikož v centrální jamce dochází k takzvanému monosynaptickému spojení, jakožto spojení jednoho čípku s jednou gangliovou buňkou, receptivní pole jsou zde nejmenší. Dosahují velikosti cca dvě úhlové minuty. Směrem do periferie sítnice však postupně začnou převládat spojení polysynaptická (viz. kapitola *1.1.2 Spoje nervových buněk sítnice*), kde dochází ke sběru informací až od několika stovek fotoreceptorů a receptivní pole v těchto oblastech dosahují až dvou stupňů. (Trojan 2003, s. 566; Veselý et al. 2012, s. 13) Sítnice je rozdělena na RP koncentrického tvaru, přičemž periferie a centrum RP na sebe vzájemně reaguje antagonisticky. To znamená, že na stimulování receptivního centra je odpovědí excitace a stimulování periferie aktivitu tlumí, nebo je tomu obráceně.



Obr. 10 Schéma RP na sítnici.

2.2 Receptivní pole fotoreceptorů

V zevní nukleární vrstvě sítnice se nachází fotoreceptory, jejichž vnější segmenty, obsahují specializované molekuly fotopigmentů. Fotopigmenty rodopsin v tyčinkách a iodopsin, jakožto fotopigment čípků, jsou nezbytné pro absorpci světelného signálu, která

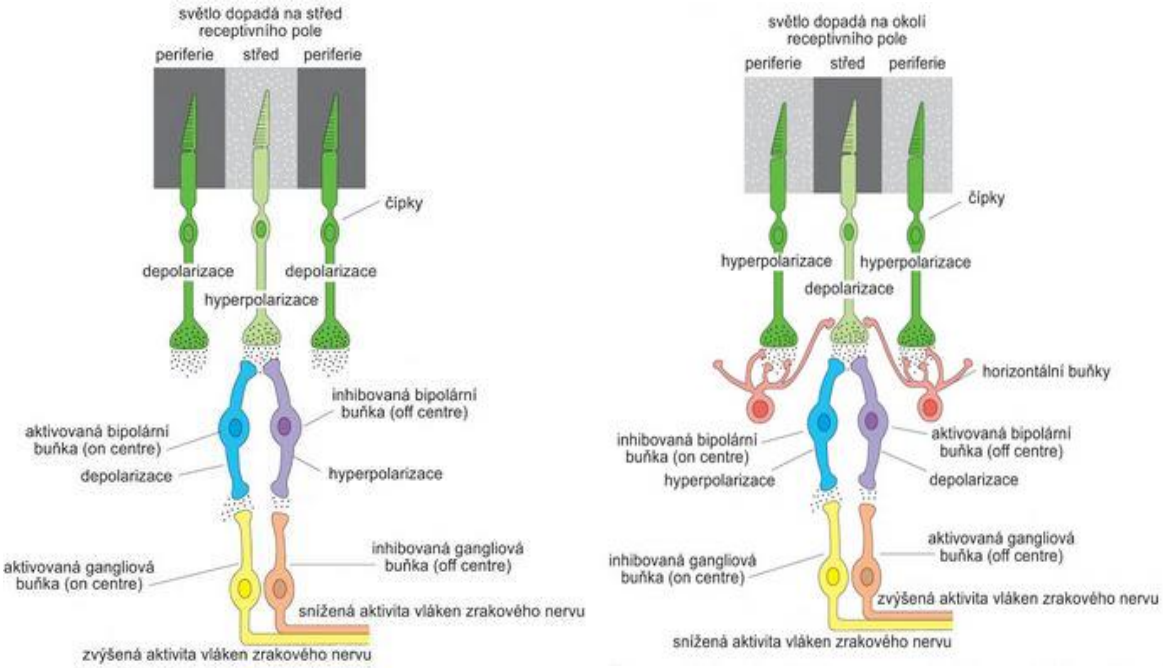
vede k zahájení fotochemických reakcí. V kapitole *1.1.1 Fotoreceptory*, již byl popsán základní mechanizmus konformačních změn, které následují po absorpci fotonů, avšak dosud nebyl zmíněn výsledný signál, který je veden dále po zrakové dráze. Vlastní recepční strukturou fotopigmentů jsou receptory spřažené s G proteiny, již dříve zmíněné části molekul, označované jako opsiny. Osvitem opsinů dochází ke komplexní fotochemické reakci, kde výsledkem je změna membránového potenciálu, konkrétně vznik receptorového, hyperpolarizačního potenciálu. Poslední segment fotoreceptorů, takzvaná synaptická terminála, slouží pro synaptické propojení fotoreceptorů s horizontálními a bipolárními buňkami. Spoje mezi fotoreceptory a bipolárními buňkami tedy není zajištěna pouze přímou, vertikální dráhou, ale i pomocí horizontálních buněk, které na svých výstupech vždy působí inhibičně. K přenosu informací na synapsích slouží tzv. pasivní elektrický okruh. Při osvitu sítnice, tak dochází k inhibici uvolňování neurotransmiterů fotoreceptorů, jejichž hlavním zástupcem je glutamát. (Kuchynka 2007, s. 502) Signál z fotoreceptorů, který je vedený dále zrakovou drahou, obsahuje základní informace o intenzitě podnětu kódované dle velikosti receptorového potenciálu, barvě světla, získané na základě specifické spektrální citlivosti čípků a také o umístění stimulované receptorové buňky na sítnici. (Kittnar 2011, s. 644)

2.3 Receptivní pole bipolárních buněk

Ve vnitřní nukleární vrstvě sítnice se nachází bipolární buňky, jejichž dendrity přijímají informace z fotoreceptorů a horizontálních buněk. Dle množství neurotransmiterů přijatých na receptivní pole bipolárních buněk, dochází k jejich depolarizaci či hyperpolarizaci a následnému zpracování signálu amakrinními a gangliovými buňkami. Rozlišujeme nejméně 13 typů bipolárních buněk, z nichž každá transformuje informace přicházející z fotoreceptoru odlišně, což vede ke generování specifických kanálů, jakožto základních kamenů pro kódování vizuálních jednotek např. kontrastu, barevného vnímání, pohledového směru apod. Rozlišujeme více než deset typů čípkových bipolárních buněk a jeden typ tyčinkové bipolární buňky. (Euler et al. 2014, s. 507)

Dle reakce na glutamát uvolňovaný fotoreceptory, můžeme bipolární buňky dále rozdělit na dvě odlišné skupiny, skupinu ON a OFF. Pokud dojde díky světelnému záření k hyperpolarizaci membrány fotoreceptorů, dojde následně ke snížení uvolňování transmiteru na synapsi, což vede k depolarizaci, tj. aktivaci bipolární buňky typu ON a hyperpolarizaci, tj. deaktivaci bipolární buňky typu OFF (viz. obr. 11). (Euler et al. 2014,

s. 507; Synek a Skorkovská 2014, s. 68) Ve fotoreceptorech ani v bipolárních buňkách tedy nedochází ke vzniku akčních potenciálů, ale ke změně membránového potenciálu nervové buňky. (Kuchynka 2007, s. 502)



Obr. 11 Zpracování vizuální informace v sítnici. (Kittnar 2011, s. 647)

2.4 Receptivní pole gangliových buněk

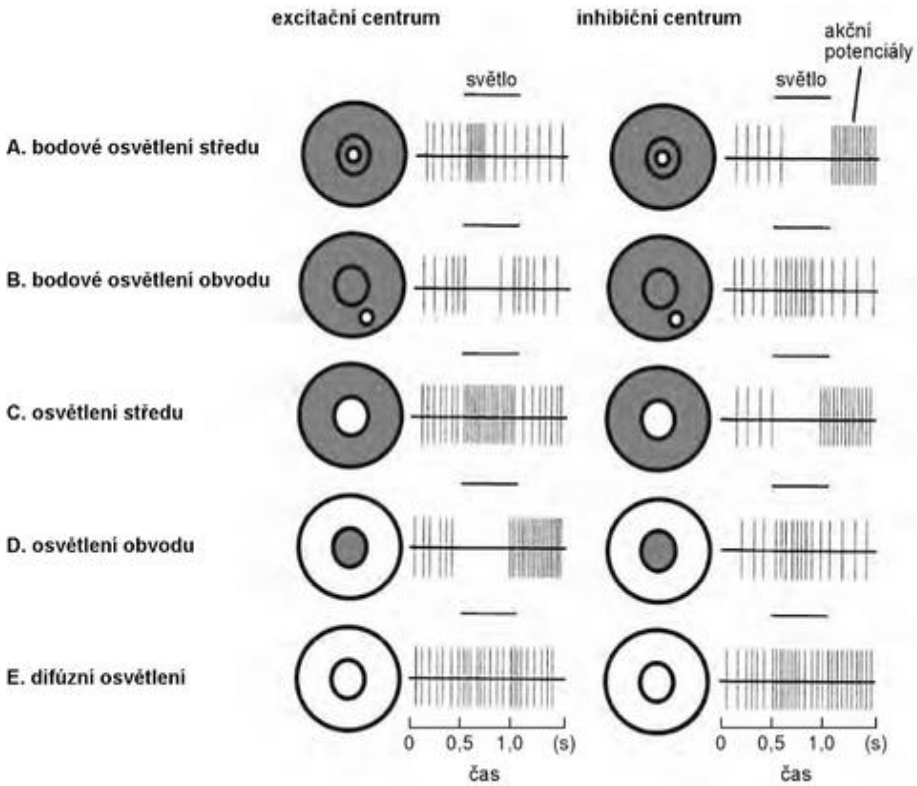
Receptivní pole gangliových buněk mají, obdobně jako buňky bipolární, koncentrickou konfiguraci s reciproční aktivací centra a periferie. Toto uspořádání slouží jednak k vnímání tvaru, což je schopnost založená na detekci kontrastu (= rozdíl jasu dvou hraničních ploch), tak i k oponentnímu zpracování barevné informace, které bude dále vysvětleno. (Mysliveček 2009, s. 199–201) Jak již bylo v kapitole *1.1.3 Gangliové buňky* popsáno, rozlišujeme tři hlavní typy gangliových buněk, přičemž pro tvorbu vizuálního obrazu ve vyšších etážích vizuálního kortexu, jsou nezbytné především buňky typu P a M.

2.4.1 Vnímání tvaru

Pro percepci tvaru viděného objektu jsou obzvlášť důležité gangliové buňky typu P. Základem detekce tvaru je rozdílné podráždění fotoreceptorů na sítnici kontrastními liniemi

pozorovaného objektu, což vede k následným změnám membránového potenciálu (hyperpolarizaci osvíceného fotoreceptoru). V důsledku schopnosti laterální inhibice horizontálních buněk je zároveň i potlačena případná aktivita okolních, zatím neaktivovaných fotoreceptorů, čímž se zvyšuje schopnost detekce kontrastu a tím i tvaru objektu. Prvním analyzátorem příchozího signálu jsou právě gangliové buňky. (Mysliveček 2009, s. 200)

Dle funkce center gangliových buněk je rozlišujeme na dva typy: ON – a OFF–. Paprsek světla dopadající na receptivní centrum gangliové buňky typu ON- , vede k excitaci buňky, což je charakterizováno zvýšením frekvence akčních potenciálů. Zároveň zde při excitaci centra dojde k „vypnutí“ periferie buňky. U buňky typu OFF – je proces obrácený. Stav, při kterém dojde k osvitu centra i periferie, vede k neměnné a slabé salvě akčních potenciálů (viz. obr. 12)



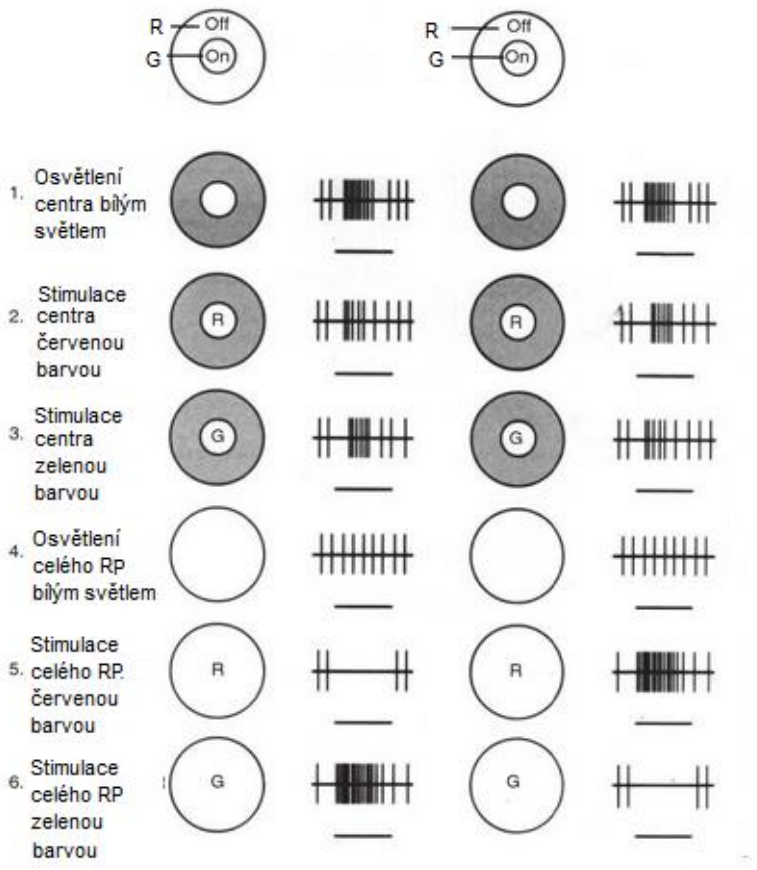
Obr. 12 Receptivní pole gangliových buněk s ON – a OFF centrem. (Šikl 2012, s. 60)

2.4.2 Kódování barevné informace

Rozlišení jednotlivých barev začíná na sítnici, a to stimulací čípků barevným podnětem. Jak již bylo v kapitole *1.1.1.2 Čípky* popsáno, rozlišujeme tři typy čípků dle jejich maximální spektrální citlivosti. Označujeme je písmeny S, M, L. Čípky přes bipolární a horizontální buňky komunikují s buňkami gangliovými, které signál o barevné informaci přijímají a dále zpracovávají. Hlavním typem gangliových buněk, které slouží k analýze barev jsou buňky typu P, parvocelulární. Z toho důvodu se až 80 % gangliových buněk se účastní kódování barevné informace.(Rokyta 2015, s. 27)

Mechanismus vnímání barevné informace v gangliových buňkách můžeme částečně vysvětlit pomocí Heringovy oponentní teorie barevného vidění. Edwald Hering navrhl svou teorii v Praze v roce 1874. Základem této teorie je tzv. barevná oponence, což je stav, kdy při smísení spektrálních barev vzniká barva, která v sobě neobsahuje barvu původní. Popsal tedy, že výskyt některých barev se vzájemně vylučuje, např. pokud smícháme barvu červenou a zelenou, získáme barvu žlutou, která v sobě neobsahuje stopy červené ani zelené barvy. Obdobně oponentními barvami jsou žlutá a modrá, jejichž mísením získáme bílé světlo. Na tomto principu fungují koncentrická receptivní pole gangliových buněk jejichž centrum a periferie reagují recipročně na oponentní barvy.

Gangliové buňky se chovají jako tzv. buňky s jednoduchou oponencí. To znamená, že jedna barva stačí k tomu, aby došlo k aktivaci centra i periferie gangliové buňky. Celkem rozlišujeme dva hlavní typy jednoduše oponentních gangliových buněk: R-G pro červenou a zelenou barvu v centru a periferii a Y-B pro žlutou a modrou barvu. (Mysliveček 2009, s. 201)



Obr. 13 Receptivní pole gangliových buněk s jednoduchou oponencí.(Smith 2008, s. 349, přeloženo autorkou)

Na Obr. 13 jsou znázorněny RP jednoduše oponentních gangliových buněk. První typ buňky má ON-centrum, které je aktivováno červenou barvou a OFF-periferii, která je aktivována barvou zelenou. Druhý typ RP reaguje obráceně. Ze salvy akčních potenciálů vznikajících po stimulaci bílým světlem nebo barvou můžeme z obrázku vyčíst, že buňky tohoto typu neposkytují mozku příliš věrohodnou informaci. Mozek jen těžko rozpozná rozdíl mezi stimulací centra bílým světlem a stimulací celého RP barvou. Informace však putuje dále do vyšších etáží, do corpus geniculatum laterale a korových oblastí mozku, kde se vjem dále zpracovává. (Smith 2008, s. 348–349)

2.4.3 Detekce pohybu

Pohyb objektu v prostoru zaznamenávají k tomu specializované gangliové buňky typu M, magnocelulární. Jak již bylo výše popsáno, buňky typu M nejsou schopny detekovat barevný stimul a mají slabší zrakovou ostrost, avšak dokáží přesně určit směr pohybujícího

se předmětu v prostoru. Vykazují totiž vlastnost směrové specifity, což znamená, že při určitém směru pohybu lze u neuronů zaznamenat maximální aktivitu. (Mysliveček 2009, s. 201) Preferovaný směr M-buněk je odlišný u buněk ON – a OFF –. ON – buňky reagují jen na světlé objekty o malé rychlosti, zatímco OFF – buňky jsou schopny reagovat jak na světlé, tak i tmavé objekty, které se pohybují rychlostí vyšší, a to v různém rozsahu. Každý typ buněk se dále rozděluje na další subtypy, které následně reagují na podněty v různém směru pohybu.(Yonehara et al. 2009)

Na základě nedávného experimentálního výzkumu na sítnici myši bylo zjištěno, že již buňky amakrinní, které zprostředkovávají přenos informací mezi bipolárními a gangliovými buňkami, jsou schopny získávat informace o pohybu objektů v prostoru. Tato informace o pohybu, je poté zpracovávána gangliovými buňkami, a to buď ve smyslu inhibice nebo excitace jejich aktivity. Má se za to, že hlavní účinek amakrinních buněk z pohledu detekce pohybu, je reakce na malé pohyblivé objekty v prostoru. (Kim et al. 2015)

2.5 Receptivní pole CGL

Již na základě výzkumu v roce 1960, D. Hubel a T. Wiesel potvrdili, že receptivní pole většiny neuronů CGL, mají obdobně jako retinální neurony koncentrická uspořádání s reciproční reakcí centra a periferie. Stejně jako RP gangliových buněk, RP CGL nejlépe reagují na malý světelný stimul v jejich centru. (Kandel et al. 2000, s. 529) Každá nervová buňka v CGL přijímá signál pouze ze stejného typu gangliové buňky (ON- nebo OFF-). Vrstva 1 a 2 obsahují magnocelulární neurony, jsou proto nejvíce citlivé na pohyb a objekty s nízkou prostorovou frekvencí, zatímco horní vrstvy 3-6, kde obsahem jsou neurony parvocelulární, jsou nejcitlivější na barevný stimul a objekty o vysoké prostorové frekvenci. Vrstva 3-4 nejvíce reaguje na oponentní barvy modrá/žlutá skrze RP s OFF-centry, zatímco u 5-6 vrstvy dominují RP s ON-centry, jejichž maximální činnost zaznamenáme při stimulaci oponentní červené a zelené barvy. (Smith 2008, s. 357)

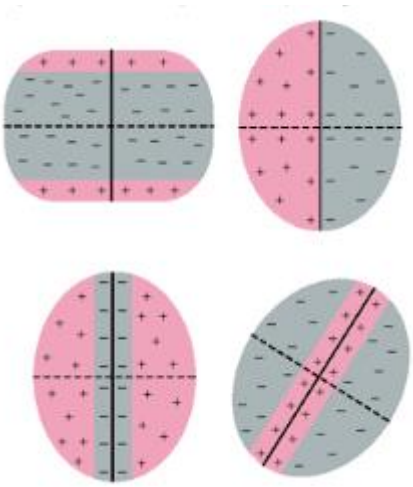
Receptivní pole CGL však vykazují oproti RP gangliových buněk i jisté rozdíly. Na základě výzkumů bylo zjištěno, že RP CGL jsou více senzitivní na kontrast, a že vždy při konstantní hladině světla, ale i tmy, vykazují stálou aktivitu. (Stidwill a Fletcher 2011, s. 155)

2.6 Receptivní pole primárního vizuálního kortexu

Neurony v oblasti V1 mají na rozdíl od podkorových oblastí tzv. funkční specializaci. To znamená, že aktivace neuronů není způsobena jen přítomností světla, ale že jsou citlivé na podněty o určité orientaci a tvaru. Zatímco koncentrická receptivní pole reagují na daný stimul jakékoliv orientace vždy stejným způsobem, odpověď receptivních polí primárního zrakového kortexu je odlišná při různých směrech pozorovaného objektu. Rozlišujeme tři typy buněk, které objevili vědci D. Hubel a T. Wiesel již v roce 1962, a to na základě elektrické stimulace oblasti V1 domestikované kočky. Jedná se o buňky jednoduché, komplexní a „hyperkomplexní". V současné literatuře se však s pojmem „hyperkomplexní buňky" nesetkáme. Byly přejmenovány na *„end-stopped"* buňky, což lépe vystihuje jejich funkci.

2.6.1 Jednoduché buňky

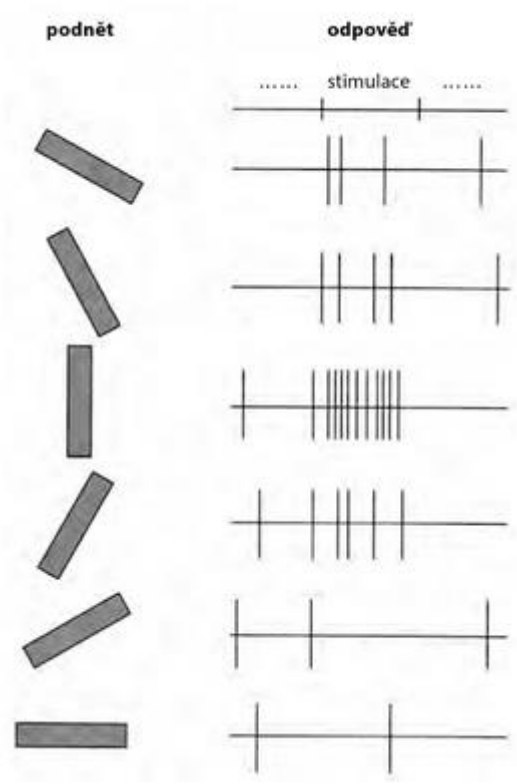
Jednoduché buňky se nacházejí především ve vrstvě 4 oblasti V1. Mají oválná receptivní pole se vzájemně sousedícími ON- a OFF- podoblastmi. Bylo prokázáno, že nejvyšší reakce receptivního pole nastane při osvitu nepohyblivým pruhem světla o dané orientaci. Existují rozmanité typy jednoduchých buněk, které se odlišují pozicemi ON – a OFF – oblastí a citlivostí na danou polohu pozorovaného objektu (viz. obr. 14).



Obr. 14 Receptivní pole jednoduchých buněk primárního zrakového kortexu (Kandel et al. 2000, s. 535)

Pokud bychom například stimulovali buňku s přímočarým vertikálně orientovaným receptivním polem (viz. obr. 14 vpravo nahoře), nejčetnější salvu akčních potenciálů

zaznamenáme právě na základě stimulace lineárním vertikálním podnětem. Pokud dojde k odchýlení od této orientace, dochází k prudkému poklesu aktivace. Již po otočení o 20° není vyvolána téměř žádná reakce buňky (viz. obr. 15). (Šikl 2012, s. 69)

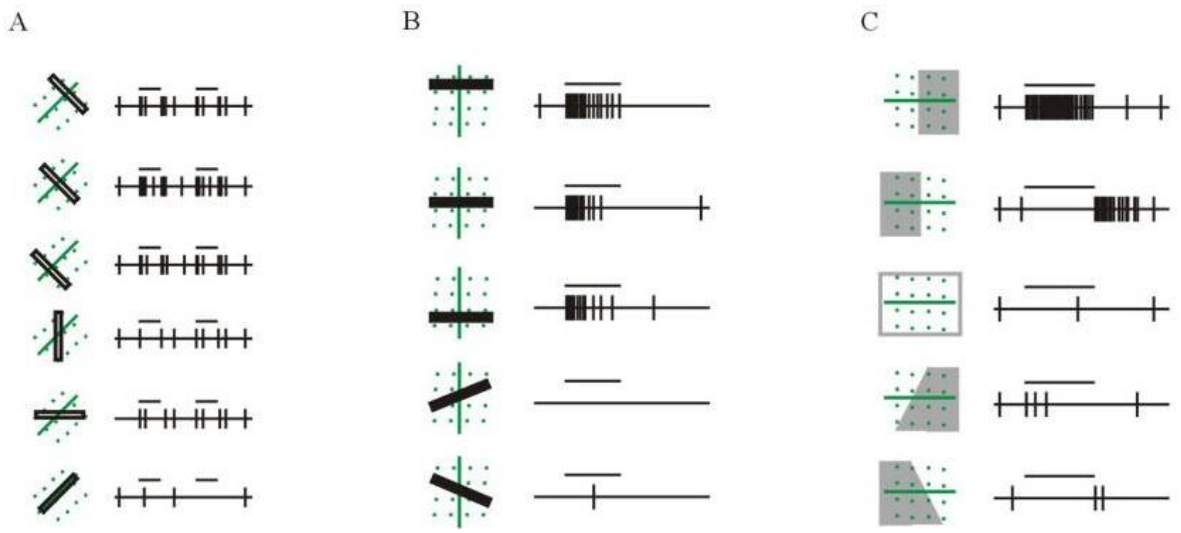


Obr. 15 Reakce jednoduché nervové buňky v oblasti V1 po stimulaci podnětem o různé orientaci (Šikl 2012, s. 70).

2.6.2 Komplexní buňky

Komplexní buňky jsou buňky nejčetnější (až 75%) a nacházejí se především mimo oblast 4. vrstvy. RP komplexních buněk jsou obvykle větší než RP buněk jednoduchých. Jejich RP reagují také na určitou orientaci stimulu, avšak zde není tak vysoký důraz na přesnost směru, jelikož zde nejsou jasně definované zóny ON- a OFF-. (Pfaff 2013, s. 663) Zásadním rozdílem mezi jednoduchými a komplexními buňkami je, že reagují spíše na stimul pohyblivý než-li stacionární.

Komplexní buňky jsou velmi heterogenní skupinou buněk, jejichž přesné konstrukce a funkce jsou stále subjektem diskuze. I přes mnoho vědeckých experimentů, které následovaly po výzkumu D. Hubela a T. Wiesla v 60. letech, se i současná literatura shoduje s jejich schématy. Rozlišujeme mnoho typů komplexních buněk, z nichž jsou níže uvedeny tři základní, rozdělené dle způsobu jejich reakce (viz. obr. 16).



Obr. 16 Tři odlišné typy reakce RP komplexních buněk V1. Schémata dle D. Hubela a T. Wiesela. (Martinez a Alonso 2003)

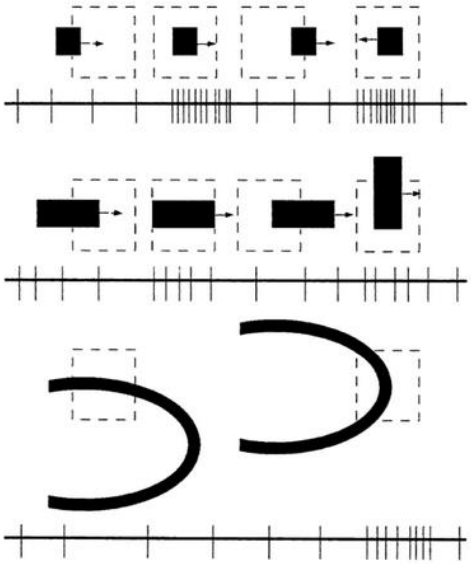
Na obr. 16 vidíme tři základní typy komplexních buněk. Buňky typu A jsou schopny reagovat téměř stejně silnou odezvou ve svém celém RP nezávisle na podélnou osu pole. Buňky typu B reagují výhradně na tmavý stimul pouze v horizontálním směru, avšak opět v celém RP. Buňky typu C mají částečně oddělené ON – a OFF – centrum. Jsou schopny reagovat na hranu, jakkoliv širokého okrsku pole, kde tato hrana souhlasí s podélnou osou pole. (Hubel a Wiesel 1962, s. 106–121) Každý neuron v oblasti V1 tak funguje jako filtr na konkrétní hodnoty obrazu podnětu.

2.6.3 „End - stopped“ buňky

V mnoha aspektech jsou *end-stopped* buňky velmi podobné buňkám komplexním, jelikož nejvyšší reakci zaznamenáme při podráždění pohybujícím se podélným stimulem o specifické orientaci. Odlišují se však reakcí na délku stimulu. Pokud dojde k přesáhnutí optimální délky, dojde k zeslabení reakce. Zároveň jsou *end-stopped* buňky oproti buňkám komplexním schopné reagovat na zakřivený podnět (viz. obr 17). (Simos 2001, s. 85)

Odhaduje se, že v oblasti V1 tvoří *end-stopped* buňky přibližně 20 %. Jejich počet roste ve vyšších etážích zrakového kortexu. Nejvyšší množství se jich nachází v korových oblastech V2 a V3.

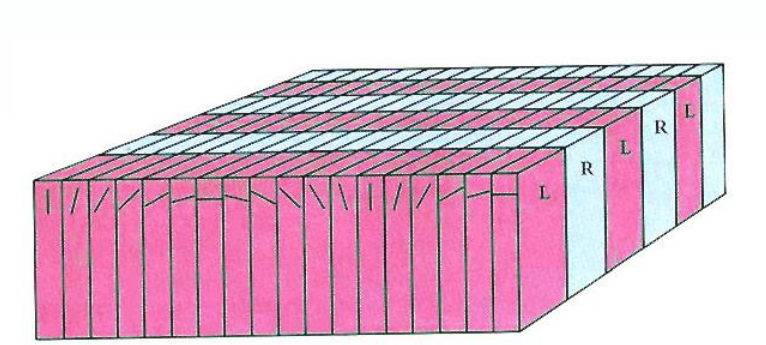
Na základě výše zmíněného je zřejmé, že receptivní pole těchto buněk vykazují největší stupeň abstrakce a je tvořeno z několika receptivních polí komplexních buněk. Podněty, které vyvolají reakci těchto buněk mohou tedy mít rozmanité, nepravidelné tvary. (Kuchynka 2007, s. 817)



Obr. 17 Schématické znázornění odpovědí end-stopped buněk v oblasti V1. (Simos 2001, s. 85)

2.6.4 Kortikální organizace neuronů v oblasti V1

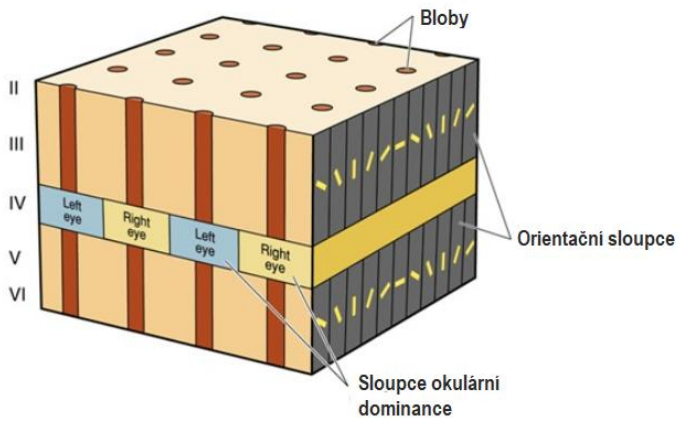
Uspořádání nervových buněk v oblasti V1 je dokonale organizované. Každá vrstva V1 obsahuje určitý poměr výběrově senzitivních neuronů. V 60. letech 20. stol. bylo doloženo, že neurony ve V1 se shodnou preferovanou orientací jsou uspořádány do vertikálních sloupců. Sloupce procházejí skrze všech šest vrstev V1. Kromě preference na danou orientaci, každý sloupec vykazuje i oční dominanci, to znamená, že preferenčně přijímá informace vždy jen z jednoho oka. Schéma, které na základě svých měření vytvořili neurovědci D. Hubel a T. Wiesel, pojmenovali jako *„ice-cube model“* (viz. obr. 18). *Ice-cube* model tak znázorňuje funkční architekturu zrakového kortexu.



Obr. 18 Ice-cube model – znázornění sloupců s preferovanou orientací a oční dominancí.

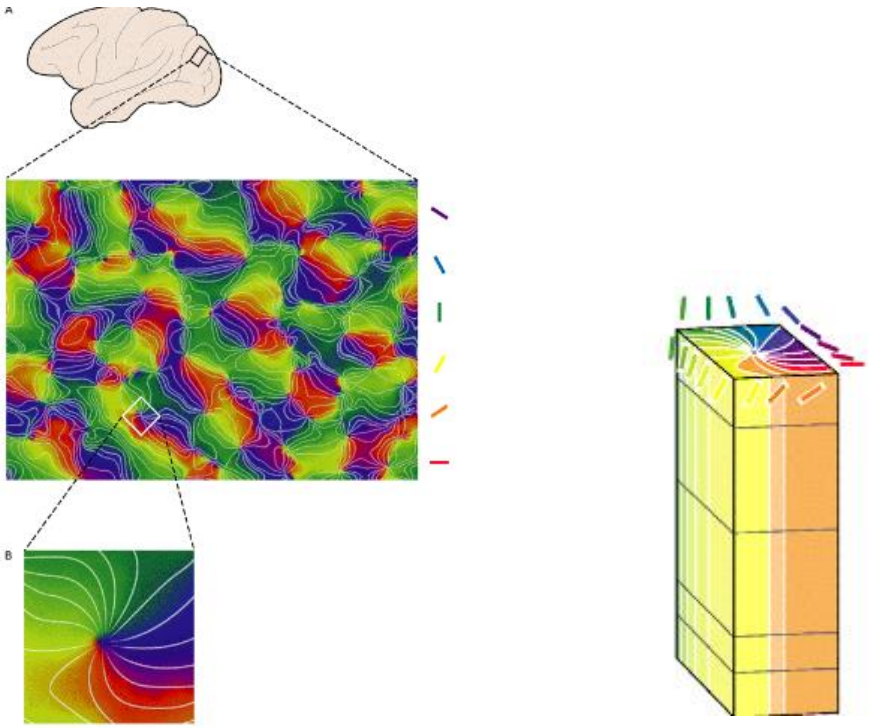
Jednotlivé sloupce tak díky svému uspořádání dokáží silně reagovat na stejné vlastnosti podnětu. V každém sousedním sloupci je funkční orientace receptivního pole stočena přibližně o 10° a zhruba ve dvaceti sousedících sloupcích o reálné přibližné velikosti 1 mm^2, je obsažen plný rozsah orientací a oční dominance. Tyto jednotlivé úseky tvoří sloupce vyššího řádu v oblasti V1 a jsou nazývány jako hypersloupce. (Trojan 2003, s. 592) Hypersloupce analyzují informace ze stejného malého úseku zorného pole, resp. ze stejné oblasti sítnice. Na základě rozložení hypersloupců se odvíjí také velikost centrálního a periferního zorného pole. Jelikož každý hypersloupec má v celém primárním zrakovém kortexu přibližně stejnou velikost, tak vzhledem ke korovému zvětšení obrazu v makule, hypersloupce detekují menší úsek zorného pole v oblasti centrálního vidění oproti vidění periferním. (Šikl 2012, s. 71)

V oblasti V1 dochází také k detekci barevné informace, a to prostřednictvím nervových shluků procházejících skrze sloupce oční dominance, tzv. blobů. Přítomnost blobů byla objevena v roce 1979 profesorkou Margaret Wong-Riley na základě měření metabolické aktivity – histologického barvení na cytochromoxidázu. (Wong-Riley 1979) Jedná se o koncentrické, přibližně 0,25 mm široké shluky, nejlépe viditelné a funkční ve vrstvách 2 a 3. Prostupují však téměř celou vrstvou V1, jen vrstva 4 vykazuje odlišnou neuroanatomii z důvodu výhradního zastoupení monokulárních neuronů v této oblasti. Oblasti mezi bloby s nižší metabolickou aktivitou se nazývají jako interbloby, které jsou citlivé na určitou orientaci podnětu. Každý hypersloupec tak zaznamenává informace o orientaci, binokulární interakci, pohybu a barvě viděného podnětu z odpovídajícího úseku zorného pole. (Kandel et al. 2000, s. 539)



Obr. 19 Schéma rozložení blobů ve vrstvách V1, (přeloženo autorkou).

Ice-cube model je poměrně zjednodušené schéma, ve skutečnosti je mapa sloupců velmi deformovaná a nejsou zde takto jasné hranice mezi jednotlivými sloupci. Zpřesněn a experimentálně potvrzen byl *ice-cube* model v roce 1991. Na základě optického zobrazování, *in-vivo* pozorování a dlouhodobého sběru informací z reakcí jednotlivých oblastí V1, byl navržen reálný model s iso-orientačními konturami vytvářející obrazce připomínající větrník, v originále tzv. *pinwheel-like pattern*. Tato struktura tak reálněji znázorňuje plynulost vnímání světelného rozhraní. (Bonhoeffer a Grinvald 1991)



Obr. 20 Iso-orientační sloupce s pinwheel-like strukturou.(Kandel et al. 2000, s. 538)

Na obr. 20 je zobrazena aktivita iso-orietačních sloupců při pohledu na stimulus o určité orientaci. Maximální aktivita určitého místa je znázorněna barvou, která je reprezentována barevnými pruhy vpravo u obrázku A. Byly zvoleny komplementární barvy pro znázornění na sebe kolmé orientace. To znamená, že červená a zelená barva koresponduje s maximální odpovědí na horizontální a vertikální podnět, zatímco největší aktivita je u modré a žluté barvy na podnět orientovaný šikmo doleva a doprava.

2.7 Receptivní pole neuronů v oblasti V2

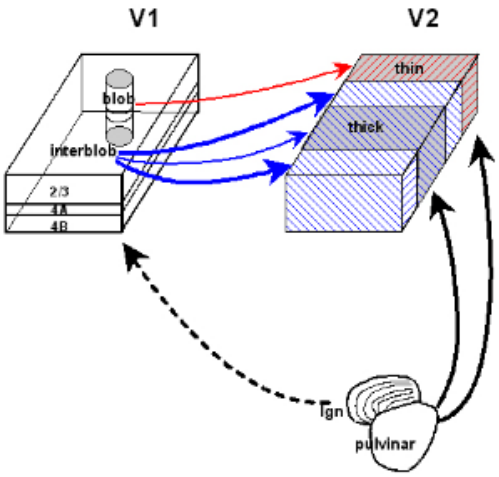
Oblast V2 má řadu společných vlastností s V1. RP neuronů jsou senzitivní na určitou orientaci, prostorovou frekvenci či barevný stimul dle typu buňky. Zároveň zde také rozlišujeme obdobné typy buněk jako ve V1; jednoduché, komplexní a „end-stopped“ buňky, přičemž je zde oproti V1 vyšší zastoupení komplexních a „end-stopped“ buněk s velkými asymetrickými RP.

V oblasti V2 dochází k sofistikovanější reprezentaci obrysů, při které je poskytován základ pro vnímání textury předmětu či vnímání iluzorních kontur[8]. (El-Shamayleh a Movshon 2011) Zároveň se zde nachází až 70 % neuronů detekujících binokulární disparitu viděného obrazu. (Stidwill a Fletcher 2011, s. 163) Dochází zde ke zpracování relativní disparity; rozdílů mezi dvěma současně viděnými objekty v prostoru. (Thomas et al. 2002) Obdobně jako area V1 se V2 skládá z šesti vrstev, přičemž vrstva 6 pravděpodobně hraje klíčovou roli pro zpracování paměti k rozpoznávání objektů. (López-Aranda et al. 2009, s. 87)

Pokud bychom provedli horizontální řez oblastí V2, po zabarvení na cytochromoxidázu oblast vykazuje pruhovanou strukturu. Rozlišujeme zde tři myelinové, pravidelně se střídající tmavé a světlé pruhy, široký (*thick stripe*), úzký (*thin stripe*) a světlý pruh (*pale stripe* nebo *interstripe*). (Kandel et al. 2000, s. 549) Úzké pruhy primárně zpracovávají barevné informace a jas. Neurony, které zaznamenávají disparitní signály jsou koncentrovány v především širokých pruzích a buňky reagující na danou orientaci stimulu byly objeveny hlavně ve světlých pruzích. Žádný z neuronů však nevykazuje uniformitu, nejsou tedy výběrově reagující pouze na jednu kvalitu obrazu, ale na jejich směsici. (Roe 2003, s. 110)

[8] Iluzorní kontury jsou subjektivně vnímané vizuální iluze okrajů, kde nedochází ke změně barvy ani jasu podél hrany evokovaného obrazce. Příkladem je tzv. Kaniszův trojúhelník).

Na obr. 21 je zobrazen přenos signálů mezi V1 a V2. M. Livingstonová a D. Hubel ve svém průkopnickém výzkumu popsali tripartitní rozdělení signálů; bloby z V1 se propojují s tenkými pruhy ve V2, interbloby přepojují signály do světlých pruhů a vrstva 4β V1 je propojená se pruhy silnými. (Livingstone a Hubel 1987) Na základě současných studií však byl tento model částečně pozměněn. Bylo prokázáno, že spojení mezi interbloby a světlými pruhy není tak striktní, ale že informace jsou sdíleny i mezi pruhy silné. (Roe 2003, s. 113)



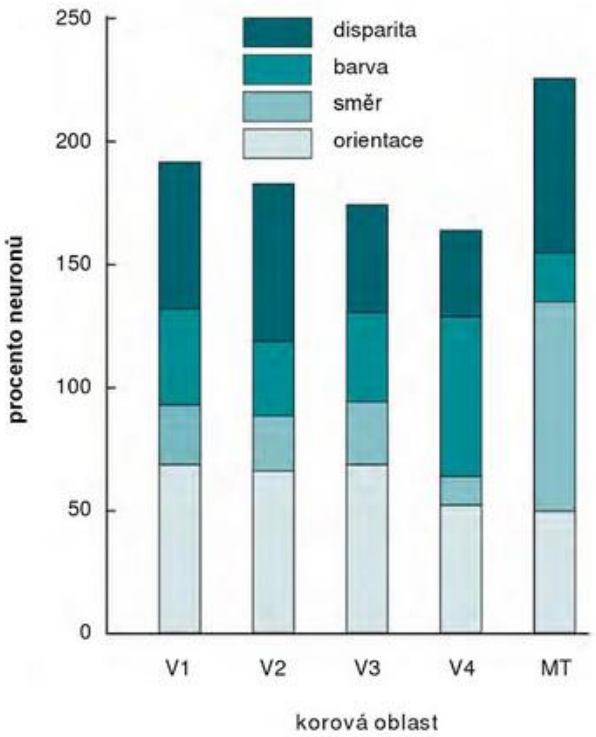
Obr. 21 Propojení signálů mezi V1 a V2 včetně znázornění zpětné vazby mezi pulvinarem a CGL. (Roe 2003, s. 114)

2.8 Receptivní pole vyšších, asociačních etáží zrakového kortexu

Informace o funkcích, s níž souvisí i popis receptivních polí vyšších etáží zrakového kortexu jsou intenzivně zkoumány zejména v oblastech V2-V5. Z důvodu složitosti propojení mezi oblastmi a četným zpětným vazbám mezi nimi však není většina náležitostí objasněna.

Jednotlivé kortikální oblasti ve vyšších úrovních nelze označovat jako centra pro vnímání určitého stimulu, jelikož pro to nejsou funkčně specializovány. Neurony, především ve vyšších etážích, totiž vždy reagují celou řadu vlastností zrakového podnětu. Na obr. 22 je znázorněn graf zobrazující procentuální zastoupení neuronů k zpracovávání určité kvality stimulu v určitých korových oblastech mozku. Je zřejmé, že neurony v jednotlivých

oblastech jsou v určité míře senzitivní ke všem sledovaným atributům podnětu, avšak v různém poměru.



Obr. 22 Procentuální zastoupení neuronů vybraných korových oblastí CNS, reagujících na podněty o určité barvě, disparitě, směrové specifitě a orientaci. (Šikl 2012, s. 73)

2.8.1 Korová oblast V3

Jak již bylo výše zmíněno, oblast V3 není natolik probádanou oblastí a je s ní spojena řada otázek. Jeden z hlavních důvodů je, že členění a funkce se odlišuje mezi jednotlivými druhy primátů, včetně člověka. Na základě sběru dat prostřednictvím zobrazovací metody fMRI byly u člověka popsány čtyři části V3. Dvě části se nacházejí v dorzálním proudu (V3/V3d) a dvě jsou součástí proudu ventrálního (VP/V3v). (Standring 2015, s. 382) Zatímco dorzální oblasti vykazují vyšší selektivitu na pohyb a jeho směr, neurony ventrální dráhy reagují více na barevný stimul, což odpovídá uložení neuronů ve zmíněných proudech. V roce 1982 byla receptivní pole oblasti V3 zkoumána na fixujících opicích včetně komparace s RP oblasti V2. Na základě výsledků této studie lze shrnout, že oproti V2 jsou RP V3 větší a obsahují větší množství neuronů reagujících na orientaci viděného podnětu. (Baizer 1982) V3 dále vede informace především do oblastí MT, MST a V4.

2.8.2 Korová oblast V4

Oblast V4 je součástí terciálního vizuálního systému ve ventrálním proudu. I přes to, že je tato oblast klíčová pro rozpoznávání vizuálních podnětů, informace o vizuálním zpracování zde opět nejsou sjednoceny. Neurony v této oblasti jsou nejčastěji popisovány jako výběrově reagující na barvy, což částečně potvrzují snímky aktivity mozku z fMRI i některé experimentální studie na opicích po ablaci V4. Rozpoznávání barev u opic však bylo ovlivněno minimálně. Naproti tomu byl zaznamenán znatelný deficit v oblasti rozeznávání tvarů, což jen potvrzuje multifaktoriální povahu vyšších korových center. (Kandel et al. 2000, s. 563) U lidí s achromatopsií, u nichž došlo k poškození ve ventrální oblasti V4, však primárně dochází právě k poruše rozpoznávání barev, a to ve smyslu poruchy udržení konstantnosti barvy i při změně osvětlení, tzv. *color constancy*. (Šikl 2012, s. 74)

Na základě rozsáhlých výzkumů bylo dále zjištěno, že neurony v oblasti V4 hrají důležitou roli v zaměření vizuální pozornosti. Konkrétně zde dochází k interakci mezi dvěma procesy vizuální percepce. (Rauss a Pourtois 2013) Jedná se o tzv. *bottom-up* neboli vzestupné a tzv. *top-down* neboli sestupné procesy. Předpokládá se, že *bottom-up* je řízená pouze smysly. Dochází zde tedy k selektivnímu výběru informací pro naši vizuální pozornost pouze na základě vnějšího stimulu. *Top-down* proces je rozdílný v tom, že je zde zaměřená cílená pozornost na podnět pro vyvození jeho významu. (Popelka 2018, s. 69)

2.8.3 Střední temporální oblast

Střední temporální oblast (ozn. V5 nebo MT, *middle temporal*) obsahuje vysokou koncentraci neuronů převážně sloužících k analýze pohybů a jejich začlenění do vizuální scény. (Born a Bradley 2005) Současně je zde vysoký poměr buněk senzitivních i na binokulární disparitu, kde hrají důležitou roli ve vnímání hloubky pozorovaného podnětu. Zásluhou MT oblasti jsme schopni rozpoznat odlišnou hloubku dvou samostatně se pohybujících ploch v prostoru. Zároveň existují studie, poukazující na roli MT při vnímání pohybové paralaxy[9]; důležitým monokulárním vodítkem pro vnímání hloubky prostoru.

[9] Pohybová paralaxa nám udává informaci o relativní vzdálenosti předmětů. Při pohybu pozorovatele se zdají být nehybné předměty v prostotu také v pohybu. Čím dále od pozorovatele se předmět nachází, tím je jeho pohyb pomalejší. Objekty nacházející se za fixujícím objektem se pohybují na sítnici ve směru pozorovatele, objekty před tímto bodem ve směru opačném.

(Stidwill a Fletcher 2011, s. 167) Funkci MT u člověka, lze pozorovat na základě změn vnímání po poškození této oblasti. Projeví se zde narušení schopnosti zrakového vnímání plynulosti pohybu sledovaného podnětu. (Šikl 2012, s. 74) Ve spojitosti s lézemi v MT pravděpodobně dochází i k deficitům v oblasti plynulosti očních pohybů. (Kandel et al. 2000, s. 556)

MT obsahuje reprezentaci prakticky celého zorného pole, což se projevuje i na velikosti RP neuronů. U makaka jsou RP v průměru zhruba 100krát větší ve srovnání s V1 a s rostoucí excentricitou (vzdáleností RP od osy pohledu) se jejich velikost zvětšuje. (Gattass a Gross 1981) Oblast MT u makaka vykazuje, obdobně jako nižších etáží, sloupcovitou organizaci. Vzhledem k faktu, že se jedná o homologní strukturu, můžeme předpokládat značnou podobnost i u člověka. (Koukolík 2012, s. 38)

2.8.4 Horní mediotemporální oblast

Horní mediotemporální oblast (ozn. MST, *middle superior temporal*) přijímá přímý inervační signál z MT. Na základě výzkumu byla zjištěna řada podobností mezi oběma oblastmi. V obou případech je zde obsažen vysoký poměr neuronů selektivních k detekci pohybu, konkrétně neuronů zajišťujících plynulost pohybujících se podnětů. Retinotopické uspořádání však vykazuje větší nepravidelnost a RP neuronů MST oproti MT jsou větší[10]. (Desimone a Ungerleider 1986)

Na základě výzkumů bylo zjištěno, že neurony MST reagují na rotaci trojrozměrných objektů (např. otevírání dveří) a pohyby detekované při smršťování a expanzi, přičemž tvar, velikost, množství nebo kontrast podnětu má na odpověď neuronů vliv pouze minimální. (Hecht a Savelsbergh 2004, s. 43) Zahraniční literatura popisuje citlivost neuronů MST k tzv. optickému toku (angl. *optic flow*); zdánlivému pohybu předmětů, povrchů a hran ve vizuální scéně při relativním pohybu pozorovatele. Pomáhá tak rozpoznávat pohyb předmětů v prostoru ve vztahu k trojrozměrnému prostředí. (Stidwill a Fletcher 2011, s. 24, 168) Senzitivita k optickému toku spojená s detekcí disparity příchozích signálů pravděpodobně slouží i ke kontrole vergenčních očních pohybů. (Hecht a Savelsbergh 2004, s. 47)

[10] Průměrná velikost RP neuronů v oblasti MT je 10–15°, zatímco v oblasti MST jsou RP rozšířena na 30–40°. (Raiguel et al. 1997)

2.8.5 Inferotemporální kortex

Inferotemporální kortex (ozn. IT) je součástí ventrální dráhy a nachází se zejména ve spodní polovině spánkového laloku. IT obsahuje vysoký poměr funkčně specifických neuronů zapojených do kognitivních procesů, které jsou základem pro zpracování vysokého stupně komplexity obrazových podnětů. Dochází zde k diskriminaci různorodých objektů a ke kódování paměti při vizuálnímu učení. (Gross 1973, s. 85) Dané tvrzení je potvrzeno i faktem, že poškození dané oblasti vede k tzv. zrakové agnozii; poruše v rozpoznávání objektů v různém rozsahu, zatímco ostatní vizuální funkce zůstávají zachovány.

Zatímco v nižších etážích kortexu (V1, V2) jsou RP aktivována jednoduchými podněty pouze o určité orientaci, velikosti či směru, buňky v oblasti IT reagují nejsilněji na komplexní zrakové podněty. Zásluhou velikých RP, neurony IT jsou aktivovány při pohledu na podnět nacházející se téměř v celém zorném poli. (Šikl 2012, s. 185)

IT lze členit do mnoha suboblastí, v nichž byly, prostřednictvím zobrazovacích metod, označeny a popsány výběrově selektivní neurony k různým aspektům vizuální scény. Příkladem může být oblast, tzv. fusiformní gyrus (lat. *gyrus fusiformis*), který hraje důležitou roli při rozpoznávání tváří a výrazů v obličeji (Kanwisher et al. 1997) nebo funkční okrsky v okcipito-temporálním kortexu, jejichž nejvyšší aktivita je zaznamenána při rozpoznávání písmen a čísel. (Hannagan et al. 2015)

I přes to, že funkce IT kortexu jsou nejvíce spojeny s ventrálním proudem, byly objeveny skupiny neuronů propojené s proudem dorzálním. Nejvyšší aktivita těchto buněk byla zaregistrována při rozpoznávání objektů spojené s vlastní manipulací, tedy při zapojení koordinace oko-ruka. (Šikl 2012, s. 186)

Tabulka 2 Souhrn neurálního zpracování viděného podnětu ve vizuálním kortexu

Korová oblast V1	Příjem a zpracovávání informací o orientaci, binokulární interakci, pohybu a barvě podnětu. Obsahuje 50 % monokulárních + 50 % binokulárních neuronů.
Korová oblast V2	Až 70 % binokulárních neuronů – zpracovávání relativní disparity, iluzorní kontury, vnímání textury podnětu.
Korová oblast V3	Zpracovávání binokulární disparity, pohybu, orientace, barev.
Korová oblast V4	Zpracovávání prostorové orientace, barev a rozpoznávání tvarů. Zaměření vizuální pozornosti.
Korová oblast V5/MT	Plynulost pohybů, vnímání hloubky prostoru, pohybová paralaxa.
Korová oblast MST	Zpracovávání rotujícího pohybu 3D podnětu, optický tok.
Korová oblast IT	Zpracovávání vysokého stupně komplexity obrazových podnětů, rozpoznávání různorodých objektů, tváří, písmen apod.

2.9 Teorie hierarchického uspořádání vizuálního kortexu

Významné rozdíly v povaze neuronů v jednotlivých vrstvách zrakové dráhy a vizuálního kortexu vedlo řadu neurovědců ke snaze popsat celkový hierarchický model vizuálního systému. Vzhledem k narůstající specifičnosti RP v jednotlivých postupujících úrovních zrakové dráhy, byla v 60. letech formulována hypotéza, která zapadala do výzkumných poznatků D. Hubela a T. Wiesela. Hypotéza spočívá v sériovém zapojení buněk a jednotlivých oblastí, kde dochází k postupné kombinaci jednodušších RP v nižších úrovních ve složitější, specializovanější buňky. Konečným stádiem by měla být skupina vysoce specializovaných neuronů reagujících na pouze jeden konkrétní podnět ve vizuální scéně. Hypotéza byla podpořena neurovědcem J. Lettvinem, který popsal takzvaný „babiččin neuron"; hypotetický neuron sloužící k určení jednoho specifického, smysluplného podnětu, kde jako příklad je uveden obraz babičky. Jedná se o poměrně kontroverzní hypotézu, která má však i v současné literatuře své příznivce, i když ne až v tak extrémním pojetí. (Gross 2002; Roy 2012)

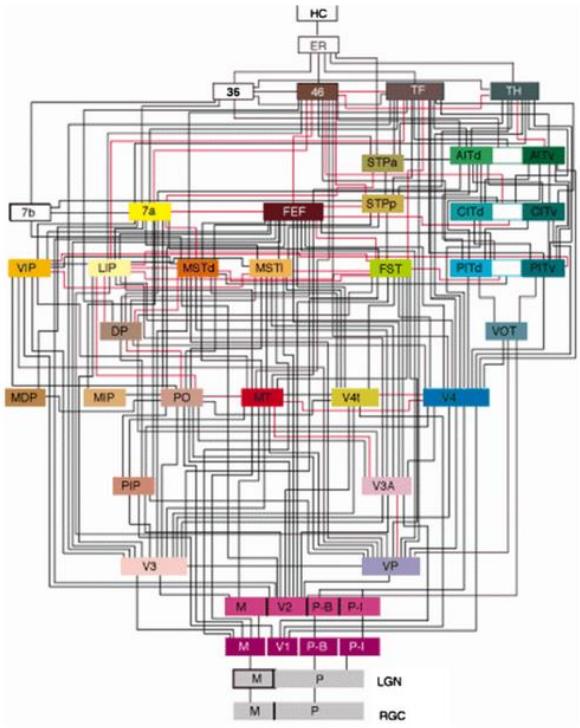
Základem další významné hypotézy je tzv. „*aktivace distribuované nervové sítě pro kódování obecných objektových vlastností*". (Tovée 1996, s. 125) Pro rozpoznání určitého podnětu dochází, na základě této teorie, k zapojení většího množství neuronů a vytvoření neuronové sítě v asociačním kortexu, kde spolu jednotlivé aktivované neurony nemusí ani sousedit. Vytváření neurálních sítí při vnímání určité objektové kategorie je v současné době zaznamenáváno prostřednictvím fMRI, která je schopna vyhodnotit topologii funkčních mozkových oblastí. I z daného důvodu je tato hypotéza skutečnosti blíže ve srovnání s hypotézou první. Řada vědeckých publikací navazuje na popis hierarchického uspořádání vizuálního kortexu neurovědců D. J. Fellemana a D. C. Van Essena, jejichž publikované schéma znázorňující intenzivní komunikaci mezi jednotlivými oblastmi vizuálního kortexu je zobrazeno na obr. 23. Vědci popisují kortikální model opět jako distribuovanou nervovou síť s rozsáhlým stupněm paralelního zpracování, jehož funkční propojení zahrnuje kombinace rozsáhlého množství vzestupných spojů a zpětných vazeb. Zpětné vazby pravděpodobně slouží k modulaci níže položených RP vyššími etážemi vizuálního kortexu, s cílem efektivnějšího zpracování pozorovaného podnětu. (Felleman a Van Essen 1991)

Synergickou interpretaci mozkových funkcí ve srovnání s tradiční hypotézou sériového zapojení jednotlivých buněk popisuje ve své publikaci také H. Haken. (Haken a Haken-Krell 1997, s. 19–20)

Tabulka 3 Srovnání tradiční hypotézy se synergickým propojením nervových buněk.

Tradiční hypotéza	**Synergické propojení nervových buněk**
Koncept jednotlivých buněk	Síť spolupracujících buněk
Babiččin neuron – řídící buňka	Neuronové společenství
Mozkové činnosti přísně lokalizované	Činnosti delokalizované – zaujímají široké oblasti mozku (vytváření nervových sítí)
Jasně lokalizované paměťové stopy – tzv. engramy	Rozdělení zpracovávání informací do několika oblastí mozku
Sekvenční zpracování informace (tzn. zpracování v předem určeném pořadí, „krok za krokem“)	Sekvenční i paralelní zpracování (současné zapojení velkého počtu buněk), včetně zpětně-vazebné stimulace

Z výše uvedeného vyplývá, že mechanismus kortikálního zapojení a zpracování senzorických funkcí není doposud dostatečně objasněn, i když se většina neurovědců přiklání spíše k synergickému propojení jednotlivých korových oblastí. Nedostatky jsou znatelné jak v oblasti určení přesného anatomického uspořádání, tak i funkčního propojení jednotlivých oblastí lidského mozku.



Obr. 23 Schéma zobrazující hierarchickou organizaci vizuálního systému makaka (Felleman a Van Essen 1991, s. 30)

ZÁVĚR

Předložená bakalářská práce shrnuje základní poznatky o anatomické organizaci a funkčním zpracování vizuální informace v průběhu zrakové dráhy, od subkortikálních oblastí až po nejvyšší gnostická korová centra. První úsek práce popisuje neuroanatomii zrakového systému od sítnice, až po rozdělení asociačního kortexu do ventrálního a dorzálního proudu, včetně členění do jednotlivých korových suboblastí. V druhém úseku jsou popisovány stejné oblasti, avšak z pohledu funkčních náležitostí, s čímž souvisí popis receptivních polí, jakožto stimulačních oblastí jednotlivých neuronů. Řada funkčních souvislostí doposud není zcela objasněna, a čím se dostáváme hlouběji do vyšších korových etáží, tím více informací je pouze hypotetických a vyžadují další vědecké zkoumání.

Vyšší pozornost práce je věnována organizaci a funkčním mechanizmům probíhajících v primárním vizuálním kortexu, jakožto vstupnímu milníku do vyšších asociačních korových oblastí. Jedná se totiž o jednu z nejvýznamnějších oblastí pro výslednou podobu zrakového vjemu. Zároveň zde, mimo jiné, dochází k prvotnímu propojení příchozích monokulárních signálů z obou očí, což je nezbytný počáteční proces pro vývoj jednoduchého binokulárního vidění. Vyšší korové etáže jsou popsány sice stručněji, ale za to jsou v jednotlivých kapitolách vystihnuty nejdůležitější a zároveň co možno nejaktuálnější informace. V úplném závěru je připojena kapitola popisující dvě hlavní teorie hierarchického uspořádání vizuálního kortexu. Na základě této kapitoly si můžeme potvrdit fakt, že vědecká polemika probíhá i při určení celkové organizace neurální sítě, nejen tedy v konkrétních kortikálních oblastech.

Porozumění neurofyziologickému podkladu vidění je zásadní pro pochopení funkce zrakového systému. Jelikož se zrakové vnímání projevuje v mnoha oborech lidské činnosti, je této oblasti věnována zvýšená pozornost nejen v lékařských odvětvích, ale v různorodých vědních disciplínách. Věřím, že předložený popis receptivních polí jednotlivých vizuálních etáží, tak může pomoci pochopit postupné zpracovávání viděného obrazu a činnosti složitých nervových procesů.

Použité zkratky

AIT – *anterior inferotemporal cortex*

CGL – *corpus geniculatum laterale*

CIT – central *inferotemporal cortex*

CNS – centrální nervová soustava

fMRI – funkční magnetická rezonance

IT – inferotemporal *cortex*

M-buňky/dráha – magnocelulární

MST – middle *superior temporal* (horní mediotemporální korová oblast)

MT – middle *temporal* (mediotemporální korová oblast)

P-buňky/dráha – parvocelulární

PIT – posterior *inferotemporal cortex*

RP – receptivní pole

RPE – retinální pigmentový epitel

V1 – primární zrakový kortex (striátová oblast)

V2 – sekundární vizuální kortex

V3-V5 – extrastriátové oblasti

Seznam použitých obrázků a tabulek

Obr. 1 Zrakový systém člověka, včetně zvýrazněné projekce vláken zrakového nervu z pravého a levého oka do mozkové kůry v okcipitálním laloku. Zdroj: (Šikl 2012, s. 68)

Obr. 2 Porovnání vizuálních korových oblastí mozku makaka a člověka. Zdroj: (Smith 2008)

Obr. 3 Vrstvy sítnice. Zdroj: ŠTEFELA, Jakub. Vrstvy sítnice. In: Úvod do centrální nervové soustavy [online]. [cit. 2019-03-04]. Dostupné z: http://www.cns.bluefile.cz/wp-content/uploads/2014/12/vrstvy-sitnice.png

Obr. 4 Stavba receptorových buněk sítnice. Zdroj: (Langmeier 2009)

Obr. 5 Vrstvy CGL včetně projekce nervových vláken po průchodu chiasmatem (Steinman et al. 2000, s. 241)

Obr. 6 Zobrazení oblasti V1 a V2. Zdroj: THE VARIOUS VISUAL CORTEXES. In: THE BRAIN FROM TOP TO BOTTOM [online]. [cit. 2019-01-02]. Dostupné z: http://thebrain.mcgill.ca/flash/d/d_02/d_02_cr/d_02_cr_vis/d_02_cr_vis_3b.jpg

Obr. 7 Schéma zobrazující organizaci přechodu signálu z CGL do jednotlivých vrstev oblasti V1. Zdroj: (Pfaff 2013, s. 660)

Obr. 8 Model dorzálního a ventrálního proudu (Šikl 2012, s. 75)

Obr. 9 Schéma dorzální a ventrální dráhy včetně vyznačení hlavních spojů mezi jednotlivými oblastmi (Kandel et al. 2000)

Obr. 10 Schéma RP na sítnici. Zdroj: DUBOVÝ, Petr. Schématické uspořádání spojení bipolárního neuronu a horizontální buňky v R-C a v receptivním okolí. In: *MUNI* [online]. [cit.2018-11-12]. Dostupné z: https://is.muni.cz/el/1411/jaro2011/VSNV041p/13542700/10_Zrakova_draha.pdf

Obr. 11 Zpracování vizuální informace v sítnici. Zdroj: (Kittnar 2011, s. 647)

Obr. 12 Receptivní pole gangliových buněk s ON – a OFF centrem. Zdroj: (Šikl 2012, s. 60)

Obr. 13 Receptivní pole gangliových buněk s jednoduchou oponencí. Zdroj: (Smith 2008, s. 349)

Obr. 14 Receptivní pole jednoduchých buněk primárního zrakového kortexu. Zdroj: (Kandel et al. 2000, s. 535)

Obr. 15 Reakce jednoduché nervové buňky v oblasti V1 po stimulaci podnětem o různé orientaci. Zdroj: (Šikl 2012, s. 70)

Obr. 16 Tři odlišné typy reakce RP komplexních buněk V1. Schémata dle D. Hubela a T. Wiesela. Zdroj: (Martinez a Alonso 2003)

Obr. 17 Schématické znázornění odpovědí end-stopped buněk v oblasti V1. Zdroj: (Simos 2001, s. 85)

Obr. 18 Ice-cube model – znázornění sloupců s preferovanou orientací a oční dominancí. Zdroj: SCHMOLESKY, Matthew. Orientation and ocular dominance columns. In: *Webvision: The Organization of the Retina and Visual System* [online]. Moran Eye Center

[cit. 2018-03-01]. Dostupné z:
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK11530/pdf/Bookshelf_NBK11530.pdf

Obr. 19 Schéma rozložení blobů ve vrstvách V1. Zdroj: Physiology of the Striate Cortex. In: *The Central Visual System: The Organization of the Retina and Visual System* [online]. University of Cyprus, 2017 [cit. 2018-03-02]. Dostupné z:
http://www.eng.ucy.ac.cy/cpitris/courses/ECE471/presentations/English/Lecture%209.pdf

Obr. 20 Iso-orientační sloupce s pinwheel-like strukturou. Zdroj: (Kandel et al. 2000, s. 538)

Obr. 21 Propojení signálů mezi V1 a V2 včetně znázornění zpětné vazby mezi pulvinarem a CGL. (Roe 2003, s. 114)

Obr. 22 Procentuální zastoupení neuronů vybraných korových oblastí CNS, reagujících na podněty o určité barvě, disparitě, směrové specifitě a orientaci. (Šikl 2012, s. 73)

Obr. 23 Schéma zobrazující hierarchickou organizaci vizuálního systému makaka (Felleman a Van Essen 1991, s. 30)

Tabulka 1 Základní rozdílové vlastnosti mezi ventrální a dorzální dráhou 24

Tabulka 2 Souhrn neurálního zpracování viděného podnětu ve vizuálním kortexu 47

Tabulka 3 Srovnání tradiční hypotézy se synergickým propojením nervových buněk. 49

Seznam použité literatury

BAIZER, J. S., 1982. Receptive field properties of V3 neurons in monkey. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*. **23**(1), 87–95. ISSN 0146-0404.

BESHARSE, Joseph C., Reza DANA a Darlene A. DARTT, ed., 2010. *Encyclopedia of the eye. Vol. 2, D-L*. Amsterdam: Elsevier/Academic Press. ISBN 978-0-12-374198-1.

BINDER, Marc D., Nobutaka HIROKAWA a Uwe WINDHORST, ed., 2009. *Encyclopedia of neuroscience. Volume 4: N-R*. Berlin: Springer. ISBN 978-3-540-23735-8.

BONHOEFFER, Tobias a Amiram GRINVALD, 1991. Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns. *Nature* [online]. **353**(6343), 429 [vid. 2019-02-05]. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/353429a0

BORN, Richard T. a David C. BRADLEY, 2005. Structure and function of visual area mt. *Annual Review of Neuroscience* [online]. **28**(1), 157–189 [vid. 2019-03-08]. ISSN 0147-006X. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.neuro.26.041002.131052

CURCIO, C. a, k r Sloan, r e Kalina a a e Hendrickson, 1990. Human photoreceptor topography. *The Journal Of Comparative Neurology*. **292**(4), 497–523. ISSN 0021-9967.

DESIMONE, Robert a Leslie G. UNGERLEIDER, 1986. Multiple visual areas in the caudal superior temporal sulcus of the macaque. *The Journal of Comparative Neurology* [online]. **248**(2), 164–189 [vid. 2019-03-11]. ISSN 0021-9967, 1096-9861. Dostupné z: doi:10.1002/cne.902480203

EL-SHAMAYLEH, Yasmine a J. Anthony MOVSHON, 2011. Neuronal Responses to Texture-Defined Form in Macaque Visual Area V2. *Journal of Neuroscience* [online]. **31**(23), 8543–8555 [vid. 2019-03-03]. ISSN 0270-6474, 1529-2401. Dostupné z: doi:10.1523/JNEUROSCI.5974-10.2011

EULER, Thomas, Silke HAVERKAMP, Timm SCHUBERT a Tom BADEN, 2014. Retinal bipolar cells: elementary building blocks of vision. *Nature Reviews Neuroscience* [online]. **15**(8), 507–519 [vid. 2018-10-09]. ISSN 1471003X. Dostupné z: doi:10.1038/nrn3783

FELLEMAN, D. J. a D. C. VAN ESSEN, 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*. **1**(1), 1–47. ISSN 1047-3211.

GATTASS, R a C G GROSS, 1981. Visual topography of striate projection zone (MT) in posterior superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology* [online]. **46**(3), 621–638 [vid. 2019-03-08]. ISSN 0022-3077. Dostupné z: doi:10.1152/jn.1981.46.3.621

GROSS, Charles G., 1973. Inferotemporal cortex and vision. In: *Progress in Physiological Psychology* [online]. New York: Academic Press, Vol. 5, s. 77–123. ISBN 978-1-4831-1202-2. Dostupné z: https://www.princeton.edu/~cggross/Prog_Phys_Psy_73.pdf

GROSS, Charles G., 2002. Genealogy of the “Grandmother Cell”. *The Neuroscientist* [online]. **8**(5), 512–518 [vid. 2019-03-15]. ISSN 1073-8584, 1089-4098. Dostupné z: doi:10.1177/107385802237175

HAKEN, Hermann a Maria HAKEN-KRELL, 1997. *Gehirn und Verhalten. Unser Kopf arbeitet anders als wir denken.* Stuttgart: DVA. ISBN 3-421-02774-9.

HANNAGAN, Thomas, Amir AMEDI, Laurent COHEN, Ghislaine DEHAENE-LAMBERTZ a Stanislas DEHAENE, 2015. Origins of the specialization for letters and numbers in ventral occipitotemporal cortex. *Trends in Cognitive Sciences* [online]. **19**(7), 374–382 [vid. 2019-03-11]. ISSN 13646613. Dostupné z: doi:10.1016/j.tics.2015.05.006

HARTLINE, H. K., 1938. THE RESPONSE OF SINGLE OPTIC NERVE FIBERS OF THE VERTEBRATE EYE TO ILLUMINATION OF THE RETINA. *American Journal of Physiology-Legacy Content* [online]. **121**(2), 400–415 [vid. 2018-10-01]. ISSN 0002-9513. Dostupné z: doi:10.1152/ajplegacy.1938.121.2.400

HARTLINE, H. K., 1940. THE RECEPTIVE FIELDS OF OPTIC NERVE FIBERS. *American Journal of Physiology-Legacy Content* [online]. **130**(4), 690–699 [vid. 2018-11-03]. ISSN 0002-9513. Dostupné z: doi:10.1152/ajplegacy.1940.130.4.690

HECHT, Heiko a Geert SAVELSBERGH, 2004. *Time-to-Contact*. B.m.: Elsevier. ISBN 978-0-444-51045-7.

HORNOVÁ, Jara, 2011. *Oční propedeutika*. 1. vyd. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-4087-4.

HOWARD, Ian P. a Brian J. ROGERS, 2012. *Perceiving in Depth, Volume 2: Stereoscopic Vision*. B.m.: Oxford University Press, USA. ISBN 978-0-19-976415-0.

HUBEL, D. H. a T. N. WIESEL, 1962. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *The Journal of Physiology* [online]. **160**(1), 106-154.2 [vid. 2019-01-16]. ISSN 0022-3751. Dostupné z: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1359523/

KAAS, Jon H. a David C. LYON, 2001. Chapter 18 Visual cortex organization in primates: theories of V3 and adjoining visual areas. In: *Progress in Brain Research* [online]. B.m.: Elsevier, s. 285–295 [vid. 2019-03-05]. ISBN 978-0-444-50586-6. Dostupné z: doi:10.1016/S0079-6123(01)34019-0

KANDEL, Eric R., James H. SCHWARTZ a Thomas M. JESSELL, ed., 2000. *Principles of neural science*. 4th ed. New York: McGraw-Hill. International Edition. ISBN 978-0-07-112000-5.

KANWISHER, Nancy, Josh MCDERMOTT a Marvin M. CHUN, 1997. The Fusiform Face Area: A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception. *Journal of Neuroscience* [online]. **17**(11), 4302–4311 [vid. 2019-03-11]. ISSN 0270-6474, 1529-2401. Dostupné z: doi:10.1523/JNEUROSCI.17-11-04302.1997

KIM, Tahnbee, Florentina SOTO a Daniel KERSCHENSTEINER, 2015. An excitatory amacrine cell detects object motion and provides feature-selective input to ganglion cells in

the mouse retina. *eLife* [online]. **4**, e08025 [vid. 2019-01-15]. ISSN 2050-084X. Dostupné z: doi:10.7554/eLife.08025

KITTNAR, Otomar, 2011. *Lékařská fyziologie*. 1. vyd. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3068-4.

KOLB, Helga, Ralph NELSON a Andrew MARIANI, 1981. Amacrine cells, bipolar cells and ganglion cells of the cat retina: A Golgi study. *Vision Research* [online]. **21**(7), 1081–1114 [vid. 2018-10-29]. ISSN 00426989. Dostupné z: doi:10.1016/0042-6989(81)90013-4

KOUKOLÍK, František, 2012. *Lidský mozek*. 3., přeprac. a dopl. vyd. Praha: Galén. ISBN 978-80-7262-771-4.

KUCHYNKA, Pavel, 2007. *Oční lékařství*. 1.vyd. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-1163-8.

LANGMEIER, Miloš, 2009. *Základy lékařské fyziologie*. 1. vyd. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-2526-0.

LAYCOCK, Robin, D.P. CREWTHER a S.G. CREWTHER, 2008. The advantage in being magnocellular: A few more remarks on attention and the magnocellular system. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* [online]. **32**(8), 1409–1415 [vid. 2019-02-07]. ISSN 0149-7634. Dostupné z: doi:10.1016/j.neubiorev.2008.04.008

LIVINGSTONE, Ms a Dh HUBEL, 1987. Connections between layer 4B of area 17 and the thick cytochrome oxidase stripes of area 18 in the squirrel monkey. *The Journal of Neuroscience* [online]. **7**(11), 3371–3377 [vid. 2019-02-07]. ISSN 0270-6474, 1529-2401. Dostupné z: doi:10.1523/JNEUROSCI.07-11-03371.1987

LÓPEZ-ARANDA, Manuel F., Juan F. LÓPEZ-TÉLLEZ, Irene NAVARRO-LOBATO, Mariam MASMUDI-MARTÍN, Antonia GUTIÉRREZ a Zafar U. KHAN, 2009. Role of Layer 6 of V2 Visual Cortex in Object-Recognition Memory. *Science* [online]. **325**(5936), 87–89 [vid. 2019-03-02]. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1170869

MARTINEZ, Luis M. a Jose-Manuel ALONSO, 2003. COMPLEX RECEPTIVE FIELDS IN PRIMARY VISUAL CORTEX. *The Neuroscientist : a review journal bringing neurobiology, neurology and psychiatry* [online]. **9**(5), 317–331 [vid. 2019-01-16]. ISSN 1073-8584. Dostupné z: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2556291/

MYSLIVEČEK, Jaromír, 2009. *Základy neurověd*. 2., rozš. a přeprac. vyd. Praha: Triton. ISBN 978-80-7387-088-1.

NORMAN, Joel, 2001. Two visual systems and two theories of perception: An attempt to reconcile the constructivist and ecological approaches. *Behavioral and Brain Sciences* [online]. **25**(01) [vid. 2019-03-02]. ISSN 0140-525X, 1469-1825. Dostupné z: doi:10.1017/S0140525X0200002X

PETROVICKÝ, Pavel, 2008. *Klinická neuroanatomie CNS s aplikovanou neurologií a neurochirurgií*. 1. vyd. Praha: Triton. ISBN 978-80-7387-039-3.

PFAFF, Donald W., ed., 2013. *Neuroscience in the 21st century: from basic to clinical. Volume 2*. New York: Springer. ISBN 978-1-4614-1996-9.

POPELKA, Stanislav, 2018. *Eye-tracking (nejen) v kognitivní kartografii. Praktický průvodce tvorbou a vyhodnocením experimentu*. B.m.: Univerzita Palackého v Olomouci. ISBN 978-80-244-5314-9.

RAIGUEL, S., M. M. VAN HULLE, D. K. XIAO, V. L. MARCAR, L. LAGAE a G. A. ORBAN, 1997. Size and shape of receptive fields in the medial superior temporal area (MST) of the macaque. *Neuroreport*. **8**(12), 2803–2808. ISSN 0959-4965.

RAUSS, Karsten a Gilles POURTOIS, 2013. What is Bottom-Up and What is Top-Down in Predictive Coding? *Frontiers in Psychology* [online]. **4** [vid. 2019-03-07]. ISSN 1664-1078. Dostupné z: doi:10.3389/fpsyg.2013.00276

ROE, Anna W., 2003. Modular Complexity of Area V2 in the Macaque Monkey. In: *The Primate Visual System* [online]. B.m.: CRC Press. ISBN 978-0-203-50759-9. Dostupné z: https://pdfs.semanticscholar.org/27a2/c816e58f3a002a9b3d4fe64c1df85d948ae8.pdf

ROKYTA, Richard, 2015. *Fyziologie a patologická fyziologie: pro klinickou praxi*. 1. vydání. Praha: Grada Publishing. ISBN 978-80-247-4867-2.

ROY, Asim, 2012. A theory of the brain: localist representation is used widely in the brain. *Frontiers in Psychology* [online]. **3** [vid. 2019-03-15]. ISSN 1664-1078. Dostupné z: doi:10.3389/fpsyg.2012.00551

ŘEHÁK, Jiří a Matúš REHÁK, 2011. *Venózní okluze sítnice*. 1. vyd. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3480-4.

SILBERNAGL, Stefan, Agamemnon DESPOPOULOS a Otomar KITTNAR, 2016. *Atlas fyziologie člověka: 201 barevných tabulí*. Překlad 8. německého vydání. Praha: Grada Publishing. ISBN 978-80-247-4271-7.

SILVERTHORN, Dee Unglaub, 2010. *Human physiology: an integrated approach*. San Francisco: Pearson Education. ISBN 978-0-321-54138-3.

SIMOS, P. G., 2001. *Vision in the Brain*. B.m.: CRC Press. ISBN 978-90-265-1814-0.

SKORKOVSKÁ K. a SKORKOVSKÁ Š., 2015. VNITŘNĚ FOTOSENZITIVNÍ GANGLIOVÉ BUŇKY SÍTNICE. *Česká a slovenská oftalmologie* [online]. **71,2015**(3), 144–149. ISSN 1805-4447. Dostupné z: https://www.prolekare.cz/casopisy/ceska-slovenska-oftalmologie/2015-3/vnitrne-fotosenzitivni-gangliove-bunky-sitnice-52688/download?hl=cs

SMITH, C. U. M., 2008. *Biology of sensory systems*. 2nd ed. Chichester ; Hoboken, N.J: Wiley-Blackwell. ISBN 978-0-470-51862-5.

STANDRING, Susan, 2015. *Gray's Anatomy E-Book: The Anatomical Basis of Clinical Practice*. B.m.: Elsevier Health Sciences. ISBN 978-0-7020-6851-5.

STEINMAN, Scott B., Barbara A. STEINMAN a Ralph Philip GARZIA, 2000. *Foundations of binocular vision: a clinical perspective*. New York: The McGraw-Hill Companies. ISBN 978-0-8385-2670-5.

STIDWILL, David a R. FLETCHER, 2011. *Normal binocular vision: theory, investigation and practical aspects*. First published. Chichester: Wiley-Blackwell. ISBN 978-1-4051-9250-7.

SYNEK, Svatopluk a Šárka SKORKOVSKÁ, 2014. *Fyziologie oka a vidění*. 2., doplněné a přepracované vydání. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3992-2.

ŠIKL, Radovan, 2012. *Zrakové vnímání*. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3029-5.

THOMAS, O. M., B. G. CUMMING a A. J. PARKER, 2002. A specialization for relative disparity in V2. *Nature Neuroscience* [online]. **5**(5), 472–478. ISSN 1097-6256. Dostupné z: doi:10.1038/nn837

TOVÉE, Martin J., 1996. *An Introduction to the Visual System*. B.m.: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-48339-1.

TROJAN, Stanislav, 2003. *Lékařská fyziologie*. 4. přeprac. a dopl. vyd. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-0512-5.

VAN ESSEN, DC, CH ANDERSON a DJ FELLEMAN, 1992. Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science* [online]. **255**(5043), 419. Dostupné z: doi:10.1126/science.1734518

VESELÝ, Petr, Svatopluk SYNEK a univerzita MASARYKOVA, 2012. *Porovnání a spolehlivost vyšetření zrakové ostrosti na optotypu logMAR ETDRS a Snellen celořádkovou a interpolační metodou*. B.m. b.n.

WONG-RILEY, Margaret, 1979. Changes in the visual system of monocularly sutured or enucleated cats demonstrable with cytochrome oxidase histochemistry. *Brain Research* [online]. **171**(1), 11–28 [vid. 2019-02-07]. ISSN 0006-8993. Dostupné z: doi:10.1016/0006-8993(79)90728-5

YONEHARA, Keisuke, Hiroshi ISHIKANE, Hiraki SAKUTA, Takafumi SHINTANI, Kayo NAKAMURA-YONEHARA, Nilton L. KAMIJI, Shiro USUI a Masaharu NODA, 2009. Identification of Retinal Ganglion Cells and Their Projections Involved in Central Transmission of Information about Upward and Downward Image Motion. *PLOS ONE* [online]. **4**(1), e4320 [vid. 2019-01-15]. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0004320

YOUNG, R. W., 1971. THE RENEWAL OF ROD AND CONE OUTER SEGMENTS IN THE RHESUS MONKEY. *The Journal of Cell Biology* [online]. **49**(2), 303–318 [vid. 2018-11-13]. ISSN 0021-9525, 1540-8140. Dostupné z: doi:10.1083/jcb.49.2.303