

Opazanje boja, oblika, dubine i kretanja i ustrojstvo asocijacijskih vidnih polja moždane kore

Vid je konstruktivni, stvaralački proces

Tijekom “prevođenja” slike predmeta na mrežnici u neuralne signale (= tijekom svjetlosne aktivacije mozaika fotoreceptora), velik dio informacija sadržanih u vidnom prizoru se odmah izgubi. Primjerice, precizni spektralni sastav upadnog svjetla neizbježno se “iskrivi” već zbog jednostavne činjenice da mrežnica sadrži samo tri vrste čunjića, a svaki čunjić ima široku spektralnu osjetljivost iako najbolje reagira na svjetlo točno određene valne duljine. Pa ipak, još uvijek vrlo uspješno razlikujemo i prepoznajemo boje, oblike, usmjerenost, kretanje i prostorne odnose gledanih predmeta. Vid je proces stvaralačkog rekonstruiranja trodimenzionalne strukture i svojstava vanjskog svijeta, što se temelji na tumačenju osjetnih podataka sadržanih u dvodimenzionalnoj slici vidnog prizora na mrežnici.

Povezujući informacije iz različitih vrsta i skupina fotoreceptora na različite načine, neuroni mrežnice i ostalih postaja vidnog sustava postaju odabirno osjetljivi na specifična prostorna, vremenska i/ili kromatska obilježja točno određenog dijela vidnog prizora – neuralna 3D-reprezentacija vidnog prizora bitno se razlikuje od jednostavnog fizičkog opisa 2D-slike vidnog prizora na mrežnici.

U vidnom putu i sustavu postoje usporedni kanali za obradu informacija, a različita područja asocijacijske vidne moždane kore obrađuju različite vrste vidnih informacija. Ovo poglavlje obrađuje ustrojstvo i razdiobu funkcija dva velika usporedna puta, tj. vidna sustava: M-puta (što se u asocijacijskim područjima moždane kore nastavlja u dorzalni parijetalni sustav) i P-puta (što se u asocijacijskim područjima moždane kore nastavlja u ventralni temporalni sustav).

Tri ključna svojstva atributa boje su ton, jarkost i zasićenost, a opazanje boja se temelji na konstantnosti boja, oponentnosti boja i istodobnom kontrastu boja

Fizičkom parametru valne duljine odgovara psihološki atribut tona boje, intenzitetu odgovara atribut jarkosti boje, a spektralnoj čistoći odgovara atribut zasićenosti boje

Ono što opažamo kao boju određeno je s tri fizička parametra: valnom duljinom, spektralnom čistoćom (homogenošću) i intenzitetom upadnog svjetla što doprinosi do mrežnice. Međutim, *osjet boje je subjektivno, psihološko iskustvo* – boje nisu inherentna svojstva prirodnih predmeta i površina. Svjetlost što se od okolnih predmeta reflektira na mrežnicu gotovo uvijek je smjesa valnih duljina, a dominantna reflektirana valna duljina određuje subjektivni atribut tona boje. To također jasno ukazuje da je boja psihološka kategorija – svjetlost reflektirana s dvije obojene površine može imati krajnje različit spektralni sastav, no ako je dominantna valna duljina reflektirane svjetlosti u oba slučaja ista, opažamo dvije jednako obojene površine! Tri

subjektivne psihološke dimenzije atributa boje su: ton, jarkost i zasićenost.

Ton boje je ono što u svakodnevnom govoru zapravo nazivamo bojom (crveno, zeleno, plavo, itd.), pa zbog jednostavnosti tako i dalje pišemo u tekstu. No, u engleskom jeziku se to lijepo razlikuje: boja = color, a hue = ton boje. Općenito, boja se mijenja u ovisnosti o fizičkom parametru valne duljine (spektralnog sastava) upadne svjetlosti.

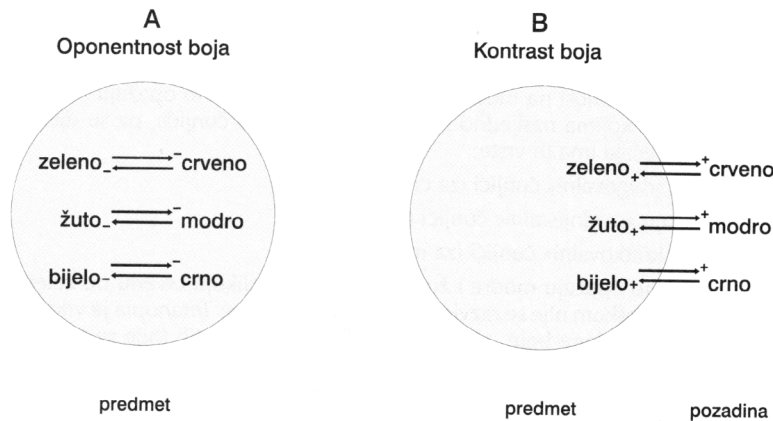
Jarkost boje (u običnom govoru često “svjetlina” ili “žarkost” nasuprot “zagasitosti”) je razmjerna fizičkom parametru intenziteta upadne svjetlosti. No, neke boje (npr. žuta) djeluju jarkije od drugih boja iste luminancije (intenziteta svjetlosti). Točnije, kad se pojača intenzitet svjetla valnih duljina što odgovaraju žuto-crvenom i žutozelenom dijelu vidljivog spektra, odgovarajuće boje neće samo izgledati jarkije nego poprimaju i žučkasti ton. Slično tome, modre i modroljubičaste boje poprimaju plavkast ton kad se poveća intenzitet svjetlosti odgovarajućih valnih duljina. Ta promjena tona boje, što se odvija kao funkcija intenziteta svjetlosti, je **Bezold-Brückeov pomak**.

Zasićenost (= saturacija, “punoća” boje) boje je razmjerna fizičkom parametru spektralne čistoće (spektralne homogenosti – monokromatsko svjetlo) upadne svjetlosti. Primjerice, monokromatska svjetlost valne duljine 510 nm je spektralno čista (homogena) i opažamo je kao vrlo zasićenu zelenu boju. No, ako intenzitet te monokromatske svjetlosti ostaje postojan, a postupno dodajemo druge valne duljine, zasićenost se smanjuje i zelena boja se pretvara u sivkastu. Dakle, dodavanje drugih valnih duljina (ili pak bijele svjetlosti, što sadrži sve valne duljine vidljivog spektra!) smanjuje spektralnu čistoću upadne svjetlosti, pa opažena boja izgleda “izbljedjelo, isprano” – boja postaje manje zasićena. Primjerice, kad monokromatskom crvenom svjetlu primiješamo bijelu svjetlost, opažamo ružičastu boju – a to je jednostavno manje zasićena crvena boja. U praktičnom životu (npr. u tiskarstvu), smanjivanje zasićenosti se obično opisuje kao postupno dodavanje sve veće količine sive boje nekoj drugoj boji, tj. kao “razrjeđivanje” neke boje sivom bojom.

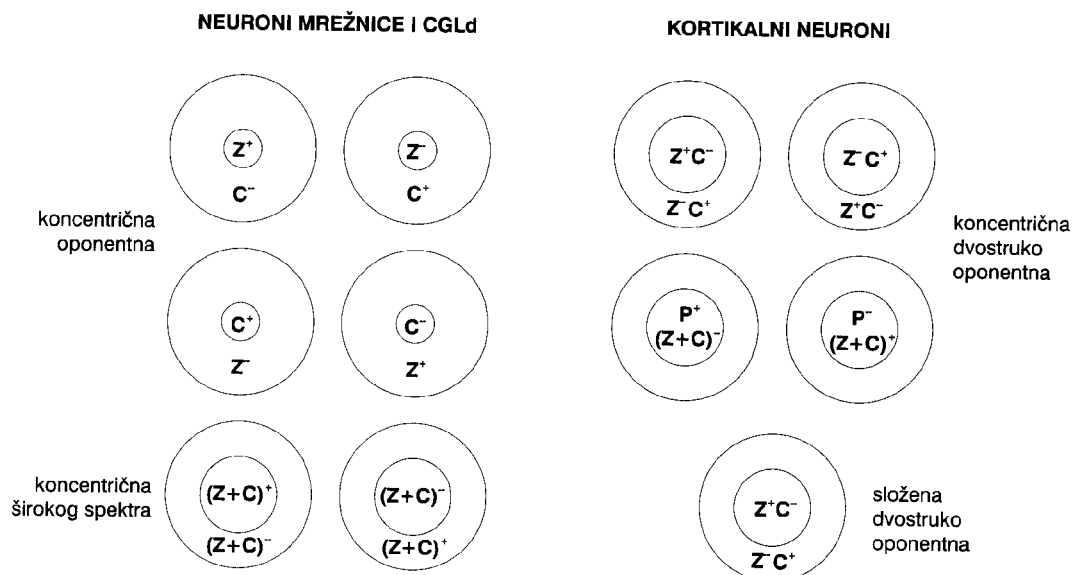
Young-Helmholzova trikromatska teorija i Heringova teorija oponentnih procesa se međusobno nadopunjuju

Dvije podjednako utjecajne teorije objašnjavaju mehanizme opazanja i razlikovanja boja. Prvu teoriju je još 1801. godine postavio Thomas Young, a dopunio i razradio 1866. godine Hermann von Helmholtz. To je **Young-Helmholzova trikromatska teorija**. No, Ewald Hering je 1878. predložio svoju **teoriju oponentnih procesa**.

Prema Young-Helmholzovoj teoriji, opazanje boja je omogućeno relativnom aktivnošću tri vrste čunjića, pri čemu je svaka vrsta čunjića osjetljiva na jednu od 3 primarne boje (modro, zeleno i crveno). Teorija se isprva temeljila na zapažanju da se svaka boja može dobiti miješanjem tri primarne boje u odgovarajućim omjerima. No, 1964.



Slika 29-2. Oponentnost boja i kontrast boja. **A.** Kad dolaze iz iste točke u prostoru, tj. kad predmet zrači svjetlost obaju valnih duljina, tri para boja su antagonistička (jedna drugu potire) i oblikuju tri para oponentnih boja: crveno-zeleno, žuto-modro i bijelo-crno. Takvi oponentni procesi su nazočni u neuronskim sustavima mrežnice i CGLd (gdje neuroni imaju samo kolor-oponentna receptivna polja). **B.** Na razini moždane kore (gdje su dvostruko-oponentne stanice), oponentni parovi boja djeluju sinergistički i tako potpomažu uočavanje granice lika i pozadine. Za pojedinosti vidi tekst.



Slika 29-3. Neuronni mrežnice, CGLd i moždane kore, što odabirno reagiraju na boje, imaju koncentrična receptivna polja s antagonističkim središtem i okružjem. No, dok neuroni mrežnice i CGLd imaju samo koncentrična oponentna receptivna polja, kortikalni neuroni imaju koncentrična dvostruko oponentna i složena dvostruko oponentna receptivna polja. Koncentrična receptivna polja širokog spektra služe akromatskom vidu. Za pojedinosti vidi tekst.

George Wald je konačno izravno dokazao da zbilja postoje tri vrste čunjića s tri vrste ftopigmenta, te da njihovi maksimalni spektri apsorpcije odgovaraju valnim duljinama za modro, zeleno i narančasto-crveno. Dakle, prema toj teoriji osjet crvenog nastaje zbog snažne ekscitacije "crvenih" čunjića uz istodobnu slabu (ili nikakvu) ekscitaciju zelenih i modrih čunjića. Isto vrijedi i za preostale dvije primarne boje, a sve ostale tonove boja objašnjava se proporcionalnom aktivacijom kombinacije sve tri vrste čunjića.

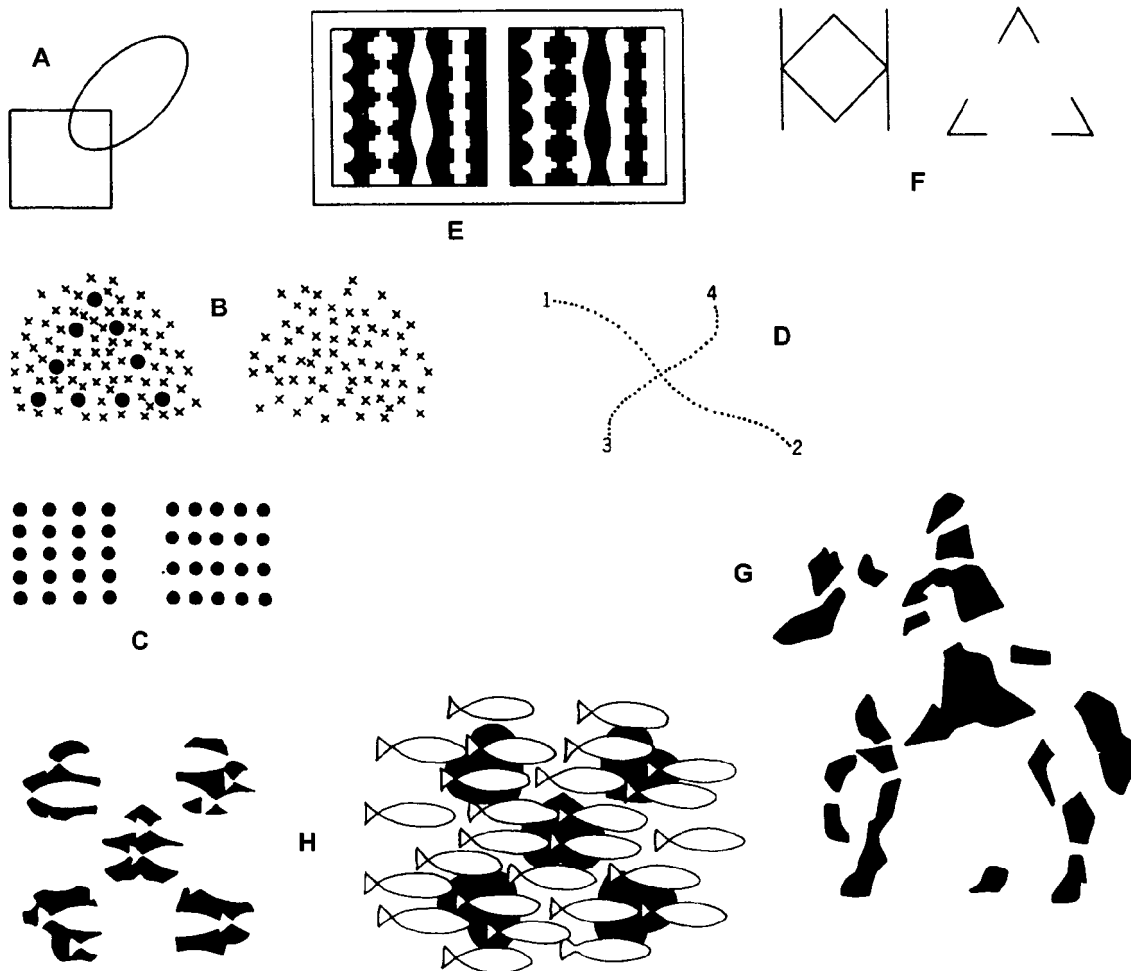
Prema Heringovoj teoriji, opažanje boja se temelji ne samo na postojanju tri vrste čunjića, nego i na tri retinalna procesa, što na suprotstavljene načine (oponentno) odgovaraju na tri para komplementarnih boja: crveno-zeleno, modro-žuto te crno-bijelo. Stoga je to teorija oponentnih procesa. Naime, teorija pretpostavlja da svaki čunjić može na podražaj odgovoriti tek na dva moguća i uzajamno suprotstavljena (oponentna) načina: podraži ga ili

crveno ili zeleno, ili modro ili žuto (ali ga ne mogu podražiti i crveno i zeleno, ili pak i modro i žuto). Kasnijim pokusima na majmunima je pokazano da je i ta teorija točna.

Ganglijske stanice mrežnice dijele se (na temelju osjetljivosti na boju) u dvije skupine:

- Stanice oponentne za crveno-zeleno (ekscitira ih crveno, a inhibira zeleno svjetlo ili obrnuto);
- Stanice oponentne za modro-žuto svjetlo (ekscitira ih modro, a inhibira žuto svjetlo ili obrnuto).

Objе teorije omogućuju bolje razumijevanje mehanizama percepcije i razlikovanja boja, pa se nadopunjuju. Pritom Young-Helmholzova teorija uspješno tumači zbivanja na razini fotoreceptora i mrežnice, a Heringova teorija uspješnije tumači procese na razini moždane kore. Mozak nekako boju predmeta proračunava na temelju usporedbe razlika u stupnju aktivacije tri vrste čunjića u svakom pojedinačnom slučaju.



Slika 29-4. Primjeri za tumačenje Gestalt načela grupiranja. **A.** Načelo jednostavnosti. **B.** Načelo sličnosti. **C.** Načelo blizine. **D.** Načelo dobrog nastavljanja. **E.** Načelo simetrije. **F i G.** Načelo zatvaranja. **H.** Primjer skupnog djelovanja načela zatvaranja i načela dobrog nastavljanja. Za pojedinosti vidi tekst.

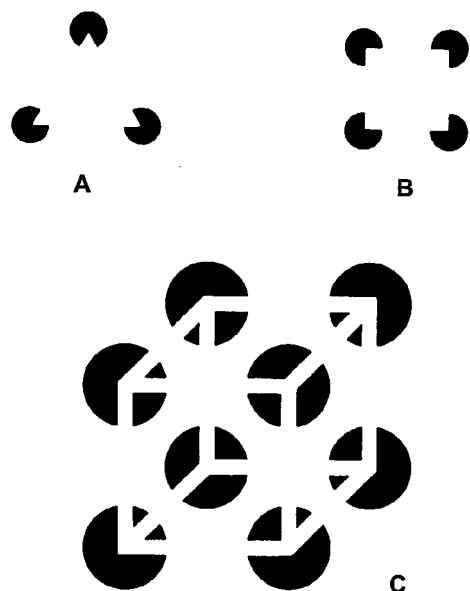
Opažanje boja se temelji na konstantnosti boja, oponentnosti boja i istodobnom kontrastu boja

Trikromatskom teorijom se mogu objasniti mnoge stvari o percepciji boja. Primjerice, smjesu zelenog i crvenog vidimo kao žuto, a smjesu zelenog, crvenog i modrog vidimo kao bijelo. No, neke pojave uspijeva objasniti samo Heringova teorija oponentnih procesa. Na primjer, neke kombinacije boja (crvenkastozelenu, plavkastožutu) jednostavno nikad ne opažamo, dok druge (npr. crvenkastožuta = narančasta; zelenkastožuta; plavocrvena = cijan) opažamo vrlo lako. Riječ je o pojavi **oponentnosti boja**, tj. uzajamnog opažajnog isključivanja nekih boja (sl. 29-2). Upravo na temelju te pojave je Hering postavio teoriju oponentnih procesa, jer je pretpostavio da su tri navedena oponentna para primarnih boja u mrežnici predstavljeni kao tri neuralna sustava oponentna za boje. Primjerice, crveno-zeleni sustav crvena boja ekscitira, a zelena inhibira. Ako ga podražuje jednaka količina crvenog i zelenog svjetla, sustav ne reagira.

U mrežnici majmuna i čovjeka, ganglijske stanice razvrstavamo u nekoliko funkcionalnih skupina na temelju njihovog odnosa s tri vrste čunjića (sl. 29-3). **Koncentrične stanice širokog spektra** imaju koncentrična receptivna polja s ON/OFF središtem i OFF/ON okružjem. No, i središte i okružje primaju informacije i iz zelenih i iz crvenih čunjića. Stoga su to stanice širokog spektra (= akromatske) i

reagiraju na kontrast jarkosti (svjetla što pada na njihovo središte i okružje), a ne na kontrast boja (dakle, te bi stanice odgovarale Heringovom sustavu oponentnosti crno-bijelo, tj. tama-svjetlost). Druga vrsta ganglijskih stanica, **koncentrične kolor-oponentne stanice**, reagiraju na kontrast boja. Njihova receptivna polja su također koncentrična, no pritom vrijedi ovakav antagonizam: ako središte takvih stanica prima podražaj od crvenih čunjića, onda njihovo okružje prima podražaj od zelenih čunjića i obrnuto (sl. 29-3). Dakle, takve stanice odgovaraju Heringovom sustavu oponentnosti crveno-zelenu. Pritom stanice s crvenim ON-središtem i zelenim OFF-okružjem najbolje reagiraju na crvenu boju, dok stanice sa zelenim ON-središtem i crvenim OFF-okružjem najbolje reagiraju na zelenu boju. Te stanice, naravno, dobro reagiraju i na akromatski kontrast jarkosti (jer crveni i zeleni čunjići podjednako dobro reagiraju na bijelo svjetlo). Napokon, informacije od modrih čunjića prenose se na treću vrstu ganglijskih stanica – **koekstenzivne oponentne stanice**, u čijem su koncentričnom receptivnom polju modri čunjići povezani s ON-središtem, dok je OFF-okružje povezano i s crvenim i sa zelenim čunjićima (ili obrnuto). Sve ganglijske stanice mrežnice što reagiraju na boje ubijek su P-stanice. P-stanice su početna postaja P-sustava, što mozgu donosi informacije i o kontrastu jarkosti i o kontrastu boja. M-stanice (i M-sustav) uključene su jedino u akromatski vid.

U primarnoj vidnoj moždanoj kori (ali i u nekim asocijacijskom vidnim poljima) također postoje neuroni što odabirno reagiraju na boje. No, ti kortikalni neuroni primaju konvergentni ulaz iz kolor-oponentnih stanica mrežnice i CGLd, pa stoga poprimaju nova funkcionalna svojstva. To su **dvostruko-oponentne stanice**. I te stanice imaju koncentrična receptivna polja s ON-središtem i OFF-okružjem (ili obrnuto), no pritom i središte i okružje primaju antagonistički ulaz iz po dvije vrste čunjića (sl. 29-3). Primjerice, crveni čunjići ekscitiraju ON-središte i inhibiraju OFF-okružje, dok zeleni čunjići istodobno inhibiraju ON-središte i ekscitiraju OFF-okružje. Takvi neuroni stoga najbolje reagiraju na crvene mrlje (što padaju na crveno ON-središte) smještene na zelenoj pozadini (što osvjetljava zeleno OFF-okružje). Osim dvostruko oponentnih stanica za koje je najbolji podražaj crvena mrlja na zelenoj pozadini (npr. zrela trešnja u krošnji) opisane su još tri vrste takvih stanica: one za koje je najbolji podražaj zelena mrlja na crvenoj pozadini, one za koje je najbolji podražaj modra mrlja na žutoj pozadini te one za koje je najbolji podražaj žuta mrlja na modroj pozadini. Kako se vidi, Heringovi oponentni procesi puno značenje dobivaju tek na razini moždane kore.

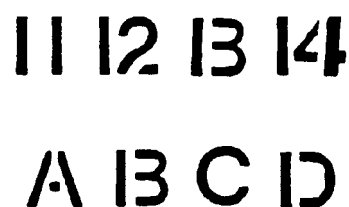


Slika 29-5. Pojava prividnih oblika (A = trokut, B = kvadrat, C = kocka) zbog postojanja subjektivnih kontura. Primjer C je **Neckerova kocka**, a može se opažati na dva načina: prividno cijela kocka čiji vrhovi leže u crnim kolutovima (dominantan oblik zapažanja u većine promatrača!) ili kao osam rupa u umetnutoj bijeloj površini, kroz koje se uočavaju uglovi djelomično skrivene kocke (za to je potreban određeni svjesni napor!).

Poznavanje fiziologije dvostruko oponentnih stanica pomaže u tumačenju oponentnosti boja, kontrasta boja i konstantnosti boja. Podlogu pojave **oponentnosti boja** već se moglo shvatiti iz prethodnih odlomaka. No, jednako tako se može objasniti i pojava **istodobnog kontrasta boja**. Primjerice, dvostruko oponentna stanica s crvenim ON-središtem i zelenim OFF-okružjem jednako dobro reagira i kad zeleno svjetlo padne na središte, a crveno na okružje. Slično se tumači i pojava **konstantnosti boja**. Naime, kad s danjeg svjetla uđemo u neonski osvjetljenu prostoriju, neće nam se učiniti da nam je odjeća promijenila boju iako se valna duljina rasvjetnog svjetla značajno promijenila. To je

po svemu sudeći zbog toga što dvostruko oponentne stanice primaju konvergentni ulaz iz dvije vrste čunjića i u središte i u okružje svojeg receptivnog polja. Stoga, ako promjena osvjetljenja (npr. pomak prema duljim valnim duljinama) jače podraži crvene čunjiće, ona istodobno slabije podraži zelene čunjiće. Kako je središte receptivnog polja npr. C+Z, a okružje CZ+, promjene ekscitacije središta i okružja se uzajamno ponište.

Koliko različitih boja ljudi mogu opaziti? **Ton boje** je određen omjerom stupnjeva aktivacije tri vrste čunjića, svjetlom odraženim s predmeta i njegove pozadine. Ljudi mogu razlikovati oko 200 različitih tonova boje. **Zasićenost boje** određena je stupnjem aktivacije sve tri vrste čunjića u podjednakoj mjeri svjetlom odraženim s predmeta i pozadine. Pri kratkim i dugim valnim duljinama vidljivog spektra, za svaki ton boje možemo razlikovati oko 20 stupnjeva zasićenosti boje. No, pri srednjim valnim duljinama (530-590 nm) možemo razlikovati svega 6 stupnjeva zasićenosti. **Jarkost boje** je izraz ukupnog učinka upadnog svjetla na sve tri vrste čunjića, a možemo razlikovati oko 500 stupnjeva jarkosti. Dakle, vidni sustav čovjeka za uočavanje obrisa likova u vidnom prizoru može uporabiti ukupno oko 2 milijuna stupnjevitih promjena boje (500 za jarkost x 200 za ton boje x 20 za zasićenost)!

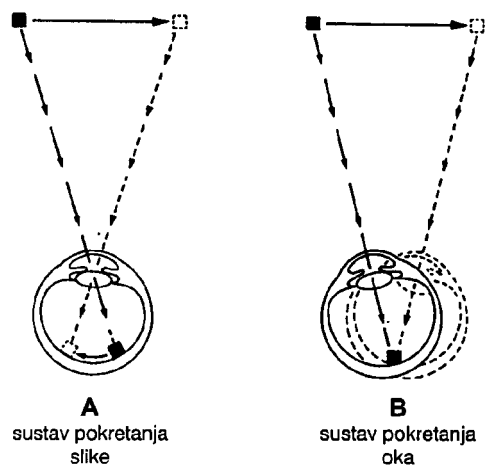


Slika 29-6. Primjer pojave »opažajne podešenosti« (engl. perceptual set). Većina vas gornji red čita kao niz brojeva, a donji red kao niz slova. No, uočite da su broj 13 i slovo B identični likovi i da ih samo zbog prethodnog iskustva i »unaprijed ugrađenih očekivanja« tumačite kao dva različita elementa!

Opažanje oblika temelji se na razlikovanju lika i pozadine

Načela Gestalt psihologije objašnjavaju zbog čega neki specifični raspored elemenata vidnog prizora opažamo kao objedinjenu skupinu ili lik

Razlikovanje lika i pozadine je prvi korak u percepciji oblika. No, zbog čega neki dio vidnog prizora opažamo kao lik, a preostale kao pozadinu? Početkom XX. stoljeća, skupina njemačkih psihologa je utemeljila tzv. Gestalt-psihologiju. Na njemačkom jeziku, Gestalt znači "forma, oblik, cjelovita konfiguracija, cjelovita slika". Središnja ideja Gestalt-psihologije je da je proces vidnog opažanja zapravo proces stvaranja Gestalta – figure ili forme koja nije svojstvo samog opažanog predmeta, nego način na koji mozak ustrojava vidne osjetne informacije u stabilne obrasce, tzv. **opažajne postojanosti**. Pritom se naglašava opća struktura vidnog prizora i uzajamnih odnosa njegovih komponenti. Ideja vodilja Gestalt psihologije je ova: Cjelina nije tek jednostavni zbroj dijelova, nego više od toga. Gestalt psiholozi su naglasili da se percepcija ne može razložiti u elementarne komponente i uvjerljivo su dokazivali pokusima i primjerima da su temeljne jedinice percepcije same percepcije, tj. Gestalti. Razmotrimo



Slika 29-7. Sustavi kretanja slike i kretanja oka. Kretanje u vidnom polju možemo opaziti na dva načina. A) Kad oči miruju, slika pokretnog predmeta se pomiče po mrežnici, a sekvencijalna aktivacija različitih skupina fotoreceptora mozgu dostavlja signal o kretanju opažanog predmeta. B) Kad pogledom pratimo pokretni predmet, njegova slika ostaje na istom dijelu mrežnice; mozak signal o kretanju gledanog predmeta proračunava na temelju usporedbe kretanja glave i kretanja očiju. Za pojedinosti vidi tekst. Prema Kandel i sur. (1991), uz dopuštenje.

jednostavan primjer percepcije glazbene melodije. Ako melodiju prvo čujemo odsviranu u jednom tonalitetu (npr. C duru), a potom u nekom drugom tonalitetu (npr. fis molu), ipak jasno prepoznajemo da je to ista melodija. To pokazuje da je u njezino prepoznavanje uključeno nešto više od jednostavnog zbroja pojedinačnih nota – za percepciju melodije nisu bitne note po sebi, nego njihov uzajamni odnos, raspored i trajanje. Opaženi odnos između nota omogućuje nastanak opažajne tonalne konfiguracije, tj. Gestalta.

Trajan doprinos Gestalt psihologije se sastoji u otkriću i klasifikaciji figuralnih svojstava što omogućuju nastanak percepcije. To su **načela grupiranja** (= zakoni organizacije), koja objašnjavaju zbog čega neki specifični raspored vidnih podražaja opažamo kao objedinjenu skupinu ili oblik (sl. 29-4).

Načelo jednostavnosti (= načelo dobre figure) kaže da skup pojedinačnih vidnih podražaja opažamo tako da oni oblikuju najjednostavniju moguću strukturu (sl. 29-4A – vidimo kvadrat i elipsu, a ne tri nepravilna lika).

Načelo sličnosti (sl. 29-4B) kaže da slične predmete spontano grupiramo u zajednički lik (crne točke vidimo raspoređene u crni trokut).

Načelo blizine (= načelo proksimiteta) kaže da se predmeti što su blizu jedni drugima spontano opažaju kao jedna cjelina (na sl. 29-4C se čini da je lijevi kvadrat sastavljen od okomitih, a desni od vodoravnih nizova crnih točaka).

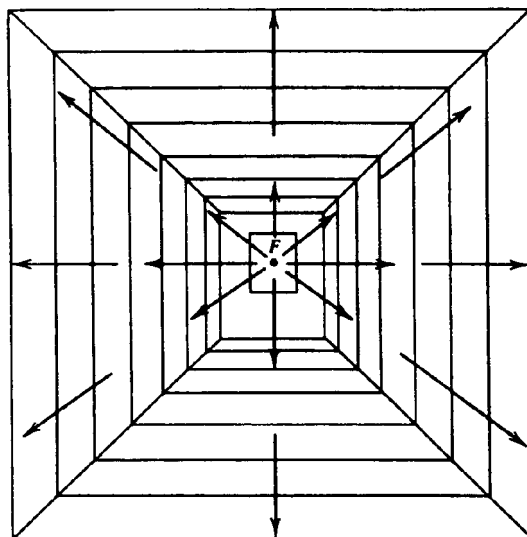
Načelo dobrog nastavljanja kaže da elemente što slijede jedni za drugima u određenom smjeru spontano opažamo kao cjelinu (na sl. 29-4D svatko opaža točkaste crte 1-2 i 3-4, no malo tko misli da je jedna crta 1-4, a druga 3-2!).

Načelo zajedničke sudbine kaže da dijelove vidnog prizora što se kreću zajedno u istom smjeru spontano opažamo kao jednu cjelinu – možda se u cvijeću ne vidi leptir koji miruje, no čim poleti odmah ga lako uočavamo.

Načelo simetrije kaže da simetrično raspoređene dijelove vidnog prizora spontano opažamo kao lik (na sl. 29-4E

lijevo se vide bijeli likovi na crnoj pozadini, a desno crni likovi na bijeloj pozadini).

Načelo zatvaranja kaže da spontano kao lik uočavamo dijelove vidnog prizora što su potpuno ili djelomično "zatvoreni" drugim dijelovima vidnog prizora (na sl. 29-4F svatko vidi desno trokut, a lijevo romb između dvije okomite crte – malo tko na lijevoj strani vidi dva slova M, jedno u normalnom položaju, a drugo naglavce na njemu!). Isto tako, na sl. 29-4G u skupini razlomljenih djelića se



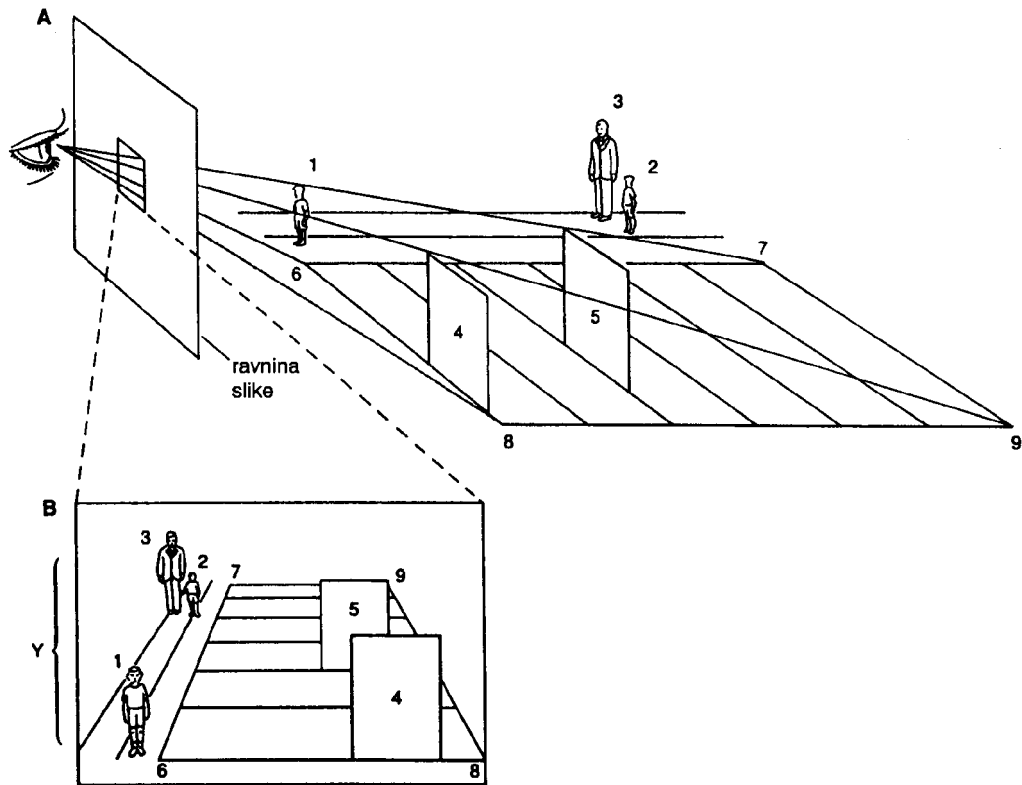
Slika 29-8. J.J. Gibson je predložio da vidne informacije valja razmatrati kao tzv. »optički tok« (engl. optic flow) a ne kao niz »zamrznutih slika«; time su položeni temelji modernog izučavanja vidnog opažanja. Slika prikazuje da približavanje nekoj površini (ili udaljšavanje od nje) stvara »obrasce optičkog toka« što nam daju informacije o usmjerenosti kretanja i relativnoj brzini – strelice pokazuju smjer optičkog toka dok se primičemo točki fiksacije (F), tj. središtu površine smještene ispred nas u frontoparalelnoj ravnini.

odmah lako uočava konjanika na konju.

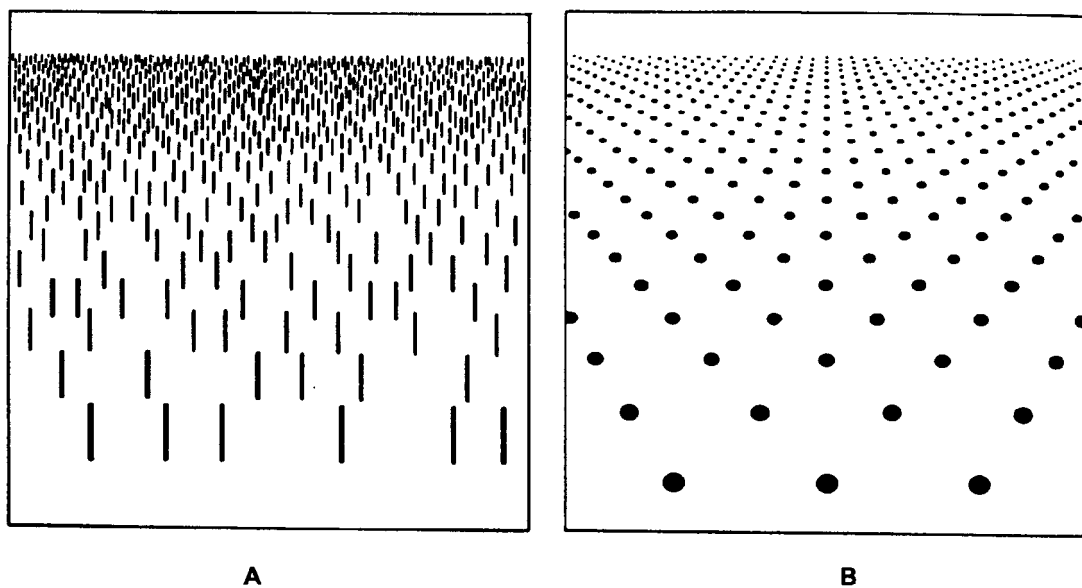
Napokon, načela grupiranja često djeluju zajednički. Na sl. 29-4H, nepravilni i raštrkani crni fragmenti na lijevoj strani odmah se pretvaraju u crna srca čim preko njih zaplove ribice (skupno djelovanje načela dobrog nastavljanja i načela zatvaranja). Većinu spomenutih načela grupiranja objedinjuje opće pravilo, tj. **zakon pregnantnosti** (= **zakon dobre figure**): tijekom percepcije, vidni sustav djeluje tako da od svih mogućih likova prvo i najlakše uočava najjednostavniji i najpostojaniji.

Ta načela grupiranja moćno utječu na percepciju – toliko moćno, da nas navode na opažanje nepostojećih likova! Riječ je o pojavi **subjektivnih (iluzornih, prividnih) kontura** (sl. 29-5). Slavan primjer tako nastalih prividnih oblika je Neckerova kocka (sl. 29-5C).

Na percepciju ne utječu samo fizički svjetlosni podražaji, osjetni procesi u neuronskim krugovima vidnog sustava te Gestalt načela grupiranja. Važnu ulogu imaju i više, spoznajne funkcije, prethodna iskustva, iščekivanja i usmjerenost pozornosti. Stoga se pojavljuje određena "spremnost" za opažanje vidnog prizora na neki određeni (a ne neki drugi, mogući) način. To je pojava **opažajne podešenosti** (engl. perceptual set), koju jednostavno objašnjava primjer na sl. 29-6. Većina gornji red na slici čita kao niz brojeva "11, 12, 13, 14", a donji red kao niz slova "A,B,C,D". No, i 13 i B su identični likovi i tumačimo ih



Slika 29-9. Monokularni pokazatelji dubine pružaju nam informacije o relativnoj udaljenosti predmeta. **A)** Pogled sa strane na vidni prizor promatran kroz staklenu ploču. **B)** Projekcija pojedinih vidnog prizora na staklenu ploču (tu su metodu crtanja za prikaz dubinskih odnosa poznavali slikari još u renesansi). **Interpozicija:** činjenica da pravokutnik 4 prekriva obrise pravokutnika 5 ukazuje nam da se 4 nalazi ispred 5, ali ne i koliko su međusobno udaljeni. **Linearna perspektiva:** iako su u stvarnosti crte 6-7 i 8-9 usporodne, one u ravnini slike konvergiraju i tako stvaraju dojam dubine. **Perspektiva veličine:** udaljeniji dječak 2 izgleda manji od bližeg dječaka 1 u ravnini slike. **Poznata veličina:** iako u ravnini slike bliži dječak (1) i udaljeni odrasli čovjek (3) imaju podjednaku visinu, znajući da je odrasli čovjek viši od dječaka zaključujemo da je on od nas udaljeniji. Prema Kandel i sur. (1991), uz dopuštenje.



Slika 29-10. Gradijenti teksture stvaraju dojam dubine ili udaljenosti unutar 2D-površine. Prema Livingstone i Hubel (1987b), uz dopuštenje.

kao različite elemente samo zbog prethodnog iskustva i unaprijed ugrađenih očekivanja!

Dihotomni odnos lika i pozadine otkriva temeljno načelo funkcioniranja vidnog sustava – percepcijsku strategiju “pobjednik nosi sve”. U danom trenutku, tek dio vidnog prizora može dospjeti u žarište pozornosti, dok se preostali dio vidnog prizora “potiskuje” i pretvara u pozadinu. Gestalt psihologija je snažno utjecala na novija istraživanja vidne percepcije i njezine neurobiološke podloge. Danas više nije ključno pitanje “Što su temeljne komponente vidne percepcije?”, nego se pitamo “Koji neuralni procesi omogućuju baš ovakvu vidnu percepciju?”. Taj promijenjeni način sagledavanja problema je omogućio suvremeno uspješno spajanje psiholoških i neurobioloških istraživanja vidnog sustava i percepcije.

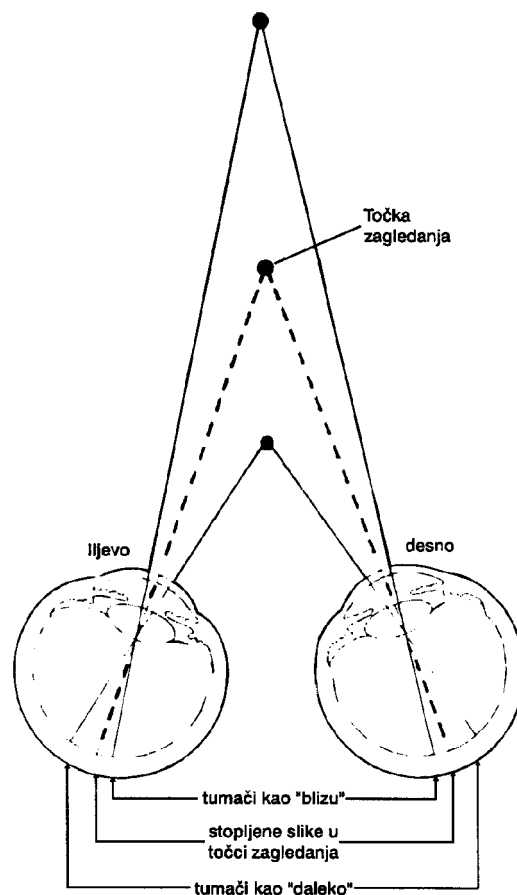
Pri opažanju kretanja u vidnom polju, vidni sustav rabi podatke o kretanju gledanog predmeta, kretanju pozadine te pokretima očiju i glave

Dosad smo prešutno pretpostavljali da nam glava i pogled miruju te da promatramo nepokretne predmete u vidnom prizoru. No, u stvarnosti se glava i oči gotovo neprekidno pokreću, a i većina elemenata vidnog prizora je u stalnom kretanju. Štoviše, opažanje kretanja ima toliko značajnu ulogu u životu svih kralježnjaka, da tek najrazvijeniji sisavci (npr. majmuni i ljudi) uspješno uočavaju i nepokretne objekte. Primjerice, žabe uopće ne opažaju nepokretne mušice, nego samo one koje lete oko njih. To ograničenje uočavamo i u perifernom dijelu vlastitog vidnog polja. Predmete što ih promatramo perifernim dijelom mrežnice nismo u stanju oštro vidjeti i prepoznati, ali lako uočavamo njihovo kretanje — često iz prestanemo zamjećivati kad se prestanu kretati! Najperifernijim dijelom mrežnice ne zamjećujemo čak ni kretanje – umjesto toga, pojava pokretnog predmeta u tom dijelu vidnog polja služi kao poticaj za refleksno usmjeravanje pogleda u tom smjeru, da bi slika dotičnog predmeta pala na foveju centralis. Vidni sustav kretanje u vidnom polju opaža na dva temeljna načina (sl. 29-7): na temelju kretanja slike gledanog predmeta po mrežnici te na temelju neuralnih signala o kretanju vlastitih očiju i glave. Naime, predmeti u okolnom svijetu se kreću na različite načine, u različitim smjerovima, različitim brzinama i ubrzanjima. Osim toga, naša točka motrišta se također kontinuirano mijenja dok se krećemo kroz okolinu. Sva ta dinamička zbivanja uzrokuju odgovarajuće neprekidne promjene slike gledanog predmeta na mrežnici. Stoga vidni sustav pri analizi kretanja u vidnom polju kombinirano rabi informacije o kretanju gledanog predmeta, kretanju pozadine gledanog predmeta, te pokretima očiju i glave.

Ključni podražaji za opažanje kretanja su omjer veličine pokretnog predmeta i vidnog polja, kinetička optička okluzija te obrasci optičkog toka

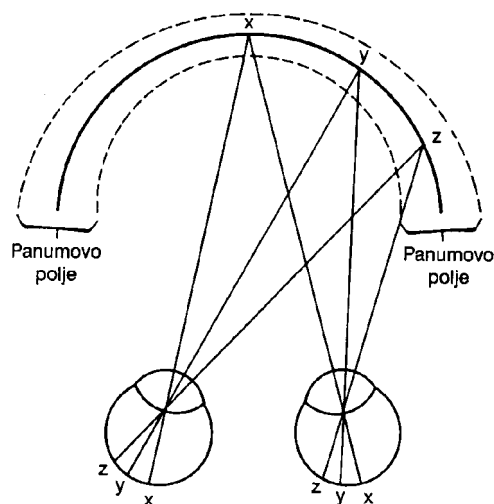
U opažanju kretanja bitnu ulogu ima veličina promatranog predmeta u odnosu na veličinu vidnog polja (pozadine na kojoj se predmet kreće). Što je predmet manji u odnosu na vidno polje, to se njegovo kretanje nasuprot pozadini vidnog prizora lakše opaža. Nadalje, predmet koji se kreže sustavno prekriva, a potom otkriva dijelove pozadine po kojoj se kreće. Taj proces promjenljivog podraživanja sukcesivnih dijelova površine mrežnice je **kinetička**

optička okluzija. Slikovito govoreći, vodeći rub pokretnog predmeta (rub predmeta okrenut u smjeru kretanja) briše teksturu pozadine vidnog prizora koju u tom času prekriva,



Slika 29-11. Binokularni disparitet. Kad pogled usmjerimo na predmet (točka fiksacije) udaljen manje od 30 metara, konvergentni pokreti očiju omogućuju nam da slika gledanog predmeta pada na identične dijelove obje mrežnice. Kao pokazatelji dubine potom nam služe točke fiksacije smještene tik proksimalno ili tik distalno od prethodne točke fiksacije; te točke stvaraju binokularni disparitet podražujući malo različita područja dvaju mrežnica. Kad se te točke dvaju mrežnica ne poklapaju samo u vodoravnom smjeru i kad nesklad nije veći od 2 lučna stupnja (= 0,6 mm), disparitet opažamo kao jedno (trodimenzionalno) čvrsto tijelo. Ta pojava omogućuje stereopsiju, tj. opažanje dubine u vidnom prizoru ili trodimenzionalnosti promatranog predmeta. Prema Kandel i sur. (1991), uz dopuštenje.

a otkriva teksturu onog dijela pozadine iz kojeg se upravo pomaknuo na novi položaj. Dok se krećemo kroz okolinu, slika vidnog prizora na mrežnici se kontinuirano mijenja i imamo dojam da “slike svijeta kraj nas protječu”. Riječ je o pojavi **optičkog toka** (sl. 29-8). Primjerice, kad se nekom predmetu primičemo, njegovi se obrisi naizgled zrakasto šire u svim smjerovima (sl. 29-8) i predmet se naizgled povećava. Prividna brzina “širenja” predmeta razmjerna je brzini primicanja – naglo povećavanje slike predmeta na mrežnici zbilja je moćno upozorenje o prijetjećem sudaru s promatranim predmetom. Tim se učinkom obilno služe režiseri filmova kad žele dočarati iznenadni sudar dva automobila ili sudar aviona s brdom. Obrnuto se zbiva kad se od predmeta udaljavamo. Informacije sadržane u tim promjenljivim **obrascima optičkog toka** (engl. optic flow patterns) služe kao pouzdani pokazatelji za procjenu relativne brzine i usmjerenosti kretanja. Naravno, naglo



Slika 29-12. Horopter i Panumovo polje. Horopter je zamišljena zakrivljena ravnina (pojas) na kojoj su smještene sve točke prostora što se projiciraju na korespondentne dijelove dvaju mrežnica i stoga daju jedinstvenu »stopljenu« sliku predmeta (uz dani stupanj konvergencije oba oka). Stvarni oblik horoptera mijenja se s udaljenošću fiksacije i stupnjem konvergencije. Slike predmeta X, Z i Y padaju na korespondentne točke u obje mrežnice, pa se vide kao jedinstvene, oštre slike. Točke (predmeti) što ne leže u unutar horoptera zapažaju se kao »dvostruke«, tj. kao dvoslike (iznimka su točke smještene unutar uskog vodoravnog pojasa usporednog s horopterom – taj pojas je Panumovo polje fuzije). Za pojedinosti vidi tekst.

povećavanje slike na mrežnici može značiti i da se predmet zbilja povećava (npr. balon koji se naglo napuhuje). Je li riječ o stvarnom ili prividnom povećavanju opažanog predmeta, prosuđujemo na temelju prethodnog iskustva.

Gibson i von Holst su predložili dvije različite teorije o mehanizmu opažanja kretanja

U sustavu pokretanja slike pokretnog predmeta po mrežnici (predmet se kreće, a oko miruje – sl. 29-7A), učinkovit vidni podražaj je sukcesivno podraživanje susjednih područja mrežnice. Mrežnica miruje, a slika predmeta se po njoj pomiče, pa se kretanje mozgu signalizira kao pravilan slijed aktivacije susjednih skupina fotoreceptora. Stoga je J.J. Gibson predložio da su informacije sadržane u samom vidnom prizoru dovoljni i jednoznačni pokazatelji za utvrđivanje što se u vidnom prizoru kreće, a što ne – promatrač jedino razmatra kretanje objekta u odnosu na njegovu pozadinu, a zna da se predmet kreće stoga što sukcesivno prekriva i potom otkriva različite dijelove pozadine. Ako predmet miruje, to znamo zbog toga što ne uočavamo takvo prekrivanje i otkrivanje pozadine. Ta teorija vrlo dobro tumači mnoge, ali ne i sve primjere percepcije kretanja. Primjerice, kad se svijetla točka kreće po jednolično crnoj pozadini, a mi je pogledom pratimo, jasno uočavamo kretanje te točke iako nema nikakvih promjena teksture pozadine (jer je sve jednolično crno). Očigledno, mozak u tom slučaju rabi neke dodatne informacije, što nisu sadržane u samom vidnom prizoru, tj. promjenama teksture pozadine.

Potaknut takvim zapažanjima, von Holst je 1954. predložio **teoriju korolarnog okidanja**, koja opažanje kretanja tumači ovako. Kad poželite preusmjeriti pogled, mozak vanjskim očnim mišićima dostavi odgovarajuće zapovijedi (eferentne signale) za kontrakciju. Pritom motorička polja

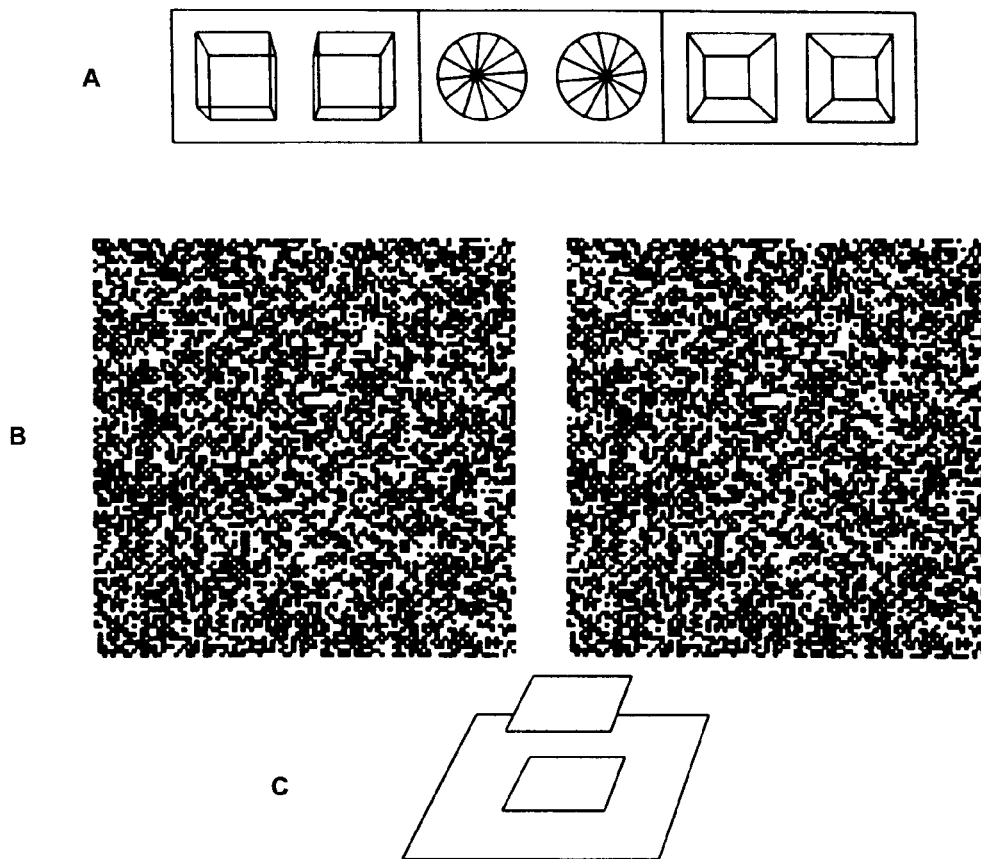
moždane kore istodobno šalju **dodatni (korolarni) signal** u druga moždana područja (npr. u vidna polja moždane kore). To vidnim poljima nagovijesti pojavu očnog pokreta određenog opsega i usmjerenosti, pa ta polja usporede očekivani očni pokret s kretanjem slike gledanog predmeta na mrežnici. Ako su ta dva kretanja sukladna, znamo da su se pomicala oči, a ne predmet u vidnom polju. Ako nisu sukladna, znamo da se pomaknuo predmet u vidnom polju. Tu teoriju podupiru dvije vrste pokusa. Prvu vrstu pokusa možete i sami načiniti. Zatvorite jedno oko, a prst nježno prislonite sa strane na gornju vjeđu drugog (otvorenog) oka. Potom gledajte rub knjige i pritom prstom blago gurajte očnu jabučicu otvorenog oka. Ne čini li vam se da se knjiga pokrenula? Oko je pasivno pomaknuto, a mozak pritom nije odaslao motoričke zapovijedi očnim mišićima – nije bilo korolarnog okidanja i stoga je mozak pomicanje slike knjige po mrežnici protumačio kao stvarno kretanje knjige, a ne kao pasivno pomicanje oka! Druga vrsta pokusa je obrnuta prethodno opisanome. Ako mozak očnim mišićima zapovijedi kontrakciju, ali se oči ipak ne pomaknu, teorija korolarnog okidanja predviđa da će nam se učiniti kako se vidni prizor pomaknuo (jer je mozak signalizirao da se očekuje očni pokret). Izostanak stvarnog očnog pokreta uzrokuje pojavu nesklada između signala korolarnog okidanja i vidnog aferentnog signala iz mrežnice. To mozak tumači kao kretanje vidnog prizora. U takvom pokusu je znanstvenik Stevens 1976. godine samom sebi privremeno paralizirao očne mišiće. Kad je neuspješno pokušao pomaknuti oči, činilo mu se da se vidni prizor pokreće, baš kao što teorija i predviđa. Te dvije teorije se međusobno ne pobijaju, nego se dopunjuju – oba mehanizma djeluju u percepciji kretanja, svaki pod određenim okolnostima.

Glavni primjeri prividnog kretanja su stroboskopsko kretanje i autokineza

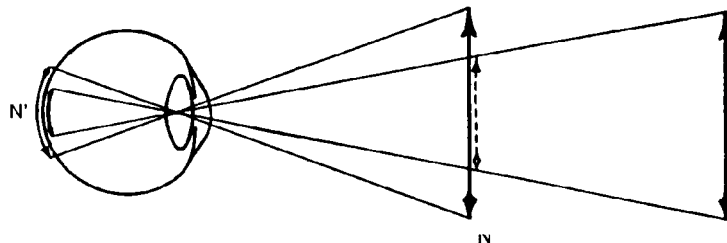
Prividno kretanje je vrsta vidne iluzije – opažamo kretanje, a pritom nema stvarnog pomicanja fizičkog objekta.

Autokineza (samokretanje) je vrsta prividnog kretanja. U posve zamračenoj sobi promatrajte vrh upaljene cigarete, ostavljene u pepeljari na stolu udaljenom oko 1 metar. Nakon nekoliko minuta, čini se da se vrh cigarete polagano okreće, što je iluzija. Vjeruje se da ta iluzija nastaje združenim djelovanjem korolarnog okidanja i polaganog spontanog pomicanja očiju. Naime, dok piljimo u vrh cigarete, oči se spontano i neovisno o volji polagano pomiču (riječ je o vrlo malim pomacima) i bez voljne motoričke zapovijedi za takve pokrete (nema korolarnog okidanja). Stoga mozak malo pomicanje slike gledanog predmeta po mrežnici tumači kao kretanje tog predmeta, a ne kao pomicanje oka.

Mnogo važniji primjer prividnog kretanja je **stroboskopsko kretanje**. Tu pojavu opažamo kad se dva mirujuća izvora svjetla (npr. dvije žarulje), postavljena na određenom razmaku, naizmjenice pale i gase određenom učestalošću. Primjerice, svaka žarulja se pali i gasi istom frekvencijom, ali međusobno nisu u fazi – jedna se upali taman kad se druga ugasi i obrnuto. Tad nam se čini da "prugica svjetla" putuje od žarulje A prema žarulji B, odnosno da jedna upaljena žarulja šeta između mjesta A i mjesta B. To je prividno **stroboskopsko kretanje** (= **beta-kretanje**, **fi-kretanje**). Ako je frekvencija izmjeničnog paljenja i gašenja dviju žarulja preniska, opažamo dva svjetla koja se naizmjenice pale i gase (to se zbiva kad je vremenski razmak između



Slika 29-13. A. Primjeri stereograma; svaki par likova (stereograma) opažamo kao jedinstven trodimenzionalni objekt kad ih na odgovarajući način promatramo kroz stereoskop. B i C. Stereogrami nasumičnih točaka: kad ove uzorke promatramo monokularno (B) izgledaju nam kao uniformno raspoređena masa crnih i bijelih mrlja smještenih u istoj ravnini. No, kad iste uzorke pogledamo kroz stereoskop (C), uočiti ćemo da središnji kvadrat (= lik) »lebdi« iznad ostatka točaka (= pozadina). Ovakve stereograme nasumičnih točaka u proučavanje percepcije dubine i stereoskopskog vida uveo je *Bela Julesz*.



Slika 29-14. Konstantnost veličine. Dijagram prikazuje relativnu veličinu dvije retinalne slike, N' i F' , što ih na mrežnici prave jednako veliki ali različito udaljeni predmeti N i F. Predmet F je dvostruko udaljeniji od oka nego predmet N; stoga je njegova slika na mrežnici upola manja (slika predmeta na mrežnici je obrnuto proporcionalna udaljenosti predmeta od oka). Uočite da jednako veliku sliku na mrežnici (kao F') može proizvesti i upola manji predmet S ukoliko je smješten na udaljenosti na kojoj je i predmet N. Za pojedinosti vidi tekst.

paljenja žarulja dulji od 200 milisekundi). Ako je frekvencija previsoka, čini se da dva odvojena svjetla istodobno i postojano svijetle (kad je vremenski razmak između paljenja žarulja kraći od 30 milisekundi). Stroboskopsko kretanje vrlo dobro opažamo kad se žarulje pale u razmaku od oko 60 milisekundi.

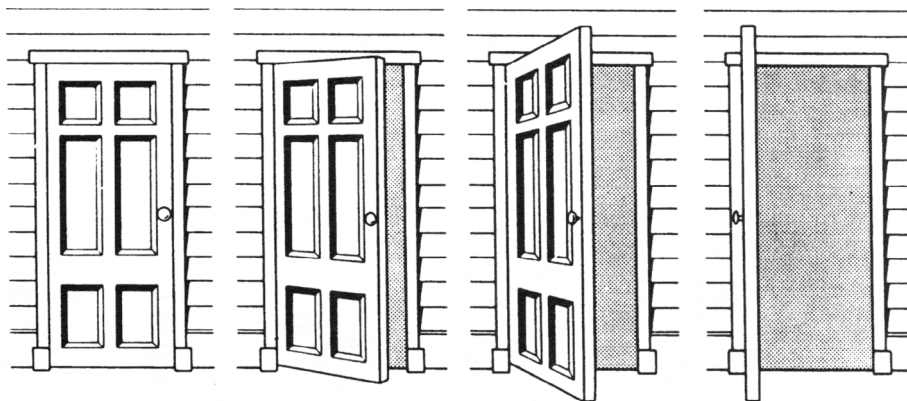
Stroboskopsko kretanje se rabi u reklamama u kojima slova naizgled putuju slijeva na desno po zaslonu. No, na toj pojavi se temelje i kinu ili TV-filmovi. Film je niz fotografija, pri čemu svaka sljedeća prikazuje prizor vrlo sličan prethodnom, ali su pokretni predmeti na svakoj sljedećoj fotografiji blago pomaknuti. Kad se na zaslon svake sekunde projiciraju 24 uzastopne slike (s kratkim razdobljem mraka između svake!), imamo dojam glatkog prividnog kretanja predmeta i osoba. Zapravo, u jednoj

sekundi se prikazuju 24 različite uzastopne fotografije, no kako se svaka fotografija prikaže tri puta zaredom, konačna frekvencija prikazanih slika je 72 u sekundi.

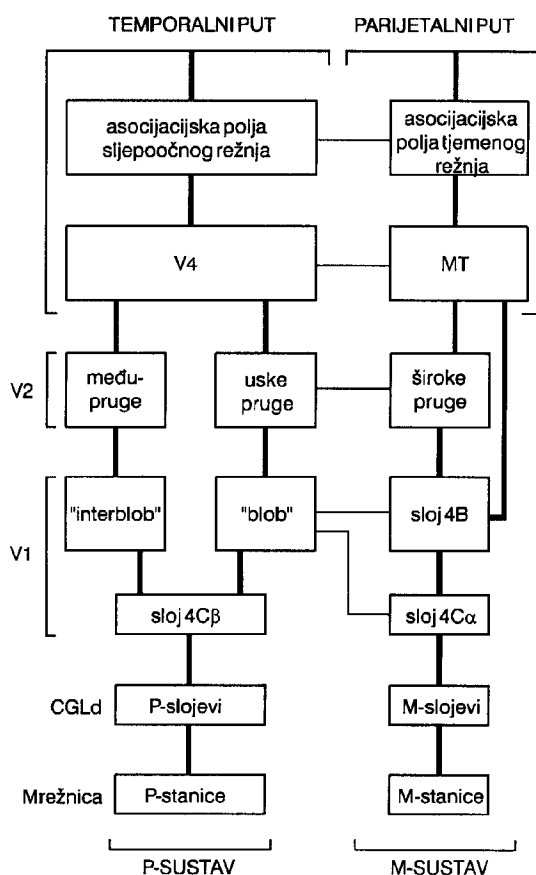
Opazanje dubine se temelji na tri vrste osjetnih pokazatelja: statičkim i dinamičkim monokularnim te binokularnim

Opazanje dubine je sposobnost uočavanja uzajamnog položaja predmeta u gledanom prostoru i njihove udaljenosti od nas. To je proces pretvaranja 2D-slike predmeta na mrežnici u 3D-opažajni dojam, a temelji se na tri vrste osjetnih pokazatelja:

- a) statičkim monokularnim pokazateljima,
- b) dinamičkim monokularnim pokazateljima,



Slika 29-15. Konstantnost oblika. Projicirane slike vratiju u različitim fazama otvaranja se znatno razlikuju, a mi ipak cijelo vrijeme opažamo pravokutna vrata. Za pojedinosti vidi tekst.



Slika 29-16. Strukturno-funkcionalni elementi P-sustava i M-sustava nazočni su na svim hijerarhijskim razinama vidnog sustava. **P-sustav:** P-stanice u mrežnici, P-slojevi u CGLd, podsloj 4Cβ te »blobs« i »interblobs« u polju V1, uske pruge i međupruge u polju V2, te nastavak (preko polja V4) u asocijacijska polja sljepoočnog režnja (temporalni put). **M-sustav:** M-stanice u mrežnici, M-slojevi u CGLd, podslojevi 4Cα i 4B u polju V1, široke pruge u polju V2 te nastavak (preko polja MT = V5) u asocijacijska polja tjemnog režnja (parijetalni put). Za pojedinosti vidi tekst i sl. 29-17. Nacrtno prema DeVoe i Van Essen (1988) i Merrigan i Maunsell

c) binokularnim pokazateljima, tj. stereoskopskim pokazateljima binokularnog dispariteta.

Monokularni pokazatelji omogućuju percepciju dubinskih odnosa na većim udaljenostima (obično više od 30 m u prostoru od nas). Na takvim udaljenostima su slike vidnog prizora na obje mrežnice gotovo identične, pa je percepcija ciklopska (kao da gledamo jednim okom). Ipak, na takvoj

udaljenosti (ili pak gledajući samo jednim okom!) prilično dobro uočavamo prostorne odnose, oslanjajući se na monokularne osjetne pokazatelje. Četiri takva pokazatelja su statička i poznavali su ih već renesansni slikari; stoga su to tzv. slikarski pokazatelji dubine (sl. 29-9). Peti monokularni pokazatelj, paralaksa kretanja, je dinamički. Statički monokularni pokazatelji su ovi:

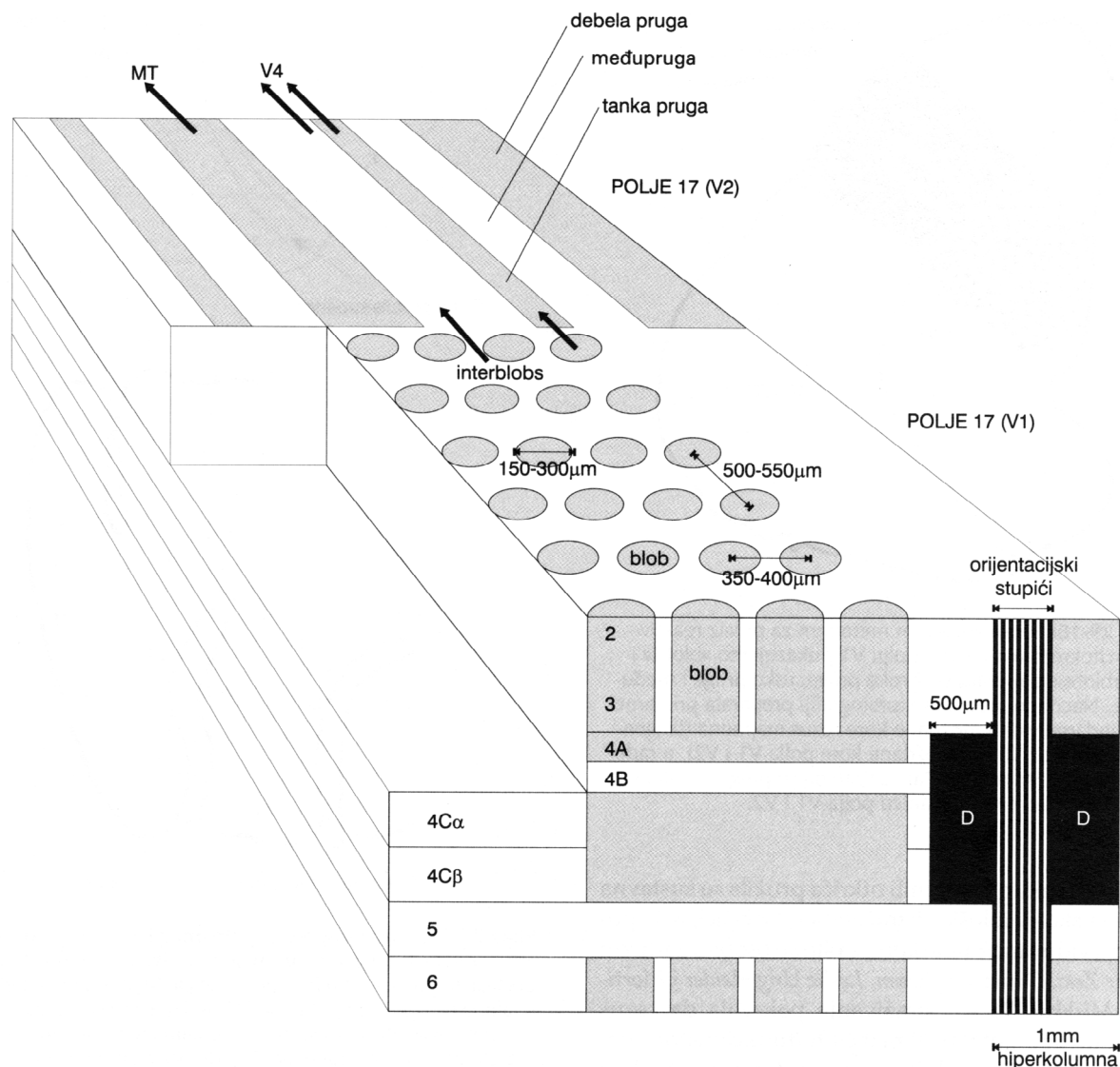
- 1) **Prethodno poznata veličina:** ako iz prethodnog iskustva nešto znamo o veličini osobe i predmeta, možemo procijeniti koliko su osoba ili predmet od nas udaljeni (sl. 29-9, primjer dječaka 1 i odrasle osobe 3).
- 2) **Interpozicija** (umetnutost, djelomično prekrivanje): kad predmet djelomice prekriva obrise drugog predmeta, zaključujemo da nam je bliži (sl. 29-9, predmet 4).
- 3) **Linearna perspektiva i perspektiva veličine:** usporedne crte (npr. tračnice) prividno konvergiraju u daljini, a što je veća konvergencija, to se udaljenost čini većom. Vidni sustav konvergenciju tumači kao dubinu pretpostavljajući da usporedne crte ostaju usporedne.
- 4) **Raspodjela sjenki i osvjetljenja** (*chiaro-scuro*, kao na Rembrandtovim slikama): specifična raspodjela osvjetljenih dijelova i sjenki u vidnom prizoru daje upečatljiv dojam trodimenzionalnosti.

Dinamički monokularni pokazatelj je **paralaksa kretanja**. Dok glavu i/ili glavu i tijelo okrećemo slijeva nadesno, ili se brzo krećemo kroz okolinu, slike predmeta se pomiču po mrežnici, a pritom se čini da se bliski predmeti pokreću brzo i u smjeru suprotnom od smjera našeg kretanja, dok se udaljeni predmeti pokreću sporije. Pri vožnji vlakom, daleko brdo miruje na svom mjestu, a telegrafski stupovi i stabla drvoreda "prolijeću" pokraj nas.

Napokon, dojam dubine u 2D-slikama uspješno nam pružaju i **gradijenti teksture** (sl. 29-10), tj. relativna gustoća rasporeda istovrsnih elemenata vidnog prizora. Što su ti elementi u određenom smjeru zgusnutiji, a pritom i manji, to je dojam dubine i udaljenosti izraženiji (sl. 29-10).

Slikari odavno poznaju još jedan vrlo učinkovit monokularni pokazatelj dubine – **zračnu perspektivu**.

Naime, predmete gledamo kroz zrak u kojem je suspendirano mnogo raznovrsnih čestica i određena količina vodene pare (izmaglica). Što je predmet udaljeniji, vidimo ga kroz veću količinu takvih čestica, pa izgleda "zamagljeniji". Najslavniji primjer uporabe zračne perspektive je *sfumato* (Leonardo da Vinci – Mona Lisa).

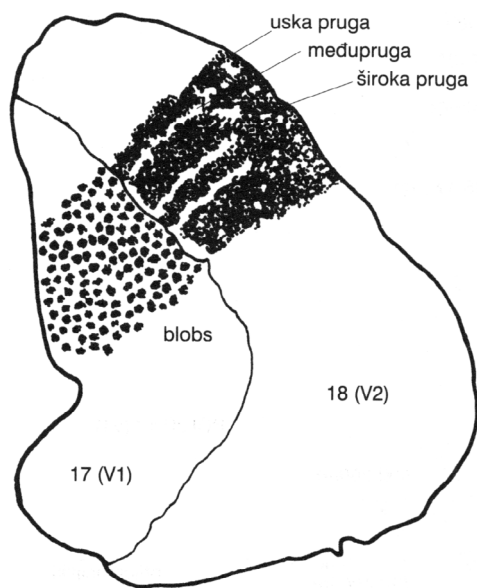


Slika 29-17. Modularno ustrojstvo elemenata M- i P-sustava u poljima 17 (= V1) i 18 (= V2). Polje V1 sadrži okularno-dominantne stupiće u IV. sloju (crni stupići na frontalnom, a crno-bijele zebaste pruge na tangencijalnom presjeku kroz IV. sloj) i orijentacijske stupiće (uske crno-bijele pruge kroz svih šest slojeva); jedan lijevi (L), jedan desni (D) okularno-dominantni stupić i oko 20 orijentacijskih stupića zajedno čine hiperkolumnu Hubela i Wiesela (za pojedinosti vidi 28. poglavlje!). Vidne informacije obrađene u tim stupićima rabe i M- i P-sustav. Asocijacijski slojevi (2+3) polja V1 i polja V2 također sadrže posebne kortikalne module što imaju pojačanu histokemijsku reaktivnost na mitohondrijski enzim citokrom-oksidadzu. U polju V1 to su »blobs« (»interblobs« su nereaktivna međupodručja), a u polju V2 to su debele i tanke pruge (međupruge su nereaktivna područja). Sloj 4B u polju V1 i debele pruge u polju V2 su dio M-sustava; »blobs«, »interblobs«, tanke pruge i međupruge su dio P-sustava. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz izmjene, prema Hendrickson (1985).

Stereoskopski pokazatelji binokularnog dispariteta omogućuju opažanje dubinskih odnosa na malim udaljenostima

Percepcija dubinskih (prostornih) odnosa oku bliskih predmeta (udaljenih najviše 30 metara) temelji se na monokularnim, ali i na posebnoj vrsti binokularnih osjetnih pokazatelja dubine. Riječ je o **stereoskopskom vidu**, tj. o stereoskopskim pokazateljima binokularnog dispariteta. **Stereopsija** (*stereopsis*) je sposobnost uočavanja dubine u vidnom prizoru na temelju binokularnog (retinalnog) dispariteta slike gledanog predmeta na mrežnici lijevog i desnog oka. Oči su razmaknute nekoliko centimetara, pa svako oko predmet gleda pod nešto drugačijim kutom i zbog toga u nekim slučajevima slika predmeta pada na ponešto različita područja lijeve i desne mrežnice (sl. 29-11). Kad pogled pažljivo usmjerimo (fiksiramo) na bliski predmet, konvergentni očni pokreti omogućuju konvergenciju lijeve i desne crte zagledanja u istu **točku fiksacije**. Točka

fiksacije se projicira u korespondentne centralne dijelove obje mrežnice. Kad gledamo udaljene predmete, crte zagledanja ne konvergiraju, nego su usporedne. Ravnina što prolazi okomito kroz točku fiksacije je **ravnina fiksacije**, a sve točke smještene u njoj su izoštrene i jasno uočljive. Zapravo, riječ je o zakrivljenoj ravnini, sastavljenoj od svih točaka vidnog prizora što se projiciraju na korespondentne dijelove dvaju mrežnica i stoga se stapaju u jedinstvenu sliku (uz dani stupanj konvergencije). Ta zamišljena zakrivljena ravnina je **horopter** (sl. 29-12). Oko nije idealni geometrijski optički sustav, pa postoji uski pojas prostora tik ispred i tik iza horoptera, sastavljen od točki što se također stapaju u jedinstvenu sliku predmeta, tj. padaju također na korespondentne točke dvaju mrežnica. To je **Panumovo polje fuzije** (sl. 29-12). No, za razliku od malih točaka, trodimenzionalni vidni prizor (ili pojedinačni gledani predmet) na mrežnici lijevog i desnog oka ostavlja ponešto različitu sliku. U to se lako



Slika 29-18. Histokemijskom metodom za prikaz reaktivnosti citokrom-oksidadaze u polju V1 prikazujemo »blobs« i »interblobs«, a u polju V2 široke pruge, uske pruge i među-pruge. Nacrtno prema mikrofotografiji preparata primarne i sekundarne vidne moždane kore rezus majmuna (tangencijalni rez kroz III. sloj moždane kore polja V1 i V2), u radu Livingstone i Hubel (1987a). Uočite da su pruge u polju V2 usmjerene okomito na granicu polja V1 i V2.

uvjeriti kad zažmirimo prvo na jedno, pa onda na drugo oko, dok gledamo neki predmet. Pritom se bliski predmet prividno pomiče u stranu. Na taj disparitet se prilagođavamo procesom **osjetne fuzije**, tj. konvergencijom obje crte zagledanja u istu točku fiksacije (da bi slika predmeta pala na korespondentna područja mrežnica i predmet se vidio kao jedan, a ne udvostručen). No, osjetna fuzija pri motrenju 3D-tijela i prizora nije savršena; stoga i nastaje **retinalni (binokularni) disparitet**. Što je dio vidnog prizora udaljeniji od ravnine fiksacije, to je veći binokularni disparitet.

Naime, udaljenost slike predmeta od središta obje retine omogućuje vidnom sustavu da proračuna udaljenost predmeta u odnosu na točku fiksacije. Svaka točka gledanog predmeta, što je bliža ili udaljenija od točke fiksacije, projicira se na mrežnicu na određenoj udaljenosti od središta. Pritom su bliži dijelovi predmeta projicirani na većem vodoravnom razmaku na mrežnici, dok su udaljeniji dijelovi predmeta projicirani na mrežnicu manje razmaknuto (sl. 29-11). Dakle, točke gledanog predmeta koje su dalje ili bliže od ravnine fiksacije se projiciraju na ponešto različite dijelove lijeve i desne mrežnice, a tako nastali disparitet služi kao osjetni pokazatelj za **stereopsiju**, tj. opažanje trodimenzionalnosti čvrstih tijela i odnosa u vidnom prizoru.

Stereoskopski vid je otkriven tek 1838. godine, kad je engleski fizičar Charles Wheatstone izumio posebnu optičku napravu, **stereoskop**. U tu se napravu postavila dva **stereograma**, tj. slike istog predmeta nacrtane ili fotografirane pod različitim kutom, koji odgovara kutu gledanja lijevog odnosno desnog oka (sl. 29-13A), tako da svako oko (kad pogledamo u stereoskop) vidi samo jednu sliku. Međutim, učinak stereoskopa je takav da umjesto dvije različite plošne slike vidimo istodobno s oba oka jednu stopljenu trodimenzionalnu sliku dotičnog predmeta.

Očigledno, mozak nekako proračuna disparitet slika s lijeve i desne mrežnice i na temelju toga procjenjuje udaljenost. Do 1960. općenito se vjerovalo da mozak mora prvo prepoznati gledane predmete da bi mogao usporediti korespondentne ili disparatne točke slike predmeta na lijevoj i desnoj mrežnici. Dakle, vjerovalo se da je stereopsija kasni (kortikalni) stadij obrade vidnih informacija. No, tada je Bela Julesz dokazao da je takvo shvaćanje pogrešno. Naime, Julesz je radio u pokusima **stereogramne nasumičnih točaka** (engl. random dot stereograms, sl. 29-13B) i tako je uspio dokazati da za opažanje dubine nije potrebno prethodno monokularno prepoznavanje oblika gledanog predmeta – jedini prijeko potrebni osjetni pokazatelj za stereopsiju je retinalni disparitet! Ti su pokusi također pokazali da do stereopsije ne dolazi na razini mrežnice ili CGLd, nego tek na razini primarnog vidnog polja moždane kore, gdje po prvi put dolazi do konvergencije signala iz oba oka na jedan kortikalni neuron. Takvu vrstu stereoskopskog opažanja Julesz je slikovito nazvao ciklopskom percepcijom.

Pojava opažajnih konstantnosti pokazuje da se vidno opažanje oslanja na postojana svojstva okolnih objekata, a ne na varljive i neprekidne promjene obrazaca vidnih podražaja

Kad god se promijeni prostorni odnos promatrača i gledanog predmeta (zbog kretanja predmeta i/ili promatrača, promjene kuta gledanja, itd.) ili intenzitet osvjetljenosti vidnog prizora, obrazac vidnih podražaja na mrežnici se bitno promijeni. Pritom se ne mijenja samo intenzitet osvjetljenja, nego i veličina i oblik slike projiciranog predmeta na mrežnici. Takve se promjene odvijaju gotovo neprekidno, a ipak boje, veličinu i oblike opažamo kao postojana svojstva predmeta. Riječ je o pojavi **opažajnih konstantnosti**, što jasno pokazuje da se vidna percepcija ne temelji samo na fizičkim parametrima 2D-slike na mrežnici. Vidna percepcija se očigledno bitno oslanja na postojana fizička svojstva stvarnih predmeta (npr. oblik, veličinu), a ne tek njihovih retinalnih slika. To ima znatnu prilagodbenu vrijednost, jer se onda opaženi svijet sastoji od uglavnom postojanih objekata s trajnim fizičkim svojstvima. Dva jednostavna primjera su **konstantnost veličine** (sl. 29-14) i **konstantnost oblika** (sl. 29-15).

P-sustav i inferotemporalni vidni korteks imaju ključnu ulogu u percepciji boja i oblika, a M-sustav i parijetalni vidni korteks omogućuju percepciju kretanja

Elementi M-sustava i P-sustava su nazočni na svim hijerarhijskim razinama vidnog sustava

U suvremenim istraživanjima vida i vidnog sustava ključnu ulogu ima teorija o postojanju dva velika usporedna sustava (informacijska kanala) za prijenos vidnih informacija od mrežnice do asocijacijskih područja moždane kore. To su **P-sustav** (= sustav/kanal za opažanje boja i oblika, kolor-oponentni sustav) i **M-sustav** (= sustav za opažanje kretanja i akromatski vid; sustav širokog spektra, kanal luminancije).

Građevni i funkcionalni elementi oba sustava su nazočni na svim hijerarhijskim razinama vidnog sustava (sl. 29-16, 29-17). Ganglijske P-stanice mrežnice se projiciraju u P-slojeve CGLd, a ganglijske M-stanice mrežnice se projiciraju u M-slojeve CGLd. Razdvojenost M i P-sustava je očuvana i na

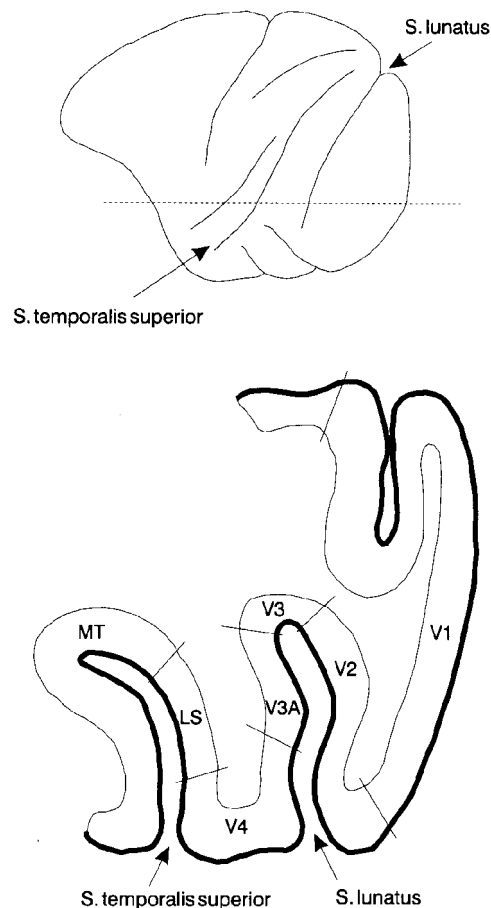
razini završetka genikulokortikalne projekcije u IV. sloju primarne vidne moždane kore (polje V1 = polje 17), jer se M-slojevi CGLd projiciraju u podsloj 4C α , a P-slojevi CGLd u podslojeve 4A i 4C β . No, oba su sustava velikim dijelom jasno razdvojena i u mnogim kortikalnim vidnim poljima, što se temelji na tri vrste anatomskih odnosa (sl. 29-16 i 29-17):

- interlaminarnim neuronskim vezama unutar polja V1,
- asocijacijskim neuronskim vezama što odabirno povezuju pojedine odjeljke polja V1 s funkcionalno srodnim odjeljcima polja V2,
- zasebnim asocijacijskim vezama što se jedne strane povezuju polje V2 s polje V4 i asocijacijskim vidnim poljima sljepoočnog režnja (= **temporalni put**, povezan s P-sustavom), a s druge strane povezuju polja V1 i V2 s poljem MT i asocijacijskim poljima tjemennog režnja (= **parijetalni put**, povezan s M-sustavom).

Vidne informacije obrađene u OD kolumnama i orijentacijskim kolumnama polja V1 se dostavljaju na uporabu i M-sustavu i P-sustavu. No, primjenom histokemijske metode za prikaz reaktivnosti posebnog mitohondrijskog enzima, citokrom-oksidadze, otkriveno je da u asocijacijskim slojevima (2+3) polja V1 i polja V2 postoje dodatni kortikalni moduli (sl. 29-18). U polju V1 to su periodične i pravilno raspoređene “mrlje” pojačane aktivnosti citokrom oksidadze, a različiti autori isprva su ih različito nazivali (dots, patches, puffs, spots, splotches), dok se nije uvriježio izraz Davida Hubela i Margaret Livingstone – “**blobs**”. Jedan blob je okrugao ili ovalan, promjera 150-200 μm (u rezus majmuna), a blobovi su poredani u usporedne nizove. Pritom je razmak između pojedinih blobova u nizu 500-550 μm , a razmak između nizova 350-400 μm (sl. 29-17). Područja između blobova, slabo reaktivna na citokrom-oksidadzu, su “**interblobs**”. Slični moduli pojačane reaktivnosti na citokrom-oksidadzu su pronađeni i u polju V2. To su **široke i uske pruge** pojačane reaktivnosti te slabo reaktivne **međupruge** što ih razdvajaju (sl. 29-18).

Otkriće tih kortikalnih modula je postalo iznimno značajno kad je nizom elektrofizioloških i psihofizičkih pokusa na rezus majmunima jasno pokazano da su neuroni smješteni unutar blobova (u V1) i uskih pruga (u V2) dio P-sustava za opažanje boja i oblika, dok su npr. neuroni smješteni unutar širokih pruga (u V2) dio M-sustava za opažanje kretanja. Štoviše, nizovi blobova u polju V1 su raspoređeni tako da se pokalopaju s uzdužnom osi okularno-dominantnih kolumni, pa i to ukazuje na njihovu važnost za razumijevanje funkcionalnog modularnog ustrojstva vidne moždane kore. Drugi skup značajnih otkrića pružila su sustavna anatomsko-fiziološka istraživanja asocijacijskih područja vidne moždane kore, koja su pokazala da rezus majmun ima gotovo 30 različitih (funkcionalno specijaliziranih) kortikalnih polja unutar asocijacijskog područja vidne moždane kore okcipitalnog, parijetalnog i temporalnog režnja. Ta vidna polja čine oko 60% čitavog neokorteksa rezus majmuna, a njihove uzajamne asocijacijske i komisurne veze su vrlo brojne i složene (dosad je opisano više od 300 zasebnih putova!). Istaknimo sljedeće spoznaje (sl. 29-16):

- Jedna od ključnih uloga primarnog vidnog polja V1 je razdvajanje različitih vrsta vidnih informacija vezanih uz opažanje boja, oblika, kretanja i stereoskopske dubine, te usmjeravanje tako razdvojenih informacija u odgovarajuća funkcionalna područja polja V2.



Slika 29-19. Prikaz rasporeda primarnog i asocijacijskih vidnih kortikalnih polja u rezus majmuna. Polje V4 je ključna postaja za povezivanje P-puta s asocijacijskim poljima parijetalnog režnja, a polje MT (= V5) je ključna postaja za povezivanje M-puta s asocijacijskim poljima temporalnog režnja. Za pojedinosti vidi tekst. Pojednostavljeni crtež prema Zeki (1993).

- Polje V2 tako razdvojene vidne informacije dalje usmjerava u dvije velike skupine asocijacijskih vidnih polja – parijetalnu i temporalnu.
- Asocijacijska vidna polja temporalnog režnja poglavito su uključena u opažanje boja i oblika, dok su asocijacijska vidna polja parijetalnog režnja ključna za opažanje kretanja u vidnom polju.
- Asocijacijska vidna polja V4 i V5 (= MT) su ključne postaje pri preusmjeravanju vidnih informacija iz polja V1/V2 u parijetalna ili temporalna vidna polja. Pritom je polje V4 ključni posrednik u prijenosu informacija iz P-puta (oblici i boje) u sljepoočni režanj, dok je polje V5 (= MT) ključni posrednik u prijenosu informacija iz M-puta (kretanje) u parijetalni režanj.

Na temelju navedenih otkrića, do 1991. se općenito vjerovalo da P-sustav ima glavnu ulogu u opažanju boja i elemenata vidnog prizora s velikom prostornom učestalošću (tj. finih pojedinosti), dok M-sustav ima glavnu ulogu u opažanju kretanja, skotopnom (akromatskom) vidu i uočavanju vidnih podražaja slabog kontrasta (stoga je M-sustav slikovito nazvan kanalom luminancije). No, kasniji pokusi na majmunima su potaknuli “popravljeno” tumačenje navedene teorije o funkcijama M i P-sustava. Riječ je o psihofizičkim pokusima sprovedenim u izoliranim uvjetima (kad se granica dva dijela vidnog prizora uočava jedino na temelju kontrasta boje, ali je eliminiran kontrast luminancije, tj. jarkosti – takvi uvjeti bi prema klasičnom shvaćanju trebali selektivno onesposobiti

M-sustav) te o pokusima u kojima su načinjene selektivne lezije (mehaničke ili neurofarmakološke) struktura P-sustava ili M-sustava, pa je psihofizički i fiziološki ispitana funkcija preostalog, “zdravog” sustava. Ti su pokusi ukazali na barem dvije važne novosti:

- a) M-sustav nije jedinstveni kanal luminancije – i P-sustav reagira na kontrast luminancije ako vidni podražaj ima malu prostornu učestalost.
- b) M-sustav nije jedini nositelj sposobnosti stereoskopskog vida, nego bar neke vidove te funkcije obavlja i P-sustav.

Iz tih nalaza je zaključeno sljedeće: P-sustav proširuje raspon vida u domeni većih prostornih učestalosti vidnih podražaja (razlikovanje finijih pojedinosti, npr. guste mrežice uskih pruga) i u domeni valne duljine (razlikovanje boja), dok M-sustav proširuje raspon vida u vremenskoj domeni (uočavanje učestalijeg titranja izvora svjetlosti) i u domeni skotopnog vida (gledanje u sumraku i po noći). P-sustav je ključan za razlikovanje boja, te za opažanje oblika i stereoskopske dubine kad su u pitanju vidni podražaji velike (ali ne i male!) prostorne učestalosti. M-sustav ima bitnu ulogu u opažanju kretanja i treperenja svjetlosti. No, i P-sustav može opažati kretanje i treperenje ako je riječ o vidnim podražajima velikog kontrasta i male vremenske učestalosti. Štoviše, oba sustava podjednako dobro reagiraju na kontrast jarkosti, pokazatelje stereoskopske dubine i oblika, ako vidni podražaj ima malu prostornu učestalost.

Po svemu sudeći, evolucija M i P- sustava u majmuna i čovjeka je proširila raspon vidnih funkcija. Naime, za vidni sustav s velikom moći razlučivanja (P-sustav) i preciznim razlikovanjem pojedinosti (oblika i boja) potrebni su:

- mali prozor u svijet (*fovea centralis*),
- toničko odgovor P-neurona (za optimalnu ekstrakciju statičkih prostornih informacija tijekom svakog kratkog razdoblja pažljivo usmjerenog pogleda – to u majmuna i čovjeka tipično traje svega 200-500 msec!),
- zasebni projekcijski putovi od svake vrste čunjića..

Međutim, slabo izražena konvergencija (u sustavu čunjići – P-stanice mrežnice) i tonički odgovor P-neurona ograničuju njihovu osjetljivost i sposobnost vremenskog razlučivanja vidnih podražaja. (Tipična svojstva neurona M-sustava su: veliko receptivno polje, velika osjetljivost i fazni odgovor). Slikovito govoreći, čini se da se tijekom evolucije primata i čovjeka M-sustav (kojeg imaju svi sisavci) u korist novostvorenog P-sustava odrekao obrade boja i oblika kad su u pitanju vidni podražaji velike prostorne učestalosti. Ponovimo ukratko anatomsko ustrojstvo M-sustava i P-sustava.

M-sustav započinje ganglijskim M-stanicama mrežnice, što se projiciraju u M-slojeve CGLd. M-slojevi se projiciraju u podsloj 4C α polja V1. Interneuroni podsloja 4C α signale prenose do asocijacijskih neurona podsloja 4B, a dugi aksoni tih neurona se projiciraju u dva područja: a) izravno u polje MT (= V5) i b) prvo u široke pruge polja V2, a potom se neuroni širokih pruga projiciraju u polje MT. Napokon, polje MT je glavna postaja na putu prijenosa informacija M-puta u asocijacijska područja sljepoočnog režnja (inferotemporalni korteks).

P-sustav započinje ganglijskim P-stanicama mrežnice, što se projiciraju u P-slojeve CGLd. P-slojevi se projiciraju u podslojeve 4A i 4C β polja V1. Interneuroni tih podslojeva signale prenose do asocijacijskih piramidnih neurona 2. i 3. sloja polja V1 (onih u blobovima za informacije o boji, a

onih u interblobovima za informacije o obliku). Dugi aksoni tih asocijacijskih neurona se projiciraju u uske pruge i međupruge polja V2, a asocijacijski piramidni neuroni polja V2 se projiciraju u polje V4. Polje V4 je glavna postaja na putu prijenosa informacija P-puta u asocijacijska područja parijetalnog režnja.

Naravno, na razini asocijacijskih područja moždane kore M i P-sustav nisu posve razdvojeni. Postoje brojne dvosmjerne veze asocijacijskih polja parijetalnog i temporalnog režnja. No, glavna poruka ovog poglavlja je bila da su M i P-sustav praktički posve razdvojeni sve do razine polja V2. Klinički, neurološki i neuropsihološki nalazi na ljudima također pokazuju da parijetalni i temporalni korteks imaju različite vidne funkcije.

Postojanje M i P sustava je izravno dokazano i u ljudskom mozgu

Ako rezus majmun (mozak težine 150 grama) ima čak 30 kortikalnih polja uključenih u vidni sustav, razumno je očekivati da ih ljudski mozak ima barem toliko, ako ne i više. Pored toga, vidni sustav majmuna i čovjeka imaju vrlo slično anatomsko i fiziološko ustrojstvo. Primjerice, blobovi i interblobovi postoje u ljudskom polju V1, a izravno je dokazano i postojanje OD kolumni u ljudskom polju V1. No, postoje i neke zanimljive razlike: u ljudskom polju V2 ne mogu se histokemijski prikazati naizmjenične široke i uske pruge te međupruge reaktivnosti na citokrom-oksidazu (umjesto toga se vidi nepravilna mreža reaktivnih mrlja). No, vrlo pravilni slijed takvih pruga i u ljudskom polju V2 se može prikazati nekim mijelohistološkim metodama, te imunocitokemijskim bojanjem s posebnim antitijelima (Cat-301). Nadalje, jasne funkcionalne razlike parijetalnog i temporalnog korteksa (u smislu razdvojenosti M i P sustava) izravno su pokazane posebnim “neuroimaging” metodama u mozgu živih i zdravih dragovoljaca. Riječ je o metodama pozitrone emisije tomografije (PET) i funkcionalne magnetske rezonancije (fMRI = functional Magnetic Resonance Imaging). Tijekom takvih pokusa u dragovoljaca su jasno lokalizirana dva ključna polja dotad opisana u majmuna – polja V4 i V5 (= MT). Naravno, takvim su pristupom jednako uspješno lokalizirana i ljudska polja V1 i V2, ali i niz drugih asocijacijskih vidnih polja (dosada već više od 10 polja). Napokon, i klasični i noviji neurološki i neuropsihološki nalazi jasno ukazuju da su uz ozljede sljepoočnog režnja i ventralne površine okcipitalnog režnja (P-sustava) jasno povezana dva karakteristična sindroma:

- a) **Achromatopsia**, tj. gubitak sposobnosti prepoznavanja boja (uzrokovan ozljedom moždane kore ili supkortikalne bijele tvari, a ne ozljedom nižih razina vidnog puta).
- b) **Prosopagnosia**, tj. gubitak sposobnosti prepoznavanja lica i sličnih složenih vidnih podražaja (npr. mrtve prirode).

S druge strane, ozljede parijetalnog režnja uzrokuju pojavu sindroma **cerebralne akinetopsije**, tj. specifične nesposobnosti opažanja kretanja podražaja u vidnom polju. Ključni nalaz novijih istraživanja je sljedeći: achromatopsia se javlja nakon ozljeda ljudskog polja V4 (i njegove okoline), prosopagnosia se javlja nakon ozljeda inferotemporalnog korteksa, a cerebralna akinetopsija se javlja nakon ozljeda ljudskog polja V5 (= MT) i njegove okoline. Prema tome, anatomski, funkcionalni i klinički nalazi jasno ukazuju na postojanje zasebnog M i P sustava i u ljudskom mozgu.