



UNIVERZITET U NOVOM SADU
PRIRODNO-MATEMATIČKI
FAKULTET
DEPARTMAN ZA FIZIKU



Kritična frekvenca treperenja

- diplomski rad -

Mentor: dr Olivera Klisurić

Kandidat: Radulović Miloš

Novi Sad, 2012

Ovim putem želim da izrazim zahvalnost
svom mentoru dr Oliveri Klisurić, dr. Zoranu Mijatoviću i Zoltanu Nađu
na svesrdnoj pomoći koju su mi pružili tokom izrade ovog rada

Sadržaj

1.	Uvod	1
2.	Osnovna Anatomija ljudskog oka	2
2.1.	Elementi očne jabučice	2
2.2.	Mrežnjača	3
2.2.2.	Optički disk i fovea	6
2.2.3.	Fotoreceptori	6
2.2.3.1.	Fotopigmenti u čepićima i štapićima	7
2.2.3.2.	Skotopski i fotopski vid	8
3.	Biološki potencijali	11
3.1.	Difuzioni potencijal	11
3.2.	Membranski potencijal mirovanja nerva	12
3.2.1.	Aktivni transport jona natrijuma i kalijuma kroz membranu	12
3.2.2.	Poreklo membranskog potencijala mirovanja	12
3.3.	Akcioni potencijali	14
3.3.1.	Inicijacija i propagiranje akcionog potencijala	15
4.	Osnovna fiziologija mrežnjače	17
4.1.	Vizuelna putanja	17
4.2.	Prenos signala unutar neurona mrežnjače	18
4.3.	Fotoreceptori	18
4.3.1.	Geometrijski (cis/trans) izomerizam retinala	19
4.4.	Lateralna inhibicija i horizontalne ćelije	21
4.5.	Bipolarne ćelije	21
4.6.	Amakrine ćelije	22
4.7.	Ganglijske ćelije	22
5.	Vremenske karakteristike ljudskog vida	25

Sadržaj

5.1.	Stimulus	25
5.1.1.	Dubina modulacije	25
5.1.2.	Temporalna frekvencija	26
5.2.	Funkcija transfera temporalne modulacije	27
6.	Temporalna rezolucija i temporalno sumiranje	30
6.1.	Skotopski vid	30
6.2.	Fotopski vid	31
7.	Kritična frekvencija treperenja	33
7.1.	Pojam kritične frekvencije treperenja	33
7.2.	Karakteristike ispitanika	33
7.2.1.	Oko	33
7.2.2.	Moždana kora	34
7.2.3.	Starost	35
7.2.4.	Fiziološko/medicinsko stanje subjekta	35
7.3.	Karakteristike stimulusa	35
7.3.1.	Luminacija svetlosnog impulsa	35
7.3.2.	Površina stimulusa	36
7.3.3.	Talbot-Plateau zakon	37
7.3.4.	Kontinualno spoljašnje osvetljenje	37
7.3.5.	Talasna dužina	37
8.	Eksperiment: Određivanje Kritične frekvencije treperenja i njena zavisnost od talasne dužine	38
8.1.	Metoda merenja	38
8.1.1.	Karakteristike dioda	38
8.1.2.	Metod određivanja kritične frekvencije treperenja	39

Sadržaj

8.2.	Rezultati merenja	40
8.3.	Diskusija	43
9.	Zaključak	44

Literatura

1. Uvod

Milioni ljudi širom sveta svakodnevno koriste veštačko osvetljenje koje nije stabilno, već je kod njega prisutno izvesno treperenje. Ista pojava je prisutna na monitorima kompjutera i ekranima televizora. Iako su nestalni stimulusi primetni samo u vrlo kratkom vremenskom intervalu tokom posmatranja, doživljavamo ih kao kontinualan i stalan nadražaj zato što dolazi do integracije sukcesivnih bljesaka procesom koji se naziva fuzija treperenja.

Još je u staroj Grčkoj, bilo poznato da se isprekidan svetlosni stimulus opaža kao kontinualna svetlost pri određenoj frekvenci treperenja. U psihofizičkim eksperimentima, Kritična frekvenca treperenja ili Kritična fuzija treperenja predstavlja frekvencu tranzicije od percepcije treperenja do stalne svetlosti. Ova frekvenca se može meriti povećanjem ili smanjenjem frekvencije stimulusa. Pri tome se mogu javiti blage razlike u izmerenim vrednostima. Određene razlike u vrednostima ove frekvence se mogu javiti i u slučajevima kada posmatrač sam određuje njenu vrednost u odnosu na merenje koju vrši drugo lice.

Jedno od prvih psihofizičkih merenja Kritične frekvence treperenja je izvršeno u prvoj polovini osamnaestog veka, od strane J. Segner-a (1740. godina), na Gotingenskom univerzitetu. Pozivajući se na medicinsku doktorsku disertaciju G.G. Bieleck-a, pokazao je da se isprekidan svetlosni stimulus opaža kao neprekidan, iznad određene frekvence. On je objasnio ovaj eksperimentalni rezultat pretpostavljajući da je do fuzije treperenja svetlosti došlo usled postojanosti, odnosno održanja nadražaja nakon svake svetlosne promene.

Početkom devetnaestog veka, naročito nakon radova Purkinje-a (1819. i 1823. godine) i Plateau-a (1830., 1834. i 1835. godine), započinje era sistematskog ispitivanja fizioloških osobina oka i vizuelnog sistema. Veliki broj istaknutih fiziologa i fizičara koji su sprovodili istraživanja u polju vida, takođe je izučavalo i fenomen treperenja.

Danas se zna da Kritična frekvenca treperenja zavisi od velikog broja faktora. Cilj ovog rada je upoznavanje sa Kritičnom frekvencom treperenja, kao i određivanje njene vrednosti i zavisnosti od talasne dužine, u uslovima normalnog (dnevnog) pozadinskog osvetljenja.

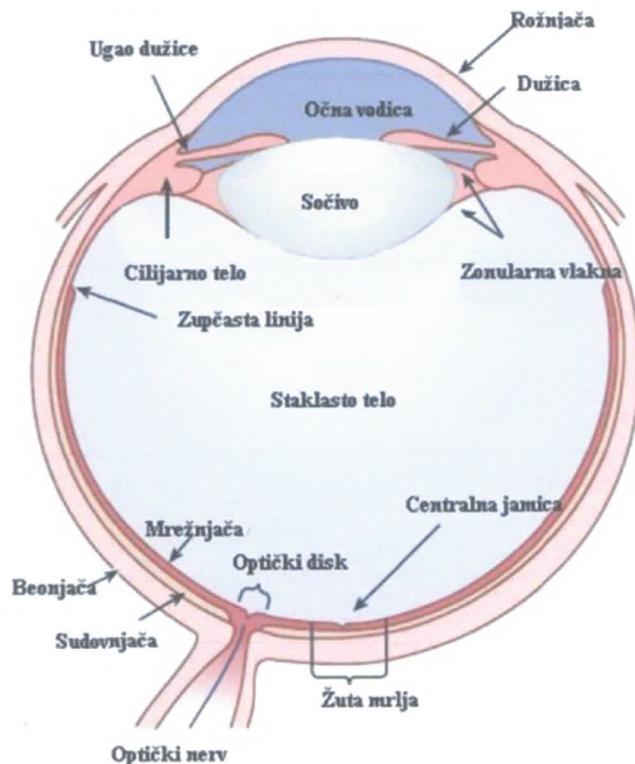
2. Osnovna anatomija ljudskog oka

2.1. Elementi očne jabučice

Po rođenju, prosečno ljudsko oko ima aksijalnu dužinu (od rožnjače do mrežnjače) od 17 mm, dok kod odrasle osobe ova dužina iznosi 25,4 mm.

Očna jabučica (*bulbus oculi*), koja je sastavni deo oka, ima oblik lopte i sastoji se od 3 koncentrična omotača. Sa spoljne strane je beonjača (*sclera*), srednji omotač je sudovna opna (*tunica vasculosa*), a u unutrašnjosti je mrežnjača (*retina*). Beonjača je beo, neprozračni deo očne jabučice koji se u najvećoj meri sastoji iz kolagena i koji pruža potporu i zaštitu unutrašnjim elementima oka. Ona se nastavlja u rožnjaču (*cornea*). Rožnjača je prvi optički medij na koji nailaze svetlosni zraci prodirući u očnu jabučicu. Ona nema krvnih ni limfnih sudova, što omogućuje njenu providnost. Hranjive materije i kiseonik dobija putem očne vodice, s tim da najviše kiseonika dobija iz spoljašnje sredine. Beonjača i rožnjača čine fibroznu opnu očne jabučice. Sudovna opna sadrži veliki broj krvnih sudova i sastoji se iz dužice (*iris*), cilijarnog tela (*corpus ciliare*) i sudovnjače (*choroidea*).

Horizontalni poprečni presek ljudskog oka je prikazan na slici 2.1.



Slika 2.1. Horizontalni poprečni presek ljudskog oka

Dužica odgovara blendi u fotografском aparatu jer reguliše količinu svetlosnih zraka koji ulaze u oko. Ima oblik okrugle ploče, sa središnjim kružnim otvorom nazvanim zenica. Prečnik zenice je promenljiv usled naizmeničnog dejstva dva glatka mišića dužice: *m. dilatator pupillae* i *m. sphincter pupillae*. Ova dva mišića svojom kontrakcijom regulišu veličinu zenice, njeno sužavanje i njeno širenje, prema tome da li je potrebno da u očnu jabučicu uđe više ili manje svetlosti.

Cilijarno telo sadrži cilijarni mišić (*m. ciliaris*) koji deluje pri akomodaciji oka na gledanje bliskih predmeta. Kontrakcija ovog mišića uzrokuje opuštanje vlakana koja povezuju

očno sočivo sa cilijarnim telom. Usled toga, sočivo, koje je elastično, postaje ispušćeno, naročito na prednjoj strani. Na taj način se povećava prelomna moć sočiva i ono je, pri akomodaciji, podešeno sa posmatranje bliskih predmeta. Suprotno tome, pri opuštanju cilijarnog mišića, vlakna koja povezuju očno sočivo sa cilijarnim telom postaju zategnuta, a prednja strana sočiva vraćena u svoj prvo bitan položaj, koji ima prilikom pogleda u daljinu. Stoga je nepotreban mišić antagonist cilijarnom mišiću. Cilijarno telo je takođe i izvor očne vodice (*humor aquosus*). Očna vodica je providna, bezbojna tečnost, koja ispunjava prednju i zadnju očnu komoru, dve šupljine u prednjem delu oka koje razdvaja dužica. Zajedno sa staklastim telom, ona ima ulogu u održavanju normalnog pritiska u očnoj jabučici (intraokularni pritisak). Očna vodica se neprekidno stvara u zadnjoj očnoj komori, a odatle prelazi u prednju komoru i ulazi u venski sinus beonjače, ili Schlemm-ov kanal (*sinus venosus sclerae*), koji se nalazi u uglu koji formiraju dužica i rožnjača (ugao dužice).

Očna vodica čini najveći deo (98%) staklastog tela (*corpus vitreum*). Staklasto telo je prozračna želatinozna masa, koja ispunjava veći zadnji deo šupljine očne jabučice, iza sočiva i zonularnih vlakana. Ono provodi i prelama zrake i pod njegovim pritiskom mrežnjača naleže uz sudovnjaču. Na taj način se osigurava ishrana mrežnjače i njena glatkoča, što je značajno za jasnoću vida.

Prokrvljenost spoljnog dela rožnjače omogućuje sudovnjaču, koja je spojena sa cilijarnim telom. Granicu između sudovnjače i cilijarnog tela predstavlja zupčasta linija (*osa serrata*).

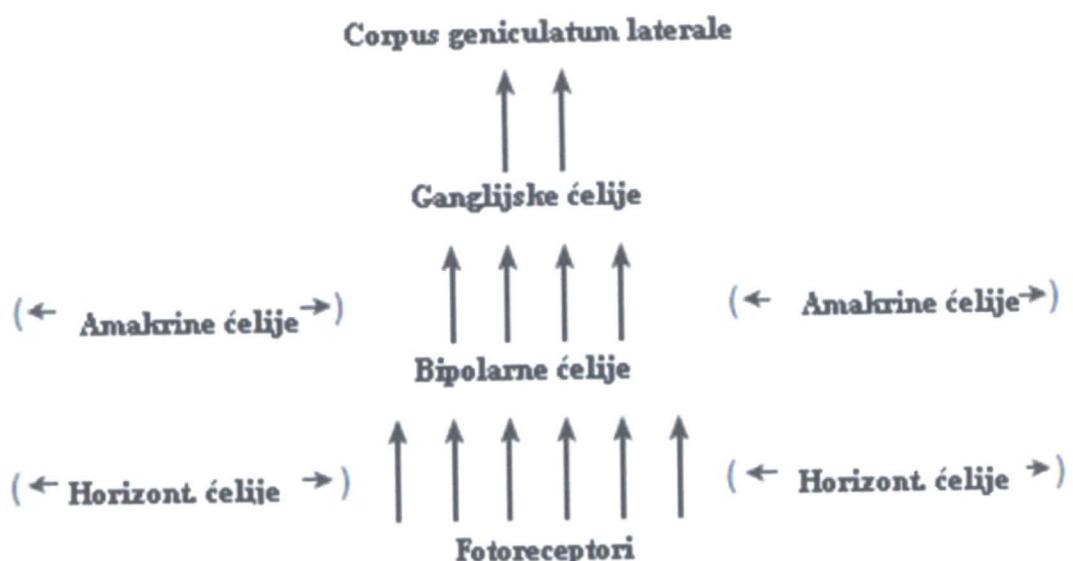
Unutrašnji sloj očne jabučice čini mrežnjaču, veoma kompleksni, višeslojni element, debljine svega 0,2 mm. Optički elementi oka fokusiraju sliku na retinu, koja zatim započinje složen proces analize te slike.

2.2. Mrežnjača

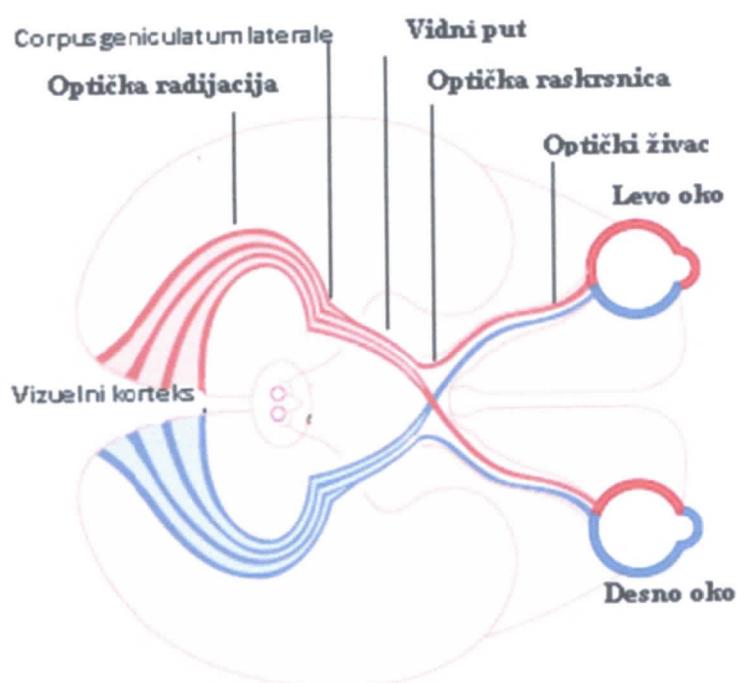
Na slici 2.2.A je šematski prikazan tok obrade podataka u mrežnjači. Specijalizovane nervne ćelije, fotoreceptori (čepići i štapići), reaguju na svetlost, transformišući radijacionu energiju u električne impulse koje šalju putem sinapsi u bipolarne ćelije retine. Bipolarne ćelije dalje prosleđuju signal ka ganglijskim ćelijama u mrežnjači. Relativno dugački aksoni ganglijskih ćelija se sakupljaju prema optičkom disku (*discus nervus optici*) na mrežnjači, obrazuju očni živac (*nervus opticus*) i potom prolaze kroz sudovnjaču i beonjaču. Optički živac zatim ulazi u očnu duplju, gde gradi krivine koje mu daju dodatnu dužinu (Slika 1.2.B). Nakon prolaska kroz optički kanal, živac ulazi u srednju lobanjsku jamu i završava se na optičkoj raskrsnici (*chiasma opticum*). Kako je mrežnjača je podeljena na dva dela: temporalnu polovicu (bliže temporalnoj kosti) i nosnu polovicu (bliže nosu), na optičkoj raskrsnici dolazi do ukrštanja odgovarajućih vlakana levog i desnog nerva. Aksoni nosne polovine prelaze na suprotnu stranu mozga, da bi se pridružili aksonima temporalne polovine drugog oka. Od optičke raskrsnice se dalje nastavlja vidni put (*tractus opticus*), koji se pruža sve do relejnog centra vizuelnog sistema u metatalamusu međumozga (*Corpus geniculatum laterale*).

Vlakna nervnih ćelija ovog relejnog centra (optička radijacija) idu do centra za vid u moždanoj kori. Aranžman fotoreceptor → bipolarna ćelija → ganglijska ćelija, predstavlja centripetalnu prirodu organizacije mrežnjače. Postoje i lateralne veze koje omogućuju horizontalnu transmisiju informacije u retini i koje se ostvaruju preko horizontalnih i amakrinih ćelija.

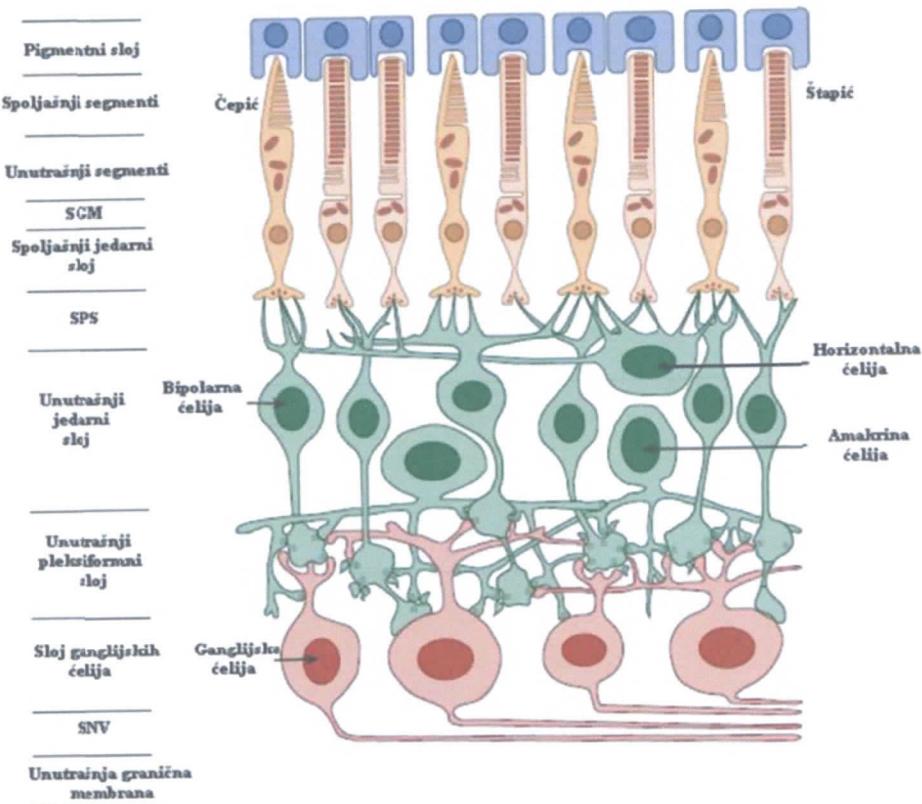
A



Slika 2.2-A. Tok obrade podataka u mrežnjači



Slika 2.2-B. Postretinalni putevi



Slika 2.3. Slojevi mrežnjače

Na slici 2.3 su prikazane funkcionalne komponente mrežnjače, poređane u slojevima od spoljašnosti ka unutrašnjosti. Spoljašnost retine čine oni elementi koji se nalaze uz sudovnjaču, a njenu unutrašnjost čine predstavljaju elementi koji se nalaze uz staklasto telo.

Spoljašnji omotač mrežnjače, pigmentni sloj (*stratum pigmentosum*), ne reaguje na svetlosno zračenje i ne učestvuje u dekodiranju vizuelne informacije. On sadrži tamne pigmente koji apsorbuju višak svetlosnih fotona, te na taj način smanjuju rasejanje svetlosti u oku. Iza pigmentnog sloja su fotoreceptori. Ove ćelije pokazuju visok nivo metaboličke aktivnosti, među najvišim u ljudskom organizmu. Zbog toga su i locirane u spoljašnjem delu mrežnjače, blizu sudovnjače, gde im je obezbeđeno maksimalno snabdevanje krvlju.

Fotoreceptori se dele na dve kategorije: štapići, koji su osnov za noćni vid i ćepići, zaduženi za dnevni vid. Najistureniji delovi fotoreceptora (ispod pigmentnog sloja) obrazuju spoljašnji segment i sadrže fotopigment koji apsorbuje svetlost, transformišući je u električnu aktivnost. Unutrašnji segmenti fotoreceptora, u kojima se nalaze mnoge ćelijske organele, ali ne i jedro, takođe formiraju zaseban sloj mrežnjače.

Spoljašnja granična membrana (SGM, *Stratum limitans externum*), razdvaja unutrašnje segmente fotoreceptora od njihovih jedara. Jedra fotoreceptora obrazuju spoljašnji jedarni sloj (*Stratum nucleare externum*).

Prve retinske sinapse se javljaju unutar spoljašnjeg pleksiformnog sloja (SPS, *stratum plexiforme externum*), koji se sastoji od dendrita bipolarnih i horizontalnih ćelija, sinaptičkih krajeva fotoreceptora i raznih sinapsi između ovih struktura. Horizontalne ćelije prenose signal horizontalno u ovom sloju, od fotoreceptora do bipolarnih ćelija. Iza ovog sloja sledi unutrašnji jedarni sloj (*Stratum nucleare internum*) koji sadrži ćelijska tela bipolarnih, horizontalnih i amakrinskih ćelija. Bipolarne ćelije prenose signal vertikalno, od ćepića, štapića i horizontalnih ćelija do sledećeg sloja retine.

Drugi sinaptički nivo mrežnjače je unutrašnji pleksiformni sloj (*stratum plexiforme internum*), unutar kojeg se ostvaruju sinapse između bipolarnih, amakrinskih i ganglijskih ćelija. Amakrine ćelije prenose signal horizontalno, u okviru ovog sloja, od aksona bipolarnih ćelija do dendrita ganglijskih, ili drugih amakrinskih ćelija.

Ganglijske ćelije obrazuju zaseban sloj (*stratum ganglionicum*), a njihovi aksoni konstituišu sloj nervnih vlakana (SNV, *stratum neurofibrarum*). Poslednji sloj je unutrašnja granična membrana (*stratum limitans internum*) koja predstavlja površinu kontakta mrežnjače i staklastog tela.

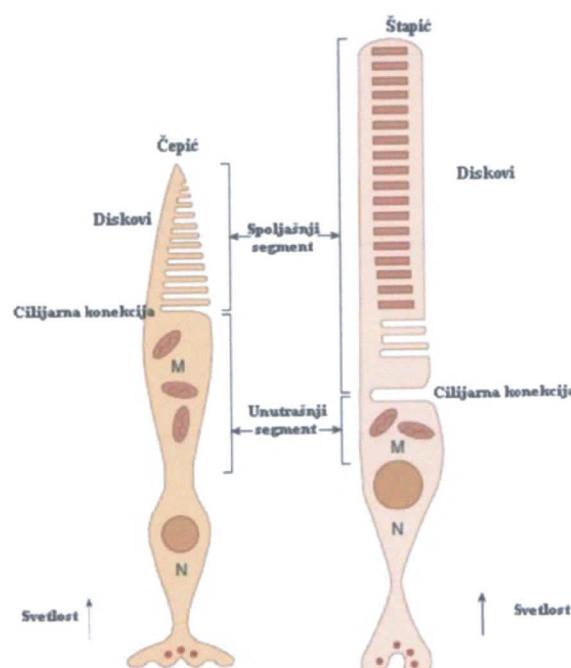
2.2.2. Optički disk i fovea

Dva mesta na mrežnjači se ističu naročitim izgledom i građom: kolut vidnog živca, ili optičkog nerva (*discus nervi optici*) i žuta mrlja (*macula lutea*).

Kolut vidnog živca se nalazi u području izlaska optičkog nerva iz očne jabučice. On ne sadrži fotoreceptore i zato se naziva slepa mrlja.

Žuta mrlja se nalazi na zadnjem polu očne jabučice. Žućasta je zbog prisustva žutog pigmenta. Ona je u središtu udubljena u centralnu jamicu (*fovea centralis*), unutar koje nastaje slika posmatranog predmeta, pa je to funkcionalna tačka jasnog vida. Centralna jamica je prečnika od oko 0,3 milimetra i sastoji se gotovo u celosti od čepića; ovi čepići imaju specijalnu strukturu koja pomaže pri detektovanju detalja. Njihova ćelijska tela su izdužena i tanka u odnosu na znatno deblje čepice koji se nalaze u perifernim delovima mrežnjače. Takođe, u centralnoj jamici, ganglijske ćelije, jedarni i pleksiformni slojevi su pomereni u stranu kako bi omogućili svetlosti da pada direktno na spoljne segmente čepića.

2.2.3. Fotoreceptori

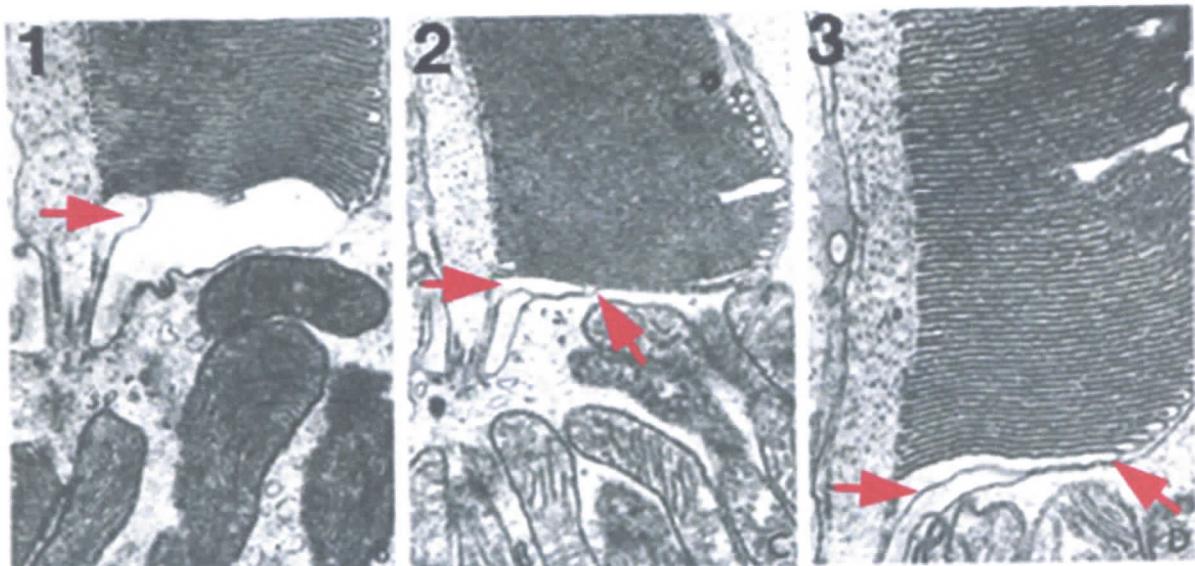


Slika 2.4. Čepić i Štapić

Mrežnjača sadrži 120 miliona štapića i oko 6 miliona čepića. Na slici 2.4 dat je šematski prikaz štapića i čepića. Fotoreceptori se sastoje od 1) spoljašnjeg segmenta, ispunjenog slojevima membrane (diskovi), koji sadrži fotopigmente, 2) unutrašnjeg segmenta ispunjenog ćelijskim organelama, 3) ćelijskog tela u kome se nalazi jedro fotoreceptorske ćelije i 4) sinaptičkog završetka, preko kojeg se ostvaruje neurotransmisija ka nervnim ćelijama drugog reda.

Spoljašnji i unutrašnji segmenti štapića su generalno tanji od onih kod čepića. Na primer, u perifernom delu mrežnjale, unutrašnji segment štapića je prečnika 2 mikrona, dok je kod čepića oko 6 mikrona. Međutim, u centralnoj jamici, gde su prisutni samo samo čepići, prečnik ovih fotoreceptora je oko 1,5 mikrona. Unutrašnji segment fotoreceptora je ispunjen tankim, dugačkim mitohondrijama. Na vrhu ovog segmenata je tanki cilijarni produžetak koji ga spaja sa spoljašnjim segmentom.

U osnovi cilijarne konekcije dolazi do formiranja spoljašnjeg segmenta, koji nastaje menjanjem oblika ćelijske membrane na ovom mestu (Slika 2.5). Ove membranske tvorevine se šire i odvajaju obrazujući slobodno plutajuće diskove unutar membrane spoljašnjeg segmenta, u slučaju štapića. Kod čepića, diskovi ostaju spojeni sa membranom spoljašnjeg segmenta.



Slika 2.5. Generisanje spoljašnjih segmentata

2.2.3.1. Fotopigmenti u čepićima i štapićima

Rodopsin

Fotopigment rodopsin se nalazi u diskovima spoljašnjeg segmenta štapića. Jedan disk sadrži približno 10000 molekula. Kako svaki štapić sadrži oko 1000 diskova, a u oku ima 120 miliona štapića, to znači da je u oku prisutno približno 10^{15} molekula rodopsina. Svaki od ovih molekula može da apsorbuje jedan foton svetlosti, a apsorpcija jednog fotona je dovoljna za aktivaciju štapića. Prisustvo velikog broja molekula rodopsina daje oku izuzetnu sposobnost za apsorpciju svetlosti i doprinosi izvršnoj osetljivosti u uslovima slabog osvetljenja.

U osnovnom stanju, rodopsin je ljubičaste boje. Kada apsorbuje svetlost, molekul rodopsina prolazi kroz biohemiju promenu i postaje transparentan. Pri tome je dovoljna

apsorpcija samo jednog fotona. U ovakovom stanju, nije moguća apsorpcija novog kvanta svetlosti, pa u slučaju da foton pada na isti (prethodno izloženi) molekul, dolazi do transmisije svetlosti.

Vremenom se transparentni rodopsin vraća u svoje prvobitno stanje. Verovatnoća da će se ovo dogoditi u periodu od 5 minuta je 0.5. Stoga, ako je određena količina rodopsina prešla u transparentno stanje, 50% ovih molekula će se regenerisati u roku od 5 minuta. Izučavanjem apsorpcionog spektra rodopsina, utvrđeno je da svetlost talasne dužine od 507 nm ima najveću verovatnoću da bude apsorbovana. Tako na primer, ako retinu ozračimo sa 1000 kvanata svetlosti talasne dužine od 507 nm, može se očekivati „beljenje“ približno 200 molekula rodopsina (200 molekula apsorbuju fotone, 800 transmituju). Ako isti deo retine ozračimo sa 1000 kvanata svetlosti talasne dužine od 680 nm, približno 100 molekula će preći u transparentno stanje, pošto je svetlost ove talasne dužine manje efektivna.

Kada je svetlost apsorbovana, svaka informacija vezana za njenu talasnu dužinu se gubi. To je princip **univariantnosti**. Bilo da je molekul rodopsina „izbeljen“ fotonom od 507, ili 680 nm, efekat je isti.

Kao što je već spomenuto, jedna fotonska apsorpcija je dovoljna da se aktivira jedan štapić. Deset ovako aktiviranih štapića je dovoljno za aktivaciju jedne ganglijske ćelije, što dovodi do toga da stimulus bude detektovan. Međutim, stimuli koji emituje tačno 10 fotona nije vidljiv zato što većina kvanata biva reflektovano ili apsorbovano od strane tkiva unutrašnjeg dela retine, ili ih sam fotopigment ne apsorbuje. Rodopsin apsorbuje manje od 20% fotona koju padaju na retinu. Da bi 10 fotonskih apsorpcija proizvele detekciju, moraju se dogoditi unutar određenih prostornih i vremenskih ograničenja koji reflektuju (pokazuju) granice prostorne i vremenske sumacije.

Cianolab, hlorolab i eritrolab

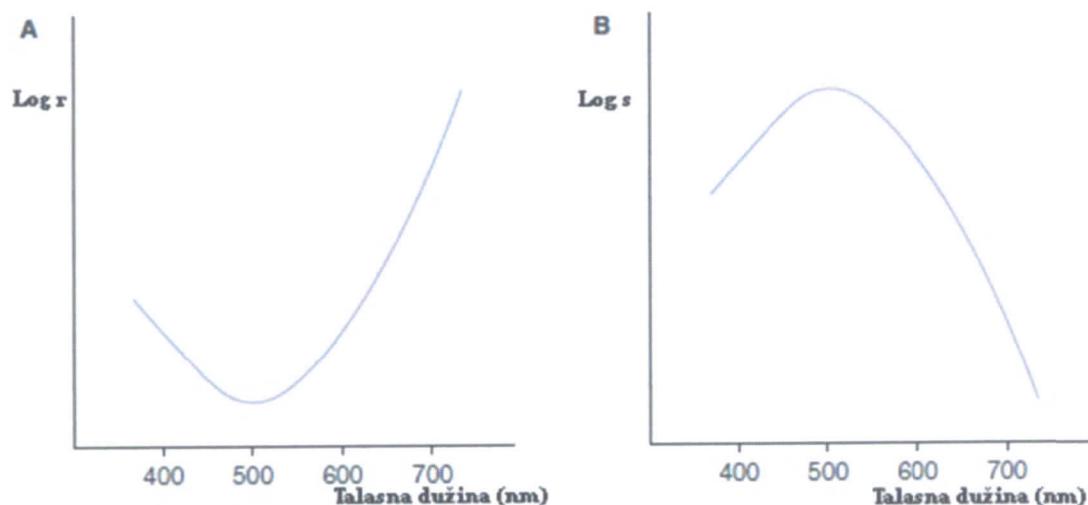
U čepićima se javljaju tri osnovna fotopigmenta: cianolab, hlorolab i eritrolab, koji pokazuju maksimalnu apsorpciju za talasne dužine od 426, 530 557 nm, tim redom. Svaki štapić sadrži samo jedan fotopigment, te se uobičajeno govori o 3 klase čepića: 1) oni koji sadrže cianolab su osjetljivi na svetlost kratke talasne dužine i nazivaju se SWS ili S-čepići (SWS, skraćeno od eng. *Short Wavelength Sensitive* – kratkotalasna osjetljivost), 2) čepići koji sadrže hlorolab su osjetljivi na svetlost srednje talasne dužine i nazivaju se MWS ili M-čepići (M skraćeno od eng. *Middle - Sredina*) i 3) čepići koji sadrže eritrolab su osjetljivi na dugotalasno zračenje i nazivaju se LWS ili L-čepići (L skraćeno od eng. *Long – dugo*). Ovi fotopigmenti se, nakon apsorpcije fotona, vraćaju u prvobitno stanje brže od rodopsina. Potrebno je oko 1.5 minuta da bi došlo do regeneracije 50% prethodno aktiviranih fotopigmenata čepića.

2.2.3.2. Skotopski i fotopski vid

Skotopski vid se javlja pri vrlo lošim uslovima osvetljenja (mrak). Karakterišu ga izuzetna osjetljivost na prigušeno svetlo, slaba oštrina i odsustvo razlikovanja boja, a za njega su zaduženi štapići. Fotopski vid se javlja pri dobrom osvetljenju (dnevno svetlo), a ističe se slabom osjetljivošću na prigušeno svetlo, odličnom oštrinom i mogućnošću razlikovanja boja. Ostvaruje se preko čepića.

Skotopska spektralna osetljivost

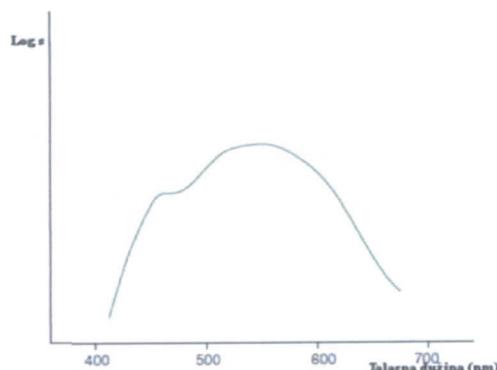
Sposobnost detekcije stimulusa pod skotopskim uslovima se može demonstrirati merenjem skotopske spektralne osetljivosti ispitanika (npr. osetljivost u funkciji od talasne dužine). Ispitanik najpre mora provesti 45 minuta u mračnoj sobi kako bi se vizualni sistem prilagodio na mrak. Zatim se određuje minimalna količina energije potrebna da osoba detektuje stimulus različitih talasnih dužina. Najmanja energija neophodna za detekciju stimulusa je prag nadražaja za dati stimulus. Krive zavisnosti praga nadražaja i osetljivosti od talasne dužine u skotopskim uslovima su prikazane na slici 2.6. Osetljivost predstavlja recipročnu vrednost praga. Nizak prag nadražaja ukazuje na visoku osetljivost.



Slika 2.6. A. Relativni skotopski prag nadražaja u funkciji od talasne dužine
B. Relativna skotopska osetljivost u funkciji od talasne dužine

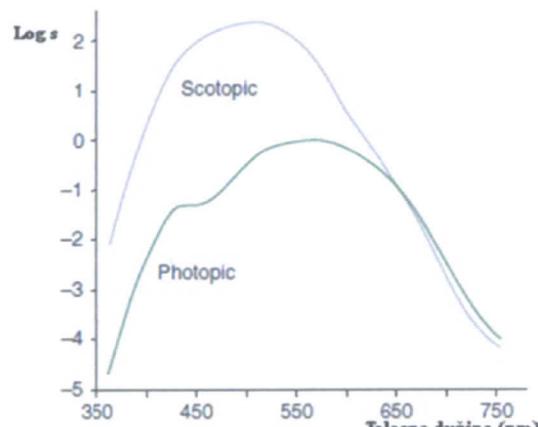
Fotopska spektralna osetljivost

Kriva fotopske spektralne osetljivosti se može odrediti na isti način kao i u prethodnom slučaju, s tom razlikom što se merenje vrši u uslovima dobrog osvetljenja. Fotopska osetljivost kao funkcija talasne dužine je data krivom na slici 2.7. Uočava se jasan pik u regiji oko 555 nm.



Slika 2.7. Relativna fotopska osetljivost u funkciji od talasne dužine

Na slici 2.8 su skotopska i fotopska osetljivost prikazane na istom grafiku. Prag nadražaja u oba slučaja je određen nakon adaptiranja na mrak subjekta, tako da su rodopsin i fotopigmenti čepića u potpunosti regenerisani. Obe krive su dobijene u uslovima pod kojima je osetljivost svakog od vizuelnih sistema najveća. Dva praga nadražaja su prisutna na svakoj talasnoj dužini: prag nadražaja za bezbojni, skotopski vid i prag nadražaja za hromatski, fotopski vid.

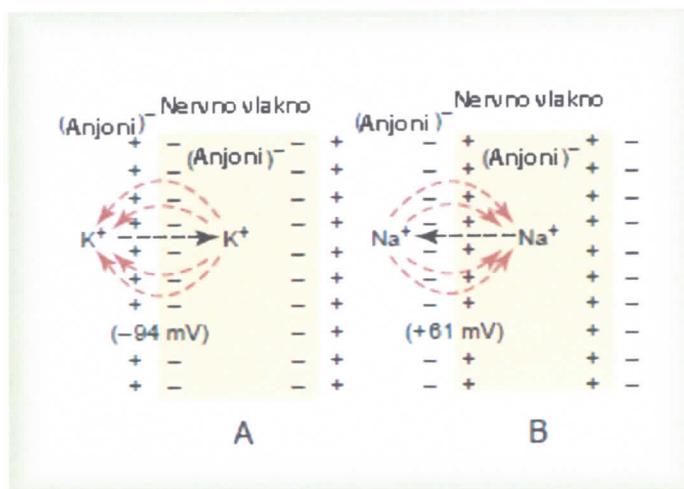


Slika 2.8. Skotopska i fotopska funkcija osetljivosti

Posmatrajmo stimulus talasne dužine od 500 nm čiji intenzitet postepeno raste. Prvo ga detektuje skotopski sistem koji ga vidi kao ahromatsku (bezbojnu) svetlost. Kako se intenzitet stimulusa povećava, on će eventualno biti registrovan kao obojena svetlost, što će ukazati na detekciju od strane fotopskog sistema. Razlika u osetljivosti između ova dva sistema, za datu talasnu dužinu, se naziva fotochromatski interval. Primećuje se da je skotopski sistem osetljiviji od fotopskog na svim talasnim dužinama, izuzev u dugotalasnoj (crvenoj) regiji spektra.

3. Biološki potencijali

3.1. Difuzioni potencijal



Slika 3.1. Membranski potencijal

Na slici 3.1A, koncentracija jona kalijuma je velika unutar membrane nervnog vlakna, ali je vrlo niska izvan membrane. Pretpostavimo da je u ovom slučaju membrana propustljiva samo za jone kalijuma i ni za jednu drugu vrstu jona. Zbog velikog gradijenta koncentracije jona od unutrašnjosti ka spoljašnosti, postoji jaka tendencija za difuziju kalijumovih jona ka spoljašnosti membrane. Usled difuzije, joni kalijuma iznose pozitivno naelektrisanje napolje, stvarajući tako elektropozitivnost izvan, a elektronegativnost unutar membrane zbog negativnih anjona koji ostaju unutra i ne difunduju kroz membranu u spoljašnost. U milisekundi, razlika potencijala između unutrašnjeg i spoljašnjeg dela membrane, tzv. difuzioni potencijal, postaje dovoljno velika da blokira dalji prolazak jona kroz membranu, bez obzira na i dalje prisutni koncentracioni gradijent.

Kod normalnog nervnog vlakna sisara, ova razlika potencijala iznosi oko 94 mV, sa elektronegativnošću unutar membrane vlakna.

Na slici 3.1B prikazan je isti fenomen, ali ovog puta sa visokom koncentracijom jona natrijuma izvan membrane i niskom koncentracijom istih jona u unutrašnjosti. Ovi joni su takođe pozitivno naelektrisani. Sada prepostavljamo da je membrana veoma propusna za jone natrijuma, a nepropusna za druge jone. Difuzija pozitivno naelektrisanih jona natrijuma u unutrašnjost membrane stvara membranski potencijal suprotnog polariteta od onog prikazanog na slici 3.1A, tako da je membrana negativno naelektrisana spolja, a pozitivno naelektrisana iznutra. Kao i u prethodnom slučaju, u milisekundi razlika potencijala postaje dovoljno velika da sprečava dalju difuziju natrijumovih jona. Međutim, u nervnim vlaknima sisara, ovaj potencijal iznosi oko 61 mV, pozitivno unutar vlakna.

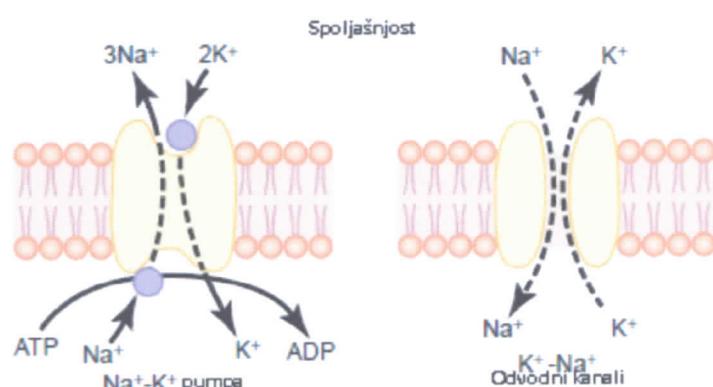
Vidimo da u oba slučaja razlika u koncentraciji jona kroz selektivno propustljivu membranu može, u odgovarajućim uslovima, obrazovati membranski potencijal.

3.2 Membranski potencijal mirovanja nerva

Potencijal mirovanja membrane dugačkih nervnih vlakana kada ne prenose nervni signal je oko -90 mV. Tačnije, potencijal unutar vlakna je za 90 mV više negativan od potencijala vanćelijske tečnosti vlakna.

3.2.1. Aktivni Transport jona natrijuma i kalijuma kroz membranu ($\text{Na}^+ \text{-K}^+$ pumpe)

Sve ćelijske membrane u telu poseduju moćne $\text{Na}^+ \text{-K}^+$ pumpe koje neprekidno izbacuju jone natrijuma izvan, a jone kalijuma u unutrašnjost ćelije, kao što je prikazano na slici 2.2.



Slika 3.2. Funkcionalne karakteristike Na-K pumpa i K-Na odvodnih kanala

Primetićemo da se više pozitivnih nanelektrisanja izbacuje iz ćelije, nego što se upumpava (tri jona natrijuma u spoljašnjost za svaka dva jona kalijuma u unutrašnjost), stvarajući deficit pozitivnih jona unutar membrane. Ovo dovodi do formiranja negativnog potencijala unutar membrane vlakna. Na⁺-K⁺ takođe dovodi do obrazovanja koncentracionih gradijenata za natrijum i kalijum kroz membranu nervnog vlakna u mirovanju. Na desnoj strani slike 2.2 prikazan je odvodni kanal u membrani nervnog vlakna kroz koji joni natrijuma i kalijuma mogu da „cure“. Naglasak je stavljen na isticanje kalijuma zato što su u proseku ovi kanali mnogo više propustljivi za kalijum nago za natrijum, uobičajeno čak i do 100 puta. Ova razlika u propustljivosti je od velikog značaja za određivanje nivoa normalnog membranskog potencijala kada nema prenosa signala.

3.2.2. Poreklo membranskog potencijala mirovanja

Prepostavimo da je ćelijska membrana propustljiva samo za jone kalijuma. Zbog velikog koncentracionog gradijenta oni će se kretati iz unutrašnjosti ćelije prema spoljašnjosti. Jioni kalijuma nose sa sobom pozitivno nanelektrisanje stvarajući stanje elektropozitivnosti u spoljašnjoj sredini, a elektronegativnosti unutar ćelije. Kako pozitivni potencijal spolja raste, sada on odbija nove kalijumove jone (koji su pozitivno nanelektrisani) da difunduju kroz membranu, iako postoji koncentracioni gradijent, jer se javlja električni gradijent koji doprinosi uspostavljanju ravnoteže. Ovaj potencijal potreban da zaustavi dalju difuziju iznosi za kalijumove

jone oko 94 mV (kod normalno debelog nervnog vlakna) sa negativošću unutar ćelijske membrane. Drugim rečima, u ovom slučaju potencijal unutar membrane bi iznosio -94 mV. Pretpostavimo sada da je ćelijska membrana propustljiva samo za jone natrijuma. Pošto je njihova koncentracija spolja veća oni teže da difunduju u unutrašnjost ćelije, noseći sa sobom pozitivno nanelektrisanje. Difuzija natrijuma stvara elektropozitivnost unutar ćelije, elektronegativnost spolja. Kako joni natrijuma sve više difunduju javlja se membranski potencijal koji odbija nove natrijumove jone od dalje difuzije, iako postoji koncentracioni gradijent. Taj potencijal za jone natrijuma iznosi oko 61 mV, sa pozitivnošću unutar ćelijske membrane. Ovaj potencijal, potreban da se zaustavi difuzija (za natrijum i kalijum) se zove Nernstov potencijal, računa se preko Nernstove jednačine:

$$EMF = \pm 61 \log \frac{Koncentracija_jona_unutar_ćelije}{Koncentracija_jona_izvan_ćelije} \quad [mV]$$

, gde je EMS, elektromotorna sila.

Kada se koristi ova formula, pretpostavlja se da je potencijal ekstracelularne tečnosti, izvan membrane, jednak nuli, a da je Nernstov potencijal, potencijal unutar membrane. Takođe, znak potencijala je „+“ ako je jon koji difunduje iz unutrašnjosti ka spoljašnosti negativan, a „-“ ako je jon pozitivan.

Kada se uzme u obzir da je koncentracija kalijumovih jona spolja 4 mmol/l a unutra oko 140 mmol/l onda se može izračunati Nernstov potencijal za kalijum i to je -94 mV. Koncentracija natrijumovih jona je spolja 142 mmol/l, a unutar ćelije 14 mmol/l, Nernstov potencijal za natrijum iznosi +61 mV.

Kakva je uzajamna interakcija ova dva potencijala i koliki će biti rezultantni potencijal? Odgovor na ovo pitanje leži u Goldmanovoj jednačini. Naime, kada je membrana propusna za nekoliko različitih jona, difuzioni potencijal koji nastaje zavisi od tri faktora: 1) polariteta električnog nanelektrisanja svakog jona, 2) propustljivosti membrane (P), i 3) koncentracije (C) jona koji se nalaze u unutrašnjosti membrane (i) i izvan nje (o). Goldmanova jednačina nam omogućava da izračunamo membranski potencijal na unutrašnjosti membrane kada su prisutna dva jednovalentna pozitivna jona (Na, K) i jedan jednovalentan negativan ion (Cl)

$$EMF = -61 \log \frac{C_{Na(o)}P_{Na} + C_{K(o)}P_K + C_{Cl(o)}P_{Cl}}{C_{Na(i)}P_{Na} + C_{K(i)}P_K + C_{Cl(i)}P_{Cl}} \quad [mV]$$

U slučaju koji opisujemo joni hlora ne igraju nikakvu ulogu.

Kako je membrana veoma propustljiva za jone kalijuma, a slabo propustljiva za jone natrijuma, logično je zaključiti da je doprinos difuzije kalijuma membranskom potencijalu mnogo veći od doprinosa difuzije jona natrijuma. U normalnom nervnom vlaknu, propustljivost membrane za kalijum je 100 veća od propustljivosti za natrijum. Korišćenjem ove vrednosti u Goldmanovoj jednačini, dobija se potencijal od -86 mV.

Membranskom potencijalu mirovanja doprinosi još jedan faktor, Na^+-K^+ pumpa. Ova pumpa vrši konstantno izbacivanje tri jona natrijuma u spoljašnost i ubacivanje 2 jona kalijuma u unutrašnjost ćelijske membrane. Zbog toga je prisutan stalni gubitak pozitivnih nanelektrisanja sa unutrašnje strane membrane, što stvara dodatni nivo negativiteta (dodaje se -4 mV) sa unutrašnje strane. Iz ovoga možemo zaključiti da je ukupan membranski potencijal mirovanja oko -90 mV.

3.3. Akcioni potencijal

Nervni signali se prenose preko akcionih potencijala. Oni predstavljaju brze promene membranskog potencijala koje se velikom brzinom prostiru duž membrane nervnog vlakna. Svaki akcioni potencijal počinje iznenadnom promenom normalnog negativnog membranskog potencijala mirovanja u pozitivan potencijal, a završava podjednako brzim povratkom membrane u prvobitno stanje. Da bi se nervni impuls preneo, akcioni potencijal se mora pomerati duž nervnog vlakna sve do njegovog završetka.

Razlikujemo 3 faze akcionog potencijala:

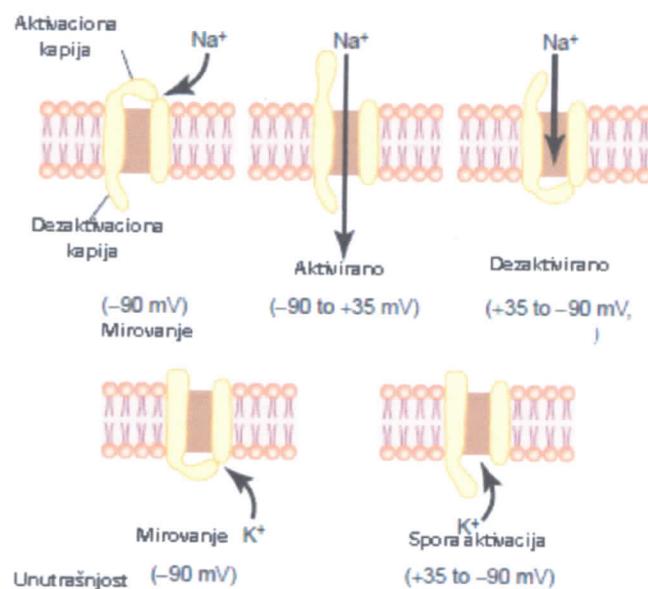
1) Faza mirovanja. Ovo je ustvari membranski potencijal mirovanja, pre nego što dođe do akcionog potencijala. Za membranu kažemo da je polarizovana zbog prisutnog negativnog potencijala od -90 mV .

2) Faza depolarizacije. U ovoj fazi, membrana iznenada postaje vrlo propusna za jone natrijuma i dozvoljava ulazak velikom broju pozitivnih natrijumovih jona u unutrašnjost aksona. Normalno „polarizovano“ stanje od -90 mV biva u trenutku neutralisano usled priliva pozitivnog nanelektrisanja; potencijal raste velikom brzinom u pozitivnom pravcu. Ovo se naziva depolarizacija. U velikim nervnim vlaknima vrednost potencijala prelazi 0 i postaje pozitivan, dok u manjim vlaknima i mnogim neuronima centralnog nervnog sistema, potencijal jedva dostiže nulli nivo i ne dobija pozitivnu vrednost.

3) Faza repolarizacije. U desetohiljaditom delu sekunde, nakon što je membrana postala veoma propusna za jone natrijuma, natrijumski kanali počinju da se zatvaraju, a kalijumski kanali se otvaraju više nego u stanju mirovanja. Brza difuzija jona kalijuma u spoljašnost ćelije uspostavlja prvobitnu situaciju sa normalnim, negativnim membranskim potencijalom.

Faktori, od suštinskog značaja za depolarizaciju i repolarizaciju membrane su naponski kontrolisani natrijumski i kalijumski kanali (Slika 3.3). Gornji deo na slici pokazuje tri različita stanja naponski kontrolisanih kanala natrijuma. Ovaj kanal poseduje 2 kapije – jednu blizu izlaza kanala, koja se naziva aktivaciona kapija i jednu blizu ulaza kanala, koja se zove dezaktivaciona kapija. Prva slika, u gornjem levom uglu prikazuje stanje ove dve kapije pri normalnom membranskom potencijalu mirovanja (-90 mV). U ovom stanju, aktivaciona kapija je zatvorena, što sprečava ulazak natrijumovih jona u unutrašnjost vlakna putem ovih kanala.

Kada membranski potencijal postane manje negativan nego što je u fazi mirovanja (obično između -70 i -50 mV), dolazi do otvaranja aktivacione kapije. Ovo je aktivirano stanje tokom kojeg joni natrijuma mogu slobodno prolaziti kroz kanal ka unutrašnjosti vlakna. Isto povećanje napona koje otvara aktivacionu, zatvara dezaktivacionu kapiju, ali ova druga se zatvara za desetohiljaditi deo sekundi kasnije nakon otvaranja aktivacione kapije. Stoga, nakon što su natrijumovi kanali bili otvoreni na vrlo kratko vreme, dezaktivaciona kapija se zatvara i natrijum ne može više da prolazi kroz membranu. Od ovog momenta membranski potencijal počinje da se vraća u prvobitno stanje, što predstavlja proces repolarizacije. Treba naglasiti i to da se inaktivaciona kapija ne otvara sve dok se ne uspostavi membranski potencijal mirovanja.



Slika 3.3. Naponski kontrolisani kanali

Na donjem delu slike su prikazana dva stanja naponski kontrolisanog kanala kalijuma: faza mirovanja i faza blizu prestanka dejstva akcionog potencijala. Tokom faze mirovanja, kapija kanala je zatvorena i kalijum ne može da prolazi kroz kanal, u spoljašnjost. Kada potencijal membrane počne da raste sa -90 mV prema 0 mV , dolazi do otvaranja kapije i izlaska kalijumovih jona. Međutim, zbog blagog kašnjenja u otvaranju ovih kanala, oni se otvaraju u isto vreme kad natrijumovi kanali počinju da se zatvaraju (usled dezaktivacije). Ograničenje ulaska natrijuma u ćeliju i simultano povećanje broja jona kalijuma koji napuštaju ćeliju se kombinuju i ubrzavaju proces repolarizacije, dovodeći membranu u početnu fazu mirovanja u vrlo kratkom vremenskom intervalu.

3.3.1. Inicijacija i propagiranje akcionog potencijala

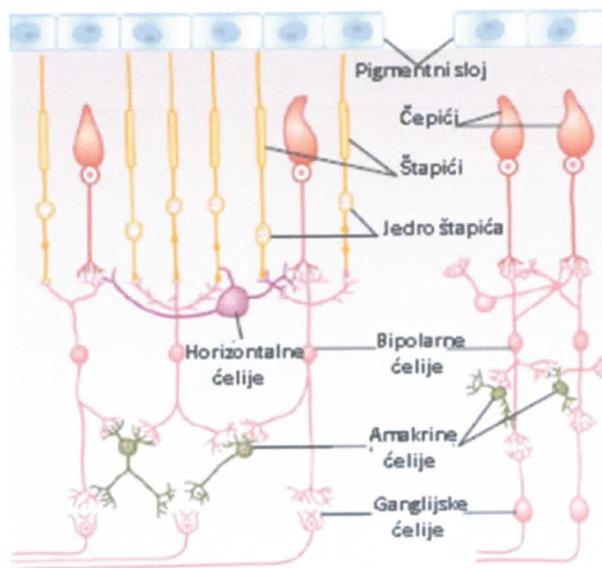
Sve dok membrana nervnog vlakna nije „uznemiravana“, nema akcionog potencijala. Ako je neki stimulus dovoljno snažan da pomera membranski potencijal dovoljno daleko od -90 mV prema nuli, sam rast potencijala izaziva otvaranje mnogih naponski kontrolisanih natrijumskih kanala. Ovo omogućuje brz priliv jona natrijuma, što dovodi do daljeg povećanja membranskog potencijala, što opet otvara još više naponski kontrolisanih natrijumskih kanala i dozvoljava dalji priliv jona natrijuma u vlakno. Ovaj ciklus se nastavlja sve dok se svi naponski kontrolisani kanali natrijuma ne aktiviraju. Tada, dalji rast potencijala dovodi do zatvaranja natrijumovih kanala i otvaranja kalijumovih kanala i akcioni potencijal se završava ubrzo nakon toga. Akcioni potencijal se neće javiti sve dok inicijalno povećanje membranskog potencijala nije dovoljno veliko da pokrene opisani ciklus. Ovo se događa kada broj jona natrijuma koji ulaze u vlakno postane veći od broja jona kalijuma koji napuštaju vlakno. Obično je potrebno povećanje membranskog potencijala za 15 do 30 mV.

Akcioni potencijal se pomera u oba pravca, od mesta stimulusa, sve dok čitava membrana ne postane depolarizovana.

Kada je akcioni potencijal izazvan u bilo kojoj tački membrane normalnog vlakna, proces depolarizacije putuje duž cele membrane ako su uslovi za to odgovarajući, ili ne putuje uopšte ako uslovi za to nisu odgovarajući. Ovo je tzv, sve-ili-ništa pravilo. S vremenom na vreme, akcioni potencijal dođe do tačke na membrani u kojoj ne generiše dovoljan napon za stimulaciju sledećeg dela membrane. Kada se ovo dogodi, širenje depolarizacije prestaje. Stoga, za kontinualnu propagaciju impulsa potrebno je da u svakom trenutku odnos akcionog potencijala i praga nadražaja membrane bude veći od jedan.

4. Osnovna fiziologija mrežnjače

Na slici 4.1 je u pojednostavljenom obliku prikazana nervna organizacija mrežnjače. Na levoj strani slike prikazana je konekcija prema perifernom delu, a sa desne strane konekcija prema centralnoj jamici retine



Slika 4.1. Neuronska organizacija mrežnjače

Na slici se vide različite vrste nervnih ćelija i to:

1. *Fotoreceptori* – štapići i čepiči - koji prenose signal do spoljašnjeg pleksiformnog sloja, gde ostvaruju sinapsu sa bipolarnim i horizontalnim ćelijama
2. *Horizontalne ćelije*, koje prenose signal horizontalno, unutar spoljašnjeg pleksiformnog sloja, od štapića i čepića ka bipolarnim ćelijama
3. *Bipolare ćelije*, koje prenose signal vertikalno, od fotoreceptora i horizontalnih ćelija do unutrašnjeg pleksiformnog sloja, gde ostvaruju sinapsu sa ganglijskim i amakrinićkim ćelijama
4. *Amakrine ćelije*, koje signal prenose u dva pravca i to direktno od bipolarnih ćelija do dendrita ganglijskih ćelija, ili horizontalno, unutar unutrašnjeg pleksiformnog sloja, od aksona bipolarnih ćelija do dendrita ganglijskih ćelija, ili drugih amakrinićkih ćelija
5. *Ganglijske ćelije*, koje prenose izlazne signale od retine, putem optičkog nerva, do mozga

4.1. Vizuelna putanja

Ljudska mrežnjača poseduje dva tipa vida: stari, baziran na štapićima i novi, baziran na čepičima. Neuroni i nervna vlakna koji prenose vizuelne signale za novi vid su značajno veći od onih koji su zaduženi za stari vid, a signali se prenose do mozga od dva do pet puta većim brzinama.

Na desnoj strani slike 4.1. prikazan je vizuelni put od dela mrežnjače koji odgovara centralnoj jamici i koji predstavlja novi, brži vid. Na direktnoj putanji su prisutne tri vrste neurona: čepiči, bipolarne ćelije i ganglijske ćelije. Sem toga, horizontalne ćelije prenose inhibitorne signale bočno, u spoljašnjem pleksiformnom sloju, a amakrine ćelije prenose signale bočno u unutrašnjem pleksiformnom sloju.

Na levoj strani slike su prikazane neuronske konekcije vezane za perifernu mrežnjaču, gde su prisutni i čepiči i štapići. Posmatrajmo tri bipolarne ćelije. Vidimo da je srednja povezana samo sa štapićima (ne i čepičima), što predstavlja tip vizuelnog sistema karakterističan za mnoge niže životinje. Dendriti ove bipolarne ćelije se vezuju samo za amakrine ćelije, koje dalje prenose signal do ganglijskih ćelija. Stoga, za stari vid, regulisan štapićima, u okviru direktne vidne putanje se nalaze 4 neurona: štapići, bipolarne ćelije, amakrine ćelije i ganglijske ćelije. I ovde, horizontalne i amakrine ćelije služe i za bočnu konekciju. Druge dve bipolarne ćelije su vezane za obe vrste fotoreceptora, a izlazni signali idu od njih do ganglijskih ćelija ili direktno ili preko amakrinskih ćelija.

4.2 Prenos signala unutar neurona mrežnjače

Jedine nervne ćelije mrežnjače koje uvek prenose signal putem akcionih potencijala su ganglijske ćelije i one šalju signal preko optičkog nerva sve do mozga. Ponekad se akcioni potencijali registruju i u amakrinih ćelijama, ali važnost ovih potencijala je pod znakom pitanja. Svi ostali neuroni provode vizuelne signale putem elektrotonične kondukcije.

Elektrotonična kondukcija predstavlja direktni protok elektronske struje, ne akcionalnih potencijala, u citoplazmi i vlaknima nervnih ćelija od mesta eksitacije pa sve do izlazne sinapse. Čak i u fotoreceptorima, provođenje od njihovih spoljašnjih segmenata, gde se vizuelni signal generiše, do sinaptičkih veza, provođenje je elektrotonično. Čepiči i štapići su blago depolarizovani u odnosu na tipičnu nervnu ćeliju. Umesto uobičajenog membranskog potencijala od -70 mV, kod njih ova vrednost iznosi oko -50 mV. Izlaganjem svetlosti, fotoreceptori postaju hiperpolarizovani – njihov potencijal opada sa -50 mV na vrednost blisku -70 mV. Kada dođe do hiperpolarizacije spoljašnjeg segmenta čepića ili štapića, kao odgovor na izloženost svetlu, gotovo isti nivo hiperpolarizacije se prenosi putem elektronske struje u citoplazmi sve do sinapse, bez potrebe za akcionalim potencijalom. Tada, nakon što transmiteri iz fotoreceptora stimulišu bipolarnu ili horizontalnu ćeliju, signal se ponovo prenosi od ulaza do izlaza direktno putem elektronske struje.

Važnost ove kondukcije je u tome što omogućuje redukovano provođenje jačine signala. Tako, za štapiće i čepice, jačina hiperpolarizovanog izlaznog signala je direktno proporcionalna sa intenzitetom iluminacije; signal nije „sve ili ništa“ kao što bi to bio u slučaju akcionalog potencijala.

4.3 Fotoreceptori

Nivo hiperpolarizacije ovih ćelija zavisi od intenziteta stimulusa u smislu da intenzivniji stimulus izaziva veću hiperpolarizaciju. Sam proces hiperpolarizacije fotoreceptora će biti prikazan na primeru štapića.

U mraku, deo membrane fotoreceptora (i to onaj koji obmotava spoljašnji segment) je propustljiviji za jone natrijuma od ostatka membrane. Ovo za posledicu ima to da joni natrijuma konstantno ulaze u ćeliju na tom mestu, a dok joni kalijuma izlaze i idu ka drugim mestima. Ovaj tok jona u mraku, tzv. tamna struja, izaziva depolarizaciju neaktiviranog

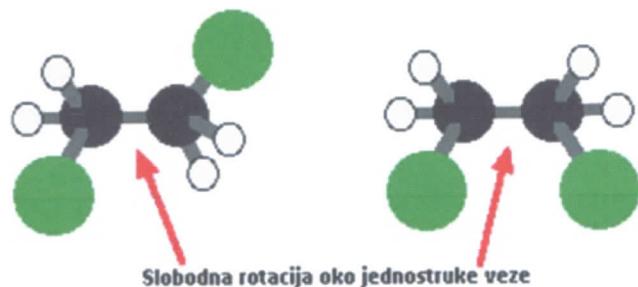
receptora. U trenutku izlaganja svetlosti, natrijumske pore (kanali) se zatvaraju, tamna struja se prekida i depolarizacija membrane opada – ćelija je hiperpolarizovana.

Molekul rodopsina se sastoji iz dva dela: opsin i hromofor. Opsin je nepokretan lanac aminokiselina koji je utkan u membranske diskove spoljašnjeg segmenta štapića. On određuje apsorpcione karakteristike fotopigmentnog molekula (u zavisnosti od talasne dužine, apsorpcija svetlosti će biti manje ili više izražena). Hromofor, koji reaguje na svetlost, se sastoji od retinala, vitamina A u izmenjenoj formi (retinol, C₂₀H₂₈O).

4.3.1 Geometrijski (Cis/trans) izomerizam retinala

Cis/trans izomeri su molekuli koji imaju istu hemijsku strukturu, isti redosled atoma, ali različit prostorni aranžman. Javljuju se kad postoji ograničenje u rotaciji u nekom delu molekula.

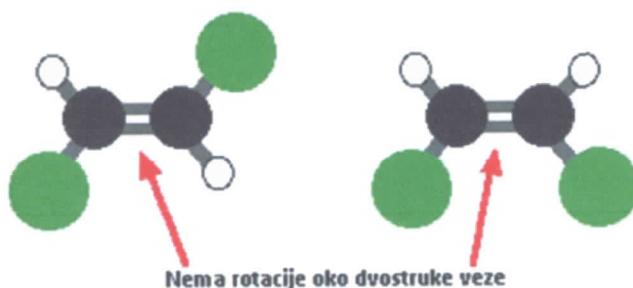
Posmatrajmo šta se dešava u modelima molekulima kod kojih ne postoji ograničenje u rotaciji oko ugljenik-ugljenik veze (slika 3.2)



Slika 4.2. Slobodna rotacija oko jednostrukih veza

Ova dva modela predstavljaju jedan isti molekul. Od jednog se može dobiti drugi jednostavnim uvrтанjem oko karbonske veze. Ovi molekuli nisu izomeri.

Ukoliko postoji dvostruka veza između ugljenikovih atoma (Slika 4.3), situacija je drugačija



Slika 4.3. Odsustvo rotacije kod dvostrukih veza

Ova dva molekula nisu ista. Dvostruka C=C veza se ne može uvrtnuti, tako da ako bismo želeli da konvertujemo jednu strukturu u drugu, morali bismo da razdvojimo modele na delove. To je jednostavan test kojim se utvrđuje da li su molekuli izomeri.

Ovo je primer utvrđivanja geometrijskog izomerizma na modelima. U stvarnosti, da bi došlo do rotacije oko dvostrukih C=C veza, morala bi se prekinuti π -veza. Ova veza se formira bočnim preklapanjem p-orbitala. Ako bi pokušali da uvrćemo dvostruku karbonsku vezu, p-

orbitale više ne bi bile poravnate i π -veza bi se prekinula. Da bi došlo do ovoga, mora se uložiti određena energija, a to je izvodivo jedino snažnim zagrevanjem jedinjenja.

Crtanjem strukturne formule za dva prikazana modela dobijaju se dva moguća izomera. Kod prvog, dva atoma hlora se nalaze sa suprotnih strana dvostrukе veze (Slika 4.4.)

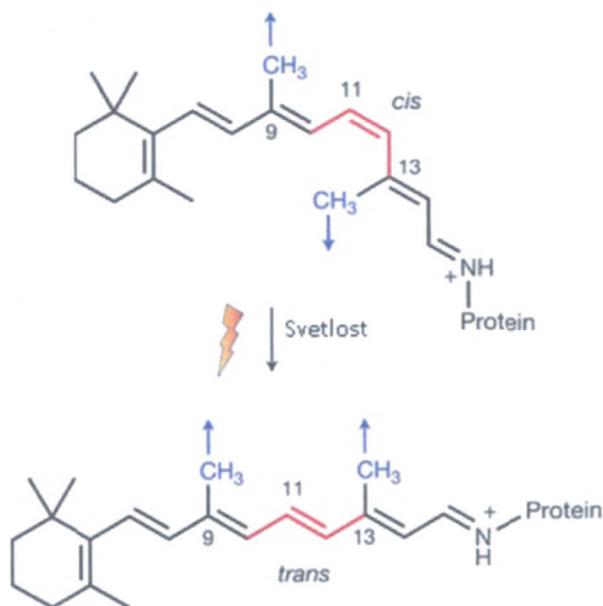


Slika 4.4. Primeri cis i trans konfiguracije

To je *trans*-izomer. Kod drugog modela, dva atoma hlora se nalaze sa iste strane dvostrukе veze. To je *cis*-izomer.

Kod retinala, u odsustvu svetla, ugljenik-ugljenik veza, na ugljeniku 11 (slika 4.5, crveno) ima *cis*-konfiguraciju, te retinal poseduje iskrivljenu formu (sve ostale C=C veze su *trans*). Dve metil grupe (CH_3 , plavo), na ugljenikovim atomima 9 i 13 su orjentisani u suprotnom smeru, što je predstavljeno strelicama. Kada je izložen vidljivim elektromagnetskim talasima, retinal apsorbuje fotone i dvostruka veza na ugljeniku 11 „izomeriše“ iz *cis* u *trans*, te dolazi do poravnjanja sada kompletнnog *trans*-retinalnog molekula. Ovaj proces poravnava i dve CH_3 grupe koje su sada jednako usmerene.

Ova promena u hromoforu dovodi do njegovog odvajanja od proteina za koji je zakačen (opsin) pošto više ne odgovara vezivnom delu, usled čega dolazi do promene u formi protina i njegove aktivacije.



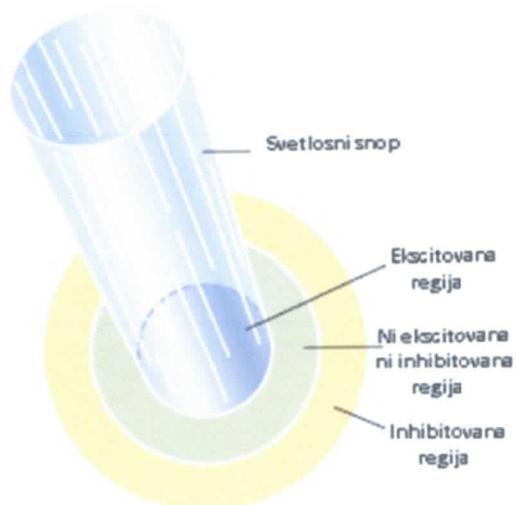
Slika 4.5. Izomerizacija retinala

Aktivirani rodopsin izaziva aktivaciju G-proteina nazvanog transducin. Transducin aktivira enzim koji prekida ciklični GMP (cGMP), pri čemu se formira običan GMP. Sniženje nivoa cGMP dovodi do zatvaranja Na^+ kanala spoljašnjeg segmenta štapića, te pozitivni joni ne mogu više da ulaze i unutrašnjost ćelije postaje više negativna, tj. hiperpolarizovana.

Broj natrijumskih kanala lociran u spoljašnjem segmentu je ograničen. Kada je samo 10% rodopsina „izbeljeno“, kritičan broj natrijumskih kanala se zatvara, pa dalje „beljenje“ rodopsina ne dovodi do dalje hiperpolarizacije.

4.4. Lateralna inhibicija i horizontalne ćelije

Horizontalne ćelije su bočno povezane sa sinaptičkim telima čepića i štapića kao i sa dendritima bipolarnih ćelija (slika 4.1). Izlazi horizontalnih ćelija su uvek inhibitorni. Zato je ova lateralna konekcija značajna za prenos vizuelnih oblika sa odgovarajućim vizuelnim kontrastom. Ovaj fenomen je prikazan na slici 3.6.



Slika 4.6. Princip lateralne inhibicije

Vizuelna putanja koja odgovara delu retine gde svetlost pada je eksitovana, dok je deo u spoljašnjem okruženju inhibitovan. Drugim rečima, pružanje eksitacionog signala širom retine usled grananja dendrita u pleksiformnim slojevima, sprečeno je transmisijom kroz horizontalne ćelije koje stvaraju lateralnu inhibiciju u okolnim područjima.

4.5 Bipolarne ćelije

Postoje dva tipa bipolarnih ćelija koje daju suprotstavljajuće eksitacione i inhibicione signale u vidnoj putanji: depolarizacione i hiperpolarizacione bipolarne ćelije. To znači da se neke bipolarne ćelije depolarizuju kada su čepići i štapići eksitovani, dok se druge hiperpolarizuju.

Postoje dva moguća objašnjenja za ovu razliku.

Prvo je da su ove dve vrste potpuno različitog tipa – jedna se depolarizuje kao posledica dejstva neurotransmitera glutamata koji ispuštaju fotoreceptori, a druga se hiperpolarizuje.

Dруго objašnjenje je da jedna od bipolarnih ćelija biva eksitovana direktno preko čepića i štapića, dok druga prima signal indirektno kroz horizontalnu ćeliju. Pošto je horizontalna ćelija inhibitor, ona obrće polaritet električne reakcije.

Bez obzira na mehanizam, značaj ovog fenomena je u tome što omogućava jednoj polovini bipolarnih ćelija da prenose pozitivne signale, a drugoj da prenosi negativne signale. Obe vrste signala su značajne za prenos vizuelne informacije do mozga.

Pored ovoga, bipolarne ćelije pružaju sekundarni mehanizam za lateralnu inhibiciju. Pošto obe vrste ovih ćelija leže jedne uz druge, omogućeno je razdvajanje kontrastnih granica u vizuelnoj prezentaciji, čak i kada ta granica leži između dva susedna fotoreceptora. Za razliku od njih, mehanizam za lateralnu inhibiciju kod horizontalnih ćelija funkcioniše na mnogo većim rastojanjima.

4.6. Amakrine ćelije

Do sada je otkriveno oko 30 vrsta amakrinskih ćelija i za jedan deo njih su utvrđene funkcije koje obavljaju u procesu viđenja. Jedan tip amakrinskih ćelija je deo direktne vizuelne putanje za vid regulisan štapićima – od štapića, preko bipolarne ćelije, do amakrine ćelije i na kraju do ganglijske ćelije. Druga vrsta ovih ćelija reaguje kada je svetlost bilo uključena, bilo isključena, signalizirajući jednostavno promenu u iluminaciji, nevezano za pravac. Treća vrsta ovih ćelija reaguje na pomeranje svetla duž retine u određenom pravcu. Može se reći da su ove ćelije neuroni koji pomažu u analizi vizuelnog signala i pre nego što on napuste retinu.

4.7. Ganglijske ćelije

Retina sadrži oko 10 miliona štapića i oko 3 miliona čepića, dok je broj ganglijskih ćelija samo oko 1.6 miliona. To znači da u proseku 60 štapića i dva čepića konvergiraju ka jednoj ganglijskoj ćeliji i optičkom nervnom vlaknu koje se pruža od ganglijske ćelije do mozga.

Postoji velika razlika između periferne i centralne retine. Pomeranjem od periferije retine ka centralnoj jamici, sve je manji broj čepića i štapića koji konvergiraju ka istom optičkom vlaknu, a sami fotoreceptori postaju tanji. Ove promene postepeno dovode do povećanja oštine vida u centralnom delu retine. U samoj centralnoj jamicu su prisutni samo tanki čepići (oko 35000), a broj optičkih nervnih vlakana koji polaze iz ovog dela mrežnjače je gotovo jednak broju čepića. Ovim se objašnjava visok nivo vidne oštine u centralnoj retini u odnosu na slabu oštinu karakterističnu za periferiju.

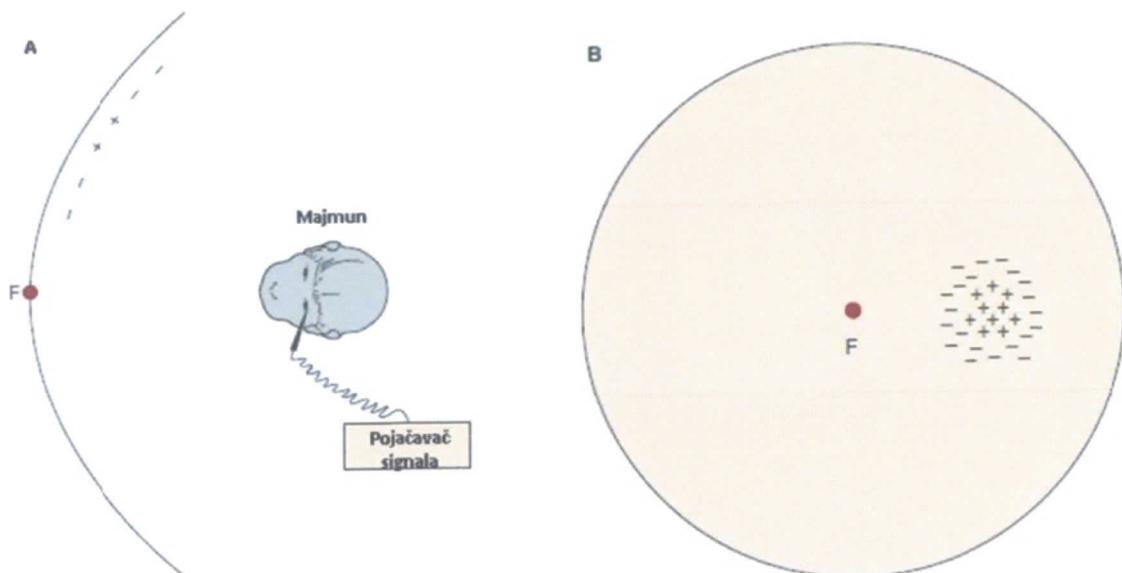
Još jedna razlika između periferne i centralne mrežnjače je mnogo veća osjetljivost perifernog dela na slabu svetlost. Ovo je posledica činjenice da su štapići 30 do 300 puta osjetljiviji na svetlost od čepića, ali i toga što u perifernim delovima, u proseku 200 štapića konvergira ka jednom optičkom nervnom vlaknu, tako da se signali sa štapića sumiraju dajući još intenzivniju stimulaciju perifernih ganglijskih ćelija i njihovih nervnih vlakana.

Kao što je već spomenuto, iz ganglijskih ćelija dugačka vlakna koja grade optički nerv idu ka mozgu. Zbog velikog rastojanja koje signal prelazi, elektrotonični metod kondukcije, prisutan kod fotoreceptora i bipolarnih ćelija, ovde nema nikakvu ulogu i zato ganglijske ćelije prenose njihove signale putem akcionih potencijala.

Receptivno polje ganglijskih ćelija

Da bi bolje razumeli pojam receptivnog polja, posmatraćemo sledeći eksperiment. Centralna jama mrežnjače životinje, koja je pod anestezijom, je u liniji sa tačkom F na ekranu (Slika 4.7). Mikroelektroda je postavljena u neposrednu blizinu jedne ganglijske ćelije tako da može registrirati akcione potencijale ove ćelije. Kada se tačkasti izvor svetlosti usmerava na različita mesta na ekranu, primećujemo da postoji područje koje utiče na neuronsku aktivnost ćelije. To je receptivno polje ćelije. Čak i kada svetlost ne pada na receptivno polje, ćelija

spontano generiše akcione potencijale. Takvi akcioni potencijali, koji se dešavaju u odsustvu stimulusa, predstavljaju spontanu aktivnost neurona.



Slika 4.7. A. Određivanje receptivnog polja ganglijske ćelije. Receptivno polje je označeno + i – znacima
B. Direktni pogled na ekran i receptivno polje

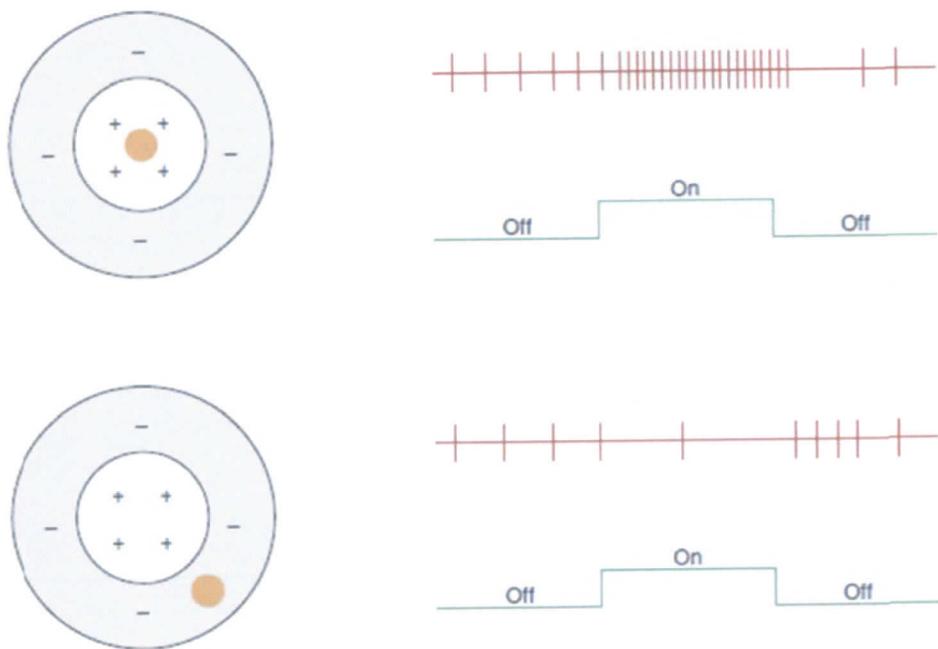
Kada uzak snop svetlost pada unutar centra receptivnog polja (Slika 4.8), dolazi do povećanja učestanosti akcionih potencijala. Ako ista svetlost pada na okruženje receptivnog polja, dolazi do smanjenja učestanosti akcionih potencijala.

Receptivna polja ganglijskih ćelija sisara često imaju ovaku tzv. centar-okruženje organizaciju, što znači da svetlost koja pada u centar receptivnog polja izaziva suprotan efekat od svetlosti koja pada na njegovo okruženje. Ova pojava se naziva prostorni antagonizam, ili lateralna inhibicija. Za ganglijsku ćeliju na slici 4.8, svetlost koja pogoda centar receptivnog polja dovodi do povećanja učestalosti akcionih potencijala – ćelija je eksitovana. Suprotno tome, svetlost koja pada na okruženje receptivnog polja inhibira ćeliju, a učestalost akcionih potencijala opada.

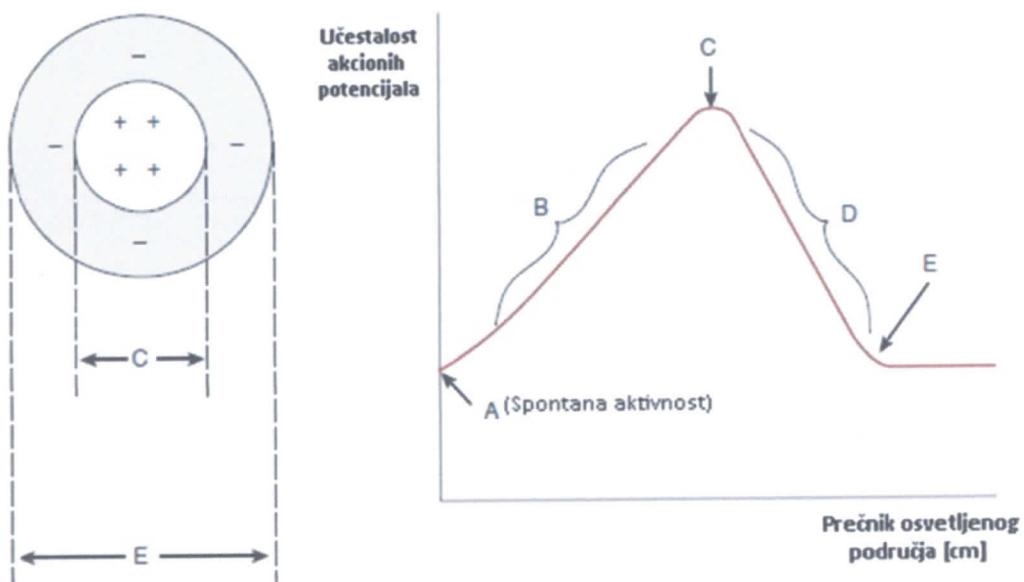
Za ovaku ganglijsku ćeliju kažemo da ima ON-centar i OFF-okruženje (druge ganglijske ćelije mogu imati obrnut aranžman: OFF-centar i ON-okruženje).

Ukoliko se prečnik kruga, koji predstavlja osvetljeno mesto na receptivnom polju, povećava, dolazi do povećanja učestalosti akcionih potencijala usled prostornog sumiranja koje se dešava u centru receptivnog polja (Slika 4.9).

Kada je osvetljen centar receptivnog polja, učestalost akcionih potencijala je maksimalna. Dalje povećanje dijametra stimulusa dovodi do smanjenja učestalosti akcionih potencijala jer u tom slučaju svetlost počinje da pada i na OFF-okruženje. Na kraju stižemo do mesta gde povećanje dijametra stimulusa nema efekta na aktivnost ćelije i ta tačka predstavlja kraj njenog receptivnog polja. Svetlost koja pada izvan ove granice nema nikakvog uticaja na aktivnost neurona. Primećujemo još da se odgovor ćelije na stimulus koji ispunjava čitavo receptivno polje poklapa sa spontanom aktivnošću ćelije (kada nema stimulusa).



Slika 4.8. Eksitacija i inhibicija ganglijske ćelije tačkastim izvorom svetlosti. ON-izvor uključen, Off-izvor isključen



Slika 4.9. Promena učestalosti akcionih potencijala u zavisnosti od prečnika osvetljenog mesta

5. Vremenske karakteristike ljudskog vida

Temporalni vid se odnosi na registrovanje promena u luminaciji u toku vremena. Ovaj pojam je usko povezan sa pojmom percepcije pokreta.

5.1. Stimulus

Temporalni vid se često izučava uz pomoć stimulusa čija se luminancija menja sinusoidno tokom vremena.

5.1.1. Dubina modulacije

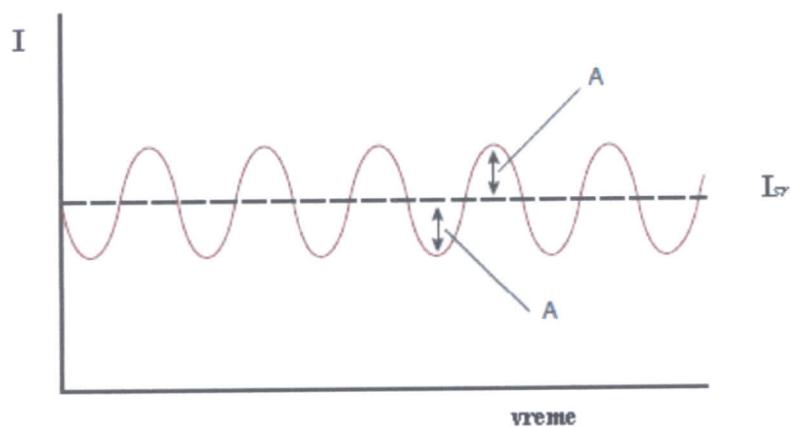
Vidljivost vremenski moduliranog impulsa je povezana sa njegovom dubinom modulacije. Stimulus na slici 5.1-A ima relativno malu dubinu modulacije. Svetlosni izvor koji je moduliran sa ovako malom dubinom može delovati kontinualan, odnosno postoji verovatnoća da oko neće registrirati treperenje, već neprekidnu svetlost.

U poređenju sa ovim stimulusom, stimulus sa na slici 5.1-B poseduje relativno veliku dubinu modulacije. Svetlosni izvor moduliran na većoj modulacionoj dubini oko registruje kao treperenje.

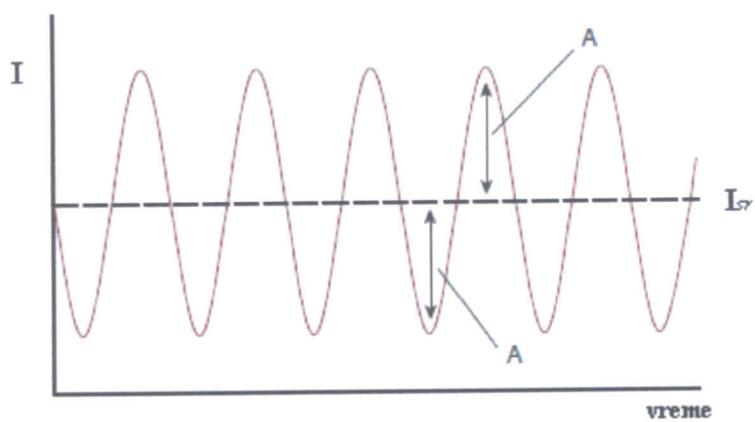
Procentualna dubina modulacije temporalno moduliranog stimulusa se definiše na sledeći način:

$$\text{procentualna modulacija}[\%] = 100 \frac{A}{I_{sr}},$$

gde je A amplituda modulacije, a I_{sr} srednja vrednost luminacije u vremenu.

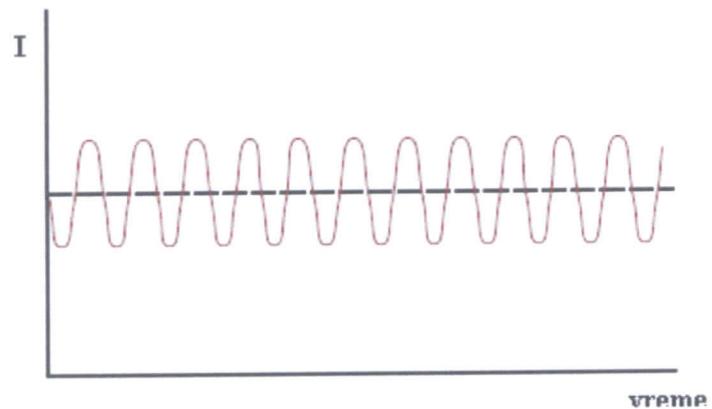
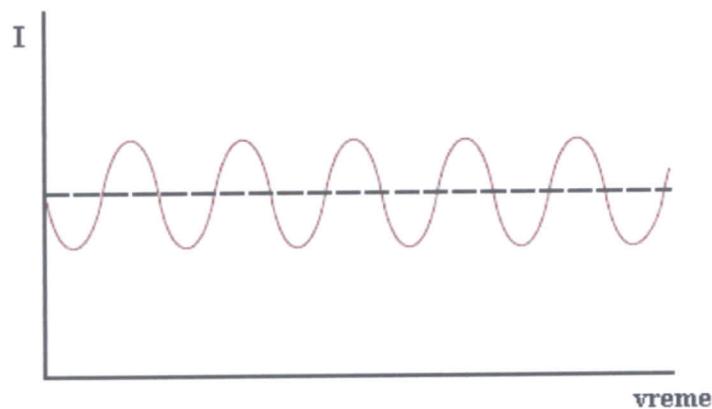


Slika 5.1-A. Profil stimulusa čija je luminancija prikazana vremenski moduliranom sinusoidom sa relativno malom dubinom modulacije



Slika 5.1-B. Profil stimulusa čija je luminacija prikazana vremenskim moduliranim sinusoidom sa relativno velikom dubinom modulacije

5.1.2. Temporalna frekvencija



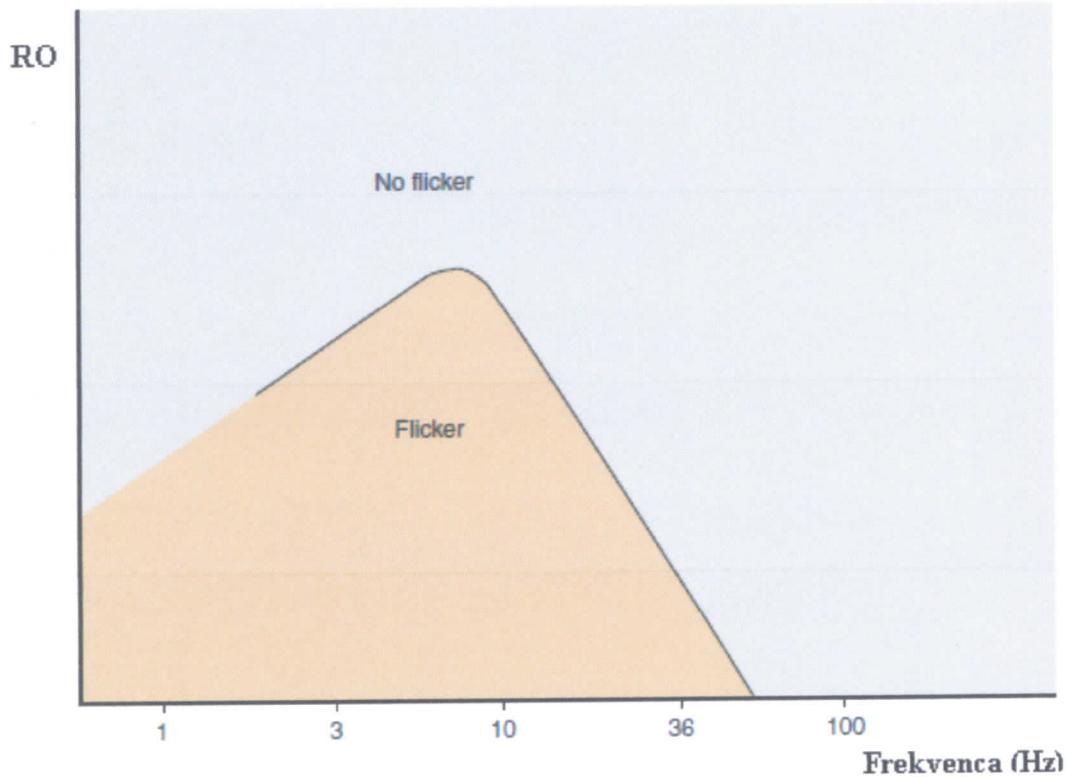
Slika 5.2. Vremenski modulirane sinusoide na relativno niskoj (prvi grafik) i relativno visokoj frekvenci (drugi grafik)

Svetlosni stimulus niske vremenske frekvence se opaža kao treperenje male brzine. Na višim frekvencama, brzina treperenja je veća. Povećanjem frekvence se dostiže granična vrednost na kojoj oko više nije u stanju da registruje treperenje. To je kritična frekvenca fuzije treperenja, tj. kritična frekvenca treperenja (KFT).

Ova granična vremenska frekvenca predstavlja gornji limit temporalne rezolucije vizuelnog sistema za zadatu dubinu modulacije.

5.2. Funkcija transfera temporalne modulacije

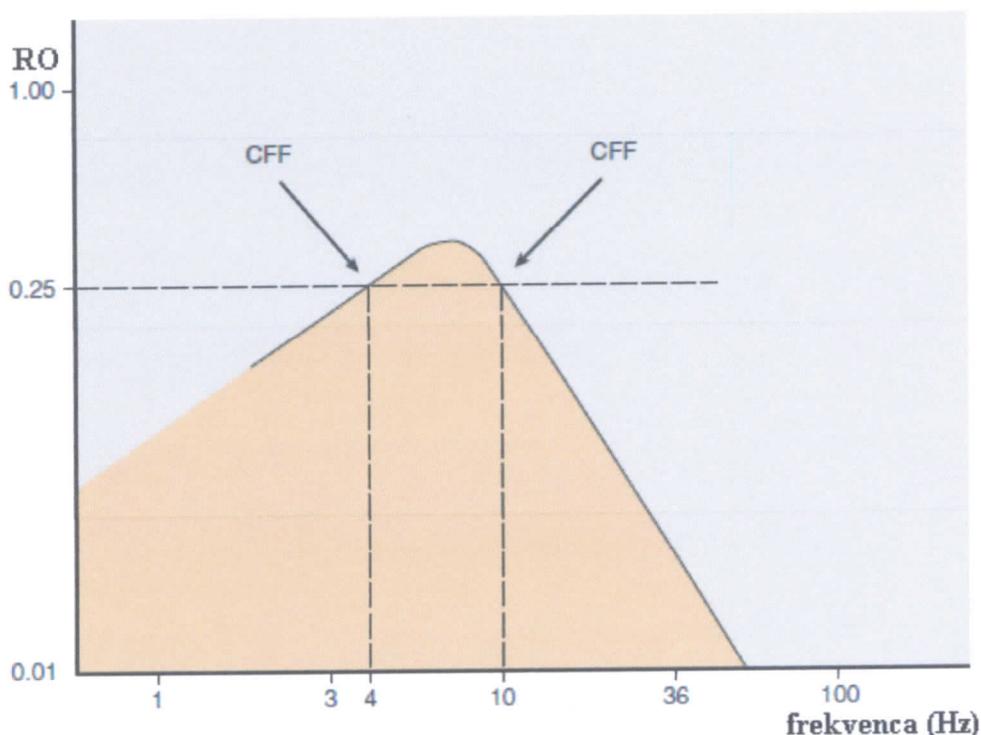
Temporalni vid se opisuje funkcijom transfera temporalne modulacije (FTTM). Da bi se odredila ova funkcija, koristi se svetlosni izvor koji je sinusoidno moduliran u toku vremena. U početku se koristi stimulus veoma male modulacione dubine, te svetlost se čini kontinualnom. Dubina modulacije se, zatim, polako povećava sve dok posmatrač ne počne da primeće treperenje svetlosti. Procentualna modulacija za koju posmatrač počinje da primeće treperenje je prag osetljivosti. Njena recipročna vrednost predstavlja relativnu osetljivost (u odnosu na pozadinsko osvetljenje) na rezoluciju treperenja. Ovaj postupak se ponavlja za veliki broj temporalnih frekvenci, kako bi se dobila funkcija transfera temporalne modulacije. Tipičan izgled funkcije transfera dat je na slici 5.3.



Slika 5.3. Tipična funkcija transfera temporalne modulacije. RO predstavlja relativnu osetljivost.

Grafik predstavlja relativnu osetljivost u funkciji od temporalne frekvence. Stimulus koji se nalazi izvan „flicker“-površine se vidi kao kontinualni (ne registruje se treperenje), dok se za onaj koji se nalazi ispod grafika treperenje registruje.

Odsečak krive na x-osi, za visoke frekvence, predstavlja najveću temporalnu frekvencu koju oko može registrovati; to je kritična frekvencija treperenja. Uobičajeno, kada govorimo o kritičnoj frekvenci, imamo na umu to da se radi o graničnoj vrednosti pri velikoj dubini modulacije stimulusa (ukoliko nije istaknuto drugačije, pretpostavlja se da je reč o stoprocentnoj modulaciji). Ako se koristi treperava svetlost male modulacione dubine, kritična frekvencija se može odnositi ili na najnižu, ili na najvišu frekvenciju treperenja koje vizuelni sistem detektuje. Na slici 5.4 je prikazana kritična frekvencija za 4% modulacije, što odgovara osetljivosti od 0.25.



Slika 5.4. KFT za 4% modulacije

Prava povučena iz te tačke, paralelno x-osi, seče funkciju transfera u dve tačke: 4 Hz i 10 Hz. To su niska i visoka granična frekvencija za 4% modulacije. Stimuli temporalne frekvencije ispod 4 Hz i iznad 10 Hz se opažaju kao kontinualna svetlost, a svi ostale vizuelni sistemi registruje kao treperenje. Osim ukoliko nije drugačije naglašeno, KFT na niskim modulacijama se uglavnom odnosi na najvišu frekvenciju.

Visokofrekventni odsečak funkcije transfera temporalne modulacije, odnosno smanjenje osetljivosti vizuelnog sistema za visoke frekvencije stimulusa, se objašnjava ograničenjem neurona u kodiranju informacija visoke temporalne frekvencije.

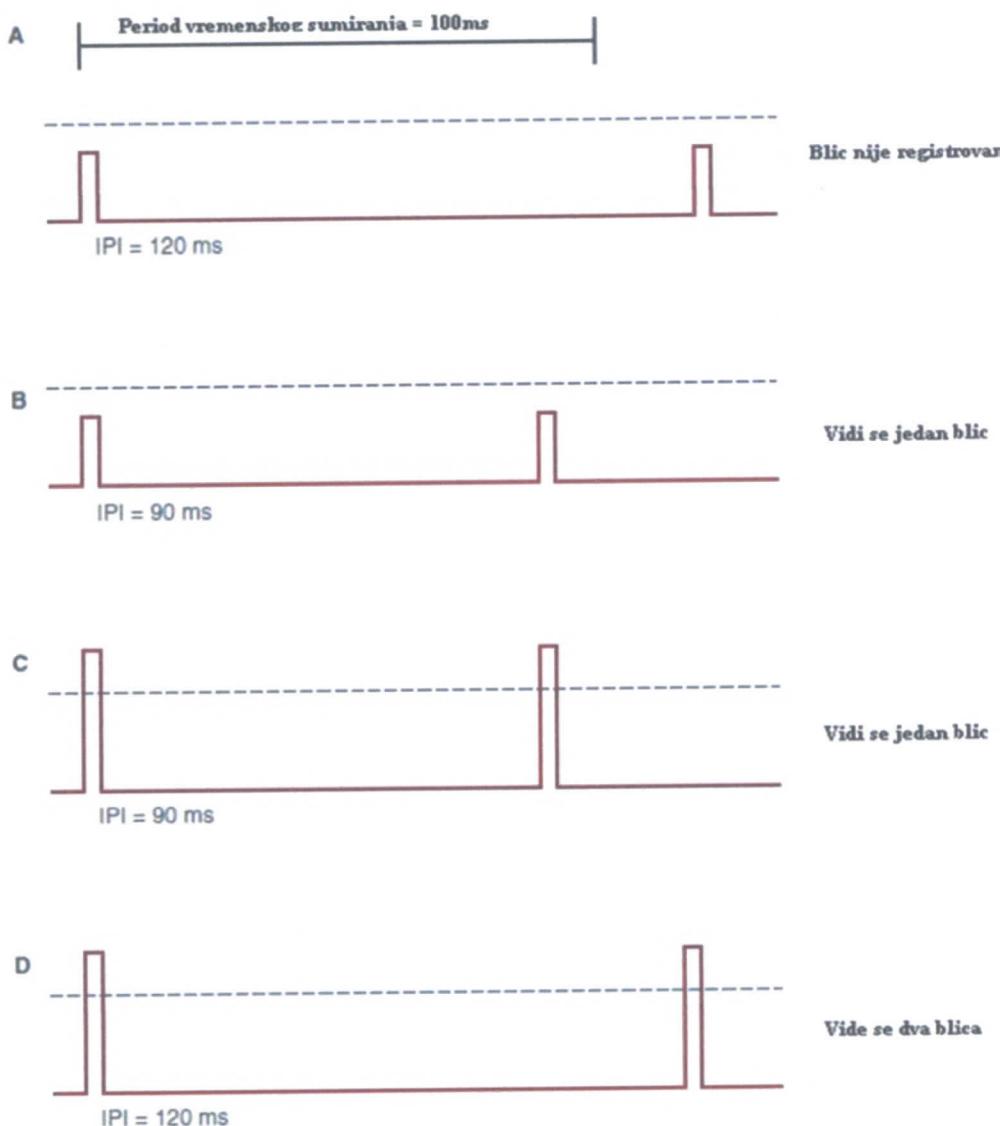
Sa druge strane, redukcija osetljivosti vizuelnog sistema na moduliranu svetlost niske temporalne frekvence se objašnjava faznim kašnjenjem odgovora na stimulus između centra i periferije ganglijskih ćelija. Za niske temporalne frekvence ovo fazno kašnjenje može dovesti do uzajamnog poništavanja centralnog i perifernog signala, a time i do smanjenja osetljivosti.

6. Temporalna rezolucija i temporalno sumiranje

Skotopski i fotopski vid pokazuju značajne razlike u pogledu njihovih temporalnih osobina, odnosno osobina koje su uslovljene vremenom.

6.1. Skotopski vid

Na slici 6.1-A su prikazana dva svetlosna impulsa sa intenzitetima ispod donje granice koju oko može da registruje, predstavljeni u skotopskim uslovima.



Slika 6.1. Temporalne osobine skotopskog sistema, pod pretpostavkom da je period temporalnog sumiranja 100ms

Pojedinačne bliceve oko ne može da vidi. Prepostavimo da su ovi impulsi razdvojeni vremenskim intervalom od 120 milisekundi, a da je period temporalne integracije, tj. temporalnog sumiranja skotopskog sistema 100 milisekundi. Na osnovu ove informacije,

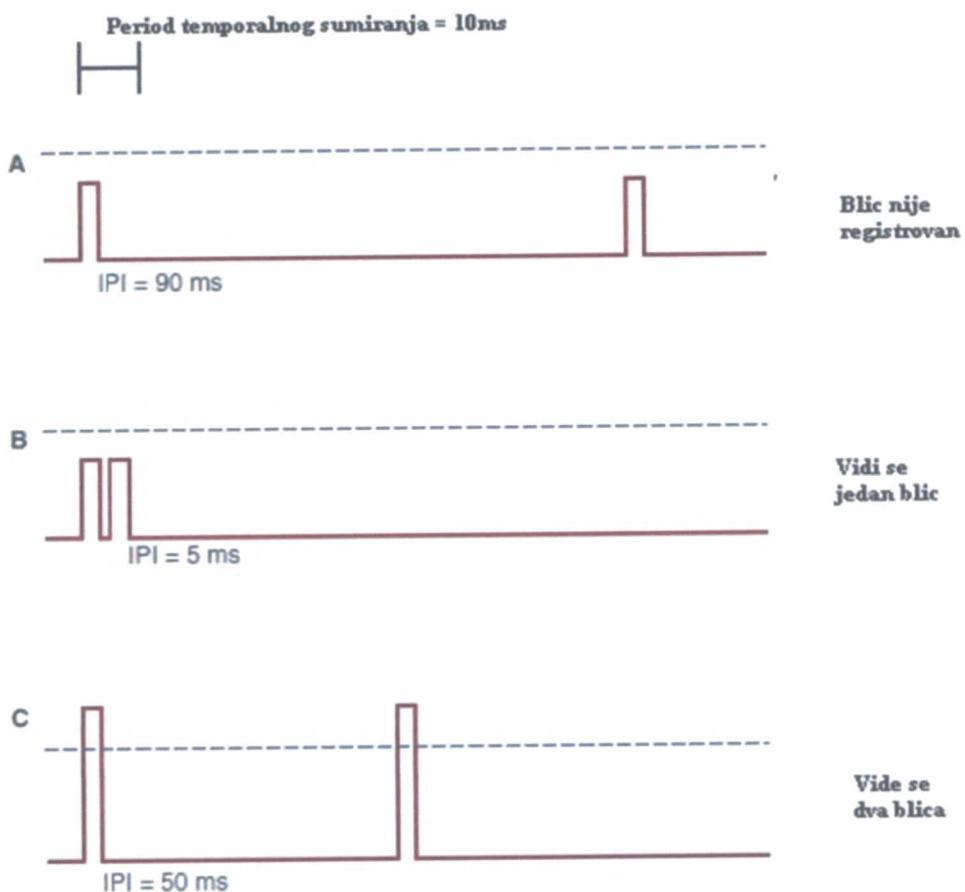
očekuje se da stimulus neće biti registrovan zato što su oba blica ne padaju zajedno unutar perioda temporalnog sumiranja.

Ako su dva impulsa ,intenziteta nižeg od donje granice koju oko može da registruje, razdvojeni vremenskim intervalom od 90 milisekundi, oni će se sumirati i dostići najnižu vrednost stimulusa koje oko može registrovati; ispitanik će videti jedan blic (slika 6.1-B). Pošto se oba impulsa dešavaju tokom perioda vremenske integracije, subjekt vidi samo jedan bljesak, a ne dva.

Ako se impulsima unutar perioda temporalne integracije povećaju intenziteti, tako da premašuju vrednost vidnog praga oka, posmatrač će i dalje videti samo jedan bljesak (slika 6.1-C). Visok nivo temporalnog sumiranja skotopskog sistema ograničava njegovu sposobnost da prepozna dva vremenski različita događaja. Samo ukoliko su ovi impulsi razdvojeni vremenskim intervalom dužim od 100 ms (slika 6.1-D), vide se dva bljeska.

6.2. Fotopski vid

Fotopski sistem (slika 6.2-A) pokazuje kraći period temporalnog sumiranja.



Slika 6.2. Temporalne osobine fotopskog sistema, pod pretpostavkom da je period
Temporalnog sumiranja 10ms

Kao posledica toga, dva impulsa intenziteta nižeg od vidnog praga nisu sumirani. Da bi došlo do njihovog sumiranja, oni se moraju javiti bliže jedan drugom u vremenu i tek u tom slučaju oko registruje jedan svetlosni bljesak (slika 6.2-B).

Iako fotopski sistem pokazuje slabo temporalno sumiranje, ono poseduje bolju temporalnu rezoluciju. Ako imamo dva impulsa, intenziteta iznad vidnog praga, (slika 6.2-C) razdvojena vremenskim intervalom od 50 ms, njih vidimo kao dva pojedinačna bljeska svetlosti.

Skotopski sistem, usled visokog nivoa temporalne integracije, ne bi bio u stanju da razlikuje ove stimuluse.

Dakle, temporalno sumiranje se odnosi na sposobnost oka da sumira efekte svakog pojedinačnog kvanta svetlosti u toku vremena. Međutim, ova sumiranje se dešava samo u okviru određenog vremenskog intervala koji se naziva kritični period. Za skotopski vid, vrednost kritičnog perioda je oko 100 ms, dok je za fotopski vid ova vrednost između 10 i 50 milisekundi.

Temporalna rezolucija se može definisati kao brzina treperenja koju oko može registrovati, a njen gornji limit se često se naziva kritičnom frekvencijom treperenja.

7. Kritična frekvencija treperenja (KFT)

7.1. Pojam kritične frekvencije treperenja

Moduliranu svetlost, odnosno svetlost kod koje intenzitet periodično varira u funkciji od vremena, nazivaćemo treperenje. Percepcija treperenja je vizuelni fenomen, tj. detektovan i obrađen od strane vizuelnog sistema. Ako je modulaciona frekvencija dovoljno visoka, treperavu svetlost ćemo opažati kao kontinualnu. Granica između vidljivog i „nevidljivog“ treperenja se može opisati kao kritična frekvencija treperenja. Ova vrednost zavisi od velikog broja faktora koji se mogu grupisati u dve kategorije:

1. Karakteristike stimulusa
2. Karakteristike ispitanika

Kada su oči posmatrača izložene treperavom svetlu, dolazi do sinhronizacije neuronske aktivnosti retine i ocipitalnog korteksa sa treperenjem. Aktivnost retinalnih neurona, snimljena elektroretinogramom (ERG), pokazuje sinhronizaciju na frekvencama višim od frekvenci karakterističnih za kortikalne neurone, merenih elektroencefalogramom (EEG). Ova razlika dovodi do hipoteze da je vrednost granične frekvencije određena cerebralnim korteksom. Vrednost ove frekvencije, dobijena subjektivnim vizuelnim prosudjivanjem, grubo varira između 25 i 55 Hz, u zavisnosti od metode merenja i eksperimentalne situacije.

KFT se posmatra kao funkcija aktivnosti oka i cerebralnog korteksa. Najveći stepen kortikalne reakcije na diskontinualni svetlosni stimulus se beleži u ocipitalnom delu. Međutim, aktivnost je prisutna i u mnogim drugim delovima mozga, te se ne može govoriti o nekom posebnom mestu za obradu ovakve vrste stimulusa. Činjenica da nekoliko cerebralnih funkcija učestvuje u procesu obrade treperenja je dalje ilustrovana opservacijom da se vrednosti kritične frekvencije treperenja menjaju kao posledica oštećenja različitih delova mozga i to ne samo onih zaduženih za vid.

7.2. Karakteristike ispitanika

Razlike u individualnim kritičnim frekvencama su rezultat kombinacije genetskih razlika i razlika vezanih za pređašnja iskustva i trenutnu situaciju u životu, npr. nivo stresa.

7.2.1. Oko

Osetljivost na treperenje varira između različitih delova retine, pošto različiti tipovi neurona nisu homogeno distribuirani. Osim fotoreceptora, čepića i štapića, mrežnjača sadrži i druge nervne ćelije, koji takođe učestvuju u procesu viđenja. Snimljeni ERG-odgovor na stimulus predstavlja sumu totalne nervne aktivnosti. Važnost svakog tipa fotoreceptora u detekciji, pri određenim merenjima, delom zavisi od eksperimentalnih uslova. Utvrđeno je da aktivnost štapića (*rod*), dominira u odnosu na aktivnost čepića ako je osvetljenje okoline slabo i/ili pozadina test-objekta tamna i obratno ako je osvetljenje jako i/ili pozadina test-objekta svetla.

Maksimalna osetljivost na treperenje nije postignuta na centralnoj jamici (*fovea centralis*), mesto centralnog vida, već na području koji je okružuje. Ova činjenica, uz činjenicu da u igru ulazi i veći broj neurona, bi mogla biti razlog što snop svetlosti većeg poprečnog preseka (koji pokriva veći deo retine) generalno daje veću vrednost za kritičnu frekvencu treperenja. Međutim, rezultati merenja osetljivosti na treperenje različitih delova retine variraju i glavno mišljenje je da se najtačniji i najkorisniji podaci dobijaju korišćenjem snopa svetlosti dovoljno uskog da bude lociran direktno na centralnoj jamici (*fovea centralis*). Između ostalog, lociranje stimulusa direktno na centralnu jamicu nam olakšava da obezbedimo da se svi odgovori na stimulus snimaju sa istog mesta.

Poređenja različitih tipova čepića (plavi, crveni i zeleni), ukazuju na nižu KFT za plave štapiće, u odnosu na crvene i zelene. Pri uslovima u kojima vrednosti frekvence za crvene i zelene čepice mogu preći 50Hz, plavi čepići „prepoznaju“ treperenje do frekvenci u intervalu od 18 do 28Hz. Međutim, efekat ovoga na kritičnu frekvencu treperenja je mali, pošto su svi sistemi štapića aktivni pri normalnom vidu, osim ako nisu eliminisani usled prezasićenja (prejaka stimulacija). To znači da je razlika između različitih tipova čepića zanemarljiva, dokle god se boja stimulusa ne menja tokom eksperimenta.

Zenica oka (*pupilla*) menja svoju veličinu sinhrono sa modulacijom svetlosti, dokle god modulaciona frekvencia ne pređe vrednost od 3 Hz. Šira zenica omogućava da više svetla dospe na mrežnjaču, što rezultuje većom kritičnom frekvencom. Upotreba veštačke zenice se ponekad preporučuje kako bi se izbegle varijacije pri merenju od osobe do osobe, usled različitih veličina zenica. Opet, razlike između dobijenih vrednosti frekvence za prirodnu i veštačku zenicu su se, u većini slučajeva, pokazale malim, te se u našem merenju mogu zanemariti.

U pogledu količine svetlosti koja može da uđe u oko i njenog uticaja, mišljenja su podeljena. Prema jednoj grupi istraživanja, KFT bi trebalo da opada sa opadanjem transparentnosti i „odbijajućih“ osobina oka, npr. putem povećanja apsorpcije svetlosti u sočivu, ili putem akumulacije pigmenta. Sa druge strane, utvrđeno je da refraktioni indeks sočiva ne utiče na vrednost kritične frekvencije treperenja, sve dok je stimulus nekontinuan i vidni ugao održavan na dovoljno maloj vrednosti, tako da je svetlosti omogućeno da perpendikularno pada na oko.

Neke studije ukazuju na to da postoje razlike u frekvenci kod osoba sa različitom bojom dužice (*iris*). Naime, veruje se da su plave oči osetljivije od braon očiju, sa zelenom bojom kao prelaznom fazom. Razlog ove pojave je za sada nepoznat.

7.2.2. Moždana kora

Moždana kora se smatra delom vizuelnog sistema koji ograničava vremensku rezoluciju vizuelnog ulaza, tj. fuzionu frekvencu treperenja. Na ovo ukazuje činjenica da je maksimalna frekvencija moždanih talasa snimljenih EEG-om, usled izlaganja treperenju, manja od maksimuma frekvencije ERG talasa registrovanih u istoj situaciji.

Prisustvo intraokularne transmisije tj. transfera slike sa jednog oka na drugo je još jedan dokaz važnosti postreceptorne obrade za konačnu percepciju treperenja. Ako je jedno oko izloženo moduliranoj svetlosti, isti signali će biti snimljeni od strane neizloženog oka. Na isti način, smanjenje granične frekvencije izazvano umorom ili adaptacijom izloženog oka je praćeno sličnom redukcijom u neizloženom oku.

Eksperimentalno je utvrđeno da su vrednosti za KFT su značajno manje pod monokularnim, nego binokularnim uslovima.

7.2.3. Starost

Prepostavlja se da na Fuzionu frekvencu treperenja utiče i starost ispitanika, ali priroda zavisnosti, kao i njeni uzroci još uvek nisu utvrđeni.

Kod dece, ove frekvenca raste značajno sa godinama, što je najverovatnije posledica razvoja i sazrevanja centralnog nervnog sistema. Njena vrednost dostiže maksimum između šesnaeste i dvadesete godine života, a zatim počinje da opada. Mnogi eksperimentalni rezultati ukazuju na to da se ovo opadanje dešava postepeno.

Postoji nekoliko potencijalnih objašnjenja zavisnosti Fuzione frekvence treperenja od godina. Jedna pretpostavka je da do opadanja njene vrednosti dolazi usled smanjenja otvora za prolaz svetla izazvanog redukcijom elastičnosti zenice, povećanjem optičke gustine sočiva i akumulacijom u oku pigmenata koji nisu fotosenzitivni. Ove pretpostavke se zasnivaju na činjenici da se u mnogim studijama razlike između mlađih i starijih ispitanika smanjuju sa povećanjem intenziteta stimulusa.

Drugi mogući uzroci mogu biti degeneracija ili gubitak retinalnih ili kortikalnih neurona, i/ili sporija obrada informacija u starijem mozgu.

7.2.4. Fiziološko/medicinsko stanje subjekta

U mnogim slučajevima, fiziološke promene vezane sa centralnim nervnim sistemom imaju uticaj na Fuzionu frekvencu treperenja. Na primer, njena vrednost opada usled izglađnjavanja, dehidratacije, hipoksije, manjka sna i sl.

Bolesti koje mogu izazvati promenu u FKT su migrena, Alchajmerova bolest i različita stanja depresije.

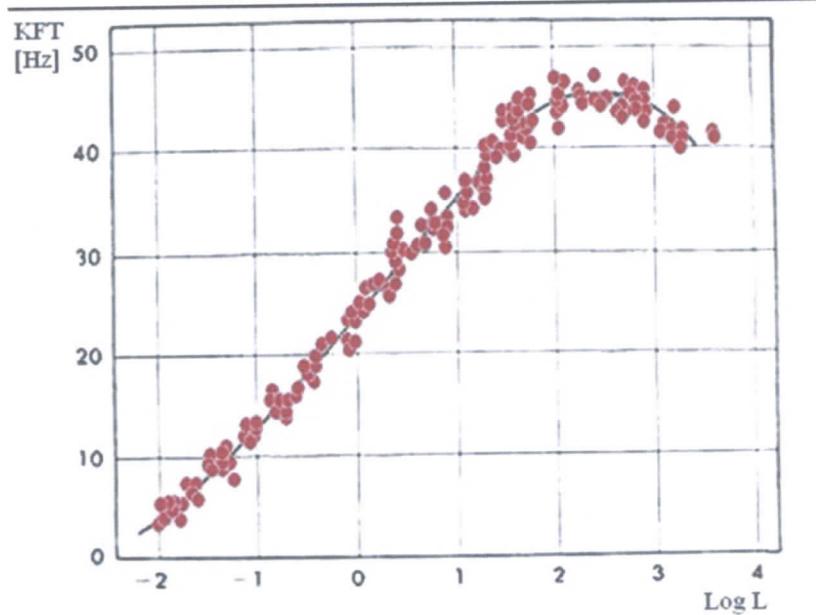
7.3. Karakteristike stimulusa

7.3.1. Luminacija svetlosnog stimulusa

Ferry-Porter ističe da je kritična frekvencija treperenja proporcionalna logaritmu luminacije moduliranog svetlosnog impulsa (L). To se može prikazati na sledeći način:

$$KFT = a \log L + b \text{ [Hz]} \quad (1)$$

gde su a i b eksperimentalne konstante. Za foveu, ova relacija je važeća u širokom intervalu vrednosti za luminaciju (0.5 do 10000 trolanda; slika 6.1.). Na grafiku zavisnosti kritične frekvencije od logaritma luminacije, dobijenog eksperimentalnim putem, jednačina odgovara delu krive predstavljenom pravom linijom.



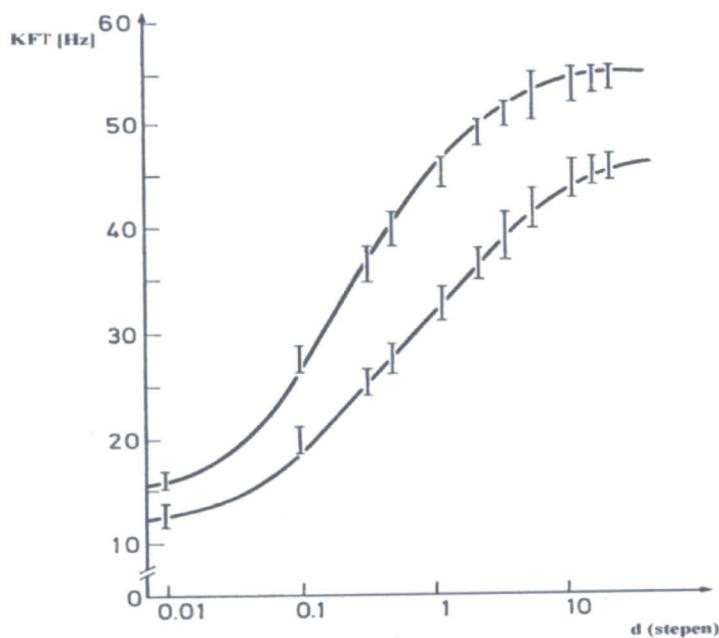
Slika 7.1. Zavisnost kritične frekvence treperenja od logaritma luminacije

7.3.2. Površina stimulusa

Granična frekvencija zavisi od ugaone veličine moduliranog svetlosnog impulsa (slika 6.2.). Ova zavisnost se opisuje Granit-Harperovim zakonom:

$$KFT = aI \log A + bI, \quad (2)$$

Gde je A površina stimulusa, aI i bI konstante.



Slika 7.2. Zavisnost KTF od površine stimulusa, za dve različite usrednjene luminacije.
Na apscisi je dat ugaoni prečnik stimulusa u stepenima.

Granit i Harper su merenjem potvrdili tačnost date jednačine koristeći kružni stimulus sa ugaonim prečnikom između 0.98 i 5.0 stepeni. Ekstenziju validnosti izraza za ugaone prečnike do 50 stepeni je kasnije dokazao Roehrig.

Naknadno je utvrđeno je da konstanta a_1 u jednačini (1) zavisi i od oblika stimulusa. Po pravilu, KFT je manja za stimulus prstenastog oblika nego za stimulus oblika diska iste površine. Međutim, kada je reč o fovei, polje na koje svetlost pada nije u potpunosti efektivno za određivanje vrednosti granične frekvence. Sistematskim odstranjivanjem većih delova osvetljenih polja, koji odgovaraju ugaonim prečnicima od 6.9 do 49.6 stepeni, Roehrig je pokazao da oko 20% najmanjih i 66% najvećih osvetljenih površina može biti odstranjeno bez uticaja na vrednost kritične frekvence treperenja. Stoga, KFT nije određena totalnom površinom osvetljenog dela retine, već samo onim delovima koji su najosetljiviji na treperenje.

7.3.3. Talbot-Plateau zakon

Talbot-Plateau zakon opisuje svetlosnu jačinu (*brightness*) modulirane svetlosti čija je frekvencija iznad kritične frekvence treperenja. Ovim zakonom se tvrdi da će, iznad vrednosti granične frekvence, modulirana svetlost (koja se subjektivno opaža kao kontinualna) i objektivno kontinualna svetlost imati jednaku luminaciju. Odgovor vizuelnog sistema na diskontinualni stimulus, na mestu na kojem dolazi do fuzije treperenja, je identičan odgovoru na kontinualni stimulus, čija je luminacija L_m jednaka srednjoj luminaciji L_{sr} moduliranog stimulusa:

$$L_m = L_{sr} = \frac{1}{T} \int_0^T L(t) dt$$

T je period moduliranog stimulusa.

7.3.4. Kontinualno spoljašnje osvetljenje

Kritična frekvencija treperenja zavisi od svetlosnog kontrasta između modulirane svetlosti i kontinualne svetlosti iz okruženja. Povećanje spoljašnje luminacije dovodi do povećanja KFT sve dok luminacija kontinualne svetlosti ne dostigne od 60 do 100% Talbot-Plateau-ovog nivoa modulirane svetlosti. Dalje povećanje okolne luminacije dovodi do smanjenja granične frekvencije.

7.3.5. Talasna dužina

Pojedini rezultati ukazuju na varijaciju kritične frekvencije treperenja u funkciji od talasne dužine stimulusa, sa nižim vrednostima za crvenu u odnosu na zelenu ili belu svetlost. Značaj talasne dužine stimulusa je i delimično uslovljen kontrastom između stimulusa i okoline. Naime, ukoliko je okruženje u potpunoj tami, za KFT se prepostavlja da je nezavisna od talasne dužine.

8. Eksperiment:

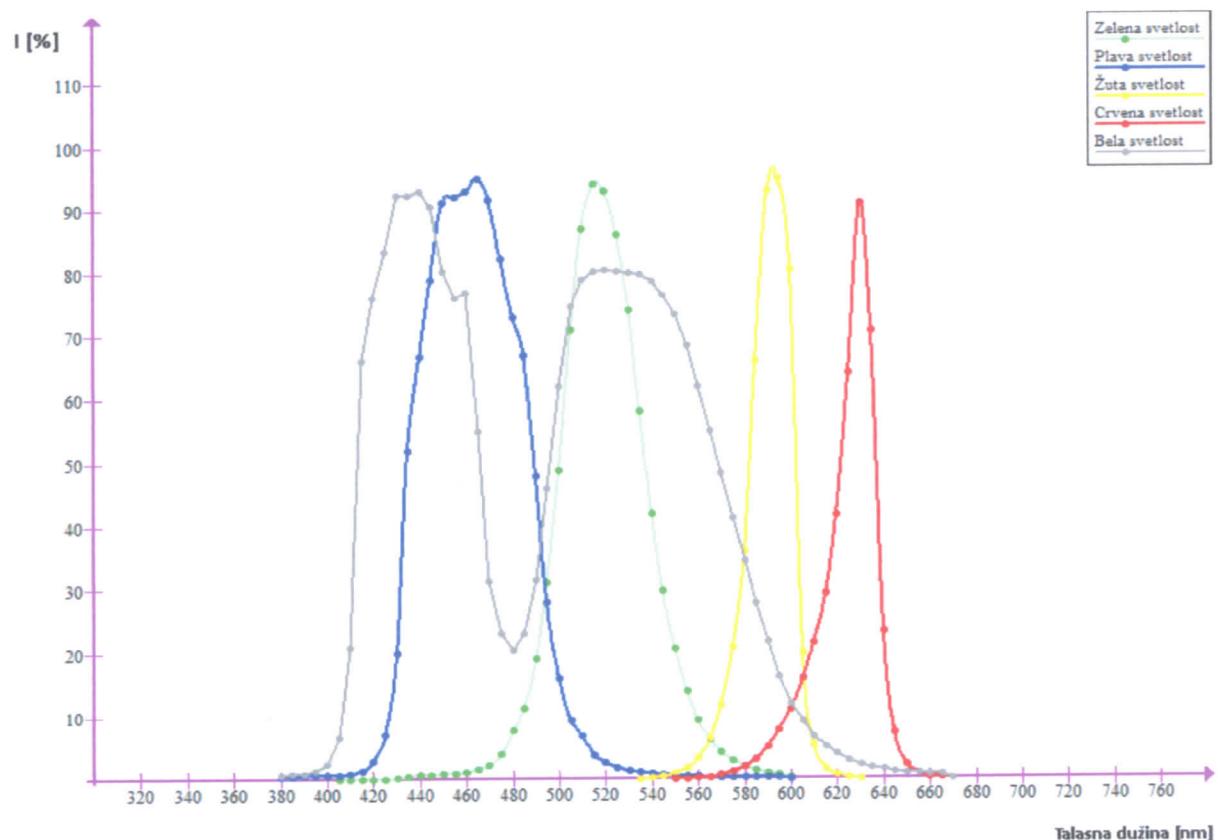
Određivanje kritične frekvence treperenja i njena zavisnost od talasne dužine svetlosnog zračenja

8.1. Metoda merenja

Cilj ovog eksperimenta je određivanje kritične frekvence treperenja i utvrđivanja njene zavisnosti od talasne dužine svetlosnog stimulusa.

8.1.1. Karakteristike dioda

U eksperimentu je korišćeno 5 različitih LED dioda: plava, zelena, žuta, crvena i bela. Grafik 8.1. prikazuje karakteristike ovih dioda.



Grafik 8.1. Karakteristike dioda: Relativni intezitet u zavisnosti od talasne dužine svetlosti

Maksimalna jačina struje za svaku diodu iznosi 20 mA. Pad napona za žutu i crvenu diodu iznosi 2 V, dok za plavu, zelenu i belu 3 V.

Maksimumi intenziteta dobijeni određivanjem karakteristika dioda odgovaraju sledećim talasnim dužinama:

1. za zelenu diodu $\lambda_{\max} = 515 \text{ nm}$,
2. za plavu diodu $\lambda_{\max} = 465 \text{ nm}$,
3. za žutu diodu $\lambda_{\max} = 595 \text{ nm}$,
4. za crvenu diodu $\lambda_{\max} = 630 \text{ nm}$, i
5. za belu diodu, prisutna su dva maksimuma i to $\lambda_{\max1} = 440 \text{ nm}$ i $\lambda_{\max2} = 520 \text{ nm}$.

8.1.2. Metod određivanje kritične frekvence treperenja

U eksperimentu određivanja kritične frekvence treperenja je učestvovalo 12 osoba, pri tome nisu uzeti u obzir godine, pol ili oština vida tj. prisutnost određenje dioptrijske. Merenje KFT je izvršeno uz pomoć vrlo jednostavne aparature koja se sastoji iz:

1. Izvora promenljivog napona, podešenog tako da daje sinusoidni izlazni signal i sa mogućnošću promene frekvence i amplitude, odnosno jačine signala.
2. Ampermetra, kojim se kontroliše jačina struje koja protiče kroz diodu
3. „High brightness“ LED diode
4. Uskog metalnog kućišta oblika valjka, visine 10 cm i prečnika 1,5 cm, na čijem vrhu je zatepljen troslojan disperzionii papir, kako bi se ublažilo osvetljenje diode, tj. intenzitet svetlosti koja dolazi do oka posmatrača. Prilikom posmatranja, dioda se nalazi u ovom kućištu.

Rastojanje od izlaza kućišta do oka posmatrača je konstantno i iznosi 15 cm. U centru disperzionog papira, nalepljenog na izlazni kraj kućišta, nacrtana je tačka radi lakšeg fokusiranja, jer želimo da prilikom posmatranja emitovane svetlosti, većina svetlosnih zraka pada baš na centralnu jamicu mrežnjače oka.

Za svakog ispitanika izmerene su dve vrednosti kritične frekvence, u rastućem i opadajućem nizu, u intervalu frekvence svetlosnog stimulusa od 20 do 70 Hz.

Za rastući niz, početna vrednost frekvence je podešena na 20 Hz i povećava se za 1Hz sve dok posmatrač ne signalizira da registruje prekid treperenja svetlosti, odnosno kontinualnu svetlost.

Za opadajući niz, početna frekvanca je podešena na 70 Hz i dok posmatrač registruje kontinualni stimulus, smanjuje se za 1Hz. U trenutku kada ispitanik registruje početak treperenja vizuelnog signala, beleži se njegova frekvencija.

Vrednost kritične frekvence treperenja se dobija određivanjem srednje vrednosti rastuće i opadajuće granice.

Merenje je KFT je izvršeno za 5 različitih talasnih dužina i za tri različita intenziteta struje diode: 5 mA, 10 mA i 15 mA.

Pošto je intenzitet struja koja prolazi kod LED diodu direktno proporcionalna sa intenzitetom svetlosti koju dioda emituje (linearna zavisnost) možemo posmatrati i zavisnost kritične frekvence treperenja od intenziteta svetlosnog stimulusa

Merenje je vršeno u uslovima normalnog dnevnog osvetljenja, sa pauzom od 30 sekundi između merenja rastuće i opadajuće granične vrednosti za jednu talasnu dužinu i sa pauzom od 30 sekundi između merenja za dve različite talasne dužine.

8.2. Rezultati merenja

U tabeli 8.1, 8.2 i 8.3 su date vrednosti merenja rastuće i opadajuće frekvence treperenja za 12 osoba, pri različitim intenzitetima svetlosnog impulsa, njihove srednje vrednosti (SV) i standardna devijacija (SD).

I = 5 mA	Žuta dioda		Plava dioda		Crvena dioda		Bela dioda		Zelena dioda	
	f _r [Hz]	f _o [Hz]								
	39	48	40	54	40	50	39	53	39	51
	35	42	32	42	39	42	36	42	35	41
	35	45	36	46	42	44	39	48	35	47
	39	42	36	46	38	47	39	41	38	47
	39	44	40	44	36	42	41	45	36	43
	39	48	31	47	39	47	40	45	35	46
	44	45	35	43	41	46	42	48	36	42
	49	56	35	51	44	56	43	55	43	55
	40	46	41	45	37	49	44	46	49	45
	39	42	33	40	36	42	37	41	37	40
	34	41	36	44	35	41	34	42	34	42
	40	45	40	46	39	47	43	47	39	45
SV	39,33	45,33	36,25	45,67	38,83	46,08	39,75	46,08	38	45,33
SD	4,08	4,08	3,36	3,8	2,66	4,32	3,05	4,5	4,26	4,33

Tabela 8.1. Vrednosti merenja za struju jačine 5 mA

I = 10 mA	Žuta dioda		Plava dioda		Crvena dioda		Bela dioda		Zelena dioda	
	f _r [Hz]	f _o [Hz]								
	42	46	43	45	41	48	45	47	38	45
	39	39	31	41	37	40	34	40	32	40
	37	47	38	47	41	43	35	49	39	44
	38	40	35	42	38	40	37	42	38	43
	40	43	44	43	39	41	40	42	39	42
	41	46	38	46	39	44	39	45	40	48
	44	42	41	43	45	46	45	43	44	45
	41	59	39	52	41	56	41	58	40	59
	44	45	45	45	42	53	46	46	40	43
	40	43	34	42	38	41	39	43	39	43
	34	41	36	40	35	40	35	42	35	40
	44	46	44	47	42	42	46	48	44	47
SV	40,33	44,75	39	44,42	39,83	44,5	40,17	45,42	39	44,92
SD	3,06	5,19	4,49	3,32	2,69	5,33	4,47	4,83	3,3	5,05

Tabela 8.2. Vrednosti merenja za struju jačine 10 mA

I = 15 mA	Žuta dioda		Plava dioda		Crvena dioda		Bela dioda		Zelena dioda	
	f _r [Hz]	f _o [Hz]								
	46	48	45	48	44	47	46	49	41	46
	42	39	38	40	41	42	39	39	40	38
	45	49	39	47	43	46	45	55	44	46
	39	49	37	40	37	42	34	39	39	40
	41	44	40	42	38	41	42	44	40	42
	37	45	41	44	40	45	40	47	39	45
	44	43	43	44	44	45	46	44	40	45
	43	54	42	55	41	55	43	55	39	53
	46	46	46	47	42	46	51	50	43	45
	39	44	40	43	39	43	40	45	39	43
	34	42	35	41	35	41	37	42	36	42
	46	47	42	47	43	46	44	47	43	45
SV	41,83	45,83	40,67	44,83	40,58	44,92	42,25	46,33	40,25	44,17
SD	3,93	3,93	3,2	4,28	2,87	3,82	4,59	5,31	2,22	3,74

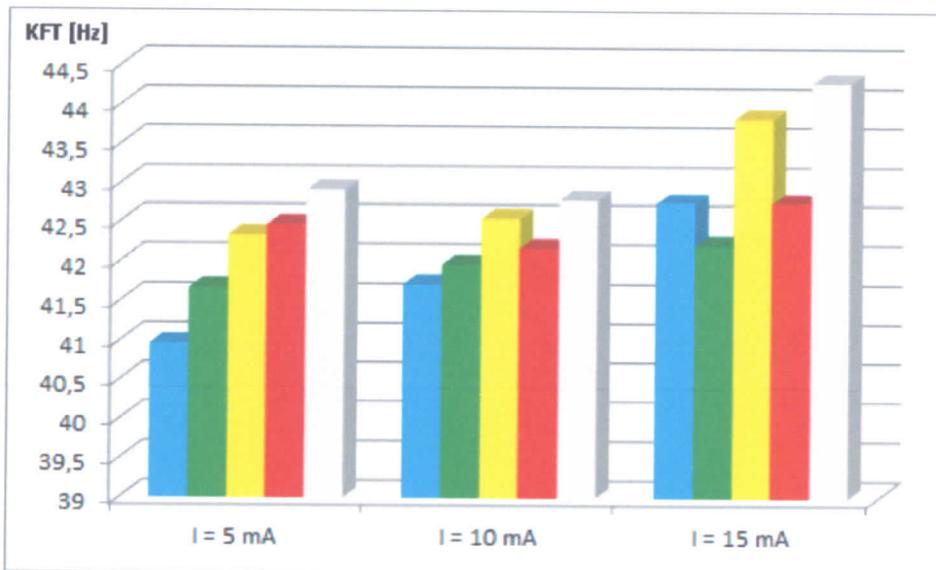
Tabela 8.3. Vrednosti merenja za struju jačine 15 mA

U tabeli 8.4 su date srednje rastuće i opadajuće kritične frekvence treperenja, kao i vrednost srednje kritične vrednosti treperenja.

Tabela 1	plava	zelena	žuta	crvena	bela
I = 5 mA					
f _r (srednje)	36,25	38	39,33	38,83	39,75
f _o (srednje)	45,67	45,33	45,33	46,083	46,083
KFT[Hz]	40,96	41,665	42,33	42,4565	42,9165
I = 10 mA					
f _r (srednje)	39	39	40,33	39,83	40,17
f _o (srednje)	44,42	44,92	44,75	44,5	45,42
KFT[Hz]	41,71	41,96	42,54	42,165	42,795
I = 15 mA					
f _r (srednje)	40,67	40,25	41,83	40,58	42,25
f _o (srednje)	44,83	44,17	45,83	44,92	46,33
KFT[Hz]	42,75	42,21	43,83	42,75	44,29

Tabela 8.4. Srednja kritična frekvencija treperenja za različite talasne dužine svetlosti, za 3 vrednosti struje

Na slici 8.1 su dati grafikoni rezultata iz tabele 8.4. Svaka boja u grafikonu predstavlja odgovarajuću LED diodu, odnosno talasnu dužinu u vidljivom spektru elektromagnetskog zračenja.



Slika 8.1. Kritična frekvencija treperenja za različite talasne dužine, za 3 različita intenziteta stimulusa (intenziteta struje)

8.3. Diskusija

Na osnovu rezultata merenja, vidimo da je u uslovima normalnog, tj. dnevnog osvetljenja vrednost kritične frekvence između 40 i 45 Hz, za date talasne dužine i intenzitete svetlosnog stimulusa.

Takođe, primećujemo da su vrednosti kritične frekvence treperenja merene za opadajući niz frekvenci stimulusa značajno veće od vrednosti merenih za rastući niz frekvenci svetlosnog impulsa. Prepostavlja se da je glavni uzrok ove pojave temporalna adaptacija, koja se javlja pri merenju kritične frekvence za rastući niz. Glavni uzroci ove adaptacije su izloženost „grubom“ treperenju tokom eksperimenta i sumiranje prethodnih slika izazvano ponavljanjem signala. Ni jedan od ovih fenomena se ne javlja pri merenju granične vrednosti za opadajući niz, pošto se kreće od nivoa gde se treperenje već doživljava kao kontinualna svetlost i adaptacija nije moguća. Na osnovu postignutih rezultata, možemo pretpostaviti da postoji određena zavisnost Kritične frekvence treperenja od talasne dužine. Međutim, treba imati u vidu da je testiranje izvršeno na 12 subjekata, a budući da je reč o statističkoj veličini, moguće je da bi se dobijene vrednosti, kao i odnosi među njima, značajno promenile sa povećanjem broja ispitanika.

Sa druge strane, možemo tvrditi da sa porastom intenziteta stimulusa odnosno sa porastom luminacije, raste i Kritična frekvenca treperenja. Porast Kritične frekvence je naročito primetan ako se uporede njene vrednosti za odgovarajuće talasne dužine, pri strujama od 5 i 15 mA. Kao što smo videli, ranija istraživanja su ovo potvrdila, a zavisnost između Kritične frekvence treperenja i intenziteta stimulusa je izražena Ferry-Porterovim zakonom.

9. Zaključak

Kritična frekvenca treperenja je prirodna, svojstvena karakteristika na koju utiču trenutno stanje osobe i različiti spoljašnji faktori, dajući joj konačnu, merivu vrednost. Kao takva, čini se pogodnom za ispitivanje dejstva raznih faktora na centralni nervni sistem.

Tačna vrednost ove frekvence, dobijene eksperimentalnim merenjima, zavisi i od korišćene eksperimentalne metode, tako da se ovo mora imati u vidu tokom planiranja eksperimenta, ali i tokom analize rezultata. Zbog različitih eksperimentalnih uslova, teško je porebiti rezultate različitih studija. Zato, pre početka studije treba prikupiti bazu nominalnih merenja za dizajn i opremu koja će se koristiti. Trebalo bi voditi računa i o raznovrsnim faktorima koji utiču na vrednost Kritične frekvencije treperenja, kako bi se izbegla kriva distribucija podataka; a da bi dobijeni rezultati zaista bili od koristi, poželjno bi bilo izvršiti merenja nad značajnim brojem subjekta.

Od posebnog interesa za dalja istraživanja su vizuelni defekti, pošto su oni vrlo učestala pojava među ljudskom populacijom.

LITERATURA

1. Steven H. Schwartz, Visual Perception, The McGraw-Hill Companies, New York, 2010
2. H. Autrum, R. Yung, W.R. Loewenstein, D.M. McKay, H.L. Teuber, Handbook of Sensory Physiology, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1973.
3. Amanda Johansson and Monica Sandström, Sensitivity of the human visual system to amplitude modulated light, A degree project, Department for Work and the Physical Environment, 2003.
4. Arthur C. Guyton, John E. Hall, Textbook of Medical Physiology, Elsevier Saunders, Philadelphia, 2006.
5. Selig Hecht & Cornelis D. Verrijp, Intermittent Stimulation by Light, Columbia University, New York, 1933
6. Selig Hecht & Cornelis D. Verrijp, The Influence of Intensity, Color And Retinal Location On The Fusion Frequency of Intermittent Illumination, Columbia University, New York, 1933
7. Marija Mihalj, Anatomija čoveka, Zmajeva biblioteka znanja, Novi Sad, 2005.

UNIVERZITET U NOVOM SADU
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET
KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

Redni broj:

RBR

Identifikacioni broj:

IBR

Tip dokumentacije: Monografska dokumentacija

TD

Tip zapisa: Tekstualni štampani materijal

TZ

Vrsta rada: Diplomski rad

VR

Autor: Miloš Radulović

AU

Mentor: dr Olivera Klisurić

MN

Naslov rada: Kritična frekvenca treperenja

NR

Jezik publikacije: srpski (latinica)

JP

Jezik izvoda: srpski/engleski

JI

Zemlja publikovanja: Srbija

ZP

Uže geografsko područje: Vojvodina

UGP

<i>Godina:</i>	2012
GO	
<i>Izdavač:</i>	Autorski reprint
IZ	
<i>Mesto i adresa:</i>	Prirodno-matematički fakultet, Trg Dositeja Obradovića 4, Novi Sad
MA	
<i>Fizički opis rada:</i>	Broj poglavlja/broj strana/broj tabela/ broj slika/broj grafika/broj referenci/broj priloga: 9/48/4/32/1/7/0
FO	
<i>Naučna oblast:</i>	Fizika
NO	
<i>Naučna disciplina:</i>	Medicinska fizika
ND	
<i>Predmetna odrednica/ ključne reči:</i>	Kritična frekvencija treperenja, vremenski modulirani impuls, anatomija i fiziologija ljudskog oka, fotopski vid
PO	
UDK	
<i>Čuva se:</i>	Biblioteka departmana za fiziku, PMF-a u Novom Sadu
ČU	
<i>Važna napomena:</i>	nema
VN	
<i>Izvod:</i>	U radu se opisuje fenomen fuzije treperenja i proučavaju faktori koji utiču na vrednost kritične frekvencije treperenja. U eksperimentalnom delu je određena vrednost kritične frekvencije treperenja za različite talasne dužine i intenzitete stimulusa.
<i>Datum prihvatanja teme od NN veća:</i>	
DP	
<i>Datum odbrane:</i>	26.01.2012.
DO	
<i>Članovi komisije:</i>	

KO

Predsednik: Prof. dr Zoran Mijatović

član: Doc. dr Olivera Klisurić

član: Doc. dr Željka Cvejić

UNIVERSITY OF NOVI SAD
FACULTY OF SCIENCE AND MATHEMATICS
KEY WORDS DOCUMENTATION

Accession number:

ANO

Identification number:

INO

Document type: Monograph publication

DT

Type of record: Textual printed material

TR

Content code: Final paper

CC

Author: Miloš Radulović

AU

Mentor/comentor: PhD Olivera Klisurić

MN

Title: Critical fusion frequency

TI

Language of text: Serbian (Latin)

LT

Language of abstract: English

LA

Country of publication: Serbia

CP

Locality of publication: Vojvodina

LP

Publication year: 2012

PY

Publisher: Author's reprint

PU

Publication place: Faculty of Science and Mathematics, Trg Dositeja Obradovića 4, Novi Sad

PP

Physical description: 9/48/4/32/1/7/0

PD

Scientific field: Physics

SF

Scientific discipline: Medical physics

SD

Subject/ Key words: Critical fusion frequency, temporally modulated stimulus, anatomy and physiology of the human eye, photopic vision

SKW

UC

Holding data: Library of Department of Physics, Trg Dositeja Obradovića 4

HD

Note: none

N

Abstract: The aim of this study was to give a description of the Critical Flicker Fusion phenomenon and to study the factors that influence the Critical fusion frequency. The

AB purpose of the experiments was to measure the Critical fusion frequency for different wavelengths and stimulus intensities.

Accepted by the Scientific Board:

ASB

Defended on: 26.01.2012.

DE

Thesis defend board:

DB

President: Prof. dr Zoran Mijatović
Member: Doc. dr Olivera Klisurić
Member: Doc. dr Željka Cvejić