

ADAPTACIJA VIDNOG ANALIZATORA NA TREPERENJE SVIJETLA I NA ISPREKIDANE ELEKTRIČNE FOSFENE*

Z. BUJAS

*Institut za medicinska istraživanja Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti,
Zagreb*

(Priljeno 15. IV. 1957.)

U vezi s problemom mehanizma vidnih osjeta i s pitanjem, kako djeluje svijetlo na vidnu funkciju, izvršene su tri serije eksperimenata, i to: 1. ispitano je, kojom brzinom i u kojim granicama dolazi do adaptacije na treperenje izazvano isprekidanim svijetlom odnosno isprekidanim električnim podražajima oka; 2. ispitano je, kako utječe na kritičnu frekvenciju prethodno podraživanje oka treptavim svijetlom različite frekvencije a stalnog trajanja; i 3. ispitano je utjecaj intermitentnih električnih fosfena na frekvenciju fuzije svijetla.

Rezultati tih pokusa bili su: a) pri podraživanju oka isprekidanom električnom strujom dolazi mnogo brže do adaptacije na treperenje i opseg adaptacije znatno je veći, nego kad se oko podražuje isprekidanim svijetlom; b) prethodno podraživanje vidnog organa različitim subfuzionalnim frekvencijama svijetla smanjuje kritičnu frekvenciju za svijetlo. Maksimalno smanjenje nađeno je nakon ekspozicije na treptavo svijetlo od oko 20/sek. sa simetričnim opadanjem smanjenja za brže i sporije frekvencije; c) prethodno podraživanje oka isprekidanom strujom različite frekvencije ne utječe na kritičnu frekvenciju za svijetlo.

Na osnovi tih rezultata autor se priklanja hipotezi, da je brza adaptacija na intermitentne električne fosfene uvjetovana u prvom redu inhibicijom, koja nastaje u živčanim elementima retine, dok bi relativno uska adaptacija na treperenje svijetla bila rezultat prvenstveno pogoršanja u funkcionalnom stanju vidnog korteksa. Kod normalnog kontinuiranog podraživanja svijetlom dolazi do zaštitne inhibicije u centrima, koja sprečava da kortikalne strukture dođu u takvo stanje uzbuđenja, koje ih iscrpljuje. Naprotiv diskontinuirano uzbuđivanje sprečava, da se ta zaštitna inhibicija razvije u dovoljnoj mjeri, a to tada dovodi do smanjenja funkcionalne sposobnosti centara, što se očituje u subjektivnoj fuziji isprekidanih podražaja, odnosno u sniženju kritične frekvencije.

Maksimalno sniženje kritične frekvencije nakon ekspozicije na treperenje svijetla od oko 20/sek odgovara pristizanju grupiranih živčanih impulsa u momentima, kad se vidni korteks nalazi u svojoj supranormalnoj fazi podražljivosti.

* Ovaj je rad završen 1953. god. za vrijeme, dok je boravio u Zagrebu prof. J. Brožek (SAD), kojemu na ovom mjestu zahvaljujem na nekim savjetima.

I.

Uvod i problem

U diskusiji o vjerojatnom mehanizmu vidnih osjeta daje se u posljednje vrijeme sve veća važnost rezultatima, do kojih se došlo ispitivanjem kritične frekvencije ili frekvencije fuzije, t. j. frekvencije isprekidanih podražaja svijetla, koja upravo dovodi do kontinuiranog vidnog osjeta. Dok se prije smatralo – u skladu s klasičnom fotokemijskom teorijom vida – da do fuzije objektivno isprekidanih podražaja svijetla dolazi zbog homogenizacije fotokemijskih procesa u retini, danas postoji tendencija, da se fuzija protumači homogenizacijom, odnosno interferencijom procesa, koji se zbivaju u vidnoj zoni kore velikog mozga.

U vezi s hipotezom, da se kortikalni procesi, a ne procesi u retini nalaze u osnovi subjektivne fuzije objektivno isprekidanih podražaja, počelo se smatrati, da promjene u kritičnoj frekvenciji, koje su opažene u različitim stress situacijama, mogu biti indikator funkcionalnog stanja centralnog nervnog sistema. Ukoliko vidna area kore može diskontinuirano reagirati na veće objektivne frekvencije podražaja, to bi korelativno i njezino opće funkcionalno stanje bilo bolje.

Iako se takva shvaćanja pozivaju na neke dobro utvrđene činjenice, ipak na vrijednosti frekvencije fuzije utječe tako velik broj faktora, da je bar za sada još veoma nesigurno na osnovi tih vrijednosti izvoditi neke zaključke o stanju u centralnom nervnom sistemu. Mnoštvo kontradiktornih rezultata iz tog područja jasno svjedoči, kako je složen fenomen fuzije.

Među faktorima, koji mogu znatno utjecati na frekvenciju fuzije, zauzima značajno mjesto adaptacija na treperenje kao takvo (1, 2, 3). Pri gledanju u svijetlu površinu, koja treperi, može u nekim slučajevima i nakon nekog vremena doći do subjektivne fuzije. Osim toga, nakon takve ekspozicije na treptavo svijetlo kritična se frekvencija redovno smanjuje. Ta fuzija, odnosno smanjenje kritične frekvencije, moglo bi biti uvjetovano smanjenjem osjetljivosti oka za svijetlo, specifičnim umorom vidnog aparata, ili lokalnom adaptacijom na treperenje, odnosno kombinacijom tih faktora. Ipak na osnovi pokusa osobito *L. A. Riddella* (4) i *Ÿ. Le Granda* (5), čini se, da do takvih promjena dolazi u prvom redu, ako ne i isključivo, zbog specifične adaptacije na treperenje.

Ÿ. Le Grand i *E. Geblewicz* (6) istražili su tu vrstu adaptacije pri podraživanju perifernih dijelova retine. Oni su mjerili vrijeme ekspozicije, koje je potrebno da iščezne treperenje nekog stalnog isprekidanog podražaja subfuzionalne frekvencije. Kod tih svojih pokusa oni su utvrdili, da pri lateralnom gledanju iščezava treperenje nakon određenog vremena, koje je to duže, što je objektivna frekvencija prekida

manja. Za frekvencije, koje nisu preniske niti odviše blizu kritičnoj frekvenciji, umnožak frekvencije i vremena adaptacije je približno konstantan, a to ukazuje da treperenje iščezava nakon jednakog apsolutnog broja prekida bez obzira na frekvenciju. Naprotiv promjene u svjetlini utječu na vrijeme adaptacije, a time i na broj prekida do adaptacije.

Među mnogim autorima, koji su opazili, a ponekad i mjerili, utjecaj doživljavanja treptavog svijetla na kritičnu frekvenciju, u posljednje vrijeme su *E. Simonson* i *J. Brožek* (3) nešto sistematičnije istražili tu pojavu. Oni su našli, nakon gledanja kroz 2 min. u treptavo svijetlo, kojega je frekvencija treptanja bila za 25 bljesaka na sek. manja od kritične frekvencije, da se smanjuje frekvencija fuzije za 5,4/sek. Nakon 10 min. ekspozicije to je smanjenje iznosilo 7,0/sek. Ekspozicija na brzi flicker, koji je bio samo za 5 bljesaka na sek. ispod kritične frekvencije, izaziva nakon 10 min. pad od 2,8/sek, dok je doživljavanje fuzioniranog svijetla bez utjecaja na kritičnu frekvenciju.

U području električki izazvanih fosfena ispitivanja fuzije i lokalne adaptacije mnogo su rjeđa. Kod podraživanja oka brzim udarcima istosmjerne struje ili izmjeničnom strujom visoke frekvencije ne dolazi do kontinuiranog osjeta, koji bi se mogao usporediti s fuzijom isprekidanih adekvatnih podražaja. Izmjenična struja visoke frekvencije uopće ne izaziva fosfene, dok se pri brzim udarcima istosmjerne struje fosfen pojavljuje redovno samo na početku i na kraju podraživanja.

Ipak i pri električnom podraživanju oka »subfuzionalnim« frekvencijama opažena je pojava adaptacije. Tako je na pr. *F. Schwarz* (7) opazio, da kod dužeg podraživanja oka izmjeničnom strujom stalne frekvencije postaju bljesci sve slabiji i konačno nestaju, a *L. J. Pollock* i *L. L. Mayer* (8) utvrdili su s isprekidanom istosmjernom strujom, da fosfeni nakon nekog vremena nestaju. Vrijeme adaptacije je to duže, što je frekvencija isprekidanih podražaja manja.

S obzirom na to, što, kako je spomenuto, postoji tendencija da se fenomen fuzije pripiše u prvom redu procesima, koji se zbivaju u centru, činilo nam se vrijednim da uporedo i na sistematičan način ispitamo pojave adaptacije na treperenje, koje je izazvano ili adekvatnim ili električnim podraživanjem vidnog aparata. Kako pri podraživanju svijetlom učestvuje cijeli vidni analizator od retine do korteksa, dok pri podraživanju električnom strujom otpadaju periferni fotoke-mijski procesi u retini, to uporedno ispitivanje pojava adaptacije za ta dva različita modaliteta podraživanja može možda pružiti neke indikacije o strukturi, koja je odgovorna za homogenizaciju odnosno za iščezavanje vidnog osjeta. Osim toga ispitivanje utjecaja subfuzionalnih i suprafuzionalnih prekida svijetla na vidnu funkciju ima i svoje praktično značenje osobito danas, kad objektivno isprekidano fluorescentno svijetlo pomalo potiskuje stare načine kontinuirane rasvjete.

II.

Potpuna adaptacija na treperenje isprekidanog svijetla i na treperenje izazvano diskontinuiranim električnim podražajima

Za zadavanje isprekidanih podražaja svijetla upotrebili smo kolut sa dva otvora. Taj je kolut rotirao ispred osvijetljene kružne površine iz mliječnog stakla. Brzina rotacije koluta mijenjala se s pomoću posebnog uređaja za regulaciju brzine. Trajanje svakog podražaja u periodi bilo je jednako trajanju prekida. Svijetlo je bilo bijelo, svjetline 70 nita. Prividni dijametar osvijetljene površine iznosio je $1,2^\circ$, tako da je podražaj bio uglavnom ograničen na foveu. Ispitanik je gledao svijetlu površinu kroz okular iz udaljenosti od 38 cm. Na okularu nalazila se umjetna pupila od 2 mm dijametra, a da bi se uzdržala akomodacija, pred okom se nalazila leća od 3 dioprije. Pokusi su vršeni u slabo osvijetljenoj prostoriji. Prije svakog pokusa izmjerena je i kritična frekvencija, i to metodom granica. Pri mjerenju kritične frekvencije podražajne su frekvencije zadavane diskontinuirano.

Uređaj za davanje isprekidanih električnih podražaja sastojao se iz izvora istosmjerne struje, diska s kontaktima, elektromotora s mjenjačem brzine i potenciometra za reguliranje napona. Kod električnog podraživanja strujni krug bio je u svakoj periodi jednako dugo zatvoren koliko i prekinut. Da bi promjene u otporu tijela ispitanika što manje djelovale na podražajne intenzitete, nalazio se u strujnom krugu stalan otpor od 20 $K\Omega$. Intenzitet struje, kojom smo podraživali ispitanike, varirao je, već prema njihovoj apsolutnoj osjetljivosti, između 0,57 do 0,77 mA , što u multiplima apsolutnog limena iznosi oko 4 l .

Elektrode su bile tipa cink – cinkov sulfat. Aktivna elektroda bila je anoda, a imala je dijametar od 1 cm. Nju je za vrijeme pokusa držao ispitanik na desnoj sljepočici. Između elektrode i kože nalazio se sloj od agar-agara napravljen s cinkovim sulfatom. Indiferentna elektroda bila je pločica cinka od 10 cm dijametra; ta je pločica bila obavijena vatom namočenom u 5% otopinu $Zn SO_4$. Na indiferentnoj elektrodi držao je ispitanik svoju lijevu ruku. Prije svakog pokusa koža pod elektrodama bila je lagano ostrugana staklenim papirom i očišćena alkoholom. Za vrijeme pokusa ispitanik je držao oči otvorene, fiksirajući uvijek istu točku na crnom zastoru.

Pokusi su izvršeni na tri muška ispitanika. Vrijeme, koje je potrebno da isprekidani podražaj svijetlom fuzionira, odnosno da fosfeni iščeznu, mjerili smo za nekoliko različitih frekvencija prekida.

Rezultati naše trojice ispitanika dobro se među sobom slažu i pokazuju iste karakteristike.

Kao primjer donosimo u Tablici 1. vrijednosti, koje smo dobili na ispitaniku A. F označuje frekvenciju podražaja na sekundu, T označuje

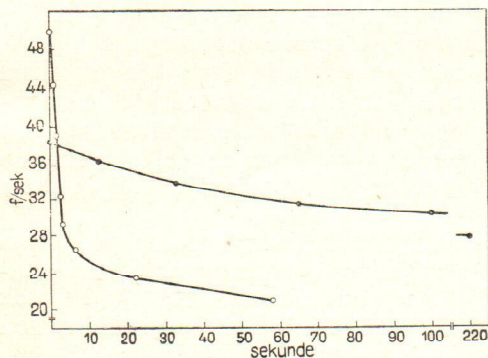
trajanje ekspozicije u sekundama, koje je bilo potrebno da dođe do adaptacije na treperenje, a k. f. označuje kritičnu frekvenciju. Svaki je rezultat srednja vrijednost iz šest mjerenja.

Tablica 1.

Adaptacija na treperenje izazvano isprekidanim svjetlom i isprekidanim električnim podražajima različite frekvencije

Isprekidano svjetlo			Isprekidani električni podražaji		
F	T	FT	F	T	FT
k. f. = 38,9	0	—	k. f. = 49,8	0	—
37,2	9,3	346	44,1	1,0	44
34,8	22,6	786	38,7	2,3	89
32,3	42,0	1357	33,0	7,3	241
28,0	122,0	3416	30,4	10,5	319
			26,2	32,3	846
			24,6	56,0	1378

Na slici 1. prikazani su rezultati ispitanika B. Na ordinatu nanesene su frekvencije podražaja, a na apscisu vremena, koja su bila potrebna da dođe do adaptacije na treperenje.



Sl. 1. – Adaptacija na treperenje izazvano isprekidanim svjetlom (točke) i isprekidanim električnim podražajima (kružići) različite frekvencije.

Fig. 1. – L'adaptation au papillotement provoqué par la lumière intermittente (points) et par le courant électrique interrompu (cercles). Sur l'axe des ordonnées: la fréquence des intermittences par seconde; sur l'axe des abscisses: le temps d'adaptation en secondes nécessaire à la disparition du papillotement.

Dok je pri isprekidanom adekvatnom ili električnom podraživanju, koje je tek nešto ispod kritične frekvencije, adaptacija na treperenje relativno brza, sa smanjenjem frekvencije podražaja vrijeme se adaptacije nesrazmjerno produžuje. Na taj način, drukčije nego za periferiju retine (6), ukupni broj podražaja potreban da dođe do fuzije, odnosno do iščezavanja fosfena, raste s usporivanjem frekvencije podražaja.

Vrijeme adaptacije kod adekvatnog podraživanja znatno se razlikuje od vremena kod električnog podraživanja. Adaptacija na treperenje *svjetla* općenito je spora i fuzija se može postići samo za frekvencije, koje se znatno ne razlikuju od kritične frekvencije (u našem pokusu najviše

11 podražaja ispod kritične frekvencije). Naprotiv, u području *fosfena* dolazi brzo do potpune adaptacije na treperenje. Opseg takve adaptacije ide i do 30 podražaja na sek. ispod kritične frekvencije.

Kako bi netko mogao primijetiti, da su konstatirane razlike u brzini adaptacije možda uvjetovane razlikom u intenzitetu svjetla s jedne strane, a električne struje s druge strane, to treba upozoriti, da razlike u brzini adaptacije ostaju istoga reda za bilo koji odnos intenziteta, dakako pod uvjetom da je mjerenje izvršeno za frekvencije, koje se podjednako razlikuju od kritične frekvencije.

Za karakterizaciju brzine, kojom dolazi do adaptacije na treperenje, mogu se upotrebiti različite vrijednosti. Tako se na pr. može brzina adaptacije karakterizirati vremenom, koje je potrebno da nastupi subjektivna fuzija podražaja, kojih je frekvencija određen dio kritične frekvencije; ili može se kao mjerilo uzeti razlika između kritične frekvencije i one subfuzionalne frekvencije, na koju dolazi do adaptacije nakon nekog stalnog vremena podraživanja.

Kod adekvatnog podraživanja oka može se još jedva postići adaptacija za frekvencije, koje iznose oko 30% kritične frekvencije, ali vrijeme adaptacije na takve frekvencije je vrlo nesigurno određeno, jer krivulja u zoni nižih frekvencija teče gotovo asimptotički s apscisom. Naprotiv, u području *fosfena*, za podjednaki dio kritične frekvencije (30%) dolazi do adaptacije veoma brzo, ali je i to vrijeme nesigurno određeno, jer se nalazi na onom dijelu krivulje, koji je gotovo asimptotičan s ordinatom. Zbog tih razloga učinilo nam se zgodnije uzeti kao približnu mjeru brzine adaptacije razliku između kritične frekvencije i one subfuzionalne frekvencije, na koju dolazi do adaptacije kroz 30 sek. Te vrijednosti, iako nejednako smještene na krivuljama za treptavo svjetlo i intermitentne fosfene, nalaze se u onom dijelu krivulje, koji je nešto određeniji.

Ako iz krivulja, koje pokazuju odnos između frekvencija podražaja i vremena adaptacije, odčitamo te vrijednosti, onda za naša tri ispitanika (A, B i C) dobivamo za svjetlo ove vrijednosti: 5,1; 4,0; 2,4, dok za fosfene te vrijednosti iznose: 23,3; 27,1; 26,9. Drugim riječima, kod adekvatnog podraživanja oka isprekidanim svjetlom dolazi kroz 30 sek. podraživanja do fuzije podražaja, kojih je frekvencija prosječno samo za oko četiri bljeska ispod kritične frekvencije. Naprotiv u području *fosfena*, kroz jednako vrijeme podraživanja, iščezava treperenje, koje je prosječno za oko dvadeset i šest bljesaka sporije od normalne kritične frekvencije.

Podijelimo li vrijednosti, koje su nađene za svjetlo, s onima u području *fosfena*, dobit ćemo vrijednosti, koje pokazuju, za koliko je puta adaptacija na treperenje kod *fosfena* brža od one kod svjetla. Za naše ispitanike taj odnos iznosi: 4,6; 6,8; 11,2, a to pokazuje, da je u toj zoni adaptacija na isprekidane fosfene prosječno 7,5 puta brža od adaptacije na isprekidano svjetlo.

III.

Ekspozicija oka na treptavo svjetlo različite frekvencije i utjecaj takvog podraživanja na kritičnu frekvenciju

Kako je u uvodu spomenuto, više je autora opazilo, da prethodno podraživanje oka subfuzionalnim frekvencijama smanjuje kritičnu frekvenciju. Kritična se frekvencija smanjuje već nakon kratkog podraživanja subfuzionalnim frekvencijama, tako da čak nije svejedno pri kontinuiranom mjerenju kritične frekvencije uzlaznim postupkom, od koje će frekvencije početi mjerenje (9).

U pokusima, koje su izvršili *Simonson* i *Brožek*, ispitano je djelovanje samo dviju subfuzionalnih frekvencija. Ali kako postoji mogućnost, da isprekidanost različite frekvencije ne djeluje monotonno na frekvenciju fuzije, to smo na tri ispitanika ispitali djelovanje niza različitih subfuzionalnih frekvencija u rasponu od 3 do 35 podražaja na sekundu. Osim sa subfuzionalnim frekvencijama radili smo i s jednom suprafuzionalnom frekvencijom. Podražaj s isprekidanim svjetlom trajao je uvijek 30 sek., bez obzira na frekvenciju.

Pokus se odvijao ovako: ispitanik bi najprije kroz 30 sek. gledao svjetlu površinu, koja treperi. Nakon toga svrnuo bi pogled na drugu, manju površinu, koja je služila za mjerenje kritične frekvencije, i odmah je morao izjaviti, da li vidi treperenje ili ne. Frekvencija podražaja na manjoj površini mijenjala se diskontinuirano, i to uzlazno. Čitav postupak ponavljao bi se sve dotle, dok ispitanik ne bi neposredno nakon ekspozicije na treptavo svjetlo doživio fuziju manje površine. Mjerenje utjecaja treptavog svjetla na kritičnu frekvenciju na opisani način traje doduše dugo, ali se jedino tako može izbjeći djelomična rekupe-racija, do koje nužno dolazi, ako određivanje kritične frekvencije, nakon ekspozicije na flicker, traje neko vrijeme.

Površina, koja nam je služila za zadavanje isprekidanih podražaja, imala je prividni dijametar od $3,4^{\circ}$. Tu je površinu gledao ispitanik monokularno iz udaljenosti od 1 metra. Nakon 30 sek. eksperimentator bi s pomoću komutatora ugasio svjetlo te površine, a osvijetlio bi drugu manju površinu, koje je prividni dijametar iznosio $0,84^{\circ}$. Ta je manja površina služila za mjerenje kritične frekvencije. Središta tih površina bila su udaljena 30 cm. Ispitanik je gotovo bez gubitka vremena mogao svrnuti pogled s jedne površine na drugu. Intenzitet svjetla veće površine iznosio je 50 nita, a manje površine 70 nita. Pokusi su vršeni u slabo osvijetljenoj prostoriji.

U Tablici 2. navedeni su rezultati. Svaki je rezultat srednja vrijednost iz osam do dvanaest mjerenja. »Normalna« kritična frekvencija označuje frekvenciju fuzije, koja je dobivena bez prethodnog podraživanja oka nekom subfuzionalnom frekvencijom. U prvom stupcu navedene su

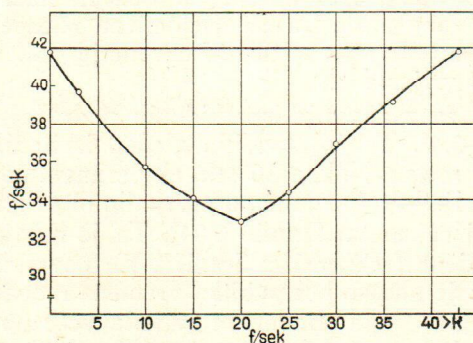
frekvencije svijetla, kojima se podraživao ispitanik kroz 30 sek., a u drugim stupcima nalaze se vrijednosti kritične frekvencije neposredno nakon takvog podraživanja.

Tablica 2

Utjecaj prethodnog podraživanja oka isprekidanim svijetlom različite frekvencije na kritičnu frekvenciju za svijetlo

Frekvencija podražaja na sek.	Ispitanik A (Normalna k. f. = 41,8)	Ispitanik B (Normalna k. f. = 41,6)	Ispitanik C (Normalna k. f. = 44,6)
	k. f.	k. f.	k. f.
3	39,7	39,5	42,1
7	—	—	39,2
10	35,7	36,3	38,1
15	34,1	34,9	36,5
20	32,9	33,1	35,2
25	34,4	34,5	34,1
30	36,9	35,7	36,4
35	39,1	38,1	38,8
> k. f.	41,8	41,7	44,3

Rezultati ispitanika B prikazani su i na slici 2. Na ordinatu nanese su kritične frekvencije, a na apscisu frekvencije isprekidanih podražaja svijetla, kojima se prethodno podraživao ispitanik.



Sl. 2. - Promjene u frekvenciji fuzije svijetla pod utjecajem prethodnog podraživanja oka isprekidanim svijetlom različite frekvencije.

Fig. 2. - Les changements de la fréquence de fusion des intermitences lumineuses sous l'influence des stimulations préalables à divers cadences. Sur l'axe des ordonnées: la fréquence de fusion; sur l'axe des abscisses: la fréquence des intermitences de la stimulation préalable.

Kako se iz tablice i slike može vidjeti, različite subfuzionalne frekvencije nejednako utječu na kritičnu frekvenciju. Spora isprekidanost svijetla, isto tako kao i vrlo brza isprekidanost, smanjuju manje kritičnu frekvenciju nego neke srednje frekvencije. Kod ispitanika A i B maksimalno se smanjuje kritična frekvencija nakon ekspozicije oka na

treptavo svjetlo od 20 podražaja na sek., dok je kod ispitanika C minimum postignut nakon treperenja od 25/sek. Utjecaj brzih i sporijih frekvencija na kritičnu frekvenciju gotovo se simetrički smanjuje, što se više udaljujemo od tih srednjih frekvencija.

Maksimalni utjecaj frekvencija od 25/sek. kod ispitanika C nije slučaj, jer se minimum kritične frekvencije pravilno pojavljuje nakon podraživanja tom frekvencijom u tri različita dana ispitivanja.

Rezultati naše trojice ispitanika pokazuju ne samo sličan utjecaj treperenja na kritičnu frekvenciju, nego se oni slažu i s obzirom na veličinu tog utjecaja. Tako su na pr. najniže kritične frekvencije manje od normalne vrijednosti za 8,9; 8,5 i 10,5 podražaja na sekundu.

IV.

Utjecaj podraživanja oka isprekidanom električnom strujom na kritičnu frekvenciju za svjetlo

U vezi s hipotezom, da stanje u korteksu, a ne fotokemijski procesi određuju kritičnu frekvenciju, napravili smo nekoliko pokusa, da provjerimo, utječe li prethodno doživljavanje intermitentnih fosfena na frekvenciju fuzije svjetla.

Pritom smo postupali na sličan način kao i u prethodnoj seriji mjerenja, s razlikom, što je prije mjerenja kritične frekvencije za svjetlo ispitanik namjesto isprekidanim svjetlom bio podraživan kroz 30 sek. isprekidanom električnom strujom. Kritična frekvencija za svjetlo mjerila se na manjoj površini. Intenzitet struje, kojom smo izazivali fosfene, iznosio je 1,4 mA. Taj intenzitet izazivao je jasne fosfene, koji su obuhvatili čitavo vidno polje, i to ne samo desnog oka, uz koje je bila prislonjena aktivna elektroda, nego i lijevog oka. Mjerenje kritične frekvencije za svjetlo izvršeno je na dva ispitanika, i to nakon podra-

Tablica 3.

Vrijednosti kritične frekvencije za svjetlo nakon podraživanja oka intermitentnim električnim fosfenima različite frekvencije

Frekvencija električnih podražaja na sek.	Ispitanik B		Ispitanik C	
	Normalna k.f. za svjetlo 42,3		Normalna k.f. za svjetlo 42,0	
	k. f. nakon podraživanja anodom	katodom	k. f. nakon podraživanja anodom	katodom
15	43,0	42,2	42,0	42,0
20	42,1	42,5	42,3	41,0
30	—	—	42,0	42,2

živanja električnom strujom frekvencije od 15, 20 i 30 impulsa na sekundu. Pokusi su izvršeni bilo s anodom ili s katodom kao aktivnom elektrodom. Kad je aktivna elektroda bila katoda, struja od 1,4 mA izazivala je uz fosfene još i jasne ubode i stezanje mišića, koji su se nalazili pod elektrodom.

Dobiveni rezultati prikazani su u Tablici 3.

Kako se iz tablice vidi, prethodno podraživanje oka isprekidanom istosmjernom strujom različite frekvencije ne utječe na vrijednost kritične frekvencije za svijetlo. Male razlike nijesu statistički značajne.

V.

Osvrt na rezultate

Ako pretpostavimo, da fuzija, odnosno iščezavanje učinka, koji su izazvani isprekidanim podražajima oka, zavise od promjena u centrima, moglo se očekivati, da će vrijeme adaptacije biti istoga reda za podražaje svijetlom i za podražaje električnom strujom. Naprotiv, kad bi adaptacija na treperenje svijetla bila u prvom redu uvjetovana homogenizacijom fotokemijskih procesa u retini, onda bi se moglo očekivati, da će proces adaptacije biti brži za treptavo svijetlo nego za intermitentne fosfene. Činjenica, koju smo utvrdili, da je vrijeme iščezavanja intermitentnih fosfena znatno kraće od adaptacije na treperenje svijetla, nije dakle u skladu ni s jednim ni s drugim očekivanjem.

Različit subjektivni efekt, do kojeg dolazi u toku dužeg isprekidanog podraživanja oka (fuzija kod svijetla, iščezavanje fosfena kod električnog podraživanja), čini vjerojatnim, da se u osnovi tih pojava nalaze različiti mehanizmi.

Kako je poznato, svaki podražaj svijetlom izaziva velik broj impulsa. Salve tih živčanih impulsa, koji nastaju pri svakom bljesku, relativno lako probijaju sinaptičke prepreke, i uz određenu frekvenciju održavaju centre u trajnoj aktivnosti. Do adaptacije na treperenje doći će, kad se frekvencija živčanih impulsa između pojedinih perioda homogenizira, odnosno – što je, kako ćemo kasnije vidjeti, vjerojatnije – kad se homogeniziraju procesi u centrima.

Naprotiv, svaki supraliminalni električni podražaj izaziva u podraženim elementima samo malo broj živčanih impulsa (možda samo jedan), i to jedino u času zatvora i u času otvora strujnog kruga. Ali, iako električni podražaj može samo na početku i na svršetku izazvati živčani impuls, ipak protjecanje struje nije indiferentno. Za vrijeme dok struja teče, nužno dolazi do polarizacije živčanih elemenata, u prvom redu ganglijskih stanica, a zbog te polarizacije mijenja se i njihova podražljivost. Inhibicija, uvjetovana direktnom polarizacijom živčanih elemenata

u retini i samim izbijanjem impulsa, postepeno raste u toku sukcesivnih podražaja, i to tim brže, što je frekvencija podražaja veća. Kad inhibicija dostigne određenu vrijednost, dalji električni podražaji postaju neuspješni, i fosfeni nestaju.

Kod adekvatnog podraživanja oka periferna inhibicija ne može doseći vrijednost, koja bi bila dovoljna da blokira impulse, vjerojatno zbog toga, što nema izvana nametnute polarizacije, a neprestano pristizanje i konvergencija živčanih impulsa na ganglijske stanice u retini održava proces uzbuđenja iznad vrijednosti inhibicije.

Pod tim vidom postaje razumljiva i činjenica, da prethodno doživljavanje intermitentnih fosfena ne djeluje na kritičnu frekvenciju za svijetlo.

Ispitivanje utjecaja treptavog svijetla na kritičnu frekvenciju dopušta, da se nešto preciziraju procesi, koji mogu biti u osnovi adaptacije na isprekidano svijetlo. Među rezultatima, koje smo dobili, značajna je u tom pogledu činjenica, da postoji neka određena frekvencija treperenja, nakon koje se najviše smanjuje kritična frekvencija. Za tumačenje te pojave mogle bi se iznijeti različite hipoteze.

Tako bi se na pr. nejednak utjecaj različito brzog treperenja na kritičnu frekvenciju mogao dovesti u vezu s poznatom pojavom, da se i subjektivni intenzitet svijetla mijenja s frekvencijom podražaja. U tom slučaju različito smanjenje kritične frekvencije bilo bi efekt adaptacije na svijetlo nejednakog subjektivnog intenziteta, a ne bi bilo rezultat treperenja kao takvog. Ali ta se hipoteza ne može prihvatiti iz dva razloga. Prvo, isprekidano svijetlo subjektivno je najintenzivnije, kad je frekvencija prekida oko 10/sek. (10), dakle znatno ispod onih frekvencija, za koje smo utvrdili da maksimalno smanjuju kritičnu frekvenciju; i drugo, djelomična adaptacija na samo svijetlo (pokus sa suprafuzionalnim frekvencijama) gotovo je bez djelovanja na kritičnu frekvenciju.

Druga hipoteza, koja bi mogla doći u obzir, a koju su postavili *Simonson* i *Brožek* (3), pripisuje smanjenje kritične frekvencije nakon ekspozicije na flicker sinhronizaciji mozgovnih potencijala s frekvencijom treperenja. Prema njihovoj zamisli nervni centar, koji izbija u nametnutoj niskoj frekvenciji, mogao bi zbog toga postati privremeno nesposoban da slijedi brze frekvencije. Ali, kad bi ta hipoteza bila točna, onda bi najniža frekvencija treperenja, koja se još daje sinhronizirati s mozgovnim potencijalima, morala najviše smanjivati kritičnu frekvenciju. Međutim je poznato, da se najlakše sinhroniziraju s mozgovnim potencijalima vizualni podražaji od oko 10/sek., dok na kritičnu frekvenciju najjače utječu frekvencije, koje su dvostruko brže.

Nama se čini vjerojatnijim, da je smanjenje kritične frekvencije rezultat pogoršanja općeg funkcionalnog stanja vidnog korteksa, pogoršanja, koje je uvjetovano prethodno nametnutom aktivnošću, na koju vidni aparat nije prilagođen.

Kako je poznato, vidni je aparat udešen da djeluje na podražaje kontinuiranog svjetla, koji podražaji odašilju negrupirane živčane impulse u centre. Prema mišljenju nekih autora, kao na pr. *J. Segala* (11), pri podraživanju kontinuiranim svjetlom neprekidno bombardiranje centara aritmičnim impulsima dovodi do određenog stanja inhibicije, koja sprečava, da uzbuđenost kortikalnih elemenata prijeđe granicu, koja nije više kompatibilna s normalnom funkcijom. Naprotiv, kod isprekidanog podraživanja oka prekidi među grupama impulsa onemogućuju, da se zaštitna inhibicija razvije u dovoljnoj mjeri, i na taj način mogu kortikalni elementi doći u pretjeranu aktivnost, koja ih iscrpljuje. Za dokaz nejednake inhibicije u jednom i u drugom slučaju navodi *Segal* s jedne strane poznatu činjenicu više ili manje potpunog blokiranja alfa valova kod kontinuiranog podraživanja, a s druge strane nepotpuno blokiranje odnosno induciranje mozgovnih valova kod isprekidanog podraživanja.

Pod vidom tog shvaćanja o nejednakom djelovanju kontinuiranog i isprekidanog vidnog podražaja na centre mozga mogli bismo pokušati rastumačiti rezultate, koje smo dobili. Kod sasvim niskih frekvencija trajanje je prekida toliko, da se kortikalni elementi, usprkos tome što ne dolazi do značajne zaštitne inhibicije, mogu u prekidima bar djelomično oporaviti. A brze frekvencije izazivaju impulse, koji se po svojoj raspodjeli više ili manje približuju aritmičnoj raspodjeli, kakvu nalazimo kod kontinuiranog podraživanja, a to omogućuje, da se zaštitna inhibicija razvije u dovoljnoj mjeri i da prema tome ne dođe do znatnijeg poremećenja u stanju centara. Ali između takvih niskih i visokih frekvencija postoje ritmovi, koji grupiraju impulse na način da oni stižu u korteks upravo onda, kad je podražljivost kortikalnih elemenata najveća. Prema istraživanjima *H. Gastaut*a (12), prva supranormalna faza podražljivosti vidnog korteksa javlja se oko 45 tisućinki sekunde nakon početka prvog bljeska, a upravo u takvoj sukcesiji (između 45 i 50 ms) slijede isprekidani podražaji, za koje smo mi našli da najviše smanjuju kritičnu frekvenciju.

U skladu s izloženim moglo bi se možda i adaptaciju na treperenje svjetla pripisati nekom pogoršanju općeg funkcionalnog stanja vidnih centara, do kojeg je pogoršanja došlo poradi ritmičkog podraživanja, a koje je spriječilo da dođe do dovoljne zaštitne inhibicije. Ali na tom nižem funkcionalnom nivou fuzija prethodno treptavog svjetla omogućuje opet inhibiciju i tako zaštićuje vidni korteks od aktivnosti, koja ga dalje iscrpljuje.

Prema tome, obrnuto od polazne hipoteze, adaptacija na isprekidane električne fosfene bila bi uvjetovana perifernom inhibicijom, dok bi adaptacija na treperenje svjetla (u uskim granicama frekvencije) bila pretežno rezultat pogoršanja u stanju centara, zbog izostanka zaštitne

inhibicije. Takvo shvaćanje objasnilo bi i različit učinak adaptacije: kod isprekidanog električnog podraživanja fosfeni iščezavaju, dok treptavo svjetlo fuzionira u kontinuirani osjet svjetla.

Izloženi pokušaji tumačenja nisu dakako zasad nego nagađanja. Tek novi pokusi, kod kojih će se sistematski mijenjati stanje polarizacije za vrijeme ispitivanja adaptacije i kritične frekvencije, i pokusi, pri kojima će se snimati mozgovni valovi za vrijeme podraživanja s isprekidanim svjetlom različite frekvencije, unijet će možda nešto više svjetla u te zamršene procese.

Literatura

1. *Granit, R. and Ammon, W.*: Comparative studies on the peripheral and central retina - III Some aspects of local adaptation - *Am. J. Physiol.*, 95 (1930) 229.
2. *Snell, P. A.*: An introduction to the experimental study of visual fatigue, *J. Soc. Motion Picture Engineers*, 20 (1933) 367.
3. *Simonson, E. and Brožek, J.*: Flicker fusion frequency. Background and applications, *Physiol. Rev.*, 32, 3 (1952) 349.
4. *Riddell, L. A.*: Local adaptation to flicker and its relation to light adaptation, *J. Physiol.*, 84 (1935) 111.
5. *Le Grand, Y.*: Sur le rythme apparent du papillotement, *C. R. Ac. Sc.* 204 (1937) 1990.
6. *Le Grand, Y. et Geblewicz, E.*: Recherches sur le papillotement. La dualité de la vision aux brillances élevées, *L'Année Psychol.*, 38 (1937) 1.
7. *Schwarz, F.*: Über die Wirkung von Wechselstrom auf das Sehorgan, *Zeit. f. Sinnesphysiol.*, 67, 5 (1938) 227.
8. *Pollock, L. J. and Mayer, L. L.*: An adaptation-like phenomenon of electrically produced phosphenes, *Am. J. of Physiol.*, 122 (1938) 57.
9. *Ryan, T. A. and Bitterman, M. E.*: Investigations of critical flicker fusion frequency, Report to the Research Committee of Illum. Eng. Soc., 1951.
10. *Bartley, S. H.*: Some factors in brightness discrimination, *Psychol. Rev.* 46 (1939) 344.
11. *Segal, J.*: Les effets physiologiques de l'éclairage par tubes fluorescents. IIIe Congrès tech. national de Sécurité et d'Hygiène du travail, 1952, 90.
12. *Gastaut, H.*: L'activité électrique cérébrale en relation avec les grands problèmes psychologiques, *L'Année Psychol.*, 51 (1951) 61.

Résumé

L'ADAPTATION DE L'ORGANE VISUEL AUX INTERMITTENCES LUMINEUSES ET AUX PHOSPHENES ELECTRIQUES PAPILOTANTS

Dans le cadre des problèmes concernant le mécanisme de la vision et l'influence de la lumière intermittente nous avons étudié: 1) l'adaptation au papillotement produit soit par la lumière intermittente soit par la stimulation électrique interrompue à des fréquences préfusionnelles; 2) les changements de la fréquence critique sous l'influence des stimulations lumineuses intermittentes de diverses cadences et d'une durée de 30 sec.; et 3) l'influence des stimulations intermittentes électriques sur la fréquence de fusion de la lumière.

Les résultats ont montré: a) l'adaptation au papillotement provoqué par une stimulation intermittente électrique (courant continu interrompu) se produit beaucoup plus vite et dans une marge des fréquences beaucoup plus grande que l'adaptation aux intermittences lumineuses. En général, l'adaptation au papillotement est d'autant plus rapide que la fréquence d'intermittences est plus grande. Le nombre total d'intermittences nécessaires à la disparition du papillotement augmente proportionnellement à la diminution de la fréquence; b) la stimulation préalable de l'œil par la lumière à des fréquences préfusionnelles diminue la fréquence de fusion. La diminution maximum de la fréquence de fusion était obtenue après une stimulation à la cadence d'environ 20 cycles par sec. L'influence de la stimulation intermittente préalable sur la fréquence de fusion décroît presque symétriquement pour les fréquences de stimulation supérieures ou inférieures à 20/sec. L'exposition préalable de l'œil aux fréquences suprafusionnelles ne change pas la fréquence de fusion; c) la stimulation électrique interrompue ne modifie pas la fréquence critique de la lumière.

L'auteur émet l'hypothèse que l'adaptation rapide aux phosphènes électriques intermittents, qui se manifeste par la disparition des phosphènes, pourrait être attribuée à l'inhibition des éléments rétiniens. Au contraire, l'adaptation lente au papillotement lumineux (homogénéisation apparente de stimulus) - l'adaptation que l'on peut obtenir seulement avec des fréquences assez voisines à la fréquence de fusion - serait plutôt l'effet d'une détérioration des éléments corticaux. Des modifications centrales semblables pourraient être aussi responsables de la diminution de la fréquence de fusion après l'exposition aux intermittences lumineuses.

*Institut des Recherches Médicales,
Zagreb*

Travail reçu le 15 avril 1957.