

A LÁTÁSI FUNKCIÓ FEJLŐDÉSE 5–14 ÉVES GYERMEKEKBEN

Benedek György

Szegedi Tudományegyetem Élettani Intézet
benedek@phys.szote.u-szeged.hu

Kéri Szabolcs

Pszichiátriai Klinika

Benedek Krisztina

Neurológiai Klinika

Janáky Márta

Szemészeti Klinika

Kovács Ilona

az MTA doktora, Rutgers University, Department of Psychology, New Jersey, USA

Összefoglaló

Vizsgálataink célja a vizuális kontrasztérzékenység (KÉ) fejlődésének nyomon követése volt 5–14 éves korú gyermekekben. A KÉ mérésekre statikus (0 Hz) és dinamikus (8 Hz), valamint fotopikus (9 cd/m²) és szkotopikus (0,09 cd/m²) körülmények között, összesen hat térbeli frekvencián (0,5, 1,2, 1,9, 5,7, 7,2 és 14,3 c/d) került sor. Eredményeink szerint a KÉ értékek szignifikáns emelkedést mutattak, amely 11-12 éves korban érte el maximumát. A fejlődés kifejezettebb volt az alacsony térbeli frekvenciákon (<2c/d) és dinamikus körülmények között. Az alacsony térbeli frekvenciák fejlődése a szkotopikus kondícióban volt a legjelentősebb. A szkotopikus KÉ lassabb emelkedést mutatott az életkor függvényében, mint a fotopikus KÉ. Eredményeink felvetik a magnocelluláris vizuális pályák késői érésének és fokozott példáluszticitásának lehetőségét.

Bevezetés

Az elmúlt évek kutatási eredményei révén a központi idegrendszer fejlődésével és plaszticitásával kapcsolatos elképzelések jelentős változásokon mentek keresztül. Bebizonyosodott, hogy felnőtt agyban a megváltozott környezeti tényezők mellett új szinapszisok alakulnak ki, sőt egyes területeken az idegsejtek osztódására is vannak bizonyítékok (például: Rakic, 2002). Így a központi idegrendszer fejlődés és plaszticitás szempontjából közel sem minősül korán lezárt, statikus rendszerek.

A dinamikus változó idegrendszer jellegzetességeinek vizsgálatára kiváló lehetőséget kínál a látórendszer fejlődésének nyomon követése. Anatómiai tanulmányok szerint a látókéreg érése a pubertás kezdetén fejeződik be (Yakovlev – Lecours, 1967; Huttenlocher, 1982). A látókérgi kiváltott válaszok érése is pubertáskorra fejeződik be (Madrid – Crognale, 2000). A látási

funkciók, így a kontúrintegrációs képesség iskoláskorban történő fejlődéséről Kovács Ilona és munkatársai számoltak be először (Kovács et al., 1999; Kovács, 2000). Összefoglaló áttekintést a látással összefüggő élet-tani és morfológiai változásokról korábban közöltünk (Kozma et al., 2001). Mint látni fogjuk, a legfrissebb adatok tanulsága szerint a látórendszer fejlődése sem záródik le korán. Egyes strukturális és funkcionális egységei a kor függvényében más és más ütemben fejlődnek, amelynek dinamikája jelentősen függ az alkalmazott vizuális ingerek fizikai sajátosságaitól.

Jelen vizsgálatunkban 5–14 éves kortartományban mutatjuk be a vizuális kontraszt-érzékenység (KÉ) fejlődését. A KÉ használata számos kedvező sajátossága miatt igen elterjedt (Kelly, 1977). A szem optikai tulajdonságain felül a KÉ elsősorban a vizuális rendszer alacsonyabb szintű egységeitől függ, amelyek magukban foglalják a retinát, a *corpus geniculatum laterale*-t (CGL) és a primer vizuális kérget (area striata). A legújabb funkcionális képalkotási eljárásokat alkalmazó vizsgálatok igazolták, hogy a magasabb szintű látókéregnek megfelelő területek elenyésző szerepet játszanak a KÉ-ben (Avidan et al., 2002).



1. ábra • A vizuális kontrasztérzékenység mérése során használt vertikális, szinuszoidális luminancia-kontraszt mintázat. A mintázaton belül maximális (L_{max} , világos) és minimális luminanciával (L_{min} , sötét) rendelkező elemek váltakoztak.

A KÉ-mérések során a vizsgálati szemé-lyek egy rácsmintázatot látnak (1. ábra).

A mintázat kontrasztjának változtatásával meghatározzuk azt a minimális értéket, amelyen az ingert még érzékelni lehet. Ez a kontrasztküszöb, amelynek reciprokát hívjuk KÉ-nek. A rácsmintázat kiválóan alkalmas az egyes fizikai paraméterek széles tartomány-ban történő változtatására. A térbeli frekvencia a rácsmintázat felbontására vonatkozik; minél több függőleges rácselem helyezkedik el egységnyi területen, annál nagyobb a térbeli frekvencia. Ennek segítségével olyan tényezők fejlődésének vizsgálata lehetséges, mint a retina fotoreceptorainak sűrűsége, a laterális gátlási folyamatok erőssége és a receptív mezők mérete (Banks – Salapatek, 1981). Lehetséges a rácsmintázat sötét és világos fázisainak bizonyos frekvenciával váltakozó időbeli modulációja is, amellyel a látórendszer dinamikus történésekre érzékeny elemei vizsgálhatók. Végül a környezet luminanciájának értéke is befolyásolja a KÉ-t: alacsony luminanciaszinten (szkótópikus („éjszakai”) látás) a KÉ globális csökkenése figyelhető meg, az alacsony térbeli frekvenciákra vonatkozó értékek viszonylagos megemelkedésével (a magas térbeli frekvenciákhoz viszonyítva) (Fiorentini – Maffei, 1973).

Néhány úttörő jellegű vizsgálat a KÉ nagy-mértékű fejlődését mutatta ki már a születést követő első három hónapban (Atkinson et al., 1977). Louisa Mayer és Velma Dobson (1982) szerint négyéves korban a látás térbeli érzékenysége a felnőttekéhez hasonló, ám a legtöbb vizsgálat szerint a KÉ 7–9 éves korban éri el a felnőttkori értéket (Ellemborg et al., 1999; Adams – Courage, 2002). Azonban Lyn Beazley és munkatársai (1980) mérései szerint a KÉ érése egészen az adolescens korig elhúzódik. A fejlődés időbeliségéhez hasonlóan rendkívül ellentmondásos adatok állnak rendelkezésre az eltérő fizikai paraméterű ingerek tekintetében is. Minden térbeli

frekvencián egyforma ütemben történik a fejlődés? Mi az időbeli moduláció szerepe? Hogyan alakul a KÉ fejlődése magas és alacsony luminanciaszintek mellett? Van-e kölcsönhatás az életkor, a térbeli frekvencia, az időbeli moduláció és a luminanciaszint között? Vizsgálatunkban e kérdésekre kerestünk választ. Eredményeinket a látórendszer funkcionális egységeinek tükrében tárgyaljuk, figyelembe véve a pszichofizikai módszerek korlátozott lehetőségeit.

Módszerek

Résztevők

A vizsgálatban összesen 169 gyermek vett részt (5–6 év [n=35], 7–8 év [n=15], 9–10 év [n=19], 11–12 év [n=59], 13–14 év [n=41]). E populációból 125 gyermek vett részt a szkotopikus KÉ-t magában foglaló mérésekben (5–6 év [n=29], 7–8 év [n=12], 9–10 év [n=18], 11–12 év [n=42], 13–14 év [n=24]). A résztvevők látásélessége a Snellen-módszer szerint meghatározva normál vagy javított volt (1.0). Rutin szemészeti vizsgálattal kizártuk az esetleges szembetegségek jelenlétét. A gyermekek helyi óvodákból és iskolákból kerültek beválasztásra, szülői beleegyezéssel.

Vizuális kontrasztérzékenység (KÉ)

A statikus és dinamikus KÉ meghatározására hat térbeli frekvencián (0,5, 1,2, 1,9, 5,7, 7,2 és 14,3 ciklus/fok (c/d)) került sor standard számítógépes teszt segítségével (Venus, NeuroScientific Corporation, USA). Az ingerek luminancia-kontraszt által definiált horizontális rácsmintázatok voltak (1. ábra). A kontraszt meghatározása a Michelson-formula szerint történt ($C = \frac{L_{\max} - L_{\min}}{L_{\min} + L_{\max}}$). A statikus tesztben a rácsmintázatok időben állandóak voltak, míg a dinamikus tesztben 8 Hz-es frekvencián fázisváltásokat alkalmaztunk (időbeli moduláció). A képernyőn elhelyezkedő stimulusterület 13x13° alatt látszott egy méteres távolságból.

A vizsgálat kezdetekor a kontraszt 15 dB-lel az átlagos normál érték felett volt. Amennyiben a vizsgálati személyek ezt nem észlelték, a kontraszt fokozatos emelésével tettük a mintázatot láthatóvá. Ezt követően a kontrasztot minden öt másodperc után 3 dB-lel csökkentettük, mígnem a résztvevők gombnyomással jelezték, hogy az ingert már nem látják (leszálló módszer). Ezután a kontrasztot 15 dB-lel az átlagos normál érték alá állítottuk be, majd minden öt másodperc után 3 dB-lel megemeltük. A résztvevők ismét gombnyomással jelezték, amikor az inger láthatóvá vált a képernyőn (felszálló módszer). Minden térbeli frekvencián a kontrasztküszöb (az a minimális kontraszt, amely elégséges az inger észleléséhez) öt alkalommal került meghatározása a leszálló és felszálló módszer segítségével. A végső kontrasztküszöb az öt mérés átlaga volt. A KÉ a kontrasztküszöb reciprokaként került meghatározásra. A felszálló és leszálló módszer és a térbeli frekvenciák sorrendje véletlenszerű volt.

Luminanciaszintek

A szkotopikus és fotopikus tartományok vizsgálatára a KÉ-méréseket két luminanciaszinten ismételtük meg: 9 cd/m² (fotopikus) és 0,09 cd/m² (szkotopikus). A luminanciaszint beállítása csökkenő transzparenciájú neutrális denzitásfilterekkel történt. Az adaptáció mindkét luminanciaszint esetében húsz perc volt.

Statisztika

A KÉ-értékeket logaritmizáltuk (log_e). Az értékeléshez varianciaanalízist (ANOVA) használtunk, amelyben a csoportok közötti faktor az életkor volt, a csoporton belüli faktorokat pedig a luminanciaszint (szkotopikus vs. fotopikus), az időbeli moduláció (statikus vs. dinamikus) és a térbeli frekvencia képezte. A *post hoc* összehasonlításokhoz Tukey HSD-tesztet alkalmaztunk.

A többszörös összehasonlítások miatt az ANOVA-értékeket Greenhouse–Geisser szerint korrigáltuk.

Eredmények

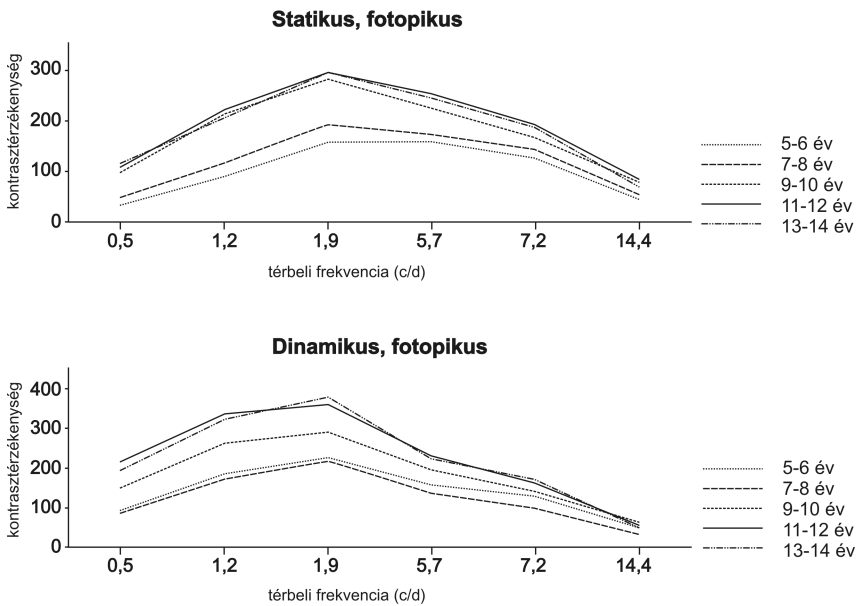
Fotopikus KÉ

A fotopikus KÉ-értékeket a 2. ábra mutatja. Az ANOVA az egyes korcsoportok között szignifikáns különbséget mutatott ($F(4, 148)=20,41, p<0,0001$). Az időbeli moduláció és a térbeli frekvencia hatással volt a KÉ értékekre ($F(1, 148)=7,25, p<0,01$ és $F(5, 740)=520,05, p<0,0001$). Az időbeli moduláció és a térbeli frekvencia közötti kölcsönhatás szignifikáns volt ($F(5, 740)=48,13, p<0,0001$). A kor és az időbeli moduláció, valamint a kor és a térbeli frekvencia között szintén szignifikáns interakció mutatkozott ($F(4, 148)=2,81, p<0,05$ és $F(20, 740)=6,80, p<0,0001$).

A post hoc összehasonlítások eredménye szerint a KÉ fejlődésében az első szignifikáns változás akkor mutatkozott, amikor az 5–6

éves csoportot a 9–10 évesekkel hasonlítottuk össze ($p<0,02$). További fejlődés volt megfigyelhető a 9–10 és 11–12 éves csoportok összehasonlításával ($p<0,05$). Ez utóbbi a dinamikus kondícióban tapasztalható változásnak köszönhető, a statikus tesztben a 9–10 és 11–12 éves csoportok KÉ-adatai között nem volt különbség (2. ábra).

A KÉ fejlődése nem egyformán érintett minden térbeli frekvenciát. Az 5–6 és 9–10 éves csoportok összehasonlításánál szignifikáns interakciót találtunk a kor és a térbeli frekvencia között, amennyiben az utóbbiakat alacsony (0,5–1,9 c/d) és magas (5,7–14,3 c/d) tartományra osztottuk ($F(1, 148)=5,68, p<0,05$). Ez a kölcsönhatás robusztusabbá vált, ha az összehasonlított csoportok életkora között különbség nagyobb volt (5–6 vs. 13–14 év: $F(1, 148)=26,30, p<0,0001$). A térbeli frekvencia-domináns KÉ fejlődés még a 7–8 vs. 11–12 éves csoportok összehasonlításában is jelen volt ($F(1, 148)=4,52, p<0,05$). Ahogy a 2. ábráról kitétnék, a térbeli frek-



2. ábra • Fotopikus körülmények között mért vizuális kontraszt érzékenység

vencia-domináns KÉ fejlődés a dinamikus kondícióban kifejezettebb volt.

Szktotopikus KÉ

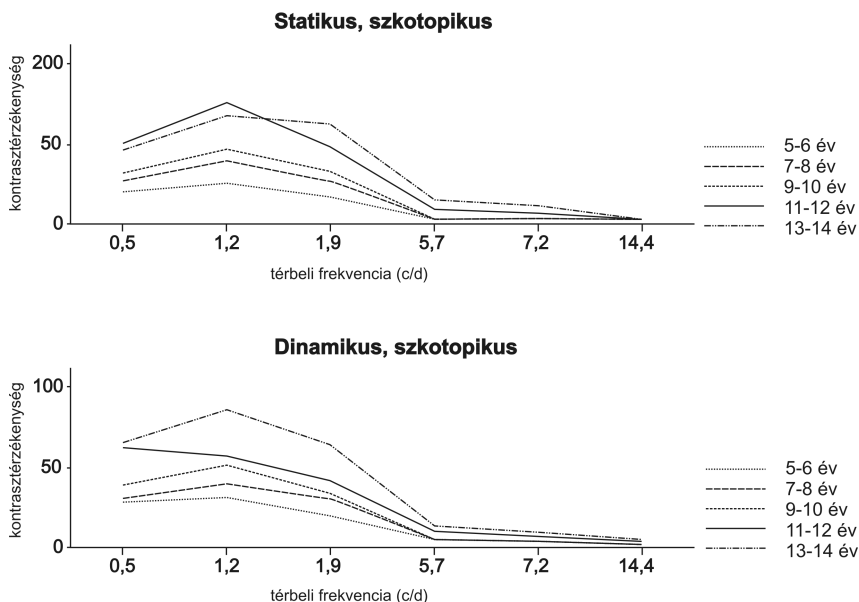
A szktotopikus KÉ-értékeket a 3. ábra mutatja. A kor függvényében a KÉ ez esetben is változott ($F(4, 103)=13,15$, $p<0,0001$). A térbeli frekvencia hatása szignifikáns volt ($F(5, 515)=367,31$, $p<0,0001$). Hasonlóan a fotopikus kondícióhoz, a kor és a térbeli frekvencia között szignifikáns kölcsönhatást figyeltünk meg ($F(20, 515)=2,14$, $p<0,005$). Az időbeli moduláció és a térbeli frekvencia interakciója szignifikáns volt ($F(5, 515)=13,19$, $p<0,0001$).

A legfiatalabb, 5–6 éves csoportot alapul véve az első szignifikáns fejlődési lépéscso a 11–12 évesekkel összehasonlítva mutatkozott ($p<0,01$). A fejlődés konzekvens volt, nem korlátozódva a távoli korcsoportokra. Így pl. szignifikánsan magasabb KÉ-értékek voltak a 11–12 éves csoportban a 9–10 éves gyermekekhez viszonyítva ($p<0,005$).

A KÉ fejlődése szktotopikus körülmények között is más volt az alacsony és magas térbeli frekvenciákon: az alacsony frekvenciákon a növekedés jelentősebb volt (5–6 vs. 13–14 év: $F(1, 103)=9,58$, $p<0,005$; 7–8 vs. 11–12 év: $F(1, 103)=4,38$, $p<0,05$). Feltűnő viszont, hogy az alacsony frekvenciák fejlődésének kiemelkedő volta nem korlátozódott a dinamikus kondícióra (3. ábra).

A fotopikus és szktotopikus KÉ összehasonlítása

Azonfelül, hogy szktotopikus körülmények között mind a statikus, mind a dinamikus tesztekben kifejezettebb volt az alacsony térbeli frekvenciák fejlődése (a fotopikus kondícióban ez a dinamikus tesztben jobban jelentkezett), még egy lényeges különbség mutatkozott. Fotopikus körülmények között a legfiatalabb, 5–6 éves csoporthoz képest már 9–10 éveseknél szignifikáns fejlődés mutatkozott ($p<0,02$), míg a szktotopikus kondícióban ez csak a 11–12 évesek vonat-



3. ábra • Szktotopikus körülmények között mért vizuális kontrasztérzékenység

kozásában volt elmondható ($p < 0,01$). E jelenség megerősítésére 5 (csoport) x 2 (luminanciaszint) x 2 (időbeli moduláció) x 6 (térbeli frekvencia) felépítéssel ANOVA-t végeztünk el, amely a fentiekben leírtakhoz képest egyetlen vonatkozásban mutatott többet: szignifikáns kölcsönhatás volt az életkor és a luminancia-szint között ($F(4, 103) = 9,4$, $p < 0,0001$), amely megerősíti, hogy a fotopikus és szkotopikus KÉ-fejlődés minőségileg különbözik.

Megbeszélés

Eredményeink szerint a KÉ fejlődése különböző fizikai paraméterű ingerek esetében másként zajlik. Fotopikus, statikus körülmények között a 9–10 éves csoport KÉ értékei megegyeztek a 11–12 és 13–14 évesek értékeivel, míg a dinamikus és különösen a szkotopikus kondícióban 11–12 és 13–14 éves korban további KÉ-emelkedés volt megfigyelhető (2. és 3. ábra).

A KÉ fejlődése nem ugyanazon mértékben érintett minden térbeli frekvenciát: az alacsony térbeli frekvenciákon (< 2 c/d) kifejezettebb fejlődés volt megfigyelhető, különösen a dinamikus és szkotopikus tesztek esetében. Adams és Courage (2002) adatai összhangban vannak ezzel az eredménnyel, ám ezek a vizsgálatok nem tették fel sem az időbeli moduláció, sem a luminanciaszint hatásának kérdését. Russell Adams és Mary Courage (2002) szerint az első négy évben a magas térbeli frekvenciák gyors érése zajlik le, ezután a fejlődés dominánsan az alacsony térbeli frekvenciákra (0,4, 0,8 és 1,6 c/d) korlátozódik. Más csoportok adatai szerint a fejlődés egyforma mértékben érinti mind az alacsony, mind a magas térbeli frekvenciákat (Ellemberg et al., 1999).

A szkotopikus KÉ fejlődése összességében lassabb ütemben zajlott, mint a fotopikusé. Fotopikus körülmények között az 5–6 éves csoporthoz képest már a 9–10 éveseknél szignifikáns fejlődés mutatkozott, míg a

szkotopikus kondícióban ez csak a 11–12 évesek esetében volt jelen. Ez ellentmond Adriana Fiorentini és munkatársai (1980) eredményének, akik a szkotopikus KÉ gyorsabb érést mutatták ki. Esetükben azonban más volt a vizsgált korcsoport, tekintettel arra, hogy ők lényegesen fiatalabb gyermekeket (2,5–6 hónap) vizsgáltak. Hasonlóképpen egészen más volt a luminanciaszint [6 és 0,06 cd/m^2], és ők vizuális kiváltott válaszokat vizsgáltak a viselkedési paraméterek helyett).

Eredményeink a heterogén irodalmi adatok értelmezésekor rávilágítanak az ingerek fizikai paramétereinek jelentőségére. Mi lehet ennek az élettani jelentősége? Bár a pszichofizikai módszerek nem engednek direkt betekintést az idegrendszeri alapokba, egyes neuronális struktúrák az eltérőingersajátóságokra másként válaszolnak. E funkcionális sajátságok alapján különböztethetjük meg a magno- (M) és parvocelluláris (P) retinogénikulo-kortikális pályákat. Az M-pálya az alacsony térbeli frekvenciájú, dinamikus és akromatikus ingerekre érzékeny, míg a P-pálya elsődlegesen a magas térbeli frekvenciájú, statikus ingerek feldolgozását végzi, különösen fontos szerepet játszva a különböző hullámhosszú fény megkülönböztetésében (színek észlelése) (Livingston–Hubel, 1987). Míg az M- és P-pályára vonatkozó adatok elsősorban állatkísérletes élettani kutatások révén váltak ismertté, ezzel párhuzamosan humán pszichofizikai mérések szintén igazoltak egy alacsony térbeli frekvenciára (< 3 c/d) érzékeny, dinamikus mechanizmust (optimális érzékenység 4–15 Hz közötti időbeli moduláció esetén), valamint egy jobb térbeli felbontású, statikus mechanizmust (*transient* (T) és *sustained* (S) csatornák) (Legge, 1978). Bár a T- és M-, valamint a S- és P-csatornák közötti párhuzam kézenfekvőnek mutatkozik, fontos kiemelni hogy e mechanizmusok abszolút szétválaszthatóságának elmélete ma már nehezen tartható (Breitmeyer, 1992). Mégis,

az M- és P-pályák esetében a fentiekben ismertetett fizikai preferenciák mennyiségileg meghatározónak tekinthetők. Keith Purpura és munkatársai (1988) kimutatták, hogy alacsony térbeli frekvenciájú ingerekkel szkotopikus fényviszonyok között a retina M ganglion sejtjei szelektíven ingerelhetők, bár a szkotopikus felbontóképesség meghaladja az M-rendszer kapacitását (Lennie – Farchild, 1994). Az utóbbi szerzők becslése szerint a pálcikákhoz köthető, alacsony intenzitású fényviszonyok között a vizuális információ továbbításában 80 % ban az M-pálya vesz részt. Összességében tehát alacsony térbeli frekvenciájú, dinamikus, szkotopikus stimulusokkal az M-rendszer domináns (ha nem is szelektív) ingerlése válik lehetővé. Eredményeink arra utalnak, hogy az 5–14 éves kortartományban a M-pályák markáns éréssel kell számolni. Kiemelendő, hogy KÉ-méréseink ugyanakkor nem alkalmasak a P-pályák párhuzamos nyomon követésére, ehhez kromatikus ingerekre lenne szükség. Eredményeinket alátámasztják azok a KÉ-vizsgálatok, amelyek az alacsony térbeli frekvenciákon kifejezettebb fejlődést találtak (Adams – Courage, 2002). Mindazonáltal a kép nem egyértelmű, hiszen az M-pálya korai érése is vannak bizonyítékok (áttekintésért lásd Kovács, 2001).

A kérdés eldöntése nehéz, mivel az idevágó morfológiai adatok igen hiányosak. Annyi bizonyos, hogy a retina M- és P-elemei már embrionális korban differenciálódnak (Meissirel et al., 1997). Terry Hickey (1977) ötvenhárom humán agy feldolgozása után arra a következtetésre jutott, hogy a CGL sejtjei a születést követő első életévben gyors ütemű növekedést mutatnak. A P-sejtek gyorsabb növekedést mutattak, mint az

M-sejtek. Ez az M-pálya lassabb fejlődésére utal, alátámasztva jelen eredményeinket. Hickey (1977) morfológiai tanulmányának érvényességét korlátozza, hogy adatai szerint a CGL sejtjei kb. két éves korra elérték a felnőtt értékeket, míg mi a pszichofizikai méréseket idősebb gyermekeken végeztük el. A látóideg morfológiai elemzése kapcsán Giancarlo Tassinari és munkatársai (1994) azt találták, hogy a magnocelluláris rostok később csatlakoznak a *nervus opticus* kötegéhez.

Adataink tágabb értelmezésben a M-pálya kifejezettebb plaszticitására utalnak, ami egyúttal fokozottabb sérülékenységet is jelez különböző kóros körülmények között. Figyelemreméltó, hogy mind az idegrendszer fejlődésének zavarával járó kórképekben, mind számos neurodegeneratív betegségben az M-pályák kifejezettebb károsodásáról számoltak be. Például kongenitális halláskárosodott személyekben a vizuális rendszer kompenzációs átalakulása az M-pályák fokozott működéséhez vezet, míg a P-pályák esetében nincs ilyen jellegű plasztikus változás (Armstrong et al., 2002). Összességében ezek az adatok a M-pálya fokozott plaszticitására utalnak, amely megmutatkozik a késői érésben, a patológias folyamatokra mutatott fokozott érzékenységben és egyes kompenzációs változásokban.

A munkát az FKFP (0455/2000) és az ETT (429/2003) támogatta.

Kulcsszavak: *Látórendszerfejlődése, vizuális kontrasztérzékenység, luminanciakontraszt, fotopikus és szkotopikus kontraszt, magnocelluláris és parvocelluláris retino-geniculocorticalis pályák*

IRODALOM

Adams, Russell J. – Courage, Mary L. (2002): Using a Single Test to Measure Human Contrast Sensitivity from Early Childhood to Maturity. *Vision Research*. 42, 1205-1210

Armstrong, Brooke A – Neville, H. J. – Hillyard, S. A. – Mitchell, T. V. (2002): Auditory Deprivation Affects Processing of Motion, But Not Color. *Brain Research. Cognitive Brain Research*. 14, 422-34

- Atkinson, Janette – Braddick, O. – Moar, K. (1977): Development of Contrast Sensitivity over the First 3 Months of Life in the Human Infant. *Vision Research*. 17, 1037-1044
- Avidan, Galia – Harel, M. – Hendler, T. – Ben-Bashat, D. – Zohary, E. – Malach, R. (2002): Contrast Sensitivity in Human Visual Areas and Its Relationship to Object Recognition. *Journal of Neurophysiology*. 87, 3102-3116
- Banks, Martin S. – Salapatek, Philip (1978): Acuity and Contrast Sensitivity in 1-, 2-, and 3-Month-Old Human Infants. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*. 17, 361-365
- Barnard, N – Crewther, Sheila. G. – Crewther, D. P. (1998): Development of a Magnocellular Function in Good and Poor Primary School-Age Readers. *Optometry and Vision Science*. 75, 62-68
- Beazley, Lyn D. – Illingworth, D. J. – Jahn, A. – Greer, D. V. (1980): Contrast Sensitivity in Children and Adults. *The British Journal of Ophthalmology*. 64, 863-866
- Breitmeyer, Bruno G. (1992): Parallel Processing in Human Vision: History, Review, and Critique. In: Brannan JR (ed.): *Application of Parallel Processing in Vision*. Amsterdam, North-Holland, 37-78
- Butler, Pamela D. – Schechter, I. – Zemon, V. – Schwartz, S. G. – Greenstein, V. C. – Gordon, J. – Schroeder, C. E. – Javitt, D. C. (2001): Dysfunction of Early-Stage Visual Processing in Schizophrenia. *American Journal of Psychiatry*. 158, 1126-1133
- Ellemborg, Dave – Lewis, T. L. – Liu, C. H. – Maurer, D. (1999): Development of Spatial and Temporal Vision During Childhood. *Vision Research*. 39, 2325-2333
- Fiorentini, Adriana – Maffei, Lamberto (1973): Contrast in Night Vision. *Vision Research*. 13, 73-80
- Fiorentini, Adriana – Pirchio, M – Spinelli, D. (1980): Scotopic Contrast Sensitivity in Infants Evaluated by Evoked Potentials. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*. 19, 950-955
- Hickey, Terry L. (1977): Postnatal Development of the Human Lateral Geniculate Nucleus: Relationship to a Critical Period for the Visual System. *Science*. 198, 836-838
- Huttenlocher, Peter R. (1994): Synaptogenesis, Synapse Elimination and Neuronal Plasticity in Human Cerebral Cortex. In: Nelson CA (ed.): *Threats to Optimal Development: Integrating Biological, Psychological, and Social Risk Factors*. Vol 27. Erlbaum, Hillsdale, NJ, 35-54
- Kelly, D. H. (1977): Visual Contrast Sensitivity. *Optica Acta*. 24, 107-129
- Kovács Ilona – Kozma P. – Fehér A. – Benedek G. (1999): Late Maturation of Visual Spatial Integration in Humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 96, 12204-12209
- Kovács Ilona (2000): Human Development of Perceptual Organization. *Vision Research*. 40, 1301-10
- Kozma Petra – Deák A. – Benedek G. (2001): Újabb adatok a gyermekek vizuális fejlődéséről. *Szemészet*. 138, 197-201
- Legge, Gordon E. (1978): Sustained and Transient Mechanism in Human Vision: Temporal and Spatial Properties. *Vision Research*. 18, 69-81
- Lennie, Peter – Fairchild, Mark D. (1994): Ganglion Cell Pathways for Rod Vision. *Vision Research*. 34, 477-482
- Livingstone, Margaret S – Hubel David H. (1987): Psychophysical Evidence for Separate Channels for the Perception of Form, Color, Movement, and Depth. *Journal of Neuroscience*. 7, 3416-3468
- Madrid, M – Crognale, Michael A. (2000): Long-Term Maturation of Visual Pathways. *Visual Neuroscience*. 17, 831-837
- Mayer, D. Louisa – Dobson, Velma (1982): Visual Acuity Development in Infants and Young Children, as Assessed by Operant Preferential Looking. *Vision Research*. 22, 1141-1151
- Meissirel, Claire – Wikler, K. C. – Chalupa, L. M. – Rakic, P. (1997): Early Divergence of Magnocellular and Parvocellular Functional Subsystems in the Embryonic Primate Visual System. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 94, 5900-5905
- Purpura, Keith – Kaplan, E. – Shapley, R. M. (1988): Background Light and the Contrast Gain of Primate P and M Retinal Ganglion Cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 85, 4534-4537
- Rakic, Pasko (2002): Neurogenesis in Adult Primates. *Progress in Brain Research*. 138, 3-14
- Tassinari, Giancarlo – Campara, D – Balercia, G – Chilos, M – Martignoni, G – Marzi, CA. (1994): Magnocellular and Parvocellular Pathways Are Segregated in the Human Optic Tract. *NeuroReport*. 5, 1425-28
- Yakovlev, Paul Ivan – Lecours, André Roch (1967): The Myelogenetic Cycles of Regional Maturation of the Brain. In: Minkowski, A (ed.): *Regional Development of the Brain in Early Life*. Blackwell, Oxford