

Koiran näköaistin ominaispiirteet – kirjallisuuskatsaus

Lisensiaatintutkielma

Anne Myller

Helsingin yliopisto

Eläinlääketieteellinen tiedekunta

Kliinisen hevos- ja pieneläinlääketieteen osasto

2017



Tiedekunta - Fakultet - Faculty		Osasto - Avdelning - Department	
Eläinlääketiede		Kliinisen hevos- ja pieneläinlääketieteen osasto	
Tekijä - Författare - Author			
Anne Myller			
Työn nimi - Arbetets titel - Title			
Koiran näköaistin ominaispiirteet – kirjallisuuskatsaus			
Oppiaine - Läroämne - Subject			
Farmakologia ja toksikologia			
Työn laji - Arbetets art - Level		Aika - Datum - Month and year	Sivumäärä - Sidoantal - Number of pages
Kirjallisuuskatsaus		02/2017	33
Tiivistelmä - Referat - Abstract			
<p>Näköaistin toiminta perustuu valon havaitsemiseen. Tämä kirjallisuuskatsaus esittelee lyhyesti näköhavainnon synnyn, sekä kokoa kirjoittamishetkellä olevan tiedon koirien näköaistin erityispiirteistä. Työ keskittyy terveen aikuisen koiran näköaistiin ja vertaa sitä pääpiirteittäin ihmisen näköaistiin. Tarkoituksena on luoda selkeä kansankielinen kokonaiskatsaus aiheeseen, joka on verrattain heikosti tunnettu, mutta vaikuttaa jokaisen koiranomistajan arkeen.</p> <p>Koiran näkökenttä on laaja, noin 240-250 astetta. Siitä suuri osa koostuu monokuläarisen näön alueesta, jonka koira näkee vain yhdellä silmällä. Suoraan edessä on noin 30-60 asteen binokuläarisen näön alue, jossa molempien silmien näkökentät risteävät mahdollistaen stereonäön. Näkökentän laajuus riippuu koiran kallon rakenteesta.</p> <p>Koiran näköaisti on sopeutunut toimimaan monenlaisissa valaistusolosuhteissa, joten koiran hämäränäkö on selvästi ihmisen hämäränäköä parempi. Tämä perustuu sekä sauvasolujen runsaaseen osuuteen verkkokalvon reseptorisoluista että verkkokalvon takana sijaitsevaan heijastavaan kalvoon, tapetum lucidumiin. Vastaavasti näöntarkkuus on koiralla ihmistä heikompi. Tarkan näkemisen alue on koiralla vaakasuora viiva, joskin sen muoto ja voimakkuus vaihtelee roduittain. Myös reseptori- ja gangliosolujen määrissä on rotukohtaisia eroja, jotka näyttävät korreloivan kallonmuodon kanssa. Optiset taittovirheet vaihtelevat nekin roduittain, mutta keskimäärin koiran näöntarkkuutta rajoittavat enemmän verkkokalvon ominaisuudet kuin silmän optinen taittovoima.</p> <p>Koiran värinäkö on dikromaattinen, eli se pystyy havaitsemaan lähinnä sinistä ja keltaista väriä. Ihmiselle vihreänä, keltaisena ja punaisena näyttäytyvät sävyt koira kokee oletettavasti kaikki keltaisina. Lisäksi koiran kyky havainnoida tummuuseroja on vähemmän tarkka kuin ihmisen.</p> <p>Ajallinen resoluutio on koiralla kirkaassa valaistuksessa 70-80 Hz, mikä on suurempi kuin ihmisellä. Toisin sanoen koira havaitsee liikettä ja välkyntää ihmistä paremmin. Muutenkin koira on hyvä havaitsemaan liikettä ja pystyy erottamaan liikkuvan kohteen selvästi kauempaa kuin paikallaan olevan.</p> <p>Koiran näköhavainnon käsittelyä tunnetaan vielä varsin huonosti. Ensimmäiset tutkimukset visuaalisista illuusioista ovat juuri valmistuneet. Niiden perusteella koira ei koe samoja illuusioita kuin ihminen, mutta aihe vaatii vielä jatkotutkimusta. Myös koiran kykyä tulkita valokuvia on tutkittu ahkerasti viime vuosina ja on todettu, että koira pystyy tunnistamaan kaksiulotteisista kuvista kolmiulotteisia kohteita, sekä hahmottamaan ainakin koiria, ihmisiä ja näiden tunnetiloja.</p> <p>Monissa koirien näkökykyä mittaavissa kokeissa otoskoot ovat pieniä, mikä aiheuttaa epävarmuutta tuloksiin ja niiden yleistettävyyteen. Lisää tutkimusta rotueroista tarvitaan, jotta voidaan vetää johtopäätöksiä näköaistin vaikutuksesta koirien käyttäytymiseen ja koulutettavuuteen. Oletettavasti näkö tutkimuksella on vielä paljon annettavaa koirien käytöstutkimukselle ja hyötykoirien kouluttamiseen.</p>			
Avainsanat - Nyckelord - Keywords			
näköaisti, näköhavainto, värinäkö, näöntarkkuus, hämäränäkö, koira			
Säilytyspaikka - Förvaringställe - Where deposited			
HELDA – Helsingin yliopiston digitaalinen arkisto			
Työn johtaja (tiedekunnan professori tai dosentti) ja ohjaaja(t) - Instruktor och ledare - Director and Supervisor(s)			
Johtaja: Outi vainio Ohjaaja: Heini Törnqvist			

Sisällys

1	Johdanto	1
2	Näköhavainnon synty lyhyesti	2
3	Koiran näköaisti	5
3.1	Näkökentän laajuus.....	6
3.2	Syvyysnäkö	7
3.3	Valoherkkyys	8
3.4	Näöntarkkuus	11
3.4.1	Verkkokalvon ja näköhermon vaikutus	12
3.4.2	Taittovirheiden vaikutus	15
3.5	Väriä näkö	16
3.5.1	Tummuusasteiden erottaminen	19
3.6	Liikenäkö	19
3.7	Välkkymisen havaitseminen.....	20
3.8	Kuvien tulkinta	21
3.9	Koiran ja ihmisen näköaistien vertailua	23
4	Pohdinta.....	26
	Lähteet	30

1 Johdanto

Koira on toiminut ihmisen seuralaisena ja työparina jo tuhansia vuosia. Tänä aikana koiria on jalostettu ja koulutettu useisiin työtehtäviin, kuten metsästykseseen, paimenukseen, vartiointiin ja sokeiden opastamiseen. Tähän nähden on yllättävää, kuinka vähän koirien näköaistista ja visuaalisen tiedon käsittelystä tiedetään. Tarkempi tutkimustieto voisi tehostaa työkoirien koulutusta ja osaltaan auttaa ratkomaan niiden käyttöön liittyviä ongelmia, sekä alentaa koulutuksen aloittaneiden koirien keskeytymääriä.

Uudempi ilmiö on seurakoirien määrän ja erilaisten koiraharrastuslajien nopea kasvu. Laajempi tieto koirien näkökyvystä auttaisi omistajia ymmärtämään lemmikkejään paremmin ja voisi ehkäistä onnettomuuksia kilpakentillä. Esimerkiksi agilityn esteratoja suunniteltaessa voitaisiin koiran perspektiivin ja värierotuskyvyn rajat ottaa huomioon nykyistä paremmin.

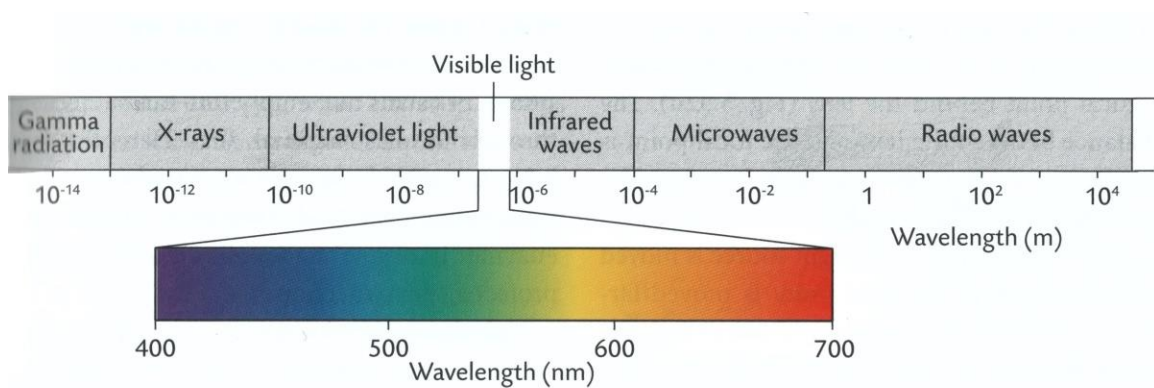
Tämä kirjallisuuskatsaus kokoaa yhteen tuloksia, joita koirien näköaistin tutkimus on tuottanut vuosikymmenten varrella. Tarkoitus on luoda selkeä ja kansantajuinen kokonaiskuva koiran näkökyvystä ja sen eroavaisuuksista ihmisen näköön verrattuna. Näköaistia käsitellään yksittäisenä aistina, joten mahdollinen muiden aistien vaikutus koiran näköhavaintoon jää työn ulkopuolelle – kuten myös näköaistin vaikutus muihin aisteihin. Työ käsittelee aikuisen, terveen koiran näköaistia, joten näkemisen kehitys koiran eri elämänvaiheissa ja silmäsairauksien vaikutukset näkökykyyn rajautuvat tutkimuksen ulkopuolelle.

Työn rakenne on kolmiosainen: Luvussa 2 esitellään lukijalle pohjatiedoksi näköaistin toiminta lyhyesti yleisellä tasolla. Luku 3 keskittyy tarkemmin koiran näköaistiin ja sen erityispiirteisiin näkemisen eri osa-alueilla. Luvun lopussa vertaillaan koiran ja ihmisen näköaistia toisiinsa. Lopuksi luvussa 4 pohditaan kriittisesti esiteltyjä tutkimuksia, niiden tuloksia ja tarvetta jatkotutkimukselle, sillä monet yksityiskohdat koiran näkökyvystä ja visuaalisen tiedon käsittelystä ovat vielä selvittämättä.

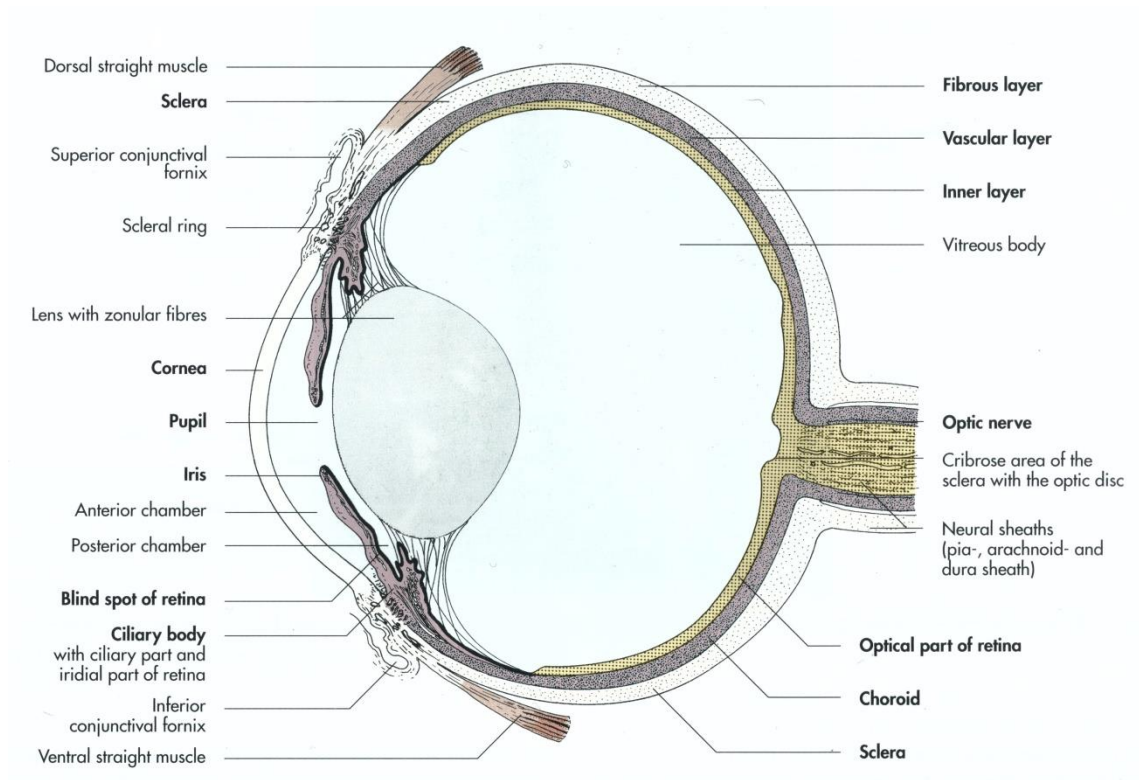
2 Näköhavainnon synty lyhyesti

Näköaistin toiminta perustuu valon havaitsemiseen. Valo on sähkömagneettista säteilyä. Nisäkkäät havaitsevat pääasiassa säteilyä, jonka aallonpituus on 400 - 700 nanometriä, joten tätä aallonpituusväliä kutsutaan näkyvän valon spektriksi (kuva 1). Kaikki näkemämme kohteet joko lähettävät tai heijastavat näkyvän valon spektrille osuvaa säteilyä, jonka näköjärjestelmä muuttaa näköhavainnoksi. (Sjaastad ym. 2010, s. 199-200)

Valo saapuu silmään sarveiskalvon ja linssin läpi. Sarveiskalvo ja linssi taittavat valonsäteet niin, että ne osuvat silmän takaosassa sijaitsevalle verkkokalvolle. (De Valois 2000, s. 2) Levossa valtaosa silmän optisesta taittovoimasta tulee sarveiskalvosta, mutta linsin merkitys on suuri, koska sen muotoa ja taittovoimaa voidaan säädellä. Tämä mahdollistaa tarkentamisen eri etäisyyksillä oleviin kohteisiin. (Sjaastad ym. 2010, s. 203) Silmän rakennetta selventää kuva 2.



Kuva 1: Näkyvän valon spektri (400-700 nm) osana sähkömagneettisen säteilyn spektriä. Näkyvää valoa lyhyempiaaltoista säteilyä ovat gamma-, röntgen- ja ultraviolettisäteily ja pidempiaaltoista infrapunasäteily, sekä mikro- ja radioaallot. Näkyvän valon spektrin sisällä eri aallonpituudet havaitaan eri väreinä. (Kuva: Sjaastad ym. 2010)



Kuva 2: Silmän rakenne. Valonsäde saapuu silmään sarveiskalvon (cornea) ja linssin (lens) läpi, joissa se taittuu osuen verkkokalvon aistinsoluille (optical part of retina). Sieltä signaali kulkeutuu aivoihin näköhermoa (optic nerve) pitkin. Iris (iris) ja pupilli (pupil) säätelevät silmään tulevan valon määrää. (Kuva: König & Liebich 2009)

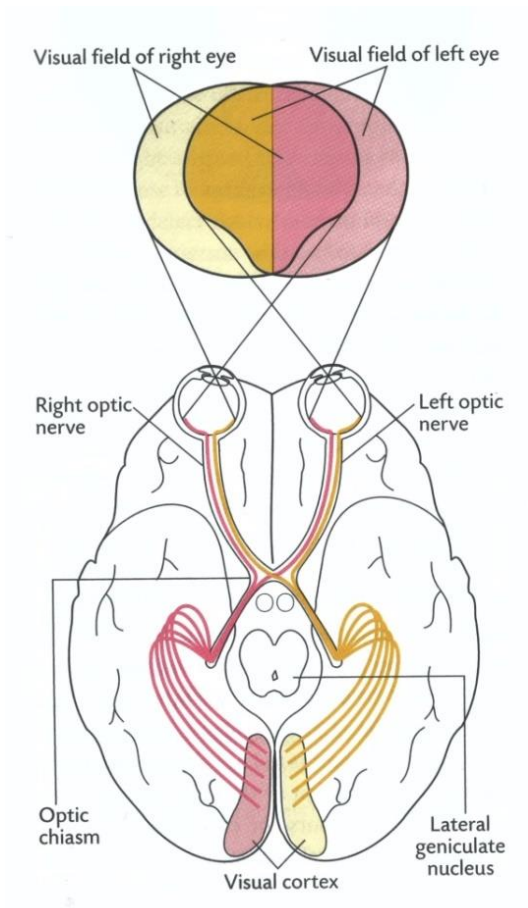
Taittovirheet syntyvät, jos valonsäteet taittuvat sarveiskalvon ja linssin läpi kulkiessaan niin, ettei tarkka kuva osu verkkokalvolle vaan jää sen etu- tai takapuolelle. Jos tarkka kuva muodostuu verkkokalvon eteen, puhutaan likinäköisyydestä eli myopiasta. Jos kuva tarkentuisi verkkokalvon taakse, on kyseessä kaukotaitteisuus eli hyperopia. Lisäksi verkkokalvon epäsymmetrinen kaarevuus voi saada aikaan hajataittoa eli astigmatismia, jossa kuvan eri akselit taittuvat eri etäisyyksille verkkokalvosta. (De Valois 2000, s. 4)

Verkkokalvolla on kahta tyyppiä valoherkkiä reseptorisoluja, joita kutsutaan sauva- ja tappisoluiksi. Sauvasolut ovat hyvin herkkiä valolle, joten hämäränäkeminen perustuu niiden toimintaan. Sauvasoluihin perustuva hämärä näkö ei tuota väriaistimuksia, joten kohteiden havaitseminen perustuu kirkkauseroihin ja tuottaa mustavalkoisen kuvan. Tästä johtuen kaikki selkärankaisten värisokeita hämärässä. (Sjaastad ym. 2010, s. 204)

Tappisolut aktivoituvat kirkkaassa valaistuksessa ja vastaavat värinäöstä. Tappisoluja on erilaisia: Kunkin tappisolun pinnassa on tietylle aallonpituudelle herkkää pigmenttiä, jolloin erilaisten tappisolujen aktivoituminen tuottaa vastaavan väriaistimuksen. (Sjaastad ym. 2010, s. 204-206) Tappisolujen määrissä ja pigmenttityypeissä on suuria eroja lajien välillä. Ihmisellä tappisoluja on kolmea tyyppiä, mutta suurimmalla osalla nisäkkäistä vain kahta, mikä vähentää niiden havaitsemien eri värien määrää ihmiseen verrattuna. Monilla linnuilla ja matelijoilla tappisoluja on neljää tyyppiä, mikä mahdollistaa niille vielä ihmistäkin laajemman värinäön. (Kelber ym. 2003)

Valoherkissä reseptorisoluissa valoästimus muuttuu sähköiseksi signaaliksi, joka siirtyy gangliosoluihin (Dawson 2006). Gangliosolujen viejähaarakkeet muodostavat näköhermon, jota pitkin näköäistimuksen tuottamat signaalit kulkeutuvat aivoihin. Oikeasta ja vasemmasta silmästä lähtevät näköhermot risteävät näköhermoristissä, josta molempien silmien tuottama oikean puolen näkökentän kuva jatkaa vasempaan aivolohkoon ja vasemman puolen näkökentän kuva oikeaan aivolohkoon. (Keane & Eysenck 2015, s. 38) Kuva 3 havainnollistaa näköhermojen reittiä silmästä näköaivokuorelle.

Varsinainen näköäistimus on hyvin subjektiivinen, sillä valoästimuksen aiheuttamaa signaalia käsitellään ja tulkitaan monessa kohtaa matkalla verkkokalvosta näköaivokuorelle. Jo verkkokalvolla yhteys reseptorisolujen ja gangliosolujen välillä sisältää useita hermosolujen välisiä liitoksia, joissa erilaisten reseptorisolujen signaalit vaikuttavat toisiinsa ja summautuvat yhteisiksi impulsseiksi. (Sjaastad ym. 2010, s. 215-217) Myös näköaivokuorella signaalia käsitellään useassa vaiheessa, joissa tulkitaan erikseen mm. muotoja, kontrasteja, värejä ja liikettä (Keane & Eysenck 2015, s. 40-46). Sjaastad ym. (2010, s. 216-218) kirjoittavat, että eri lajeilla näköhavainnon prosessointi on hyvin erilaistunutta: Ihmisen aivot ovat erityisen virittyneet ilmeiden tulkintaan kun taas lampaiden aivoista on havaittu lajitoverin sarvien pituuteen reagoivia hermosoluja. Myös varhaisen kehityksen aikainen elinympäristö vaikuttaa, mihin ympäristön piirteisiin yksilön näköäisti reagoi myöhemmin (Sjaastad ym. 2010, s. 216-217).



Kuva 3: Näköhermojen (optic nerve) reitti silmästä näköaivokuorelle (visual cortex). Näköhermoristissä (optic chiasm) osa näköhermon säikeistä risteää, jolloin molempien silmien vasemmasta näkökentän puolikkaasta muodostama kuva päättyy oikealle aivopuoliskolle ja päinvastoin. (Kuva: Sjaastad ym. 2010)

3 Koiran näköaisti

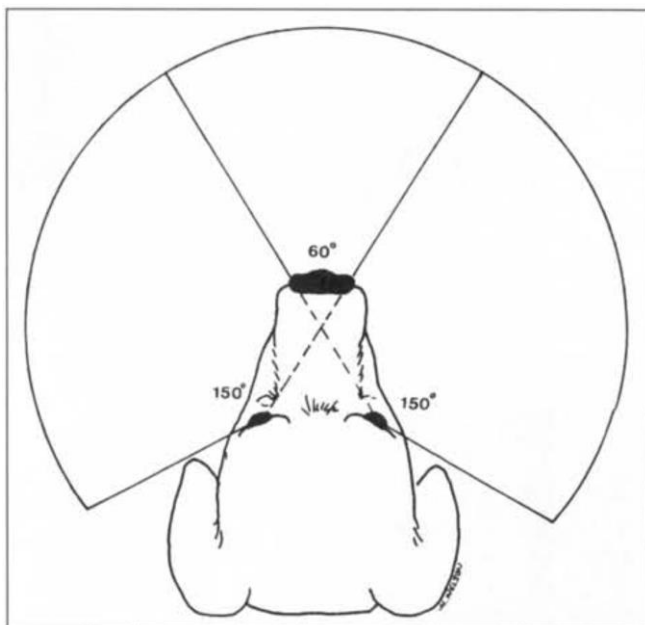
Koiran näköaistissa on havaittavissa paljon sen esi-isän, eli harmaasuden elinympäristön ja -tapojen vaikutusta. Koira, kuten susikin, on aktiivinen sekä valoisalla että pimeällä, mutta aktiivisuushuiput sijoittuvat aamu- ja iltahämärän aikaan. Tästä syystä koiran näköaisti on sopeutunut toimimaan monenlaisissa valaistusolosuhteissa. Se on herkkä liikkeen havaitsemisessa, mutta erottaa huonommin yksityiskohtia ja värejä. (Miklósi 2014)

Tässä luvussa käsitellään koiran näköaistin erityispiirteitä usealla eri osa-alueella. Luvun lopussa vertaillaan koiran näköaistia ihmisen näköaistiin, jotta lukijan olisi helpompi hahmottaa eroavaisuuksia omien kokemustensa kautta.

3.1 Näkökentän laajuus

Koiran näkökentän kokonaislaajuus vaihtelee eri tutkimusten mukaan noin 240-250 asteen välillä (Sherman & Wilson 1975, Miklósi 2014), mikä on noin 60-70 astetta enemmän kuin ihmisen näkökentän laajuus (Miller & Murphy 1995). Molempien silmien yksittäinen näkökenttä on 150 astetta, josta 120 astetta jää kallon keskilinjasta silmän puolelle ja 30 astetta vastakkaiselle puolelle (Sherman & Wilson 1975). Silmien näkökentät risteävät kuonon edessä noin 60 asteen verran muodostaen binokulaarisen näön alueen (Miller & Murphy 1995). Kuva 4 havainnollistaa koiran keskimääräisen näkökentän laajuuden.

Kuitenkin silmien sijoittuminen kallossa vaihtelee eri roduilla. Lyhytkuonoisilla roduilla silmät suuntautuvat enemmän eteenpäin kuin pitkäkuonoisilla roduilla, joilla silmät asettuvat enemmän kallon sivuille. (McGreevy ym. 2004) Keskimäärin koiran silmät suuntautuvat 20 astetta ulospäin kuonon keskilinjasta (Miller & Murphy 1995). Mitä enemmän silmät suuntautuvat suoraan eteenpäin, sitä laajempi on binokulaarisen näön alue, mutta kokonaisnäkökenttä on suppeampi. Vastaavasti sivuille suuntautuneet silmät tarjoavat laajemman monokulaarisen näkökentän. (Miklósi 2014)



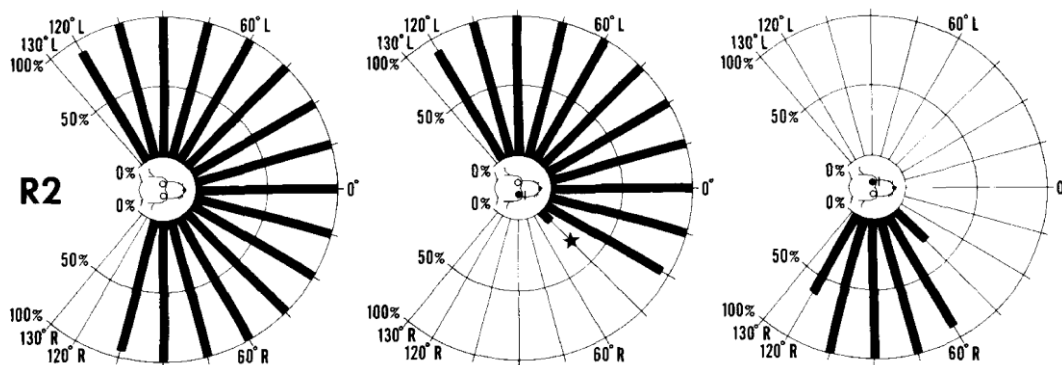
Kuva 4: Keskimääräisen koiran näkökenttä koostuu reunojen monokulaarisen näön alueista ja niiden risteyskohdassa sijaitsevasta binokulaarisen näön alueesta. (Kuva: Miller & Murphy 1995)

Koiran havaintokykyyn vaikuttaa voimakkaasti myös sen korkeus. Ihmiseen verrattuna koiran silmät sijaitsevat lähellä maanpintaa, mikä muuttaa perspektiiviä radikaalisti. Myös ero ison ja pienen koiran näkemässä maisemassa on merkittävä. (Miller & Murphy 1995) Erot koiran ja ihmisen perspektiiveissä aiheuttavat ongelmia mm. opas-koirakoulutuksessa, koska koirat eivät luonnostaan osaa huomioida korkealla olevia kohteita, jotka voivat osua opastettavaan ihmiseen (Magnus 2015).

3.2 Syvyysnäkö

Syvyysnäkö perustuu sekä monokulaarisiin vihjeisiin että stereonäköön. Monokulaarisia vihjeitä ovat muun muassa kohteen havaittu koko, perspektiivi, kohteiden peittyminen toistensa taakse sekä ilmakehän vaikutus kaukana näkyvän kohteen kirkkauteen ja terävyyteen. Kenties tärkein monokulaarinen syvyysvihje on ns. motion parallax, joka tarkoittaa havaittujen kohteiden kulman muuttumista eri nopeuksilla suhteessa horisonttiin kun havaitsija itse liikkuu. (Walls 1942, s. 313-314, Walk & Gibson 1961)

Stereonäkö tarkoittaa kahden silmän hieman eri katselukulmista tulevan kuvan yhdistymistä aivoissa yhdeksi kolmiulotteiseksi kuvaksi. Se onnistuu vain binokulaarisen näkökentän alueella. (Howard & Rogers 1995) Eri tutkimuksissa koiran binokulaarisen näkökentän laajuudeksi on arvioitu 30-116 astetta, mutta todennäköisesti se vaihtelee 30 ja 60 asteen välillä, mistä kuono peittää osan koiran katsoessa horisontin alapuolelle (Miller & Murphy 1995, Miklósi 2014). Peichl (1992) epäilee stereonäön alueen olevan vielä binokulaarista näkökenttääkin kapeampi, sillä binokulaarisen näkökentän reunoja vastaavalta alueelta verkkokalvoa koiralta puuttuvat kokonaan syvyysnäköön osallistuvat alfa gangliosolut. Mainitut tutkimukset huomioiden on oletettavaa, että koiran stereonäkökenttä on kapea. Miller ja Murphy (1995) kuitenkin toteavat artikkelissaan, että koiran syvyysnäkö on lajin tarpeisiin riittävä ja mahdollistaa esimerkiksi ilmaan heitettyjen esineiden nappaamisen lennosta.



Kuva 5: Erään Shermanin ja Wilsonin kokeessa mukana olleen koiran näkökentän laajuudet. Mustat palkit kuvaavat näkökentän laajuutta kyseisessä koeasetelmassa. Vasemmassa reunassa näytetään koko näkökentän laajuus, joka vastaa normaalin koiran näkökentän laajuutta. Keskimmäisessä kuvassa esitetään kokeessa auki jätetyn vasemman silmän näkökenttä, joka myös vastaa normaalin koiran näkökenttää. Oikeanpuoleisessa kuvassa näkyy pentuna kiinni olleen oikean silmän näkökenttä, joka on rajoittunut binokulaarisen näön alueeseen. (Kuva: Sherman & Wilson 1975)

Binokulaarisen näkökyvyn kehittymiselle on olemassa herkkyyskausi koiran kasvuaikana. Sherman ja Wilson (1975) tutkivat kokeessaan, kuinka toisen silmäluomen kiinni ompeleminen vaikuttaa kasvavien koiranpentujen näkökykyyn aikuisena. Kokeessa selvisi, että puolisokeana kasvaneilla koirilla käsittelemätön silmä toimi normaalisti, mutta kiinni olleen silmän näkökenttä rajoittui monokulaarisen näkökentän alueeseen (kuva 5). Jos vastaava koe tehtiin aikuiselle koiralle, ei näkökenttä enää muuttunut. Toisin sanoen pentuiässä kriittisen periodin aikana tarvitaan ympäristön ärsykeitä, jotta stereonäkö kehittyy normaalisti. (Sherman & Wilson 1975)

3.3 Valoherkkyys

Koiran näköaisti on sopeutunut toimimaan sekä kirkkaassa että hämärässä valaistuksessa (Miller & Murphy 1995, Miklósi 2014). Kirkkaassa valaistuksessa näkeminen perustuu pääasiassa tappisolujen toimintaan, josta kerrotaan enemmän luvuissa 2 ja 3.5. Tässä luvussa esitellään useita erillisiä mekanismeja, jotka mahdollistavat koiralle sen hyvän hämäränäön.

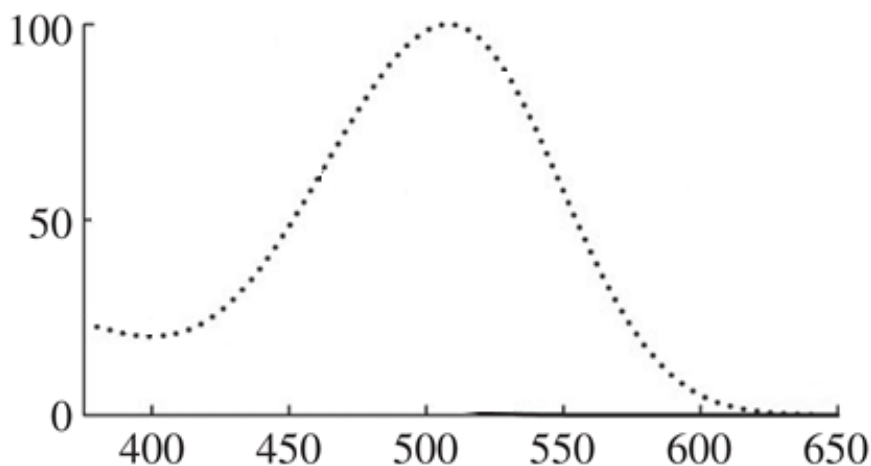
Koiran verkkokalvolla on valoa heijastava kerros, tapetum lucidum, joka mahdollistaa verkkokalvolle tulevien valonsäteiden heijastumisen valoherkille aistinsoluille kahdesti (Miller & Murphy 1995). Tapetum lucidum on yleinen yöaktiivisilla eläimillä ja aiheuttaa monille tutun havainnon kissan tai koiran silmien kiilumisesta pimeässä (Ollivier

ym. 2004). Miller ja Murphy (1995) toteavat, ettei koiran tapetum lucidum heijasta valoa yhtä voimakkaasti kuin esimerkiksi kissan, mutta sen tuoma etu hämäränäössä on merkittävä ihmiseen verrattuna.

Koiran tapetum lucidum on pyöristetyn tasasivuisen kolmion muotoinen ja sijoittuu verkkokalvon yläpuoliskolle, jossa se peittää noin 30 prosenttia silmänpohjasta (Ollivier ym. 2004). Verkkokalvon yläpuoliskolle heijastuu horisontin alle sijoittuva osa näkökentästä, joten tapetum lucidumin sijainti mahdollistaa lisäherkkyiden tummaa maata vasten olevien kohteiden havaitsemiseen. Verkkokalvon alapuoliskolla aistinsolujen takana on tumma tapetum nigrum, joka vähentänee kirkkaan taivaan aiheuttamia heijastuksia verkkokalvolla parantaen näöntarkkuutta kirkkaassa valaistuksessa. (Miller & Murphy 1995)

Eri tutkimuksissa on havaittu suuria eroja koiran tapetum lucidumin värityksessä. Sitä on kuvailtu ainakin vaalean keltaiseksi, kullanväriseksi, oranssiksi, punertavaksi, vihreäksi ja sinivihreäksi. (Jacobs ym. 1993, Ollivier ym. 2004) Miller ja Murphy (1995) kokoavat artikkelissaan tutkimuksia, joissa on osoitettu tapetum lucidumin vaikuttavan myös siitä heijastuvan valon aallonpituusjakaumaan kissoilla ja puoliapinoilla, mikä saattaa parantaa kontrastia havainnoitavan kohteen ja pimeän yötaivaan välillä. He pohtivat, vaikuttavatko koirien väliset erot tapetum lucidumin värissä kliiniseen näkökykyyn, mutta aiheesta ei ole vielä tehty tutkimuksia.

Hämärässä valaistuksessa koiran, kuten ihmisenkään, värinäkö ei toimi vaan kohteiden erottaminen perustuu akromaattisiin vihjeisiin, kuten kirkkauseroihin (Kasparson ym. 2013). Tämä johtuu verkkokalvon reseptorisolujen eroista: Vain sauvasolujen pigmentin herkkyys riittää aistimuksen syntyyn hämärässä valaistuksessa, mutta ne eivät osallistu värinäköön kuten vähemmän valoherkät tappisolut (Walls 1942, s. 79-81). Koirilla sauvasolujen herkkyysmaksimin on havaittu osuvan 508 nm aallonpituudelle (kuva 6), mikä on pidempi kuin sauvasolujen herkkyysmaksimin aallonpituus nisäkkäillä yleensä (Jacobs ym. 1993).



Kuva 6: Koiran sauvasolujen herkkyyskäyrä. Herkkyysmaksimi, eli käyrän huippu osuu sinivihreän valon (508 nm) aallonpituudelle. Tämä tarkoittaa, että hämärässä valaistuksessa sinivihreät kohteet erottuvat helpommin tummasta taustasta kuin muun väriset. Pystyakselilla esitetään suhteellinen herkkyys prosentteina ja vaaka-akselilla valon aallonpituus nanometreinä. (Kuva muokattu lähteestä Kasparson ym. 2013)

Koiran reseptorisoluista valtaosa on hämärässä toimivia sauvasoluja. On arvioitu, että koiran verkkokalvon reseptorisoluista 97 prosenttia on sauvasoluja (Peichl 1991) ja että tarkan näkemisen alueellakin sauvasoluja on 80 prosenttia (Pretterer ym. 2004). Tässä on merkittävä ero koiran ja ihmisen välillä, sillä ihmisellä ei ole lainkaan sauvasoluja tarkan näkemisen alueella (Curcio & Hendrickson 1991, Mowat ym. 2008). Tästä johtuen ihmisellä näöntarkkuus hämärässä on heikko (Curcio & Hendrickson 1991), mutta koirilla näin ei luultavasti ole.

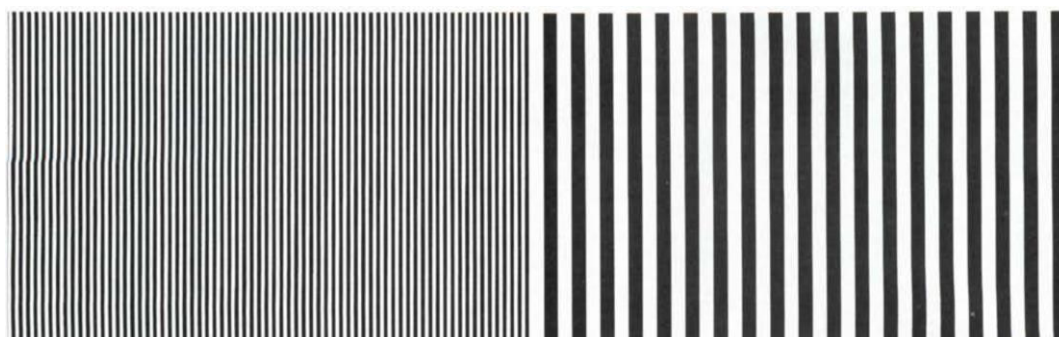
Koirilla piste, jossa valaistuksen kirkastuessa näköhavainnon synty siirtyy sauvasoluilta tappisoluille, on korkeampi kuin ihmisellä. Koirilla muutos tapahtuu noin 60 cd/m^2 kirkkaudessa kun ihmisellä vastaava piste on jo $0,1 \text{ cd/m}^2$. (Coile ym. 1989) Tämä luultavasti tarkoittaa, että koirilla sauvasolut ovat aktiivisia suuremman osan ajasta kuin ihmisellä, mikä sauvasolujen määrän ja jakauman huomioiden kuulostaa järkevältä.

3.4 Näöntarkkuus

Näöntarkkuus tarkoittaa katsojan kykyä erottaa kohteen yksityiskohtia toisistaan terävästi (Walls 1942, s. 65). Koirien näöntarkkuutta on mitattu käyttäytymiskokeilla, aivokuoren aktivaation mittauksilla ja elektoretinografialla. Tulokset ovat vaihdelleet eri tutkimuksissa huomattavasti mittaustapojen mukaan ja sen perusteella, onko mittauksen kohteena pelkästään tarkan näkemisen alue vai laajempi osa verkkokalvoa. (Miller & Murphy 1995, Itoh ym. 2010) Oletettavaa kuitenkin on, että kirkaassa valaistuksessa koiran näöntarkkuus on vain 20-40 prosenttia ihmisen näöntarkkuudesta (Odom ym. 1983).

Näöntarkkuuden mittarina käytetään yleisesti Snellen asteikkoa, jolla normaali näöntarkkuus ihmiselle on 20/20 ja koiralle 20/75. Tämä tarkoittaa, että normaalinäköinen ihminen näkee vastaavat yksityiskohdat 75 jalan, eli 23 metrin etäisyydeltä, jotka koira erottaa 20 jalan eli kuuden metrin etäisyydeltä. (Miller & Murphy 1995) Kuva 7 havainnollistaa, kuinka paljon pienempiä yksityiskohtia ihminen kykenee havaitsemaan koiraan verrattuna.

Näöntarkkuutta rajoittava tekijä voi olla joko silmän optinen rakenne, aistinsolujen määrä ja sijoittuminen verkkokalvolla tai verkkokalvon jälkeinen signaalin hermostollinen käsittely (Walls 1942, s. 65-66). Odom ym. (1983) selvittivät työssään, että koiralla näöntarkkuutta rajoittava tekijä sijaitsee verkkokalvon tasolla. Miller ja Murphy (1995) kuitenkin huomauttavat, että esimerkiksi iso taittovirhe voi jättää näöntarkkuuden huonommaksi kuin verkkokalvon rakenne mahdollistaisi. Seuraavissa alaluvuissa eritellään eri tasojen vaikutusta koiran näöntarkkuuteen.



Kuva 7: Yksityiskohtien erotuskyky on ihmisellä tarkempi kuin koiralla. Normaaliilla näkökyvyllä ihminen pystyy erottamaan vasemmanpuoleisen kuvan viivat toisistaan samalta etäisyydeltä, jolta normaalinäköinen koira erottaa vasta oikeanpuoleisen kuvan viivat toisistaan. (Kuva: Miller & Murphy 1995)

3.4.1 Verkkokalvon ja näköhermon vaikutus

Valoa aistivien reseptorisolujen määrä vaikuttaa näöntarkkuuteen. Mitä tiheämmässä reseptorisoluja on, sitä suurempi on näkökentän resoluutio kyseisessä kohdassa. (Sjaastad ym. 2010, s. 205) Suurimmillaan sauva- ja tappisolujen määrät ovat keskeisen näkemisen (area centralis) alueella (Mowat ym. 2008). Sauvasolujen tiheys verkkokalvolla vaihtelee 200 000 ja 540 000 solun välillä (Yamaue ym. 2015) ja tappisolujen 1 800 ja 30 000 välillä per neliömillimetri (Mowat ym. 2008). Toisin sanoen sauvasoluja on enemmän ja ne ovat suhteessa tasaisemmin jakautuneet verkkokalvolle kuin tappisolut.

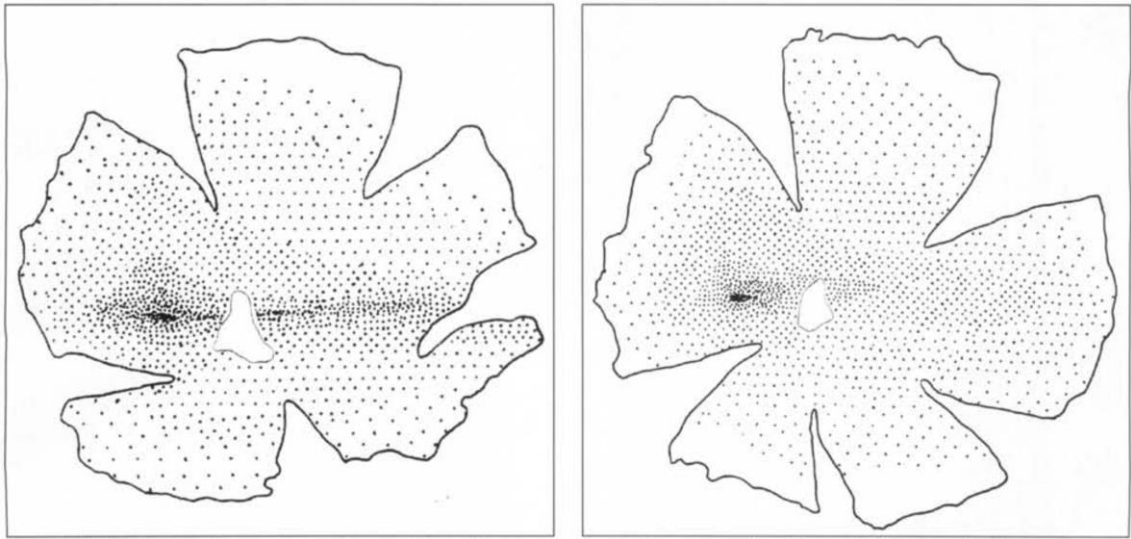
Toinen näöntarkkuuteen vaikuttava tekijä verkkokalvolla on reseptorisoluista lähtevien gangliosolujen määrä. Jos gangliosoluja on vähemmän kuin reseptorisoluja, yhdistyy useamman reseptorisolun keräämä informaatio samaan gangliosoluun, mikä heikentää näöntarkkuutta. (Miller & Murphy 1995) Koiran silmän gangliosolumääräksi on saatu eri tutkimuksissa noin 50 000 - 190 000 (Arey & Gore 1942, Peichl 1992, McGreevy ym. 2004). McGreevy ym. (2004) selittävät tulosten suuria vaihteluita laskentatapojen erolla, jolloin todellinen gangliosolujen määrä lienee jotain ääripäiden väliltä. Toisaalta McGreevy ym. (2004) havaitsivat tutkimuksessaan selkeän korrelaation koiran koon ja gangliosolujen määrän välillä, joten oletettavaa on, että suurilla koiraroduilla gangliosoluja on enemmän kuin pienillä.

Vastaavasti verkkokalvon gangliosolutiheydestä on esitetty vaihtelevia arvioita, joissa tulokset ovat vaihdelleet tarkan näkemisen alueella 880 - 14 400 solun välillä neliömillimetrillä. Tutkimusten sisällä erot pienimmän ja suurimman löydetyn gangliosolutiheyden välillä ovat olleen noin 2,5-kertaisia. (Peichl 1992, McGreevy ym. 2004) Koirilla, joilla on selkeä tarkan näön juova, on suurempi gangliosolutiheys kuin koirilla, joilla juova on heikommin havaittavissa (McGreevy ym. 2004). Peichl (1992) uskoo, että suuri vaihtelu gangliosolujen tiheydessä aiheuttaa eroja näöntarkkuudessa eri koirayksilöiden välillä. Sen sijaan gangliosoluista aivoihin lähteviä näköhermosäikeitä on lähes yhtä paljon kuin gangliosoluja, joten tässä vaiheessa ei tapahdu merkittävää näöntarkkuuden heikentymistä (Arey & Gore 1942).

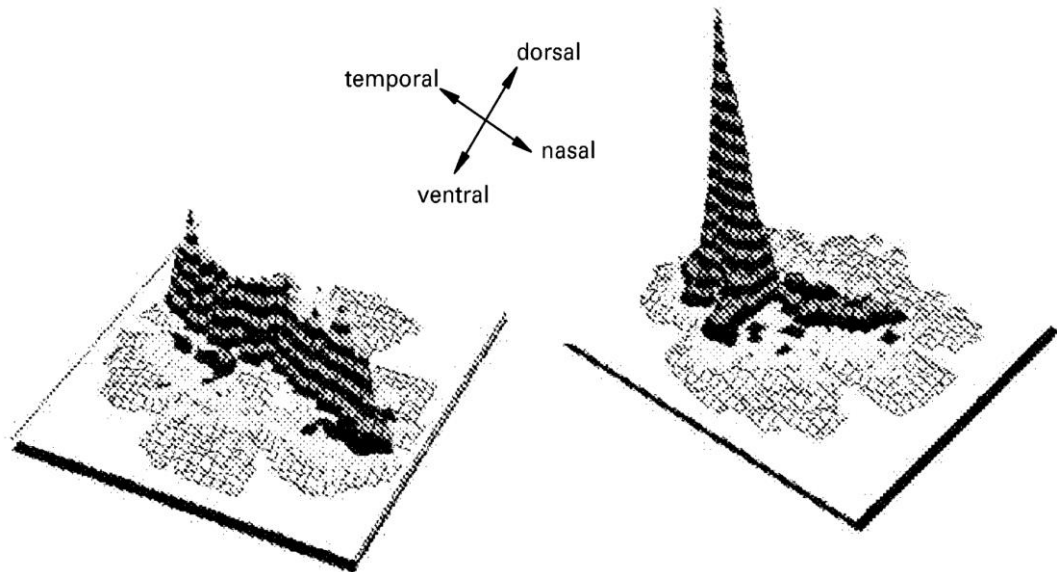
Koiran verkkokalvolla ei ole selkeää tarkan näkemisen pistettä eli foveaa kuten ihmisellä (Hebel 1976). Parry (1953) toteaa artikkelissaan, ettei eläinlajeilla, joilla on tapetum lucidum, ole foveaa, koska kalvon aiheuttamat heijastukset kumoavat fovean tuoman hyödyn näöntarkkuudelle. Fovean sijaan koiran verkkokalvolla on havaittavissa vaakasuora reseptori- ja gangliosolujen tihentymä, eli tarkan näön juova (visual streak) (Peichl 1992). Luultavasti se tarjoaa laajemman, horisontin myötäisen tarkan näön alueen, josta on hyötyä saalistavalle eläimelle (Miklósi 2014).

Koiran tarkan näön juova sijaitsee tapetum lucidumin reuna-alueella, jossa heijastava kalvo on ohuempi kuin keskellä. Todennäköisesti tämä vähentää heijastuksien määrää ja vaikutusta näöntarkkuuteen kirkkaassa valaistuksessa, sillä tappisolujen tiheys on huomattavasti suurempi tarkan näön alueella kuin verkkokalvon reunoilla (Yamaue ym. 2015). Sen sijaan sauvasolujen suurin tiheys sijoittuu Yamaue ym. (2015) mukaan hieman ylemmäksi verkkokalvolla, eli tarkan näön juovasta dorsaalisesti kohtaan, jossa tapetum lucidum on paksuimmillaan. Tulos on ristiriidassa Mowat ym. (2008) esittämään sijaintiin verrattuna. Koska Mowat ryhmineen tutki työssään vain kahta vertailupistettä, on Yamaueen ryhmineen saama tulos luultavasti luotettavampi heidän käyttämien 11 mittauspisteen vuoksi.

Tarkan näön juovan voimakkuus vaihtelee roduittain ja yksilöittäin. Peichl (1992) havaitsi työssään, että osalla koirista juova oli voimakas kuten sudella, mutta toisilla koirilla se oli vain kohtalainen (kuva 8). Jopa samassa pentueessa saattoi esiintyä molempia muotoja, vaikka pääosin erityyppiset gangliosolutihentymät jakoutuivat roduittain (Peichl 1992). Toisaalta McGreevy ym. (2004) löysivät tutkimuksessaan selkeän yhteyden gangliosolujen jakauman ja koiran kallonmuodon välillä (kuva 9). Pitkäkuonoisilla roduilla gangliosolujen tihentymä muodosti selkeämmin vaakasuoran linjan verkkokalvolle kuin lyhytkuonoisilla (McGreevy ym. 2004).



Kuva 8: Gangliosolujen jakauma oikean silmän verkkokalvolla. Pisteiden tiheys kuvaa gangliosolujen tiheyttä, jonka Peichl (1992) tutkimuksessaan havaitsi. Vasemmanpuoleisessa kuvassa saksanpaimenkoiran verkkokalvolla erottuu selkeästi sudelle tyypillinen voimakas tarkan näön juova kun taas oikean puolen kuvassa beaglen verkkokalvolla vaakasuora tihentymä on vain kohtalainen. Kuvissa näkyvä reikä verkkokalvon keskellä kuvaa näköhermon päätä. (Kuva: Miller & Murphy 1995)



Kuva 9: Gangliosolujakauman ero lyhyt- ja pitkäkuonoisella koiralla. Vasemmanpuoleisessa kuvassa näkyy pitkäkuonoisen englanninvinttikoiran ja oikeanpuoleisessa lyhytkuonoisen mopsin tulokset. Kuvaajan pystysuuntainen korkeus kuvaa gangliosolujen tiheyttä kyseisessä kohtaa verkkokalvoa. (Kuva muokattu lähteestä McGreevy ym. 2004)

Sekä Peichl (1992) että McGreevy ym. (2004) pohtivat artikkeleissaan erilaisten gangliosolutihentymien vaikutusta koiran näkökykyyn. Molemmat uskovat muuntuneen tarkkan näön alueen olevan seurausta kesykoirien jalostuksesta. Peichl (1992) havaitsi, että voimakkaan visual streakin omaavilla yksilöillä maksimaalinen gangliosolutiheys oli suurempi kuin kohtalaisen visual streakin omaavilla yksilöillä. Gangliosolujen kokonaismäärä ja maksimitiheys olivat myös pienempiä kuin sudella (Peichl 1992). Tämä viittaa siihen, että jalostus on heikentänyt koirien näöntarkkuutta samalla kun tarkkan näkemisen alueen muoto on muuttunut. McGreevy ym. (2004) jopa spekuloi, olisiko yksi syy koirien jalostamiselle lyhytkuonoiseen suuntaan – inhimillisen ulkonäön lisäksi – niiden muuntunut näkökyky, joka vaikuttaisi käyttäytymiseen.

3.4.2 Taittovirheiden vaikutus

Perinteisesti koiria on pidetty likinäköisinä (Murphy ym. 1992), mikä ei ole linjassa tuorempien tutkimustulosten kanssa (Kubai ym. 2008, Maehara ym. 2011). Miller ja Murphy (1995) arvelevat, että todennäköisesti hajuaistin vaikutusta lähellä olevien kohteiden tunnistamiseen ei ole huomioitu vanhoissa tutkimuksissa riittävästi, sillä koira voi kohteiden tunnistamisessa kompensoida lähinäköä hyvällä hajuaistillaan. Koirien keskimääräinen taittovirhe on lähes olematon, vain -0,05 diopteria (Kubai ym. 2008).

Roduista saksanpaimenkoirat, rottweilerit, colliet, kääpiövillakoirat ja kääpiösnautserit ovat olleet tutkimuksissa keskimäärin yli -0,50 diopteria likinäköisiä. Vastaavasti labradorinnoutajat, chesapeakenlahdennoutajat, australianpaimenkoirat, alaskanmalamuit ja bouvierit olivat keskimäärin yli +0,50 diopteria kaukotaitteisia. (Murphy ym. 1992, Kubai ym. 2008) Kubai ym. (2008) esittävät artikkelissaan, että koirilla työkykyyn vaikuttava taittovirheen määrä olisi noin -1,5 diopteria. Tätä suurempia taittovirheitä mitauksissa saaneiden koirien koulutettavuus on ollut hitaampaa ja suoritustaso heikompaan verrokkeihin nähden rodusta riippumatta (Kubai ym. 2008). Myös Murphyn ym. (1992) tutkimus antaa viitteitä siihen, että taittovirheet voivat heikentää koiran suoriutumista työtehtävissä. He analysoivat työssään 53 opaskoirana toimivan saksanpaimenkoiran silmät ja saivat silmien keskimääräiseksi taittovoimakkuudeksi +0,22 diopteria, eli keskimäärin opaskoirilla ei ollut merkittävää taittovirheitä. Lukema poikkeaa muilta kuin opaskoirina toimivilta saksanpaimenkoirilta kerätystä aineistosta,

jossa keskimääräinen tulos oli -0,86 diopteria. Kirjoittajat spekuloiivat, että opaskoira-koulutuksen kova vaatimustaso saattaa pudottaa toiminnasta pois koiria, joiden näöntarkkuus vaikeuttaa niiden työskentelyä (Murphy ym. 1992).

Liki- ja kaukotaitteisuuden lisäksi koirilta on löytynyt satunnaista hajataitteisuutta, mutta hajataitteisuus ei ole yleistä koirilla (Murphy ym. 1992, Miller & Murphy 1995, Kubai ym. 2008). Kubai ym. (2008) havaitsivat hajataitteisuutta vain yhdellä prosentilla tutkimistaan 1440 koirasta, mutta saksanpaimenkoirilla hajataitteisuutta esiintyi muita rotuja enemmän.

Murphy ym. (1992) esittävät, että taittovirheet ovat koirilla perinnöllisiä. Tätä tukevat havainnot, että kokonaiset sukulinjat rottweilereilla ja kääpiösnautsereilla olivat tutkimuksessa likinäköisiä, mutta samoista roduista löytyi myös taittovirheettömiä sukulinjoja (Murphy ym. 1992). Myös Kubai ym. (2008) esittävät, että taittovirheet periytyvät ja että niiden määrä on pienempi roduissa, joissa hyvä näkökyky on tärkeä koiran rodunomaisessa käytössä.

Taittovirheen määrä voi muuttua koiran ikääntyessä. Sekä Murphy ym. (1992), Kubai ym. (2008) että Maehara ym. (2011) huomasivat tutkimuksissaan, että likinäköisyys lisääntyi vanhemmilla koirilla. Lisäksi Miller ja Murphy (1995) pohtivat työssään, että ikänäkö vaikeuttaa luultavasti koirilla lähelle tarkentamista siinä missä ikääntyvillä ihmisilläkin, vaikka aihetta ei ole tutkittu koirilla. Ikänäkö eli presbyopia johtuu linssin kovettumisesta, jolloin sen mukautumiskyky heikkenee (Walls 1942, s. 36).

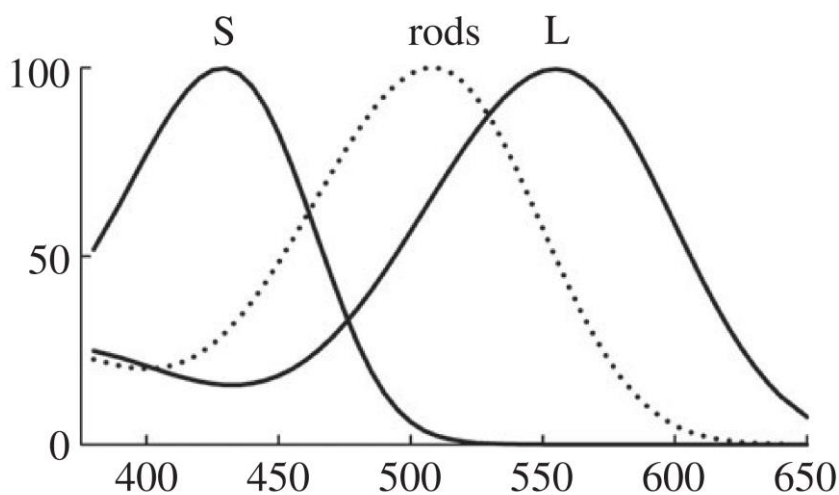
Taittovirheiden lisäksi silmän optiset ominaisuudet rajoittavat mahdollista tarkennusetäisyyttä. Koiralla linssin mukautumiskyvyksi on esitetty 2-3 diopteria, mikä tarkoittaa, että lyhin tarkennusetäisyys on suunnilleen 33-50 cm. Tätä lähempänä oleviin kohteisiin koira ei pysty tarkentamaan vaan sen on turvauduttava esimerkiksi hajuaistiinsa kohteen tunnistamisessa. (Miller & Murphy 1995)

3.5 Värinäkö

Koiran värinäkö on dikromaattinen, eli sen verkkokalvolla on kahdenlaisia tappisoluja, kuten kuva 10 näyttää. Suurin osa koiran tappisolusta on herkkiä erityisesti 555 nm

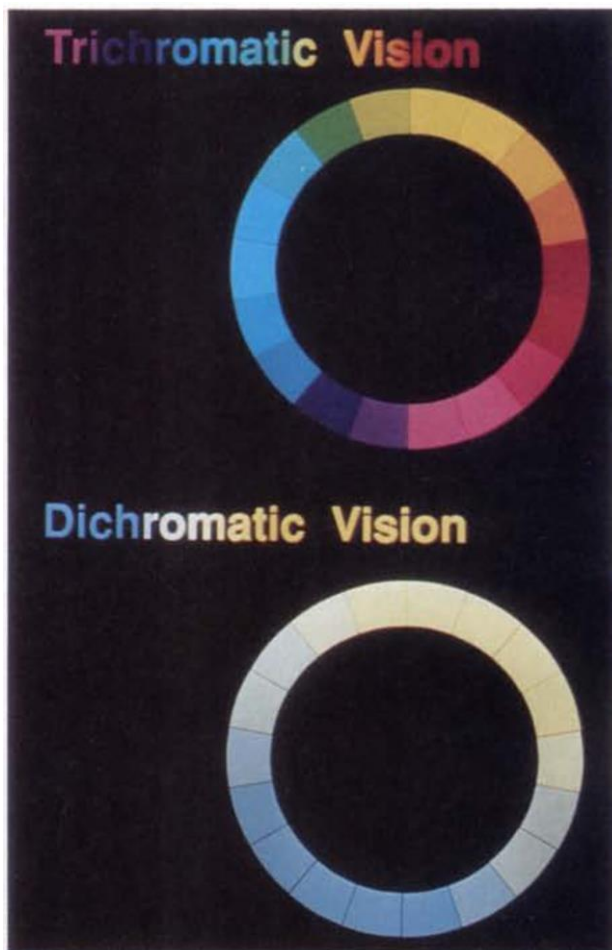
aallonpituudelle, eli vihreälle valolle, ja loput 429 nm aallonpituudelle (Neitz ym. 1989, Mowat ym. 2008). Näitä lyhyille aallonpituuksille, eli siniselle värille, herkkiä tappisoluja on 9-12 prosenttia keskeisen näkemisen alueen ja 15-18 prosenttia verkkokalvon ulkoreunojen tappisoluista (Mowat ym. 2008).

Kahdenlaisten tappisolujen olemassaolo ei vielä tarkoita, että eläimellä todella olisi värinäkö, sillä värien erottaminen vaatii myös hermostollista käsittelyä (Kelber ym. 2003). Värinäön olemassaoloa voidaan tutkia käyttäytymiskokeilla, mutta Renault ym. (2015) huomauttavat, ettei eläimen käytös aina korreloi sen havaintojen voimakkuuden kanssa. Onkin helpompi tutkia, pystyykö eläin erottamaan kaksi ärsykettä toisistaan kuin kuinka erilaiselta ärsykkeet näyttävät (Kelber ym. 2003). Koirien värinerotuskykyä on tutkittu useissa käyttäytymiskokeissa. Neitz ym. (1989) tutkivat kokeissaan, pystyvätkö koirat erottamaan värillisen valon värittömästä ja kuinka värillisen valon aallonpituus vaikuttaa tulokseen. He havaitsivat, että koirat todella erottavat värejä, mutta erottelukyky on selvästi heikompi 480 nm valolle kuin sitä lyhyemmille tai pidemmille aallonpituuksille. Toisin sanoen koirat luultavasti havaitsevat 480 nm valon, eli sinivihreän värin, vähemmän saturoituneena kuin muut värit. Myöhemmin Tanaka ym. (2000) selvittivät kokeessaan, että koirat pystyvät erottamaan punaisen, vihreän ja sinisen kortin harmaasta verrokkikortista.



Kuva 10: Silmän pigmenttisolujen herkkyydet valon eri aallonpituuksille. Pystyakselilla esitetään suhteellinen herkkyys prosentteina ja vaaka-akselilla valon aallonpituus nanometreinä. S = lyhyille aallonpituuksille herkkät tappisolut (herkkyysmaksimi 429 nm), L = pitkille aallonpituuksille herkkät tappisolut (herkkyysmaksimi 555 nm), rods = tappisolut (herkkyysmaksimi 508 nm). (Kuva: Kasparson ym. 2013)

Koiran värinäkö muistuttaa ihmisen deuteranopiaa, joka on eräs värisokeuden muoto (Dawson 2006). Koska koiran tappisolujen herkkyudet muistuttavat deuteranopiasta kärsivän ihmisen vastaavia, on oletettavaa, että myös värinerotuskyky on jotakuinkin yhteneväinen (Neitz ym. 1989), mutta tummuuserojen erottaminen on koiralla ihmistä heikompaa (Pretterer ym. 2004). Todennäköisesti koira havaitsee kahta väriä: Ihmiselle sinisenä ja violettina näkyvät sävyt ovat koiralle sinisiä ja ihmiselle vihreän, keltaisen ja punaisen sävyt näkyvät kaikki koiralle keltaisina. Spektrin ääripäät luultavasti tuottavat saturoituneimmat värihavainnot ja väliin jäävät aallonpituudet näyttävät kuin ne olisi taitettu valkoisella tai harmaalla. (Miller & Murphy 1995) Noin 480 nm aallonpituudet saattavat näyttäytyä koiralle kokonaan valkoisina (Neitz ym. 1989). Koiran värinäköä havainnollistaa kuva 11.



Kuva 11: Koiran ja ihmisen värinäön vertailu. Ihmisen värinäkö on trikromaattinen, jolloin väriympyrä näyttää ylempään kaltaiselta. Alakuvassa esitetään vastaava väriympyrä kuten koira sen havaitsee dikromaattisella näkökyvyllään. (Kuva: Miller & Murphy 1995)

Näköaistin kykyä havaita kohde samanvärisenä muuttuvista valaistusolosuhteista huolimatta kutsutaan värin pysyvyydeksi (color constancy). Ilman tätä ilmiötä värinäkö ei olisi luotettava, sillä erilaisissa olosuhteissa kohteen heijastaman valon spektri muuttuu merkittävästi. Ihmisellä värin pysyvyys tunnetaan hyvin, mutta eläimillä sitä on tutkittu rajallisesti. Koiran osalta aiheesta ei ole tehty tutkimusta, mutta mm. kissalla, kanalla, kultakalalla ja useilla hyönteisillä on havaittu värin pysyvyyttä. (Olsson ym. 2016)

3.5.1 Tummuusasteiden erottaminen

Koiran kyky havaita tummuuseroja kirkkaassa valaistuksessa on heikompi kuin ihmisen. Pretterer ym. (2004) tutkivat työssään koirien kykyä erottaa harmaan sävyjä toisistaan ja totesivat, että ihmisen erottelukyky on noin kaksinkertainen koiraan verrattuna. Koiralla tummuusasteiden erottelukyky on tarkempi harmaansävyskaalan tummassa päässä kuin kirkkaammilla harmaan sävyillä (Pretterer ym. 2004).

Kasparson ym. (2013) tutkivat kokeessaan, ovatko väri- vai tummuuserot koirille merkityksellisempiä vihjeitä. He opettivat koiria erottelemaan tummankeltaisen kohteen vaaleansinisestä. Kun koirille tämän jälkeen tarjottiin eroteltavaksi vaaleankeltainen ja tummansininen kohde, valitsivat kaikki testiin osallistuneet koirat useammin kohteen, joka vastasi aiemmin palkintoon johtanutta väriä kuin tummuutta. Johtopäätöksenä ryhmä toteaa, että ainakin sinisen ja keltaisen kohteen kanssa koirat käyttävät väriä ensisijaisena vihjeenä tummuuteen verrattuna. (Kasparson ym. 2013)

Myös Neitz ym. (1989) huomasivat työssään, että värierottelun oppinut koira jätti valojen kirkkauserot huomioimatta, vaikkei se olisi erottanut oikeaa kohdetta värin perusteella. Tämä tuli esille erityisesti 480 nm aallonpituudella, jossa koiran oli hankala erottaa värillistä valoa värittömästä (Neitz ym. 1989). Tulosten perusteella voidaan olettaa, että värinäkö on koiralla merkityksellinen ja jopa merkityksellisempi kuin kohteen kirkkaus.

3.6 Liikenäkö

Koirat havaitsevat herkemmin liikkuvia kuin paikallaan olevia kohteita (Miller & Murphy 1995). Poliisikoirien on todettu erottavan liikkuva kohde jopa 810 - 900 metrin

etäisyydeltä, mutta paikallaan olevana sama kohde havaittiin enintään 585 metrin päästä (Walls 1942, s. 350). Myös ihminen havaitsee paremmin liikkuvia kuin paikallaan olevia kohteita (Miller & Murphy 1995). Miller ja Lights (2001) kirjoittavat, että oletettavasti kirkkaassa valaistuksessa ihminen kykenee havaitsemaan liikkuvan kohteen paremmin tappisoluvaltaisen foveansa ansiosta, mutta hämärässä valaistuksessa tai näkökentän reunoja tarkastellessa koiran näköaisti on luultavasti ihmisen näköaistia tehokkaampi liikkeen havaitsemisessa.

Koiran näkökenttä on verrattain laaja. Iso osa koiran periferisestä näkökentästä havaitsee lähinnä liikettä ja kirkkauseroja, jolloin paikallaan oleva kohde voi jäädä kokonaan havaitsematta (Miller & Lights 2001). Miklósi (2014) huomauttaakin, ettei staattisilla kohteilla tehdyissä tutkimuksissa välttämättä saavuteta koiran näköaistin koko potentiaalia.

3.7 Väkkymisen havaitseminen

Ajallisella resoluutiolla viitataan havainnoijan kykyyn erottaa kaksi peräkkäistä välähdystä toisistaan erillisiksi. Suurin taajuus, jolla koira erottaa välkkeen ilman, että välähdykset sulautuvat yhdeksi havainnoksi, on korkeampi kuin ihmisellä. Tästä syystä ihmiselle optimoitu televisiokuva luultavasti näyttää koiran mielestä välkkyvältä. (Miklósi 2014)

Ajallinen resoluutio riippuu valaistuksesta. Kirkkaassa valaistuksessa väkkymisen raja-taajuus on korkeampi kuin matalassa. Eriytyisen suuri ero on sauva- ja tappisoluilla syntyneen näköhavainnon väkkymisessä. (Coile ym. 1989) Tappisoluilla väkkymisen raja-arvo on koiralla noin 70-80 Hz, mutta ihmisellä vain 50-60 Hz (Miklósi 2014).

Sauvasoluilla väkkymisen raja-arvo on useimpien lähteiden mukaan koiralla 20 Hz (Aguirre & Rubin 1975, Pretterer ym. 2004). Myös ihmisen sauvasoluilla väkkymisen raja-arvo on 20 Hz (Dodt & Wadensten 1954). Toisaalta Coile ym. (1989) havaitsivat mittauksissaan noin 40 Hz raja-arvoja koirien sauvasoluille, mikä viittaa merkittävästi ihmistä korkeampaan ajalliseen resoluutioon myös hämärässä.

3.8 Kuvien tulkinta

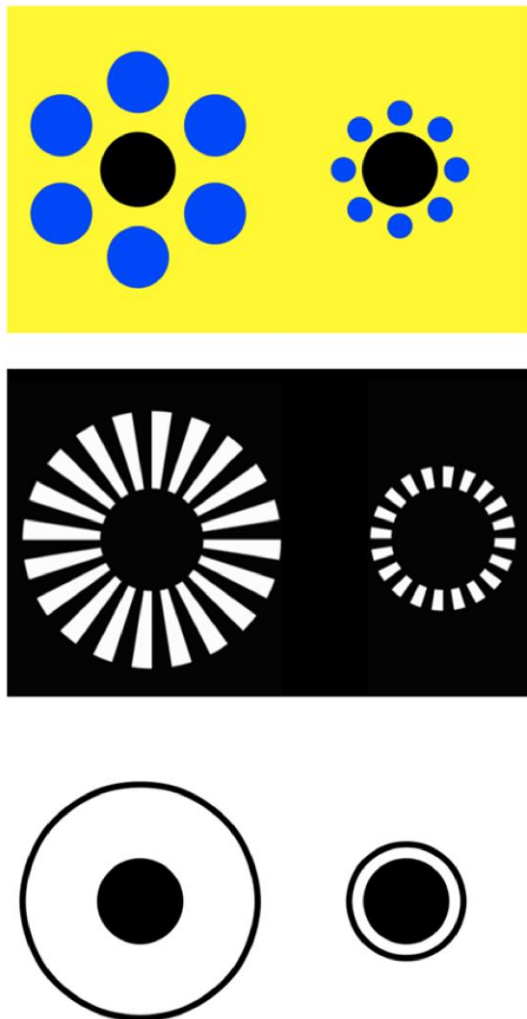
Koirien kykyä tulkita näköhavaintoja on alettu tutkia verrattain myöhään. Fox (1971) havaitsi tutkimuksessaan, että koirat lähestyivät ja nuuskivat aidon kokoista koiran kuvaa kuten oikeaa koiraa, mutta muuten koirien kykyä tunnistaa tosielämän kolmiulotteisia kohteita kaksiulotteisesta kuvasta ei ole tutkittu ennen 2000-lukua (Bovet & Vauclair 2000). Sittemmin useat tutkimukset ovat osoittaneet, että koirat kykenevät tulkitsemaan kaksiulotteisia valokuvia ja ryhmittelemään niissä näkemiään kohteita (Range ym. 2008, Nagasawa ym. 2011, Somppi ym. 2012). Samalla on havaittu, että koirat tunnistavat valokuvista toisten koirien ja ihmisten kasvoja, sekä erottavat niistä itselleen tuttuja yksilöitä (Racca ym. 2010, Huber ym. 2013, Somppi ym. 2014). Koirat pystyvät myös tunnistamaan ihmisten ilmeitä valokuvista ja jaottelemaan niitä tunnetilojen mukaan (Nagasawa ym. 2011, Müller ym. 2015, Somppi ym. 2016).

Kaminski ym. (2009) testasivat koirien kykyä tunnistaa todellisia esineitä valokuvien, pienoismallien ja toisen samanlaisen esineen avulla. Kokeissaan he näyttivät koirille esinettä, pienoismallia tai kuvaa, jonka jälkeen koiran tuli hakea vastaava esine muiden tarjolla olleiden esineiden joukosta. Koirat suoriutuivat kokeessa hyvin – jopa ilman taustakoulutusta – esineiden ja pienoismallien kanssa, mutta valokuvien ja todellisen esineen yhdistäminen tuotti niille enemmän haastetta. Osa koirista kuitenkin tunnisti esineet kuvista ongelmitta, joten tutkimusryhmä pohtii eron johtuvan enemmän koirien tottumattomuudesta kuvalliseen kommunikointiin kuin kyvyttömyydestä tulkita valokuvia. (Kaminski ym. 2009)

Pitteri ym. (2014) tutkivat, onko koirilla taipumus tulkita näkemästään kuviosta yksityiskohtia vai kokonaiskuvaa. He opettivat koiria valitsemaan joko pienistä ympyröistä muodostuvaa ympyräkuviota tai pienistä rasteista muodostuvaa rastikuviota. Kun koirille näytettiin yhtä aikaa ympyröistä muodostuvaa rastikuviota ja rastien muodostamaa ympyräkuviota, suurin osa koirista valitsi useammin sen kuvan, jonka iso kokonaiskuvio täsmäsi niille aiemmin opetettuun. Toisaalta yksilöerot olivat suuria ja osa koirista vaikutti tekevän valinnan yksityiskohtien perusteella. (Pitteri ym. 2014)

Ihmisillä tunnetaan lukuisia visuaalisia illuusioita, joissa sama kohde näyttää erilaiselta riippuen sen ympäristöstä. Illuusio havaitaan, vaikka katsoja tietäisi sen olevan harhaa.

(Pylyshyn 1999) Toistaiseksi koirilla on tehty vasta kaksi koetta visuaalisten illuusioiden havaitsemisesta (Byosiere ym. 2016, Petrazzini ym. 2016). Byosiere ym. (2016) tutkivat Ebbinghaus-Titchener- ja Delboeuf-illuusioita, joissa ympärillä olevat kuviot vaikuttavat ihmisen havaintoon keskellä olevan ympyrän koosta (kuva 12). Vastoin odotuksia kumpikaan illuusio ei tuottanut ihmishavaintoja vastaavia tuloksia koirilla. Päinvastoin koirat valitsivat Ebbinghaus-Titchener-illuusiotestissä suuremmaksi ympyrän, jonka ympärillä oli suuremmat ympyrät. Delboeuf-illuusiotestissä tulokset olivat satunnaisia, eli illuusio ei vaikuttanut havaintoon kumpaankaan suuntaan. (Byosiere ym. 2016)



Kuva 12: Visuaalisia illuusioita, joiden toimintaa on tutkittu koirilla. Ylhäällä ja keskellä esitetään kaksi erilaista versiota Ebbinghaus-Titchener-illuusiosta. Alimmassa kuvassa on Delboeuf-illuusio. Kaikissa näissä idea on, että vaikka vasemman- ja oikeanpuoleiset ympyrät ovat keskenään yhtä suuret, näyttävät ne ihmisen mielestä erikoisilta ympäröivien kuvioiden vuoksi. (Kuva: Byosiere ym. 2016)

Petrazzini ym. (2016) tutkivat Delboeuf-illuusiota koirilla ruokalautasten avulla. Aiemmin on havaittu, että ihmisillä lautasen koko vaikuttaa ruoka-annoksen havaittuun kokoon Delboeuf-illuusion mukaisesti: Pienellä lautasella sama annos näyttää isommalta kuin isolla lautasella (Wansink ym. 2005, van Ittersum & Wansink 2007). Tuoreessa kokeessaan Petrazzini ym. (2016) testasivat ensin, että koirat valitsivat kahdesta samanlaisella lautasella olevasta ruoka-annoksesta järjestelmällisesti suuremman. Varsinaisessa testitilanteessa erikokoisille lautasille laitettiin samankokoiset ruoka-annokset. Odotuksista huolimatta koirat valitsivat satunnaisesti jommankumman annoksen, eivätkä oletettavasti havainneet Delboeuf-illuusion mukaisesti pienemmällä lautasella olevaa annosta suuremmaksi (Petrazzini ym. 2016). Tämä tukee Byosieren (2016) ryhmineen tekemää havaintoa, etteivät tutkitut visuaaliset illuusiot toimi koirilla samalla tavalla kuin ihmisillä.

Mielenkiintoinen sivuhuomio Byosieren ym. (2016) tutkimuksessa on, että kokeessa käytetyt koirat oppivat helpommin valitsemaan kahdesta erikokoisesta ympyrästä isomman kuin pienemmän. Kaikki koirat oppivat valitsemaan isomman ympyrän, mutta vain yksi koirista oppi suosimaan pienempää. Tutkijat ehdottavat, että koirille on luontaisesti helpompaa suosia suurempia kohteita pienempien sijaan. (Byosiere ym. 2016)

3.9 Koiran ja ihmisen näköaistien vertailua

Päiväaktiivisilla eläimillä, kuten ihmisellä, näköaisti on yleensä tärkein keino saada tietoa ympäröivästä maailmasta. Ihminen on vielä päiväaktiivisiin nisäkkäisiin verrattunaikin keskimääräistä riippuvaisempi näköaistista. (Sjaastad ym. 2010, s. 199) Sen sijaan koira on elintavoiltaan päivä- ja yöaktiivisen välimuoto, jonka havainnointi pohjautuu enemmän haju- kuin näköaistiin (Miklósi 2014). Gazit ja Terkel (2003) tutkivat räjähteiden etsintään koulutetuilla koirilla näkö- ja hajuaistin suhdetta niiden työskentelyssä. He havaitsivat, että koirat käyttivät työssään pelkästään hajuaistia, vaikka näkövihjeitä olisi ollut tarjolla. On siis oletettavaa, että näköaistin merkitys on koiralle huomattavasti vähäisempi kuin ihmiselle.

Szetei ym. (2003) tarjoavat toisenlaisen näkökulman koiran kykyyn hyödyntää näkövihjeitä: Tutkimuksessaan he antoivat koiran valita kahden kulhon väliltä. Toisessa kul-

hoista oli ruokaa, jonka koira pystyi haistamaan, mutta koiran omistaja osoitti tyhjää kulhoa. Hajuvihjeestä huolimatta koirat valitsivat useammin omistajan osoittaman tyhjän kulhon. Sen sijaan, jos koirat näkivät kun ruoka laitettiin kulhoon, ne valitsivat todennäköisemmin ruokaa sisältävän kulhon omistajan osoituksesta huolimatta. Kokeen tulokset antavat olettaa, että ainakin ihmisen läsnä ollessa näkövihjeet ovat koiralle merkityksellisiä ja voivat jopa ohittaa hajuvihjeet. (Szetei ym. 2003)

Koiran ja ihmisen näköaistin keskeisimmät erot on listattu taulukkoon 1. Tiivistetysti koiran näkökenttä on laajempi kuin ihmisen, mutta vastaavasti syvyytnäön alue on kapeampi, näöntarkkuus heikompi ja värinäkö rajoittuneempi. Sen sijaan hämäränäkö on koiralla ihmistä herkempi, mikä johtuu toisaalta verkkokalvon heijastavasta kerroksesta tapetum lucidumista ja toisaalta sauvasolujen suuresta osuudesta tarkan näkemisen alueella.

Taulukko 1: Koiran ja ihmisen näköaistin keskeiset eroavaisuudet (Miller & Murphy 1995, Miklósi 2014).

Ominaisuus	Koira	Ihminen	Merkitys
Näkökentän laajuus	n. 250 °	n. 180 °	Koiran näkökenttä on laajempi kuin ihmisen, eli koira näkee pidemmälle sivuilleen.
Binokulaarisen näön alue	30-60 °	140 °	Ihmisellä on huomattavasti suurempi binokulaarisen näön alue, eli kahden silmän stereonäön alue on ihmisellä koiraan laajempi.
Tapetum lucidum	on	ei ole	Koiran hämäränäkö on parempi kuin ihmisen, mutta näöntarkkuus saattaa heikentyä heijastavan kalvon vuoksi kirkkaassa valaistuksessa.
Näöntarkkuus (Snellen asteikko)	20/75	20/20	Koiran kyky erottaa yksityiskohtia on heikompi kuin ihmisen.
Tarkan näön alue (muoto ja leveys)	juova 5 °	piste 0,5-0,7 °	Koiran tarkan näön alue on horisontinmyötäinen viiva, eli leveämpi alue kuin ihmisellä.
Gangliosolujen määrä	167 000	1 200 000	Ihmisen näköhermo mahdollistaa suuremman näöntarkkuuden kuin koiran.
Tappisolujen herkyydet	429 nm ja 555 nm	420 nm, 534 nm ja 564 nm	Koiran värinäkö on rajoittunut ihmiseen verrattuna.
Tappisolujen aktivoitumiskirkkaus	60 cd/m ²	0,1 cd/m ²	Koiran värinäkö tarvitsee kirkkaamman valaistuksen kuin ihmisen.
Ajallinen resoluutio tappisolut/sauvasolut	70-80 Hz / 20-40 Hz	50-60 Hz / 20 Hz	Koira havaitsee herkemmin liikettä kuin ihminen.

4 Pohdinta

Koiran näköaistin ominaispiirteet ja erot ihmisen näkökykyyn tulee ottaa huomioon jo tutkimuksia suunniteltaessa. Koiran näkökenttä on laaja, mutta siitä vain kapea kaistale on molempien silmien kattamaa syvyyšnänön aluetta. Koira myös katsoo maailmaa huomattavasti ihmistä matalammalta, jolloin sen perspektiivi poikkeaa tutkijoiden havaitsemasta. Tarkan näkemisen alue on koiralla laajempi kuin ihmisellä, mutta varsinainen näöntarkkuus jää heikommaksi, mikä vaikeuttaa yksityiskohtien erottamista. Myös värien ja tummuusasteiden erottelukyky kirkkaassa valaistuksessa on koiralla heikompi kuin ihmisellä, mutta vastaavasti hämärässä koira näkee huomattavasti ihmistä paremmin.

Ihmiseen verrattuna merkittävä ongelma koirien näkökyvyn selvittämisessä on, etteivät koirat osaa kuvaila näkemäänsä tutkijoille kuten koehenkilöt ihmispsykologian kokeissa. Koiralta ei voida kysyä, näyttääkö jokin kohde kirkkaammalta, selkeämmältä tai miellyttävämmältä kuin toinen, joten erot pitää havainnoida ja tulkita epäsuorasti. Onkin helpompi selvittää, kykeneekö eläin erottamaan eron kahden kohteen välillä kuin kuinka suurelta ero vaikuttaa. Lisäksi koirat pitää erikseen opettaa erottelemaan kohteita, mikä hidastaa tutkimusta ja usein rajaa mahdollista otoskokoa.

Tutkimukset koiran näkökyvystä ovat tuottaneet keskenään ristiriitaisia tuloksia. Miller ja Murphy (1995) kirjoittavat artikkelissaan, kuinka vanhoissa tutkimuksissa useat tulokset viittaavat koirien olevan likinäköisiä ja värisokeita, vaikka uudemmat tulokset puhuvat muuta: Tuoreemman tiedon mukaan koirien likinäköisyys on hyvin vähäistä ja koirat näkevät värejä, joskin ne kykenevät erottamaan vähemmän sävyjä kuin ihmiset. Myös gangliosolujen lukumäärät ja tiheydet ovat vaihdelleet laskutavasta riippuen merkittävästi eri tutkimusten välillä. Näin ollen koirien näkökyvystä tarvitaan lisää tutkimusta, jotta mahdolliset virhetulokset ja -tulkinnat korjaantuvat. Seuraavaksi pohditaan erilaisten virhelähteiden mahdollisuutta aiemmissä tutkimuksissa.

Koirilla tehdyissä tutkimuksissa on huomioitu yleensä hyvin omistajan tai muun ihmisen vaikutus koiran käyttäytymiseen. Valtaosa kokeista on toteutettu niin, ettei omistaja ole paikalla huoneessa, vaan koira saa valita haluamansa kohteen esimerkiksi tietokoneen näytöllä vaihtuvista kuvista tai avustajan etukäteen laittamista vaihtoehdois-

ta ilman näköyhteyttä ihmiseen. Myös hajujen vaikutus on huomioitu yleensä hyvin, eli kohteet on vaihdettu uusiin toistojen välillä. Palkkiona käytettyä ruokaa on tarvittaessa laitettu myös väärän kohteen yhteyteen, ettei koira voi tehdä valintaa ruoan hajun perusteella. Joka tapauksessa koulutusta vaativissa kokeissa voi aina spekuloida, vaikuttiko koulutus jollain tavalla lopputulokseen ja oppivatko koirat erottelemaan kohteita vain ihmisen tarkoittaman vihjeen perusteella.

Kokeet ovat yleensä teknisesti hyvin toteutettuja ja -raportoituja. Värierottelua vaativissa kokeissa käytetyn näytön tai tulostimen värintoistokyky herättää välillä epäilyksiä: Värillisten korttien heijastama aallonpituusjakauma ei välttämättä vastaa suunniteltua, jos sitä ei ole mitattu tulostuksen jälkeen spektrofotometrillä. Käytetyn tulostimen merkin ja mallin raportoiminen ei myöskään riitä, jos vertaileva tutkimus halutaan toteuttaa vuosikymmeniä myöhemmin. Samoin testitilanteen valaistus vaikuttaa paljon väri- ja tummuushavaintoihin, mutta se on ollut vakioitu vain osassa tutkimuksia.

Kenties suurin virheille altistava tekijä on pienet otoskoot. Varsinkin koirien kouluttamista vaativissa kokeissa johtopäätöksiä on usein tehty muutaman yksilön perusteella, jolloin satunnaisen poikkeaman riski on suuri. Monesti koekoirat ovat olleet keskenään samaa rotua, jolloin tulosten yleistettävyyys erirotuisiin koiriin on heikko. Niissä tutkimuksissa, joissa on tarkasteltu rotueroja, on havaittu suurta vaihtelua eri rotujen välillä muun muassa linssin taittovoimassa ja gangliosolujen jakaumassa verkkokalvolla. Vaikka ei voida suoraan sanoa, vaikuttavatko havaitut erot käyttäytymiskokeissa mitattuihin asioihin, ovat ne mahdollinen virhelähde varsinkin erottelukykä mittaavissa testeissä.

Muita mahdollisia virhelähteitä ovat muun muassa testattujen yksilöiden näkökyky ja kasvuolosuhteet. Harvassa kokeessa on tutkittu mittauksiin käytettyjen koirien taittovirheitä tai silmien terveyttä, vaikka ne voivat vaikuttaa kontrastien ja yksityiskohtien erotuskykyyn. Lisäksi testattujen koirien taustoja eritellään artikkeleissa huonosti, joten lukija ei voi päätellä kasvuympäristön vaikutusta tuloksiin. Kuten luvussa 2 mainitaan, on näköaistimus hyvin subjektiivinen kokemus, jossa kasvuympäristö vaikuttaa suuresti siihen, millaisia yksityiskohtia aivot oppivat poimimaan silmään saapuvasta signaalista.

Range ym. (2008) pohtivat artikkelissaan, vaikuttavatko koiran ihmistä heikompi näöntarkkuus ja värinerotuskyky oppimiseen. Jos tehtävänä on opetella erottelemaan kohteita toisistaan, on vaikutus todennäköinen ja se pitää huomioida koejärjestelyissä. Myös koepaikan valaistukseen tulisi kiinnittää huomiota, koska koiran hämäränäkö on ihmistä parempi ja jatkuu kirkaampaan valaistukseen kuin ihmisellä. Tämä vaikuttaa luultavasti erityisesti värinäköön. Lisäksi ajallinen resoluutio tulee huomioida koejärjestelyissä, jos koirille näytetään liikkuvaa kuvaa: Koira näkee liikkuvan kuvan sijaan välkkyvää kuvaa, jos näyttölaitteen virkistystaajuus on alle koiran erottelukyvyn, vaikka se olisi ihmiselle riittävä.

Koiran näköhavainnon käsittelyssä ja tulkitsemisessä riittää vielä paljon tutkittavaa. Viitteitä on, etteivät koirat koe visuaalisia illuusioita kuten ihmiset, mutta aiheen tutkimus on vasta alussa kuten Byosiere ym. (2016) ja Petrazzini ym. (2016) toteavat. Jatkossa erilaisia illuusioita toivottavasti testataan enemmän, sekä selvitetään, onko koiralla sellaisia illuusioita, jotka eivät toimi ihmisellä alkuunkaan. Aihepiiri voi tarjota paljon ymmärrystä koiran tiedonkäsittelytavoista ja niiden eroista ihmisen tapaan hahmottaa maailmaa. Myös eri aistien välinen vuorovaikutus on mielenkiintoinen aihe, joka on koiran osalta vielä tutkimatta. Ihmisellä tunnetaan ilmiötä, joissa näköhavainto muuttaa muiden aistien tuottamaa havaintoa. Koska näköaisti ei ole koiralle yhtä merkittävä kuin ihmiselle, saattavat eri aistien yhteisvaikutukset erota suurestikin lajien välillä.

Mielenkiintoista on, että reseptori- ja gangliosolujen määrällä mitattuna koiran näköaisti on heikompi kuin suden. Susimaisen voimakkaan tarkan näön juovan omaavilla roduilla, kuten saksanpaimenkoiralla, näöntarkkuus on näkösolujen määrällä mitattuna parhaimmillaan suden luokkaa, mutta lyhytkuonoisemmilla roduilla lukemat ovat merkittävästi matalammat. Selvittämättä on, onko näöntarkkuuden heikentyminen jalostuksen sivutuote vai jopa hyödyllinen sopeuma koiran nykyiseen elämäntapaan. Pohdittavaksi jää myös, onko ihmisen jalostustyön tuloksena koiran tarkan näkemisen alue alkanut sattumalta muistuttaa muodoltaan enemmän ihmisen vastaavaa vai liittyykö muutos johonkin ihmiselle mieluisaan käytösmuutokseen.

Näköaistin käytöstä ihmisen ja koiran välisessä kommunikoinnissa riittää vielä tutkittavaa. Viime vuosina vilkastunut tutkimus koirien kyvystä tulkita valokuvia, pienoismalleja ja muita tosielämän symboleita tuo paljon mahdollisuuksia sekä käyttäytymistutkimukselle että käytännön sovelluksille: Voisiko koiran ohjaaminen perustua yleisesti käytössä olevien verbaalisten käskyjen sijaan enemmän visuaalisiin vihjeisiin? Ihmiselle kieli ja sanat ovat luonteva kommunikointitapa, mutta koiralla vastaavaa puhuttua kieltä ei ole, joten sille jokin muu tiedonvälitystapa saattaisi olla helpompi omaksua.

Yksittäisten koirien näkökykyä harvoin tutkitaan, ellei siinä epäillä olevan merkittävää vikaa. Kuitenkin kirjallisuuskatsauksessa esitetyt tulokset viittaavat isoihinkin rotu- ja yksilöeroihin koirien näkökentässä, reseptorisolujen määrissä ja taittovirheissä. Oletettavasti tämä vaikuttaa näkökykyyn ja suoriutumiseen näköä hyödyntävissä työtehtävissä. Myös lemmikkikoirilla heikkoudet näkökyvyssä voivat vaikuttaa niiden käyttäytymiseen ja koulutettavuuteen. Olisiko tulevaisuudessa enemmän kysyntää koirien näkökyvyn yksilölliselle testaukselle ja millaisia testejä sitä varten kannattaisi kehittää?

Monet kysymykset jäävät vielä auki riittävän tutkimustiedon puuttuessa: Olisiko tehokkaampaa tutkia työkoirien näkökykyä ennen koulutuksen aloittamista ja karsia huononäköiset pois? Kuinka nuorelta koiralta näköä voi luotettavasti tutkia ja muuttuvatko tulokset iän myötä? Tulisiko rotueroja ajatella enemmän ja kenties vaalia näöntarkkuutta yhtenä jalostuskriteerinä? Toistaiseksi rotueroista tiedetään liian vähän luotettavien johtopäätösten tekemiseksi, mutta toivottavasti aihetta tutkitaan jatkossa lisää.

Lähteet

- Aguirre G, Rubin L. The electroretinogram in dogs with inherited cone degeneration. *Invest Ophth Vis Sci* 1975, 14: 840-847.
- Arey L, Gore M. The numerical relation between the ganglion cells of the retina and the fibers in the optic nerve of the dog. *J Comp Neurol* 1942, 77: 609-617.
- Bovet D, Vauclair J. Picture recognition in animals and humans. *Behav Brain Res* 2000, 109: 143-165.
- Byosiere S, Feng LC, Woodhead JK, Rutter NJ, Chouinard PA, Howell TJ, Bennett PC. Visual perception in domestic dogs: susceptibility to the Ebbinghaus–Titchener and Delboeuf illusions. *Anim Cogn* 2016, 1-14.
- Coile DC, Pollitz CH, Smith JC. Behavioral determination of critical flicker fusion in dogs. *Physiol Behav* 1989, 45: 1087-1092.
- Curcio CA, Hendrickson AE. Organization and development of the primate photoreceptor mosaic. *Prog Retin Res* 1991, 10: 89-120.
- Dawson TL. Colour and colour vision of creatures great and small. *Color Technol* 2006, 122: 61-73.
- De Valois KK. *Seeing*. 1. p. Academic Press, San Diego 2000.
- Doty E, Wadensten L. The use of flicker electroretinography in the human eye. *Acta Ophthalmol* 1954, 32: 165-180.
- Fox M. Socio-infantile and Socio-sexual signals in Canids: a Comparative and Ontogenetic Study. *Z Tierpsychol* 1971, 28: 185-210.
- Gazit I, Terkel J. Domination of olfaction over vision in explosives detection by dogs. *Appl Anim Behav Sci* 2003, 82: 65-73.
- Hebel R. Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species (pig, sheep, ox, horse, dog). *Anat Embryol* 1976, 150: 45-51.
- Howard IP, Rogers BJ. *Binocular vision and stereopsis*. 1. p. Oxford University Press, Oxford 1995.
- Huber L, Racca A, Scaf B, Virányi Z, Range F. Discrimination of familiar human faces in dogs (*Canis familiaris*). *Learn Motiv* 2013, 44: 258-269.
- Itoh Y, Maehara S, Okada K, Izumisawa Y. Pattern-stimulated visual evoked potential in dog: changes in elicited response with pattern size and calculation of visual acuity. *J Vet Med Sci* 2010, 72: 1449-1453.

- Jacobs GH, Deegan JF, Crognale MA, Fenwick JA. Photopigments of dogs and foxes and their implications for canid vision. *Vis Neurosci* 1993, 10: 173-180.
- Kaminski J, Tempelmann S, Call J, Tomasello M. Domestic dogs comprehend human communication with iconic signs. *De* 2009, 12: 831-837.
- Kasparson AA, Badridze J, Maximov VV. Colour cues proved to be more informative for dogs than brightness. *Proc Biol Sci* 2013, 280: 1766.
- Keane M, Eysenck M. *Cognitive Psychology*. 7 p. Taylor and Francis, East Sussex 2015.
- Kelber A, Vorobyev M, Osorio D. Animal colour vision—behavioural tests and physiological concepts. *Biol.Rev.* 2003, 78: 81-118.
- König H, Liebich H. *Veterinary Anatomy of Domestic Mammals*. 4 p. Schattauer, Germany 2009.
- Kubai MA, Bentley E, Miller PE, Mutti DO, Murphy CJ. Refractive states of eyes and association between ametropia and breed in dogs. *Am J Vet Res* 2008, 69: 946-951.
- Maehara S, Higashinozono K, Izumisawa Y. Evaluation of refractive value by skiascopy in healthy Beagles. *J.Vet.Med.Sci.* 2011, 73: 927-929.
- Magnus R. The Semiotic Challenges of Guide Dog Teams: the Experiences of German, Estonian and Swedish Guide Dog Users. *Biosemiotics* 2015, 1-19.
- McGreevy P, Grassi TD, Harman AM. A strong correlation exists between the distribution of retinal ganglion cells and nose length in the dog. *Brain Behav Evol* 2004, 63: 13-22.
- Miklósi Á. *Dog behaviour, evolution, and cognition*. 1. p. Oxford University Press, Oxford 2014.
- Miller PE, Lights F. Vision in animals-What do dogs and cats see. The 25th Annual Waltham/OSU Symposium. *Small Animal Ophthalmology*, 2001: 27.
- Miller PE, Murphy CJ. Vision in dogs. *J Am Vet Med Assoc* 1995, 207: 1623-1634.
- Mowat FM, Petersen-Jones SM, Williamson H, Williams DL, Luthert PJ, Ali RR, Bainbridge JW. Topographical characterization of cone photoreceptors and the area centralis of the canine retina. *Mol Vis* 2008, 14: 2518-2527.
- Müller CA, Schmitt K, Barber AL, Huber L. Dogs can discriminate emotional expressions of human faces. *Curr Biol* 2015, 25: 601-605.
- Murphy CJ, Zadnik K, Mannis MJ. Myopia and refractive error in dogs. *Invest Opth Vis Sci* 1992, 33: 2459-2463.

- Nagasawa M, Murai K, Mogi K, Kikusui T. Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Anim Cogn* 2011, 14: 525-533.
- Neitz J, Geist T, Jacobs GH. Color vision in the dog. *Vis Neurosci* 1989, 3: 119-125.
- Odom JV, Bromberg NM, Dawson WW. Canine visual acuity: retinal and cortical field potentials evoked by pattern stimulation. *Am J Physiol* 1983, 245: R637-41.
- Ollivier F, Samuelson D, Brooks D, Lewis P, Kallberg M, Komáromy A. Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Vet Ophthalmol* 2004, 7: 11-22.
- Olsson P, Wilby D, Kelber A. Quantitative studies of animal colour constancy: using the chicken as model. *Proc R Soc B* 2016, 283: 1830.
- Parry HB. Degenerations of the dog retina. I. Structure and development of the retina of the normal dog. *Brit J Ophthalmol* 1953, 37: 385-404.
- Peichl L. Catecholaminergic amacrine cells in the dog and wolf retina. *Vis Neurosci* 1991, 7: 575-587.
- Peichl L. Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *J Comp Neurol* 1992, 324: 603-620.
- Petrazzini MEM, Bisazza A, Agrillo C. Do domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) perceive the Delboeuf illusion? *Anim Cogn* 2016, 1-8.
- Pitteri E, Mongillo P, Carnier P, Marinelli L. Hierarchical stimulus processing by dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* 2014, 17: 869-877.
- Pretterer G, Bubna-Littitz H, Windischbauer G, Gabler C, Griebel U. Brightness discrimination in the dog. *J Vision* 2004, 4: 241-249.
- Pylyshyn Z. Is vision continuous with cognition?: The case for cognitive impenetrability of visual perception. *Behav Brain Sci* 1999, 22: 341-365.
- Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* 2010, 13: 525-533.
- Range F, Aust U, Steurer M, Huber L. Visual categorization of natural stimuli by domestic dogs. *Anim Cogn* 2008, 11: 339-347.
- Renoult JP, Kelber A, Schaefer HM. Colour spaces in ecology and evolutionary biology. *Biol Rev* 2015, 92: 292-315.

Sherman SM, Wilson JR. Behavioral and morphological evidence for binocular competition in the postnatal development of the dog's visual system. *J Comp Neurol* 1975, 161: 183-195.

Sjaastad Ø, Sand O, Hove K. *Physiology of Domestic Animals*. 2 p. Scandinavian Veterinary Press, Oslo 2010.

Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause CM, Vainio O. Dogs do look at images: eye tracking in canine cognition research. *Anim Cogn* 2012, 15: 163-174.

Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause CM, Vainio O. How dogs scan familiar and inverted faces: an eye movement study. *Anim Cogn* 2014, 17: 793-803.

Somppi S, Törnqvist H, Kujala MV, Hänninen L, Krause CM, Vainio O. Dogs Evaluate Threatening Facial Expressions by Their Biological Validity—Evidence from Gazing Patterns. *PloS one* 2016, 11: e0143047.

Szetei V, Miklósi Á, Topál J, Csányi V. When dogs seem to lose their nose: an investigation on the use of visual and olfactory cues in communicative context between dog and owner. *Appl Anim Behav Sci* 2003, 83: 141-152.

Tanaka T, Watanabe T, Eguchi Y, Yoshimoto T. Color discrimination in dogs. *Nihon Chikusan Gakkaiho* 2000, 71: 300-304.

van Ittersum K, Wansink B. Do Children Really Prefer Large Portions? Visual Illusions Bias Their Estimates and Intake. *J Am Diet Assoc* 2007, 107: 1107-1110.

Walk RD, Gibson EJ. A comparative and analytical study of visual depth perception. *Psychol Monogr-Gen A* 1961, 75: 1-44.

Walls GL. *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. 2. p. Cranbrook Institute of Science, Oxford 1942.

Wansink B, Painter JE, North J. Bottomless bowls: why visual cues of portion size may influence intake. *Obes Res* 2005, 13: 93-100.

Yamaue Y, Hosaka YZ, Uehara M. Spatial relationships among the cellular tapetum, visual streak and rod density in dogs. *J Vet Med Sci* 2015, 77: 175-179.