



Ryc. 1. Budowa drogi wielko-, mało- i pyłkowokomórkowej. Schemat opracowany przez autora. Komórki zwojowe: X (X), Y (Y), W (W). Ciało kolankowate boczne (LGN). Pole V1 (V1), V2 (V2), V3 (V3), V4 (V4), V5 (V5)

Fig. 1. The structure of the magno-, parvo-, and koniocellular pathway. Schema described by the author. Ganglion cells: X (X), Y (Y), W (W). Lateral geniculate nucleus (LGN). Area V1 (V1), V2 (V2), V3 (V3), V4 (V4), V5 (V5)

się wielkości pola dendrytycznego i rozmieszczenia w siatkówce (1).

Nerw wzrokowy człowieka jest zbudowany z około miliona neurytów (aksonów) komórek zwojowych. Neuryty docierają do ciał kolankowatych bocznych poprzez skrzyżowanie wzrokowe. 10% aksonów komórek zwojowych nie dochodzi do ciał kolankowatych bocznych, lecz biegnie do innych ośrodków leżących w międzymózgowiu (jądra nadskrzyżowaniowego, nadwzrokowego, przykomorowego, poduszki) i w śródmózgowiu (wzgórka górne, dodatkowe systemu optycznego, jądra drogi optycznej, kompleksu jąder okolicy przedpokrywowej). Ośrodki te biorą udział w powstawaniu odruchów źrenicznych, optokinetycznych, okoruchowych, regulacji neuroendokrynogennej oraz uczestniczą w mechanizmach związanych z rytmem biologicznym. Neuryty komórek zwojowych, leżących w nosowej części siatkówki, przechodzą przez skrzyżowanie wzrokowe i biegną do ciał kolankowatych bocznych leżących po stronie przeciwnej w stosunku do oka. Aksony komórek zwojowych, leżących w skroniowej części siatkówki, biegną po tej samej stronie. W obrębie ciał kolankowatych bocznych, neuryty komórek zwojowych X, Y i W łączą się z komórkami X, Y i W ciał kolankowatych bocznych. Około 1,8 miliona aksonów wychodzi z ciał kolankowatych bocznych i promienistością wzrokową (Gratioletta) dociera do leżącego w płacie potylicznym 17. pola Brodmanna (1, 5, 7).

Siedemnaste pole Brodmanna jest również nazywane prążkową korą wzrokową lub polem V1. Osiemnaste i dziewiętnaste pole Brodmanna jest nazywane natomiast pozaprażkową korą wzrokową i odpowiada ono polom V2, V3 (ventral posterior area), V4 (color area), V5 (middle temporal area) (4, 13-15).

W 1991 r. Horton i Hoyt ustalili, że pierwotna kora wzrokowa człowieka zajmuje powierzchnię 2500 mm² (8). Cała kora mózgowa ma powierzchnię 0,15 m². Dlatego też można przyjąć, że 17. pole Brodmanna, znajdujące się w prawej i lewej półkuli, zajmuje 3,3% powierzchni kresomózgowia i jest zbudowane z około 0,5 miliarda komórek nerwowych. Prążkowana kora wzrokowa znajduje się w płacie potylicznym mózgu, w obrębie brzegu i wcięcia ostrogowego. Górny kwadrant pola widzenia zajmuje dolną część brzegu ostrogowego. Dolny kwadrant pola widzenia jest natomiast ułożony wzdłuż górnego brzegu ostrogowego. Południk poziomy pola widzenia i plama ślepa leżą w szczycie szczeliny ostrogowej. Korowa reprezentacja plamki żółtej jest umiejscowiona bliżej brzegu potylicznego, a obwód pola widzenia bliżej płata ciemieniowego. 30% centralnego pola widzenia zajmuje 83% powierzchni pierwotnej kory wzrokowej. 17. pole Brodmanna otoczone jest polem 18. Wokół 18. pola Brodmanna leży natomiast pole 19. (8, 13, 15).

Przyjmuje się, że kora prążkowana jest zbudowana z sześciu warstw. Najbardziej powierzchowną jest warstwa I. Najgłębszą, przylegającą do istoty białej mózgu jest warstwa VI. Pomiędzy nimi znajdują się warstwy II, III, IVa, IVb, IVc oraz V. Warstwę I tworzą przede wszystkim komórki spłotowate, II i III – piramidalne małe i średnie, IVa i IVb – gwiaździste duże i piramidalne średnie, IVc – gwiaździste małe, V – piramidalne duże, zaś VI – piramidalne nieregularne (5, 7, 10).

Zgodnie z funkcjonalnym podziałem zaproponowanym przez Hubela i Wiesela w obrębie 17. pola Brodmanna wyróżnia się komórki proste, złożone i hiperzłożone. Komórki proste są zbudowane z komórek gwiaździstych. Występują przede wszystkim w warstwie III

i IV kory wzrokowej. Przekazują informacje o granicach i brzegach bodźców świetlnych. Złożone są z odgraniczonych pól pobudzenia i hamowania. Cechują się suzczowaniem regionów pobudzenia i hamowania oraz antagonizowaniem oddzielnie pobudzanych pól. Mają średniej wielkości pola recepcyjne. Komórki złożone są utworzone z komórek piramidalnych. Występują prawie we wszystkich warstwach kory wzrokowej, oprócz warstwy IV. Biorą udział w przekazywaniu informacji o granicach i brzegach bodźców świetlnych. Odpowiadają niestabilnie na stale i poruszające się bodźce świetlne. Mają duże pola recepcyjne. Komórki hiperzłożone są zbudowane z komórek piramidalnych. Występują głównie w warstwie II, III i VI. Wykazują niską aktywność spontaniczną. Nie odpowiadają lub słabo odpowiadają na stale bodźce świetlne. Mają małe pola recepcyjne (5-7, 9, 10).

Potencjały czynnościowe, biegnące z ciał kolankowatych bocznych, najpierw docierają do komórek prostych 17. pola Brodmanna, po czym są przekazywane do komórek złożonych, a następnie do komórek hiperzłożonych. Prowadzi to do specyficznego podporządkowania (hierarchii) pól recepcyjnych. Pola recepcyjne komórek prostych tworzą pola recepcyjne komórek złożonych, a te z kolei – pola recepcyjne komórek hiperzłożonych. Taki geometryczny układ pól recepcyjnych, wprowadzony przez Hubela i Wiesela, jest podstawą zachodzącej w obrębie kory wzrokowej analizy obrazu (5, 6, 9, 14).

W ostatnich latach stworzono kilka nowych modeli rozwoju selektywnej orientacji. Można je podzielić na dwie grupy. W pierwszej grupie modeli oparto się na rozwoju indywidualnie zorientowanych pól recepcyjnych. W drugiej grupie modeli zakłada się, że podstawową zmienną jest preferowana orientacja i stopień selektywnej orientacji (6, 9).

Opisana przez Van Essena droga wielkokomórkowa (magnocellular – M) i małokomórkowa (parvocellular – P) pełni bardzo ważną funkcję w przekazywaniu informacji o otaczającym nas świecie. Droga wielkokomórkowa przynosi informacje o ruchu, migotaniu i zmianach oświetlenia. Jest odpowiedzialna za widzenie przestrzenne małych i poruszających się bodźców świetlnych, podążanie i zapoczątkowanie zbieżności. Droga małokomórkowa rozpoczyna się w siatkówce komórkami zwojowymi typu Y. Biegnie do ciał kolankowatych bocznych, a następnie do pola V1, V2 i V3, łącząc się jednocześnie z polami V4 i V5. Droga małokomórkowa przynosi informacje o widzeniu barwnym i przestrzennym dużych i nie poruszających się bodźców świetlnych. Utrzymuje zbieżność galek ocznych. Droga małokomórkowa tworzą komórki X, ciało kolankowate boczne oraz pola V1, V2, i V4 (1, 5, 14). Drogi wielkokomórkowa i małokomórkowa łączą się ze sobą w obrębie warstwy IVb 17. pola Brodmanna (10) (ryc. 1).

Niedawno odkryto obecność drogi pyłkowokomórkowej (koniocellular – K). Do tej pory nie wyjaśniono jej roli, ale przypuszcza się, że jest ona związana ze skupianiem uwagi, przestrzenną orientacją lub widzeniem obwodowym. Pierwszym ogniwem drogi pyłkowokomórkowej są komórki zwojowe W. Ich neuryty docierają do ciał kolankowatych bocznych, a stamtąd do pierwotnej kory wzrokowej (1) (ryc. 1).

Informacje o otaczającym nas świecie, które dochodzą do 17. pola Brodmanna, są przekazywane dalej do różnych ośrodków leżących w płatach czołowych, ciemieniowych, skroniowych i potylicznych. Są one tam jeszcze raz przekształcane i magazynowane. Dlatego też można powiedzieć, że w procesach widzenia biorą udział nie tylko oczy i kora wzrokowa, ale uczestniczy w nich również cały mózg. Stąd też pochodzi określenie mózgu wzrokowego (5).

W przeprowadzonych badaniach PET i fMRI wykazano, że w procesach uczenia się i zapamiętywania, biorą udział te same ośrodki kresomózgowia, które uczestniczą w przekazywaniu informacji wzrokowych i kontrolowaniu funkcji ruchowych. Informacje, mówiące o wyglądzie i lokalizacji, oraz pamięć robocza dla tego typu funkcji są magazynowane w płatach czołowych, ciemieniowych, skroniowych i potylicznych. W płatach skroniowych i potylicznych są gromadzone dane o percepcji wyrazów, biernej percepcji koloru i ruchu oraz o zwróceniu uwagi na kolor, kształt i prędkość. Płaty potyliczne zaś są odpowiedzialne za bierną percepcję ruchu i odróżnienia. W płatach skroniowych są zapamiętywane informacje o tworzeniu wyrazów na podstawie rysunków i słów. Identyfikowanie wyglądu zachodzi w płatach czołowych i skroniowych. Przestrzenna pamięć robocza jest magazynowana w płatach czołowych, ciemieniowych i potylicznych. Płaty czołowe i ciemieniowe gromadzą informacje o przeliczaniu uwagi (12).

Neurotransmiterami kory wzrokowej są: noradrenalina, dopamina, serotonina, acetylocholina, kwas γ -aminomasłowy (GABA), kwas glutaminowy. W obrębie 17. pola Brodmanna stwierdzono obecność receptorów: adrenergicznych, dopaminowych, serotoninowych, muskarynowych, GABAergicznyc, NMDA, α -amino-3-hydroksy-5-metylo-4-izoksazoloopropionowo/kainowych (AMPA/kainowych) i metabotropowych. Kwas γ -aminomasłowy jest neuroprzekaznikiem układu hamującego w korze wzrokowej. Z kolei kwas glutaminowy jest neurotransmiterem układu pobudzającego. Dzięki noradrenalinie, dopaminie, serotoninie i acetylcholinie do kory wzrokowej docierają sygnały mówiące o stanie ogólnym organizmu, np. o stanie uwagi, spaniu, czuwaniu. Istotną rolę w kształtowaniu plastyczności widzenia pełnią receptory NMDA. W procesach tych uczestniczą również receptory metabotropowe, adrenergiczne, serotoninowe i muskarynowe (2, 3, 11).

Aktualnie w USA są prowadzone bardzo intensywne badania z zakresu budowy, funkcji i rozwoju kory wzrokowej. Głównymi ośrodkami badawczymi są laboratoria kierowane przez profesorów: Dawa z Yale University, Hubela z Harvard University, Strykera z University of California, Van Essena z Washington University oraz Wiesela z Rockefeller University. Postęp w badaniach jest ogromny. W każdym miesiącu na świecie ukazuje się kilkadziesiąt artykułów z zakresu anatomii i fizjologii kory wzrokowej. Jednak mimo tak dużej aktywności naukowej do tej pory nie jesteśmy w stanie wyjaśnić wielu procesów zachodzących w pierwotnej i wtórnej korze wzrokowej.

Autor dziękuje Profesorowi Nigelowi W. Dawowi z Department of Ophthalmology and Visual Science, Yale University, New Haven, CT, USA za cenne uwagi.

Piśmiennictwo

1. Casagrande V.A., Norton T.T.: *Lateral geniculate nucleus: A review of its physiology and function.* [w:] Leventhal A. (red.): *The neural basis of visual function: vision and visual dysfunction.* McMillian Press, London, 1991, 41-84.
2. Cynader M.S., Shaw C., van Huizen F., Prusky G.: *Redistribution of neurotransmitter receptors and the mechanism of cortical development plasticity.* [w:] Lam D.M., Shatz C.J. (red.): *Development of the visual system.* MIT Press, Cambridge, 1991, 253-265.
3. Daw N.W., Reid S.N.M., Wang X.F., Flavin H.J.: *Factors that are critical for plasticity in the visual cortex.* [w:] Cardew G. (red.): *Development of the cerebral cortex.* Wiley, Chichester, 1995, 258-276.
4. DeYoe E.A., Carman G.J., Bandettini P., Glickman S., Wieser J., Cox R., Miller D., Neitz J.: *Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1996, 93, 2382-2386.
5. Grossberg S., Mingolla E., Ross W.D.: *Visual brain and visual perception: how does the cortex do perceptual grouping?* Trends Neurosci., 1997, 20, 106-111.
6. Heeger D.J., Simoncelli E.P., Movshon J.A.: *Computational models of cortical visual processing.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1996, 93, 623-627.
7. Horton J.C.: *The central visual pathways.* [w:] Hart W.M. (red.): *Adler's physiology of the eye.* CV Mosby, St. Louis, 1992, 728-772.
8. Horton J.C., Hoyt W.F.: *The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map.* Arch. Ophthalmol., 1991, 109, 816-824.
9. Miller K.D.: *A model for the development of simple cell receptive fields and the ordered arrangement of orientation columns through activity-dependent competition between ON- and OFF-center inputs.* J. Neurosci., 1994, 14, 409-441.
10. Sawatari A., Callaway E.M.: *Convergence of magno- and parvocellular pathways in layer 4B of macaque primary visual cortex.* Nature, 1996, 380, 442-446.
11. Singer W.: *Development and plasticity of cortical processing architectures.* Science, 1995, 270, 758-764.
12. Ungerleider L.G.: *Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory.* Science, 1995, 270, 769-775.
13. Tootell R.B.H., Mendola J.D., Hadjikhani N.K., Ledden P.J., Liu A.K., Reppas J.B., Sereno M.I., Dale A.M.: *Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex.* J. Neurosci., 1997, 17, 7060-7078.
14. Van Essen D.C.: *Behind the optic nerve: An inside view of the primate visual system.* Trans. Am. Ophthalmol. Soc., 1995, 93, 123-133.
15. Van Essen D.C., Drury H.A.: *Structural and functional analyses of human cerebral cortex using a surface-based atlas.* J. Neurosci., 1997, 17, 7079-7102.

Praca wpłynęła do Redakcji 27 listopada 1997 r. (610)

Niezawodne leczenie jaskry

Oftan Timolol®
 Oftanex®
 Fotil®

Przejrzysta wizja...

Santen

Santen Oy Oddział w Warszawie, ul. Bitwy Warszawskiej 1920 r. 18/107 • 02-366 WARSZAWA
 Tel. 22 668 59 88 • 22 668 60 04 • Fax 22 668 59 88