

Zgradba in delovanje vidne poti pri človeku

The structure and function of the human visual pathway

Jelka Breclj*, Duška Meh**

Ključne besede
vidna skorja
vidne poti
mrežnica
vid zaznava
lateralna genikulatna jedra
vid motnje

Key words
visual cortex
visual pathways
retina
visual perception
lateral geniculate nucleus
vision disorders

Izvleček. Članek opisuje osnovna in nova spoznanja o vidni poti pri človeku, ki so jih omogočile tehnike slikanja možganov, neinvazivne elektrofiziološke in druge metode. Prikazana je novejša razlaga zaznavanja barv in gibanja, ki temelji na odkritju dveh vzporednih poti obdelave optičnega dražljaja, drobno- (P) in velikocelične (M) poti. Pomembne strukture poti P, ki omogoča analizo barv, so: ganglijske celice P v mrežnici – drobnocelične plasti v talamičnem lateralnem genikulatnem jedru – kapljčaste strukture (blob) v primarni vidni skorji V1 – vidno področje V4. Pomembne strukture poti M, ki omogoča analizo gibanja, so ganglijske celice M v mrežnici – velikocelične plasti v lateralnem genikulatnem jedru – primarna vidna skorja V1 – vidno področje V5. Opisana je lokacija drugih področij možganske skorje, pomembnih za vid; v senčnem režnju se konča pot, ki je pomembna za prepoznavanje oblik (»pot kaj«), medtem ko se v temenskem režnju konča pot, ki je pomembna za prostorsko zaznavo (»pot kje«). Tudi podatki, pridobljeni v kliničnih stanjih, kot so možganska akromatopsija (nezmožnost zaznavanja barv), akinetopsija (nezmožnost zaznavanja gibanja), prozopagnozija (neprepoznavanje znanih obrazov), kažejo na obstoj več funkcijsko specializiranih središč. Za zavestno zaznavo zunanjega sveta se zdi, da je potrebna sočasna aktivnost številnih vidnih področij.

Abstract. The authors present the fundamentals and some recent data on the human visual pathway obtained by the new imaging techniques of the cerebral cortex and non-invasive electrophysiological and other methods. Perception of colours and motion is explained in the light of the new findings of parallel parvocellular (P) and magnocellular (M) pathways. Discrimination of colours is rendered possible by the following important structures of the P pathway: P ganglion cells in the retina – parvocellular layers in the thalamic lateral geniculate nucleus (LGN) – »blob« regions in the primary visual cortex V1 – V4 visual area. Important structures of the M pathway providing for the discrimination of motion include: M ganglion cells in the retina – magnocellular layers in the LGN – primary visual cortex V1 – V5 visual area. Location of other cortical areas involved in vision is presented; the visual pathway responsible for **what is seen** ends in the temporal cortex, and the pathway concerned with motion (**where the objects are**) ends in the parietal cortex. Clinical data for cerebral achromatopsia (complete colour blindness), akinetopsia (inability to discern movement of objects), prosopagnosia (inability to recognise familiar faces), also speak for the existence of several functionally specialised visual cortical areas. For the conscious perception of light and movement simultaneous activity of several visual areas seems to be necessary.

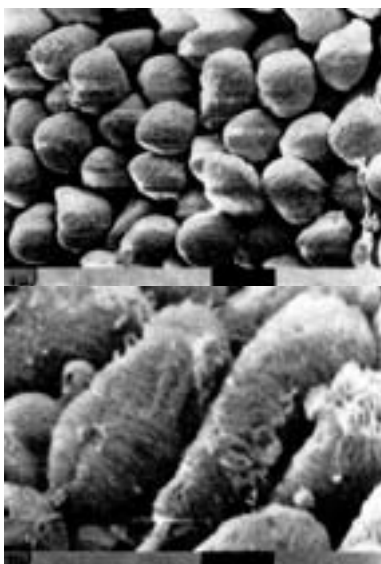
*Viš. znan. sod. dr. Jelka Breclj, prof. biol., Inštitut za klinično nevrofiziologijo, Klinični center, 1525 Ljubljana.

**Znan. sod. dr. Duška Meh, dr. med., Inštitut Republike Slovenije za rehabilitacijo in Katedra za fizikalno in rehabilitacijsko medicino, Linhartova 51, 1000 Ljubljana.

Uvod

Vid je za človeka zelo pomemben čut. Živimo v svetu vidnih podatkov in v vidno sliko sestavimo zelo kompleksne podatke iz okolja. Čeprav zaznamo le manjši del elektromagnetnega valovanja (z valovnimi dolžinami od 380 do 770 nm), smo od vidnih podatkov zelo odvisni in jih težko, le z veliko truda in prilagajanja, delno nadomestimo z drugimi občutki. Svetlobni dražljaj se v mrežnici »prevede« v električne impulze, ki potujejo do središč v osrednjem živčevju, kjer izzovejo zaznavo barv, oblik, gibanja in kontrastov.

Vidni sistem je eno najbolj živahnih področij novih spoznanj. V letu 1981 sta Nobelovo nagrado za medicino prejela tudi David Hubel in Torsten Wiesel, ki sta odkrila nekaj ključnih dejstev o prenosu in predelavi informacij v vidnem sistemu sesalcev. Ugotovila sta, da so vzdolž vidne poti živčne celice selektivno občutljive na posamezne elemente vidnega dražljaja in da je obdelava informacij vedno bolj zapletena, npr. da mrežnične celice vzdraži velikost dražljaja, medtem ko nekatere celice v možganski skorji vzdraži le orientacija kontrastnih robov dražljaja ali hitrost in smer premikanja dražljaja. Še več, ugotovila sta tudi, da so celice, občutljive na zelo podobne dražljaje, v možganski skorji združene v posebne, glede na površino možganov pravokotno usmerjene stolpiče. Izjemno priložnost raziskovanja predelov možganske skorje, pomembnih za vid, je omogočil razvoj sodobnih tehnik slikanja možganov (pozitrone emisijske tomografije, funkcionalnega magnetnoresonančnega slikanja, magnetoencefalografije). Semirju Zekiju je uspelo pokazati, da sta tudi pri človeku predela možganske skorje za analizo barv in gibanja ločena.

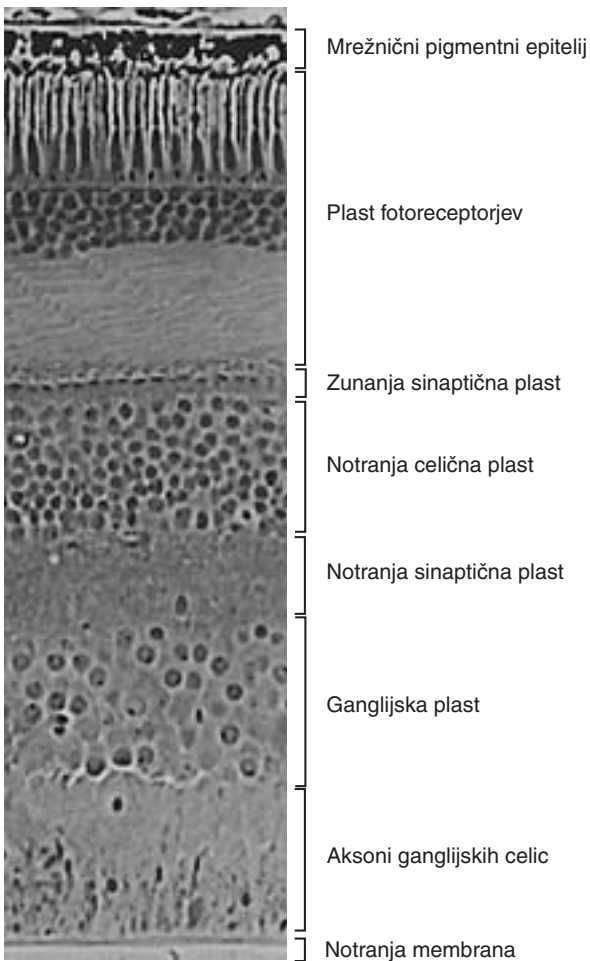


Slika 1. Čutni epitelij (s strani žilnice) in distalni deli čutnih celic (1).

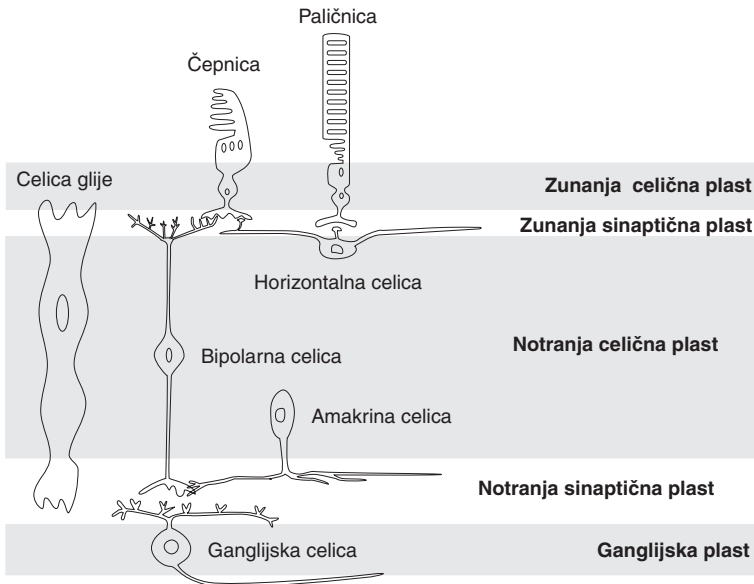
Mrežnica in vidna zaznava

Svetloba vstopi v oko skozi zenico, potuje do mrežnice, jo presvetli ter se v zunanjih delih fotoreceptorjev (slika 1) v procesu transdukcije pretvori v električne impulzov.

Mrežnica je zgrajena slojevito (slika 2). V njej se podatki v obliki električnih impulzov prenašajo po navpičnih povezavah (od fotoreceptorjev prek bipolarnih do ganglijskih celic) in vzporednih povezavah (med fotoreceptorji in horizontalnimi celicami ter med amakri-nimi, bipolarnimi in ganglijskimi celicami – slika 3).



Slika 2. Prerez človeške mrežnice (2).



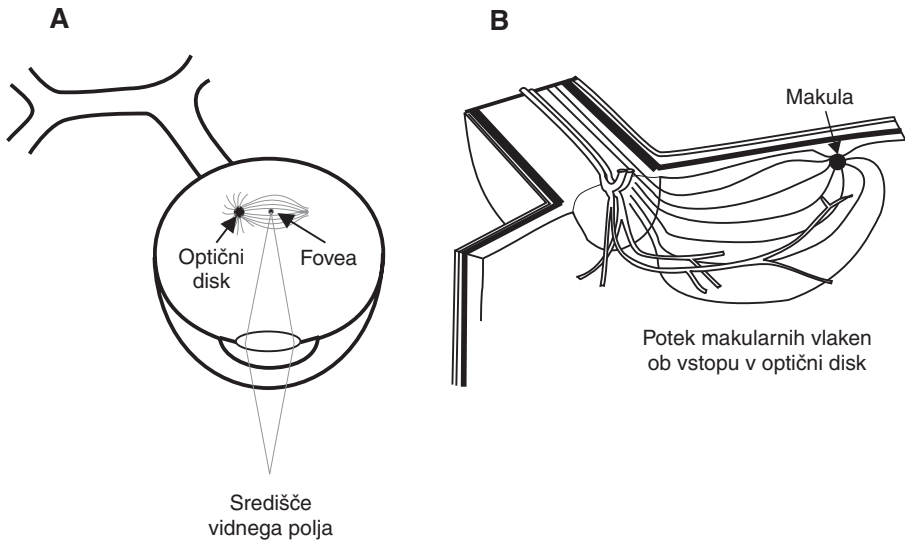
Slika 3. Sloji mrežnice: **zunanja celična plast**, v kateri so jedra fotoreceptorjev; **zunanja sinaptična plast**, kjer se stikajo fotoreceptorji, horizontalne in bipolarne celice; **notranja celična plast**, v kateri so jedra horizontalnih, bipolarnih in amakrinskih celic; **notranja sinaptična plast**, kjer se stikajo bipolarne, amakrine in ganglijske celice; **ganglijska plast**, v kateri so jedra ganglijskih celic, in **plast aksonov ganglijskih celic**.

V procesu transformacije se nato električni odziv na dražljaj iz počasne hiper- ali depolarizacije horizontalnih in bipolarnih celic pretvori v hitre akcijske potenciale ganglijskih celic. Prenos impulzov se nadaljuje po nemieliziranih aksonih ganglijskih celic, ki izstopijo iz zrkla v optičnem disku, kjer jih ovije mielinska ovojnica. Kot mieliniziran vidni živec zapustijo očesno zrklo skozi predel beločnice, *lamino cribroso*.

Mrežnico delimo na osrednji in obrobni del (slika 4).

Vidna slika se projicira v osrednji del mrežnice, makulo. Pri pregledovanju očesnega ozadja z oftalmoskopom vidimo makulo kot rumenkast predel, zaradi česar jo tudi imenujemo rumena pega (*macula lutea*). Makula leži v optični osi, nazalno od nje pa optični disk ali slepa pega. Makula obsega okoli 5 stopinj, njen najobčutljivejši del pa okoli 1 stopinjo vidnega kota. Ta predel je v prerezu viden kot vdolbina (*fovea*, slika 5a). V njem so le fotoreceptorji, ostale plasti so odmaknjene na stran. Svetloba se tako tam ne odbija in ne absorbira v drugih strukturah mrežnice, kar tudi prispeva k ostrini vida.

Razporejenost fotoreceptorjev v mrežnici ni enakomerna (slika 5b). V fovei so le čepnice, fotoreceptorji za dnevno svetlobo in barve. Njihova gostota je tu največja, zato sliko vidimo najnatančneje. V obrobni delu mrežnice prevladujejo paličnice, fotoreceptorji za nočni vid, ki so aktivni pri majhni osvetljenosti. Paličnic je v mrežnici 120–130 milijonov,

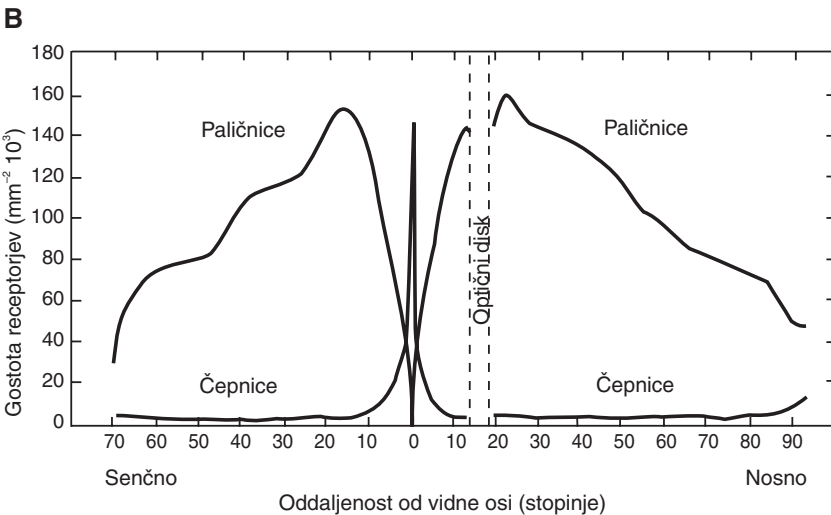
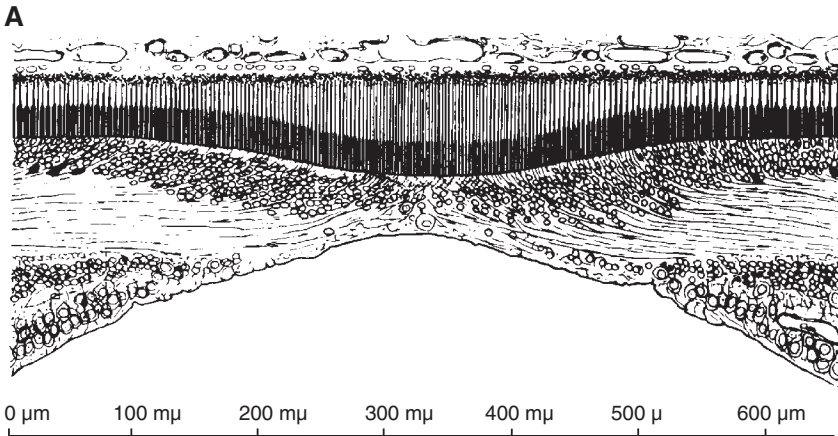


Slika 4. Lega makule in optičnega diska (shema). Mrežnico delimo na nosni in senčni del. Aksoni ganglijskih celic iz osrednjega dela mrežnice (makule) so ob izstopu iz mrežnice nakopičeni na senčni strani optičnega diska (a: 3, b: 4).

čepnic pa od 6–7 milijonov. V paličnicah je vidni pigment rodopsin, v treh vrstah čepnic pa so pigmenti, ki imajo vrhove absorpcijskih spektrov v kratko-, srednje- in dolgovolnovnih dolžinah ('modrih', 'zelenih', 'rdečih').

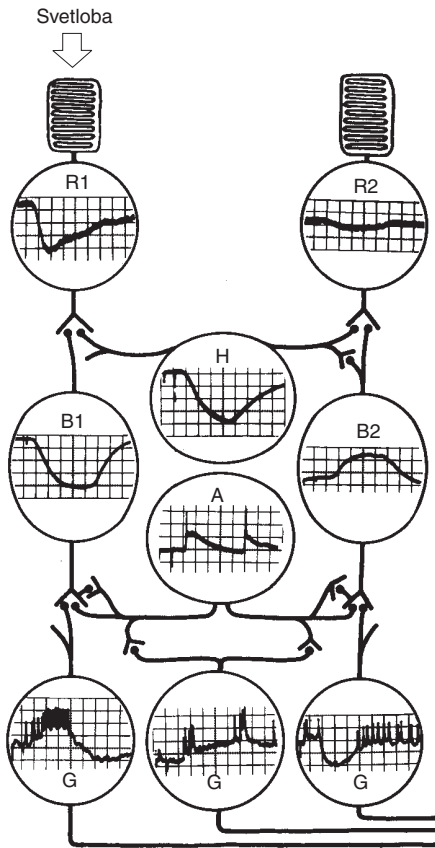
Povezave med fotoreceptorji, bipolarnimi celicami in ganglijskimi celicami so drugačne v osrednjem kot v obrobem delu mrežnice. V fovei je en fotoreceptor v stiku z eno bipolarno celico, ta pa z eno ganglijsko celico (1 : 1 : 1). Na obrobju mrežnice pa se povezave med fotoreceptorji in ganglijskimi celicami združujejo, kar pomeni, da se na eno ganglijsko celico stekajo impulzi iz več fotoreceptorjev (npr. 1000 fotoreceptorjev je vezanih na 100 bipolarnih celic in te na eno ganglijsko celico). Tako približno polovica ganglijskih celic dobiva impulze iz fotoreceptorjev v osrednjem delu mrežnice, druga polovica pa iz fotoreceptorjev, ki so na obrobem delu mrežnice.

Celice mrežnice imajo pri obdelavi sprejetih dražljajev različno vlogo (slika 6). Svetloba zavre izločanje sinaptičnega prenašalca glutamata iz svetlobnih čutnic. Pričakovali bi ravno nasprotni učinek svetlobe. Za vretenčarje je pomembna zaznava temnih predmetov. Zanimiva je razlaga navidezno »napačnega« učinka svetlobe na primeru žabe, ki naj bi ji vid omogočal, da zazna letečo mušico na svetlem nebesnem ozadju. Fotoreceptorji se tako na svetlobni dražljaj odzovejo s hiperpolarizacijo. Električni odziv horizontalnih celic na svetlobni dražljaj je prav tako hiperpolarizacija. Horizontalne celice združujejo signale številnih fotoreceptorjev, kar omogoča zaznavo šibke svetlobe in gledanje v mraku. Bipolarne celice svetloba depolarizira ali hiperpolarizira in nasproten učinek dveh populacij bipolarnih celic že omogoča analizo kontrasta in s tem razlikovanja



Slika 5. Zgoraj je povečan izsek fovee, kjer so izrinjene druge plasti mrežnice razen fotoreceptorjev (a). Spodaj je prikazana razporejenost in gostota fotoreceptorjev. V osrednjem delu mrežnice je največja gostota čepnic, v obrobnem delu okoli 20° pa so najpogostejše paličnice (b) (5).

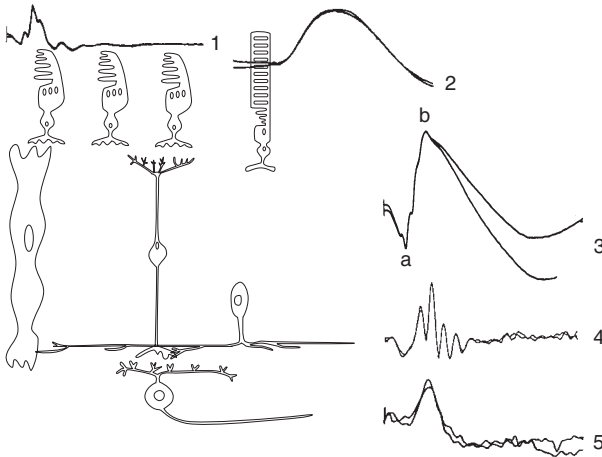
predmetov, ki so svetlejši ali temnejši od ozadja. Morfološko različne amakrine celice se na osvetlitev hitro odzovejo z akcijskimi potenciali, ki vplivajo na aktivnost ganglijskih celic, tudi prek povratne zveze z bipolarnimi celicami. Ganglijskih celic ne vzdraži difuzna osvetlitev, z akcijskimi potenciali se odzovejo, kadar je vzdražen le osrednji ali obrobni del njihovega receptivnega polja. Ganglijske celice »ON« se odzivajo z večjo frekvenco akcijskih potencialov, če dražimo osrednji del njihovih receptivnih polj, in z manjšo,



Slika 6. Električna aktivnost celic v mrežnici vretenčarjev. Svetlobni dražljaj neposredno vzdraži receptor R1, ki se hiperpolarizira. Horizontalne celice (H) se tudi hiperpolarizirajo, medtem ko se nekatere bipolarne celice hiperpolarizirajo (B1), druge pa depolarizirajo (B2). Amakrine celice (A) in ganglijske celice (G) na osvetlitev svetlobnih čutnic reagirajo že z akcijskim potencialom (6).

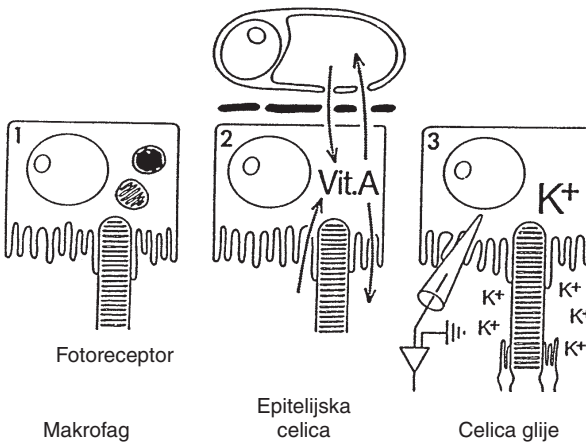
če dražimo njihov obrobni del. Pri ganglijskih celicah tipa »OFF« je odziv nasproten. Ganglijske celice razlikujemo tudi glede na morfologijo in funkcijo; ganglijske celice P imajo manj razvejane dendrite in jih vzdražijo barve ali izrazit kontrast, ganglijske celice M pa imajo zelo razvejane dendrite in jih vzdražita gibanje ter šibek kontrast.

Elektrofiziološko dejavnost mrežnice ocenjujemo z elektoretinografijo. Človeško oko, ki je prilagojeno na svetlobo ali temo, dražimo z različno svetlimi bliskovnimi dražljaji ali vzorcem šahovnice. Električna aktivnost, ki jo posnamemo z elektrodo, zataknjeno za spodnjo veko, odraža delovanje čepnic, paličnic, bipolarnih, amakrinih in ganglijskih celic (slika 7).



Slika 7. Električni odzivi mrežnice, posneti z elektroretinografijo. Za snemanje odziva čepnic (1) dražimo mrežnico, ki je prilagojena na svetlobo, s svetlim bliskom. Za snemanje odziva paličnic (2) dražimo mrežnico, ki je prilagojena na temo, z oslabeлим bliskom. Maksimalni odgovor (3) sestavljata vala a in b; izvor vala a so fotoreceptorji, vala b pa sloj notranje celične plasti, predvsem Müllerjeve glijske celice, ki se odzovejo na aktivnost bipolarnih celic. Izvor oscilatornih potencialov (4) so amakrine celice in mehanizem povratne zveze med amakrinimi in bipolarnimi celicami. PERG ali slikovni elektroretinogram (5), ki nastane po draženju s slikovnim dražljajem, je v največji meri odsev aktivnosti ganglijskih celic.

Mrežnični pigmentni epitelij

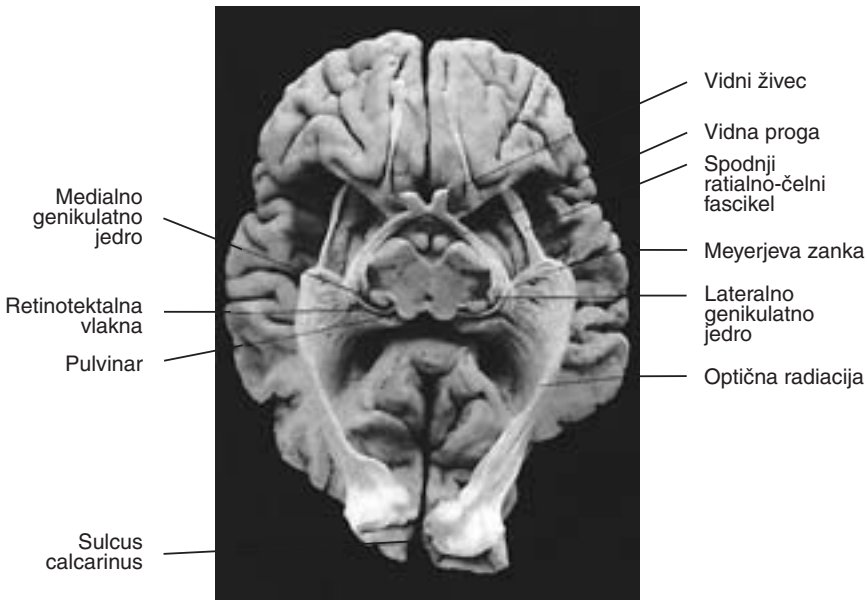


Slika 8. Prikaz trojnega delovanja mrežničnega pigmentnega epitelijskega celice. Dnevno obnavljanje zgornjih segmentov fotoreceptorjev je odvisno od fagocitoze, ki poteka v pigmentnem epiteliju (makrofag). Fotoreceptorji se prehranjujejo iz žilnice skozi pigmentni epitelij in prek nje tudi obnavljajo svoj vidni pigment (epitelijska celica). Fotoreceptorje obdaja s svojo apikalno membrano pigmentni epitelij, ki se tudi odzove na spremembo koncentracije kalija (glijska celica) (7).

Z elektrookulografijo ocenjujemo delovanje mrežničnega pigmentnega epitelijskega in zunanjih delov fotoreceptorjev. Človek ima okvarjen vid, kadar je presnovni ali fiziološki stik med tema plastema porušen, kar se zgodi, na primer, pri odstupu ali distrofijah mrežnice. Mrežnični pigmentni epitelij deluje kot makrofag, kot epiteljska celica in kot celica glije (slika 8).

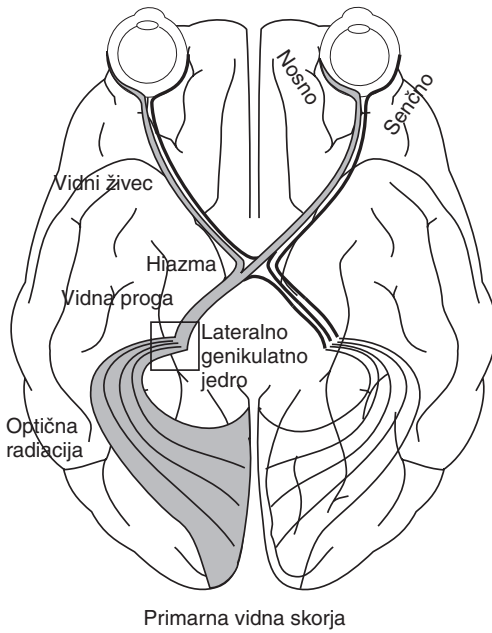
Organizacija primarne vidne poti

Po izstopu iz zrkla potujejo impulzi po vidnem živcu in vidnih progah, ki se končajo na celicah desnega in levega lateralnega genikulatnega jedra. Živčna vlakna, ki izstopajo iz lateralnih genikulatnih jeter, sestavljajo desno in levo optično radiacijo in se končajo v primarnih vidnih skorjih na zatilnem (okcipitalnem) delu desne in leve možganske poloble (slika 9).

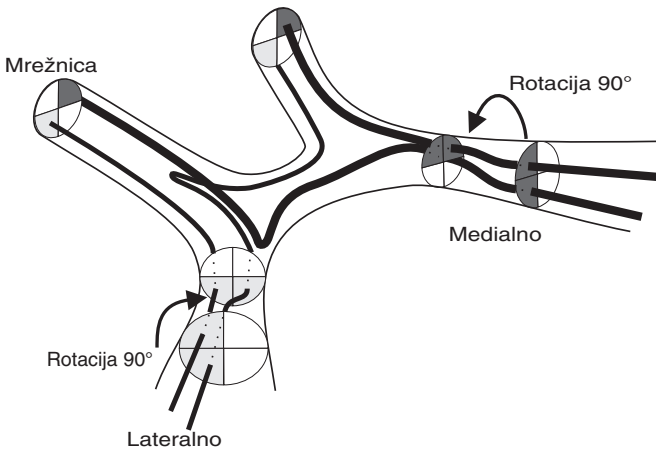


Slika 9. Disekcija vidne poti z ventralne strani (2).

Vidni živec sestavlja več kot milijon vlaken, kar je več, kot je vlaken, ki vstopajo v vse hrbtenjačne zadajšnje robove, ali vlaken v slušnem živcu (30.000). Aksoni ganglijskih celic, ki izhajajo iz makule, so ob izstopu iz mrežnice nakopičeni na senčni (temporalni) strani optičnega diska (slika 4). V vidnem živcu potekajo makularna vlakna v sredini. V hiazmi se vlakna vidnega živca prerazporedijo. Vlakna, ki izvirajo iz nosnega dela obeh mrežnic, preidejo v nasprotno poloblo (križajoča se vlakna). Tista, ki izvirajo iz senčnega dela obeh mrežnic, tečejo v istostransko poloblo (ne križajoča se vlakna) (slika 10).



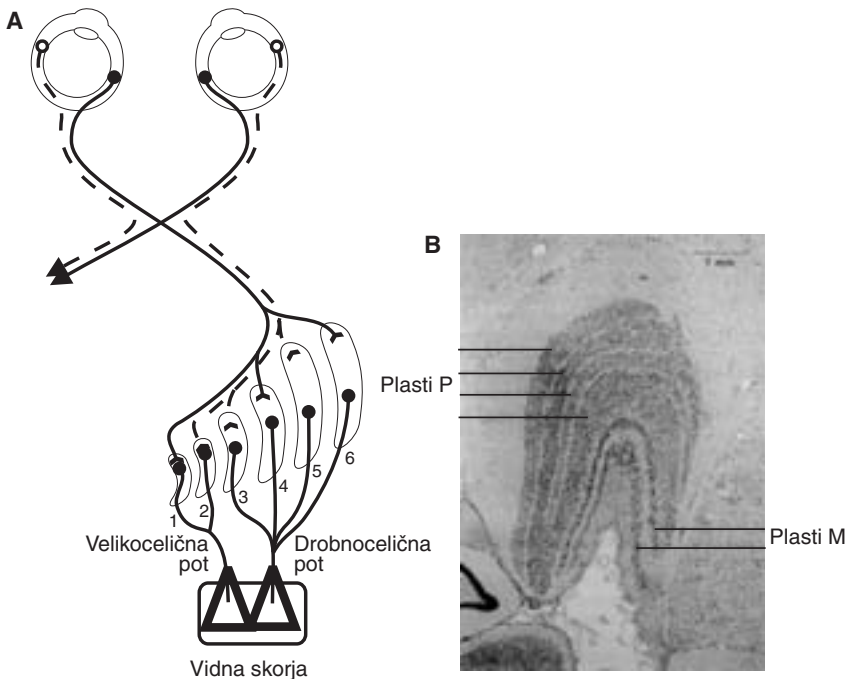
Slika 10. Shema organizacije primarne vidne poti (8).



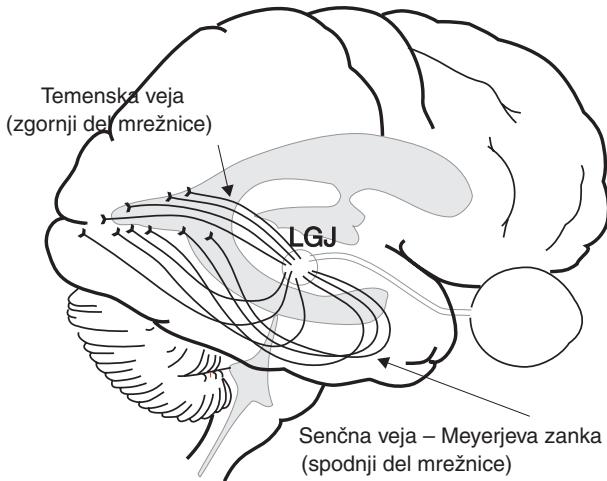
Slika 11. V vidni progi se vlakna zasučejo za 90°. Tako vlakna iz zgornjega dela mrežnice (narisano temnejše) potekajo medialno, vlakna iz spodnjega dela mrežnice (narisano svetlejše) pa potekajo lateralno (4).

V vidni progji so tako združena nekrížajoča se vlakna iz očesa na isti (ipsilateralni) strani in križajoča se vlakna iz očesa nasprotni (kontralateralne) strani. Levo vidno proggo torej sestavljajo vlakna, ki izhajajo iz senčnega dela mrežnice levega očesa in nosnega dela mrežnice desnega očesa. Podobno desno vidno proggo sestavljajo vlakna iz senčnega dela mrežnice desnega očesa in nosnega dela mrežnice levega očesa. Ta razporeditev vlaken omogoča, da vidimo z obema očesoma isto stran vidnega polja. V vidni progji potekajo vlakna, ki izhajajo iz zgornjega dela obeh mrežnic, najprej zgoraj, vlakna, ki izhajajo iz spodnjega dela obeh mrežnic, pa spodaj. Nato se zasučejo za 90 stopinj, tako da vlakna iz zgornjih delov obeh mrežnic potekajo medialno, vlakna iz spodnjih delov obeh mrežnic pa lateralno (slika 11).

Vlakna vidne proge se končajo v talamičnem lateralnem genikulatnem jedru (LGJ), ki ga sestavlja šest slojev različno velikih celic. Povrhnje štiri plasti so zgrajene iz manjših (drobnocelične, parvocelularne ali plasti P), dve globlji pa iz večjih (velikocelične, magnocelularne ali plasti M) celic. Plasti so specifično povezane z vlakni vidnega živca: vlakna iz levega oziroma desnega očesa se končajo ločeno v posameznih plasteh LGJ. V slojih 2, 3 in 5 se končajo vlakna vidne proge iz očesa, ki je na isti strani kot LGJ, v slojih 1, 4 in 6 pa vlakna iz nasprotnega očesa (slika 12).



Slika 12. Podatki iz obeh očesa ostanejo v lateralnem genikulatnem jedru (LGJ) ločeni. V plasteh 2, 3 in 5 se končajo vlakna vidnega živca iz očesa, ki je na isti strani kot LGJ, v plasteh 1, 4 in 6 pa vlakna vidnega živca iz nasprotnega očesa (a: 9, b: 8).



Slika 13. Optična radiacija je najprej razdeljena v dve veji (temenska predstavlja zgornji del mrežnice, senčna spodnjega), nato se vlakna združijo (3).

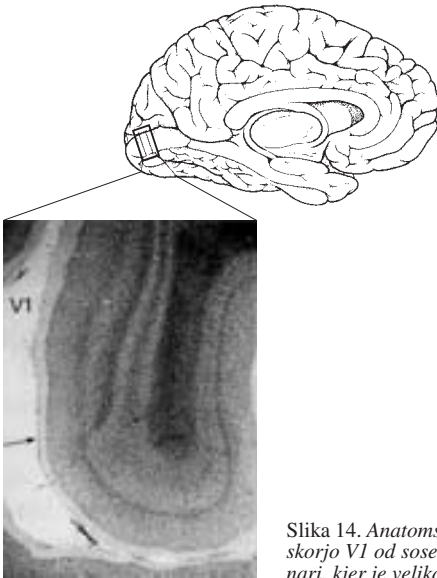
Aksoni celic v LGJ sestavljajo optično radiacijo, ki skozi kapsulo interno (retrolentikularni del) vstopa v možgansko poloblo. Del vlaken, ki predstavlja zgornji del mrežnice, se v obliki pahljače razprostere proti zgornjemu rogu stranskega ventrikla, nato se usmeri v zatilni reženlj (temenska veja). Vlakna iz spodnjega dela mrežnice, imenovana Meyerjeva zanka, potekajo najprej navzpred proti senčnemu režnju, nato pa se prav tako usmerijo v zatilje. Združena vlakna se končajo v primarni vidni skorji, ki leži v zatilnem režnju (slika 13).

Opisana primarna vidna pot, imenovana tudi retino-kortikalna, ni edina vidna pot. Del vlaken vidnega živca se veže še na druge subkortikalne strukture (npr. zgornji kolikel, tektum), ki se tudi povezujejo z vidno skorjo.

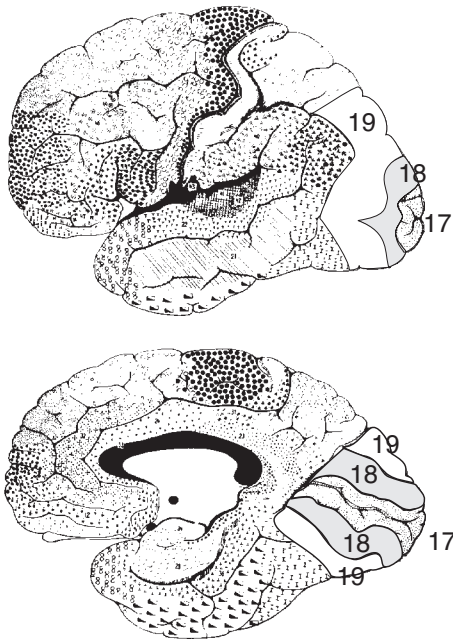
Predstavitev mrežnice na primarni vidni skorji

Za primarno vidno skorjo, imenovano striatna skorja ali po novem V1, je značilna progavost, po kateri se razlikuje od sosednje, ekstrastriatne vidne skorje (slika 14). Sinonim zanjo je področje 17. Tako jo je označil nemški anatom Korbinian Brodmann (1896–1922), ki je dele možganske skorje oštevilčil po vrsti, kot jih je preučeval (slika 15). Ekstrastriatni skorji sta dobili številki 18 in 19 (po novem V2 in V3).

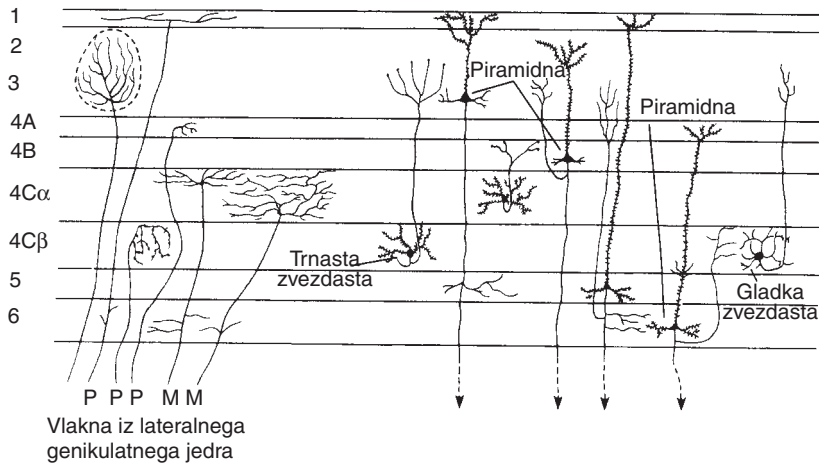
Primarno vidno skorjo sestavlja šest plasti, vzporednih možganski površini (slika 16). Najširša je plast 4 z zvezdastimi celicami. Živčna vlakna iz LGJ se končajo v plasti 4C, sestavljeni iz 4C α in 4C β . V plasti 4C α se končajo aksoni, ki izhajajo iz velikocelične plasti (plasti M) LGJ. V plasti 4C β pa se konča večina aksonov, ki izhajajo iz drobnocelične plasti (plasti P) LGJ, nekaj aksonov se konča tudi v plasteh 4A in 1. Aksoni zvezdastih celic iz plasti 4C α in 4C β se projicirajo v plasti 4B, 3 in 2, ki se povezujejo z vidnima področjema V2 in V3. Iz plasti 5 potekajo aksoni v zgornje kolikle, iz plasti 6 pa v LGJ.



Slika 14. Anatomsko lahko s prostim očesom razlikujemo primarno vidno skorjo VI od sosednje vidne skorje V2 po plasti 4B, imenovani tudi Genari, kjer je velika gostota aksonov in dendritov (8).



Slika 15. Organizacija vidnih področij možganske skorje po Brodmannu. Striatna skorja ali področje 17, ekstrasriatna skorja ali področji 18 in 19 (8).



Slika 16. Shema anatomske organizacije primarne vidne skorje in njenih povezav (9).

Primarna vidna skorja je delno skrita v žlebu (*sulcus calcarinus* ali *fissura calcarina*), delno se razprostira na mediano površino možganske poloble, delno pa je na zatilnem polu možganske skorje (slika 17). Primarna vidna skorja je natančno retinotopično organizirana. Osrednji del mrežnice je predstavljen na zatilnem polu možganske skorje, obrobni deli pa so predstavljeni na mediani površini in v kalkarinem žlebu. Na zgornjem delu kalkarinega žleba je predstavljen zgornji del mrežnice, na spodnjem delu pa spodnji del mrežnice.

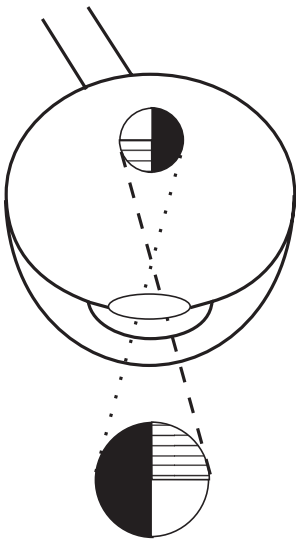


Slika 17. Medialni del primarne vidne poloble (VI) z razprostrtim kalkarinim žlebom. Osrednji del mrežnice je predstavljen na zadajšnjem delu, medtem ko so obrobni deli predstavljeni spredaj (stopinje vidnega polja so označene s črtami) (10).

Že omenjeno načelo konvergentnega povezovanja celic mrežnice je značilno tudi za organizacijo primarne vidne skorje, kjer se osrednji del mrežnice projicira na večjo površino možganske skorje kot njen obrobni del. Tako 10 stopinjam vidnega polja ustreza 50 do 60 % površine primarne vidne skorje.

Izpadi v vidnem polju in lokalizacija okvar

Slika iz okolja je na mrežnici zaradi očesne leče obrnjena. Okolje, ki ga človek zazna, je ponazorjeno z vidnim poljem: zgornji del vidnega polja se projicira na spodnji del mrežnice, spodnji del vidnega polja pa na zgornji del mrežnice. Senčni del vidnega polja se projicira na nosni del mrežnice, nosni del vidnega polja pa na senčni del mrežnice (slika 18).



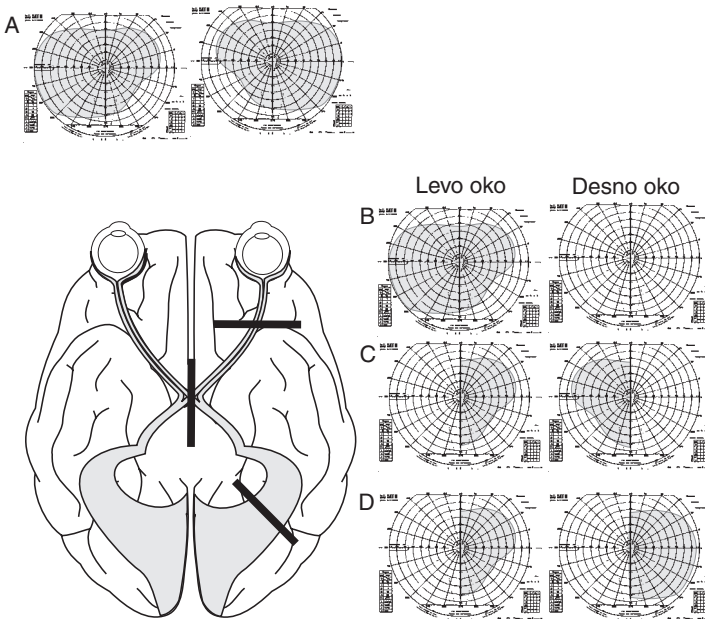
Slika 18. Na mrežnico se projicira obrnjena slika (3).

Če je vidna pot v celoti zdrava, se slika okolja prevede v živčne impulze in končno v vidno zaznavo. Če pa je vidna pot okvarjena, se zaradi specifičnega poteka vlaken okvare izrazijo z značilnimi izpadi v vidnem polju. Pri nevrološki preiskavi jih lahko odkrijemo s konfrontacijskim preizkusom, ki pa je le orientacijski (slika 19). Za natančno ocenjevanje uporabljamo posebno preiskavo, perimetrijo. Po obliki izpadov v vidnem polju je včasih mogoče opredeliti prizadete strukture (slika 20).

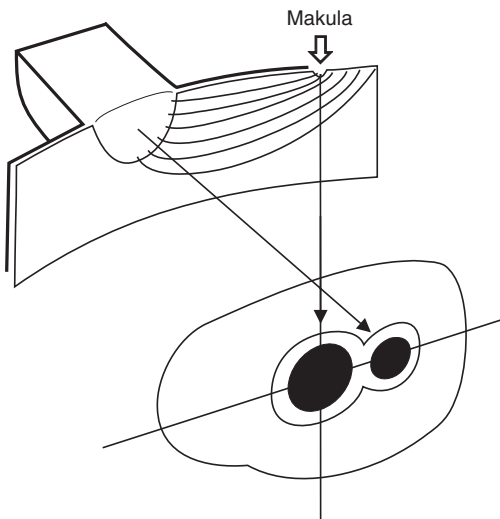
V mrežnici so živčne celice v makuli zelo občutljive za strupe, kot sta alkohol in tobak. Prizadetost živčnih celic v makuli se pokaže kot izpad (skotom), ki zajema osrednji del vidnega polja in sega do slepe pege (centrocekalni skotom). Oblika skotoma odseva okvaro aksonov ganglijskih celic, ki izhajajo iz makularnega dela mrežnice (slika 21).



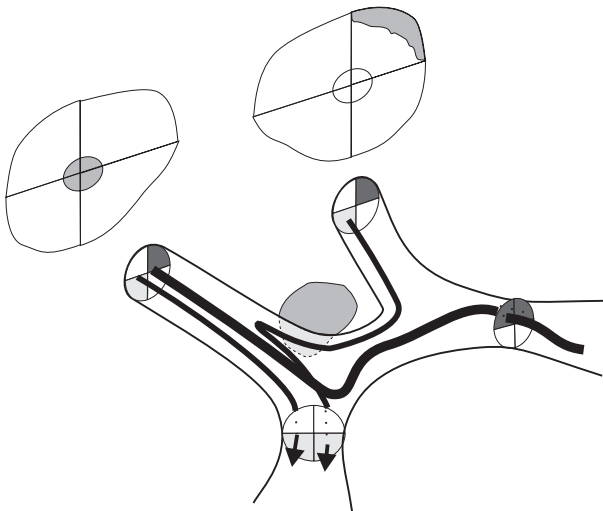
Slika 19. Konfrontacijsko testiranje vidnega polja (4).



Slika 20. Okvare vidne poti, ki se izrazijo z značilnimi izpadi v vidnem polju. A. Normalno vidno polje. B. Popoln izpad vidnega polja na desnem očesu pri okvari vseh vlaken vidnega živca. C. Bitemporalna hemianopsija – izpad senčnih polovic vidnih polj pri okvari križajočih se vlaken v področju hiazme. D. Levostranska homonimna hemianopsija – izpad leve strani vidnega polja pri okvari vlaken desne optične radiacije.



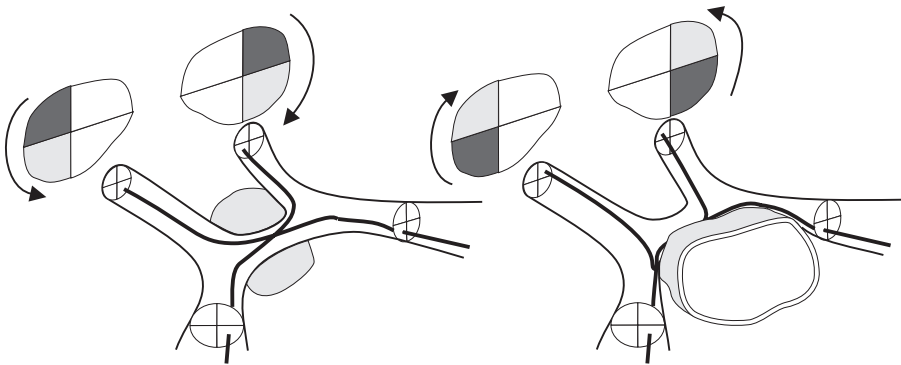
Slika 21. Centrocekalni skotom pri okvari živčnih celic v makuli – izpad, ki zajema osrednji del vidnega polja in sega do slepe pege (4).



Slika 22. Pri okvari levega vidnega živca ob vstopu v hiazmo izpade osrednji del vidnega polja na levem očesu in zgornji del senčnega dela vidnega polja na desnem očesu (4).

Okvara vseh vlaken vidnega živca povzroči slepoto (slika 20). Makularna vlakna v vidnem živcu so zelo občutljiva za vnetja in tumorje. Ker ležijo v sredini vidnega živca, se njihova prizadetost pokaže kot izpad v osrednjem delu vidnega polja (centralni skotom) (slika 21). Okvara vidnega živca ob vstopu v hiazmo se razodeva kot izpad osrednjega dela vidnega polja na prizadeti strani, na drugem očesu pa kot izpad v zgornjem senčnem delu vidnega polja (slika 22). Nitje, ki predstavlja zgornji del senčnega vidnega polja, namreč pri križanju v hiazmi zavije v kratkem loku navzpred v proksimalni del nasprotnega vidnega živca.

Kadar so v področju hiazme prizadeta le križajoča se vlakna, ki izhajajo iz nosnega dela mrežnice, se to pokaže kot izpad senčnih polovic vidnih polj. Izpad je imenovan bitemporalna hemianopsija (slika 20). Tumor, ki raste navzgor iz turškega sedla in pritiska na hiazmo, lahko najprej prizadene vlakna, ki predstavljajo zgornji kvadrant senčnega vidnega polja in so v hiazmi bolj spredaj in spodaj. Posledica okvare vlaken, ki potekajo v hiazmi bolj zadaj in zgoraj, je izpad spodnjega kvadranta senčnega vidnega polja (slika 23).



Slika 23. Če tumor raste navzgor iz turškega sedla, najprej izpade zgornji kvadrant senčnega dela vidnega polja obeh oči. Če tumor pritiska od zadaj, najprej izpade spodnji kvadrant senčnega dela vidnega polja obeh oči (4).

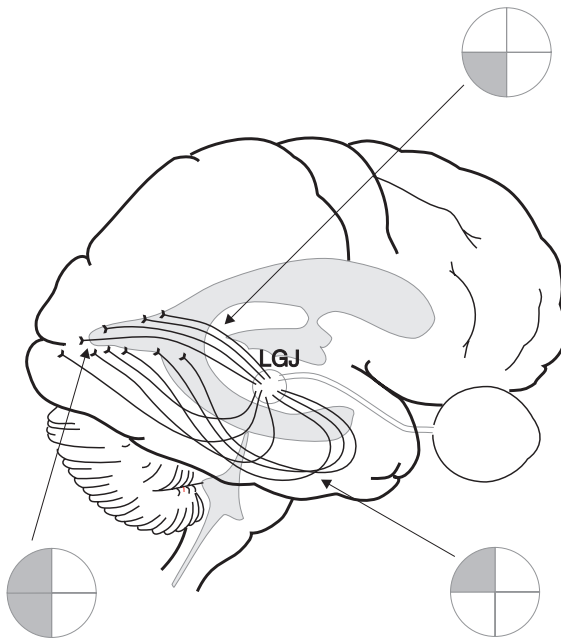
V vidni progji se združijo vlakna iz polovic mrežnice, ki gledajo na desno ali levo stran vidnega polja. Prizadetost teh vlaken se izrazi kot izpad, ki je na obeh očeh na isti strani vidnega polja (desno ali levostranska homonimna hemianopsija). Če so vlakna prizadeta na začetku, ko se zasučejo za 90 stopinj, je izpad nekongruenten (nesimetričen), kar pomeni, da se izpada na vidnem polju desnega in levega očesa po obliki razlikujeta. Okvara v nadaljnjem poteku vlaken vidne proge se pokaže kot kongruenten izpad (v vidnem polju desnega in levega očesa je izpad enak).

Okvare vlaken optične radiacije povzročijo v vidnem polju različne izpade. Če so prizadeta vlakna, ki vodijo v senčni reženj, se okvara pokaže kot homonimen izpad zgornjega dela vidnega polja. Pri prizadetosti vlaken, ki vodijo v temenski (parietalni) reženj, se

okvara pokaže kot homonimen izpad spodnjega vidnega polja. Če pa so prizadeta že združena vlakna optične radiacije, je izpad popolna homonimna hemianopsija (slika 24).

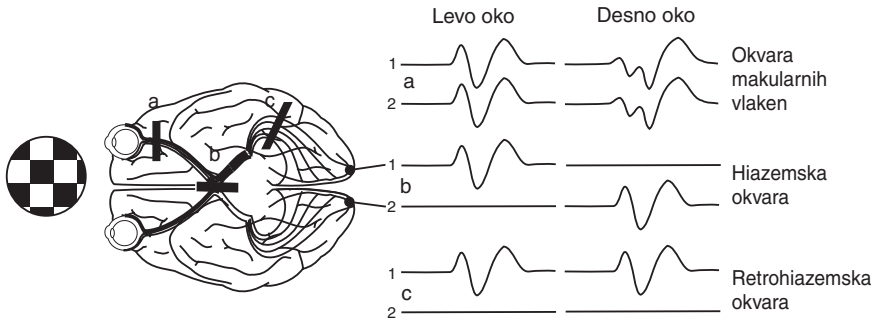
Prizadetost primarne vidne skorje se prav tako pokaže s homonimno hemianopsijo. Če je okvarjen le sprednji del primarne vidne skorje, izpad v vidnem polju ne zajame osrednjega vida. Sprednji del primarne vidne skorje prekrvlja zadajšnja možganska arterija, zadajšnji del pa srednja možganska arterija. Pri okvari zadajšnje možganske arterije je izpad homonimna hemianopsija, ohranjen pa je osrednji del vidnega polja.

Delovanje vidne poti ocenjujemo z vidnimi izvabljenimi odzivi (vidnimi evociranimi potenciali, VEP) (slika 25). Preiskovanec gleda v zaslon s šahovnico, kjer se izmenjujejo svetli in temni kvadrati, VEP pa odjemamo s površine glave s srebrnimi elektrodami, ki so razporejene nad zatilnim predelom možganske skorje. Značilna razporeditev dovodnih (aferentnih) vlaken vidnega sistema, ki se delno križajo v hiazmi, omogoča razlikovanje lege (vidnega živca, hiazme in retrohiazemske vidne poti), pa tudi narave (zmanjšanje sposobnosti prevajanja ali bloka prevajanja) okvare.

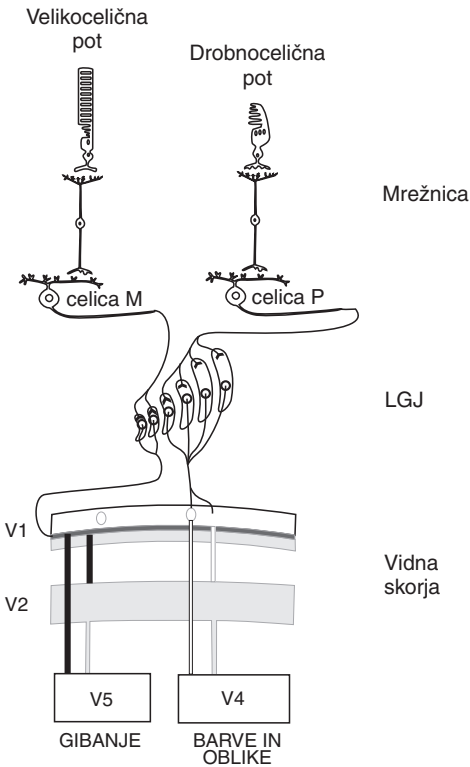


Levostranska homonimna hemianopsija

Slika 24. Okvara vlaken desne optične radiacije, ki gredo v senčni reženji, povzroči levostranski homonimni izpad zgornjega kvadranta. Okvara že združenih vlaken optične radiacije povzroči levostranski homonimni izpad (4).



Slika 25. Shema značilnih nenormalnosti vidnih izvajenih odzivov (VEP) pri različnih okvarah vidne poti. A. Oblika W pri prizadetosti makularnih vlaken v vidnem žilcu. B. Navzkrižna asimetrija pri okvari križajočih se vlaken v hiazmi. C. Nenavzkrižna asimetrija se pokaže pri okvarah vidne proge, optične radiacije in primarne vidne skorje 1, 2 mesta odjemanja (11).



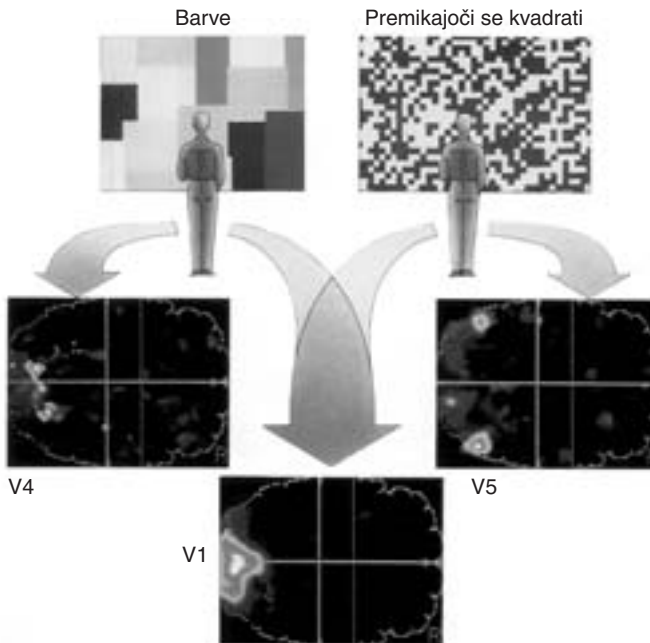
Slika 26. Shema drobnocelične (parvocelularne) in velikocelične (magnocelularne) poti.

Razlikovanje drobnocelične in velikocelične poti

Vidni podatki iz okolja se v vidnem sistemu obdelujejo po vzporednih poteh (slika 26). Drobnocelična pot (pot P ali parvocelularna pot) je specializirana za analizo oblik in barv, velikocelična pot (pot M ali magnocelularna pot) pa za analizo gibanja. V mrežnici, v LGJ in v primarni vidni skorji ostaneta poti ločeni.

Pot P je pomembna za zaznavo barv. Začne se v mrežnici, s čepnicami, nadaljuje z ganglijskimi celicami P, ki jih vzdražijo barve in močni kontrasti. Prenos po njihovih aksonih je počasen, projicirajo pa se v drobnocelične (P) plasti LGJ. Velikocelične (M) plasti LGJ so anatomsko razvrščene v zgornje štiri sloje in jih tvorijo na barvo vzdražljivi manjši nevroni. V primarni vidni skorji (V1) so v slojih 2 in 3 kapljičaste strukture in medkapljična področja (anglosaški literaturi jih imenujemo *blob* in *interblob*). Ime je nastalo, ker so predeli celic, obarvani s citokrom oksidazo, vidni kot kapljice (angl. *blob*). V kapljičastih strukturah se analizirajo barve, v medkapljičnih področjih pa oblike. Pri človeku so kapljičaste strukture že anatomsko dokazane. Primarna vidna skorja je z vidnim področjem V4, ki je središče za zaznavo barve, povezana neposredno ali posredno, prek vidnega področja V2.

Pot M je namenjena zaznavi gibanja. Tudi ta pot se začne v mrežnici, a s paličnicami, ki so aktivne pri majhni osvetljenosti. Ganglijske celice M vzdražijo gibanje in slabi kontrasti.



Slika 27. Pri gledanju barv se aktivirata področji V1 in V4, pri gledanju premikajočega se vzorca pa področji V1 in V5 (8).

Prenos po njihovih aksonih je hiter, projicirajo pa se v spodnja velikocelična (M) sloja LGJ, kjer so celice, občutljive za gibanje. Aksoni plasti M v LGJ se končajo v primarni vidni skorji (V1) v sloju 4C β , ki je neposredno ali posredno (prek vidnega področja V2) povezano z vidnim področjem V5, s središčem za zaznavo gibanja.

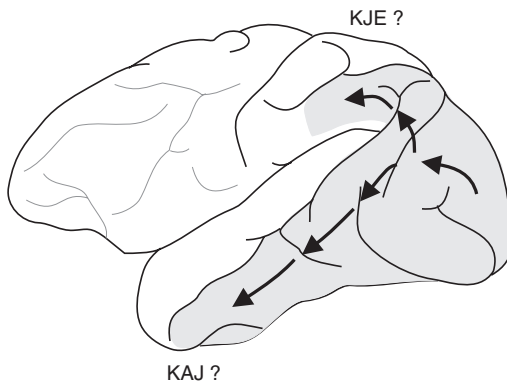
Specializacija vidne skorje za barve in gibanje

Pri človeku so s pozitronsko emisijsko tomografijo (PET) dokazali funkcijsko specializacijo vidnih področij (slika 27). Pri gledanju barvne slike sta aktivni dve možganski področji: primarna vidna skorja in fuziformna vijuga – vidno področje V4. Ko isti človek gleda premikajočo se sliko, je poleg primarne vidne skorje aktiven še predel med zatilnim in senčnim režnjem (stik med predeloma 19 in 37 po Brodmannu), ki ga imenujemo vidno področje V5.

Tudi klinični podatki se ujemajo z novejšimi spoznanji, da je vidno področje V4 na fuziformni vijugi. Človek z okvarjeno fuziformno vijugo izgubi barvni vid, kar je možganska akromatopsija. Če ne zazna premikajočega se dražljaja, ima akinetopsijo. V klinični literaturi so opisali bolnico, ki ni zaznala gibanja (npr. gibanja avtomobila, vedela pa tudi ni, kdaj je skodelica kave polna), PET pa je pokazala okvaro v vidnem področju V5.

Druga področja možganske skorje, pomembna za vid

Pri človeku so v možganski skorji dokazali že 10 za vid pomembnih področij. Iz V1 se vidna področja širijo proti senčnemu in temensnemu režnju (slika 28). Glede na funkcijo razlikujemo zatilno-senčno (okcipito-temporalno) in zatilno-temensko (okcipito-parietalno) pot. Pot, ki se konča v senčnem režnju, je pomembna za prepoznavanje oblik ('pot kaj'), medtem ko je pot, ki se konča v temenskem režnju, pomembna za prostorsko zaznavo ('pot kje'). Klinična opažanja so pokazala, da pri okvarah v spodnjem senčnem režnju bolnik ne prepozna predmetov, lahko tudi ne poznanih obrazov (prozopagnozija).

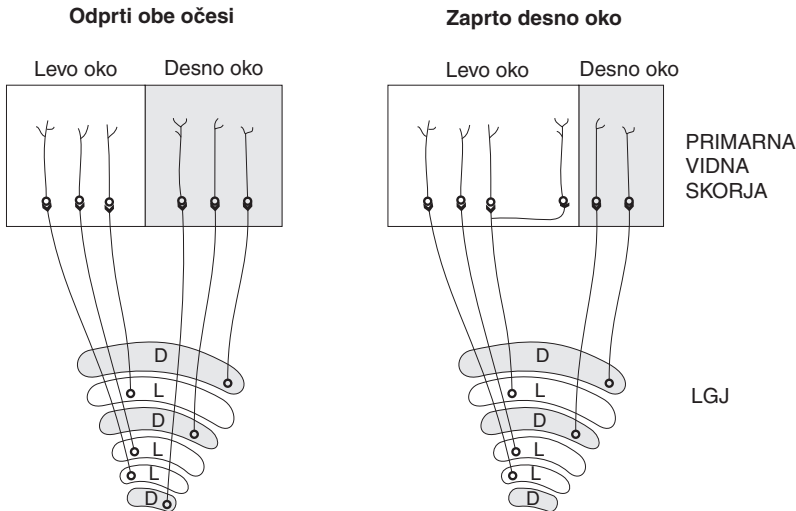


Slika 28. Shema »vidne poti kje«, ki se konča v temenskem režnju, in »vidne poti kaj«, ki se konča v senčnem režnju.

Okvare v temenski skorji so bolj zapletene. Kažejo se s prostorsko neorientiranostjo in z nezmožnostjo zaznavanja pravih razdalj med predmeti.

Odtegnitev svetlobnega dražljaja

Za pravilno delovanje vidne skorje so pomembni vidni signali iz obeh oči. Med razvojem sinaps v primarni vidni skorji tekmujejo za vezavna mesta končiči iz LGJ iz vsakega očesa. V zgodnjem poporodnem obdobju so sinapse desnega in levega očesa mešano razporejene. Postopoma se končiči desnega in levega očesa ločijo v stolpiče. Če enemu očesu odtegnemo svetlobo, mu s tem zmanjšamo tekmovalno sposobnost za vzpostavljanje sinaps v primarni vidni skorji. Drugo oko ima pri vzpostavljanju sinaptičnih stikov prednost, kar povzroči spremembe v funkcijski citoarhitekturi kortikalnih celic. Očesni stolpiči iz normalnega, 'nepokritega' očesa so zato večji (slika 29).



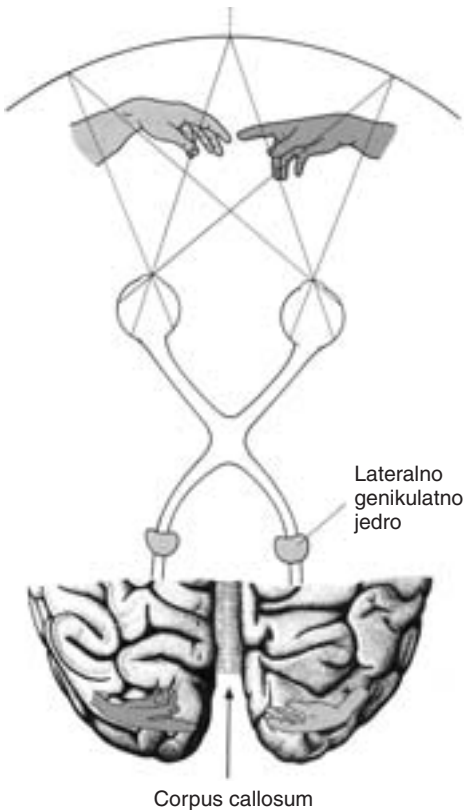
Slika 29. Organizacija očesnih stolpičev, kadar je vid neprizadet in kadar je desno oko prizadeto (9).

Prizadetost vida je odvisna od tega, kdaj je nastala in koliko časa je trajala odtegnitev svetlobnega dražljaja. Odtegnitev v kritičnem obdobju, ko se diferencirajo očesni stolpiči, povzroči slabovidnost. Seveda pa je prizadetost vida še nekoliko reverzibilna, če oko izpostavimo svetlobi še v kritičnem obdobju, nikakor pa ne, če to naredimo, ko je razvoj sinaps zaključen.

Pomen vidnih dražljajev na razvoj sinaps so pokazala opazovanja otrok z odtegnitvijo dražljajev zaradi okvar, kot so prirojene katarakte, prirojeno škiljenje itd. Če zamudimo kritično obdobje, ko se diferencirajo očesno dominantni stolpiči, lahko nastane pomembna izguba vidne ostrine. Kljub odpravljenemu očesnemu problemu ostane vid slab, kar imenujemo slabovidnost ali ambliopija.

Združena slika desnega in levega vidnega polja

V vsako možgansko poloblo prihajajo vidna sporočila iz nasprotne polovice vidnega polja, slika pa ni prekinjena. Podatki o polovicah se povežejo prek komisurnega nitja (*corpus callosum*), povezave med poloblama (slika 30).



Slika 30. Komisurno nitje združuje sliko desnega in levega vidnega polja (8).

Vidni dražljaji se hierarhično in vzporedno analizirajo v več funkcijsko specializiranih središčih – toda kje in kdaj se zavemo, da predmet vidimo? Poskusi in klinične raziskave so pokazali, da je za zavestno zaznavo vidnega dražljaja in za pridobitev znanja o zunanjem svetu potrebna sočasna aktivnost številnih vidnih področij. Če ta pogoj ni izpolnjen, tudi val vznurjenj, ki dospe do specifičnih vidnih področij, ne izzove zavestne vidne zaznave. Znano je, na primer, da nekateri bolniki lahko zaznajo rudimentaren vidni dražljaj v prizadetem delu vidnega polja, vendar se tega ne zavedajo (v anglosaški literaturi je ta fenomen imenovan *blindsight*).

Sklep

Članek je namenjen študentom, ki jih zanima področje »vida«. Mišljen je tudi kot dopolnilo predavanju o vidni poti v okviru izbirnega predmeta nevroanatomije. S člankom želiva spodbuditi interdisciplinarno raziskovanje delovanja vidnega sistema, predvsem seveda v prid bolnikov, ki jim svet vidne zaznave ni dostopen.

Zahvala

Prof. dr. Martinu Janku, doc. dr. Marku Hawlini in prof. dr. Martinu Štruclu se zahvaljujeva za vse kortistne pripombe. Zahvaljujeva se g. Nacetu Zidarju za veliko delo, ki ga je imel s pripravo slik, g. Tonetu Žaklju pa za lektorske in druge pripombe.

Literatura

1. Kolar G, Novak Breclj M. Prikaz očesnih struktur z vrstično elektronsko mikroskopijo. *Zdrav Vestn* 1978; 47: 515–7.
2. Heimer L. *The human brain and spinal cord*. 2nd edition. New York: Springer; 1995.
3. Wilson Pauwels L, Akesson EJ, Stewart PA. Cranial nerves. *Anatomy and clinical comments*. Toronto: B. C. Decker; 1988.
4. Patten J. Neurological differential diagnosis. London: Harold Starkel, New York: Springer, 1978: 11–25.
5. Pearlman AL. Visual system. In: Pearlman AL, Collins RC, editors. *Neurobiology of disease*. New York: Oxford U Pr, 1990. 124–48.
6. Dowling JE. Organization of vertebrate retinas. *Invest Ophthalmol* 1970; 9: 655–80.
7. Steinberg RH. Interactions between the retinal pigment epithelium and the neural retina. *Doc Ophthalmol* 1985; 60: 327–46.
8. Zeki S. *A vision of the brain*. Boston: Blackwell Sci, 1993.
9. Kandel ER, Schwartz JS, Jessell TM. *Essentials of neural science and behavior*. London: Prentice Hall International, 1995.
10. Horton JC, Hoyt WF. The representation of the visual field in human striate cortex. *Arch Ophthalmol* 1991; 109: 816–24.
11. Breclj J. Visual evoked potentials and the localization of visual pathway lesions. *Spektr Augenheilk* 1991; 5: 114–22.
12. Breclj J. Vidni evocirani potenciali in elektrofiziološko ocenjevanje vidne poti. *Med Razgl* 1994; 33: 339–59.
13. Breclj J, Brvar M. Ocenjevanje delovanja mrežnice s fotopično in skotopično elektroretinografijo. *Med Razgl* 1994; 33: 271–87.
14. Hawlina M, Ikeda H. The role of melatonin and dopamine in retinal renewal and degeneration. *Zdrav Vestn* 1993; 62: Suppl. 1: 23–31.
15. Štrucl M. Elektrofiziološke preiskave vidnega sistema. *Med Razgl* 1980; 19: 39–60.
16. Štrucl M. Barvni vid. *Med Razgl* 1987; 26: 527–41.
17. Remington LA. *Clinical anatomy of the visual system*. Boston: Butterworth, 1998.

Prispelo 7. 6. 1999