

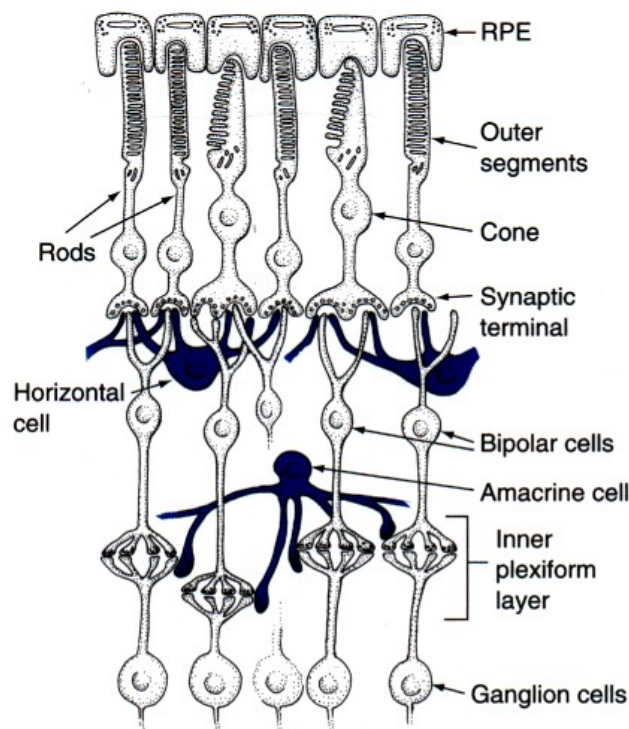
## ZRAK A ZRAKOVÁ DRÁHA

Zrak je u člověka dominantní smysl. Zrakový systém je tvořen i/ sítnicí (retinou), ii/ zrakovými dráhami, které přenáší zrakové informace z retiny do mozkového kmene a kortexu, a iii/ zrakovým kortexem, ve kterém dochází k vlastní analýze zrakových informací.

### SÍTNICE (RETINA)

Retina se vyvíjí z optických váčků diencefala. V retině existují tři typy neuronů, které jsou propojeny sériově (vertikálně): **fotoreceptory, bipolární a gangliové neurony (buňky)**. Další dva typy buněk zabezpečují propojení vedoucí paralelně s povrchem sítnice: **horizontální a amakrinní buňky**. Vertikální spojení sítnice zabezpečují přenos zrakových informací ve formě akčních potenciálů do thalamu a dalších subkortikálních struktur, zatímco horizontální a amakrinní buňky jsou interneurony.

Synapse neuronů sítnice jsou organizovány do vnější a vnitřní plexiformní vrstvy (podrobná stavba vrstev sítnice, viz kurz histologie). Mezi výběžky vysílanými z nožky čípků k tyčinkám navíc existují elektrické synapse.



Obr. XX. Schéma uspořádání vertikálního a horizontálního uspořádání neuronů v sítnici.

Upraveno podle Barra a Kiernana 1983.

## Fotoreceptory

Retina obsahuje dva typy fotoreceptorů (stratum neuroepitheliale), které představují primární smyslové buňky a proto je počítáme jako první neurony v pořadí zrakové dráhy. **Tyčinky**, kterých je asi 100 miliónů, nejsou citlivé na barvu, chybějí ve fovea centralis a jejich funkce se uplatní převážně za šera. **Čípky**, jejichž množství se odhaduje na 7 miliónů jsou citlivé na světlo a tvar, převažují v macula lutea a jsou funkční při dobrém osvětlení. Trichromatická teorie barevného vidění je založena na existenci tří typů čípků pro základní barvy: červenou, zelenou a modrou. Každý typ čípku obsahuje rozdílný typ opsinu, který absorbuje jinou vlnovou délku světelného spektra. Absorpční maxima jsou pro modrou barvu asi 420 nm, pro zelenou 530 nm a pro červenou 560 nm.

Tyčinky a čípky nejsou ve všech místech sítnice zastoupeny rovnoměrně. Jako již bylo uvedeno, čípky převažují v macula lutea. V kruhovém poli okolo macula lutea o průměru asi 1 cm se nachází maximum tyčinek, které obklopují jednotlivé čípky. Periferně od tohoto pole se množství tyčinek výrazně zmenšuje, navíc v nejlaterálnějších oblastech sítnice chybí také čípky, což způsobuje, že lidské oko nemá schopnost registrace barvy na periferii zorného pole.

Rozšířená bazální část tyčinek a čípků (pediculus) slouží k jejich přepojení na bipolární buňky a k napojení horizontálních interneuronů.

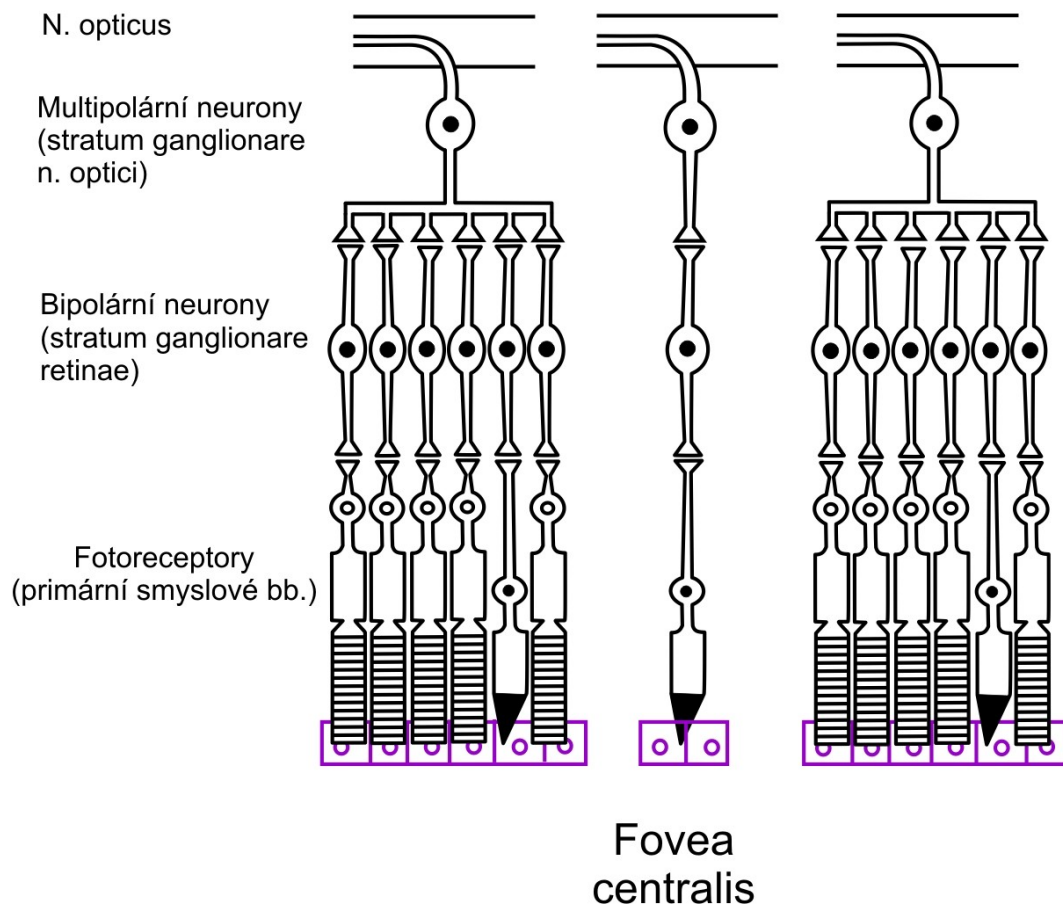
Plocha sítnice je funkčně rozdělena na receptivní pole kruhového tvaru, která mají uvnitř tzv. **receptivní centrum (R-C)** a vnější okruží (**R-periferní pole**) reagující na stejný podnět antagonisticky než receptivní centrum. Podle reakce na světelný podnět lze proto v sítnici všeobecně rozlišit ON-centrum neurony, ve kterých vzniká přírůstek impulsů při stimulaci v R-C a úbytek impulsů při světelném podnětu v R-periferním poli. Systém neuronů, který reaguje obráceně, to znamená, že u nich nastává úbytek impulsů při světelném podnětu v R-C a přírůstek impulsů při stimulaci v R-periferním poli, je označován jako OFF-centrum neurony.

## Bipolární buňky

Těla bipolárních buněk tvoří **stratum ganglionare retina**. Dendrity bipolárních buněk jsou spojeny s bazemi fotoreceptorů; ve fovea centralis je na jednu bipolární buňku napojeno několika fotoreceptorů (čípků), v periferních oblastech retiny to je několik tisíc fotoreceptorů.

V receptivní centrum (R-C) mají bipolární buňky přímé spojení s fotoreceptory, v R-

periferním poli jsou bipolární buňky spojeny s fotoreceptory rovněž přes horizontální buňky.



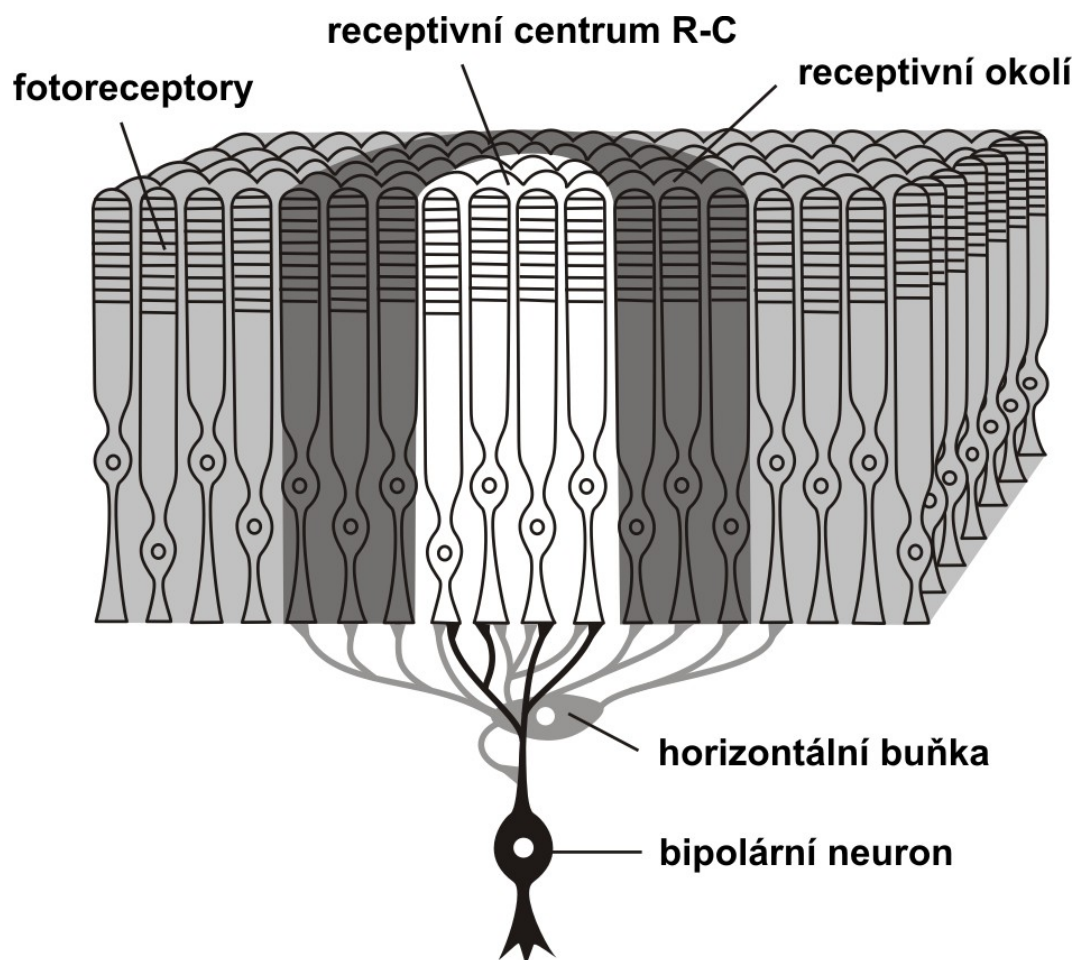
**Obr. XX.** Zjednodušené schéma napojení bipolárních a multipolárních neuronů na receptorové buňky ve fovea centralis a v nasální a temporální retině.

V sítnici existují tři typy bipolárních buněk, jeden typ pro tyčinky a dva typy pro čípky. Bipolární buňky čípků jsou funkčně rozděleny na "zapínací" nebo zkráceně "ON" bipolární buňky a "vypínací", které jsou označovány také "OFF" bipolární buňky.

**Bipolární buňky čípků typu "ON" (BČON)** jsou depolarizovány čípkou v R-C, na které dopadá světlo, a jsou inhibovány transmitterem, který uvolňují čípky R-C ve tmě. Tento typ bipolárních buněk je napojen na gangliové buňky stejného funkčního typu, gangliové buňky "ON" přes "ON" synaptické centrum lokalizované uvnitř vnitřní plexiformní vrstvy. Dendrity bipolárních buněk tohoto typu jsou uloženy v invaginacích pedikulu čípků, kde tvoří centrální strukturu v tzv. synaptické triádě. Zbývající dva laterální elementy triády jsou dendrity horizontálních buněk (H).

**Bipolární buňky čípků typu "OFF" (BČOFF)** jsou ovlivněny čípkou opačným způsobem než bylo popsáno u předchozího typu. Typ "OFF" je světlem, které dopadá na čípky v R-C inhibován, zatímco ve tmě dochází k jejich depolarizaci. Dendrity tohoto typu bipolárních buněk naléhají na výběžky nožek čípků, zatímco axony jsou napojeny na gangliové neurony typu "OFF". Odpovídající synaptické centrum "OFF" se nachází ve vnitřní plexiformní vrstvě.

**Bipolární buňky tyčinek (BT)** jsou všechny hyperpolarizovány při dopadu světla, takže aktivují gangliové neurony jak typu ON, tak i OFF. Tato aktivace gangliových neuronů se však děje nepřímo přes amakrinní buňky tyčinek (AT).



**Obr. XX.** Schématické uspořádání spojení bipolárního neuronu a horizontální buňky v R-C a v receptivním okolí.

### Horizontální buňky

Horizontální buňky (H) mají své dendrity v kontaktu s tyčinkami nebo čípkou. Dendritické větve horizontálních buněk se chovají jako axony a vytvářejí inhibiční kontakty s bipolárními buňkami.

Horizontální buňky mají specifickou funkci ve spojení vzdálenějších receptorových buněk s buňkami bipolárními. Modulace signálů přes horizontální buňky umožňuje jednotlivým gangliovým buňkám získat další komplexnější světelné informace. Děje se tak například při odpovědi na přímé světlo, které dopadá na R-C. Výsledný signál z receptivního pole je inhibován dopadem světla na R-periferní pole. Tímto mechanismem, který je označován jako "antagonismus centra a okolí", je řízeno zvýšení kontrastu přijatého obrazu. Jak již bylo uvedeno dříve, má retina obratlovců dva paralelní systémy fungující na principu "antagonismus centra a okolí", a to centrum "ON" a centrum "OFF".

### **Amakrinní buňky**

Amakrinní buňky (A) nemají typické axony a jejich dendrity jsou v kontaktu s bipolárními buňkami a gangliovými buňkami. Amakrinní buňky jsou vlastně lokálními interneurony ve vnitřní plexiformní vrstvě sítnice, které zprostředkují interakce mezi "ON" a "OFF" synaptickými centry. Tyčinky mají své specifické amakrinní buňky (AT), které zabezpečují přenos impulsů na gangliové buňky. Funkce amakrinních buněk je spojena se zvýšením kontrastu a s detekcí pohybu.

Obecně lze říci, že horizontální a amakrinní buňky jsou interneurony sítnice, které se podílejí při intraretinálním zpracování zrakových informací na základě modulace aktivity bipolárních a gangliových buněk.

### **Gangliové buňky**

Těla gangliových buněk tvoří **stratum ganglionare nervi optici**. Gangliové buňky jsou svými dendrity napojeny buď na ON- nebo OFF-synaptická centra. **Gangliové buňky funkčního typu "ON" (GBON)** jsou excitovány paprskem světla, který dopadá na R-C a jsou inhibovány světlem, které dopadá na R-periferní pole. Tato inhibice je zprostředkována přes horizontální buňky. Obráceným způsobem reagují gangliové buňky funkčního typu "OFF" (GBOFF).

Mimo uvedeného funkčního rozlišení gangliových buněk podle uložení jejich dendritů v synaptických centrech, existuje jejich další klasifikace podle morfologických a funkčních kritérií.

**Malé gangliové (parvocelulární) buňky** jsou označovány také jako P-gangliové buňky (GBP). Tento typ gangliových buněk v sítnici převažuje (80%), mají malé receptivní pole a

vedou odděleně barevné informace ze tří typů čípků lokalizovaných ve fovea centralis. Jejich axony končí v parvocelulární části ncl. corporis geniculati lateralis. P-gangliové buňky slouží k paralelnímu vedení informací pro barvy, formy a detaily obrazu (jeho ostrost).

**Velké gangliové (magnocelulární) buňky**, označované jako M-gangliové buňky (GBM), zahrnují přibližně 10% gangliových buněk, nerozeznávají přesně signály ze tří typů čípků a nejsou proto ve službách přenosu barevných informací. Na sítnici mají velká receptivní pole a jsou schopny rychle vést potenciály z oblastí retiny mimo fovea centralis. Axony těchto gangliových buněk se napojují na magnocelulární složku ncl. corporis geniculati lateralis. Magnocelulární gangliové buňky vedou informace o pohybu.

Kromě uvedených typů existuje další typ gangliových buněk, tzv. **W-gangliové buňky** (koniocelulární), která mají těla rozmanité velikosti a jejich axony kromě ncl. corporis geniculati lateralis projikují informace do dalších subkortikálních struktur (tekta, hypothalamu).

## **Spoje neuronů sítnice**

Zapojení jednotlivých typů neuronů v sítnici (**obr.** ) má velký význam pro zpracování zrakových signálů. Přímý směr propojení v ose: receptorová - bipolární - gangliová buňka slouží pro přenos zrakových informací k vyšším strukturám CNS. Jednotlivé komponenty zrakové informace jsou však vedeny paralelními cestami odděleně (viz dále). Ze srovnání počtu receptorových buněk (více než 100 mil.) s počtem gangliových buněk (asi 1 mil.) jasně vyplývá konvergence zrakových signálů.

Kromě vedení informací sériově zapojenými neurony, je část signálů rozváděna rovnoběžně s povrchem sítnice prostřednictvím horizontálních a amakrinních buněk.

## **ZRAKOVÉ DRÁHY**

Zrakové dráhy představují spojení sítnice pomocí dalších neuronů v určitém pořadí se subkortikálními strukturami a zrakovým kortexem. První tři neurony jsou totožné pro všechny zrakové dráhy: **první neurony v pořadí - fotoreceptory, druhé neurony v pořadí - bipolární neurony a třetí neurony v pořadí - gangliové neurony retiny.**

Axony gangliových buněk retiny tvoří nervus opticus, za chiasma opticum je svazek těchto axonů označena jako tractus opticus. Nervová vlákna z nazální hemiretiny po překřížení v

chiasma opticum vstupují do kontralaterálního tractus opticus; z temporální hemiretiny zůstávají nezkřížená a vstupují do ipsilaterálního tractus opticus. Axony gangliových neuronů, které vedou informace z makuly, jsou rozděleny jak kontralaterálně, tak ipsilaterálně. Tractus opticus se dělí na radix medialis a lateralis.

**Radix medialis tr. optici** obsahuje asi 10% axonů gangliových neuronů přivádějící zrakové informace do podkorových struktur, kde neslouží pro analýzu jejich kvality. Zrakové informace jsou převáděny:

- do tekta mesencefala - tr. retino-tectalis (projekce do ncl. colliculi sup. a ncl. pretectalis) pro optické reflexy (viz pupilární reflexy), akomodaci, zaměření a sledování pohybu
- do hypothalamu - tr. retino-hypothalamicus (projekce hlavně do ncl. suprachiasmaticus), tyto spoje slouží pro ovlivnění některých vegetativních reflexů a řízení cirkadiálních rytmů, tzv. heliotroponí stimulační systém
- do pulvinar thalami pro koordinaci zrakových vjemu se somatosenzitivními informacemi

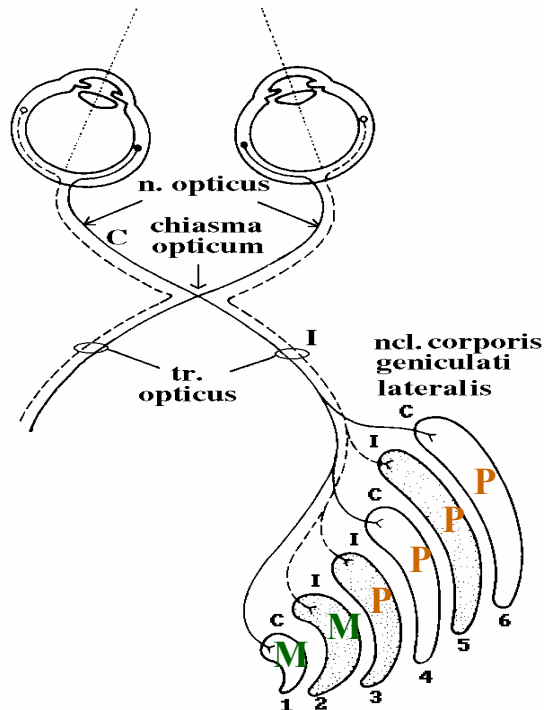
**Radix lateralis tr. optici** je tvořen zbývajícím množstvím axonů gangliových neuronů retiny, které končí na neuronech ncl. corporis geniculati lateralis (**neurony IV. v pořadí zrakové dráhy**). Axony neuronů tohoto jádra projikují informace do primárního zrakového kortexu V1 (area 17 podél sulcus calcarinus) a tvoří úsek hlavní zrakové dráhy tr. geniculo-corticalis. Celou dráhu pro vnímání světelných stimulů lze popsat jako tr. retino-geniculo-corticalis.

### **Nucleus corporis geniculati lateralis**

Neurony tohoto jádra, čtvrté v pořadí zrakové dráhy, jsou u primátů organizovány do 6 vrstev, mezi nimiž jsou uloženy vrstvy axonů a dendritů. Tři vrstvy neuronů přijímají nezkřížené a tři zkřížené axony. Vrstvy neuronů jsou číslovány od 1 (nejventrálnější vrstva) do 6 (nejdorzálnější vrstva). Dvě nejhlubší vrstvy (1-2; jedna zkřížená a jedna nezkřížená) jsou označovány jako magnocelulární, protože přijímají axony z magnocelulárních (M) gangliových neuronů retiny, které mají velká receptivní pole, registrují pohyb, ale nereagují na barvy. Zbývající čtyři vrstvy (3 - 6) jsou označovány jako parvocelulární, protože na nich končí axony parvocelulárních (P) gangliových neuronů retiny, které vedou informace o tvarových detailech a barvě.

Projekce z jednotlivých oblastí retiny na vrstvy neuronů v ncl. corporis geniculati lat. je vedena odděleně a v přesném uspořádání (retinotopie). Z temporální hemiretiny je projekce na

vrstvy 2, 3 a 5, zatímco axony vedoucí informace z nazální hemiretiny končí na vrstvách 1, 4 a 6.



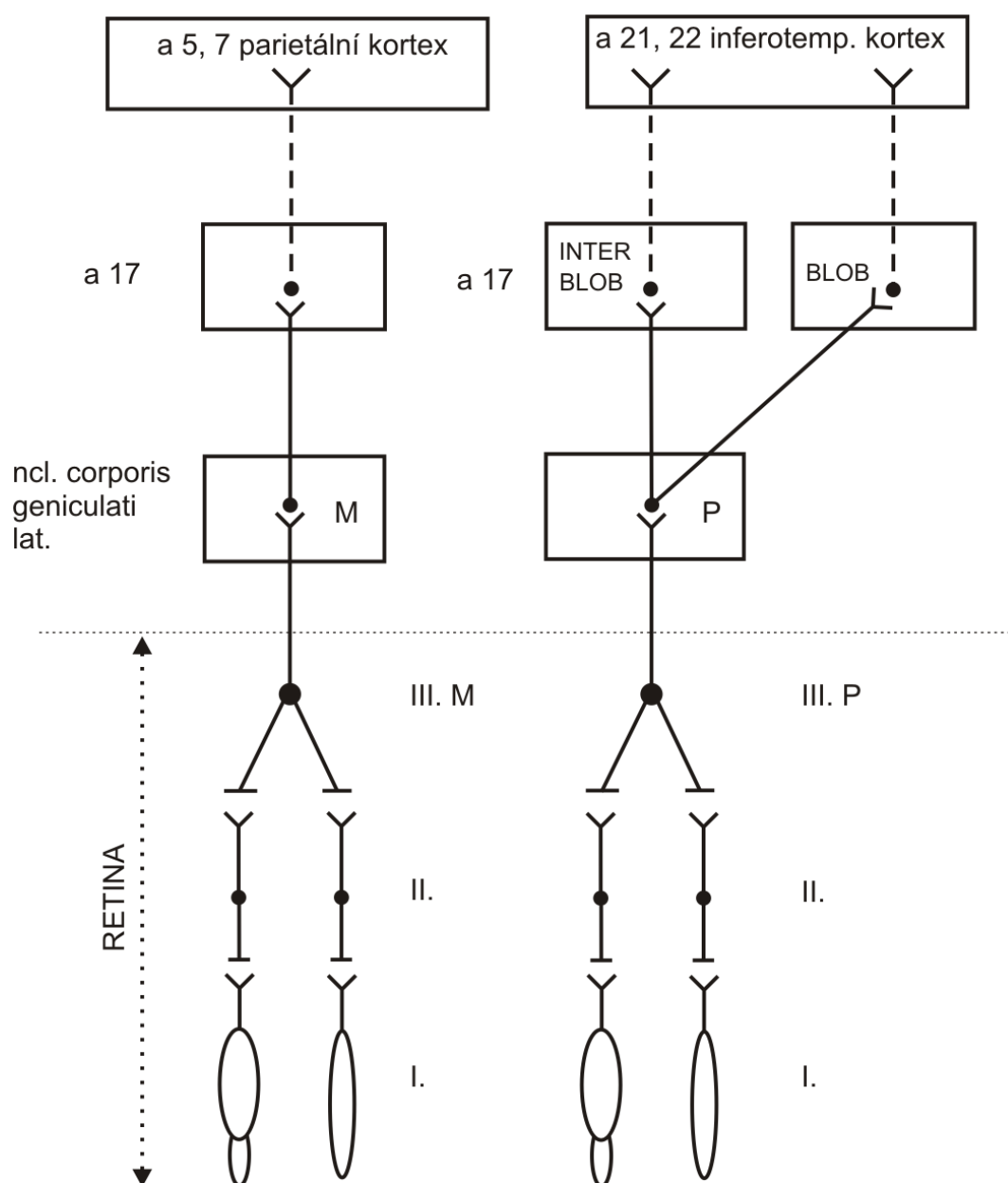
**Obr. XX.** Schéma organizace šedé hmoty v ncl. corporis geniculati lateralis.

Neurony ncl. corporis geniculati lateralis vydávají axony (tr. geniculocorticalis), které tvoří **radiatio optica** v sestavě **capsula interna**.

## **ZRAKOVÁ KŮRA**

Primární zraková kůra (V1, area 17), organizována do šesti vrstev typických pro neokortex, je uložena podél sulcus calcarinus na mediální ploše okcipitálního laloku. Axony neuronů ncl. corporis geniculati lateralis terminují hlavně na lamina IV odkud jsou informace přepojovány do dalších vrstev kůry. Hlavní projekce z lamina IV směřuje do lamina II a III a běží odděleně pro magnocelulární a parvocelulární systém. Z lamina V existuje projekce do ncl. colliculi superioris a z lamina VI zpět do ncl. corporis geniculati lateralis. Podle množství synapsí je zpětná projekce z primární zrakové kůry do ncl. corporis geniculati lateralis dokonce mohutnější než terminace axonů gangliových buněk sítnice, což ilustruje význam kortikální kontroly nad kvalitou a kvantitou přijímaných zrakových informací.

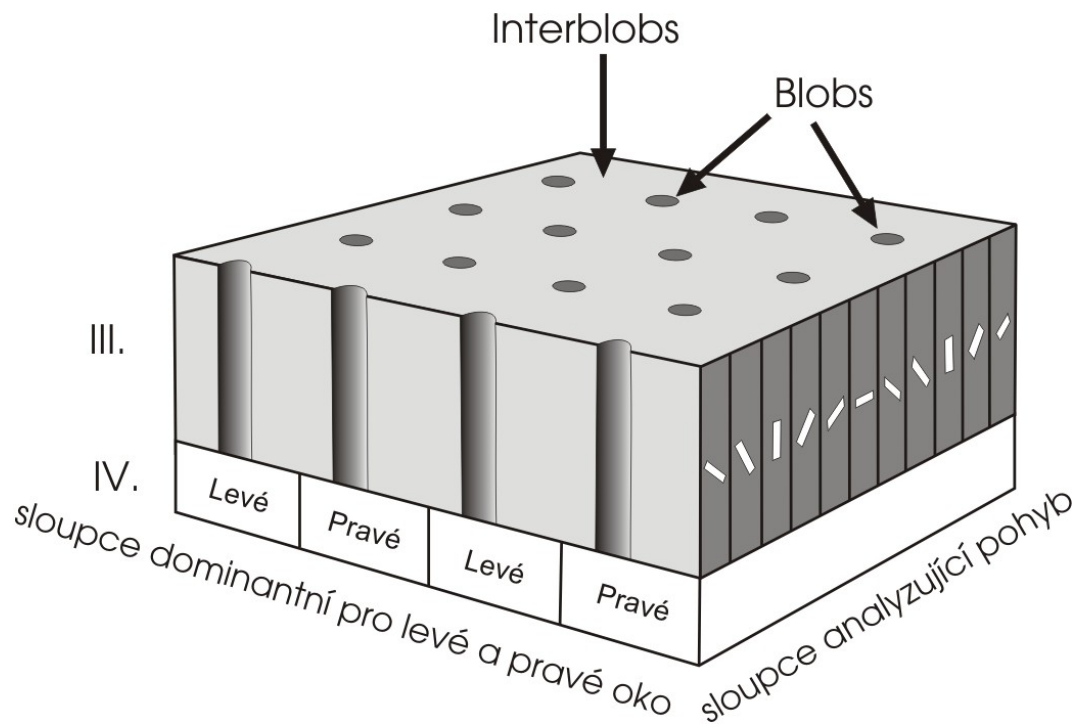




**Obr. XX.** Jednoduché schéma pořadí neuronů a jejich spojení ve zrakové dráze.

Primární zrakovou kůru lze rozdělit na tři základní systémy, které odděleně zpracovávají jednotlivé komponenty zrakových informací. První systém tvoří kortikální sloupce, které jsou dominantní pro příjem informací z levého a pravého oka. Uspořádání zrakových **kortikálních sloupců dominantních pro pravé a levé oko** v lamina IV primární zrakové kůry (**obr.** ) zabezpečuje binokulární vidění, které je základem hloubkového (prostorového) vidění.

Jiné vertikální sloupce tvoří neurony, které analyzují zrakové informace z identických míst retiny se stejnou osou orientace (obr. ), což je základem pro vnímání pohybu.



Obr. XX. Schéma ilustrující organizaci primárního zrakového kortexu.

Lamina II a III primární zrakové kůry obsahuje neurony organizované do sloupců, které na plošných řezech zaujímají nepravidelné plošky označované jako "blobs". Neurony organizované do "blobs" slouží pro zpracování informací o barvách. Neurony nacházející se mezi oblastmi "blobs" jsou označovány jako "interblobs" zpracovávají zrakové informace o tvaru.

### **Projekce zrakového pole do primárního zrakového kortexu**

Sítnice každého oka je rozdělena pomyslnou vertikální čarou vedenou přes macula lutea na temporální (laterální) a nazální (mediální) hemiretinu. Každá hemiretina je rozdělena horizontálou na horní a dolní kvadrant. Na sítnici lze dále rozlišit tři koncentrická kruhová pole zahrnující malou oblast makuly, pericentrální (paramakulární) oblast a periferní (monokulární) oblast.

Obraz zachycený sítnicí je převrácený jak ve směru nahoru-dolů (vzhůru nohama), tak i stranově převrácený (záměna levá-pravá strana). Temporální zrakové pole se promítá na nazální hemiretinu, zatímco nazální zrakové pole na temporální hemiretinu. Větší část

zrakového pole je registrována oběma očima (pole binokulárního vidění), zatímco okrajové oblasti zrakového pole (pole monokulárního vidění) jsou v klidu zachycena pouze jedním okem.

Podobným způsobem jako sítnici lze rozdělit zrakové pole. Jednotlivé segmenty zrakového pole mají jasně vymezenou projekci do primární zrakové kůry (**Obr..B**). Každá polovina zrakového pole má odpovídající oblast primární zrakové kůry v kontralaterální hemisféře. Horní segmenty zrakového pole mají projekci do oblastí kůry, která je lokalizována pod sulcus calcarinus, zatímco pro dolní segmenty zrakového pole jsou odpovídající kortikální oblasti nad sulcus calcarinus. Významné je, že kůra pro fovea centralis a centrální segmenty zrakového pole je mnohem větší než kůra pro periferní segmenty zrakového pole, přestože při srovnání plochy centrálních a periferních segmentů zrakového pole je tomu naopak.

## **Asociační zraková kůra**

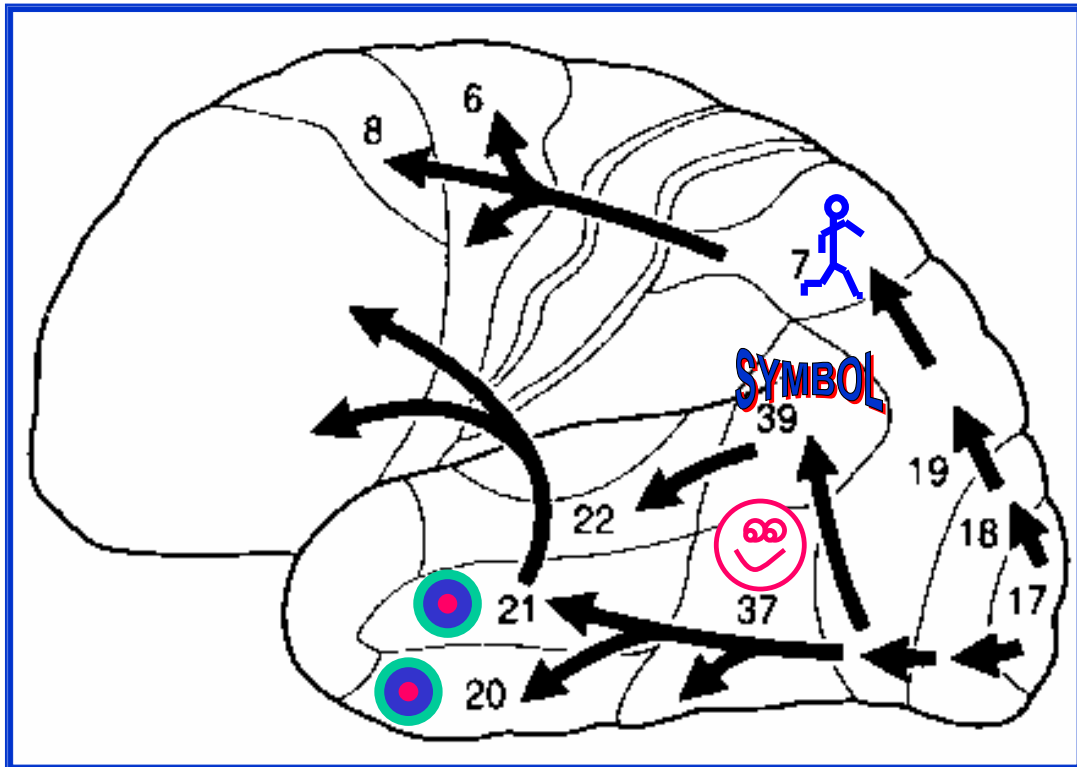
Jak již bylo naznačeno dříve, jsou zrakové informace o pohybu, formě a barvě obrazu vedeny třemi paralelními cestami. Ke konečnému zrakovému vnímání (percepci) dochází v dalších kortikálních oblastech.

Asociační oblasti zrakové kůry zahrnují area 18 (V2, V3), area 19 (V4,V5) a další kortex. Area 18 a 19 dostává aferentaci převážně z primární zrakové kůry (a17). Z asociačních oblastí zrakové kůry (a 18, 19) se informace pro další zpracování šíří hlavně **okcipitoparietální a okcipitotemporální cestou**.

**Okcipitoparietální cesta** vede do zadní parietální kůry (area 7a, 5a). V těchto kortikálních oblastech dochází ke vnímání pohybu a prostoru (stereopsie), souhrnně vnímání polohy objektu.

**Okcipitotemporální cestou** jsou informace vedeny do inferotemporální kůry (area 20, 21), kde dochází k analýze formy a barvy vnímaného obrazu. Z tohoto pohledu je inferotemporální kortex považován za nejvyšší zrakové pole, kde dochází k identifikaci objektů na základě jejich vzhledu, to znamená analýzou jejich tvaru, velikosti, kontrastu a barvy.

Z klinických poznatků navíc vyplývá, že zadní inferotemporální kortex (area 37) je funkčně zapojen do rozpoznávání osob podle obličeje. Další projekce do gyrus angularis (area 39) je spojena s identifikací symbolů. Tyto příklady nám ilustrují složitost zrakového vnímání okolního světa.



Obr. XX. Schématické znázornění analýzy zrakových informací v asociačním kortexu.