

Fiziologija oka i fototransdukcije

Najjednostavniji oblik osjetljivosti na svjetlost je **fotosenzitivnost**, odnosno sposobnost zapažanja razlika u intenzitetu difuznog svjetla. Tu sposobnost imaju već i jednostanične životinje i biljke, a na njoj se temelje i dnevni ritmovi aktivnosti većine životinja. No, složeniji organizmi su sposobni posebnim osjetilom zapaziti i brže i prostorno dobro ograničene promjene intenziteta svjetla, a tu sposobnost opisujemo kao **osjet vida**.

Vidni osjetilni organ (*organum visus*) je oko, a sastoji se od očne jabučice (*bulbus oculi*), vidnog živca (*nervus opticus*), vanjskih mišića što pokreću očnu jabučicu, zaštitnih vjeđa (*palpebrae*) i spojnice (*conjunctiva*) te suznog aparata (*glandula lacrimalis, canaliculi lacrimales, saccus lacrimalis i ductus nasolacrimalis*).

Oko služi stvaranju slike neke pojedinosti iz okolnog svijeta na mrežnici, unutarnjoj očnoj ovojnici u kojoj su osjetne vidne stanice (fotoreceptori). Skup svjetlosnih zraka koje u oko ulaze kao "slika" vanjskog svijeta i pretvaraju se u percepciju u našoj svijesti pogodno je zamisliti kao skup informacija čiji put od svijeta do svijesti ima tri odsjeka:

- 1) put svjetlosnih zraka od ulaska u oko do mrežnice, kroz optičke medije oka;
- 2) pretvaranje svjetlosne energije u bioelektrične promjene membrane fotoreceptora i osjetnih neurona mrežnice (fototransdukcija);

- 3) vođenje "vidnih" akcijskih potencijala duž aksona vidnog živca do vidnih područja talamusa i moždane kore.

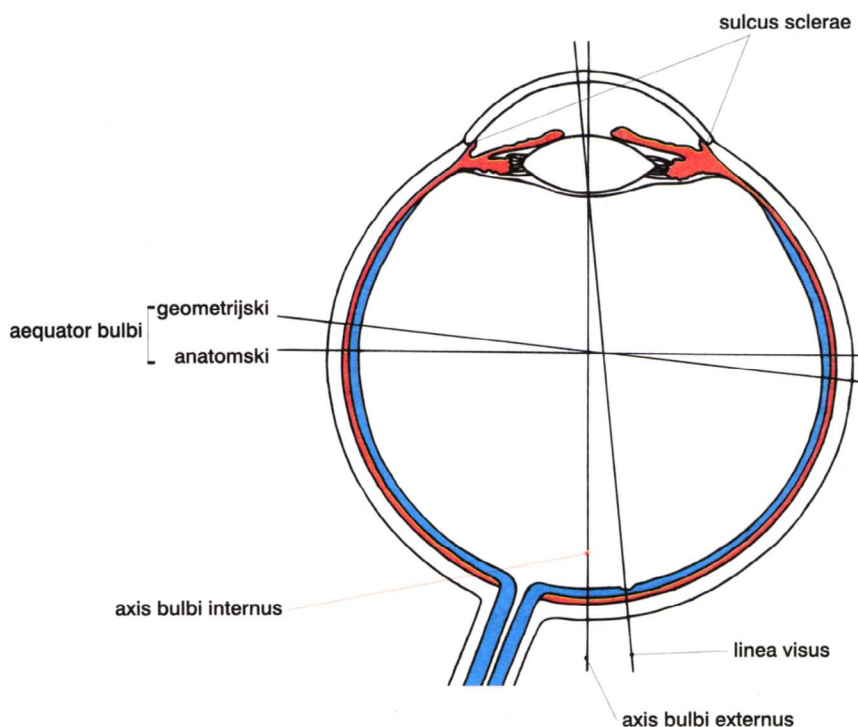
Proce stvaranja slike predmeta opažanja na mrežnici sličan je procesu stvaranja takve slike u fotografskom aparatu. Stoga se u fiziološkoj optici (u didaktičke svrhe) često mrežnicu uspoređuje s fotografskim filmom, zjenicu s otvorom fotografskog aparata, šarenicu sa zaslonom (dijafragmom, "blendom"), a očnu leću s lećama fotoaparata.

Stijenku očne jabučice oblikuju tri očne ovojnice, a njezinu nutrinu ispunjavaju staklasto tijelo, leća i očna vodica

Stijenku očne jabučice (*bulbus oculi*) izgrađuju tri očne ovojnice:

- 1) Vanjska očna ovojnica (*tunica fibrosa bulbi*), sastavljena od rožnice (*cornea*) i bjeloočnice (*sclera*).
- 2) Srednja očna ovojnica (*tunica vasculosa bulbi = uvea*), sastavljena od tri dijela: žilnice (*choroidea*), zrakastog tijela (*corpus ciliare*) i šarenice (*iris*).
- 3) Unutarnja očna ovojnica (*tunica interna bulbi, tunica sensoria bulbi*), tj. mrežnica (*retina*).

Nutrinu očne jabučice ispunjavaju **tri prozorna optička medija**, kroz koje zrake svjetlosti prolaze (i nekoliko se puta



Slika 27-1. Stijenka očne jabučice sastoji se od vanjske (bijelo), srednje (crveno) i unutarnje (plavo) očne ovojnice, a njezinu nutrinu ispunjavaju očna vodica, leća i staklasto tijelo. Vanjsku ovojnicu čine bjeloočnica (*sclera*) i rožnica (*cornea*), unutarnja ovojnica je mrežnica (*retina*), a srednju ovojnicu čine žilnica (*choroidea*), zrakasto tijelo (*corpus ciliare*) i šarenica (*iris*). Očna jabučica ima anatomski i geometrijski ekvator, te anatomsku (optičku) os (*axis bulbi externus et internus*) i funkcionalnu os, tj. »crtu vida« (*linea visus*) što na mrežnici prolazi kroz mjesto najoštrijeg vida (*fovea centralis*). Uočite da je prikazano desno oko, te da se izlazište vidnog živca (*papilla nervi optici, discus opticus* = slijepa pjega) nalazi medijalno (nazalno, prema nosu) od anatomске osi, dok se žuta pjega (*macula lutea*, a u njoj *fovea centralis*) nalazi lateralno (temporalno, prema sljepoočnici) od nje.

prelamaju) na putu do mrežnice:

- 1) Očna vodica (*humor aquosus*) što ispunjava prednju (*camera anterior bulbi*) i stražnju očnu sobicu (*camera posterior bulbi*) – očne sobice povezuje zjenica (*pupilla*).
- 2) Leća (*lens crystallina*), smještena između zjenice i staklastog tijela.
- 3) Staklasto tijelo (*corpus vitreum*) što ispunjava “staklastu” očnu sobicu (*camera vitrea bulbi*), a sastoji se od bistre vodenasto-hladetinate tvari (*humor vitreus*).

Očna jabučica je teška 7-8 grama; njezin je promjer otprilike 24 mm, a obujam 6,5 cm³. U očnoj šupljini (*orbita*), stražnje dvije trećine očne jabučice počivaju u jastučiću masnog tkiva (*corpus adiposum orbitae*), od kojeg očnu jabučicu odvaja fina čahura vezivnog tkiva (*vagina bulbi*, Tenonova čahura). Očna jabučica ima prednji i stražnji pol (*polus anterior*, *polus posterior*), ekvator (ravnina ekvatora okomita je na os jabučice) i meridijane (sežu od pola do pola). Ekvator očnu jabučicu dijeli na prednju i stražnju polovicu, okomiti i vodoravni meridijani dijele očnu jabučicu (pa tako i mrežnicu) na četiri četvrtine (kvadranta): gornju i donju lateralnu (sljepoočnu) četvrtinu (= gornji i donji temporalni kvadrant) te gornju i donju medijalnu (nosnu) četvrtinu (= gornji i donji nazalni kvadrant). Izlazište vidnog živca smješteno je 3-4 mm nazalno od stražnjeg pola.

Geometrijska (optička) os očne jabučice (*axis bulbi*, *axis opticus*) je pravac što prolazi kroz oba pola očne jabučice i kroz žarišta optičkih medija oka. No, funkcionalno je najbitnija vidna os, tj. crta vida (*linea visus*) – pravac što prolazi kroz žarišta optičkih medija i na mrežnici kroz mjesto najoštrijeg vida (*fovea centralis*). Ta je os u odnosu na optičku os otklonjena 4-7° prema lateralno i otprilike 3°5' nadalje (sl. 27-1).

Bjeloočnica i rožnica oblikuju vanjsku očnu ovojnica

Vanjska očna ovojnica sastoji se od prozirne rožnice (*cornea*) i neprozirne bjeloočnice (*sclera*). **Bjeloočnica** je čvrsta

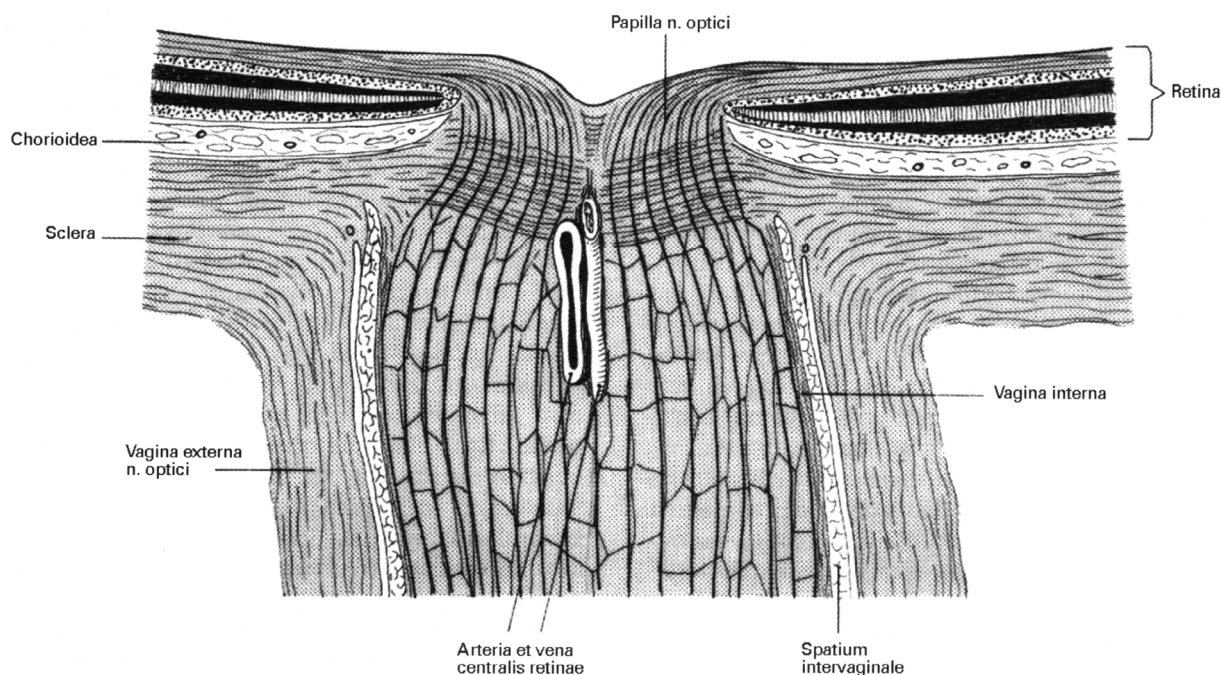
vezivna ovojnica što obuhvaća stražnje 4/5 očne jabučice. Najtanja je na ekvatoru (0,4 mm) a najdeblja u stražnjem dijelu (1-2 mm) gdje ju pojačava i tvrda ovojnica vidnog živca (*dura mater nervi optici*). U tom području bjeloočnica je sitaste građe (*area cribriformis sclerae*), a kroz brojne otvore iz oka izlaze aksoni ganglijskih stanica mrežnice što oblikuju vidni živac (sl. 27-2). Tuda ujedno prolaze i krvne žile (*arteria et vena centralis retinae*). To područje bjeloočnice je mjesto najmanjeg otpora povišenom očnom tlaku. Zbog povišenog očnog tlaka, taj dio bjeloočnice se izboči prema natrag i nastane jamica nalik kotliću (tzv. glaukomatozna ekskavacija papile). Kad u oko pogledamo oftalmoskopom, izgledaju nam krvne žile (ogranci središnje arterije i vene mrežnice) prekinutima. to je zbog toga što je kotliću dno šire od otvora, pa ne vidimo one dijelove krvnih žila što se uspinju uz stijenke kotlića. To je važan znak povišenja očnog tlaka, što bi (ako potraje bez liječenja) moglo uništiti mrežnicu i tako oslijepiti bolesnika.

Nadalje, bjeloočnica služi kao hvatište vanjskim mišićima oka, što usmjeravaju pogled hitro pokrećući očnu jabučicu u svim smjerovima. Kao konkavno zgloбно tijelo za pokrete očne jabučice služi spomenuti jastučić masnog tkiva (orbitalno salo).

Rožnica je prozirna, prednja 1/5 vanjske očne ovojnice, uložena u žlijeb bjeloočnice (*rima cornealis*) poput urinog stakla u svoj okvir, a ima ispupčeno tjeme (*vertex corneae*), rub (*limbus corneae*), lice (*facies anterior*) i naličje (*facies posterior*). Promjer rožnice je vrlo postojan (11,5 ± 0,6 mm), a debljina je 0,7 mm. Kako je lice rožnice manje konveksno od naličja, prozirna rožnica je zapravo **konkavno-konveksna leća**. Nadalje, rožnica po različitim meridijanima može biti različito zavijena, a ta je pojava nazvana **astigmatizam**.

Rožnica ima 5 slojeva:

- 1) Prednju površinu rožnice prekrivaju epitelne stanice (*epithelium anterius corneae*) između kojih se granaju brojni slobodni osjetni živčani završeci (stoga je rožnica vrlo



Slika 27-2. Shematski prikaz izlazišta vidnog živca (*papilla n. optici*, *discus opticus*). U tom području nema fotoreceptora, pa je to tzv. »slijepa pjega«. Uočite da kroz središte vidnog živca prolaze *arteria et vena centralis retinae*. Područje bjeloočnice kroz koje aksoni ganglijskih stanica mrežnice izlaze iz oka i oblikuju vidni živac je *area cribriformis sclerae*.

osjetljiva na bolne podražaje). Epitelne stanice se mogu obnavljati, pa nakon njihovih ozljeda neće u rožnici ostati ožiljci i zamućenja (što bi ometalo vid).

- 2) Ispod epitela je sloj kolagenih vlakana što oblikuju tanku prednju graničnu Bowmanovu membranu (*lamina limitans anterior*). Nakon ozljeda te membrane, površina rožnice ostaje neravna.
- 3) Najdeblji sloj (95% debljine rožnice) čini sloj kolagenih vlakana (*substantia propria corneae*) pravilno raspoređenih u pločice (*lamellae*) između kojih su limfne pukotine. Tijekom cijeljenja ozljeda tog sloja, nastaju trajna zamućenja rožnice (*maculae corneae*) što ometaju vid.
- 4) Tanka i vrlo elastična Descemetova membrana (*lamina limitans posterior*) može se zbog djelovanja povećanog očnog tlaka poput mjehurića izbočiti sve do vanjske površine rožnice (ako su ozljedom ili bolešću razoreni površnji slojevi). Ta se pojava naziva keratokela.
- 5) Najdublji sloj čini endotel prednje očne sobice (*endothelium camerae anterioris*) što se nastavlja na prednju plohu šarenice, a priječi prodiranje očne vode u rožnicu.

Srednja očna ovojnica sastoji se od žilnice, zrakastog tijela i šarenice

Srednja očna ovojnica sadrži krvne žile i živce (slično mekim moždanim ovojnicama), zrakasti mišić (*musculus ciliaris*) bitan za akomodaciju leće te dva mišića što suzuju (*musculus sphincter pupillae*) ili proširuju zjenicu (*musculus dilatator pupillae*) i stoga su bitni za zjenične (pupilarne) reflekse. Srednju očnu ovojnicu dijelimo u tri dijela: žilnicu (*chorioidea*), zrakasto tijelo (*corpus ciliare*) i šarenicu (*iris*).

Žilnica izvana oblaže mrežnicu sve do njezinog nazubljenog ruba (*ora serrata*). Odatle pa do Schlemmova kanala proteže se zrakasto tijelo, a potom se srednja očna ovojnica odmakne od vanjske očne ovojnice i taj završni, okomiti dio ovojnice oblikuje šarenicu. Žilnica ima četiri sloja:

- 1) Površinski (vanjski) sloj (*lamina suprachorioidea*) sastavljen je od 6 do 8 elastičnih pločica (lamela) što žilnicu spajaju s bjeloočnicom. U funkcionalnom smislu, te su pločice antagonisti zrakastog mišića šarenice (*musculus ciliaris*); naime, kad se zrakasti mišić kontrahira, te se pločice zategnu, a kad se mišić potom opusti, pločice (zbog svoje elastičnosti) potežu žilnicu natrag u prvobitni položaj i time neizravno zategnu tanašne ligamente na koje je obješena leća (tzv. suspenzorni aparat leće). Zbog toga se leća stanji, što je bitan dio procesa akomodacije.
- 2) *Lamina vasculosa* se sastoji od vezivnog tkiva u koje su uloženi mnogobrojni ogranci arterija i vena žilnice.
- 3) *Lamina choriocapillaris* prehranjuje pigmentni sloj mrežnice te sloj fotoreceptora (štapica i čunjića). To je jedna od najgušćih kapilarnih mreža u tijelu.
- 4) *Lamina basalis* je najdublji sloj žilnice, što oblikuje glatku podlogu mrežnice.

Zrakasto tijelo (*corpus ciliare*) se sastoji od epitela, vezivnog tkiva s mnogo krvnih žila te zrakastog mišića (*musculus ciliaris*). Središnji dio zrakastog tijela je zrakasta kruna (*corona ciliaris*), tj. nabrani dio (*pars plicata corporis ciliaris*), a rubni dio je 3-4 mm širok crni pojas (*orbiculus ciliaris*), tj. glatki dio (*pars plana corporis ciliaris*). Zrakastu krunu oblikuje oko 70 zrakasto raspoređenih nabora (*plicae ciliares majores*), a nešto niži nabori (*plicae ciliares minores*) smješteni su u dnu udolina između viših nabora. U te se udoline hvataju vlakna

ovjesnog ligamenta leće (*ligamentum suspensorium lentis, fibrae zonulares*).

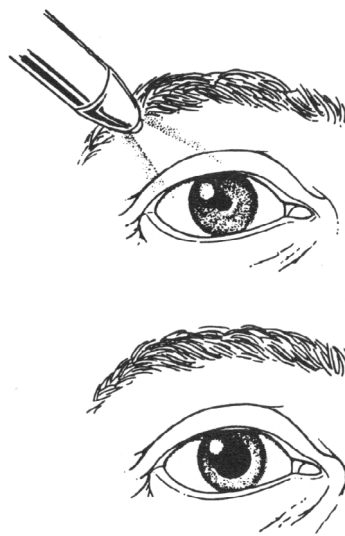
Zrakasti mišić (*musculus ciliaris*) sastoji se od zrakasto (meridionalno) raspoređenih vlakana što oblikuju Brückeov mišić (*fibrae radiales = fibrae meridionales*) i od kružnih vlakana (*fibrae circulares*) što oblikuju Müllerov mišić. Zrakasta vlakna polaze s grebena bjeloočnice i s češljastog ligamenta šarenično-rožničnog kuta (*ligamentum pectineatum anguli iridocornealis*), a hvataju se na sloj većih krvnih žila žilnice.

Dakle, ta su mišićna vlakna učvršćena sprijeda, pa kontrakcija mišića poteže žilnicu prema tom nepokretnom hvatištu. Stoga se taj dio zrakastog mišića naziva "mišić potezač žilnice" (*musculus tensor chorioideae*).

Šarenica (*iris*) je obrub **zjenice** (*pupilla*), a posebnim mišićnim mehanizmom regulira količinu svjetlosti što ulazi u oko. *Musculus sphincter pupillae* je kružni mišić (širok 1 mm) smješten uz zjenični rub (*margo pupillaris*) šarenice. Kontrakcije tog mišića (i time sužavanje zjenice) potiču parasimpatički aksoni III. moždanog živca. Od tog mišića pa do vanjskog ruba šarenice pruža se širok i plosnat mišić, *musculus dilatator pupillae*, zrakasto raspoređenih mišićnih vlakana. Kontrakcije tog mišića (i time širenje zjenice) potiču simpatički aksoni neurona smještenih u *centrum ciliospinale*. Leća se prislanja uz stražnju plohu šarenice. Prednja ploha šarenice čini stražnju stijenku prednje očne sobice.

Mišići šarenice sudjeluju u zjeničnim (pupilarnim) refleksima

Spomenuti mišići svojim kontrakcijama suzuju (*musculus sphincter pupillae*) ili proširuju (*musculus dilatator pupillae*) zjenicu. Normalne zjenice su jednake veličine, promjera 2 do 6 mm (prosječno 3,5 mm; u nekim patološkim stanjima mogu se suziti na svega 1,5 mm ili proširiti na 9 mm). No, veličina zjenice uglavnom se neprekidno mijenja, jer se neprekidno mijenja intenzitet okolnog svjetla. Kad su oči izložene jarkom svjetlu, zjenice se suze i tako smanje jačinu osvijetljavanja mrežnice. To je refleksni odgovor na izravni svjetlosni podražaj, tzv. **svjetlosni refleks** ili **zjenični (pupilarni) refleks**. Aferentni krak tog refleksnog luka su



Slika 27-3. Zjenični refleksi i refleks akomodacije. **Gore:** Zjenica je sužena (*miosis*) kad je izložena svjetlu ili kad promatramo bliski predmet. **Dolje:** Zjenica je proširena (*mydriasis*) kad smo u polumraku ili mraku ili kad gledamo udaljeni predmet.

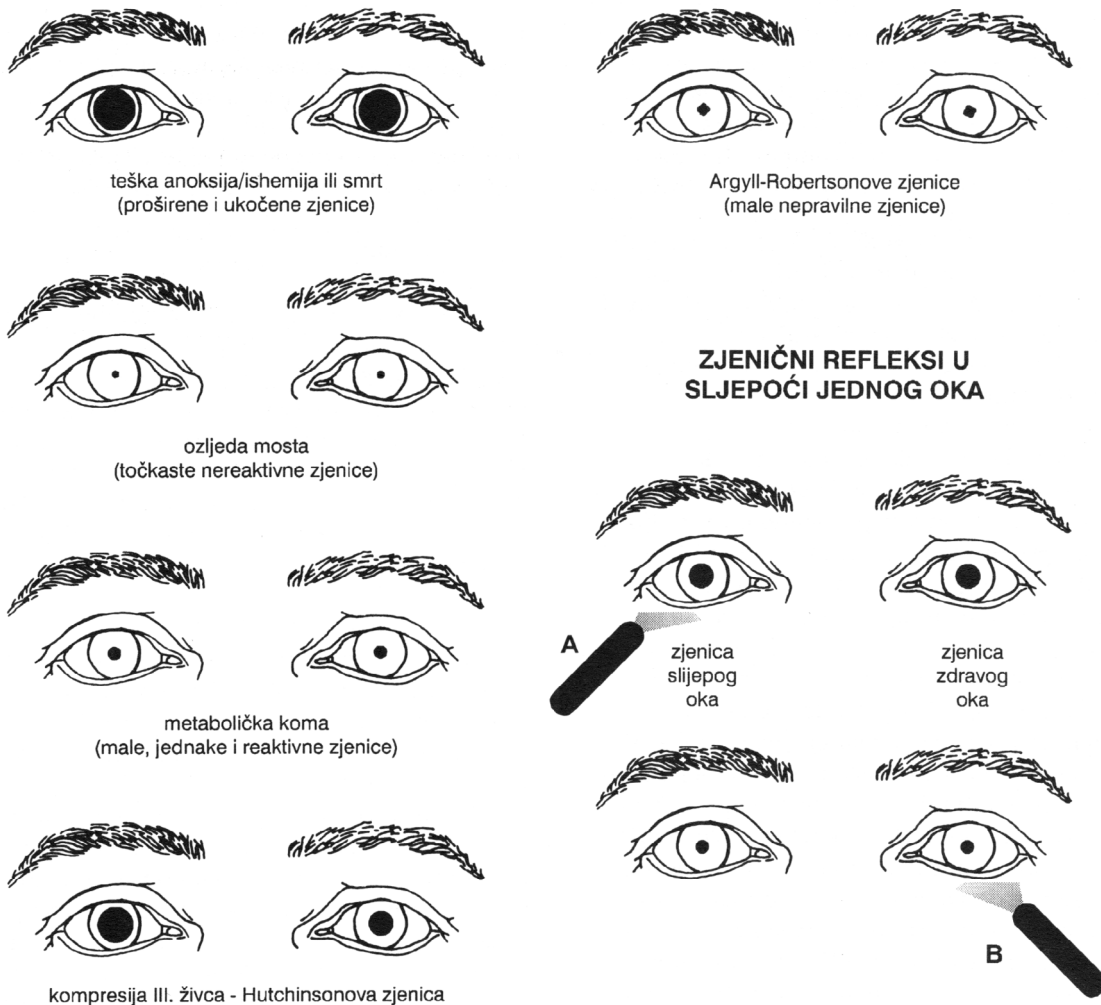
aksoni ganglijskih stanica mrežnice što (kroz vidni živac, hijazmu i trakt) sinaptički završavaju u rostralnom produžetku tegmentuma srednjeg mozga (*area praetectalis*). To je područje (u ljudi i majmuna) sastavljeno od 5 jezgura (*nucleus tractus optici, nucleus praetectalis olivaris, nucleus praetectalis medialis, nucleus praetectalis lateralis, nucleus praetectalis posterior*). No, za ovaj refleks je poglavito bitna pretektalna olivarna jezgra. Aksoni pretektalnih neurona (uglavnom neurona pretektalne olivarne jezgre) bilateralno sinaptički završavaju na neuronima lijeve i desne parasimpatičke jezgre III. moždanog živca (*nucleus accessorius oculomotorii Westphal-Edinger*), a potom preganglijski parasimpatički aksoni trećim živcem odlaze do odgovarajućeg ganglija (*ganglion ciliare*) gdje sinaptički završavaju na postganglijskim neuronima. Aksoni tih postganglijskih neurona dio su kratkih cilijarnih živaca (*nervi ciliares breves*) što inerviraju kružni mišić šarenice (*musculus sphincter pupillae*).

Kad tijekom pregleda osvijetlimo samo jedno oko, suzi se zjenica toga oka; to je **izravni zjenični refleks**. No, istodobno se suzi i zjenica neosvijetljenog oka – to je **konsenzualni zjenični refleks**. Izravni refleks omogućuju pretektalna eferentna vlakna za ipsilateralnu pomoćnu

jezgru III. živca, dok konsenzualni refleksi omogućuju pretektalna eferentna vlakna za kontralateralnu pomoćnu okulomotoričku jezgru.

Pri slaboj rasvjeti, zjenice se prošire. Taj se refleks odvija preko veza vidnog sustava s RF moždanog debla i silaznih putova što završavaju na preganglijskim simpatičkim neuronima smještenim u intermediolateralnom stupiću lateralnog roga gornjih grudnih segmenata kralježnične moždine. Ti preganglijski simpatički neuroni oblikuju **Budgeovo ciliospinalno središte** (*centrum ciliospinale Budge*). Aksoni tih neurona uzlaze kroz *truncus sympathicus* do gornjeg vratnog ganglija (*ganglion cervicale superius*) i tu sinaptički završavaju na postganglijskim simpatičkim neuronima. Postganglijski aksoni potom (prateći unutarnju karotidnu arteriju i njezine ogranke) dopijevaju do cilijarnog ganglija (i samo prolaze kroz njega!) i kratkim cilijarnim živcima pristupaju do zrakastog mišića šarenice (*musculus dilatator pupillae*).

Akomodacija leće omogućuje nam jasno uočavanje i bliskih i udaljenih predmeta



Slika 27-5. Izgled zjenica u nekim karakterističnim kliničkim sindromima. U teškoj anoksiji/ishemiji ili u mrtvacu obje zjenice su proširene i ukočene. Nakon ozljeda mosta, obje su zjenice točkaste i nereaktivne. U metaboličkoj komi zjenice su male, jednake i reaktivne. Nakon kompresije okulomotoričkog živca, zjenica na strani ozljede je proširena i ukočena (tzv. Hutchinsonova zjenica). Argyll-Robertsonove zjenice su male nepravilne zjenice (klasični znak neurosifilisa, ali i nekih drugih patoloških stanja). Napokon, uočite da osvijetljavanje zjenice slijepog oka ne dovodi do zjeničnog refleksa ni u tom ni u suprotnom oku; no, dok je očuvan okulomotorički živac, tj. motorički krak refleksa, osvijetljavanje zdravog oka dovodi i do izravnog zjeničnog refleksa u zdravom oku, i do konsenzualnog zjeničnog refleksa u slijepom oku.

Leća (*lens crystallina*) je sastavljena od vlakana (*fibrae lentis*) što su ovijena zajedničkom čahuricom (*capsula lentis*), a ta leću štiti od očne vodice i daje joj elastičnost. Leća ima prednju stranu (*facies anterior*), stražnju stranu (*facies posterior*), prednji pol (*polus anterior*), stražnji pol (*polus posterior*), os (*axis lentis*) i nazubljeni rub, tj. ekvator (*aequator lentis*). Na zubiće ekvatora hvata se ovjesni ligament leće (*zonula ciliaris* = *lig. suspensorium lentis*). Leća je bikonveksna, promjera 9 mm, a tijekom akomodacije se njezina debljina mijenja od 3,7 do 4,4 mm. Vlakna leće tvore glavnu masu leće (*substantia lentis*), što je na obodu mekša (*cortex lentis*), a u središnjem, žučkastom dijelu leće (*nucleus lentis*) tvrđa. Starenjem se jezgra leće trajno i polagano povećava, pa leća sve više gubi i elastičnost i bistrinu. Tako nastaje **staračka dalekovidnost** (*presbyopia*), zbog koje stariji ljudi novine odmiču sve dalje od sebe i trebaju naočale za čitanje na običnoj udaljenosti. Naime, neprilagođenim (neakomodiranim) okom jasno vidimo udaljene predmete. *Akomodacija je prilagodba oka za gledanje bliskih predmeta, a ta se prilagodba ostvaruje promjenom zakrivljenosti (i time promjera) leće.* Pri akomodaciji leća teži poprimiti oblik kugle i time postaje deblja; pritom se uglavnom izbočuje prednja strana leće, što se prema naprijed pomiče za 0,4 do 0,7 mm. Taj se proces odvija ovako: zonula ciliaris povezuje leću i zrakasto tijelo, a pri gledanju udaljenih predmeta zonularna vlakna su zategnuta (i leća je stanjena) stoga što elastične pločice žilnice potežu zrakasto tijelo unatrag. Kad se zrakasti mišić kontrahira, pa zrakasto tijelo i žilnicu povuče naprijed, ovjesni ligament leće omlohavi, leća se odmah zaobli i odeblja, pa jače lomi zrake svjetla (to omogućuje da zrake svjetla što u oko dolaze od bliskih predmeta i dalje prave oštru sliku na mrežnici, a ne iza nje). Kad se zrakasti mišić opet opusti, elastične pločice potegnu žilnicu natrag u prvobitni položaj i time neizravno zategnu ovjesni ligament leće. Zbog toga se leća opet stanji, a oko prilagodi gledanju udaljenih predmeta. Tijekom očnih pregleda, ponekad je pogodno paralizirati zjenični refleks (da bi se kroz proširenu zjenicu oftalmoskopom lakše promotrila unutrašnjost oka) ili pak refleks akomodacije (da bi se provjerila prirodna moć fokusiranja leće). To se lako postiže ukapavanjem kapi što sadrže otopljene spojeve za proširivanje zjenica. Atropinskim kapima blokiramo oba refleksa (jer je acetilkolin neurotransmiter i motoričkih i parasimpatičkih aksona). S druge strane, svaki spoj što djeluje poput noradrenalina proširit će zjenicu, a da pritom ne paralizira refleks akomodacije (jer je noradrenalin neurotransmiter simpatičkih aksona što inerviraju *m. dilatator pupillae*). Oftalmolozi rabe obje vrste kapi za oči. Kako je sužavanje zjenice mioza, a proširivanje zjenice midrijaza, odgovarajuće lijekove nazivamo mioticima i midrijaticima.

Pregled zjenice i ispitivanje zjeničnih refleksa i refleksa akomodacije

Pri pregledu zjenica, utvrdi se njihova veličina, oblik (i moguće razlike lijeve i desne zjenice) te reakcije na osvjetljavanje. Nalaze na jednoj zjenici uvijek se usporede s nalazima na drugoj, a sve uočene razlike se zabilježe. Veličina zjenica i njihove reakcije na svjetlost odražavaju stanje bolesnika.

PROMJENE VELIČINE ZJENICE

Zjenica u srednjem položaju: to je normalna zjenica, što zauzima oko pola promjera šarenice. No, ako su obje

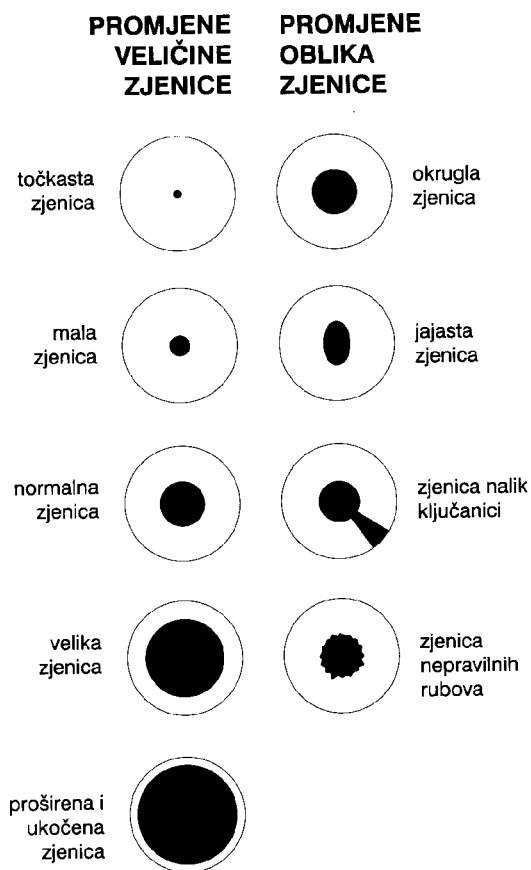
zjenice u srednjim položaju (i srednje velike) ali ne reagiraju na osvjetljavanje, to je znak ozljede mezencefalona.

Točkasta zjenica: jako sužena zjenica, nalik glavici pribadače, znak je uzimanja prekomjerne doze opijatnih droga ili krvarenja u ponsu (sl. 27-5).

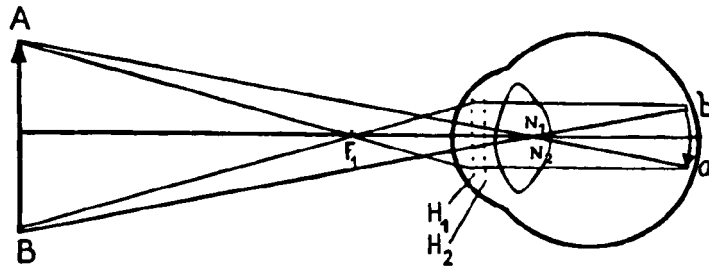
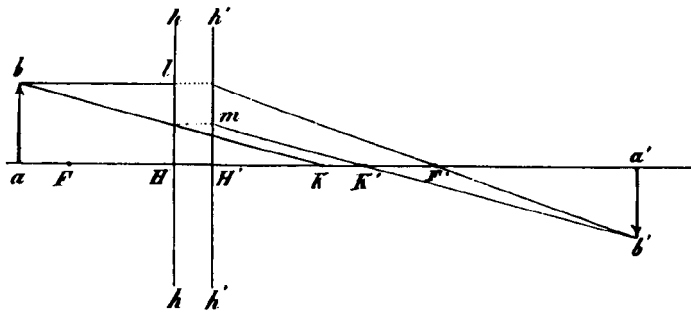
Proširena i ukočena zjenica: takva zjenica je silno proširena i u tom stanju "ukočena", pa se još vidi tek tanašni obrub šarenice. To je uvijek poguban znak završnog stadija teške anoksije-ishemije ili znak smrti.

Mala zjenica: Zjenice su bitno sužene, ali još uvijek nisu točkaste. Takve mogu biti i zjenice zdrave osobe u jarko osvijetljenoj prostoriji; inače, takve su zjenice nakon očnog pregleda tijekom kojeg su u oko ukapani agonisti acetilkolina (npr. fizostigmin, pilokarpin, karbahol), zjenice nakon uzimanja opijatnih droga (morfin, heroin), nakon krvarenja u ponsu, nakon obostranih ozljeda međumozga, u Hornerovom sindromu i u metaboličkoj komi. Suženje zjenice je **mioza** (*miosis*).

Velika zjenica: Kad je zjenica veća od normalne, ali se još uvijek zapaža kolot šarenice oko nje, kažemo da je velika ili proširena. Takve su i zjenice normalne osobe u mračnoj sobi; no, takva zjenica je i znak uzimanja prekomjerne doze amfetaminskih droga, ozljede orbite, ili jednostavno znak da je dotični bio na oftalmološkom pregledu tijekom kojeg su mu u oko ukapani antagonisti acetilkolina (npr. atropin sulfat, skopolamin). Atropin je alkaloid velebilja (*Atropa belladonna*), a ta je biljka tako nazvana baš zato što su renesansne djevojke atropinom širile svoje zjenice ne bi li bile privlačnije ("krupnookije"). *Bella donna* = lijepa djevojka (sl. 27-5). Proširenje zjenice je **midrijaza** (*mydriasis*).

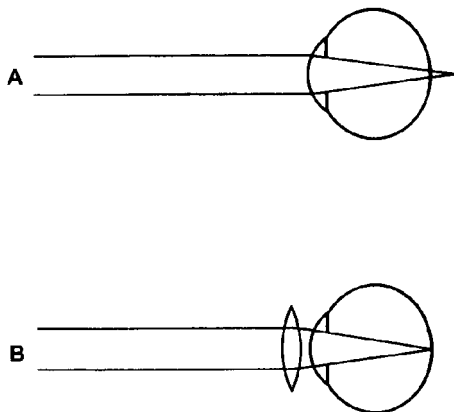


Slika 27-6. Promjene veličine i oblika zjenice. Za opis vidi tekst.



Slika 27-7. Gornji dijagram prikazuje kardinalne točke centriranog optičkog sustava sukladno Gaussovom teoremu: F, F' = prednja i stražnja žarišna točka (žarište, tj. fokus); H, H' = prednja i stražnja glavna točka; K, K' = prednja i stražnja čvorna točka; strelica $a-b$ = gledani predmet; strelica $a'-b'$ = slika predmeta; $b-l$ = zraka što nakon loma prolazi kroz stražnje žarište; $b-K$ = zraka što nakon loma postaje $m-K'$; $h-h$ = prednja glavna ravnina; $h'-h'$ = stražnja glavna ravnina.

Donji dijagram prikazuje nastanak realne, smanjene i obrnute slike gledanog predmeta u shematskom ljudskom oku. Strelica $A-B$ = gledani predmet; strelica $a-b$ = slika na mrežnici; F_1 = prednje žarište; H_1, H_2 = prednja i stražnja glavna ravnina; N_1, N_2 = prednja i stražnja čvorna točka (za praktične svrhe, možemo pretpostaviti da se obje spajaju u zajedničku čvornu točku). Kut ABN je tzv. vidni kut.



Slika 27-8. Dalekovidno oko (hypermetropia). Zrake s udaljenog predmeta sijeku se iza ravnine mrežnice (A). Tu refrakcijsku anomaliju ispravljamo naočalama što imaju bikonveksne (+) leće (B).

Značenje pojmova mioza i midrijaza lako se pamti sljedećim mnemotehničkim postupkom: riječ midrijaza je dulja od riječi mioza, a označuje veću (širu) zjenicu.

ZJENICA SLIJEPOG OKA

Amaurotska zjenica (sl. 27-5) je zjenica slijepog oka (*amaurosis* = sljepoća). Sljepoća jednog oka smatra se dokazanom kad pregled zjenica pokaže sljedeće:

- nakon osvjtljavanja slijepog oka, nema izravnog refleksa njegove zjenice;
- nakon osvjtljavanja slijepog oka, nema konsenzualnog refleksa zjenice zdravog oka;

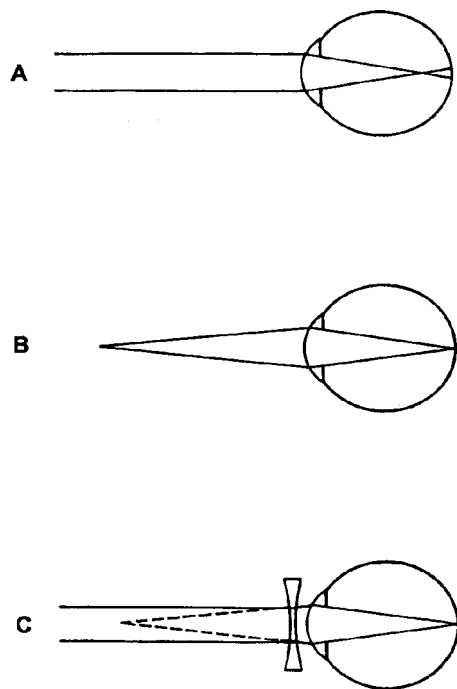
- nakon osvjtljavanja zdravog oka, javi se normalni izravni refleks njegove zjenice;
- nakon osvjtljavanja zdravog oka, zjenica slijepog oka pokazuje normalni konsenzualni refleks;
- refleks akomodacije pokazuju obje zjenice.

ZJENICA U NEKIM KARAKTERISTIČNIM SINDROMIMA

Hornerov sindrom: Nakon jednostrane ozljede ili potpunog gubitka simpatičke inervacije zjenice (lezija je najčešće u vratu) javi se Hornerov sindrom, s tri bitna obilježja: suženom zjenicom (*miosis*), poluspuštenom gornjom vjeđom (*ptosis*) i prestankom znojenja (*anhidrosis*) čela na toj strani lica. Dakle, zjenica na bolesnoj strani je manja od zjenice na normalnoj strani, no obje zjenice i dalje iskazuju zjenični refleks i refleks akomodacije. Jedan od mnemotehničkih načina upamćivanja tog sindroma je sljedeći:

“Ptoza, Anhidroza, Mioza – već znam: to je Hornerovog sindroma PAM”

Argyll-Robertsonova zjenica: Lezija malog područja pretektalnog polja može blokirati zjenični refleks, ali ne i refleks akomodacije. Tu je pojavu prvi opisao liječnik Douglas Argyll-Robertson. U tom poremećaju, zjenica se suzi (akomodira) kad bolesnik gleda vrlo bliski predmet (obično prst ispitivača), ali se ne suzi kad snop svjetla usmjerimo u oko, tj. izostane izravni zjenični refleks. Povrh toga, obje su zjenice smanjene i rubovi su im nepravilni (sl. 27-5). Odgovarajuće ozljede pretektalnog polja mogu uzrokovati različite bolesti (npr. multipla skleroza, šećerna bolest), no povijesno je najvažnija bolest u tom pogledu bio tercijarni stadij sifilisa (*neurosifilis, tabes dorsalis*) – Argyll-Robertson je takve zjenice i opisao upravo kao karakteristični znak neurosifilisa.



Slika 27-9. Kratkovidno oko (*myopia*). Zrake s udaljenog predmeta sijeku se ispred ravnine mrežnice (A), dok je slika bliskog predmeta izoštrana točno na mrežnici (B). Tu refrakcijsku anomaliju ispravljamo naočalama što imaju bikonkavne (←) leće (C).

Hutchinsonova zjenica (jednostrana paraliza okulomotoričkog živca): To je uglavnom znak naglog povećavanja intrakranijskog tlaka. Zjenica je jako proširena i ukočena, jer je izravno prignječen okulomotorički živac. Tako je promijenjena zjenica na onoj strani na kojoj se intrakranijski tlak naglo povećava (npr. kad se nakon ozljede *a. meningeae mediae* naglo stvara epiduralni hematoma, što mozak potiskuje prema velikom lubanjskom otvoru, pa nastane tzv. hernijacija unkuša parahipokampalne vijuge kroz otvor tentorija).

PROMJENE OBLIKA ZJENICA (sl. 27-6)

Okrugla zjenica: To je normalan nalaz (normalna zjenica je okrugla).

Jajasta zjenica: Gotovo uvijek je znak povećanog intrakranijskog tlaka (kao prelazni stadij između normalne okrugle i jako proširene i ukočene zjenice), a ujedno i rani znak transtentorijalne hernijacije.

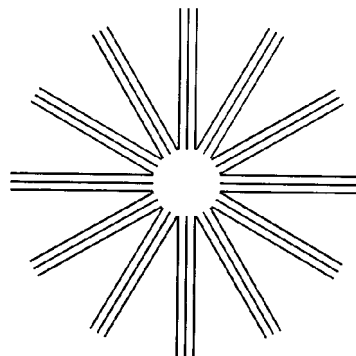
Zjenica nalik ključanici: Znak je da je dotičnoj osobi učinjena iridektomija (operacija kojom se kod starijih ljudi odstranjuje katarakta, tj. zamućena leća koja uzrokuje "sivu mrežu").

Zjenica nepravilnih rubova: Znak je traumatskih ozljeda orbite, ali i jedno od obilježja neurosifilisa (Argyll-Robertsonove zjenice).

Staklasto tijelo ispunjava najveći dio oka

Staklasto tijelo (*corpus vitreum*) ispunjava najveći dio nutrine oka, smješteno je iza leće, a s unutarnje strane oblaže cijeli vidni dio mrežnice, zrakasto tijelo i leću. U području dodira s lećom staklasto tijelo je udubljeno (*fossa hyaloidea*), a uz leću je vezano posebnim ligamentom (*ligamentum vitreocapsulare*). Staklasto tijelo je hladetinasta bistra masa, sastavljena od tekućine (*humor vitreus*) i vlaknate strome (*stroma vitreum*) koju

stvaraju Müllerove glijalne stanice mrežnice i neke stanice zrakastog tijela. Prednji dio staklastog tijela poput ponjave prekriva nabore zrakaste krune, pa tako nastaje stražnja očna sobica (*camera bulbi posterior*).



Slika 27-10. Uzorak za provjeru astigmatizma. Normalno oko oštro vidi sve crte, no osobi s astigmatizmom neki skupovi (od po 3 crte) izgledat će »mutni« u odnosu na ostale. Kad znamo koji skup crta se ne vidi oštro, doznali smo u kojoj ravnini zakrivljenosti je izražen astigmatizam lomne plohe rožnice.

Stvaranjem i otjecanjem očne vodice održava se očni tlak

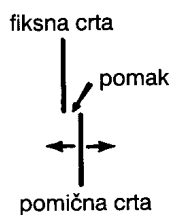
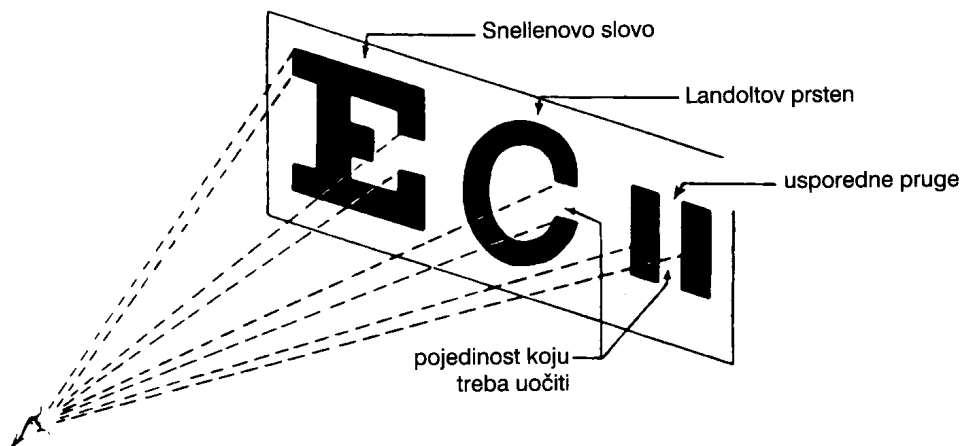
Očna vodica (*humor aquosus*) je tekućina koja ispunjava obje očne sobice. Ta tekućina je glavni prenositelj metabolita za leću i rožnicu. No, još je bitnije što ritam izlučivanja i otjecanja očne vodice regulira očni (intraokularni) tlak, a taj tlak omogućuje održavanje oblika i prozirnosti oka.

Nepigmentirane epitelne stanice nabora zrakaste krune neprekidno stvaraju očnu vodicu koja prelazi u stražnju očnu sobicu, a odatle kroz pukotine između leće i šarenice prelazi u prednju očnu sobicu. Iz prednje očne sobice očna vodica također neprekidno otječe na dva načina: 1) preko kripta šarenice u vene šarenice i potom u venae vorticosae i 2) preko venskog sinusa bjeloočnice (*sinus venosus sclerae*, tj. Schlemmov kanal) u vene zrakastog tijela. Ako se zbog nečega otjecanje očne vodice kroz Schlemmov kanal uspori ili prekine, poveća se očni tlak.

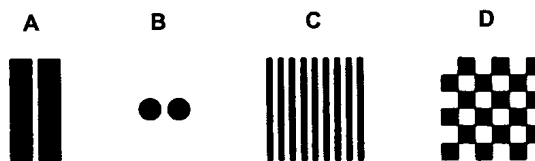
Dioptrički aparat oka je složeni centrirani optički sustav, sastavljen od 4 refrakcijska medija sfernih površina, s tri para kardinalnih točaka

Lomna (refrakcijska) moć leće (ili usporedivog optičkog sustava) ovisi o njezinoj zakrivljenosti, a mjeri se **dioptrima** (stoga govorimo o dioptriji leće). Žarišna duljina leće obrnuto je razmjerna njezinoj lomnoj moći. Stoga je žarišna duljina pogodna mjera lomne moći leće, izražene kao recipročna vrijednost žarišne duljine. *Standardni dioptrar (D) je žarišna duljina leće od 1 m* (pretpostavlja se da je optički medij zrak). Dakle, snaga leće sa žarišnom duljinom od 50 cm iznosi 2 D, a sa žarišnom duljinom od 2 metra iznosi 0,5D. Bikonveksna (knovergentna) leća ima prednje i stražnje žarište (oba su smještena na optičkoj osi što pod pravim kutom prolazi kroz središte leće). Svjetlosne zrake usporedne s optičkom osi, što ulaze kroz prednju površinu leće, konvergiraju u stražnjem žarištu. Žarišna duljina je stoga udaljenost žarišta od lomne površine tzv. teorijske (iznimno tanke) leće, odnosno udaljenost žarišta od

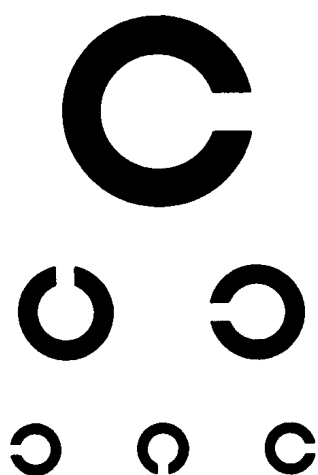
ČETIRI VRSTE OŠTRINE VIDA: DETEKCIJSKA OŠTRINA
 LOKALIZACIJSKA (VERNIER) OŠTRINA
 OŠTRINA RAZLUČIVANJA
 OŠTRINA PREPOZNAVANJA



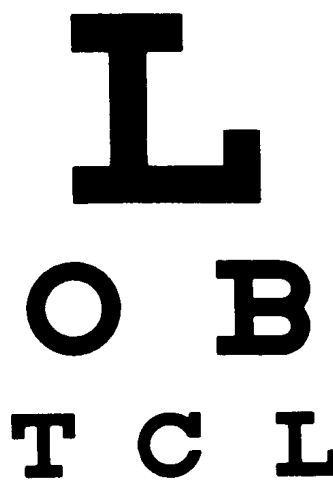
mjerenje lokalizacijske (Vernier) oštrine



uzorci za provjeru oštrine razlučivanja



Landoltovi prstenovi



Snellenova slova

Slika 27-11. Četiri vrste oštrine vida i načini njihove provjere. Za pojednosti vidi tekst.

reducirane zajedničke čvorne točke centriranog optičkog sustava. Žarište odgovara točki u slici “beskonačno” udaljenog predmeta. Kad se ta točka predmeta primiče leći, njezina se slika premješta iza stražnjeg žarišta, tako da, kad se točka predmeta primakne na dvostruku prednju žarišnu duljinu, njezina slika leži u točki dvostruke stražnje žarišne duljina. Kad se točka predmeta primakne na udaljenost jednaku prednjoj žarišnoj duljini, njezina slika je “beskonačno udaljena”, tj. zrake svjetla što dolaze s promatranog predmeta postaju usporedne nakon što prođu kroz stražnju površinu leće.

Kako u neakomodiranom oku stražnje žarište refrakcijskog sustava leži na mrežnici, očigledno je da za oštro viđenje bliskog predmeta (čija slika leži iza stražnjeg žarišta, tj. iza mrežnice) sliku tog predmeta nekako valja premjestiti prema naprijed (da bi opet pala točno na mrežnicu), bilo pomicanjem leće (što se i zbiva kod nekih nižih kralježnjaka!), bilo povećavanjem lomne moći leće (što se zbiva u ljudi i ostalih viših kralježnjaka).

Ukratko, jasno vidimo onda kad je slika motrevine izoštrena (fokusirana) na mrežnici. Zbog loma (refrakcije) svjetlosti u optičkim medijima oka, slika što nastaje na mrežnici je **realna, oštra, smanjena i obrnuta**. No, ljudsko oko ne ovisi samo o učinku svoje leće, nego predstavlja složeni centrirani optički sustav, sastavljen od 4 refrakcijska medija (rožnice, očne vodice, leće, staklastog tijela) s 8 površina, tj. 4 površine dodira. Svjetlost se lomi na sljedećim plohama dodira dvaju optičkih medija:

- 1) na plohi dodira zraka i rožnice,
- 2) na plohi dodira rožnice i očne vodice,
- 3) na plohi dodira očne vodice i leće i
- 4) na plohi dodira leće i staklastog tijela.

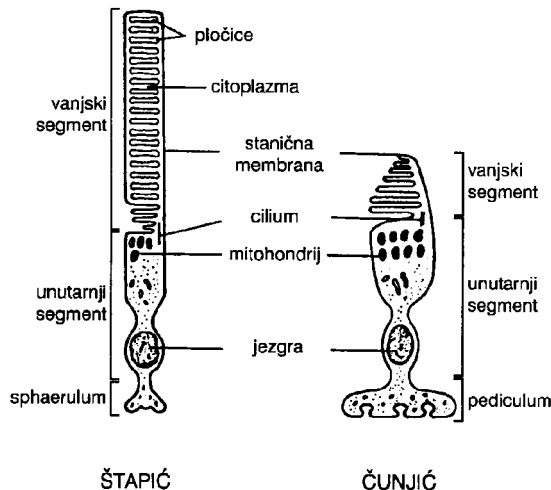
Nastanak slike u tako složenom optičkom sustavu tumačimo pojednostavljenim prikazom tzv. shematskog oka, *sukladno Gaussovom teoremu koji kaže da svaki centrirani optički sustav sastavljen od sfernih površina ima tri para kardinalnih točaka*: dvije žarišne točke (žarišta), dvije glavne točke i dvije čvorne točke (sl. 27-7). Zrake koje prolaze kroz prvi optički medij usporedno s optičkom osi, fokusiraju se u stražnjem žarištu. Kose zrake koje prolaze kroz ravninu prve kardinalne točke podliježu usporednom pomaku u ravnini druge kardinalne točke. Kosa zraka koja bez loma prolazi kroz prvu čvornu točku podliježe odgovarajućem usporednom pomaku i prolazi kroz drugu čvornu točku. Zrake koje odgovaraju optičkoj osi ne podliježu lomu.

Slika 27-7 shematski prikazuje nastanak slike na mrežnici oka. Velika strelica A-B predstavlja gledani predmet, a iz svake točke tog predmeta odražavaju se zrake svjetlosti. Neke od tih zraka se lome i oblikuju izoštrenu (fokusiranu) sliku (strelica a-b) na mrežnici. Kao i u fotografskoj kameri, slika je umanjena i obrnuta. Veličina slike ovisi o kutu ABN, tzv. **vidnom kutu**. Lomna (refrakcijska) moć neakomodiranog ljudskog oka (čija stražnja žarišna duljina, tj. udaljenost od zajedničke čvorne točke do mrežnice, iznosi 17 mm), iznosi približno 58,5D. Do najvećeg loma dolazi na površini rožnice (42D), lomna moć leće je 19D (u neakomodiranom), odnosno 36D (u maksimalno akomodiranom oku).

Udaljena točka je točka, tj. gledani predmet, smještena na najvećoj udaljenosti na kojoj neakomodirano oko još uvijek oštro razabire ono što gleda. Ta točka za normalno oko leži “beskonačno daleko”, što zapravo znači na bilo kojoj udaljenosti većoj od 6 metara.

Bliska točka je točka smještena na najmanjoj udaljenosti na kojoj maksimalno akomodirano oko još uvijek oštro razabire ono što gleda. Ovisno o dobi, ta je točka od oka udaljena 7 do 40 cm.

Raspon akomodacije je razlika udaljenosti udaljene i bliske točke. **Amplituda akomodacije** je razlika lomne moći opuštenog (posve neakomodiranog) i maksimalno akomodiranog oka.



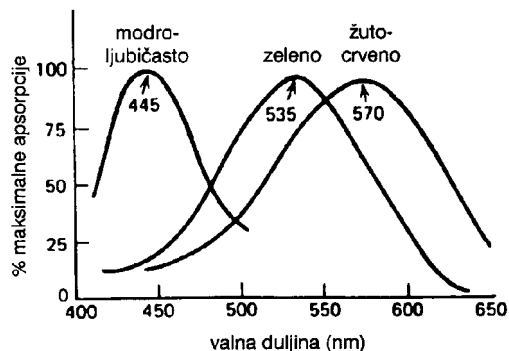
Slika 27-13. Čunjići i štapići imaju sličnu građu, ali različite funkcije. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Kandel i sur. (1991).

Tri glavne pogreške loma svjetlosnih zraka (refrakcijske anomalije oka) su dalekovidnost, kratkovidnost i astigmatizam

Amplituda akomodacije starenjem se progresivno smanjuje i tako nastaje **staračka dalekovidnost (presbyopia)**. S 12 godina života, bliska točka je oko 6 cm, u srednjoj dobi oko 25 cm, a nakon 50. godine života oko 40 cm. Sposobnost leće da mijenja oblik (i time refrakcijsku moć) omogućuje jasno (oštro) viđenje različito udaljenih predmeta. Moć prilagodbe (akomodacije) normalnog oka je izvrsna, a takvo je oko **emetropno**. Kod ljudi koji pate od **dalekovidnosti (hypermetropia, hyperopia)**, slika biva izoštrena iza ravnine mrežnice (sl. 27-8A) ili zbog prekratke očne jabučice ili zbog nedovoljnog loma svjetlosti u rožnici i leći. Tu pogrešku loma (refrakcijsku anomaliju) ispravljamo uporabom treće leće, tj. naočala s konveksnim (+) lećama (ili takvim kontaktnim lećama) (sl. 27-8B). Kod ljudi koji pate od **kratkovidnosti (myopia)**, slika biva izoštrena ispred ravnine mrežnice (sl. 27-9A), ili zbog preduge očne jabučice ili zbog prejakog loma svjetlosti u rožnici i leći. I tu pogrešku loma ispravljamo uporabom treće leće, tj. naočala s konkavnim (-) lećama (ili takvim kontaktnim lećama) (sl. 27-9C).

U zdravom oku lomne plohe rožnice i leće su sferno i simetrično zakrivljene podjednako u svim smjerovima. No, u nekih ljudi zakrivljenost lomne plohe rožnice nije pravilna, pa se pojavljuje treća vrsta refrakcijske anomalije – **astigmatizam** (sl. 27-10). Naravno, niti jedna rožnica nije savršeno geometrijsko tijelo, pa zapravo u svakom oku možemo uočiti određeni (blagi) stupanj astigmatizma. No, ovdje je riječ o izraženijem astigmatizmu, koji ometa normalni vid. Glavno obilježje lomne površine rožnice u astigmatizmu je da je njezin stupanj zakrivljenosti različit u vodoravnom i u okomitom smjeru. Najčešće je riječ o tome da je površina rožnice plosnatija u vodoravnom smjeru (od

nosa prema sljepoočnici), a jače ispučena u okomitom smjeru (od čela prema obrazu). Zbog toga su dijelovi gledanog prizora iskrivljeni ili zamućenih obrisa. Ta se refrakcijska anomalija oka ispravlja uporabom leća koje izjednačuju refrakciju svjetlosnih zraka u ravninama koje odgovaraju područjima najmanje i najveće zakrivljenosti lomne plohe rožnice.



Slika 27-14. Krivulje apsorpcijskih spektara čunjića u mrežnici primata. Razlikovanje boja omogućeno je postojanjem tri vrste fotopigmenata u tri vrste čunjića. Pritom jedna vrsta fotopigmenta maksimalno apsorbira modroljubičasto svjetlo valne duljine od 445 nm (pa su ti »modri« čunjići maksimalno osjetljivi na svjetlo valne duljine od 445 nm!), druga vrsta fotopigmenta maksimalno apsorbira zeleno svjetlo valne duljine od 535 nm (»zeleni« čunjići), a treća vrsta fotopigmenta maksimalno apsorbira žuto-crveno svjetlo valne duljine od 570 nm (»crveni« čunjići). U mnogim knjigama i člancima rabe se sljedeći sinonimi za te tri vrste čunjića: a) S-čunjići (= »modri« čunjići, S označuje engl. short wavelength); b) M-čunjići (= »zeleni« čunjići, M označuje engl. medium wavelength); c) L-čunjići (= »crveni« čunjići, L označuje engl. long wavelength). Zbog mnemotehničkih razloga, ovdje rabimo nepreciznije, ali upečatljivije nazive (crveni, zeleni i modri čunjići).

Četiri vrste oštine vida su: detekcijska oština, lokalizacijska (Vernier) oština, oština razlučivanja i oština prepoznavanja

Oština vida je sposobnost razlučivanja pojedinosti u vidnom prizoru. Zapravo, postoji nekoliko vrsta oštine vida (sl. 27-11), a svaka služi određenoj namjeni: zamjećivanju da se u vidnom polju podražaj uopće pojavio (detekcija podražaja), određivanju položaja podražaja u vidnom polju (lokalizacija), razlučivanju dvaju pojedinosti (rezolucija), prepoznavanju (rekogniciji) točno određene pojedinosti vidnog prizora, te uočavanju dijelova vidnog prizora što su u pokretu (tzv. dinamička oština vida).

Detekcijska oština vida je sposobnost uočavanja nazočnosti podražaja u vidnom polju (npr. male točke svjetla na crnoj pozadini). **Lokalizacijska (Vernier) oština vida** je sposobnost uočavanja kontinuiteta ili diskontinuiteta između dva elementa vidnog prizora. Ta se vrsta oštine vida ispituje tako da utvrdimo koliki je najmanji bočni pomak dvije crte, što ga ispitanik uočava kao prekid, tj. dvije zasebne crte (sl. 27-11). Pritom je lokalizacijska oština određena najmanjim razmakom na kojem ispitanik ne uočava pomak između dviju crta. Jednostavan primjer oslanjanja na lokalizacijsku (vernier) oštinu vida u svakodnevnom životu je otvaranje sefova (poklapanjem crta za odgovarajuće brojčane kodove) ili uporaba pomične mjerke (nonius).

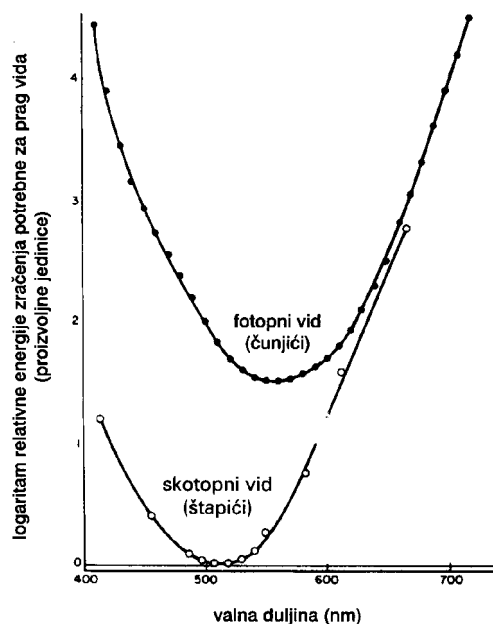
Oština razlučivanja je sposobnost uočavanja dva zasebna elementa vidnog prizora. Tu vrstu oštine vida obično provjeravamo uzorcima sastavljenim od usporednih crnih i

bijelih pruga jednake širine (pri čemu rabimo uzorke u rasponu od vrlo uskih do širokih pruga), a oština vida se odredi kao kutna širina pruge najfinijeg uzorka, što ju ispitanik još uočava kao zasebnu prugu (sl. 27-11C). U istu svrhu često se rabe i tzv. *Landoltovi prstenovi* (sl. 27-11) – debljina svakog takvog prstena iznosi 1/5 vanjskog promjera, a širina prekinutog dijela prstena također iznosi 1/5 vanjskog promjera prstena.



Slika 27-15. Prikaz slijepe pjege. Zažmirite na lijevo oko i desnim okom fiksirajte križić. Pritom polagano knjigu primičite oku i odmičite od njega (u rasponu udaljenosti od 12 do 38 cm) dok ne nađete na udaljenost u kojoj iznenada nestaje crni krug; to znači da slika crnog kruga na mrežnici pada upravo na područje slijepe pjege (u kojoj nema fotoreceptora), pa stoga krug više ne zapažate.

Najpoznatiji primjer vidne oštine je **oština prepoznavanja**, tj. sposobnost prepoznavanja i imenovanja vidnog podražaja. Uobičajen uzorak za provjeru te vrste oštine vida su *Snellenova slova* (sl. 27-11), sastavljena od crta i serifa čija debljina iznosi 1/5 visine ili širine cijelog slova. To je ujedno ona vrsta provjere oštine vida što se najčešće rabi u kliničkoj praksi. Ispitanik s određene udaljenosti promatra kartu sastavljenu od Snellenovih slova različite veličine (obješenu na zid), a od ispitanika se očekuje da imenuje najmanja slova što ih još jasno prepoznaje s dane udaljenosti. Rezultat testa se izražava brojčanim omjerom udaljenosti s koje ispitanik još jasno raspoznaje slova



Slika 27-16. Krivulje (spektralnog) praga fotopnog i skotopnog vida i fotokromatski interval. Krivulje prikazuju relativnu količinu svjetlosne energije (pri određenoj valnoj duljini svjetla!) prijeko potrebnu da se dosegne prag podražljivosti čunjića (fotopni vid) i štapića (skotopni vid). Uočite da je prag podražljivosti štapića bitno niži od praga podražljivosti čunjića za sve valne duljine vidljivog svjetla osim za one najdulje (dulje od 600 nm). Uočite također da je fotopna krivulja za oko 50 nm pomaknuta udesno od skotopne krivulje – odnosno da su štapići maksimalno osjetljivi na svjetlo valne duljine od oko 500 nm, a čunjići su maksimalno osjetljivi na svjetlo valne duljine od oko 550 nm. Okomiti razmak između dvaju krivulja je tzv. »bezbojni« fotokromatski interval. Nacrtao, uz manje izmjene, prema Schiffman (1991).

određene veličine te udaljenosti s koje hipotetska normalna osoba može pročitati ta ista slova. Primjerice, omjer 6/6 kazuje da ispitanik točno prepozna s udaljenosti od 6 metara slova koja s te udaljenosti prepoznaje i normalna osoba. Omjer 6/4 kazuje da ispitanik ima natprosječnu oštrinu vida – jer sa 6 metara može pročitati slova koja normalna osoba uspješno čita s udaljenosti od 4 metra. Obrnuto, omjer 4/6 kazuje da ispitanik ima oslabljenu oštrinu vida, jer jasno uočava slova koja normalna osoba čita s udaljenosti od 6 metara samo onda kad ih motri s udaljenosti od 4 metra.

Opća mjera za određivanje svih vrsta oštrine vida je **vidni kut**. Ta mjera omogućuje uočavanje različitih stupnjeva oštrine u različitim vrstama oštrine vida. Primjerice (izraženo vidnim kutom), optimalna detekcijska oštrina iznosi 0,5 lučnih sekundi, lokalizacijska (vernier) oštrina iznosi 2 lučne sekunde, a oštrina razlučivanja i oštrina prepoznavanja iznose 30 lučnih sekundi.

Oštrina vida je najveća u fotopnim okolnostima i kad slika gledanog predmeta pada na foveju (mjesto najoštrijeg vida, sastavljeno samo od čunjića). Kako se slika predmeta po mrežnici pomiče od foveje prema periferiji, oštrina vida se naglo smanjuje. To pokazuje da su glavni fotoreceptori za oštrinu vida čunjići, a ne štapići.

Spektar vidljivog svjetla je tek djelić širokog spektra elektromagnetskog zračenja

Elektromagnetsko zračenje unutar uskog spektra vidljive svjetlosti ima energiju upravo dovoljnu da je organske molekule mogu apsorbirati, a da pritom ne dođe do njihove razgradnje. Vidnom sustavu su potrebne molekule koje svjetlosnu energiju mogu pretvoriti u najveću moguću količinu slobodne kemijske energije. Takve molekule doista i postoje, a dio su obitelji karotenoida (najpoznatiji član te obitelji je vitamin A). Te molekule **fotopigmenata** imaju ravne odsječke što lako podliježu geometrijskoj izomerizaciji. Primjerice, ključni dio takvih molekula, 11-*cis*-retinal, ima dugi lanac povijen u vrlo nestabilnu konfiguraciju. Kad takva molekula fotopigmenta apsorbira jedan foton svjetla, konformacija 11-*cis* retinala se promijeni u postojaniji 11-*trans* izomer, a pritom se oslobađa energija. Kako su takve molekule fotopigmenata smještene u posebnim osjetnim stanicama (fotoreceptorima), oslobođena energija može se dalje rabiti za stvaranje neuralnog signala. Riječ je o procesu **fototransdukcije**.

Tablica 27-1. Razlike štapića i čunjića i neuronskih sustava što se na njih nadovezuju.

Štapići (skotopni vid)	Čunjići (fotopni vid)
Oko 120 milijuna	Oko 6,5 milijuna
Velika osjetljivost, specijalizirani za gledanje u mraku	Manja osjetljivost, specijalizirani za gledanje po danu
Više vidnog pigmenta, hvataju više fotona	Manje fotopigmenta
Veliko pojačavanje signala, detekcija već jednog fotona	Manje pojačavanje signala
Zasićenje (saturacija) pri dnevnom svjetlu	Zasićenje (saturacija) jedino na jarkom svjetlu
Malo vremensko razlučivanje: spor odgovor, dugo vrijeme integracije	Veliko vremensko razlučivanje: brz odgovor, kratko vrijeme integracije
Najosjetljiviji na svjetlo valne duljine 505 nm	Najosjetljiviji na svjetlo valne duljine 555 nm
Spora adaptacija na mrak (oko 30 minuta)	Brza adaptacija na mrak (oko 5 minuta)
Slaba oštrina vida: vrlo konvergentni putovi u retini, štapića nema u foveji centralis	Velika oštrina vida: manje konvergentni putovi u retini, jedino čunjići su u foveji centralis
Akromatski: jedna vrsta vidnog pigmenta	Kromatski: tri vrste čunjića s tri vrste vidnih pigmenta (svaki osjetljiv na posebni dio vidnog spektra)

Čunjići i štapići mrežnice su fotoreceptori zaduženi za fototransdukciju

Ljudska mrežnica sadrži dvije vrste **fotoreceptora** (vidnih osjetnih stanica), **čunjiće** i **štapiće**. U mrežnici jednog oka ima oko 120 milijuna štapića i oko 6,5 milijuna čunjića. Dakle, štapića je otprilike 20 puta više nego čunjića. Čunjići i štapići imaju različite funkcije (tablica 27-1), no sličnu građu (sl. 27-13). Svaki čunjić i svaki štapić ima nekoliko funkcionalno specijaliziranih dijelova:

- vanjski odsječak, tj. dio stanice specijaliziran za proces fototransdukcije;
- unutarnji odsječak, tj. dio stanice što sadrži jezgru i glavninu biosintetskih organela;
- tanki držak (*cilium*) što povezuje vanjski s unutarnjim odsječkom;
- sinaptički završetak, što je kod štapića kuglast (pa se naziva sferula – *sphaerulum*), a kod čunjića nalik nožici (pa se naziva *pediculum*).

Vanjski odsječci štapića i čunjića su ipsunjeni slagalinom membranoznih pločica, što se razvijaju kao invaginacije stanične membrane. U čunjićima to zapravo i jesu brojni nabori stanične membrane, no u štapićima se te pločice naknadno odvoje i plutaju u citoplazmi vanjskog odsječka, naslagane jedne ponad drugih. Na tim je pločicama smješteno mnoštvo posebnih molekula što apsorbiraju fotone, npr. rodopsin (vidni purpur). Sve molekule koje u fotoreceptorima apsorbiraju fotone se nazivaju **fotopigmentima**, tj. **vidnim pigmentima**.

Rodopsin je fotopigment štapića, a ujedno i na svjetlo najosjetljiviji fotopigment (apsorpcijska krivulja rodopsina pokazuje da je osjetljiv na širok spektar valnih duljina vidljivog svjetla, no najviše na modrozeleno svjetlo; sve te valne duljine mozak tumači kao nijanse sivog!). Rodopsin je molekula sastavljena od dva dijela: a) bezbojnog apoproteina opsina i b) kromofore, 11-*cis*-retinala (= aldehid vitamina A, tj. retinola). Retinal je (posredstvom protonirane Schiffove baze) vezan uz epsilon-aminoskupinu ostatka lizina, Lys₂₉₆, smještenog u sedmoj transmembranskoj domeni (TMD) apoproteina opsina. Rodopsin je transmembranski protein

sa 7 TMD, a uz njega je pridružen i posebni trimerni G-protein. Stoga je očigledno da *rodopsin zapravo djeluje poput posebnog metabotropnog receptora, čiji je "agonist" foton!* Amino-kraj rodopsina strši u šupljinu membranske pločice štapića, dok njegove citosolne domene sadrže vezno mjesto za trimerni G-protein.

U mraku je retinal povijen u posebnu konformaciju (11-*cis*-retinal), a nakon apsorpcije fotona promijeni konformaciju (u sve-*trans*-retinal) i pritom se odvoji od opsina. Taj proces promjene konformacije kromofore, uzrokovan apsorpcijom fotona, naziva se **fotoizomerizacija**. Tijekom fotoizomerizacije, rodopsin se razgradi na retinal i opsin, pa izgubi boju – stoga se ta pojava slikovito opisuje kao **"izbjeljivanje (engl. bleaching) vidnog pigmenta"**.

Pločice silno povećaju membransku površinu fotoreceptora, a time i količinu molekula vidnog pigmenta (rodopsin čini oko 80% svih membranskih proteina tih pločica, što jasno pokazuje da je fotoreceptor visokospecijaliziran za apsorpciju fotona). Jedan štapić sadrži oko 10^8 molekula rodopsina, a raspored pločica je takav da je hvatanje fotona iznimno učinkovito. Naime, zraka svjetlosti pada okomito na fotoreceptor i potom prolazi kroz niz pločica. Ako foton izbjegne molekulama vidnog pigmenta na jednoj pločici, hvataju ga molekule na sljedećoj pločici u nizu.

11-*cis*-retinal je aldehid vitamina A. Stoga ozbiljniji i dugotrajniji nedostatak tog vitamina u prehrani (**hipovitaminoza A**) može uzrokovati patološku neosjetljivost na svjetlost slabijeg intenziteta (funkcija štapića je upravo zapažanje takvih vidnih podražaja!). Riječ je o pojavi **noćnog sljepila (nyctalopia)**, koje neki radije označavaju kao **večernje sljepilo (hemeralopia)**.

Nakon fotoizomerizacije i razgradnje rodopsina, sve-*trans* retinal se iz citoplazme štapića odstranjuje difuzijom, pa ga je potrebno obnoviti (za sintezu nove molekule rodopsina), tj. vratiti u 11-*cis* oblik. Ta se reakcija odvija u susjednim pigmentnim epitelnim stanicama, a potom se posebnim mehanizmom prenošenja 11-*cis* retinal vrata natrag u fotoreceptore. Sve-*trans* retinal se reducira u sve-*trans* retinol

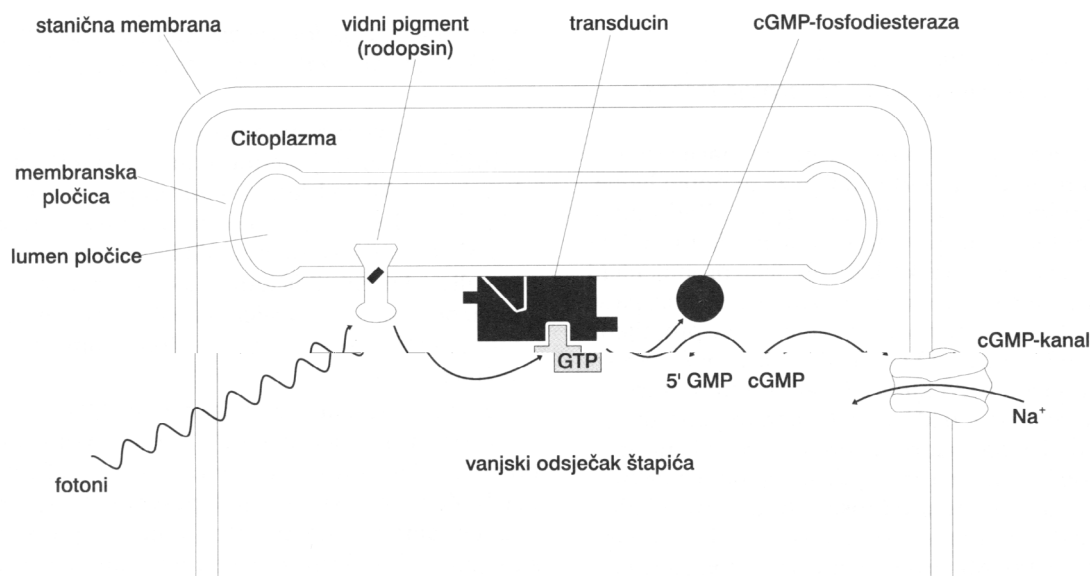
(vitamin A), a taj je preteča za sintezu 11-*cis* retinala. Ljudske stanice ne mogu sintetizirati sve-*trans* retinol. Stoga trajniji nedostatak vitamina u hrani i može uzrokovati noćno sljepilo.

I vidni pigment čunjića je sastavljen od dva dijela: opsina čunjića i 11-*cis* retinala. Vjeruje se da se procesi ekscitacije, razgradnje i obnavljanja vidnog pigmenta čunjića odvijaju slično onima u štapićima. No, čunjića ima tri vrste, a svaka vrsta čunjića ima drugačiji opsin. Maksimalna apsorpcija svjetla ta tri opsina je različita: 445 nm (plavo), 535 nm (zeleno) ili 570 nm (crveno) (sl. 27-14). To je stoga što tri različita opsina stupaju u interakciju s 11-*cis* retinalom na različite načine, pa zbog toga retinal nema jedan, nego tri apsorpcijska maksimuma.

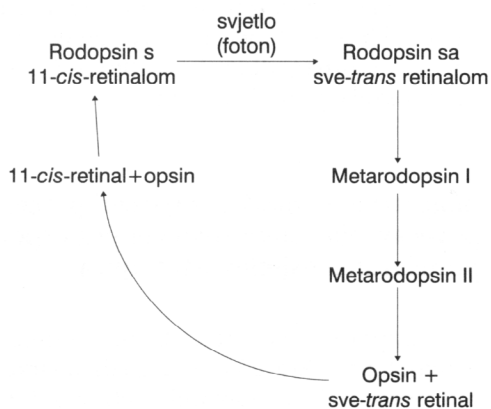
Čunjići i štapići su posebna vrsta osjetnih neuron, pa se (kao ni ostali neuroni) u odrasloj mrežnici više nikad ne dijele. No, njihove se membranske pločice trajno oblikuju na bazi vanjskog odsječka i premještaju prema vršku. To je vrlo brz proces: svakog sata nastanu otprilike 3 nove pločice. Isto tako, trajno propadaju vršci fotoreceptora, a odbačene pločice (ili njihove fragmente) fagocitiraju stanice pigmentnog epitela.

Nadalje, neurotransmiter svih fotoreceptora je **glutamat**.

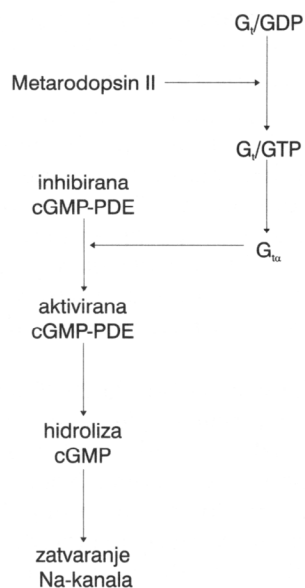
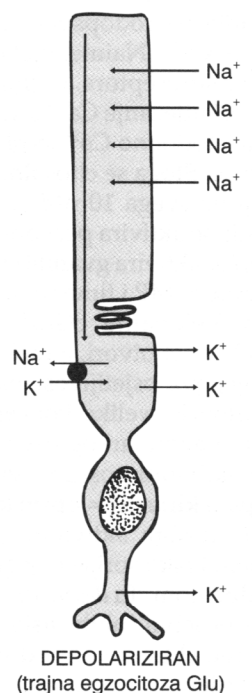
No, fotoreceptori su neuroni bez pravih aksona i bez akcijskih potencijala. U mraku se odvija trajna spontana egzocitoza glutamata (kroz sinapse između unutarnjih odsječaka fotoreceptora i bipolarnih i vodoravnih stanica mrežnice), a osvjetljavanje fotoreceptora, tj. apsorpcija fotona u vanjskim odsječcima, uzrokuje **hiperpolarizaciju membrane fotoreceptora i prekid egzocitoze glutamata**. Spontana egzocitoza ekscitacijskog neurotransmitera glutamata iz fotoreceptora modulirana je svjetlom izazvanim promjenama njihovog membranskog potencijala. Fotoreceptora uopće nema u onom dijelu mrežnice kroz koji vidni živac izlazi iz oka (*papilla nervi optici*). Stoga se to područje naziva **sljepom pjegom**, jer tim dijelom mrežnice ništa ne vidimo (sl. 27-15).



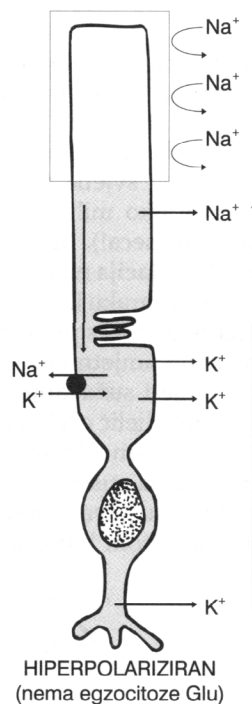
Slika 27-17. Fototransdukcija se odvija u tri stadija: fotoni aktiviraju vidni pigment, aktivirani vidni pigment potiče cGMP-fosfodiesterazu (cGMP-PDE) da razgradi cGMP i zbog toga se zatvore cGMP-kanali, kroz koje u mraku (dok su otvoreni) Na^+ utječu u vanjski odsječak štapića. Rodopsin djeluje kao metabotropni receptor, što preko trimernog G-proteina transducina (G_i) regulira aktivnost ciljnog enzima (cGMP-PDE). Nacrtano, uz manje izmjene, prema Kandel i sur. (1991).



U mraku su Na-kanali otvoreni



Nakon osvjetljavanja Na-kanali se zatvore



Slika 27-18. Slijed biokemijskih reakcija i promjena membranskog potencijala fotoreceptora tijekom fototransdukcije. Za pojedinosti vidi tekst.

Štapići omogućuju skotopni vid, a čunjići fotopni vid

Čunjići su specijalizirani za gledanje po danu, tj. za **fotopni vid** (gledanje u fotopnim uvjetima, tj. uvjetima dobre rasvjete), a štapići su specijalizirani za gledanje po noći ili u sumrak, tj. za **skotopni vid** (gledanje u skotopnim uvjetima, tj. uvjetima slabe rasvjete, sumraka i mraka). To je stoga što čunjići i štapići imaju i različite vidne pigmente i različita fiziološka svojstva, ali i različite sinaptičke veze s ostalim neuronima vidnog sustava (tablica 27-1). Prag podražaja štapića je niži nego prag podražaja čunjića; odnosno, štapići su na svjetlosni podražaj mnogo osjetljiviji nego čunjići.

Štapići imaju više vidnog pigmenta od čunjića, pa stoga mogu uhvatiti veći broj fotona. Štoviše, štapići vidni signal pojačavaju u većoj mjeri nego čunjići. Već jedan foton može izazvati mjerljiv električni odgovor štapića, dok je za jednaki električni odgovor čunjića potrebna apsorpcija nekoliko stotina fotona. I obrnuto, manje je fotona potrebno da se izazove maksimalni (zasićujući, saturirajući) odgovor štapića – pri normalnom dnevnom svjetlu dolazi jedino do zasićenja (maksimalnog odgovora) štapića, ali ne i čunjića (sl. 27-16).

Stoga u sumraku ili potpunom mraku, kad je intenzitet svjetla preslab da bi podražao čunjiće, štapići još uvijek

reagiraju na takve slabe vidne podražaje. No, u svim ostalim uvjetima, čunjići nam omogućuju bolji vid: čunjići nam omogućuju veću oštrinu vida, tj. razlučivanje većeg broja pojedinosti u gledanom prizoru (bolja prostorna rezolucija) i bolje razlučivanje dvaju prizora što brzo slijede jedan za drugim (bolja vremenska rezolucija). Osim toga, jedino čunjići nam omogućuju razlikovanje boja. Dok štapići imaju samo jednu vrstu vidnog pigmenta, čunjići sadrže tri različite vrste vidnih pigmenata, što su različito osjetljive na svjetlost različitih valnih duljina. Sustav štapića je osjetljiviji na svjetlosni podražaj od sustava čunjića, ali je akromatski. Iako štapića ima oko 20 puta više od čunjića, sustav čunjića ima mnogo bolju prostornu rezoluciju zbog sljedećih razloga:

- 1) Čunjići su koncentrirani u mjestu najoštrijeg vida (*fovea centralis*) – zapravo, foveja i sadrži jedino čunjiće.
- 2) Sustav štapića je konvergentan: mnogo štapića pravi sinapse s istim ciljnim neuronom (bipolarnim neuronom, tj. drugim neuronom vidnog puta). Signali što ih bipolarni neuron prima od različitih štapića međusobno se pribrajaju i pojačavaju. To s jedne strane omogućuje zamjećivanje i slabih vidnih podražaja, ali s druge strane smanjuje sposobnost sustava štapića da vjerno preslika prostorne varijacije vidnog prizora. Nasuprot tome, svega nekoliko čunjića konvergira na jedan postsinaptički bipolarni neuron, pa sustav čunjića ima mnogo veću moć prostornog razlučivanja pojedinosti vidnog prizora (štoviše, u samom središtu foveje, tj. u foveoli, odnos čunjića i bipolarnih neurona je 1:1).

Štapići na svjetlosni podražaj odgovaraju sporo, pa se zbrajaju učinci fotona apsorbiranih tijekom stotinjak milisekundi. To štapićima pomaže da registriraju već male količine svjetla, ali im onemogućuje razlučivanje svjetlosnih “treptaja” (engl. flicker, treperenje, treptanje – poput obojenih svjetala diskoklubova) čija je učestalost veća od otprilike 12 Hz. Čunjići reagiraju mnogo hitrije, pa mogu zabilježiti i pojedinačne treptaje svjetlosti što treperi frekvencijom do 55 Hz. Stoga čunjići također imaju veću temporalnu rezoluciju vidnih prizora nego štapići. Na temelju svega iznesenog, ukažimo na dvije praktične i zakonske posljedice fizioloških svojstava fotoreceptora: čovjek koji bi izgubio sve štapiće ne bi bio slijep, nego bi jedino patio od noćnog sljepila (ne bi normalno vidio u mraku i sumraku); no, čovjek koji bi izgubio sve čunjiće, ne samo da ne bi razlikovao bolje (daltonizam), nego bi imao i bitno smanjenu oštrinu vida i sposobnost razlučivanja prostornih pojedinosti vidnog prizora i vremenskog slijeda različitih vidnih prizora. Sa stanovišta prava i zakona, takav je čovjek slijep.

Fototransdukcija je slijed biokemijskih zbivanja u vanjskom odsječku fotoreceptora

Kad vidni pigment čunjića i štapića apsorbira fotone, pokrene se slijed biokemijskih zbivanja što dovodi do promjene protjecanja iona kroz staničnu membranu fotoreceptora, pa time i do promjene njihovog membranskog potencijala. Ključna molekula u tom slijedu zbivanja je cGMP, što informaciju prenosi od plutajućih pločica (gdje dolazi do apsorpcije fotona) do stanične membrane (gdje je u čunjićima i u štapićima cGMP nadzire posebne kationske kanale – cGMP-kanale). Fototransdukcija se odvija kroz **tri stadija** (sl. 27-17):

- 1) svjetlost aktivira vidni pigment;
- 2) aktivirane molekule vidnog pigmenta potiču aktivnost cGMP-fosfodiesteraze, a ta smanjuje koncentraciju cGMP u citosolu;
- 3) zbog toga se zatvore cGMP-kanali i Na⁺ prestanu utjecati u vanjski odsječak fotoreceptora, pa se stanična membrana fotoreceptora hiperpolarizira.

Osim molekula rodopsina, uz membranu pločica (s citosolne strane) usidrene su još neke bitne molekule: transducin (posebna vrsta trimernog G-proteina), cGMP-fosfodiesteraza (cGMP-PDE) i rodopsin-kinaza (tj. opsin-kinaza u slučaju čunjića). Uz filamente citoskeleta (što povezuje susjedne membranske pločice) vezana je gvanilil ciklaza (GC). U citosolu vanjskog odsječka su cGMP, Ca²⁺ te posebni proteini arestin i “protein oporavka” (engl. recoverin), a također i fosfataze tipa 2A. Stanična membrana vanjskog odsječka sadrži Ca²⁺-crpke i posebne kationske cGMP-kanale (cGMP te kanale otvara, a kroz njih u vanjski odsječak utječu Na⁺ i Ca²⁺). Napokon, stanična membrana unutarnjeg odsječka fotoreceptora sadrži brojne K-kanale (što su konstitucijski otvoreni, pa K⁺ kroz njih stalno istječu iz fotoreceptora) i brojne molekule Na⁺/K⁺-ATPaze.

U mraku je transducin (Gt) neaktivan i na njega je vezan GDP (Gt-GDP). Aktivnost cGMP-PDE je vrlo mala jer su na nju vezana dva inhibicijska (I) peptida, a koncentracija cGMP u citoplazmi vanjskog odsječka je velika (oko 2 μM). Napokon, u mraku je citosolna koncentracija Ca²⁺ vrlo velika (oko 300 nM), pa je GC moćno inhibirana. Ključno je da su u mraku cGMP-kanali trajno otvoreni (jer je na njih vezan cGMP), a kroz te kationske kanale u vanjski odsječak fotoreceptora neprekidno utječu Na⁺ i Ca²⁺ (Ca²⁺ čine otprilike 15% ukupne struje prema unutra). Po toj posebnoj vrsti kationskih kanala (nazočnih jedino u staničnoj membrani vanjskog odsječka) i posljedičnoj velikoj propusnosti za Na⁺ u mirovanju, fotoreceptori se bitno razlikuju od ostalih neurona. To znači da u mraku u vanjski odsječak fotoreceptora utječe velika struja (od ukupno otprilike 50 pA) i membranski potencijal fotoreceptora u mirovanju je djelomično depolariziran na vrijednost od otprilike –40 mV. Ta velika struja što u mraku stalno utječe u vanjski odsječak fotoreceptora je **struja mraka** (engl. dark current) (sl. 27-18).

Naravno, trajno utjecanje Na⁺ mora biti električki uravnoteženo istjecanjem drugih kationa iz fotoreceptora. To omogućuju trajno otvoreni K-kanali smješteni u staničnoj membrani unutarnjeg odsječka fotoreceptora, te neprekidno aktivna Na⁺/K⁺-ATPaza (smještena u istoj membrani) (sl. 27-18).

Posljedica trajne djelomične depolarizacije stanične membrane fotoreceptora u mraku je trajna egzocitoza neurotransmitera glutamata (u sinapse što ih fotoreceptori uspostavljaju s bipolarnim i vodoravnim stanicama mrežnice).

Tijekom fotoizomerizacije, molekule vidnog pigmenta se aktiviraju nakon apsorpcije fotona

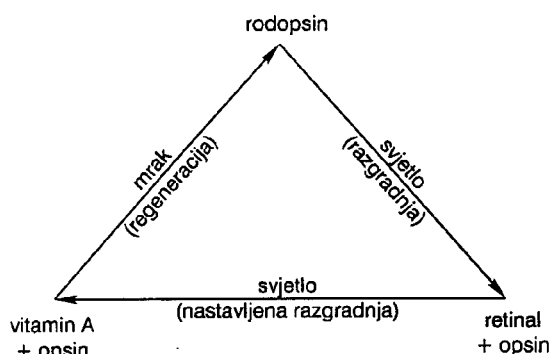
Kad retinal apsorbira foton, njegova se konformacija promijeni iz 11-*cis* u sve-*trans* oblik (sl. 27-18). Tako promijenjeni retinal više ne pristaje u vezno mjesto opsina, pa se odvoji, a konformacija opsina se također promijeni. Za pretvorbu retinala iz 11-*cis* u sve-*trans* oblik potrebna je energija od 125 kJ/mol (a jedan foton tipično sadrži

energiju od 200 kJ/mol). Nakon tog početnog zbivanja, molekula rodopsina prolazi kroz niz nestabilnih stanja i (unutar 1 msec) dosegne polustabilnu konformaciju, tzv. metarodopsin II. Ta je molekula kratkog vijeka i ubrzo se raspada na opsin i sve-*trans* retinal (sl. 27-18).

Metarodopsin II je aktivni oblik rodopsina, što potiče drugi stadij fototransdukcije. Jedina fotokemijska posljedica apsorpcije fotona je izomerizacija kromofore iz 11-*cis* u sve-*trans* oblik retinala.

Djelujući posredstvom trimernog G-proteina transducina i cGMP-PDE, metarodopsin II smanjuje citosolnu koncentraciju cGMP u vanjskom odsječku fotoreceptora i tako zatvara posebne kationske kanale

Koncentraciju cGMP u stanici nadziru dva enzima: GC (što ga sintetizira) i cGMP-PDE (što ga razgrađuje). Aktivacija molekula vidnog pigmenta dovodi do aktivacije cGMP-PDE (što brzo razgrađuje dostupni cGMP) na sljedeći način (sl. 27-18). Metarodopsin II aktivira **transducin**, G_t , pa se sklop G_t /GDP pretvpro u G_t /GTP, od kojeg se odmah odvoji aktivna podjedinica $G_{t\alpha}$. Dvije molekule $G_{t\alpha}$ vežu se na inhibicijske (I) podjedinice cGMP-PDE, nakon čega se te podjedinice odvoje i cGMP-PDE se aktivira, brzo razgrađujući sav dostupni cGMP. Nastali G_t /GTP kompleks se odmah odvoji od metarodopsina II, a metarodopsin putuje tangencijalno kroz membranu pločice i aktivira daljnje molekule G_t . Tako jedna molekula metarodopsina II svake sekunde može aktivirati više od 1000 molekula transducina. Isto tako, aktivne $G_{t\alpha}$ podjedinice aktiviraju brojne molekule cGMP-PDE, pa je



Slika 27-19. Trokut adaptacije na mrak. Osvjetljavanje fotoreceptora uzrokuje razgradnju rodopsina na retinal i opsin; trajnije osvjetljavanje uzrokuje pretvorbu retinala u retinol (= vitamin A), a u mraku dolazi do regeneracije rodopsina. Za pojedinosti vidi tekst.

opisanom procesu svojstveno brzo širenje i veliko pojačavanje (velika amplifikacija) – jedna molekula metarodopsina II može unutar jedne sekunde uzrokovati hidrolizu više od 100.000 molekula cGMP. Aktivirani vidni pigment djeluje poput aktiviranih metabotropnih receptora: retinal je fotosenzitivni ligand, a opsin je metabotropni transmembranski receptor što aktivira G-protein (taj potom djeluje na ciljni enzim).

Hiperpolarizacija fotoreceptora nakon osvjetljavanja je posljedica zatvaranja kationskih cGMP-kanala

cGMP nadzire aktivnost cGMP-kanala, smještenih jedino u staničnoj membrani vanjskih odsječaka fotoreceptora. Ti

kanali se aktiviraju kad se na njih vežu barem 3 molekule cGMP. Kad se, djelovanjem svjetlosti, cGMP-kanali zatvore, smanji se utjecaj Na^+ i fotoreceptor se hiperpolarizira (jarko svjetlo može zatvoriti sve cGMP-kanale). Zbog toga se smanji ili posve prekine egzocitoza glutamata u sinapse što ih fotoreceptori uspostavljaju s bipolarnim i vodoravnim neuronima mrežnice. Time započinje prijenos vidnih signala prema mozgu.

Ukratko, učinak osvjetljavanja fotoreceptora je stupnjevito smanjenje Na -vodljivost (razmjerno intenzitetu upadnog svjetla), a kako drugi ionski kanali (poglavito K-kanali) fotoreceptora nisu osjetljivi na djelovanje svjetla, smanjenje Na -vodljivosti uzrokuje hiperpolarizaciju fotoreceptora. Tako se energija upadnog svjetla prevodi u promjene membranskog potencijala, a te promjene (kao i u svim drugim neuronima) nadziru sinaptičku egzocitozu neurotransmitera.

Prekidanje fototransdukcije je složen proces ovisan o fosforilaciji molekula vidnog pigmenta i smanjenoj koncentraciji Ca^{2+}

Dovršetak procesa fototransdukcije za vid je jednako značajan kao i njegov početak. No, dovršavanje fototransdukcije nije tek jednostavno isključivanje opisanog biokemijskog puta, nego je riječ o složenom procesu u kojem značajnu ulogu imaju fosforilacija rodopsina i smanjenje citosolne koncentracije Ca^{2+} . Naime, tijekom produljenog osvjetljavanja fotoreceptora, trajnije zatvaranje cGMP-kanala spriječi utjecanje Ca^{2+} u vanjski odsječak fotoreceptora, a istodobno Ca^{2+} -crpke nastave izbacivati Ca^{2+} iz stanice. Stoga se citosolna koncentracija Ca^{2+} brzo smanji na svega 10 nM (s početnih 300 nM u mraku). Tada se aktivira posebni protein oporavka (recoverin), što aktivira gvanilil ciklazu (GC). GC počne sintetizirati cGMP i time se suprotstavlja svjetlom izazvanom djelovanju cGMP-PDE. Stoga se dio cGMP-kanala opet otvori, a hiperpolarizacija fotoreceptora i njegova osjetljivost na vidni podražaj se smanjuju. Štoviše, velika koncentracija aktiviranog transducina (nakon jarkog osvjetljavanja fotoreceptora) može aktivirati posebnu vrstu serin-treonin kinaze, **rodopsin kinazu** (= opsin kinazu u čunjićima). Ta kinaza fosforilira aktivirani (ali ne i neaktivni!) vidni pigment i tako spriječi njegovu daljnju interakciju s transducinom. Tu desenzitizaciju vidnog pigmenta potpomaže posebni inhibicijski protein **arestin**, što spriječi vezanje aktiviranog rodopsina i transducina.

Sposobnost adaptacije omogućuje nam gledanje kroz golemi raspon intenziteta okolnog svjetla

Vidni sustav djeluje učinkovito uz golem raspon intenziteta okolnog svjetla. Primjerice, svjetlo podnevnog sunca je oko milijun puta intenzivnije od svjetla punog mjeseca. Tu sposobnost nazivamo adaptacijom. **Adaptacija na mrak** je proces prilagodbe na gledanje u sumraku ili potpunom mraku. **Adaptacija na svjetlo** je proces prilagodbe na gledanje pri jarkom danjem ili umjetnom svjetlu. Adaptaciji doprinosi već širenje i sužavanje zjenice. No, time se može objasniti tek djelić cijelog adaptacijskog raspona – glavni mehanizam adaptacije temelji se na funkcionalnim razlikama sustava čunjića (prilagođenog za fotopni vid) i sustava štapića (prilagođenog za skotopni vid), a pritom bitnu ulogu ima ciklus razgradnje i obnavljanja vidnog pigmenta (sl. 27-19). Kako ljudska mrežnica ima fotopni sustav čunjića i

skotopni sustav štapića, često se za nju rabi slikovit naziv **dvostruka mrežnica** (*retina duplex*). Time se hoće naglasiti da je golemi raspon adaptacije omogućen odabirnom aktivacijom jednog ili drugog sustava, kao i prilagodbama osjetljivosti fotoreceptora unutar svakog od tih sustava.

Adaptacija na mrak je dvofazni proces brzog povećavanja osjetljivosti čunjića i sporijeg povećavanja osjetljivosti štapića

Adaptaciju na mrak obično ispitujemo ovako. Ispitanik prvo kraće vrijeme gleda u jarko osvijetljenu površinu. Time se smanji osjetljivost fotoreceptora na svjetlo (razgradnja vidnog pigmenta!) i ujedno postigne dobro definirana početna razina mjerenja. Potom se prostorija posve zamrača, a ispitaniku se u određenim razmacima prikazuje (na zaslonu uređaja za provjeru) vidni podražaj (točka svjetla) specifične valne duljine, trajanja i intenziteta, što se projicira na točno određeni dio mrežnice. Rezultate mjerenja prikazemo **krivuljom adaptacije na mrak** (sl. 27-20), a ta krivulja prikazuje minimalnu energiju potrebnu za doseganje praga podražljivosti fotoreceptora kao funkciju vremena provedenog u mraku.

Krivulja ukupne adaptacije na mrak ima dva dijela, od kojih prvi (prvih 5 minuta adaptacije) odgovara dosezanju maksimalne adaptacije čunjića, a drugi dio (još 20-25 minuta) odgovara dosezanju maksimalne adaptacije štapića. Drugim riječima, tijekom boravka u mraku bitno se povećava osjetljivost fotoreceptora na intenzitet svjetla (smanjuje se prag podražljivosti), a u tom procesu glavnu ulogu imaju štapići (sl. 27-20).

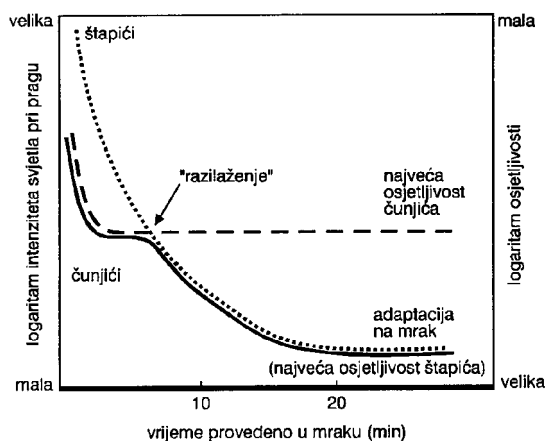
Fotokromatski interval omogućuje nam tumačenje pojave Purkinjeovog pomaka

Temeljna razlika fotopnog i skotopnog vida sastoji se u tome da čunjići i štapići nisu jednako osjetljivi na cijeli spektar vidljivog svjetla, tj. na sve valne duljine. Različite vrste monokromatskog svjetla (= svjetla točno određene valne duljine, npr. crveno, modro) odabirno podražuju ili čunjiće ili štapiće. Tu razliku ispitujemo s pomoću **krivulja spektralnog praga** za fotopni i za skotopni vid (sl. 27-16). Fotopni vid je najosjetljiviji na svjetlost valne duljine od oko 550 nm (žutozeleno), dok je skotopni vid najosjetljiviji na svjetlost valne duljine od oko 500 nm (zeleno). Do zapažanja boja dolazi samo kad je intenzitet svjetla dovoljno velik da bi se aktivirao i fotopni vid; svjetlosne podražaje što podražuju jedino štapiće zapažamo tek kao različite tonove sive boje. **Fotokromatski interval** je okomiti razmak između krivulje fotopnog vida (zapažanje boja) i krivulje skotopnog vida (zapažanje svjetla) (sl. 27-16). On je najveći u području vidljivog svjetla kratkih valnih duljina (ljubičasto-modri dio vidljivog spektra), dok je najmanji u području crvenog svjetla (650 nm i više – energija zračenja crvenog svjetla dovoljna je da uspješno podraži i štapiće i čunjiće, ako je crveno svjetlo dovoljnog intenziteta).

Poznajući te činjenice, možemo protumačiti pojavu **Purkinjeovog pomaka**. Riječ je o promjeni relativne jarkosti različitih boja dok se spušta tama, tj. dok se vid pretvara iz fotopnog u skotopni. Šetajući gradom nakon ručka i pred večeru, Purkinje je zapazio da su tijekom dana crvena i modra boja prometnih znakova pokraj puta podjednake jarkosti, ali da u sumrak modra izgleda jarkija od crvene. Drugim riječima, svjetlo kraćih valnih duljina izgleda

jarkije (intenzivnije) u uvjetima skotopnog vida nego u uvjetima fotopnog vida – u sumrak dolazi do pomaka relativne spektralne osjetljivosti oka od razine fotopnog vida (oko 555 nm) na razinu skotopnog vida (oko 500 nm). U prvom sumraku, crvena boja isprva izgleda jarkija od zelene, a u kasnom sutonu izgleda tamnija.

Kako uspješno doskočiti sporij adaptaciji na mrak? Ako se tik prije adaptacije na mrak oko osvijetljava



Slika 27-20. Krivulja adaptacije na mrak. Puna crta prikazuje ukupnu adaptaciju na mrak, crtkana crta krivulju adaptacije čunjića, a točkasta crta krivulju adaptacije štapića. Uočite da krivulja ukupne adaptacije na mrak ima dva dijela, od kojih prvi (prvih 5 minuta adaptacije) odgovara dosezanju maksimalne adaptacije čunjića, a drugi dio (daljnjih 20-25 minuta) odgovara dosezanju maksimalne adaptacije štapića. Drugim riječima, tijekom boravka u mraku bitno se povećava osjetljivost fotoreceptora na intenzitet svjetla (smanjuje se prag podražljivosti) a u tom procesu glavnu ulogu imaju štapići. Točka u kojoj je dosegnuta maksimalna adaptacija čunjića, pa daljnja adaptacija počiva jedino na štapićima, slikovito se označava kao »razilaženje čunjića i štapića« (engl. rod-cone break).

monokromatskim crvenim svjetlom, adaptacija se odvija brže, jer je takvo svjetlo optimalan podražaj samo za crvene čunjiće, a vrlo slab podražaj za ostale čunjiće i za štapiće. Kako to postići? Jednostavnim nošenjem naočala crvenih stakala ("crvenih filtera"), čime se štapići ostave u mraku, tj. priječi se prodor do mrežnice svim valnim duljinama svjetla što inače dobro podražuju štapiće. Štoviše, nošenjem naočala se već smanjuje i ukupni intenzitet svjetla što dopire do mrežnice. Stoga štapići postaju maksimalno osjetljivi, adaptirani na mrak. Piloti i padobrancii tijekom noćnih letova, kao i radiolozi, nose crvene naočale, a zbog toga i fotografi u svojim mračnim sobicama imaju crvene svjetiljke.

I bez crvenih naočala možete lako doskočiti sporosti adaptacije na mrak. Prvo provedite 10-15 minuta u zamračenoj sobi, a potom čvrsto zatvorite jedno oko i upalite svjetlo. Nakon nekoliko minuta opet ugase svjetlo i sad naizmjenice otvarajte jedno pa drugo oko. Okom što je bilo zadržano vidjet ćete prilično dobro (jer je u velikoj mjeri ostalo adaptirano na mrak), no okom što je na svjetlu bilo otvoreno vidjet ćete isprva vrlo slabo (jer se adaptiralo na svjetlo). Znajući ovo, mnogo je lakše noću šetati od postelje do hladnjaka ili WC-a i natrag. Čim ustanete iz kreveta, zažmirite na jedno oko i tek potom upalite svjetlo. Kad se nekoliko minuta kasnije (cijelo vrijeme žmireći na dotično oko!) kroz mrak vraćate u krevet, dotad zatvoreno

oko otvorite, a zatvorite ono kojim ste gledali dok je svjetlo bilo upaljeno. Oko mraka pouzdano vas dovodi do postelje.

Promjene unutarstanične koncentracije Ca^{2+} omogućuju čunjićima adaptaciju na svjetlo

Adaptacija na svjetlo je pojava poznata svakom tko je iz mračnog podruma stupio na jarko osunčano dvorište. Isprva nas to jarko svjetlo zaslepljuje, no već nakon nekoliko sekundi oči se prilagode i opet jasno vidimo. Ta prilagodba uključuje brojne promjene i u mrežnici i u oku (npr. suženje zjenice). No, ključna promjena se odvija u čunjićima. Naime, jarko svjetlo odjednom zatvori sve cGMP-kanale i time hiperpolarizira čunjiće, pa oni ne mogu reagirati na daljnje povećanje intenziteta svjetla. No, ako je taj novi intenzitet svjetla relativno postojane vrijednosti, čunjići se postupno depolariziraju i opet se mogu hiperpolarizirati u odgovoru na nova, daljnja povećanja intenziteta svjetla (jarko svjetlo nas više ne zaslepljuje, već nam sad omogućuje oštro razlikovanje pojedinosti vidnog prizora).

Do spore depolarizacije čunjića tijekom adaptacije na svjetlo dolazi zbog promjena koncentracije Ca^{2+} u citoplazmi vanjskog odsječka čunjića. Tu koncentraciju Ca^{2+} određuju dva procesa:

- a) Ca^{2+} trajno utječe u vanjski segment kroz cGMP-kanale (jer su oni propusni i za Na^+ i za Ca^{2+} , a Ca^{2+} pridonose otprilike 1/7 struje što protječe kroz te kanale);
- b) u mraku koncentracija Ca^{2+} ostaje postojana stoga što posebna Ca^{2+} -crpka trajno izbacuje Ca^{2+} iz vanjskog odsječka.
- c) Tijekom jarkog osvjetljavanja, cGMP-kanali se zatvore, pa se utjecanje Ca^{2+} također smanji i koncentracija Ca^{2+} u citoplazmi se polagano smanjuje (jer Ca^{2+} crpka i dalje djeluje). Kako Ca^{2+} inače inhibira gvanilil ciklazu, ona se sad aktivira i sintetizira nove molekule cGMP. To omogućuje ponovno otvaranje cGMP-kanala i postupnu depolarizaciju čunjića.