

Mrežnica i primarni vidni put

Vidni sustav je sastavljen od svih neurona i neuronskih putova što sudjeluju u analizi i obradi vidnih informacija. Svi ti putovi polaze iz mrežnice, ali završavaju u različitim područjima mozga i imaju različite funkcije. Stoga razlikujemo nekoliko zasebnih cjelina:

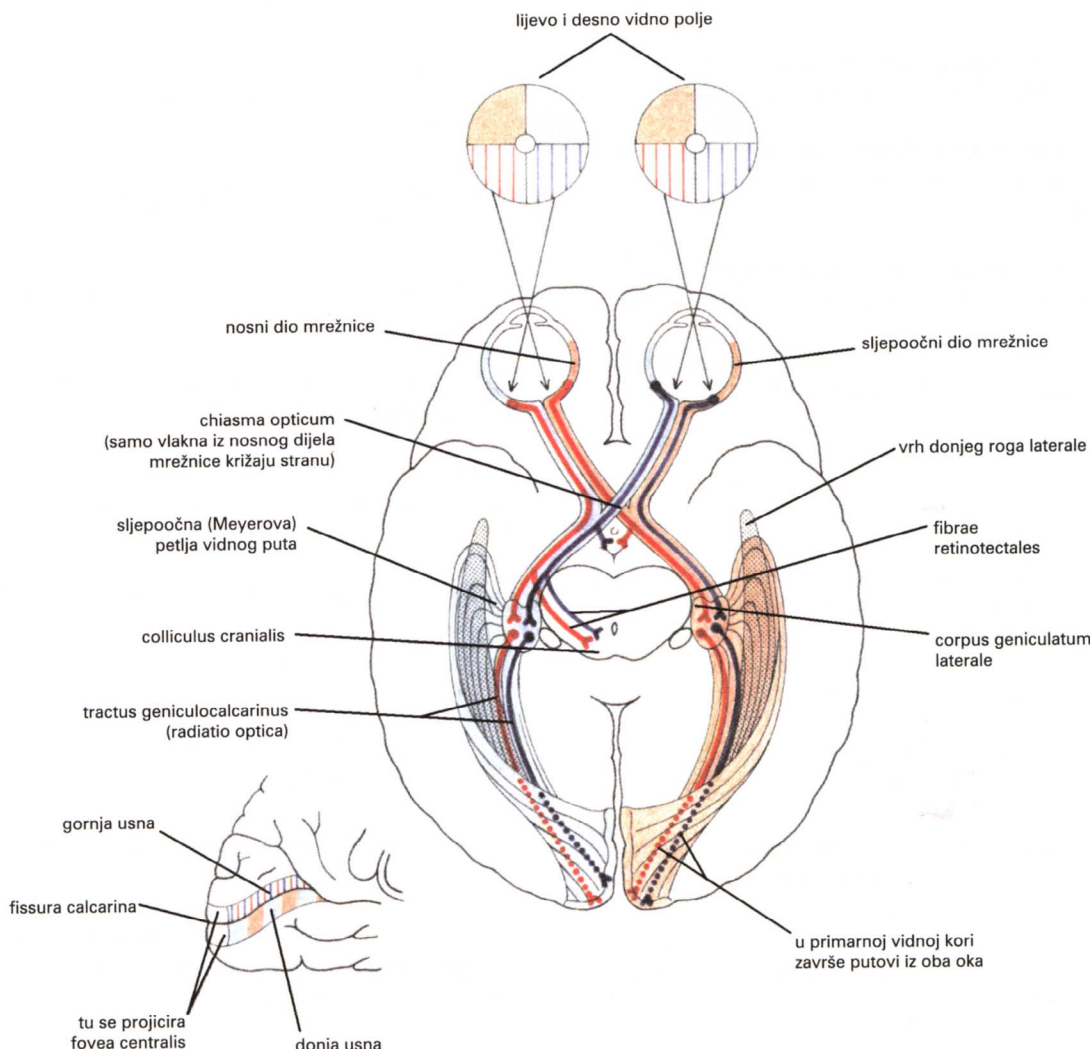
- 1) **Glavni (primarni) vidni put i sustav** (od mrežnice do primarne vidne moždane kore), što nam omogućuje svjesno vidno opažanje;
- 2) **Vidno-motorički put** (od mrežnice do gornjih kolikula), što nam omogućuje da predmet vidnog opažanja pratimo pogledom i pritom stalno jasno uočavamo; taj put također je aferentni krak vidno-motoričkih refleksa;
- 3) **Putovi vidno-autonomnih refleksa** (od mrežnice do pretektalnog područja), što čine aferentni krak zjeničnih refleksa i refleksa akomodacije;

- 4) **Put od mrežnice do hipotalamusa**, što omogućuje utjecaj svjetlosti na neuroendokrine funkcije.

U ovom poglavlju je prikazan primarni vidni put. Na temelju anatomskih svojstava, smještaja u mozgu i neuronskih veza, strukture primarnog vidnog puta dijelimo u tri temeljna odsječka (sl. 28-1):

- 1) **Infranuklearni (periferni) odsječak:** *retina, nervus opticus, chiasma opticum, tractus opticus*;
- 2) **Nuklearni, srednji odsječak (supkortikalne vidne jezgre):** *colliculi superiores* (u srednjem mozgu) te sljedeće jezgre talamusa: *corpus geniculatum laterale, nucleus praegeniculatus i pulvinar*;
- 3) **Supranuklearni (središnji) odsječak:** *radiatio optica* (= *tractus geniculocalcarinus*) i primarna vidna moždana kora (*area striata* = Brodmannovo polje 17).

Na ta tri odsječka se izravno nastavljaju široka područja



Slika 28-1. Dijagram tri temeljna dijela i ustrojstva primarnog vidnog puta. **Infranuklearni dio primarnog vidnog puta čine:** *retina, nervus opticus, chiasma opticum* i *tractus opticus*; **nuklearni dio primarnog vidnog puta čine:** *colliculi superiores, corpus geniculatum laterale, nucleus praegeniculatus i pulvinar*; **supranuklearni dio primarnog vidnog puta čine:** *radiatio optica* i *area striata*. Nosni (nazalni) dijelovi mrežnice gledaju sljepoočne (temporalne) dijelove vidnog polja, i obrnuto. Nadalje, vlakna iz sljepoočnog dijela mrežnice završavaju u istostranom CGLd (*corpus geniculatum laterale*), dok vlakna iz nosnog dijela mrežnice kroz hijazmu odlaze u CGLd suprotne strane. Stoga primarna vidna moždana kora (*area striata*, polje 17, polje V1) gleda desnu polovicu vidnog polja (a obrnuto vrijedi za desnu moždanu polutku). Gornja usna fisure kalkerine gleda donji dio vidnog polja, dok donja usna fisure kalkerine gleda gornji dio vidnog polja. Mjesto najoštrijeg vida (*fovea centralis*) projicira se u dio primarne vidne moždane kore što je smješten u vrhu zatiljnog režnja.

vidne asocijacijske moždane kore zatiljnog, tjemenog i sljepoočnog režnja.

Mrežnica je izravni produljak međumozga, a vidni živac oblikuju aksoni trećeg neurona vidnog puta

Mrežnica (*retina*), zbog svojeg razvojnog podrijetla i složenog ustrojstva, ima posebno mjesto među osjetnim organima. Naime, mrežnica se razvija od neuroektoderma, kao izravni produljak međumozga. Zbog toga i vidni živac (*nervus opticus*) zapravo nije periferni živac nego dio pravog moždanog puta (oblikuju ga aksoni trećeg neurona vidnog puta, tj. aksoni ganglijskih stanica mrežnice).

Kad se neuralni žlijeb zatvori u neuralnu cijev, sa svake strane diencefaličkog mjehurića se razvije po jedan bočni mjehurić, očni mjehurić (*vesicula ophthalmica*). Šupljina tog mjehurića još dugo ostaje povezana sa šupljinama embrionalnih moždanih komora. Uskoro se deblja, lateralna stijenka ocnog mjehurića udubi, pa nastane očni vrč (*caliculus ophthalmicus*) sastavljen od dva sloja. Od vanjskog sloja stijenke ocnog vrča razvije se pigmentni epital mrežnice (*stratum pigmenti retinae*), a od unutarnjeg sloja stijenke nastaje složeni neuralni dio mrežnice (*stratum cerebrale retinae*).

Pigmentni epitel oblikuju epitelne stanice ispunjene zrcima melanina i poredane u jedan sloj. Taj epitel od žilnice odvaja tanka bazalna membrana (Bruchova membrana). Pigmentni epitel dobro je učvršćen uz žilnicu, a nešto slabije uz preostali dio mrežnice. Stoga neke ozljede oka (npr. iznenadni snažni udarci) mogu uzrokovati odvajanje pigmentnog sloja od ostatka mrežnice (*ablatio retinae*). Tad mrežnica pluta u tekućini očne jabučice. Iako su fotoreceptori još funkcionalni, onemogućeno je izoštravanje slike na mrežnici i jedini način izbjegavanja nastanka sljepoće je hitno kirurško liječenje.

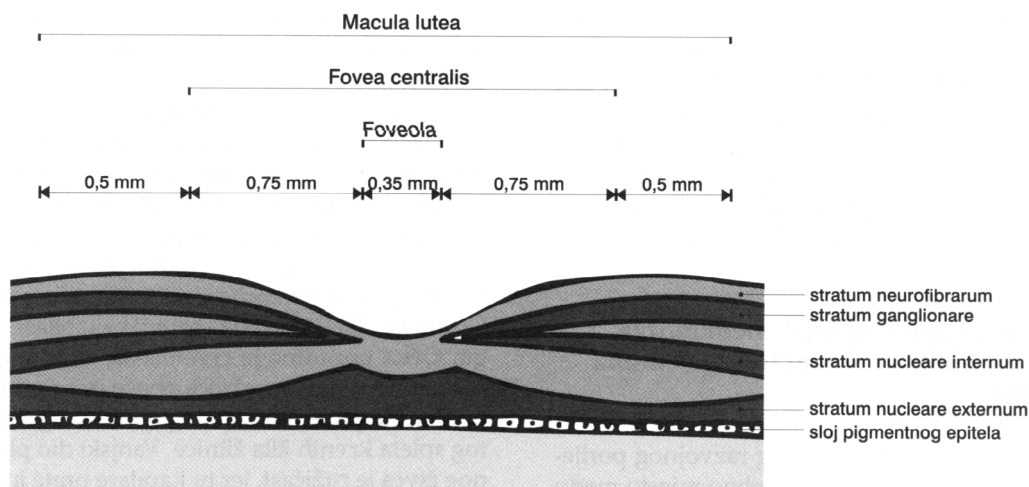
Oftalmoskopom kroz zjenicu možemo promotriti očnu pozadinu (*fundus*) i mnogo doznati o nekim bolestima mozga i krvnih žila

Oftalmoskop je posebna naprava kojom se kroz zjenicu ispitanika može promatrati očna pozadina (očno dno, *fundus*), tj. mrežnica i njezine krvne žile. Oftalmoskop ima

posebnu ležu koja snop svjetlosti usmjerava izravno u oko. Soba mora biti zamračena, a sjedimo točno nasuprot ispitaniku. Da bi pogledali u ispitanikovo desno oko, oftalmoskop držimo desnom rukom i svojim desnim okom gledamo kroz instrument, dok ispitanik gleda ravno pred sebe.

Tako na očnoj pozadini uočavamo žutu pjegu (*macula lutea*) i u njezinom središtu središnju jamicu (*fovea centralis*), mjesto najoštrijeg vida (sl. 28-3). Vidimo i pločicu vidnog živca (*discus opticus = papilla nervi optici*) iz koje zrakasto na sve strane izlaze arterije i vene. U sredini pločice vidnog živca vidimo jamicu (*excavatio papillae*, tzv. "fiziološki vrč"). Vene i arterije zaobilaze žutu pjegu. Očna pozadina je crvenkasta, jer su neuronski slojevi mrežnice posve prozirni i svjetlost oftalmoskopa se odražava s pigmentnog sloja i bogatog spleta krvnih žila žilnice. Vanjski dio pločice vidnog živca je ružičast, jer tu kapilare prate inače prozirne aksone vidnog živca. Fiziološki vrč je bijel, jer na njegovom dnu nema ni aksona ni kapilara, pa iz pozadine prosijava sitasta ploča bjeloočnice (*lamina cribrosa sclerae*).

Pogled kroz oftalmoskop pruža jedinstvenu mogućnost izravnog motrenja živčanog i krvožilnog sustava. Na arterijama i venama mrežnice mogu se jasno uočiti učinci bolesti koje pogađaju krvne žile drugdje u tijelu – npr. povišenog krvnog tlaka (hipertenzije), šećerne bolesti (dijabetesa) i ovapnjenja arterija (arterioskleroze). Prema izgledu i stanju pločice vidnog živca ("glave" vidnog živca) može se zaključiti je li povišen intrakranijski tlak. Naime, mrežnica je izravni izdanak mozga, a vidni živac je dio moždanog puta. Stoga se moždane ovojnice nastavljaju i oko vidnog živca, a subarahnoidni prostor seže duž vidnog živca sve do očne jabučice. Svako povećanje intrakranijskog tlaka stoga pritiskuje i vidni živac, a time i središnju arteriju i venu mrežnice (što prolaze sredinom živca). Vena se splošti i zatvori (kolabira), pa tekućina curi iz oštećenih krvnih žila u okolno tkivo mrežnice. Pločica vidnog živca bubri (to je *papilledema*, tj. *oedema papillae nervi optici*). Oftalmoskopom se tad vidi da je pločica vidnog živca nabubrila, da su njezini rubovi "zamagljeni", a vene nabrekle. Zbog svega toga više se ne vidi fiziološki vrč. Ponekad neke tanašne vene i prsnu, pa nastanu sićušna točkasta krvarenja. *Papilledema* je obično znak povećanog intrakranijskog tlaka kroz dulje vrijeme, jer



Slika 28-3. Shema presjeka kroz područje žute pjege. Označeni su promjeri žute pjege, središnje jamice i foveole. Uočite da su u području najoštrijeg vida (*fovea centralis*) slojevi mrežnice razmaknuti, te da su tu čunjići (*stratum nucleare externum*) također najdulji. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).

se papilledema ne razvija osobito brzo. Jedan od brojnih i opakih uzroka povećanja intrakranijskog tlaka je tumor moždanog tkiva. Oftalmoskopom se uočavaju i promjene uzrokovane drugim bolestima.

Mrežnicu izgrađuje 5 vrsta neurona poredanih u 3 stanična sloja između kojih su 2 sinaptičke zone

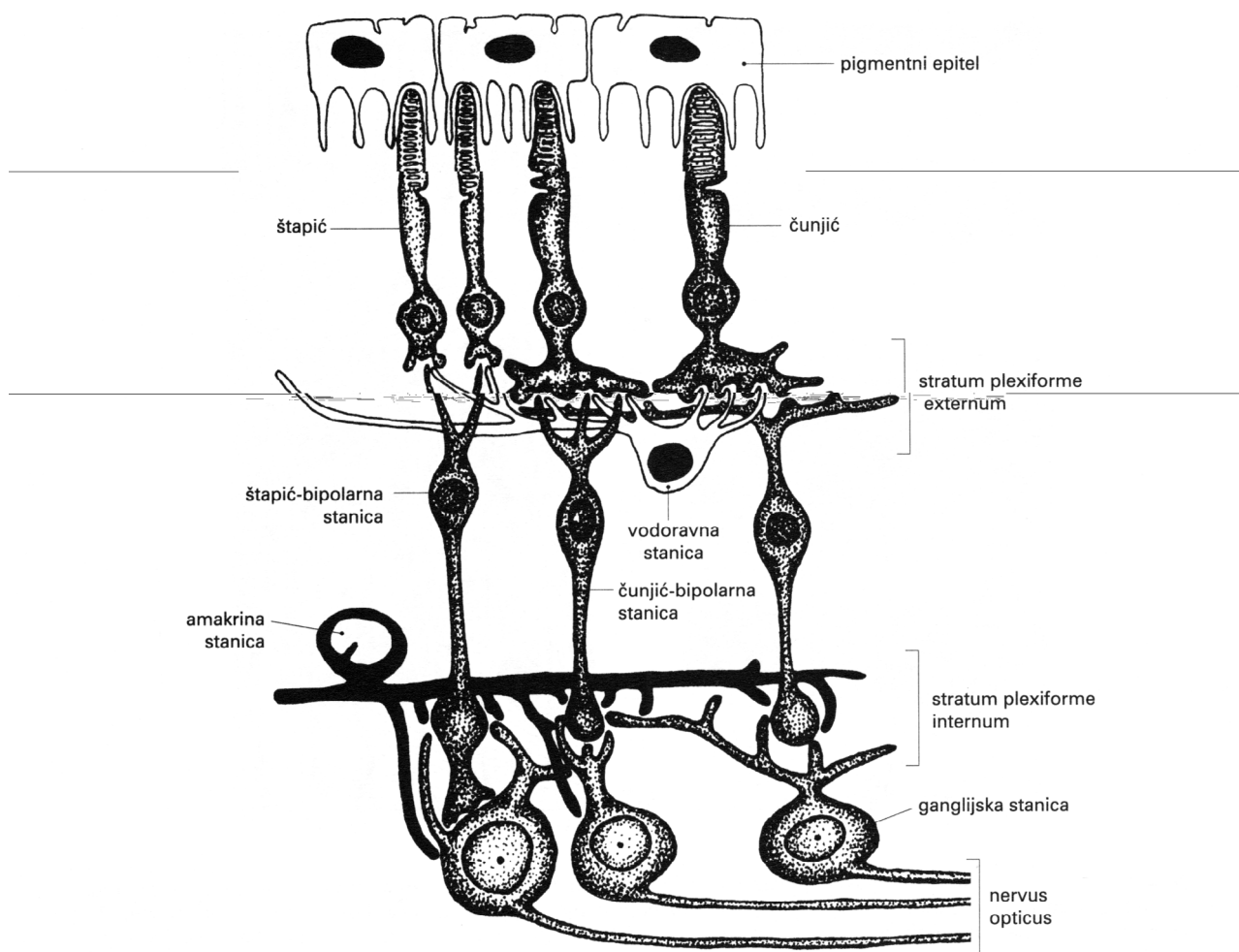
Klasičnim neurohistološkim metodama uočeno je u mrežnici 10 slojeva. No, nama je bitan pojednostavljeni dijagram ustrojstva mrežnice (sl. 28-5) koji pokazuje da su neuroni mrežnice raspoređeni u **tri sloja jezgara**, tj. tijela neurona, između kojih su **dvije zone opsežnih sinaptičkih veza**, tj. dva pleksiformna sloja. Vanjski sloj jezgara (*stratum nucleare externum*) izgrađuju **fotoreceptori** (čunjići i štapići), a srednji stanični sloj, tj. unutarnji sloj jezgara (*stratum nucleare internum*) izgrađuju **bipolarni neuroni**. Između ta dva sloja je vanjski pleksiformni sinaptički sloj (*stratum plexiforme externum*, SPE) u kojem su sinapse između fotoreceptora i bipolarnih stanica te posebna vrsta interneurona – **vodoravne stanice** mrežnice. Treći, unutarnji stanični sloj (*stratum ganglionare*) izgrađuju tijela **ganglijskih stanica**

mrežnice. Između drugog i trećeg staničnog sloja je unutarnji pleksiformni sinaptički sloj (*stratum plexiforme internum*, SPI) u kojem su sinapse bipolarnih i ganglijskih stanica te posebna vrsta interneurona – **amakrine stanice**. Taj sloj ima dva podsloja, vanjski (skleralni – SPEa) i unutarnji (vitrealni – SPEb). Dakle, mrežnica sadrži pet vrsta neurona: fotoreceptore (čunjiće i štapiće), bipolarnu stanicu, ganglijske stanice, vodoravne stanice i amakrine stanice.

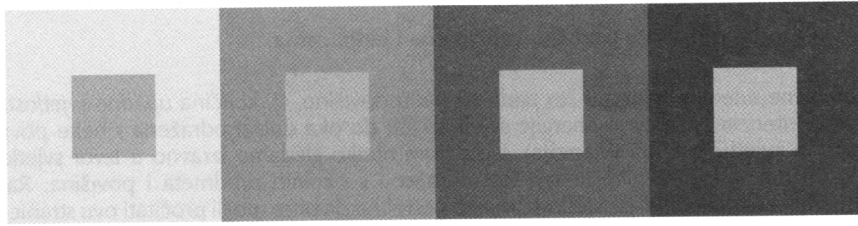
Vidni sustav reagira na kontraste, tj. razlike u stupnju osvijetljenosti različitih dijelova vidnog prizora

Najjednostavniji oblik vidnog opažanja je uočavanje difuznog homogenog svjetla

Zamislite da je netko ping-pong lopticu prerezao napola i svakom polovicom pokrio vam jedno oko. Što se vidi kroz te polulopte? Vidi se posve homogeno polje jednolike jarkosti (tzv. **Ganzfeld**), a opazajni dojam bio bi poput raspršene magle – posve nediferencirani prostor (bez ikakvih kontura i kontrasta) što seže u neograničenu dubinu.



Slika 28-5. Pojednostavljeni dijagram staničnog i sinaptičkog ustrojstva mrežnice. Fotoreceptori su prvi neuron vidnog puta i oblikuju vanjski sloj jezgara; bipolarne stanice su drugi neuron vidnog puta i oblikuju srednji sloj jezgara; ganglijske stanice mrežnice su treći neuron vidnog puta i oblikuju unutarnji sloj jezgara. Između prvog i drugog sloja je sinaptička zona, tj. vanjski pleksiformni sloj (tu su sinapse prvog i drugog neurona, te vodoravne stanice). Između drugog i trećeg sloja je druga sinaptička zona, tj. unutarnji pleksiformni sloj (tu su sinapse drugog i trećeg neurona, te amakrine stanice). Vodoravne i amakrine stanice su interneuroni. Uočite da neke bipolarne stanice (»štapić-bipolarne stanice«) povezuju štapiće s ganglijskim stanicama, dok druge bipolarne stanice (»patuljasta bipolarne stanice«) povezuju čunjiće s ganglijskim stanicama. Nacrtano, uz izmjene, prema Carpenter i Sutin (1983).



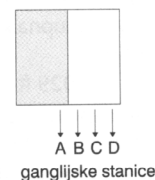
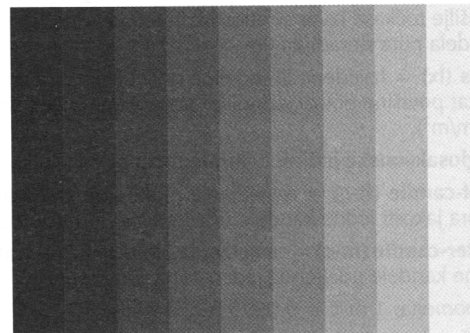
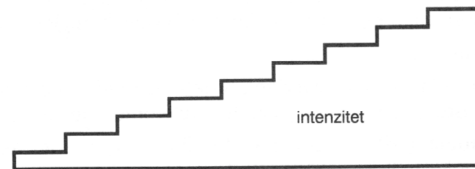
Slika 28-6. Učinak kontrasta jarkosti. Fizički intenzitet svjetla (luminancija) odraženog iz sva četiri unutarnja siva kvadrata je jednak. No, ipak nam se čini da je kvadrat u crnom polju jarkiji (svjetliji – za one koji vole neprecizno govoriti!) od onog u svijetlosivom polju. To nam pokazuje da opažena jarkost promatranog predmeta ovisi o luminanciji podloge (»pozadine«) na kojoj promatrani predmet zapažamo kao lik.

Riječ je o najjednostavnijoj vrsti vidnog podražaja i najjednostavnijem mogućem vidnom opažajnom iskustvu. Ako se Ganzfeld-površina osvijetli monokromatskim (obojenim) svjetlom, ispitanici već nakon nekoliko minuta prestanu zapažati boju. Ako se u takvom homogenom vidnom polju pojavi mala nehomogenost (npr. sjenka ili gradijent intenziteta svjetlosti), pojavljuje se najprimitivniji oblik opažanja razlika u vidnom polju (mutna, neodređena nehomogenost). No, primjenom složenijih podražaja (npr. likova jasno uočljivih kontura), Ganzfeld se »razdvoji« na dva temeljna dijela, **lik i pozadinu**, pa oblici, likovi i površine postaju opažljivi.

Takvo Ganzfeld-iskustvo nam pokazuje da vidni sustav uopće ne može učinkovito reagirati na jednolične podražaje. To nije problem u svakodnevnom životu, jer oči neprekidno pomičemo (mali nevoljni očni pokreti neprekidno se odvijaju čak i kad se dulje vrijeme zagledamo u nepomični predmet!). Stoga se i slika gledanih prizora na mrežnici neprekidno bar malo pomiče. Posebnim postupkom (kad se na rožnicu ispitanika postavi kontaktna leća s ugrađenim majušnim projektorom što na mrežnicu baca izoštrenu sliku predmeta) može se postići da slika gledanog predmeta na mrežnici doista bude nepomična – to je tzv. **stabilizirana slika**. Takva slika ubrzo posve izbledi (nestane) i ispitanik opaža još jedino nestrukturirano sivo polje. No, sliku se može hitro »oporaviti« raznolikim zahvatima – npr. njezinim titranjem, promjenom njezine luminancije. Sve to jasno ukazuje na ključnu ulogu promjenljivih (a ne postojanih) svjetlosnih podražaja u vidnom opažanju. Ključni podražaj za vidni sustav nije apsolutni intenzitet svjetlosti, nego **kontrast luminancije** različitih dijelova vidnog prizora (što se subjektivno opaža kao **kontrast jarkosti**).

Jarkost je psihički korelat svjetline, tj. intenziteta svjetla odraženog s gledanog predmeta, a boja je psihički korelat valne duljine odraženog svjetla

Dva svojstva svjetlosti, značajna za ovu raspravu, su **svjetlosna jakost** (= intenzitet svjetlosti) i **valna duljina**. Subjektivni, psihološki korelat valne duljine svjetlosti je **boja**. Subjektivni, psihološki korelat intenziteta svjetlosti je **jarkost** (engl. brightness). Jarkost nije isto što i **svjetlina** (engl. lightness). Naime, parovi suprotstavljenih naziva su jarkost-zagasitost te svjetlina-tamnoća. Iako je jarkost načelno razmjerna intenzitetu svjetlosti, pojam jarkost rabimo samo za opisivanje subjektivnog opažajnog učinka što ga svjetlost određenog intenziteta uzrokuje djelujući na vidni sustav. Stoga je **kontrast svjetline** odraz stvarne fizičke razlike **svjetljivosti (luminancije)** dva susjedna

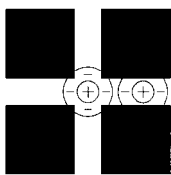
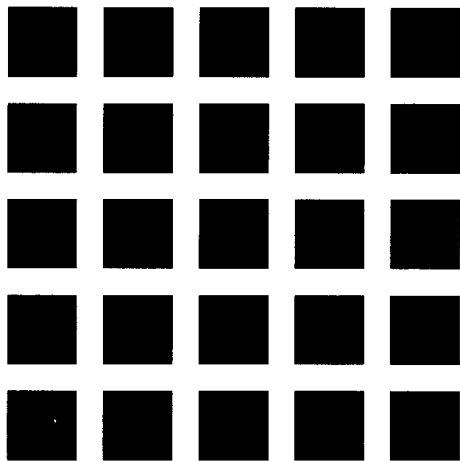


Slika 28-7. Stupnjevani niz sve svjetlijih pruga (od crne prema svjetlosivoj). Svaka je pruga homogeno siva, pa je luminancija svih njezinih dijelova jednaka. Međutim, na granicama dvaju susjednih pruga zapažamo učinke »graničnog kontrasta jarkosti« (lijevi rub svake desne pruge djeluje svjetliji od ostatka pruge, jer je prislonjen uz tamnije područje svake lijeve pruge!). Umetnuti donji dijagram razjašnjava učinak lateralne inhibicije u pojavi graničnog kontrasta jarkosti. Pretpostavimo da svjetlija pruga uzrokuje dvostruko jaču inhibiciju ganglijskih stanica mrežnice, te da se OFF-obrubi tih ganglijskih stanica preklapaju. U tom slučaju, stanica C primila bi »4 jedinične vrijednosti inhibicije« (2 iz B i 2 iz D), no stanica B primila bi svega »3 jedinične vrijednosti inhibicije« (2 iz C ali samo 1 iz A). Stoga je B inhibirana manje od C i mozgu dojavljuje »svjetliju poruku« iz graničnog područja pruge.

područja vidnog prizora, dok je **kontrast jarkosti** subjektivno opaženi kontrast dva susjedna područja vidnog prizora.

Proces lateralne inhibicije ima ključnu ulogu u opažanju graničnog kontrasta

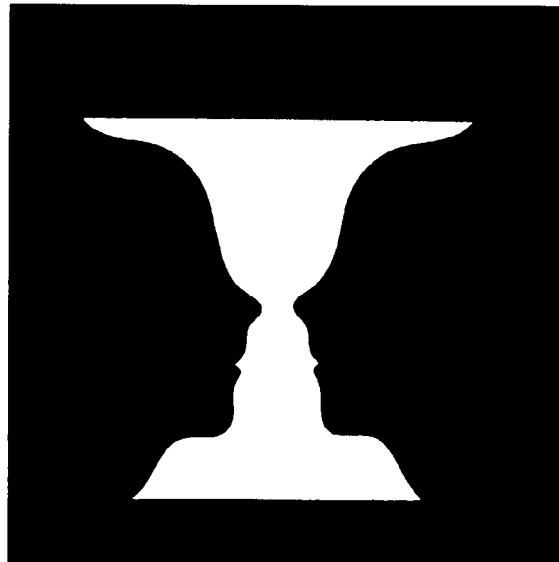
Lateralna inhibicija je proces u kojem ekscitacija neurona u jednom djeliću mrežnice dovodi do inhibicije okolnih neurona što čine izravno okružje podraženog djelića mrežnice. Taj proces omogućuju sinaptički neuronski krugovi u samoj mrežnici, u kojima ključnu ulogu imaju



Slika 28-8. Hermannova rešetka. Na sjecištima bijelih pruga (između svaka četiri crna kvadrata) uočavaju se sivkaste mrlje. Dijagram na dnu slike prikazuje moguću podlogu te pojave: receptivna polja ganglijskih stanica s ON-središtem i OFF-obrubom osvijetljena su (odraženim svjetlom s crnih kocki i bijelih pruga) tako da je veći dio OFF-obruba osvijetljen u području sjecišta nego u području između dva susjedna crna kvadrata. Stoga svjetlo odraženo iz područja sjecišta uzrokuje moćniju inhibiciju, tj. oslabljeni odgovor na svjetlosni podražaj, odgovarajućih ganglijskih stanica, pa taj dio bijelih pruga izgleda »manje bijel«, tj. sivkast.

interneuronu (vodoravne i amakrine stanice mrežnice). Slikovito govoreći, taj proces služi izoštravanju slike na mrežnici, tj. pospešivanju kontrasta između dva susjedna dijela vidnog prizora.

Ako knjigu čitate u sobi, pa je iznesete na podnevno sunce, intenzitet svjetla reflektiranog sa stranica će se dramatično povećati. No, jarkost papira, slova i slika će biti približno ista kao u sobi prije toga. Riječ je o pojavi **konstantnosti jarkosti**. Naime, istodobno se povećava intenzitet svjetlosti reflektirane i s lista i od slova i od slika, pa se omjer intenziteta između njih ne mijenja. To pokazuje da vidni sustav nije tek jednostavna naprava za bilježenje promjena svjetlosti i tame (što dovode do kontrasta jarkosti), nego da reagira i na relativnu veličinu tih promjena. Dok omjer tih promjena ostaje konstantan, opća opažena jarkost također ostaje konstantna. Da nije tako, osunčana stranica knjige bi izgledala bijela, a kad je unesemo u sobu siva ili čak crna! Nadalje, jarkost često ovisi u većoj mjeri o intenzitetu svjetla što je odraženo s okolnih predmeta (pozadine) nego o intenzitetu svjetlosti odražene s promatranog predmeta (lika) (sl. 28-6). Riječ je o pojavi **istodobnog kontrasta jarkosti**, što se osobito dobro uočava na primjeru graničnog kontrasta i Machovih pruga (sl. 28-7). Svaka siva pruga na sl. 28-7 ima homogenu sivu boju; no, zasigurno na lijevom rubu svake pruge (na granici s lijevom, tamnijom prugom) uočavate uske svjetlije prugice – tzv. **Machove pruge**. Riječ je o područjima pospešenog kontrasta jarkosti, što se pojavljuju na mjestima najveće promjene luminancije (granicama, rubovima – stoga granični kontrast), a omogućuje ih proces lateralne inhibicije (sl. 28-7).



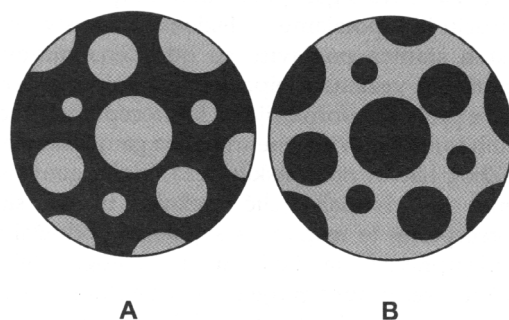
Slika 28-9. Reverzibilni sklop lika i pozadine: zapažamo ili bijelu vazuu ili crne profile dva sučeljena lica.

Drugi poznat primjer pospešenja kontrasta je **Hermannova rešetka** (sl. 28-8). Iako sva područja bijelih pruga (između crnih kvadrata) imaju jednaku luminanciju, na mjestima gdje se susreću uglovi četiri susjedna crna kvadrata zasigurno zapažate sivkaste mrlje.

Razlikovanje lika i pozadine je prvi korak u svjesnom opažanju oblika

Već pri prvom pogledu na neki vidni prizor, neki se dijelovi tog prizora "ističu". Pritom je riječ o prvom, temeljnom koraku prema svjesnom opažanju oblika – ono što se "ističe" je **lik**, a preostali dijelovi vidnog prizora su **pozadina**. Prvi korak u procesu percepcije oblika je razlikovanje lika od pozadine. U najjednostavnijem slučaju, kad se cijelo vidno polje sastoji od samo dva različita dijela (sl. 28-9), svaki dio možemo naizmjenice opaziti ili kao lik ili kao pozadinu. Između lika i pozadine su tri glavne razlike:

- 1) Lik ima osobinu "stvari" i njegove konture opažamo kao obrise lika; nasuprot tome, pozadina ima osobinu "tvori" i djeluje relativno bezoblično;



Slika 28-10. Wolffov učinak – prikazan je diferencijalni učinak kontrasta jarkosti lika i pozadine. Ukupna površina i ukupna luminancija svjetla odraženog s crnih i sivih površina jednaki su u A i B. No, sivi krugovi (što ih u A zapažamo kao lik) naizgled su jarkiji od iste sive boje u B (što se u ovom slučaju zapaža kao pozadina). Učinci kontrasta jarkosti su izraženiji za likove nego za pozadine – to je prvi spoznao Wolff 1935. godine, pa govorimo o Wolffovom učinku.

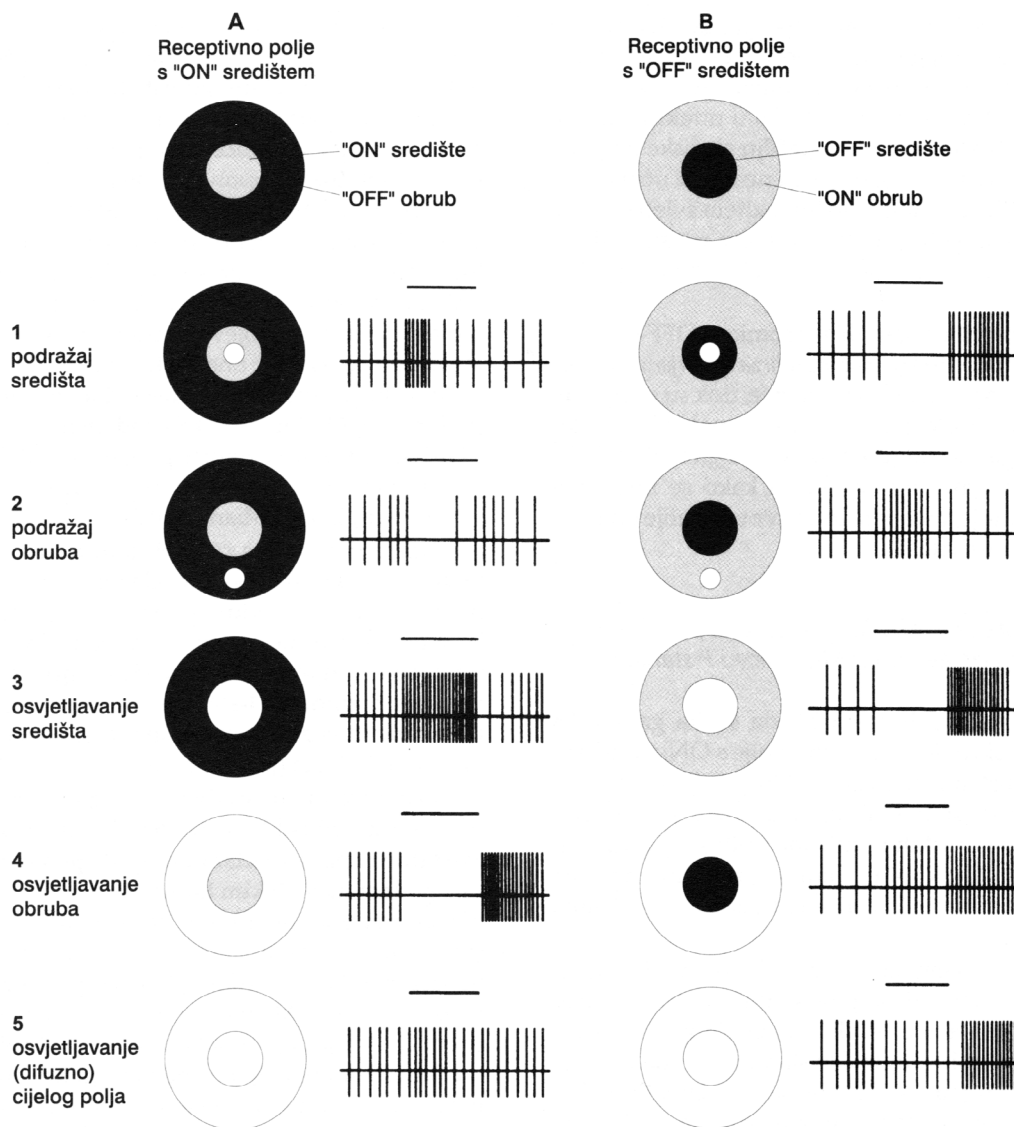
- 2) Lik izgleda bliži, "istaknut" u odnosu na pozadinu, dok se pozadina opaža kao neprekinuto polje iza lika;
- 3) U odnosu na pozadinu, lik djeluje "dominantniji", ostavlja jači dojam i lakše se upamti – mnogo više (i pritom smislenijih) asocijacija pada na pamet u svezi s onim što se opaža kao lik nego u svezi s onim što se opaža kao pozadina.

Sljedeće zamiljivo svojstvo lika je da su učinci kontrasta izraženiji za lik nego za pozadinu – to je **Wolffov učinak** (sl. 28-10). U prilog shvaćanju da je razlikovanje lika i pozadine prvi, najjednostavniji korak u procesu percepcije oblika govore i neki klinički nalazi. Ljudi koji boluju od kongenitalnog oblika sive mrežne (katarakte) su slijepi od rođenja. No, bolest se može kirurški izliječiti odstranjivanjem zamućene leće. Kad osoba koja je cijelo

djetinjstvo provela slijepa progleda (nakon operacije) tek u zrelim godinama, prvih dana uočava razliku lika i pozadine prije nego što nauči prepoznati i razlikovati različite likove. Dakle, prvo svjesno vidno iskustvo tih osoba je razlikovanje lika od pozadine. Stoga se čini da je razlikovanje lika od pozadine temeljno biološko svojstvo vidnog sustava, a ne sposobnost stečena na temelju iskustva i uvježbavanja.

Fotoreceptori su prvi, bipolarne stanice drugi, a ganglijske stanice treći neuron vidnog puta

Fotoreceptori su prvi, bipolarne stanice su drugi, a ganglijske stanice su treći neuron vidnog puta. Aksoni ganglijskih stanica izlaze iz očne jabučice i oblikuju vidni



Slika 28-11. Ganglijske stanice mrežnice reagiraju najbolje na kontrast intenziteta svjetla u dva dijela svojih kružnih receptivnih polja. Stanice s ON-središtem su ekscitirane kad svjetlo pada u središte, a inhibirane kad svjetlo pada u obrub receptivnog polja. Stanice s OFF-središtem reagiraju upravo suprotno. Mali bijeli kružić na slikama predstavlja svjetlosni podražaj u odgovarajućem dijelu receptivnog polja. Broj okomitih crta označava broj odašilanih akcijskih potencijala uz dani podražaj (vodoravna crta iznad zapisa akcijskih potencijala označava trajanje osvjetljavanja). **A)** Stanice s ON-središtem reagiraju optimalno kad svjetlost podraži cijelo središte receptivnog polja (podražaj 3), a nešto slabije kad svjetlost podraži tek dio središta (podražaj 1). Osvjetljavanje obruba receptivnog polja (podražaj 2) izaziva tek slabu reakciju. **B)** Spontano odašiljanje akcijskih potencijala u stanica s OFF-središtem se smanji ili prekine kad se osvijetli središte receptivnog polja (podražaji 1 i 3), ali se odašiljanje akcijskih potencijala nakratko pojača kad taj podražaj nestane (kad na podraživano središte »padne mrak«). Nasuprot tome, osvjetljavanje obruba receptivnog polja (podražaji 2 i 4) ekscitira ganglijsku stanicu. Prema Kandel i sur. (1991), uz manje izmjene.

živac. Vodoravne i amakrine stanice su interneuroni mrežnice, smješteni u dvije sinaptičke zone (vanjskom i unutarnjem pleksiformnom sloju). Glutamat je neurotransmiter fotoreceptora, bipolarnih i ganglijskih stanica mrežnice, genikulokortikalnih neurona te piramidnih (asocijacijsko-komisurnih i projekcijskih) neurona moždane kore. GABA je neurotransmiter vodoravnih stanica i interneurona vidne moždane kore. Različite amakrine stanice imaju različite neurotransmitere, npr. GABA, glicin, acetilkolin, dopamin, te različite neuropeptide. Fotoreceptori, bipolarne, vodoravne i dio amakrinih stanica nemaju naponskih Na⁺-kanala, pa nemaju niti akcijskih potencijala nego samo stupnjevane elektrotoničke potencijale (slične receptornom potencijalu drugih osjetnih receptora). No, te su stanice malene, pa nema velikog gubitka snage signala tijekom elektrotoničkog vođenja. Jedino ganglijske stanice mrežnice (i neke amakrine stanice) imaju prave akcijske potencijale. *Ključnu ulogu u sinaptičkim krugovima mrežnice imaju bipolarne stanice, jer povezuju dvije ključne sinaptičke zone* (vanjski i unutarnji pleksiformni sloj).

Ganglijske stanice mrežnice imaju okrugla receptivna polja s antagonističkim središtem i okružjem

Ganglijske stanice su **projekcijski neuroni** mrežnice. Njihovi aksoni oblikuju vidni živac i sinaptički završavaju u lateralnom koljenastom tijelu (tu je četvrti neuron vidnog puta). Manji dio aksona ganglijskih stanica završava u gornjim kolikulima, pretektalnom području ili hipotalamusu. Fiziološka svojstva ganglijskih stanica poglavito su određena njihovim sinaptičkim vezama s bipolarnim stanicama, jer te stanice prenose informacije od fotoreceptora (i vodoravnih i amakrinih interneurona) na ganglijske stanice. Zbog takvih neuronskih veza, svaka ganglijska stanica motri mali djelić mrežnice, tj. mali skup fotoreceptora, te reagira na svjetlosni podražaj što djeluje upravo na taj djelić mrežnice. Stoga je taj dio mrežnice **receptivno polje** ganglijske stanice. Receptivno polje ganglijske stanice (ili bilo koje druge stanice vidnog puta) je onaj djelić mrežnice u kojem svjetlosno podraživanje fotoreceptora dovodi bilo do povećanja bilo do smanjenja aktivnosti dotične stanice. Receptivna polja ganglijskih stanica imaju 3 bitna obilježja (sl. 28-11):

- 1) **Receptivna polja ganglijskih stanica su okrugla.** Pritom su njihovi promjeri najmanji u mjestu

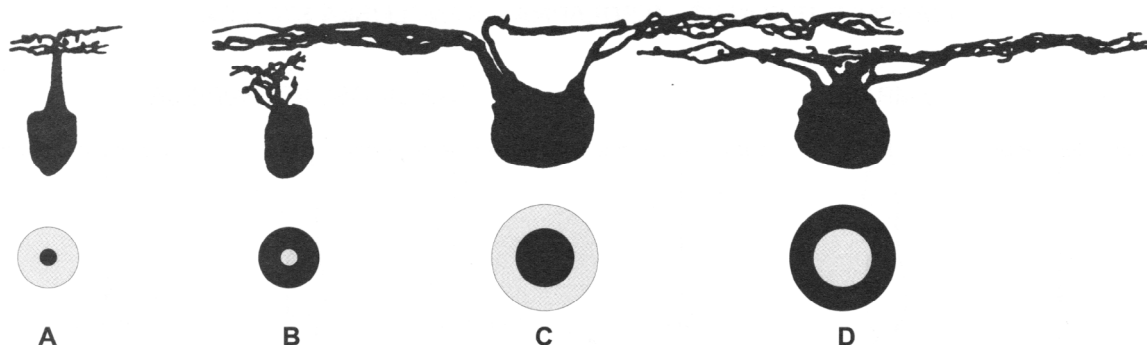
najoštrijeg vida (*fovea centralis*) – svega nekoliko lučnih minuta. No, u perifernim dijelovima mrežnice promjer receptivnih polja je mnogo veći (3° do 5°; 1o na mrežnici odgovara duljini od 0,25 mm).

- 2) Receptivna polja ganglijskih stanica **imaju središte i antagonističko okružje**: dakle, polje nije homogeno nego ima dva dijela, malo okruglo središte i prstenasto okružje.
- 3) Ganglijske stanice **djeluju kroz dva usporedna puta** jer središta njihovih receptivnih polja na svjetlosni podražaj odgovaraju na dva različita načina: kad mala točka svjetla padne na središte receptivnog polja, neke ganglijske stanice to ekscitira, a neke inhibira. ganglijske stanice čija središta receptivnog polja svjetlost ekscitira su **ganglijske stanice s ON-središtem**, a one čija središta svjetlost inhibira su **ganglijske stanice s OFF-središtem** (prema engl. switch on, tj. switch off the light – upaliti, tj. ugasi svjetlo).

Ganglijske stanice s ON-središtem odašilju svega nekoliko akcijskih potencijala dok su neosvijetljene, a osvijetljavanje središta bitno povećava učestalost odašiljanja njihovih akcijskih potencijala (dakle, pojava ili pojačavanje svjetla te stanice ekscitira). S druge strane, kad osvijetlimo antagonistička okružja njihovih receptivnih polja, inhibira se učinak izazvan ekscitacijom središta – najučinkovitiji inhibicijski podražaj je prsten svjetla što prekriva cijelo okružje receptivnog polja (dakle, te stanice imaju ON-središte i OFF-okružje).

Ganglijske stanice s OFF-središtem inhibira svjetlo što padne na njihovo središte. Te stanice akcijske potencijale odašilju najvećom učestalošću tijekom kratkog razdoblja nakon što se svjetlo ugasi (dakle, njih ekscitira gašenje svjetla, tj. smanjivanje njegovog intenziteta). Nadalje, svjetlo te stanice ekscitira i onda kad pada samo na antagonističko okružje njihovog receptivnog polja (stoga one imaju OFF-središte i ON-okružje).

U obje vrste ganglijskih stanica, difuzno (istodobno) osvijetljavanje i središta i okružja receptivnog polja uzrokuje slab ili nikakav podražaj, jer se međusobno ponište ekscitacija i inhibicija antagonističkog središta i okružja. U mrežnici je podjednak broj ganglijskih stanica s ON-središtima i OFF-središtima, pa te dvije vrste ganglijskih stanica djeluju kao dva usporedna puta za obradu vidnih informacija (usporedna u smislu da svaki fotoreceptor odašilje signale na obje vrste ganglijskih stanica).



Slika 28-12. Ganglijske stanice retine na temelju anatomskih i fizioloških svojstava možemo razvrstati u P-stanice i M-stanice, pri čemu obje vrste mogu imati i ON-središta i OFF-središta. U gornjem redu prikazane su (slijeva na desno): P-stanice s OFF-središtem, P-stanice s ON-središtem, M-stanice s OFF-središtem i M-stanice s ON-središtem. U donjem redu prikazana su odgovarajuća receptivna polja (crno su OFF zone, a sivo su ON zone). Uočite razlike u veličini tijela i dendritičkih razgranjenja M- i P-stanica, ali i činjenicu da su dendritička razgranjenja ON i OFF stanica u različitim podslojevima unutarnje sinaptičke zone (OFF-stanica u SPla, a ON-stanica u SPlb). Nacrtno, uz izmjene, prema Sterling i sur. (1986).

Svojstva receptivnih polja ganglijskih stanica omogućuju uočavanje slabih kontrasta i brzih promjena u vidnom prizoru

Glavna funkcionalna posljedica opisanog ustrojstva receptivnih polja ganglijskih stanica mrežnice je to što na temelju tako obrađenih vidnih informacija više postaje vidnog puta mogu uočiti predmete čiji je kontrast u odnosu na pozadinu na kojoj se nalaze vrlo slab, a također mogu uočiti brze promjene u vidnom prizoru. Ključno svojstvo svih neurona vidnog sustava je da *poglavito reagiraju na kontrast vidnih podražaja, a ne na apsolutni intenzitet osvjetljavanja*. Apsolutna razina svjetla odraženog u oko s promatranih predmeta pruža nam malo informacija o onom što gledamo stoga što je ta razina, tj. intenzitet svjetla uglavnom određen jačinom izvora svjetla. Primjerice, ako se intenzitet izvora svjetla udvostruči, udvostručit će se i količina svjetla odraženog s opažanih predmeta – no, kontrast među njima će ostati isti.

Dakle, bitna informacija o opažanim predmetima je

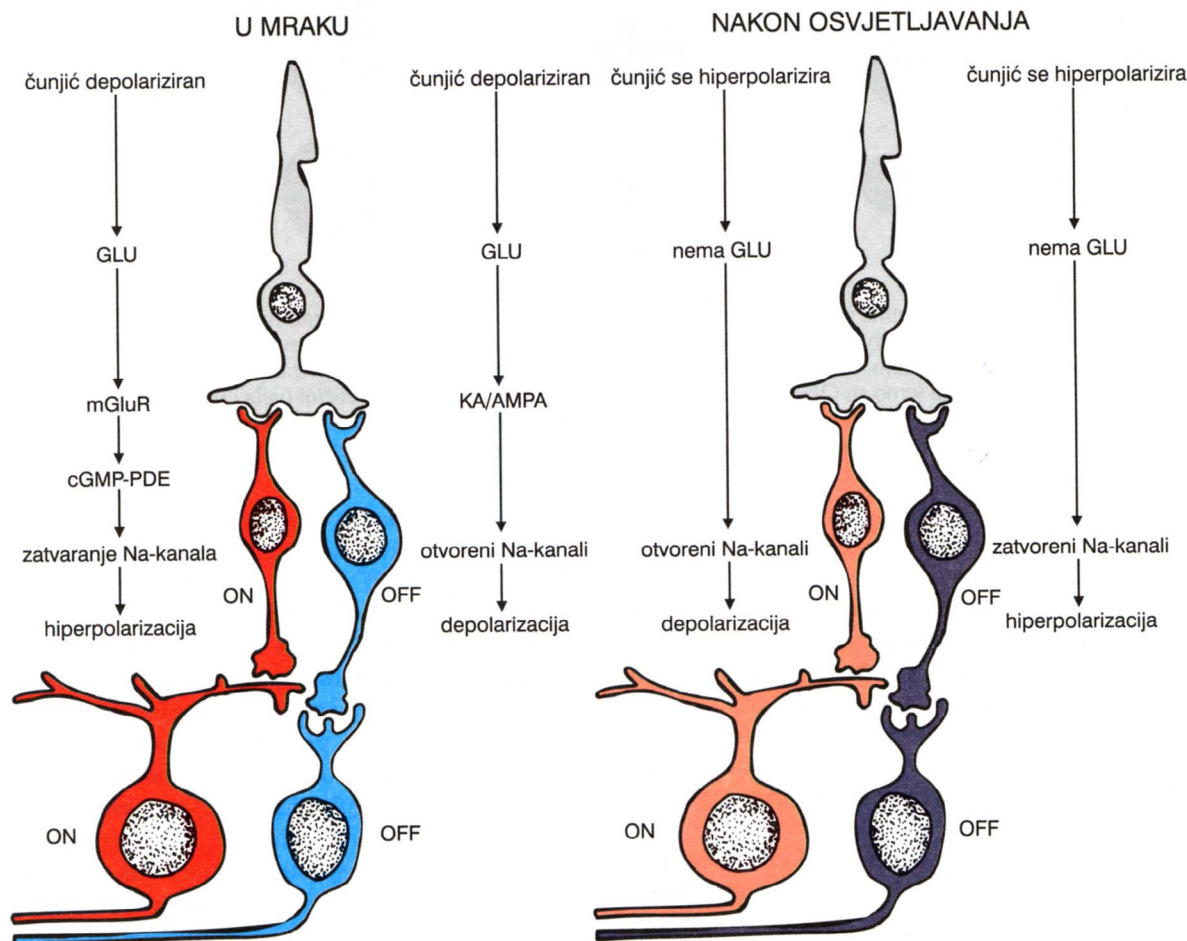
sadržana u varijacijama intenziteta svjetlosti u različitim dijelovima promatranog predmeta ili prizora.

Ganglijske stanice mrežnice zapravo, učestalošću odašiljanja svojih akcijskih potencijala (frekvencijskim kodom), u mozak prenose svojevrsnu “mjeru razlike” intenziteta svjetla što pada na središte i okružje njihovih receptivnih polja. Tako se u mozak izravno prenose kodirane informacije o malim razlikama intenziteta svjetla u susjednim dijelovima vidnog prizora.

Štoviše, aktivnost dvaju vrsta ganglijskih stanica optimalno je prilagođena upravo za signaliziranje naglih povećanja ili naglih smanjenja intenziteta osvjetljavanja. Pri slabom svjetlu (ili u mraku) ganglijske stanice s ON-središtem odašilju akcijske potencijale malom učestalošću, pa stoga ne mogu učinkovito signalizirati brza smanjenja *intenziteta svjetla*. No, te stanice vrlo uspješno (povećanjem učestalosti akcijskih potencijala) *signaliziraju nagla povećanja intenziteta svjetla*.

Nasuprot tome, ganglijske stanice s OFF-središtima vrlo učinkovito *signaliziraju brza smanjenja intenziteta svjetla*. To je stoga što te stanice, dok su osvijetljene, odašilju akcijske

IZRAVNI PUT ČUNJIĆ – BIPOLARNA – GANGLIJSKA STANICA



potencijale vrlo malom učestalošću (pa stoga ne mogu učinkovito signalizirati brzo povećanje intenziteta svjetla), a kako se intenzitet svjetla smanjuje, tako te stanice sve učestalije odašilju akcijske potencijale.

Ganglijske stanice također, na temelju posebnih svojstava, razvrstavamo u M-stanice i P-stanice

Svaka ganglijska stanica ima okruglo receptivno polje s ON-središtem ili OFF-središtem. No, ganglijske stanice razvrstavamo u dvije skupine i na temelju posebnih anatomskih i funkcionalnih svojstava (tablica 28-1, sl. 28-12).

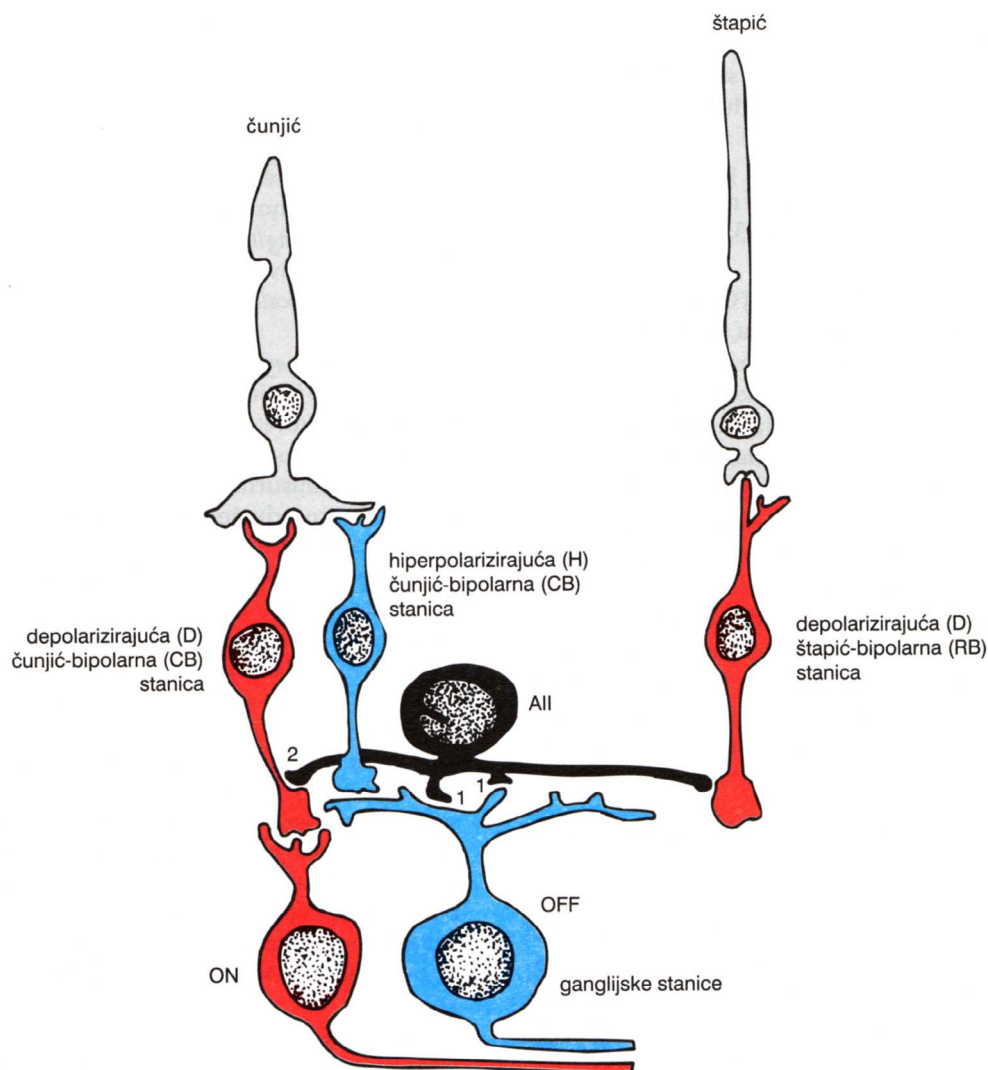
P-stanice su ganglijske stanice sitnih tijela i uskog dendritičkog razgranjenja – patuljaste ganglijske stanice (engl. midget ganglion cells), a čine oko 80% svih ganglijskih stanica mrežnice i svoje aksone šalju u parvocelularne slojeve lateralnog koljenastog tijela. Imaju okrugla receptivna polja i dijelimo ih u P-stanice s ON-središtem i P-stanice s OFF-središtem. Ključno je njihovo svojstvo da različite P-stanice različito reagiraju na svjetlost različite valne duljine (boje) —stoga su to “**spektralno-osjetljive stanice**”, tj. **stanice selektivne za valnu duljinu svjetlosti**

odnosno **stanice uskog spektra**. Nadalje, središte receptivnog polja većine P-stanica je povezano s čunjićima samo jedne vrste, dok je antagonističko okružje njihovog receptivnog polja povezano s bilo kojom od tri vrste čunjića – stoga te stanice nazivamo i **oponentnim za boje** (engl. color-opponent cells).

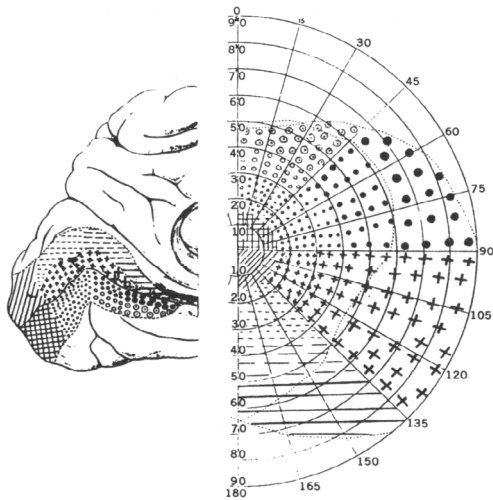
M-stanice su ganglijske stanice krupnih tijela i širokog dendritičkog razgranjenja što nalikuje suncobranu (“parasol” stanice), a čine oko 10% svih ganglijskih stanica mrežnice i svoje aksone šalju u magnocelularne slojeve lateralnog koljenastog tijela. Receptivna polja su im također okrugla i dijelimo ih u M-stanice s ON-središtem i M-stanice s OFF-središtem. M-stanice podjednako dobro reagiraju na sve valne duljine svjetlosti, pa su to **stanice širokog spektra** (engl. broad-band cells).

Dakle, receptivna polja P-stanica su malena, njihovi aksoni akcijske potencijale vode srednjom brzinom, a P-stanice na vidni podražaj odgovaraju *tonički*. Nasuprot tome, receptivna polja M-stanica su mnogo veća, njihovi aksoni vode akcijske potencijale velikom brzinom, M-stanice su osjetljivije na male promjene intenziteta svjetlosti i reakcija na vidni podražaj im je *fazna* (privremena).

P-stanice imaju središnju ulogu u razlikovanju boja i uočavanju



Slika 28-14. U oku posve adaptiranom na mrak, depolarizirajuća štapić-bipolarna stanica posredstvom amakrinog All interneurona signal prenosi na sustav čunjić-bipolarna-ganglijska stanica. Posredstvom kemijskih inhibicijskih sinapsi (1) u kojima je neurotransmiter glicin, All stanica inhibira OFF-ganglijsku stanicu, a posredstvom elektrotoničkih (2) sinapsi na presinaptičkom aksonskom završetku depolarizirajuće (D = ON-bipolarna stanica) čunjić-bipolarne stanice All interneuron vidni signal prenosi na sustav ON-bipolarna–ON-ganglijska stanica. Za pojedinosti vidi tekst.



Slika 28-15. Kortikalna reprezentacija kontralateralne polovice vidnog polja (desne polovice vidnog polja u lijevoj moždanoj polutki). Lijevo je prikazana area striata lijeve moždane polutke, pri čemu je fissura calcarina rastvorena tako da se vide njezin krov i dno (gornja i donja usna). Odgovarajuće oznake povezuju dijelove desne polovice vidnog polja s projekcijskim područjem u lijevoj primarnoj vidnoj moždanoj kori. Uočite da fovea centralis zauzima relativno veliko područje. Vodoravni meridijan projicira se duž dna kalkarinog žlijeba, dok se okomiti meridijan projicira duž gornjeg i donjeg ruba primarne vidne moždane kore, tj. duž granice Brodmannovih polja 17 i 18.

oblika i finih pojedinosti predmeta. M-stanice imaju središnju ulogu u percepciji kretanja, podražaja s niskim kontrastom i tijekom gledanja u sumraku i po mraku. Zahvaljujući specifičnim sinaptičkim vezama, ta se svojstva održavaju i u koljenastom tijelu i moždanoj kori, pa govorimo o P-sustavu i M-sustavu, tj. o sustavu/kanalu za prepoznavanje boja i oblika te o sustavu širokog spektra (kanal luminancije) za percepciju kretanja i akromatski vid.

Bipolarne stanice su drugi neuron vidnog puta i ključni interneuroni mrežnice

Bipolarne stanice su veza između fotoreceptora, interneurona i ganglijskih (projekcijskih) stanica mrežnice. Stoga te stanice imaju središnju ulogu u neuronskim krugovima mrežnice. Vidne informacije od čunjića do ganglijskih stanica dolaze na dva načina:

- Izravni (okomiti) put** ide od čunjića smještenih u središtu receptivnog polja ganglijske stanice preko bipolarne stanice što izravno pravi sinapsu s ganglijskom stanicom.
- Neizravni (bočni, lateralni) put** ide od čunjića smještenih u okružju receptivnog polja ganglijske stanice preko vodoravnih stanica (na obližnje bipolarne stanice) i preko amakrinih stanica (na udaljene bipolarne stanice), a potom od bipolarnih stanica na ganglijske stanice.

Razmotrimo prvo izravni put. I bipolarne stanice imaju okrugla receptivna polja s ON-središtem ili OFF-središtem, a jedan čunjić pravi sinapse s dvije bipolarne stanice. Kad svjetlo podraži čunjić smješten u središtu receptivnog polja bipolarne stanice i taj sinaptički prenese signal na dvije bipolarne stanice, onda se bipolarna stanica s ON-središtem depolarizira, a bipolarna stanica s OFF-središtem se hiperpolarizira (sl. 28-13). U oba slučaja, čunjić izluči

glutamat, ali glutamat ima suprotne učinke na dva tipa bipolarnih stanica stoga što one imaju različite postsinaptičke glutamatne receptore. Kako je čunjić u mraku depolariziran (oko -40 mV), on trajno otpušta glutamat, pa je u mraku bipolarna stanica s ON-središtem hiperpolarizirana (inhibirana), a bipolarna stanica s OFF-središtem depolarizirana (ekscitirana). Stoga, kad svjetlo padne na taj čunjić i tako ga hiperpolarizira, on prestane lučiti glutamat. Zbog toga bipolarna stanica s ON-središtem bude disinhibirana, tj. ta se stanica depolarizira. Obrnuto, bipolarna stanica s OFF-središtem prestaje biti ekscitirana, pa se hiperpolarizira.

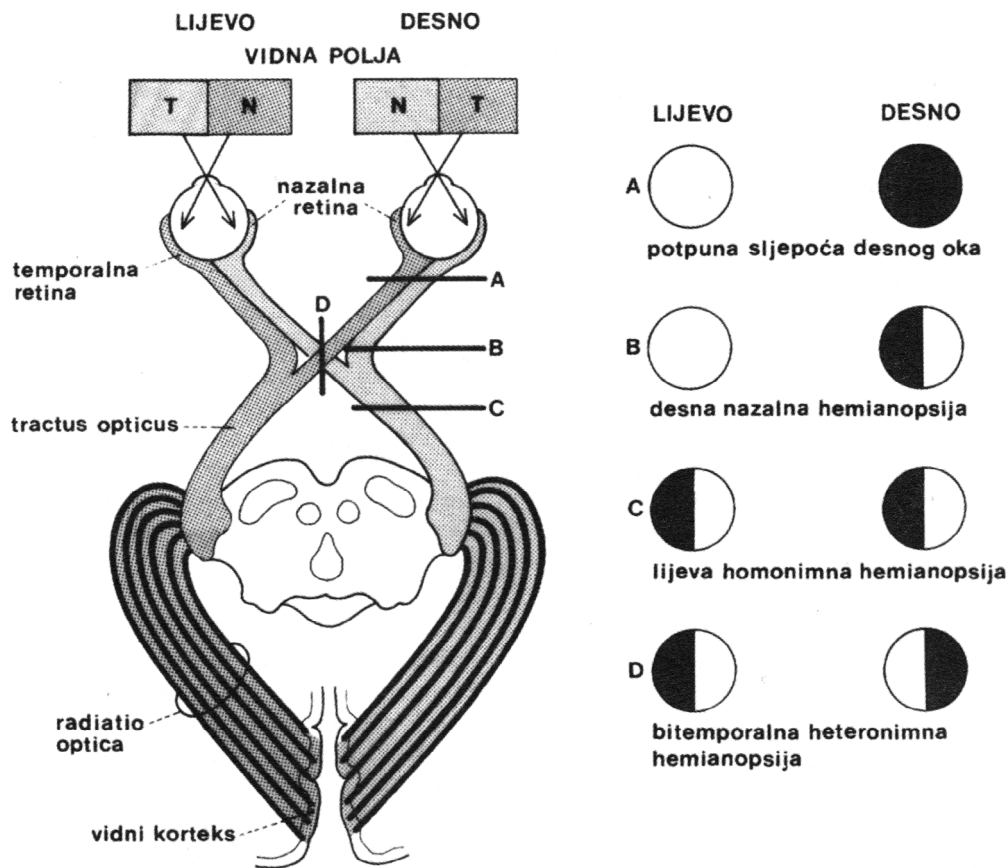
U mraku, glutamat čunjića depolarizira bipolarne stanice s OFF-središtima stoga što otvara Na^+ -kanale (pa depolarizirajuća Na^+ -struja prema unutra utječe u stanicu). S druge strane, glutamat čunjića u mraku hiperpolarizira bipolarne stanice s ON-središtem tako što djeluje na dvije vrste ionskih kanala: a) u nekim sinapsama glutamat otvara K^+ -kanale, b) u nekim sinapsama glutamat zatvara dotad otvorene kationske kanale regulirane cGMP-om, kroz koje su u bipolarnu stanicu utjecali Na^+ dok nije bilo glutamata. Slično kao u slučaju struje mraka fotoreceptora, to trajno utjecanje Na^+ održava bipolarne stanice (u mraku) u depolariziranom stanju. Stoga, kad glutamat zatvori te kanale, bipolarna stanica se hiperpolarizira. Čini se da glutamat te cGMP-kanale zatvara na isti način na koji to čini svjetlo u fotoreceptorima: preko svojih metabotropnih receptora glutamat aktivira unutarstanične druge glasnike što smanjuju koncentraciju cGMP i time zatvaraju cGMP-kanale.

Razmotrimo sada kako se signali prenose kroz neizravni (lateralni) put. Čunjići smješteni u okružju receptivnog polja bipolarne stanice informacije prenose na vodoravne interneurone, a osvijetljavanje tih čunjića uzrokuje suprotan učinak od onog izazvanog osvijetljavanjem čunjića u središtu receptivnog polja bipolarne stanice. Naime, vodoravni interneuroni ne prave sinapse s bipolarnim stanicama, nego sa sinaptičkim završecima čunjića smještenih u središtu receptivnog polja bipolarne stanice. Kad osvijetljeni čunjići smješteni u okružju receptivnog polja aktiviraju vodoravne interneurone, ti interneuroni depolariziraju sinaptički završetak čunjića smještenih u središtu receptivnog polja bipolarne stanice. Taj učinak upravo je suprotan učinku svjetla na te čunjiće, pa se čunjići i bipolarne stanice ponašaju kao da su i dalje u mraku.

Ukratko, opisanim mehanizmima možemo objasniti antagonizam što postoji između središta i okružja receptivnog polja bipolarne stanice. No, još ne znamo jesmo li tako taj antagonizam u potpunosti objasnili. Napokon, svaka bipolarna stanica uspostavlja ekscitacijske sinapse s odgovarajućom vrstom ganglijske stanice. Stoga su svojstva receptivnog polja ganglijske stanice poglavito odraz svojstava receptivnih polja pridruženih bipolarnih stanica. Kad svjetlost (preko čunjića) izazove depolarizaciju bipolarne stanice s ON-središtem, ta stanica ekscitira ganglijsku stanicu koja potom odašilje više akcijskih potencijala.

Signali se od štapića do ganglijskih stanica prenose različitim putovima u sumraku ili u potpunom mraku

Čunjići nam služe za gledanje po danu, a štapići za gledanje u sumraku ili potpunom mraku. U sumraku, kad je oko umjereno adaptirano na mrak, signali se od štapića elektrotoničkim sinapsama prenose na susjedne čunjiće, a



Slika 28-17. Različite ozljede primarnog vidnog puta uzrokuju različite poremećaje (ispade) vidnog polja. Za pojediniosti vidi tekst.

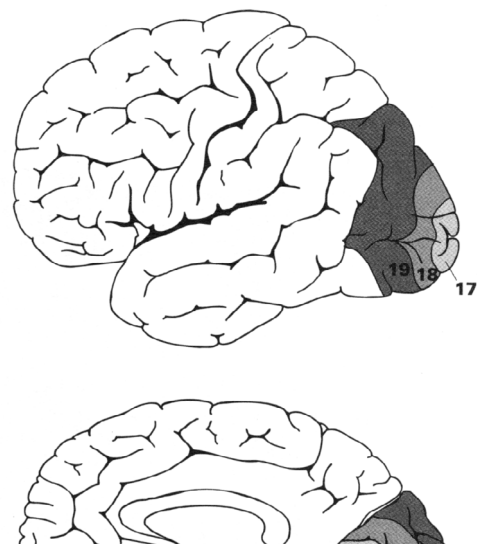
potom preko dva gore opisana puta na bipolarne i ganglijske stanice. Stoga se u sumraku svojstva receptivnih polja ganglijskih stanica bitno ne mijenjaju.

No, u oku posve adaptiranom na mrak, osjetljivost ganglijskih stanica se dramatično povećava, pa one mogu registrirati učinke jednog fotona kojeg apsorbiraju štapići smješteni u središtu receptivnog polja ganglijske stanice. Tome svakako pridonosi činjenica da uz tako slabu rasvjetu ne može doći do inhibicije okruženja receptivnog polja ganglijske stanice. *Pod tim uvjetima ganglijske stanice više nisu detektori lokalnog kontrasta, nego postaju detektori svjetla (ima/nema svjetla).*

Vjeruje se da tome pridonosi i promjena puta kojim signal od štapića pristiće do ganglijskih stanica. Naime, u oku posve adaptiranom na mrak, elektrotoničke sinapse između štapića i čunjića prestanu djelovati, pa signal od štapića prelazi na tzv. štapić-bipolarne stanice (engl. rod-bipolars, tj. bipolarne stanice što su sinaptički povezane jedino sa štapićima, ali ne i s čunjićima). Te štapić-bipolarne stanice nemaju izravnih sinapsi s ganglijskim stanicama, nego signal šalju na posebne amakrine stanice (podvrste AII), a te pak prave izravne sinapse s ganglijskim stanicama čija receptivna polja imaju OFF-središta, a neizravno (preko bipolarnih stanica) djeluju na ganglijske stanice čija receptivna polja imaju ON-središta (sl. 28-14).

Corpus geniculatum laterale ima dorzalni i ventralni dio

Lateralno koljenasto tijelo (*corpus geniculatum laterale*) je dio metatalamusa. Na temelju citoarhitektonskih svojstava,



razvojnog i filogenetskog podrijetla, dijelimo ga na dorzalni i ventralni dio:

- a) *Nucleus geniculatus lateralis dorsalis* (= *corpus geniculatum laterale dorsale*, CGLd – uobičajena engl. skraćena je LGNd) je dorzalni dio CGL. Ta jezgra vidnog puta čovjeka i majmuna odgovara dorzalnoj genikulatnoj jezgri nižih sisavaca (npr. mačke).
- b) *Nucleus praegeniculatus* (= *corpus geniculatum laterale ventrale*, CGLv, *substantia grisea praegeniculata* – uobičajena engl. skraćena je LGNv) je ventralni dio CGL. Ta jezgra vidnog puta čovjeka i majmuna odgovara ventralnoj genikulatnoj jezgri nižih sisavaca (npr. mačke).

U mozgu rebus majmuna, CGLd nalikuje potkovi čiji je luk usmjeren dorzolateralno, a otvor (*hilus*) ventromedijalno. No, u čovjekolikih majmuna (čimpanza, gorila, orangutan, gibbon i sijamang) i čovjeka hilus je vrlo slabo razvijen, pa CGLd više nalikuje batu sličnog usmjerenja. Lako uočljiva čahura bijele tvari, tzv. cirkumgenikulatna fibrozna čahura, ovija CGLd, a sastoji se poglavito od genikulokortikalnih i kortikogenikulatnih aksona, tj. uzajamnih neuronskih veza CGLd i vidne moždane kore. Naprijed i medijalno uz CGLd smješten je tanki polumjesečasti tračak neurona što čine pregenikulatnu jezgru (*nucleus praegeniculatus*, tj. CGLv). Dorzomedijalno od CGLd je pulvinar, medijalno su medijalno koljenasto tijelo i subthalamus te *crura cerebri*, a lateralno je stražnji krak kapsule interne.

CGLd sastoji se od 6 slojeva neurona (između kojih su slojevi aksona). Te slojeve označavamo brojevima 1 do 6 (od ventralno prema dorzalno). Sloj 1 i 2 sadrže krupne stanice, pa su **magnocelularni (M-slojevi)**, a slojevi 3 do 6 sadrže sitne stanice, pa su **parvocelularni (P-slojevi)**. Između pojedinih slojeva stanica su *interlaminarne fibrozne zone* (interkalirani slojevi) izgrađeni od aksona (i ponekog neurona). Ispod prvog, magnocelularnog sloja CGLd, smještena su još dva tanka tračka neurona – to su **S-slojevi**. Prvi, 4. i 6. sloj CGLd primaju samo ukrižena

(kontralateralna) vlakna, dok 2., 3. i 5. sloj primaju samo neukrižena (ipsilateralna) vlakna. Nasuprot tome, S-slojevi primaju i ukrižena i neukrižena vlakna. U te S-slojeve projiciraju se ganglijske stanice mrežnice što nisu ni M ni P (dakle, tzv. C ili E stanice, kakve se inače projiciraju u gornje kolikule).

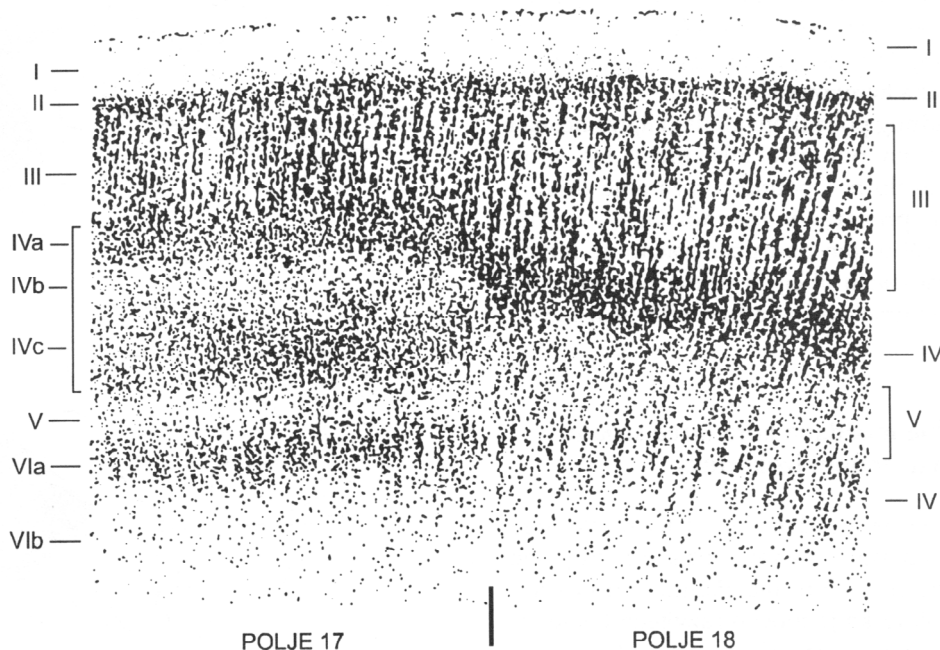
Nadalje, P-stanice mrežnice svoje aksone šalju samo u P-slojeve CGLd, a M-stanice mrežnice svoje aksone šalju samo u M-slojeve CGLd. Ta se razdvojenost M i P sustava zadržava i na razini talamokortikalnog sustava i njegovog završetka u primarnoj vidnoj moždanoj kori. Naime, genikulatni P-slojevi šalju aksone u slojeve 4A i 4C β , a genikulatni M-slojevi šalju aksone u sloj 4C α primarne vidne moždane kore (sl. 28-20).

Neuroni CGLd također imaju okrugla receptivna polja

Receptivna polja neurona CGLd su vrlo slična receptivnim poljima ganglijskih stanica mrežnice: također su okrugla i relativno mala, imaju ili ON ili OFF središte i antagonističko okruženje, a najbolje ih podražuje mala mrlja svjetla što pada na središte receptivnog polja. To je dobrim dijelom posljedica činjenice da na jednom neuronu CGLd sinaptički završavaju aksoni svega nekoliko ganglijskih stanica retine. Nadalje, M-sustav i P-sustav su razdvojeni i na razini CGLd, kako je opisano u prethodnom odlomku.

Pulvinar je povezan s asocijacijskom vidnom moždanom korom

Pulvinar je velika jezgra što zauzima stražnju trećinu talamusa i zajedno s LP jezgrom čini funkcionalnu cjelinu (stražnje područje talamusa). Aksoni neurona pulvinara završavaju u asocijacijskoj vidnoj moždanoj kori, a neki od tih aksona odlaze i u primarnu vidnu moždanu koru, ali u zasebne slojeve, različite od onih u kojima završavaju



Slika 28-19. Brodmannov izvorni crtež Nissl preparata primarne (polje 17, lijevo) i sekundarne (polje 18, desno) vidne moždane kore. Rimski brojevi označavaju citoarhitektonske slojeve i podslojeve. Uočite da se na prijelazu iz polja 18 u polje 17 IV. sloj raspisuje na 3 podsloja (IVa, IVb i IVc). Kasniji istraživači podijelili su sloj IVc na podslojeve alfa i beta. Prema Brodmann (1909).

genikulokortikalni aksoni. Pulvinar također prima različite projekcije iz drugih područja moždane kore, gornjih kolikula i S-slojeva CGLd.

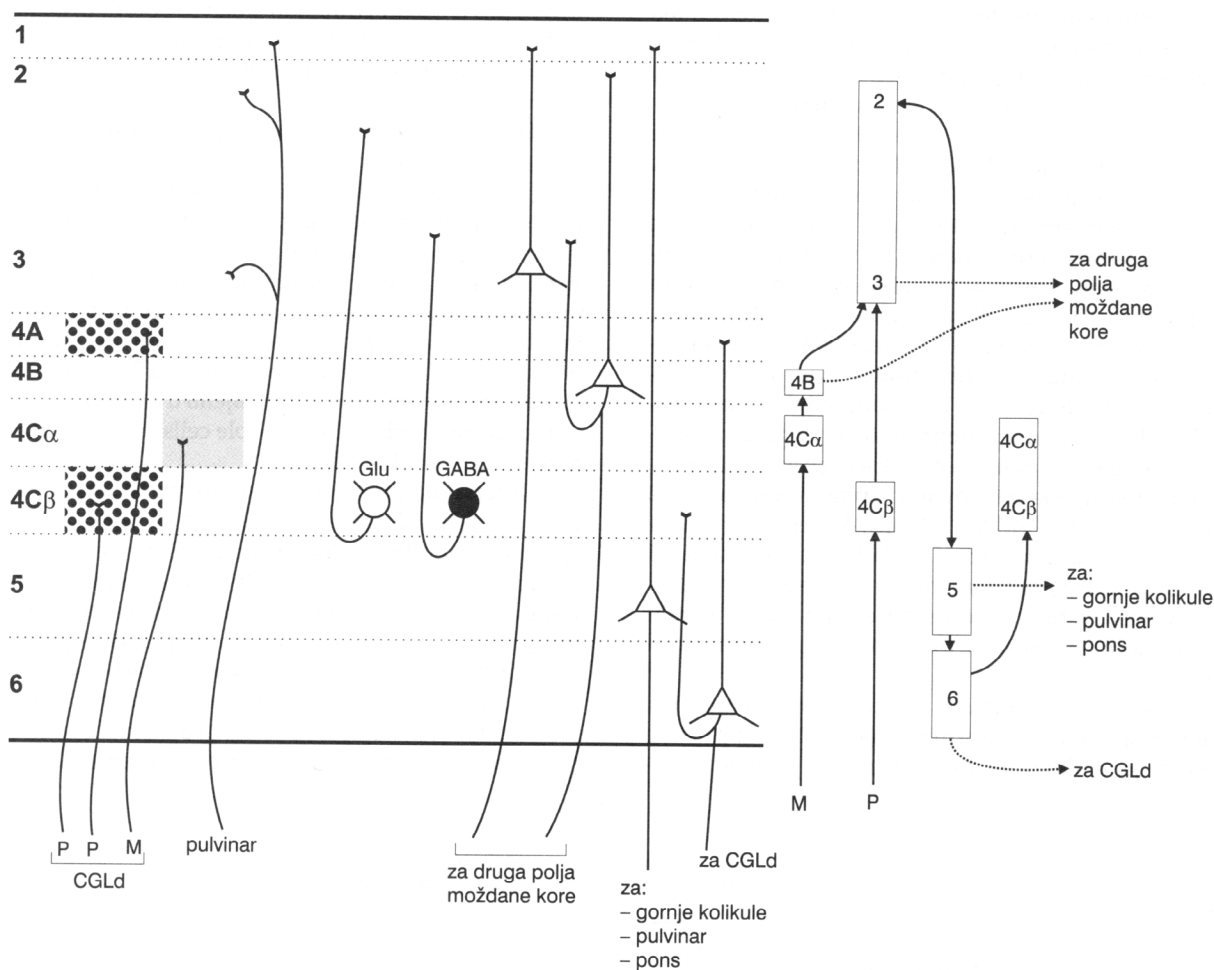
Radiatio optica sastoji se od genikulokortikalnih aksona što završavaju u primarnoj vidnoj moždanoj kori

Bijelu tvar zatiljnog režnja oblikuju projekcijski, asocijacijski i komisurni (kalozalni) aksoni. Većina tih aksona raspoređena je u nekoliko usporednih sagitalnih slojeva, raspoređenih poput potkove (otvorene prema medijalno) uokolo zatiljnog roga lateralne moždane komore i oko kalkarinog žlijeba. Tri su takva sloja (od lateralno prema medijalno):

- 1) *Stratum sagittale externum* (= *radiatio optica*), što sadrži gotovo sve aksonne genikulokalkarinog puta (*tractus geniculocalcarinus* = *fibrae geniculocorticales, radiatio optica*);

- 2) *Stratum sagittale internum*, što sadrži poglavito asocijacijska i projekcijska vlakna iz asocijacijske vidne moždane kore;
- 3) *Stratum sagittale medium* (= *tapetum*), što sadrži poglavito komisurna vlakna, a od zatiljnog roga moždane komore je odvojen tek mikroskopski tankim slojem ependima.

Aksoni što oblikuju *radiatio optica* polaze pretežito s dorzalne strane CGLd, oblikuju perigenikulatnu čahuru i prema kaudalno se prošire u trokutasto **Wernickeovo polje**. Tik kaudalno od mjesta svojeg izlaska iz CGLd, vlakna vidnog puta ulaze u **raskrižje osjetnih putova** (*carrefour sensitif* francuskih autora), tj. u ograničeno područje bijele tvari u kojem su zbijeni aksoni tri glavna osjetna puta: vidnog, slušnog i somatosenzibilnog. To je značajno stoga što izdvojena ozljeda samo tog područja (krvarenje, omekšanje bijele tvari, tj. leukomalacija) može uzrokovati teške poremetnje svih osjetnih funkcija. Nasuprot tome, ozljede smještene bliže moždanoj kori (ako su dovoljno male)



Slika 28-20. Prikaz završetka talamokortikalnih aksona i intrakortikalnih lokalnih neuronskih krugova u primarnoj vidnoj moždanoj kori rezus majmuna. Genikulokortikalni aksoni iz P-slojeva (P) završavaju u slojevima 4Cβ i 4A, a aksoni iz M-slojeva (M) u sloju 4Cα. U četvrtom sloju smješteni su i inhibicijski (GABA) i ekscitacijski (Glu = glutamat) interneuroni. Piramidni neuroni II., III. i IVB sloja se projiciraju u druga polja moždane kore, piramidni neuroni V. sloja se projiciraju u gornje kolikule, pulvinar i pons, a piramidni neuroni VI. sloja se projiciraju u CGLd. **Sredina:** piramidne stanice slojeva 2, 3, 5 i 6 te ekscitacijski zvjezdasti interneuroni sloja 4C imaju dendritičke trnove, dok su inhibicijski zvjezdasti neuroni 4. sloja bez dendritičkih trnova. **Desno:** Dijagram lokalnog intrakortikalnog neuronskog kruga. P i M aksoni sinaptički završavaju na ekscitacijskim zvezdastim neuronima (4Cα, 4Cβ), a aksoni tih interneurona ekscitiraju piramidne neurone 2. i 3. sloja (2 i 3) te piramidne neurone sloja 4B. Aksoni tih supragranularnih piramidnih neurona šalju aksonske kolaterale na piramidne neurone i petog (5) i šestog (6) sloja; aksonske kolaterale piramidnih stanica iz 5. i 6. sloja uzlaze natrag u sloj 4C i sinaptički završavaju na inhibicijskim zvezdastim interneuronima (4C GABA). Stanice slojeva 2, 3 i 4B šalju aksonne u asocijacijska vidna polja moždane kore; piramidni neuroni 5. sloja šalju aksonne u gornje kolikule, pons i pulvinar; neuroni 6. sloja šalju aksonne natrag u CGLd. **Nacrtano prema** temelju podataka u Lund (1988).

izdvojeno pogađaju pojedine osjetne sustave.

U svom daljnjem toku, donji dio vidnog puta prvo zavije prema naprijed i ventralno i tako dopre u sljepoočni režanj (sežući gotovo do vrha sljepoočnog roga lateralne moždane komore!), a potom zavije unazad i nastavlja put do kalkarinog žlijeba. Taj dio vidnog puta, smješten u bijeloj tvari sljepoočnog režnja, je **Flechsigovo temporalno koljeno** ili **Meyerova** i/ili **Arcambaultova temporalna petlja**. To je bitno stoga što i izdvojena ozljeda bijele tvari sljepoočnog režnja može uzrokovati oštećenja vida. Napokon, genikulokortikalni aksoni dosegnu primarnu vidnu moždanu koru, ulaze u nju i završavaju sinaptički poglavito u IV. sloju.

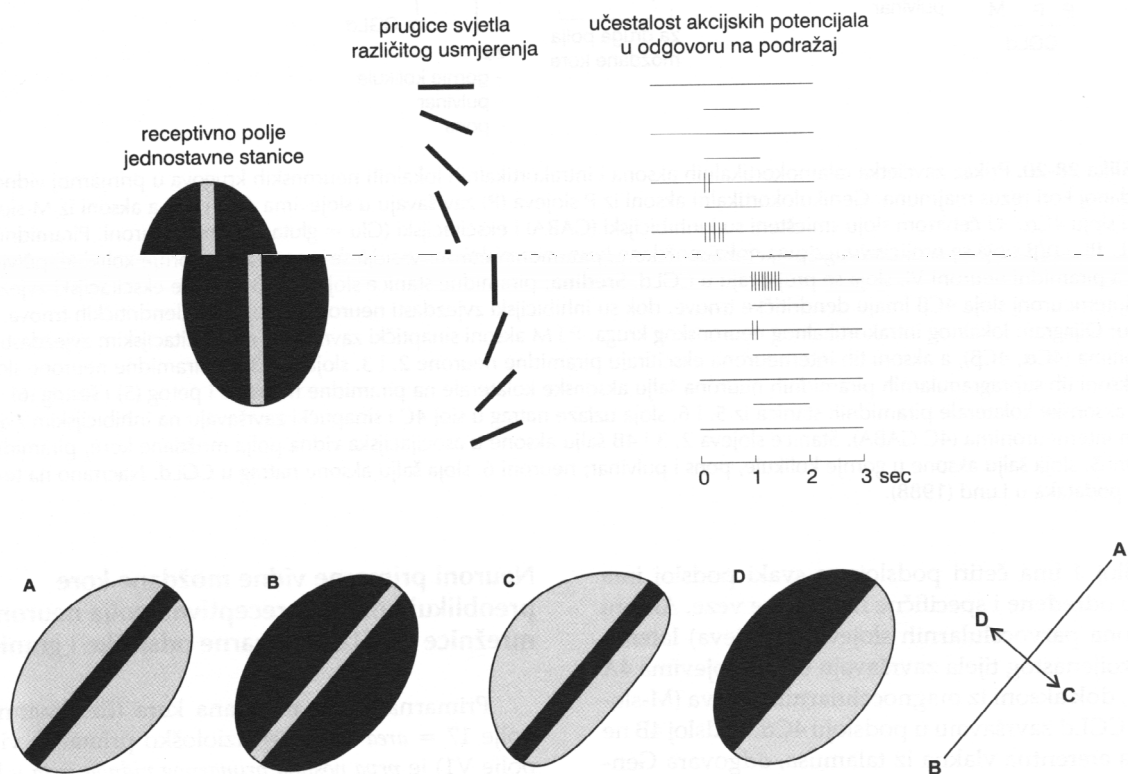
Primarni vidni put je precizno retinotopno ustrojen

Ganglijske stanice mrežnice se precizno, **retinotopno** (= **vizuotopno**) projiciraju u slojeve CGLd. To znači da se vidne informacije prenose od točke na točku, tj. susjedni dijelovi mrežnice projiciraju se u susjedne dijelove CGLd. Takvo retinotopno ustrojstvo očuvano je i u vidnoj radijaciji i završetku vidnog puta u primarnoj vidnoj moždanoj kori. *Fovea centralis* je mjesto najoštrijeg vida, receptivna polja ganglijskih stanica tu su najmanja i (kao što je slučaj s licem i šakom u somatosenzibilnom sustavu) to mjesto najoštrijeg vida ima mnogo veću reprezentaciju u vidnoj moždanoj kori nego periferni dijelovi mrežnice (sl. 28-15). Otprilike pola ukupne mase CGLd (i primarne vidne moždane kore) prima projekcije iz centralne foveje i područja tik oko nje. Jedan sloj CGLd prima projekcije iz samo jednog oka: vlakna iz nosne polovice mrežnice suprotnog oka završe u

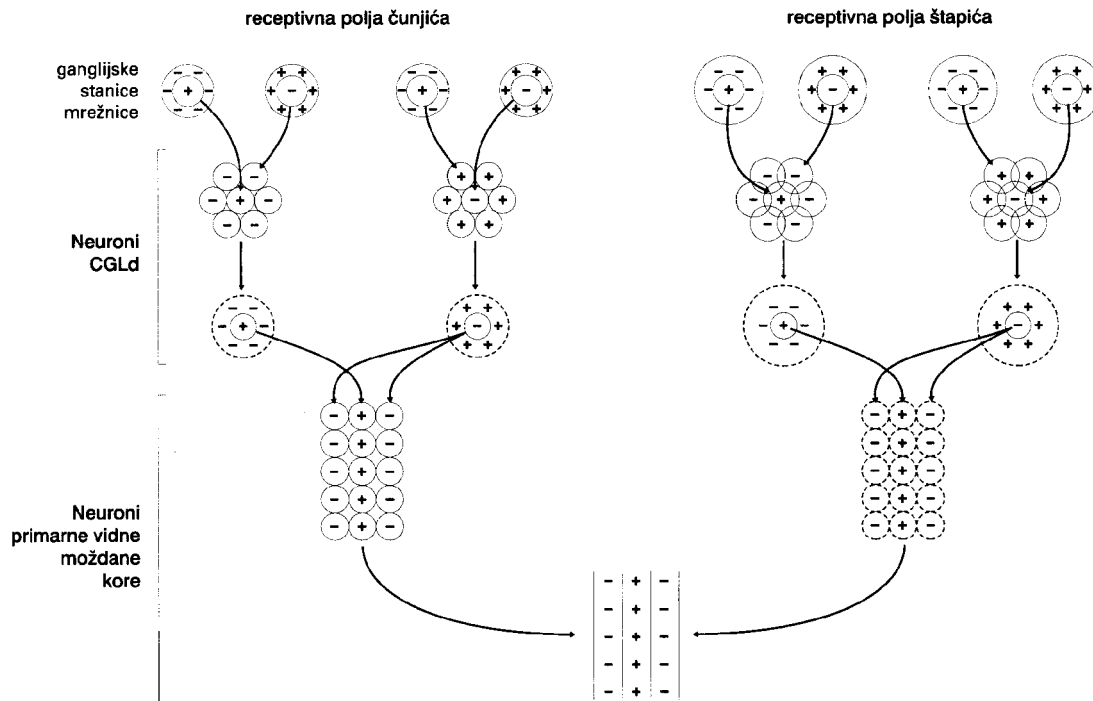
1., 4. i 6. sloju, a vlakna iz sljepoočne polovice mrežnice istostranog oka završe u 2., 3. i 5. sloju. Prema tome, svaki od šest slojeva CGLd sadrži potpunu reprezentaciju suprotne polovice vidnog polja. Tih šest slojeva su naslagani jedan na drugi, pa je i šest mapa suprotne polovice vidnog polja naslagano u preciznom okomitom registru (zamislite ih kao šest polovica šahovske ploče; "u preciznom okomitom registru" znači da bi npr. pletaća igla koju ubodete okomito u polje A1 gornje ploče prošla također kroz polja A1 narednih pet ploča). Stoga i primarna vidna moždana kora lijeve moždane polutke gleda desnu polovicu vidnog polja.

Područja polja zagledanja i vidnog polja odgovaraju područjima mrežnice

Slika gledanog predmeta na mrežnici je realna, oštra, smanjena i obrnuta. Glavna zraka (= crta vida, *linea visus*) je zraka svjetlosti što od predmeta prolazi kroz središta optičkih medija oka i mjesto najoštrijeg vida (*fovea centralis*). Stoga pomoću te crte, tj. središnje zrake određujemo i položaj slike predmeta na mrežnici – crta ide od geometrijskog središta predmeta, kroz središte zjenice do središta slike predmeta na mrežnici. Stoga, kad želimo doznati položaj slike na mrežnici, povučemo pravac od predmeta kroz središte zjenice i vidimo na kojem mjestu taj pravac prolazi kroz mrežnicu. Stoga je dovoljno položaj i dimenzije predmeta izraziti kutom čiji je vrh u središtu zjenice. U tipičnom emetropnom oku, kut od 1o na mrežnici pravi sliku promjera 0,25 mm. Stoga često udaljenosti na mrežnici izražavamo ne u milimetrima, nego



Slika 28-21. Nekoliko primjera receptivnih polja jednostavnih stanica (A-D). Siva područja su ekscitacijske, a crna područja inhibicijske zone. Crta AB označava usmjerenost uzdužne osi receptivnog polja, a strelice DC označavaju smjer kretanja svijetleće prugice koja izaziva optimalni učinak. Uočite da će npr. ON-zona receptivnog polja u primjeru B biti maksimalno ekscitirana kad na nju padne svijetleća prugica jednake duljine, širine i usmjerenosti. Gornji dio slike prikazuje da jednostavne stanice (engl. simple cells) imaju svojstvo orijentacijske selektivnosti, tj. da optimalno odgovaraju samo na svijetleću prugicu točno određenog prostornog usmjerenja (u ovom slučaju okomito). Nacrtao, uz manje izmjene, prema Bindman i Lippold (1981).

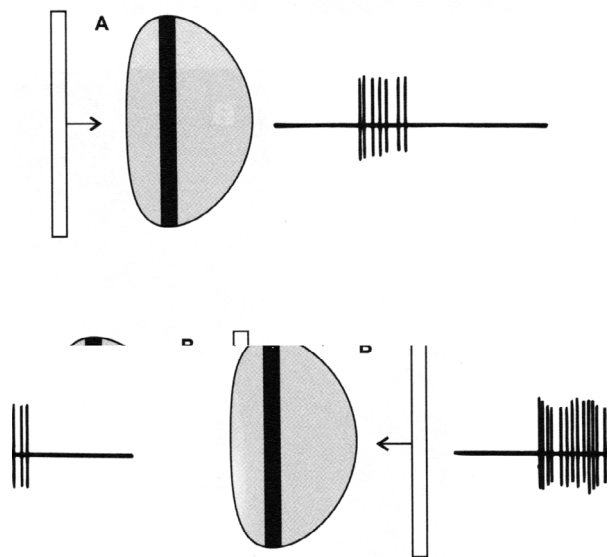


Slika 28-22. Shematski prikaz teorije nastanka izduljenih četvrtastih receptivnih polja jednostavnih stanica moždane kore, stanjanjem okruglih receptivnih polja neurona mrežnice i CGLd (što omogućuju specifične sinaptičke projekcije ganglijskih stanica na neurone CGLd, te genikulokortikalnih neurona u primarnu vidnu moždanu koru). Nacrtno, uz manje izmjene, prema Kandel i sur. (1991).

u *lučnim stupnjevima*.

Najvažniji pravac duž kojeg možemo usmjeriti pogled je pravac što prolazi kroz mjesto najoštrijeg vida na mrežnici, tj. kroz centralnu foveju. Naime, anatomska i funkcionalna građa foveje je takva da omogućuje najbolje razlučivanje finih pojedinosti prizora (najveću rezoluciju). Kad se u neki predmet zagledamo, usklađenim djelovanjem vanjskih očnih mišića oba oka dospiju u takav položaj da slika predmeta pada upravo na foveju. Stoga foveja centralis predstavlja i subjektivno središte vidnog polja. Predmet u koji smo se tako pažljivo i usmjerenom zagledali (kojeg smo fiksirali pogledom) zove se **točka zagledanja** (točka fiksacije), a crta što spaja tu točku i središte zjenice je primarna crta vida. Kad nam je glava nepomična i samo pogledom pratimo mali predmet što se pomiče u raznim smjerovima, moguće je utvrditi opseg **polja zagledanja** (polja fiksacije) odnosno raspon različitih položaja promatranog predmeta, unutar kojeg dotični predmet možemo pratiti jedino pomicanjem očiju (bez pomicanja glave). To je ujedno i mjera sposobnosti očnih mišića da pomiču oko. Stoga je jasno da je glavna zadaća vanjskih očnih mišića i okulomotoričkog sustava trajno održavanje oštre slike predmeta na foveji. Polje zagledanja obično seže otprilike 45° u svim smjerovima (često više prema dolje), a to se polje može smanjiti ako dođe do kljenući vanjskih očnih mišića ili se u očnoj šupljini pojavi neka mehanička zapreka pokretanju očne jabučice.

S druge strane, ako se pažljivo zagledamo u neki nepomični predmet, onda taj predmet predstavlja središte foveje, a sve ostale položaje vidnog podražaja na mrežnici možemo točno odrediti s pomoću točaka na zamišljenoj kugli čije je središte smješteno u sredini prednje površine zjenice. Ukupna površina mrežnice, što pod takvim uvjetima reagira na svjetlosne podražaje, je **vidno polje mrežnice**.



ekcijsku selektivnost na svjetleću reznost što se uz e na lijevu stranu i Lip-

Slika 28-23. Jednostavne stanice imaju i dirktivnost, što znači da odabirno reagiraju samo prugicu odgovarajuće duljine, širine i usmjereno to kreće u određenom smjeru (ovdje s desna na lijevo). Nacrtno, uz manje izmjene, prema Bippold (1981).

No, vidno polje možemo isto tako odrediti i kao onaj dio okolnog prostora što ga vidimo s oba oka dok je glava nepomična, a pogled usmjeren u točku zagledanja unutar tog dijela okolnog prostora. Dva oka zajedno pokrivaju prilično velik dio tog prostora (sl. 28-16), a pritom svjetlosne zrake iz određenog područja vidnog polja padaju na točno određeno područje mrežnice. Stoga i vidno polje i površinu mrežnice možemo razdijeliti na četiri **četvrtine**.

(**kvadranta**), tj. dvije polovice vidnog polja, okomitim i vodoravnim pravcima što se sijeku u točki zagledanja. Opseg tog polja ocrtavamo nizom koncentričnih krugova čije je zajedničko središte također točka zagledanja. Dakle, vidno polje dijelimo u lijevu i desnu polovicu, a svaku mrežnicu također dijelimo u nosnu (nazalnu, medijalnu) i sljepoočnu (temporalnu, lateralnu) polovicu. Mrežnicu također dijelimo u četiri kvadranta: gornji i donji nosni te gornji i donji sljepoočni kvadrant. Kako je slika na mrežnici (zbog loma svjetlosnih zraka tijekom prolaska kroz optičke medije oka) obrnuta, lijeva polovica vidnog polja pada na nosnu polovicu mrežnice lijevog oka i na sljepoočnu polovicu mrežnice desnog oka; za desnu polovicu vidnog polja vrijedi obrnuto (sl. 28-1). Takva obrnuta simetrija vrijedi i za četvrtine vidnog polja i mrežnice (sl. 28-1 i sl. 28-17).

Monokularno vidno polje (dio vidnog polja što ga vidimo samo jednim okom) je nepravilno jajasto i na nosnoj strani suženo (vlastiti nos ometa pogled!), a od točke zagledanja seže oko 60° prema nosu i gore, oko 70° prema dolje i oko 90° prema sljepoočnici. *Discus opticus* uzrokuje fiziološku **sljepu pjegu** u sljepoočnoj polovici vidnog polja. Slijepa pjega je okomito ovalno polje smješteno oko 12° prema sljepoočnici od točke zagledanja i oko 1,5° ispod nje.

Binokularno vidno polje nastaje djelomičnim preklapanjem lijevog i desnog monokularnog vidnog polja. Središnji dio binokularnog vidnog polja je onaj dio prostora što ga istodobno vide oba oka kad su zagledana u istu točku zagledanja. Taj je dio vidnog polja više-manje okrugao, a promjer mu je otprilike 120°. No, sa svake strane tog binokularnog vidnog polja preostane tanki srpasti monokularni dio (tzv. **sljepoočni srp**) što ga promatra najperiferiji dio nosne polovice mrežnice svakog oka (sl. 28-16).

Ozljede različitih odsječaka vidnog puta uzrokuju različite ispade vidnog polja

Na temelju svega opisanog, očigledno je da ozljede različitih dijelova vidnog puta uzrokuju različite poremećaje, tj. ispade vidnog polja (sl. 28-17). Za razumijevanje tih poremećaja ključno je sljedeće načelo: u početnim stadijima obrade vidnih informacija, svaka moždana polutka obrađuje podatke iz suprotne polovice vidnog polja. To započinje razdvajanjem aksona trećeg neurona vidnog puta (ganglijskih stanica) u hijazmi, pri čemu vlakna iz onih dijelova dvaju mrežnica što promatraju identične dijelove vidnog polja dospijevaju u isti *tractus opticus* (pa time, preko CGLd i u primarnu vidnu moždanu koru).

Nakon presijecanja desnog vidnog živca (sl. 28-17A), desno oko posve oslijepi, a za gledanje preostaje monokularno vidno polje lijevog oka. Nakon razaranja hijazme (vlakna iz nosnih polovica dvaju mrežnica, sl. 28-17D) nastaje **bitemporalna (heteronimna) hemianopsija**, tj. vidno polje se suzi na onaj središnji dio što ga gledaju lijeva i desna sljepoočna polovica mrežnice. Takvu ozljedu obično uzrokuje tumor hipofize što pritiskuje i napokon razori hijazmu. No, kad takav tumor isprva u području hijazme razori samo vlakna što dolaze iz desne sljepoočne polovice mrežnice (sl. 28-17B), nastaje **desna nazalna hemianopsija**, tj. gubi se vid u nosnom dijelu vidnog polja što ga promatra desna sljepoočna polovica mrežnice.

Ako je presječen desni *tractus opticus*, nastaje **lijeva homonimna hemianopsija**, tj. gubi se vid u lijevog

polovici vidnog polja (koju gledaju lijeva nosna i desna sljepoočna polovica mrežnice). Do istog poremećaja dovelo bi i potpuno razaranje desnog CGLd ili desne primarne vidne moždane kore. No, moždani infarkti u tom području obično ne razore cijelu vidnu radijaciju ili cijelu primarnu moždanu koru, pa nastaju nepotpuni (**kvadrantni**) ispadi lijevog vidnog polja.

Primarna vidna moždana kora (area striata, polje 17) je heterotipni izokorteks

Primarna vidna moždana kora (*area striata*, area 17) u majmuna poput kape zauzima sve četiri plohe zatiljnog režnja (lateralnu, medijalnu, gornju i donju). No, kod čovjeka je moćno razvijena tjemeno-sljepoočno-zatiljna asocijacijska moždana kora, pa je primarna vidna moždana kora potisnuta samo na medijalnu plohu zatiljnog režnja i ograničena na područje oko kalkarinog žlijeba (*sulcus calcarinus*).

Na presjecima mozga vidi se u sredini primarne vidne moždane kore tanka bijela prugica mijeliniziranih aksona, *stria Gennari*, pa je otud i naziv *area striata* (citoarhitektonski, to je Brodmannovo polje 17), tj. strijati korteks. Sukladno tome, ostala područja asocijacijskog vidnog korteksa zatiljnog režnja (Brodmannova polja 18 i 19 – sl. 28-19) nazivamo **ekstrastrijatnim vidnim arejama**.

Primarna vidna moždana kora je po svojoj građi heterotipni izokorteks (jer je IV. sloj rascijepljen na 3 podsloja: IVA, IVB i IVC) (sl. 28-19). Kao i u drugim primarnim osjetnim poljima moždane kore, i tu prevladavaju u svim slojevima mali neuroni, pa na malom povećanju Nisslov preparat primarne vidne kore izgleda kao da je posut ljubičastom prašinom – otuda naziv *konio cortex* (grč. konios = zrnice prašine). Primarna vidna moždana kora ima sljedeće slojeve (sl. 28-19 i 28-20):

- 1) Molekularni sloj (*lamina molecularis, lamina zonalis*),
- 2) Vanjski zrnati sloj (*lamina granularis externa*),
- 3) Vanjski piramidni sloj (*lamina pyramidalis*) s dva podsloja (IIIa i IIIb),
- 4) Unutarnji zrnati sloj (*lamina granularis interna*) s četiri podsloja (IVA, IVB, IVC α i IVC β),
- 5) Unutarnji piramidni sloj (*lamina ganglionaris*) s dva podsloja (Va i Vb),
- 6) Polimorfni sloj (*lamina multiformis*) s dva podsloja (VIa i VIb).

Iako se citoarhitektonski slojevi izokorteksa prema neuroanatomskim pravilima označavaju rimskim brojevima I-VI (sl. 28-19), u svjetskoj literaturi danas je općenito prihvaćeno označavanje slojeva primarne vidne moždane kore arapskim brojevima (sl. 28-20). Na temelju svojih neuronskih veza, navedeni slojevi imaju sljedeća glavna obilježja:

Sloj 1 je poglavito aferentna polisinaptička zona u kojoj završavaju apikalni dendriti većine piramidnih neurona te aksoni nekih zvjezdastih neurona dubljih slojeva, a u tom sloju završe i aferentna monoaminska vlakna te vlakna iz pulvinara i intralaminarnih jezgara talamusa. Slojevi 2 i 3 su glavno polazište asocijacijskih kortikokortikalnih aksona za ostala područja moždane kore (i ujedno glavno mjesto završetka takvih projekcija što u polje 17 dolaze iz drugih područja moždane kore). Slojevi 5 i 6 su glavni projekcijski slojevi iz kojih odlaze aksoni za supkortikalne jezgre. Pritom iz sloja 5 uglavnom

polaze vlakna za gornje kolikule, dok iz sloja 6 polaze vlakna za CGLd i pulvinar.

Sloj 4 je glavni aferentni sloj u kojem završava talamokortikalna projekcija, tj. vidni put, a ima četiri podsloja. Aksoni neurona parvocelularnih slojeva (P-slojeva) lateralnog koljenastog tijela završavaju u podslojevima 4A i 4C β , dok aksoni iz magnocelularnih slojeva (M-slojeva) CGLd završavaju u podsloju 4C α . Podsloj 4B ne prima aferentna vlakna iz talamusa, odgovara Gennarijevoj prugici i sastavljen je od masivnih vodoravnih snopova intrakortikalnih asocijacijskih aksona.

Neuroni primarne vidne moždane kore preoblikuju okrugla receptivna polja neurona mrežnice i CGLd u linearne odsječke i granice

Primarna vidna moždana kora (Brodmannovo polje 17 = *area striata* = fiziološko primarno vidno polje V1) je prva postaja primarnog vidnog puta u kojoj dolazi do promjene svojstava receptivnog polja vidnih neurona. To je zbog toga što su neuroni moždane kore mnogo raznovrsniji, a njihove sinaptičke veze mnogo složenije (sl. 28-20)

Genikulokortikalni ekscitacijski projekcijski aksoni završavaju na zvjezdastim stanicama s dendritičkim trnovima (engl. spiny stellate cells) smještenim u 4. sloju. Aksoni tih zvjezdastih stanica (što su glutamatni ekscitacijski interneuroni – Glu na sl. 28-20) prave sinapse s neuronima slojeva 4B, 2 i 3. Potom aksoni stanica 2. i 3. sloja svoje aksone šalju okomito dolje i prave sinapse na piramidnim stanicama 5. sloja, a kolaterale aksona tih piramidnih stanica prave sinapse na stanicama 6. sloja. Aksonske kolaterale neurona 6. sloja uspinju se natrag u 4. sloj i time zatvaraju lokalni, intrakortikalni ekscitacijski neuronski krug, jer sinaptički završavaju na inhibicijskim zvjezdastim neuronima glatkih dendrita u 4. sloju (engl. aspiny stellate cells). Glutamat je neurotransmiter genikulokortikalnih aksona, zvjezdastih ekscitacijskih interneurona s dendritičkim trnovima te piramidnih neurona 2., 3., 5. i 6. sloja. GABA je inhibicijski neurotransmiter zvjezdastih interneurona s glatkim dendritima. Ti inhibicijski interneuroni prave sinapse s ekscitacijskim zvjezdastim neuronima 4. sloja, i tako zatvaraju inhibicijski neuronski krug negativne povratne sprege.

Ukratko, ekscitacijski zvjezdasti interneuroni 4. sloja raspodjeljuju informacije (što u taj sloj pristižu preko genikulokortikalnih aksona) na piramidne neurone površinskih i dubokih slojeva. Potom uzlazne i silazne aksonske kolaterale piramidnih neurona integriraju aktivnost neurona svih slojeva u tom djeliću (stupiću) moždane kore. Neuroni supragranularnih (iznad sloja 4) i infragranularnih (ispod sloja 4) slojeva ne reagiraju na točke svjetla što su optimalni podražaj za neurone mrežnice i CGLd, nego reagiraju tek na složenije vidne podražaje – npr. svijetleće prugice određene usmjerenosti. Ti neuroni se dijele u **jednostavne stanice** (engl. simple cells) i **složene stanice** (engl. complex cells).

Receptivna polja jednostavnih stanica imaju tri bitna obilježja (sl. 28-21): reagiraju na podražaje iz specifičnog područja mrežnice, imaju ON i OFF područja te nisu okrugla nego su jajasta ili četvrtasta, a uzdužna os im je specifično usmjerena (ako usmjerenost osi usporedimo s položajem kazaljke na satu, onda se usmjerenost osi kreće u rasponu od 6 do 12 sati). Primjerice, četvrtasto receptivno polje jednostavne stanice može imati prugastu ON-zonu

(ekscitacijsku zonu) usmjerenu od 6 prema 12 sati (okomito) i uz lijevi i desni bok te ON-zone dvije četvrtaste izduljene OFF-zone (inhibicijske zone) (sl. 28-21). Učinkovit podražaj za takvo receptivno polje je okomita svijetleća prugica što pada na točno određeni dio mrežnice. Vodoravna svijetleća prugica što pada na isto mjesto mrežnice uopće nije učinkovit podražaj za dotičnu jednostavnu stanicu primarne vidne moždane kore. No, za neke druge jednostavne stanice, upravo vodoravna ili kosa svijetleća prugica je optimalni podražaj. Na taj su način za svako mjesto mrežnice u V1 reprezentirane sve osi rotacije, tj. konture gledanog predmeta svih usmjerenja.

Zahvaljujući preciznim sinaptičkim projekcijama, četvrtasta polja jednostavnih stanica, što reagiraju na svijetleće prugice, nastaju stapanjem okruglih receptivnih polja neurona mrežnice, što reagiraju na svijetleće točke – prema jednostavnom geometrijskom pravilu da je crta skup točaka (sl. 28-22).

Receptivna polja složenih stanica obično su veća od receptivnih polja jednostavnih stanica, a ON i OFF-zone manje su oštro razdvojene. No, takvi neuroni posebno dobro reagiraju na kretanje vidnog podražaja (svijetle prugice) kroz svoje receptivno polje. Osim orijentacijske selektivnosti, jednostavne stanice mogu imati i direkcijsku selektivnost, što znači da reagiraju jedino na ispravno usmjerene prugice što kroz vidno polje putuju u točno određenom smjeru (sl. 28-23).

Primarna vidna moždana kora ima stupićasto (kolumnarno) ustrojstvo

Način završetka talamokortikalnih aksona u sloju 4, obzirom na okomitu dimenziju sloja (okomito, stupićasto, kolumnarno ustrojstvo), posebno je značajan.

Talamokortikalni aksoni u primarnoj vidnoj moždanoj kori završavaju u zasebnim i izmjeničnim stupićima, tj. prugicama podjednake dimenzija, a svaki taj stupić odgovara aferentnom ulazu iz samo jednog oka. Na okomitim presjecima kroz moždanu koru, ta se područja u sloju 4 uočavaju kao izmjenični stupići (kolumne) široki (u rezus majmuna) oko 0,5 mm, dok se na vodoravnom (tangencijalnom) presjeku kroz sloj 4 vidi da su to zapravo tračci ili pruge. Ti stupići, tj. pruge odgovaraju aferentnom ulazu iz samo jednog oka, teku uglavnom okomito u odnosu na reprezentaciju okomitog meridijana vidnog polja (to je ujedno granica polja 17 i polja 18). Zbog svega toga, te su tvorbe nazvane **okularno-dominantne (OD) kolumne**, tj. pruge.

Drugi bitan oblik okomitog ustrojstva primarne vidne moždane kore su **orijentacijske kolumne**. To su usporedni nizovi neurona što se poput stupića pružaju kroz sve slojeve primarne vidne moždane kore, a široki su oko 50 μ m. Njihovo je bitno svojstvo da sve stanice unutar jednog takvog stupića odabirno reagiraju na vidni podražaj iste optimalne orijentacije (npr. za jedan takav stupić neurona optimalni podražaj je svijetleća prugica usmjerena okomito u vidnom polju, pod kutom od 90° +/- 4-5°). Pored toga, takvi su stupići kroz moždanu koru poredani u pravilnom slijedu sukcesivnih orijentacija: raspon orijentacija svijetlećih prugica (vidnih podražaja) od 180° dosegne se kroz niz orijentacijskih kolumni što zauzimaju otprilike 0,5 mm obodne duljine moždane kore (dakle, 0,5 mm duljine korteksa ako mjerimo duž pijalne površine). To odgovara širini jedne OD kolumne. Drugim riječima, sve moguće

orijentacije vidnog podražaja u cijelom vidnom polju (360°) pokriva pravilni slijed od oko 40 orijentacijskih kolumni (= 1 mm), a to ujedno odgovara širini dvije susjedne OD kolumne (jedne iz lijevog i jedne iz desnog oka). Na temelju takvih zapažanja je pretpostavljeno da je temeljna strukturno-funkcionalna jedinica za obradu vidnih informacija (kortikalni modul) u primarnoj vidnoj moždanoj kori **hiperkolumna**, koja se sastoji od dvije susjedne OD kolumne (jedne za lijevo i jedne za desno oko) te $20+20$ (= $180^\circ + 180^\circ$) orijentacijskih kolumni, pa tako pokriva cijelo vidno polje i sve orijentacije vidnog podražaja u njemu (360°).