

Νευροφυσιολογία του αμφιβληστροειδή και των οπτικών οδών

Σ. Πλαΐνης¹, Μ.Κ. Τσιλιμπάρης^{1,2}, Ι.Γ. Παλλήκαρης^{1,2}

1. Εισαγωγή

Η αίσθηση της όρασης αποτελεί ένα αμάλγαμα μιας ομάδας διαφορετικών ικανοτήτων, που λειτουργούν αυτόνομα και ενσωματώνονται σε μια ενοποιημένη αντίληψη του χώρου. Το πόσο ικανοποιητικά μπορούμε να κινούμαστε στον περιβάλλοντα χώρο και να αντιλαμβανόμαστε τις σκηές που εξελίσσονται γύρω μας εξαρτάται από το πόσο αποτελεσματικά ο εγκέφαλος επεξεργάζεται τις οπτικές πληροφορίες που δέχεται.

Η αντίληψη της όρασης αρχίζει στον αμφιβληστροειδή και πραγματοποιείται σε δύο στάδια: το φως που διέρχεται την πρόσθια επιφάνεια του οφθαλμού προβάλλεται στον βυθό του βολβού του οφθαλμού, σ' ένα αισθητήριο όργανο, τον αμφιβληστροειδή χιτώνα που περιέχει τους φωτοϋποδοχείς, που μετατρέπουν την φωτεινή ενέργεια σε ηλεκτρικό σήμα (νευρικές ώσεις). Στη συνέχεια, οι ώσεις αυτές μεταβιβάζονται, μέσω του οπτικού νεύρου, αρχικά στον έξω γονατώδη πυρήνα (LGN) και στη συνέχεια στο κέντρο της όρασης (VI, πρωτοταγής οπτικός φλοιός) και σε ανώτερα κέντρα του εγκεφάλου για περαιτέρω επεξεργασία, αναγκαία για την αντίληψη (π.χ. αποκωδικοποίηση του χρώματος, της μορφής και του σχήματος των εικόνων). Εκεί, οι οπτικές πληροφορίες αναλύονται και «εκδηλώνονται» μέσω αντιδράσεων του μυο-σκελετικού μας συστήματος (π.χ. αντανακλαστικά, οφθαλμικές κινήσεις, βλ. Πλαΐνης & Παλλήκαρης, 2007¹).

2. Αμφιβληστροειδής

2.1. Ο ρόλος του αμφιβληστροειδή στην όραση

Ο αμφιβληστροειδής αποτελεί τον φωτοευαίσθητο χιτώνα του οφθαλμού και περιέχει δύο τύπους φωτοϋποδοχέων, τα κωνία και τα ραβδία. Η προσεκτική εξέταση του αμφιβληστροειδή ενδεικνύεται για διάφορους λόγους. Πρώτον, στον αμφιβληστροειδή εκτελείται μια διαδικασία αποκαλούμενη **φωτομεταγωγή**. Δηλαδή, οι φωτοϋποδοχείς μετατρέπουν την φωτεινή ενέργεια (δηλ. τα απορροφούμενα φωτόνια) σε ηλεκτρικά σήματα (νευρικές ώσεις), που διαβιβάζονται στον εγκέφαλο μέσω των οπτικών νεύρων. Δεύτερον, σε αντίθεση με άλλα αισθητήρια όργανα (π.χ. τον κοχλία και τους σωματοαισθητικούς υποδοχείς του δέρματος), ο αμφιβληστροειδής δεν είναι περιφερικό όργανο, αλλά μέρος του κεντρικού νευρικού συστήματος, μια «απόφυση» του εγκεφάλου. Ο αμφιβληστροειδής αναπτύσσεται απευθείας από το νευρικό εξώδερμα, δηλαδή την εξειδικευμένη μοίρα του εξωδέρματος από την οποία αναπτύσσεται ο εγκέφαλος, και για αυτό η συναπτική του οργάνωση είναι όμοια με εκείνη άλλων δομών του κεντρικού νευρικού συστήματος.

Είναι σημαντικό να αναγνωρισθεί ότι ο αμφιβληστροειδής δεν ενεργεί όπως ένα «φωτοτυπικό μηχάνημα», διαβιβάζοντας ολόκληρη την οπτική εικόνα. Αντιθέτως, εξάγει ορισμένα χαρακτηριστικά γνωρίσματα της εικόνας, φιλτράροντας με-

¹ Ινστιτούτο Οπτικής και Όρασης (IVO), Σχολή Επιστημών Υγείας, Πανεπιστήμιο Κρήτης, 710 03 Ηράκλειο Κρήτης.

² Οφθαλμολογική Κλινική, Πανεπιστημιακό Γενικό Νοσοκομείο Ηρακλείου (ΠΑΓΝΗ).

γάλα ποσά πληροφοριών. Παρόλα αυτά, η ροή πληροφοριών από τον αμφιβληστροειδή στον εγκέφαλο είναι τεράστια. Υπάρχουν περίπου 120 εκατομμύρια φωτοϋποδοχείς στον ανθρώπινο αμφιβληστροειδή και τα σήματά τους συγλίνουν προς περίπου 1,25 εκατομμύρια νευρικές οπτικές ίνες. Τα παραπάνω λαμβάνουν χώρα σε ένα χρονικό διάστημα περίπου 200 ms, κάτι που σημαίνει ότι πολλά «gigabytes» δεδομένων ανά δευτερόλεπτο διαβιβάζονται κατά μήκος του οπτικού νεύρου.

Η διάταξη των νευρώνων στον αμφιβληστροειδή κυρίως **ανιχνεύει και συγκρίνει αλλαγές** (π.χ. στην φωτεινότητα, στην χρωματικότητα) ενός αντικειμένου και αγνοεί κατά ένα μεγάλο μέρος τις φωτεινές εντάσεις που είναι σταθερές είτε στο διάστημα (χώρο) είτε στο χρόνο. Με άλλα λόγια, οποιαδήποτε απότομη αλλαγή στην ένταση της αμφιβληστροειδικής εικόνας καταχωρείται και διαβιβάζεται, ενώ χαρακτηριστικά που είναι σταθερά, όπως η συνολική ή η μέση τιμή φωτεινότητας «ακυρώνονται». Αυτό είναι ένας τρόπος με τον οποίο αποτρέπεται η υπερφόρτωση πληροφοριών.

2.2. Λειτουργική οργάνωση του αμφιβληστροειδή

Ο αμφιβληστροειδής είναι ελαφρώς μεγαλύτερος (32 mm κατά μήκος του οριζόντιου άξονα – 1094 mm² έκταση) και λίγο παχύτερος (150 μm στο κεντρικό βοθρίο - 400 μm στο όριο του βοθρίου - 200 μm στην περιφέρεια) από ένα γραμματόσημο. Είναι συνδεδεμένος με το χοριοειδή στο οπτικό νεύρο και την προιονική περιφέρεια. Ο αμφιβληστροειδής βρίσκεται μπροστά από το **μεγάλο-χρουν επιθήλιο** (RPE), το οποίο επενδύει το οπίσθιο τοίχωμα του βολβού και αποτελείται από μια σειρά μη νευρικών κυβοειδικών κυττάρων που επικάθονται στην μεμβράνη του Bruch του χοριοειδούς, με την οποία συνδέονται πολύ στερεά. Αυτά τα κύτταρα συμμετέχουν στην ανακύκλωση των εξωτερικών τμημάτων των φωτοϋποδοχέων και στο σχηματισμό της ροδοψίνης και των χρωστικών των κωνίων, μέσω της αποθήκευσης και απελευθέρωσης της βιταμίνης A. Επίσης, τα κύτταρα περιέχουν τη μαύρη χρωστική μελανίνη, η οποία απορροφά το φως που δεν δεσμεύεται από τον αμφιβληστροειδή. Το γεγονός αυτό αποτρέπει την αντανάκλαση του φωτός στο οπίσθιο τοίχωμα του

βολβού και την διάχυση του στον εντός του οφθαλμού, γεγονός που θα αλλοίωνε την ποιότητα της εικόνας. Όπως φαίνεται στο σχήμα 1, οι φωτοϋποδοχείς έρχονται σε άμεση επαφή με το μελάγχρουν επιθήλιο, ενώ τα άλλα κύτταρα του αμφιβληστροειδή βρίσκονται πλησιέστερα στον φακό. Μια σημαντική συνέπεια της διάταξης αυτής είναι ότι το φως πρέπει να διέλθει διαμέσου των στιβάδων άλλων νευρώνων πριν επιδράσει στους φωτοϋποδοχείς. Για να μπορέσει το φως να φθάσει στους φωτοϋποδοχείς χωρίς να απορροφηθεί ή να διαχυθεί σε μεγάλο βαθμό, οι εγγύς στιβάδες του αμφιβληστροειδή είναι αμύελες και επομένως, σχετικά διαφανείς. Επίσης, στο κεντρικό βοθρίο της ωχράς κηλίδας, οι εγγύς νευρώνες έχουν μετατοπιστεί προς τα πλάγια, με αποτέλεσμα το φως να έχει άμεση πρόσβαση στους φωτοϋποδοχείς. Κατά συνέπεια, η οπτική εικόνα που εμφανίζεται στο κεντρικό βοθρίο εμφανίζει την ελάχιστη δυνατή παραμόρφωση.

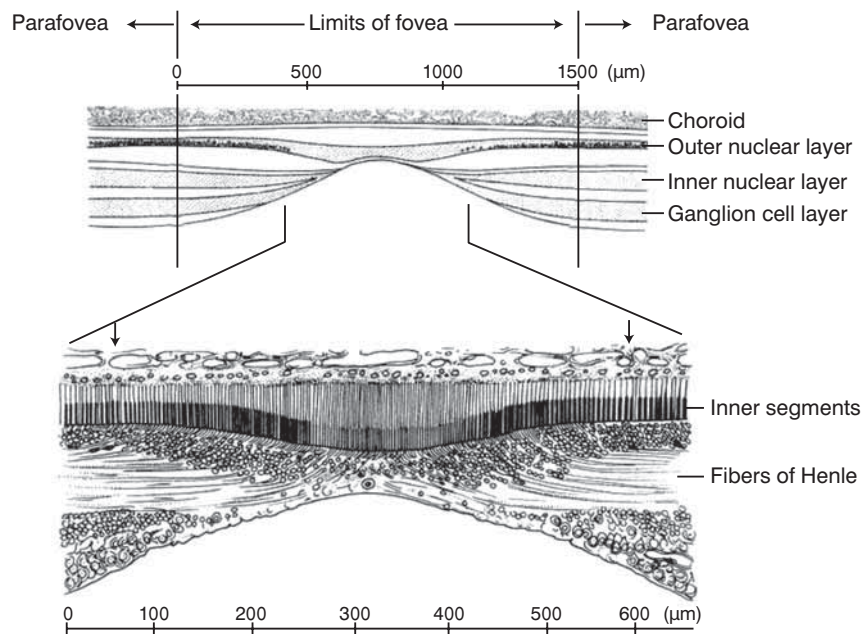
Ο αμφιβληστροειδής περιέχει τρεις χαρακτηριστικές περιοχές (Σχ. 1, 2):

(i) την **ωχρά κηλίδα**, διαμέτρου περίπου 5.0 mm (που αντιστοιχεί σε ~17° γωνίας όρασης¹), η οποία περιέχει την χρωστική ξανθοφύλλη, που αποτελείται από δύο καροτινοειδή, τη λουτεΐνη και τη ζεαξανθίνη. Η ξανθοφύλλη παρουσιάζει μεγάλη πυκνότητα στην έξω συναπτική μεμβράνη (στους νευρίτες των φωτοϋποδοχέων), έχει κυρινωπό χρώμα (μέγιστη απορρόφηση στα 460 nm) και είναι δύσκολο να παρατηρηθεί όταν φωτίζεται με κοινό φως. Η ωχρά κηλίδα αποτελεί χαρακτηριστικό γνώρισμα των πρωτευόντων θηλαστικών και δεν παρατηρείται σε άλλα είδη.

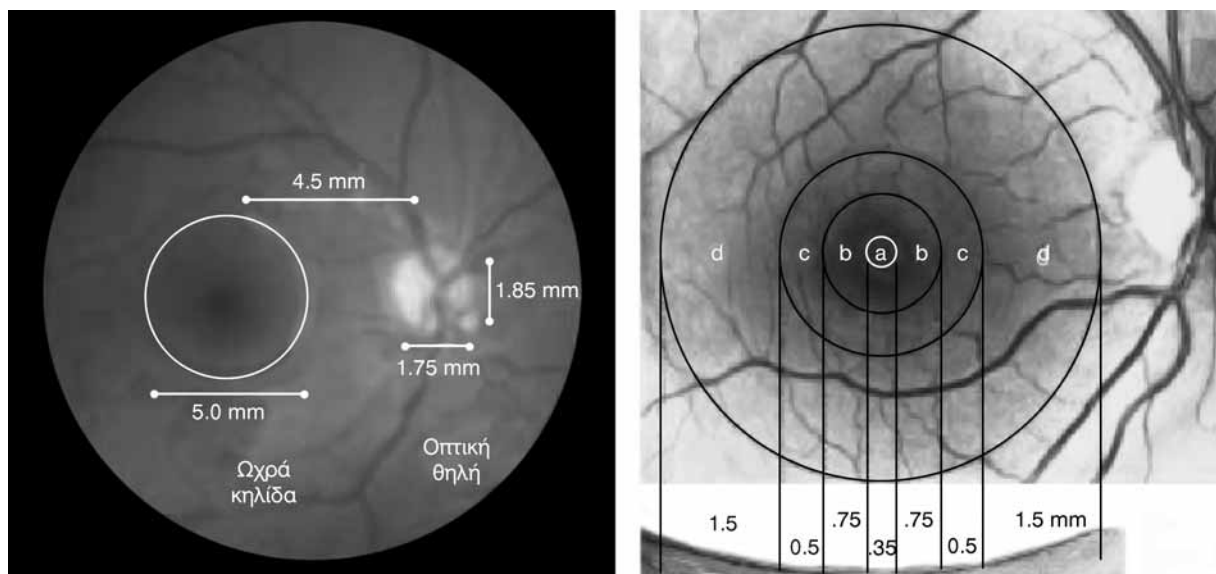
(ii) το **βοθρίο** (foveal pit)², το οποίο καταλαμβάνει την κεντρική περιοχή της ωχράς κηλίδας με διάμετρο 1.5 mm [5°], με μειωμένο πάχος, επειδή τα κυτταρικά σώματα των εγγύς νευρώνων έχουν μετατοπισθεί προς τα πλάγια). Η κεντρική του περιοχή (1°) ονομάζεται **κεντρικό βοθρίο** (foveola) και περιέχει μόνο κωνία. Το κεντρικό βοθρίο αποτελεί το λεπτότερο σημείο του αμφιβληστροειδή (~150 μm), στερείται ραβδίων και εμφανίζει, λόγω της υψηλής πυκνότητας κωνίων (βλ. παρακάτω), τη μέγιστη ευκρίνεια. Η περιοχή αυτή είναι υπεύθυνη για την έγχρωμη και λεπτομερή οπτική επεξεργασία των εικόνων. Ως αποτέλεσμα πραγματοποιούμε

¹ Ένα είδωλο διαμέτρου 300 μm στον αμφιβληστροειδή αντιστοιχεί περίπου σε 1° γωνίας όρασης (1° = 60').

² Να σημειωθεί ότι υπάρχει σύγχυση στην ορολογία. Συνήθως, στην κλινική πράξη, με τον όρο ωχρά εννοείται το βοθρίο (η κεντρική περιοχή της ωχράς, διαμέτρου 5°), ενώ οι παθήσεις που αφορούν αυτή την περιοχή ονομάζονται ωχροπάθειες.



Σχ. 1. Το βοθρίο του αμφιβληστροειδή (fovea) έχει διάμετρο περίπου 1500 μm (5°), περιέχει μόνον κωνία στο κεντρικό του τμήμα, το κεντρικό βοθρίο ($\sim 300 \mu\text{m}$, 1°), και αποτελεί περιοχή του αμφιβληστροειδή με την μέγιστη ενκρίνεια και την ελάχιστη παραμόρφωση. Τα βέλη σημειώνουν τις τοποθεσίες των πλησιέστερων στο κεντρικό βοθρίο ραβδίων.



Σχ. 2. Φυσιολογικός βυθός δεξιού οφθαλμού (αριστερά). Η περιοχή της ωχράς κηλίδας (δεξιά) [a. Κεντρικό βοθρίο (κεντρική 1°), b. Βοθρίο (κεντρικές 5°) c. Parafovea ($5-9^\circ$), d. Perifovea ($9-18^\circ$)].

συνεχώς συντονισμένες κινήσεις των οφθαλμών/κεφαλιού, ώστε οι ενδιαφέρουσες εικόνες/ερεθίσματα να προβάλλονται στο κεντρικό βοθρίο.

(iii) τη **θηλή του οπτικού νεύρου ή οπτική θηλή**, που αποτελεί την περιοχή από την οποία οι νευρικές απολήξεις του οπτικού νεύρου «εγκατα-

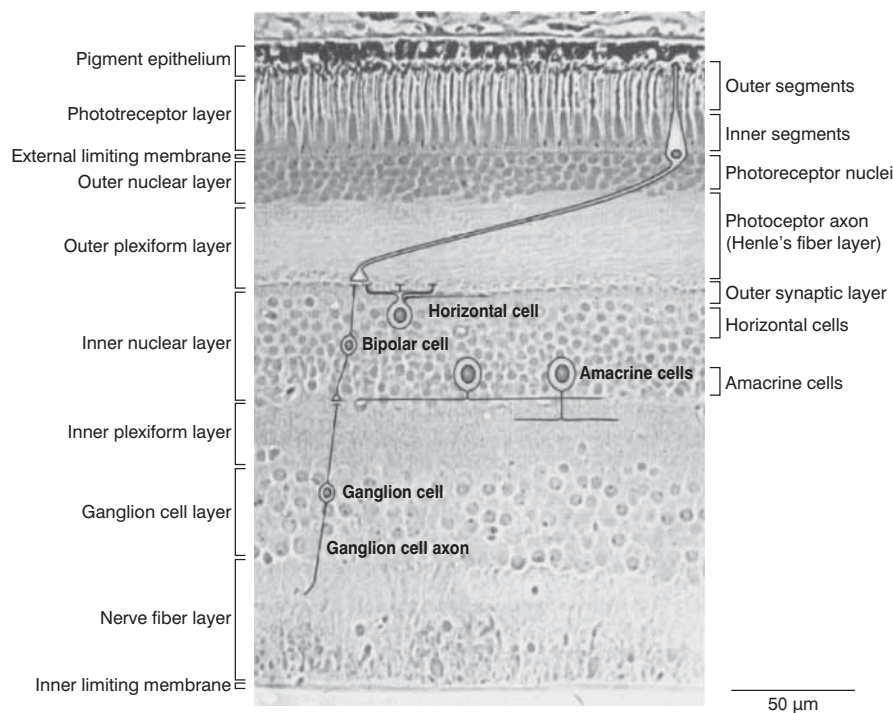
λείπουν» τον αμφιβληστροειδή. Η θηλή βρίσκεται 4.5 mm ($\sim 15^\circ$) ρινικά του κεντρικού βοθρίου, στερείται φωτοϋποδοχέων και για αυτό δημιουργεί ένα τυφλό σημείο στο οπτικό μας πεδίο.

Οι αμφιβληστροειδείς των θηλαστικών αποτελούνται από διαφορετικούς τύπους νευρώνων

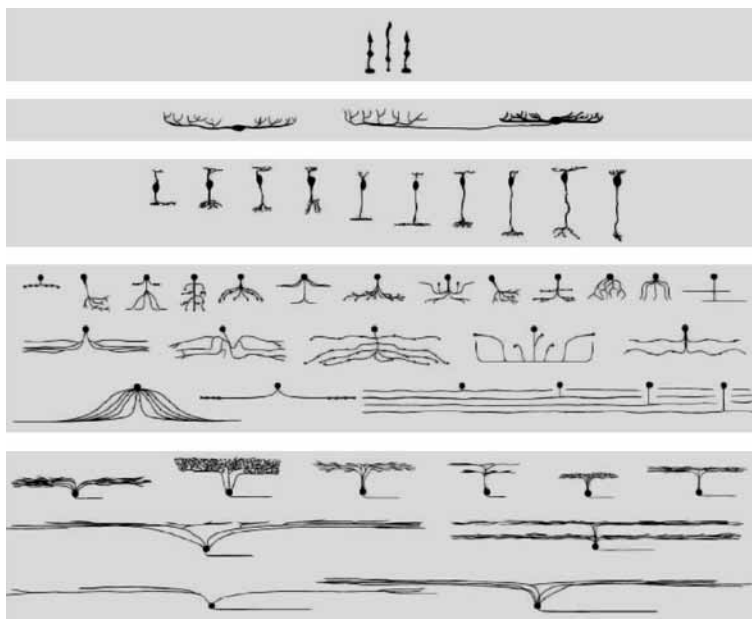
που μπορούν να διαιρεθούν σε πέντε βασικές κατηγορίες: τους φωτοϋποδοχείς, τα οριζόντια, τα δίπολα, τα βραχύινα και τα γαγγλιακά κύτταρα. Οι διάφορες στιβάδες και κατηγορίες κυττάρων (στην πραγματικότητα οι χρωματισμένοι πυρήνες τους) απεικονίζονται στο σχήμα 3. Τα κύτταρα αυτά συνδέονται κατά έναν πολύπλοκο τρόπο, αλλά με μια συστηματική στιβαδωτή διάταξη. Οι οπτικές πληροφορίες μεταδίδονται από τους φωτοϋποδοχείς στα γαγγλιακά κύτταρα, τα οποία αντιπροσωπεύουν κατά μία άποψη την «στιβάδα παραγωγής» του αμφιβληστροειδή, μια και οι νευράξονες (νευρίτες) τους σχηματίζουν το οπτικό νεύρο που προβάλλει στον έξω γονατώδη πυρήνα.

Πιο συγκεκριμένα, από το εξωτερικό προς το εσωτερικό μέρος του οφθαλμού παρατηρούμε πρώτα τους φωτοϋποδοχείς που αποτελούνται από δύο τμήματα, το έξω τμήμα (outer segment) και το έσω κύριο τμήμα τους (inner segment) και σχηματίζουν την **στιβάδα των φωτοϋποδοχέων** (photoreceptor layer). Η **έξω αφοριστική μεμβράνη** (external limiting membrane) είναι μια σειρά σφιχτών συνδέσεων μεταξύ του νευρογλοιακού ιστού και των φωτοϋποδοχέων. Οι πυρήνες των φωτοϋποδοχέων διαμορφώνουν την **έξω κοκκώδη στιβάδα** (outer nuclear layer) και οι άξονές τους (οι αποκα-

λούμενες ίνες του Henle) και οι απολήξεις τους συνάπτονται με άλλους νευρώνες και διαμορφώνουν την **έξω συναπτική (δικτυωτή) στιβάδα** (outer plexiform layer). Η **έσω κοκκώδης στιβάδα** (inner nuclear layer) περιέχει τους πυρήνες όλων των ενδιάμεσων νευρώνων (δίπολα, οριζόντια και βραχύινα). Η **έσω συναπτική (δικτυωτή) στιβάδα** (inner plexiform layer) είναι το σημείο όπου οι απολήξεις των δίπολων κυττάρων πραγματοποιούν συναπτικές συνδέσεις με τα γαγγλιακά και τα βραχύινα (amacrine) κύτταρα, ενώ περιέχει τους δενδρίτες των γαγγλιακών κυττάρων. Στη συνέχεια συναντούμε τη **στιβάδα των γαγγλιακών κυττάρων** (ganglion cell layer). Η τελευταία στιβάδα του αμφιβληστροειδή είναι η **στιβάδα των νευρικών ινών** (nerve fiber layer) που αποτελείται από τους άξονες (νευρίτες) των γαγγλιακών κυττάρων που συρρέουν προς το οπτικό νεύρο. Αυτοί μεταφέρουν δυναμικά ενέργειας στο θάλαμο, που βρίσκεται στον ενδιάμεσο εγκέφαλο. Τέλος, η ενδότατη αμφιβληστροειδική στιβάδα είναι η **έσω αφοριστική μεμβράνη** (inner limiting membrane). Αυτή διαμορφώνεται από τις απολήξεις των κυττάρων του Muller, που εκτείνονται από τον εσωτερικό αμφιβληστροειδή στους φωτοϋποδοχείς. Τα κύτταρα του Muller αποτελούν τον νευρογλοιακό



Σχ. 3. Η στιβαδωτή διάταξη του αμφιβληστροειδή, όπως απεικονίζεται από το ιστόγραμμα μιας λεπτής εγκάρσιας τομής, περίπου 1.25 mm από το κεντρικό βοθρίο. Η τομή είναι έτσι προσανατολισμένη, ώστε το κάτω τμήμα της να βρίσκεται προς το εσωτερικό του οφθαλμού (από Dowling & Boycott, 196623).



Σχ. 4. Μορφολογικά χαρακτηριστικά των κυριότερων τύπων νευρώνων που συναντώνται στον αμφιβληστροειδή των ανώτερων θηλαστικών. Από πάνω προς τα κάτω: φωτοϋποδοχείς, οριζόντια, δίπολα, βραχύνα και γαγγλιακά κύτταρα. Η μεγαλύτερη ποικιλομορφία παρουσιάζεται στα αμακρύνα (29) και στα γαγγλιακά (10-15) κύτταρα, ενώ υπάρχουν μόνο δύο τύποι οριζόντιων κυττάρων (από Masland, 200124).

ιστό του αμφιβληστροειδή.

Στο σχήμα 4 παρουσιάζονται τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των νευρώνων. **Οι φωτοϋποδοχείς** απορροφούν και αποκρίνονται στο φως και διαβιβάζουν τα σήματα στα δίπολα κύτταρα. Η απλούστερη, αμεσότερη πορεία στον αμφιβληστροειδή είναι από τον φωτοϋποδοχέα **σε δίπολο** και στη συνέχεια **σε γαγγλιακό κύτταρο**. Οι πληροφορίες μεταφέρονται επίσης πλάγιως (βλ. Σχ. 9), μεταξύ των φωτοϋποδοχέων και των δίπολων κυττάρων, μέσω των **οριζόντιων κυττάρων**. Αυτό σημαίνει ότι το σήμα που μεταδίδει ένας φωτοϋποδοχέας μπορεί να επηρεαστεί από τη δραστηριότητα γειτονικών φωτοϋποδοχέων. Επιπλέον, τα βραχύνα κύτταρα εκτελούν πλάγια αλληλεπίδραση σε διαφορετικό επίπεδο, μεταξύ των δίπολων και των γαγγλιακών κυττάρων. Να σημειωθεί ότι οι αποκρίσεις φωτοϋποδοχέων και των δίπολων απαρτίζονται από διαβαθμισμένες αλλαγές στη ροή ιόντων διά μέσου των κυτταρικών τους μεμβρανών, και κατά συνέπεια σε αλλαγή του δυναμικού μεμβρανών. Όσο μεγαλύτερο το σήμα, τόσο μεγαλύτερη η αλλαγή τάσης. Αντιθέτως, οι αποκρίσεις των γαγγλιακών κυττάρων σε κάθε ερέθισμα αποτελούνται από μία ακολουθία ηλεκτρικών παλμών, που ονομάζονται **σειρές δυναμικών ενεργειών**, και επιτρέπουν το σήμα να μεταδίδεται κατά μήκος του γαγγλιακού άξονα προς τον εγκέφαλο.

2.3. Φωτοϋποδοχείς της όρασης

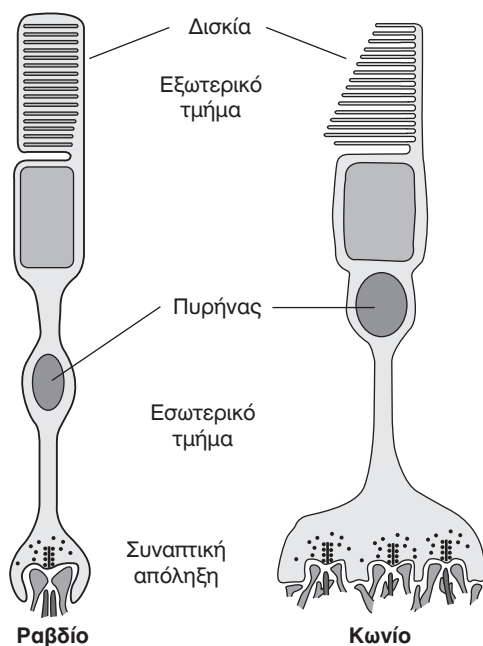
Όπως αναφέρει ο Barlow², από τα μέσα του 18^{ου} αιώνα, ιστολογικές μελέτες (Max Schultze, 1866) του αμφιβληστροειδή πολλών ειδών σπονδυλωτών οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι υπάρχουν δύο σαφώς διαφορετικά είδη φωτοϋποδοχέων, τα οποία σήμερα τα διαχωρίζουμε σε κωνία και ραβδία. Ο Schultze μάλιστα έκανε την παρατήρηση ότι τα κωνία ήταν περισσότερα στα ημερόβια είδη (αυτά που ήταν «δραστήρια κατά την διάρκεια της ημέρας») από ό,τι στα νυκτόβια. Αργότερα, σχεδόν ταυτόχρονα, ο Parinaud (1898) και ο Von Kries (1896) ανέπτυξαν την θεωρία ότι τα κωνία διεκπεραιώνουν την όραση την ημέρα, ενώ τα ραβδία λειτουργούν στο σκοτάδι. Στα μέσα του 19^{ου} αιώνα, ψυχοφυσικές μελέτες^{3,4} έδειξαν ότι σχεδόν όλες οι δοκιμασίες αξιολόγησης της οπτικής απόδοσης μπορούν να διαχωριστούν σε δύο τμήματα: ένα τμήμα που ανταποκρίνεται σε χαμηλά επίπεδα φωτεινότητας (**σκοτοπική όραση**) και οφείλεται στη λειτουργία των ραβδίων, κι ένα τμήμα που ανταποκρίνεται σε υψηλά επίπεδα φωτεινότητας και οφείλεται στη λειτουργία των κωνίων (**φωτοπική όραση**). Επομένως, τα ραβδία λειτουργούν στο αμυδρό φως (ημίφως) και στο σκοτάδι, όταν τα περισσότερα ερεθίσματα είναι πολύ αδύνατα ώστε να διεγείρουν τα κωνία, αλλά στο έντονο

φος χάνουν αυτήν την δυνατότητα. Αντιθέτως, τα κωνία είναι λιγότερο ευαίσθητα από τα ραβδία αλλά υπεύθυνα για την όραση στο φως. Σε αντίθεση με τους περισσότερους νευρώνες, τα ραβδία και τα κωνία δεν παράγουν δυναμικά ενέργειας, αλλά αποκρίνονται στο φως με διαβαθμισμένες αλλαγές του δυναμικού μεμβράνης.

2.3.1. Μορφολογικά χαρακτηριστικά

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, οι φωτοϋποδοχείς είναι υπεύθυνοι για την μετατροπή του φωτεινού ερεθίσματος σε νευρικές ώσεις (ηλεκτρικά σήματα) και παρουσιάζουν μια σειρά από μορφολογικά (Σχ. 5) και φυσιολογικά χαρακτηριστικά. Τόσο τα ραβδία όσο και τα κωνία έχουν ένα εσωτερικό κι ένα εξωτερικό τμήμα, τα οποία συνδέονται μ' έναν κροσσό. Τα ονόματά τους βασίζονται στο σχήμα του εξωτερικού τμήματός τους (το εξωτερικό τμήμα των κωνίων είναι ελαφρώς κωνικό, ενώ εκείνο των ραβδίων κυλινδρικό). Το **εσωτερικό τμήμα** περιέχει τον πυρήνα του κυττάρου και το μεγαλύτερο μέρος των βιοσυνθετικών οργανιδίων και βρίσκεται περισσότερο προς την εγγύς επιφάνεια του αμφιβληστροειδή. Το **εξωτερικό τμήμα**, μια περιοχή εξειδικευμένη στη φωτομετατροπή, αποτελείται από μια στήλη μεμβρανικών **δισκίων** (Σχ. 5), τα οποία περιέχουν τις **οπτικές χρωστικές**.

Κάθε μόριο χρωστικής περιλαμβάνει μια φω-



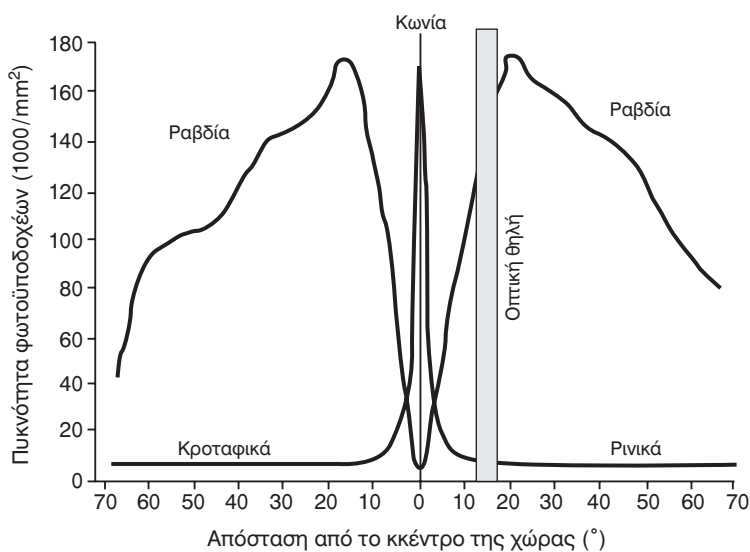
Σχ. 5. Επιμέρους μορφολογικά χαρακτηριστικά των δύο τύπων φωτοϋποδοχέων, των ραβδίων και των κωνίων.

τοευαίσθητη ουσία, την 11-cis-ρετινάλη, προσκολλημένη σε μια μεγαλομοριακή διαμεμβρανική πρωτεΐνη, την οψίνη. Παραλλαγές του πρωτεϊνικού τμήματος του μορίου καθορίζουν την ευαισθησία του στις διαφορετικές μερίδες του ορατού φάσματος του φωτός. Τα ραβδία και τα κωνία περιέχουν μεγάλο αριθμό τέτοιων διαμεμβρανικών πρωτεϊνών (έως 10^8 σε κάθε κύτταρο) και αυτό επιτυγχάνεται χάρη στο σύστημα των δισκίων τα οποία αναπτύσσονται σαν μια σειρά εγκολπώσεων της κυτταρικής μεμβράνης, που αυξάνουν σημαντικά την έκταση της μεμβράνης στα κύτταρα αυτά. Στα κωνία, τα δισκία αποτελούν συνέχεια της κυτταρικής μεμβράνης, ενώ στα ραβδία οι πτυχές αυτές είναι αποσπασμένες από την κυτταρική μεμβράνη, με αποτέλεσμα τα δισκία να είναι ελεύθερα μέσα στο εξωτερικό τμήμα. Συνοψίζοντας, το εξωτερικό τμήμα των φωτοϋποδοχέων περιέχει όλα τα απαραίτητα συστατικά για τη μετατροπή του φωτός σε ένα ηλεκτρικό σήμα, ενώ το εσωτερικό τμήμα περιέχει όλα τα απαραίτητα συστατικά για το μεταβολισμό του κυττάρου. Μια άλλη μορφολογική διάκριση των φωτοϋποδοχέων αφορά τις συναπτικές απολήξεις τους, όπου συνάπτονται τα οριζόντια και τα δίτολα κύτταρα. Η συναπτική απόληξη των κωνίων είναι επίπεδη, ονομάζεται ποδίσκος, και αποτελείται από 3-5 κολπίσκους. Η συναπτική απόληξη των ραβδίων είναι στρογγυλωπή, ονομάζεται σφαιρίδιο, και περιέχει ενιαίο κολπίσκο «υποδοχής».

Όπως και οι περισσότεροι άλλοι «ώριμοι» νευρώνες, οι φωτοϋποδοχείς δεν διαιρούνται αλλά το εξωτερικό τους τμήμα ανανεώνεται συνεχώς. Νέα δισκία σχηματίζονται με ταχύ ρυθμό: στα ραβδία, τα οποία αναπαράγονται πολύ γρηγορότερα από αυτά των κωνίων, σχηματίζονται περίπου τρία δισκία ανά ώρα. Τα παλιά δισκία αποβάλλονται στις κορυφές των φωτοϋποδοχέων και απομακρύνονται με τη φαγοκυτταρική δραστηριότητα των κυττάρων του μελάγχρου επιθηλίου.

2.3.2. Κατανομή φωτοϋποδοχέων

Ο αμφιβληστροειδής περιέχει περίπου 5 εκατομμύρια κωνία και 120 εκατομμύρια ραβδία. Είναι σημαντικό να σημειωθεί ότι τα ραβδία και τα κωνία δεν διανέμονται ομοιόμορφα. Τα ραβδία, βρίσκονται επί το πλείστον στην περιφέρεια του αμφιβληστροειδή (μέγιστη πυκνότητα περίπου στις 20° από το κέντρο της ωχράς), ενώ τα κωνία είναι επί το πλείστον συγκεντρωμένα στο κεντρικό βοθρίο (όπου δεν υπάρχουν καθόλου ραβδία) (Σχ.



Σχ. 6. Κατανομή των φωτοϋποδοχέων κατά μήκος ενός οριζόντιου άξονα στον αμφιβληστροειδή. Τα κωνία παρουσιάζουν την μέγιστη πυκνότητα στο κέντρο της ωχράς κηλίδας, ενώ τα ραβδία 20° κροταφικά και ρινικά. Στην κεντρική περιοχή (1°) δεν υπάρχουν καθόλου ραβδία, ενώ η οπτική θηλή στερείται φωτοϋποδοχέων.

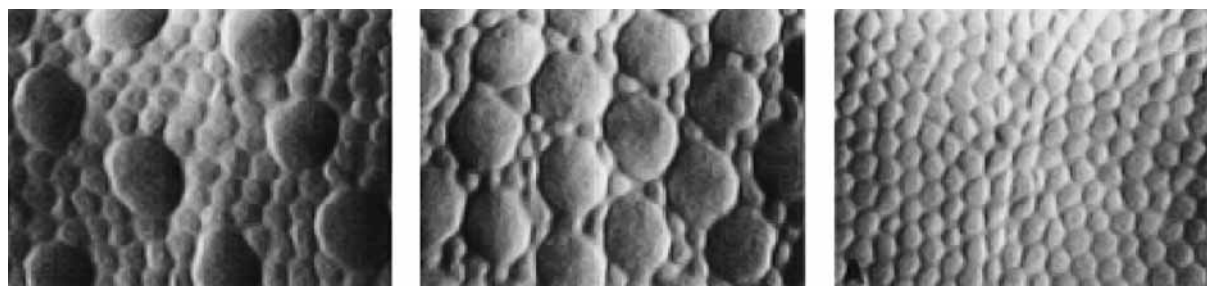
6). Αυτή η σημαντική διαφορά απεικονίζει τους διαφορετικούς ρόλους των κεντρικών και περιφερικών περιοχών του αμφιβληστροειδή: ο κεντρικός αμφιβληστροειδής είναι εξειδικευμένος για την **αναγνώριση** ενώ η περιφέρεια είναι εξειδικευμένη για την **ανίχνευση** ερεθισμάτων.

Όπως απεικονίζεται στο σχήμα 6, τα κωνία παρουσιάζουν την μέγιστη πυκνότητα στο κεντρικό βοθρίο, το οποίο στερείται ραβδίων. Κατά μέσο όρο η μέγιστη πυκνότητα των κωνίων στο κεντρικό βοθρίο είναι περίπου 200.000 κωνία/mm², αλλά είναι αξιοσημείωτο ότι παρατηρείται μεγάλη απόκλιση στην πυκνότητα μεταξύ φυσιολογικών ατόμων (σύμφωνα με τους Curcio et al.⁵ κυμαίνεται μεταξύ 100.000 και 325.000 κωνία/mm²). Η πυκνότητα των κωνίων μειώνεται ραγδαία στην εγγύς περιφέρεια (στα 3 mm είναι περίπου 7.000 κωνία/mm²), αν και υπάρχουν κωνία σε όλη την έκταση του αμφιβληστροειδή. Επίσης, η πυκνότη-

τα είναι μεγαλύτερη στο ρινικό από ό,τι στο κροταφικό μέρος του αμφιβληστροειδή (κι ελαφρώς μεγαλύτερη στο κάτω μέρος από το άνω). Επιπλέον, υπάρχουν ενδείξεις ότι η πυκνότητα των κωνίων μειώνεται με την ηλικία⁶.

Η κατανομή των ραβδίων είναι πολύ διαφορετική από αυτή των κωνίων. Η μέση οριζόντια διάμετρος απ' όπου απουσιάζουν τα ραβδία (rod-free area) είναι 0.350 mm (1.25°). Η υψηλότερη πυκνότητα των ραβδίων (175.000 ραβδία/mm²) παρατηρείται 20° περιφερικά του κεντρικού βοθρίου.

Το σχήμα 7 απαρτίζεται από εικόνες του μωσαϊκού των φωτοϋποδοχέων που έχουν ληφθεί με μικροσκοπιο σάρωσης (με το μικροσκοπιο να εστιάζει στο επίπεδο των εσωτερικών τμημάτων των φωτοϋποδοχέων). Η εικόνα στα δεξιά είναι από το κεντρικό βοθρίο και περιέχει μόνον κωνία. Η μεσαία εικόνα παρουσιάζει διάταξη φωτοϋποδοχέων 1,35 mm (περίπου 4 έως 5°) από το κέν-



Σχ. 7. Εικόνες από μικροσκοπιο σάρωσης (x1000 μεγένθυση) του μωσαϊκού των φωτοϋποδοχέων στο κέντρο (δεξιά), και σε απόσταση 5° (κέντρο) και 20° (αριστερά) από το κέντρο του βοθρίου (από Curcio et al., 19905).

ντρο. Είναι εμφανές ότι τα εσωτερικά τμήματα των κωνίων (αυτά με το μεγάλο προφίλ) έχουν πολύ μεγαλύτερη διάμετρο από ό,τι στο κέντρο του βοθρίου, ενώ ενδιάμεσα υπάρχουν μερικά μικρότερα κύτταρα, τα ραβδία. Η εικόνα στα αριστερά έχει ληφθεί από μια περιφερική περιοχή του αμφιβληστροειδή (20°). Εδώ τα ραβδία είναι πολύ περισσότερα από τα κωνία, αλλά επειδή η διάμετρος των εσωτερικών τμημάτων των κωνίων είναι αρκετά μεγαλύτερη, τα κωνία καλύπτουν περίπου το 20% με 25% της έκτασης.

2.3.3. Λειτουργικά χαρακτηριστικά φωτούποδοχέων

Ένας λόγος για τον οποίον τα ραβδία είναι πιο ευαίσθητα (στο αμυδρό φως) από ό,τι τα κωνία είναι ότι περιέχουν περισσότερη φωτοευαίσθητη οπτική χρωστική από τα κωνία, γεγονός που τα καθιστά ικανά να δεσμεύουν περισσότερο φως. Επιπλέον, το σύστημα των ραβδίων είναι συγκλίνον: πολλά ραβδία συνάπτονται με τον ίδιο διάμεσο νευρώνα, το δίπολο κύτταρο. Έτσι τα σήματα των ραβδίων, που είναι πολύ περισσότερα σε αριθμό από τα κωνία, αλληλο-ενισχύονται, αυξάνοντας την προκαλούμενη από το φως απόκριση του κυττάρου και αυξάνοντας την ικανότητα του εγκεφάλου να ανιχνεύει αμυδρό φως στο σκοτάδι. Στην πραγματικότητα, σε ψυχοφυσικά πειράματα επί ανθρώπων που έγιναν πριν από πενήντα και πλέον χρόνια, ο Hecht απέδειξε ότι τα ραβδία είναι δυνατόν να διεγερθούν από ένα μόνο φωτόνιο. Αντιθέτως, πρέπει να απορροφηθούν εκατοντάδες φωτόνια από ένα κωνίο για να προκληθεί ανάλογη απόκριση, δηλαδή η ευαισθησία τους στο φως είναι μειωμένη. Λόγω όμως της σύγκλισης των ραβδίων, η **χωρική διακριτική ικανότητά** τους είναι σημαντικά μειωμένη.

Σύγκλιση παρατηρείται και στα κωνία, ιδιαίτερα στην περιφέρεια. Αυτό είναι αναμενόμενο από την στιγμή που 120 εκατομμύρια φωτούποδοχείς μεταβιβάζουν πληροφορίες σε 1.25 γαγγλιακά κύτταρα⁷. Στο κεντρικό βοθρίο πάντως δεν υπάρχει καθόλου σύγκλιση: ένα δίπολο (και ένα γάγγλιο) δέχεται πληροφορίες από ένα μόνον κωνίο, εξασφαλίζοντας υψηλότερη χωρική διακριτική ικανότητα.

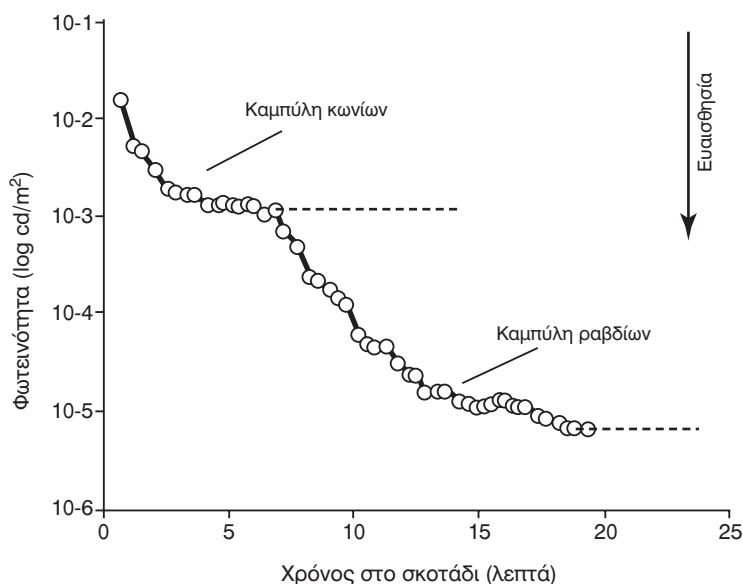
Τα κωνία επίσης εξασφαλίζουν καλύτερη διακριτική ικανότητα στις ταχείες αλλαγές της εικόνας, δηλαδή καλύτερη **χρονική διακριτική ικανότητα**. Τα ραβδία αποκρίνονται βραδέως σε στιγμιαίες λάμπες: για να φτάσει η απόκριση

ενός ραβδίου σε μια αμυδρή στιγμιαία λάμψη στην κορύφωσή της απαιτούνται περίπου 200 msec, με αποτέλεσμα οι δράσεις όλων των φωτονίων που απορροφήθηκαν κατά τη διάρκεια ενός χρονικού διαστήματος να αθροίζονται. Το γεγονός αυτό μπορεί να βοηθά τα ραβδία να διακρίνουν μικρές ποσότητες φωτός, αλλά τα εμποδίζει να διακρίνουν φως που ταλαντώνεται ταχύτερα από περίπου 12 Hz. Από την άλλη πλευρά, η απόκριση των κωνίων είναι πολύ ταχύτερη και η ο χρόνος που απαιτείται για την κορύφωση της απόκρισης είναι περίπου 50 msec. Ως αποτέλεσμα μπορούν να ανιχνεύσουν ταλαντώσεις μέχρι και περίπου 55 Hz.

Τέλος, τα κωνία διεκπεραιώνουν την **έγχρωμη όραση**. Υπάρχουν τρεις τύποι κωνίων, που περιέχουν, ο καθένας, μια οπτική χρωστική ευαίσθητη σε ένα διαφορετικό τμήμα του φάσματος. Ο εγκεφαλος αποκτά πληροφορίες για τα χρώματα, συγκρίνοντας τις αποκρίσεις των τριών κωνίων. Αντιθέτως, τα ραβδία περιέχουν μόνο ένα είδος χρωστικής (ροδοψίνη, 496 nm), με αποτέλεσμα να απαντούν όλα με τον ίδιο τρόπο σε διαφορετικά μήκη κύματος. Οι χρωστικές των κωνίων, όπως και η ροδοψίνη των ραβδίων, αποτελούνται από μια πρωτεΐνη, την οψίνη, και την φωτοευαίσθητη ουσία 11-*cis*-ρετινάλη. Καθεμία από τις τρεις χρωστικές των κωνίων περιέχει διαφορετική οψίνη. Η πρώτη χρωστική (S- κωνία) είναι ευαίσθητη κυρίως σε βραχεία μήκη κύματος, η δεύτερη (M- κωνία) είναι επιλεκτική σε μεσαία μήκη κύματος και η τρίτη (L- κωνία) αποκρίνεται σε μακρά μήκη κύματος. Η χρωματική επεξεργασία κατά μήκος της οπτικής οδού αναλύεται διεξοδικά σε προηγούμενο άρθρο⁸.

2.3.4. Προσαρμογή στο σκοτάδι

Όλοι έχουμε προσέξει ότι όταν μετακινούμαστε από το έντονο φως της ημέρας σε ένα σκοτεινό χώρο, χρειάζεται κάποιο χρονικό διάστημα μέχρι οι οφθαλμοί να προσαρμοστούν και να ανακτήσουμε την όρασή μας. Η προσαρμογή του οφθαλμού στο (απόλυτο) σκοτάδι (μετά από έκθεση σε έντονο φως) είναι μια φωτοχημική διαδικασία που διαρκεί τουλάχιστον 30 λεπτά και παρουσιάζει δύο φάσεις ανάκτησης (Σχ. 8) και αυτό οφείλεται στις διαφορετικές ταχύτητες αναγέννησης των φωτοχρωστικών που βρίσκονται στα ραβδία (η ροδοψίνη) και τα κωνία: Η πρώτη φάση, στην οποία κυριαρχεί η λειτουργία των κωνίων, ολοκληρώνεται σε 5-8 λεπτά και οδηγεί σε αύξηση της φωτεινής ευαισθησίας του οφθαλμού κατά 1.5



Σχ. 8. Μια χαρακτηριστική καμπύλη σκοτεινής προσαρμογής. Οι δύο φάσεις της καμπύλης υποδεικνύουν δραστηριότητα των κωνίων και των ραβδίων.

λογαριθμική μονάδα. Η δεύτερη φάση αντιπροσωπεύει τη λειτουργία των ραβδίων, παρουσιάζει μεγαλύτερο χρόνο ανάκτησης (περίπου 30-40 λεπτά) και οδηγεί σε αύξηση της φωτεινής ευαισθησίας του οφθαλμού κατά 5 ή περισσότερες λογαριθμικές μονάδες (αλλά ταυτόχρονη μείωση της ευκρίνειας των εικόνων). Η προσαρμογή σε διάφορα επίπεδα φωτισμού, εκτός από τις αλλαγές στη συγκέντρωση των φωτοχρωστικών, συνεπάγεται και άλλες φυσιολογικές αλλαγές, όπως στο μέ-

γεθος της κόρης (η διάμετρο της κόρης μεταβάλλεται μεταξύ 2 και 8 mm, που ισοδυναμεί με 30 φορές διαφορά στην ποσότητα του φωτός που εισέρχεται στον οφθαλμό⁹).

Ο ρυθμός αύξησης της φωτεινής ευαισθησίας του οφθαλμού και ο συνολικός χρόνος ανάκτησής του εξαρτώνται από την ηλικία του ατόμου¹⁰, το μέγεθος¹¹ και το μήκος κύματος¹² του φωτεινού ερεθίσματος, και την περιοχή του αμφιβληστροειδή που ερεθίζεται.

Πίνακας 1. Περίληψη των λειτουργικών και μορφολογικών χαρακτηριστικών των ραβδίων/κωνίων

Αριθμός	Κωνία 5M	Ραβδία 120M
Κατανομή Συνδέσεις	Κεντρικός αμφιβληστροειδής Τα κεντρικά κωνία στέλνουν πληροφορίες σε ένα μόνο γάγγλιο	Περιφέρεια (απουσιάζουν από το κεντρικό βοθρίο) Σύγκλιση πολλών ραβδίων
Χρονική απόκριση	Γρήγορη (~ 50 msec)	Αργή (~ 200 msec)
Απόκριση στο φως	Υπερπόλωση	Υπερπόλωση
Κατευθυντικότητα	Ναι. Ευαίσθητα στις άμεσες αξονικές ακτίνες	Όχι. Ευαίσθητα στο διάχυτο φως
Οπτικές χρωστικές	3 χρωστικές με μέγιστη ευαισθησία σε: 419, 531, 559 nm	Ροδοψίνη
Χρονική διακριτική ικανότητα	Υψηλή (~ 5Hz)	Χαμηλή (~ 12Hz)
Φωτεινή ευαισθησία	Μικρή	~ 10000 μεγαλύτερη από τα κωνία
Χωρική διακριτική ικανότητα	Μεγάλη (~ 20/10)	Μικρή (~ < 1/10)
Έγχρωμη όραση	Ναι. Τρεις τύποι κωνίων	Όχι
Προσαρμογή	5-8 λεπτά	40 λεπτά

2.4. Δίπολα και οριζόντια κύτταρα

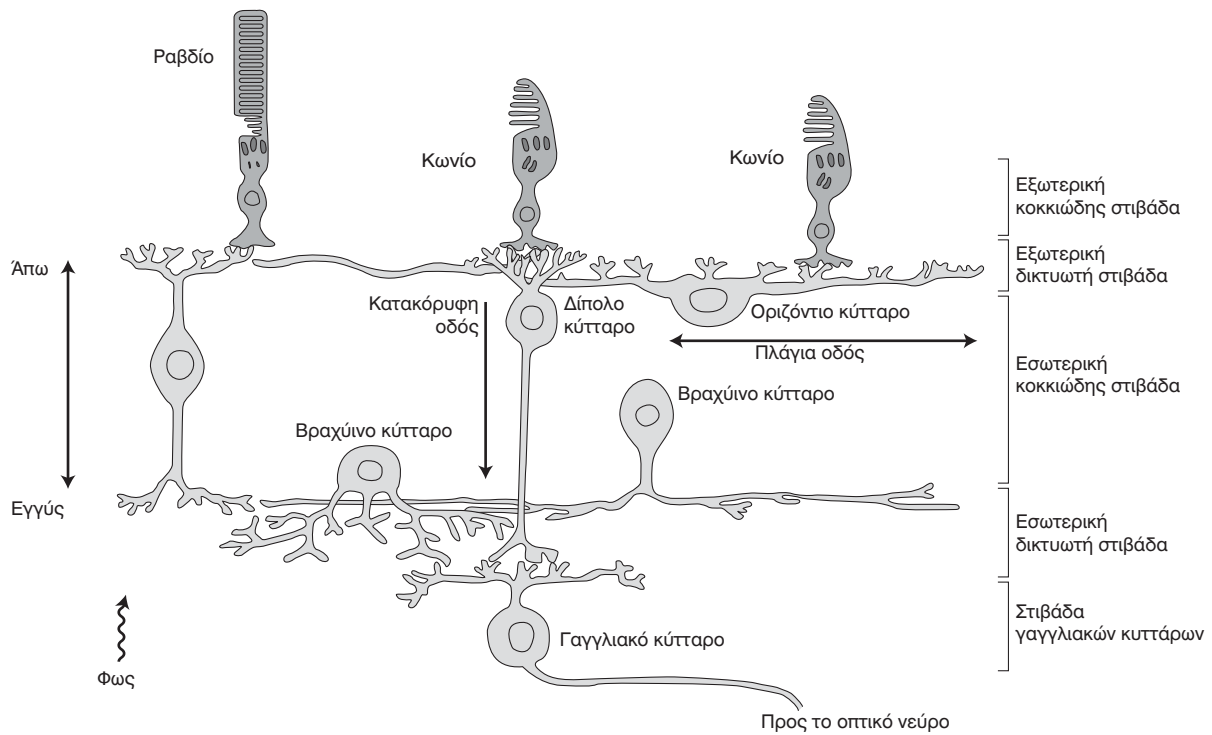
Τα κύτταρα αποκαλούνται δίπολα επειδή παρουσιάζουν δύο “πόλους” ή δύο σημεία σύνδεσης. Η μία σύνδεση πραγματοποιείται με τον φωτοϋποδοχέα και η άλλη με ένα γαγγλιακό κύτταρο. Οι οδοί των ραβδίων και των κωνίων παραμένουν συνήθως χωριστές στον αμφιβληστροειδή. Ορισμένα δίπολα έρχονται σε επαφές μόνο με κωνία, άλλα μόνον με ραβδία. Αν και ορισμένα κωνιο-δίπολα, κυρίως στο κέντρο του αμφιβληστροειδή, έρχονται σε άμεση επαφή με μόνο ένα κωνίο, είναι πιθανό να δέχονται και έμμεσες πληροφορίες από άλλα κωνία (μέσω των οριζόντιων κυττάρων ή συνάψεων των φωτοϋποδοχέων με άλλους φωτοϋποδοχείς). Σε αντίθεση, κάθε ραβδίο έρχεται σε επαφή με 2-5 ραβδιο-δίπολα, ενώ κάθε ραβδιο-δίπολο δέχεται πληροφορίες από 30-50 διαφορετικά ραβδία.

Αν και τα δίπολα μεταβιβάζουν τις πληροφορίες κατακόρυφα στην οπτική οδό⁷, τα οριζόντια κύτταρα, που επίσης βρίσκονται στην έσω κοκκώδη στιβάδα, μεταβιβάζουν τις πληροφορίες πλαγίως (Σχ. 9). Οι αποκρίσεις τόσο των οριζόντιων όσο και των δίπολων κυττάρων πραγματοποιούνται με μορφή δυναμικών ενέργειας. Τα οριζόντια

κύτταρα έχουν μεγάλες υποδεκτικές επιφάνειες, ώστε να έρχονται σε επαφή με πολλούς φωτοϋποδοχείς, οι οποίες όμως δεν παρουσιάζουν ανταγωνιστικότητα μεταξύ κέντρου και περιφέρειας. Δύο τύποι οριζόντιων κυττάρων έχουν αναγνωρισθεί: τα H1, τα οποία συνάπτονται με κωνία ευαίσθητα σε μεσαία (M- κωνία) και μεγάλα (L- κωνία) μήκη κύματος, και τα H2 τα οποία «αθροίζουν» πληροφορίες από όλα τα κωνία, αλλά κυρίως από κωνία ευαίσθητα σε μικρά μήκη κύματος (S- κωνία).

2.5. Αμακρούνα (ή βραχύινα) κύτταρα

Μία ξεχωριστή ομάδα κυττάρων στον αμφιβληστροειδή αποτελούν τα αμακρούνα κύτταρα (αποκαλούνται έτσι γιατί φαίνονται να μην έχουν νευρίτη, α-μακρο-ίνα). Υπάρχουν πολλοί τύποι αμακρούινων κυττάρων, στην έσω συναπτική μεμβράνη, που διαφέρουν στο μέγεθος, στην μορφολογία και στη λειτουργία. Συχνά διαμορφώνουν τις διασυνδέσεις μεταξύ των διπολικών και των γαγγλιακών κυττάρων αλλά και μεταξύ τους, διανέμοντας τις πληροφορίες πλαγίως, όπως τα οριζόντια κύτταρα. Πιστεύεται ότι συνεισφέρουν και σε άλλες λειτουργίες, αλλά ο ιδιαίτερος ρόλος τους δεν έχει ακόμη αποσαφηνισθεί.



Σχ. 9. Κατακόρυφη και πλάγια μεταβίβαση πληροφοριών στην οπτική οδό μεταξύ των πέντε κατηγοριών κυττάρων που συναντώνται στον αμφιβληστροειδή (φωτοϋποδοχείς, οριζόντια, δίπολα, βραχύινα και γαγγλιακά κύτταρα) (από Kandel et al., 200021).

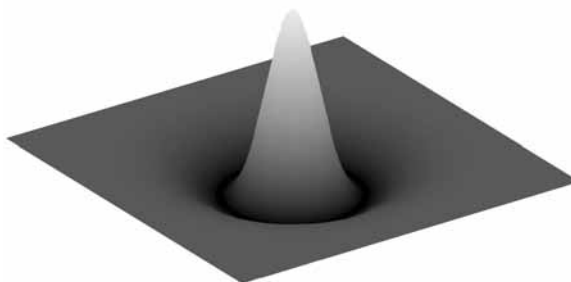
2.6. Γαγγλιακά κύτταρα

Η τελευταία στιβάδα κυττάρων στον αμφιβληστροειδή είναι τα γαγγλιακά κύτταρα. Σε αντίθεση με τους φωτοϋποδοχείς, οι οποίοι αποκρίνονται στο φως με βαθμιαίες αλλαγές του δυναμικού μεμβράνης, κάθε γάγγλιο διαβιβάζει τις πληροφορίες στον εγκέφαλο ως σειρές δυναμικών ενέργει-
ας. Οι νευράξονες των γαγγλιακών κυττάρων σχηματίζουν το οπτικό νεύρο, το οποίο προβάλλει σε τρεις υποφλοιώδεις περιοχές: το 90% των νευροαξόνων στον έξω γονατώδη πυρήνα στον θάλαμο για την επεξεργασία οπτικών πληροφοριών, ενώ το 10% των νευροαξόνων στο άνω διδύμιο για την διεκπεραίωση των οφθαλμικών κινήσεων, καθώς και στην προτετραδυμική περιοχή, σημαντική για την παραγωγή των αντανακλαστικών της κόρης του οφθαλμού¹³. Να σημειωθεί ότι πρόσφατα¹⁴ ανακαλύφθηκε ένας ασυνήθιστος τύπος γαγγλιακών κυττάρων, ο οποίος παρουσιάζει φυσιολογικά χαρακτηριστικά φωτοϋποδοχέων. Πιο συγκεκριμένα, αυτά τα κύτταρα (ipRGCs) χρησιμοποιούν μια μοναδική χρωστική, την μελανοψίνη, αλλά διαφέρουν ριζικά από τα κλασικά ραβδία και κωνία. Παρουσιάζουν χαμηλή χωρική και χρονική διακριτική ικανότητα, ενώ έρχονται σε απ' ευθείας επικοινωνία με τον εγκέφαλο, όπως τα γάγγλια. Πιθανολογείται ότι αυτά τα φωτοευαίσθητα κύτταρα συμμετέχουν στον συγχρονισμό του κιρκαδιανού ρυθμού με την ηλιακή μέρα. Επίσης, συμβάλλουν στο αντανακλαστικό της κόρης και σε άλλες φυσιολογικές αποκρίσεις που αφορούν τον περιβαλλοντικό φωτισμό.

2.6.1. Υποδεκτικά πεδία

Οι πληροφορίες για κάθε γαγγλιακό κύτταρο προέρχονται πάντα από τους ίδιους φωτοϋποδοχείς μιας περιγεγραμμένης περιοχής του αμφιβληστροειδή, η οποία αποτελεί το **υποδεκτικό πεδίο** για το κύτταρο αυτό¹⁵. Στην πραγματικότητα, το υποδεκτικό πεδίο του γαγγλιακού κυττάρου είναι η περιοχή του αμφιβληστροειδή την οποία το κύτταρο ελέγχει. Τα υποδεκτικά πεδία είναι θεωρητικά κυκλικά (Σχ. 10) και διαφέρουν σε μέγεθος στις διάφορες περιοχές του αμφιβληστροειδή. Στην περιοχή του κεντρικού βοθρίου, όπου η οπτική οξύτητα είναι μέγιστη, τα υποδεκτικά πεδία είναι μικρά. Στην περιφέρεια, όπου η οπτική οξύτητα είναι μικρή, τα υποδεκτικά πεδία είναι μεγαλύτερα.

Το υποδεκτικό πεδίο διαιρείται σε δύο μοίρες: μια κυκλική ζώνη στο κέντρο, η οποία ονομάζεται **κέντρο** του υποδεκτικού πεδίου, και την υπό-

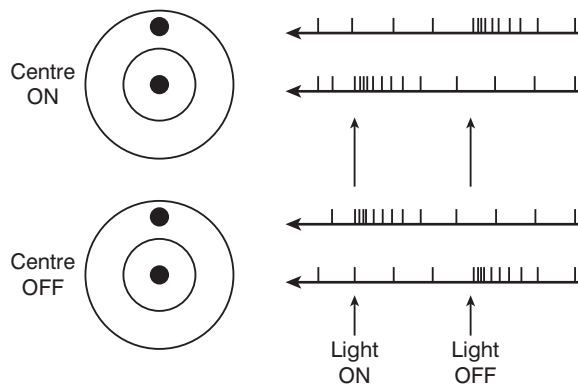


Σχ. 10. Τρισδιάστατη αναπαράσταση της κατανομής της απόκρισης (ευαισθησίας) ενός γαγγλιακού κυττάρου. Το υποδεκτικό του πεδίο αποτελείται από 2 περιοχές (κεντρική και περιφερική) οι οποίες επεξεργάζονται σήματα από φωτοϋποδοχείς με τρόπο που περιγράφεται από ένα προφίλ Gaussian. Τα σήματα από κέντρο και περιφέρεια έχουν αντίθετη πολικότητα, και αθροίζονται από τον νευρώνα. Η κεντρική περιοχή είναι μικρότερη από την περιφερική, αλλά οι αποκρίσεις των δύο μηχανισμών είναι σχεδόν ίδιες, με αποτέλεσμα ο νευρώνας να αποκρίνεται αδύναμα στο διάχυτο φωτισμό (από Lennie, 200316).

λοιπή περιοχή του πεδίου που ονομάζεται **περιφέρεια**. Τα γαγγλιακά κύτταρα αποκρίνονται άριστα στον διαφορετικό φωτισμό του κέντρου και της περιφέρειας του υποδεκτικού πεδίου. Ανάλογα με την απόκρισή τους σε μια μικρή φωτεινή κηλίδα που φωτίζει το κέντρο του υποδεκτικού πεδίου, διακρίνουμε δύο είδη γαγγλιακών κυττάρων: (i) τα **φωτεινού κέντρου** που διεγείρονται όταν ερεθιστούν από φως το οποίο προσπίπτει στο κέντρο του υποδεκτικού τους πεδίου και υφίστανται αναστολή όταν το φως προσπίπτει στην περιφέρεια, (ii) τα **σκοτεινού κέντρου**, που αποκρίνονται αντιστρόφως (Σχ. 11). Ο διάχυτος φωτισμός ολόκληρου του υποδεκτικού πεδίου προκαλεί μικρή μόνο απόκριση. Στα κύτταρα και των δύο ειδών, ο διάχυτος φωτισμός ολόκληρου του υποδεκτικού πεδίου προκαλεί μικρή μόνο απόκριση. Τα γαγγλιακά κύτταρα των δύο ειδών υπάρχουν σε ίσους σχεδόν αριθμούς και κάθε φωτοϋποδοχέας στέλνει ώσεις στα κύτταρα και των δύο ειδών.

2.6.2. Φυσιολογικές ιδιότητες

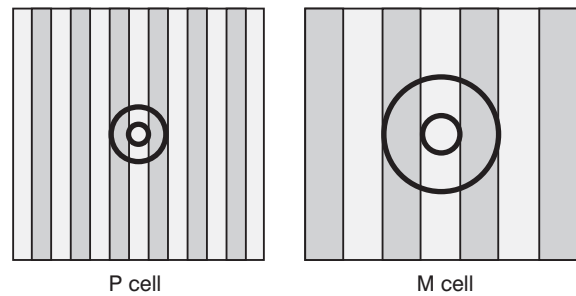
Τα περισσότερα γαγγλιακά κύτταρα του αμφιβληστροειδή των πρωτεύοντων διαχωρίζονται σε δύο κατηγορίες με διαφορετικά φυσιολογικά και ανατομικά χαρακτηριστικά. Παλιότερα ονομάζονταν midget και parasol, αλλά σήμερα είναι γνωστά ως κύτταρα τύπου M (από το λατινικό Magni, δηλαδή μεγάλα) και τύπου P (από το λατινικό Parvi, δηλαδή μικρά), ανάλογα με τις στιβά-



Σχ. 11. Τα γαγγλιακά κύτταρα αποκρίνονται άριστα στην αντίθεση φωτισμού στο υποδεκτικό τους πεδίο και διαχωρίζονται σε δύο κατηγορίες. Τα κύτταρα φωτεινού κέντρου αποκρίνονται καλύτερα όταν φωτίζεται ολόκληρη η κεντρική περιοχή του υποδεκτικού πεδίου, ενώ παραμένει σκοτεινή η περιφέρειά του. Τα κύτταρα σκοτεινού κέντρου διεγείρονται όταν φωτίζεται η περιφέρεια του υποδεκτικού του πεδίου, ενώ παραμένει σκοτεινή η κεντρική του μοίρα. Και οι δύο τύποι κυττάρων αποκρίνονται αδύναμα στον διάχυτο φωτισμό.

δες του έξω γονατώδη πυρήνα στις οποίες καταλήγουν¹⁷. Σε κάθε κατηγορία υπάρχουν κύτταρα τόσο φωτεινού όσο και σκοτεινού κέντρου. Πρόσφατα αναγνωρίστηκε και μία τρίτη κατηγορία γαγγλιακών νευρώνων, τα κύτταρα “small bistratified”, τα οποία είναι υπεύθυνα για την χρωματική αντίληψη μπλε-κίτρινου (δέχονται πληροφορίες από τα S-κωνία).

Οι νευρώνες M είναι λίγοι σε αριθμό (αποτελούν το 10% των κυττάρων που σχηματίζουν το οπτικό νεύρο), βρίσκονται στην περιφέρεια του αμφιβληστροειδή κι έχουν μεγάλο υποδεκτικό πεδίο (λόγω του μεγάλου αριθμού των δενδριτών



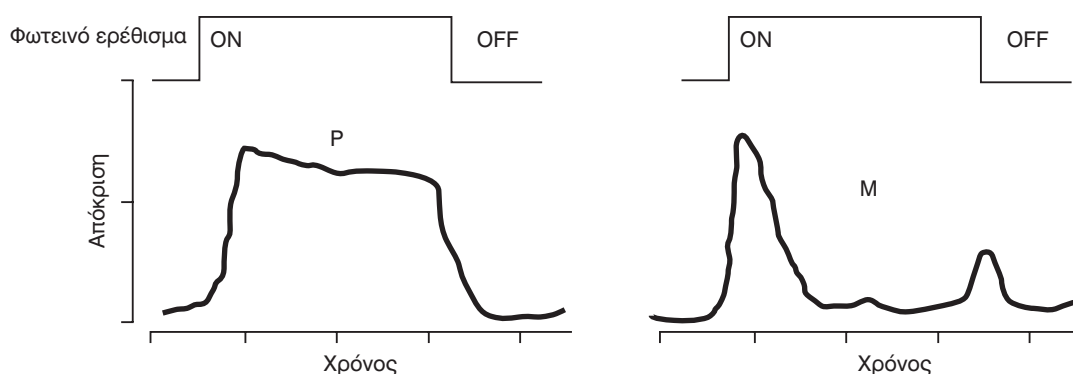
Σχ. 12. Υποδεκτικά πεδία γαγγλιακών κυττάρων υπερτεθμένα σε ερεθίσματα διαφορετικής χωρικής συχνότητας. Το υποδεκτικό πεδίο των νευρώνων P (αριστερά) αποκρίνεται καλύτερα σε ερεθίσματα υψηλότερης χωρικής συχνότητας από ό,τι το υποδεκτικό πεδίο των νευρώνων M (δεξιά).

τους), με αποτέλεσμα να παρουσιάζουν μειωμένη χωρική διακριτική ικανότητα (Σχ. 12) αλλά αυξημένη ευαισθησία στη φωτεινή αντίθεση^{18, 19}. Οι μικρότεροι σε μέγεθος νευρώνες P είναι περίπου 10 φορές περισσότεροι σε αριθμό και έχουν μικρό υποδεκτικό πεδίο. Η χωρική τους συχνότητα είναι υψηλή λόγω του μεγέθους τους αλλά και της δυνατότητας άθροισης των αποκρίσεών τους. Βρίσκονται επί το πλείστον στην περιοχή του κεντρικού βοθρίου, όπου οι απαιτήσεις ευκρινούς όρασης είναι υψηλές και είναι υπεύθυνοι για την επεξεργασία της έγχρωμης όρασης, και κυρίως της «πρασινο-κόκκινης» οδού (δέχονται πληροφορίες από L- και M-κωνία).

Μια άλλη διαφορά μεταξύ των κυττάρων P και M, αφορά τον τρόπο απόκρισής τους σε απότομες αλλαγές ενός ερεθίσματος. Τα κύτταρα M, τα οποία επιδεικνύουν υψηλότερες συναπτικές ταχύτητες σε σχέση με τα P (λόγω των παχύτερων νευριτών τους) παρουσιάζουν παροδική απόκριση τόσο στην έναρξη όσο και στον τερματισμό του

Πίνακας 2. Περίληψη των λειτουργικών και μορφολογικών χαρακτηριστικών των νευρώνων της οπτικής οδού.

Ιδιότητες	P – νευρώνες	M – νευρώνες
Συναπτική ταχύτητα	Χαμηλή	Υψηλή
Υποδεκτικά πεδία	Μικρά	Μεγάλα
Αριθμός (σε εκατομμύρια)	1.2	0.15
Απόκριση	Παρατεταμένη (Φασική)	παροδική (τονική)
Χρωματική αντίληψη	Ναι	Όχι
Ευαισθησία φωτεινής αντίθεσης	Χαμηλή	Υψηλή
Χωρική ανάλυση	Υψηλή (~ 40-60 c/deg)	Low (~ 8-10 c/deg)
Χρονική ανάλυση (υπεύθυνα για κίνηση)	Χαμηλή	Υψηλή
Λειτουργία στο σκοτάδι	Όχι	Ναι



Σχ. 13. Αποκρίσεις νευρώνων σε απότομες αλλαγές φωτεινότητας. Οι νευρώνες P παρουσιάζουν παρατεταμένη απόκριση που διαρκεί από την έναρξη μέχρι τον τερματισμό του ερεθίσματος (αριστερά). Αντιθέτως, οι νευρώνες M παρουσιάζουν απότομες αποκρίσεις τόσο στην έναρξη όσο και στον τερματισμό του ερεθίσματος (δεξιά).

ερεθίσματος²⁰ (Σχ. 13). Από την άλλη πλευρά τα κύτταρα P, αποκρίνονται παρατεταμένα κατά την διάρκεια ενός ερεθίσματος.

Συνοψίζοντας, να σημειώσουμε ότι οι νευρώνες M αποκρίνονται καλύτερα σε ερεθίσματα προερχόμενα από μεγάλα αντικείμενα, κι έχουν σχέση με την ανάλυση των αδρών χαρακτηριστικών του ερεθίσματος και της κίνησής του. Οι νευρώνες P είναι κατά το πλείστον επιλεκτικοί στο μήκος κύματος και παρεμβαίνουν στην αντίληψη της μορφής και (ειδικά) του χρώματος. Σε αυτούς οφείλεται επίσης η ανάλυση των λεπτομερειών της εικόνας.

Να σημειωθεί, ότι επειδή τα χαρακτηριστικά των γαγγλιακών κυττάρων του αμφιβληστροειδή είναι παρόμοια με αυτά του έξω γονατώδη πυρήνα (LGN), οι φυσιολογικές και λειτουργικές ιδιότητές τους συνήθως μελετώνται από κοινού (πάντως τα γαγγλιακά κύτταρα είναι πιο εύκολα προσβάσιμα για έλεγχο των ηλεκτροφυσιολογιών αποκρίσεών τους).

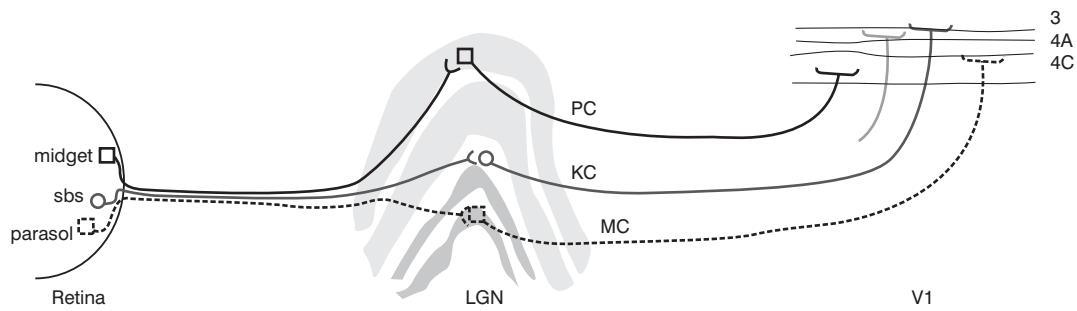
3. Έξω γονατώδης πυρήνας (LGN)

Οι δύο κατηγορίες γαγγλιακών κυττάρων μεταφέρουν ελαφρώς διαφορετικές πληροφορίες, τις οποίες διαβιβάζουν σε διαφορετικές στιβάδες στον έξω γονατώδη πυρήνα (LGN) του θαλάμου. Ο έξω γονατώδης πυρήνας έχει σύνθετη δομή και περιέχει έξι στιβάδες κυτταρικών σωμάτων, χωριζόμενες με την παρεμβολή στιβάδων νευροαξόνων και δενδριτών. Οι νευράξονες των κυττάρων M καταλήγουν στις 2 κατώτερες στιβάδες του LGN, τις μεγαλοκυτταρικές (Magno-cellular) στι-

βάδες, ενώ οι νευράξονες των κυττάρων P καταλήγουν στις 4 ανώτερες στιβάδες του LGN, τις μικροκυτταρικές (Parvo-cellular) στιβάδες. Μόλις πρόσφατα ανακαλύφθηκε η ύπαρξη μιας νέας ομάδας κυττάρων που ονομάζονται κοπιο, τα οποία βρίσκονται σε λεπτές στιβάδες ανάμεσα στις μικροκυτταρικές στιβάδες και δέχονται πληροφορίες από γαγγλιακά κύτταρα που παρουσιάζουν ανταγωνισμό μπλε-κίτρινου χρώματος.

Η προβολή των νευροαξόνων γίνεται με τοπογραφική οργάνωση, με αποτέλεσμα κάθε έξω γονατώδης πυρήνας να αποτελεί μια αμφιβληστροειδοτοπική αντιπροσώπευση του ετερόπλευρου οπτικού ημιπεδίου. Κατά συνέπεια, ο έξω γονατώδης πυρήνας περιέχει έναν νευρικό χάρτη του αμφιβληστροειδή. Ο νευρικός χάρτης του αμφιβληστροειδή στις οπτικές οδούς δεν αποτελεί σημείο προς σημείο αντιπροσώπευση του αμφιβληστροειδή. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι στο κεντρικό βοθρίο υπάρχουν περισσότεροι φωτοϋποδοχείς ανά μονάδα επιφάνειας. Γι' αυτό, το κεντρικό βοθρίο στέλνει περισσότερες πληροφορίες στον έξω γονατώδη πυρήνα και στη συνέχεια στον πρωτοταγή οπτικό φλοιό. Το ήμισυ περίπου της νευρικής ουσίας διατίθεται για την αντιπροσώπευση του βοθρίου (κεντρικές 5° του αμφιβληστροειδή). Το φαινόμενο αυτό είναι γνωστό ως φλοιώδης μεγέθυνση.

Από τις δύο αυτές ομάδες στιβάδων εκφύονται δύο κύριες οδοί (M / P) που καταλήγουν σε διαφορετικές στιβάδες στον πρωτοταγή οπτικό φλοιό (η M οδός στην στιβάδα 4Ca και η P οδός στην στιβάδα 4Cβ), και από εκεί στην V2 και σε διάφορες άλλες περιοχές του εξωταινωτού φλοιού για ανώτερη επεξεργασία (Σχ. 14).

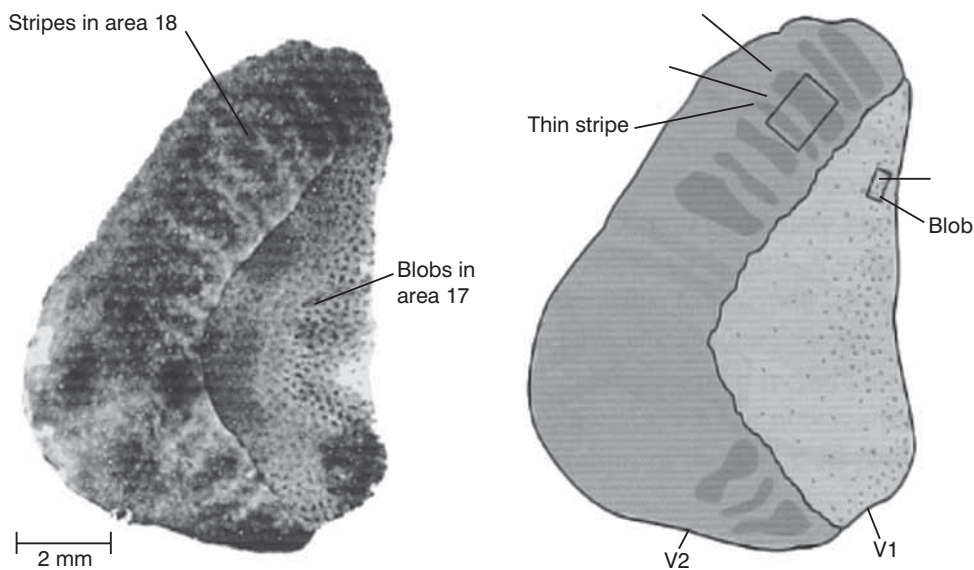


Σχ. 14. Συνδεσιμότητα μεταξύ αμφιβληστροειδή, έξω γονατώδους σώματος και οπτικού φλοιού. Αριστερά, σχηματική άποψη του αμφιβληστροειδή. Κέντρο, σχηματική απεικόνιση των στιβάδων του LGN, όπως φαίνονται σε στεφανιαία τομή. Δεξιά, σχηματική στεφανιαία τομή του πρωτοταγή οπτικού φλοιού (V1), με τις στιβάδες του V1 όπου προβάλλουν οι νευράξονες του LGN.

4. Οπτικός φλοιός

Οι περιοχές V1 (πρωτοταγής περιοχή) και V2 του ινιακού φλοιού εμφανίζουν σημαντικές υποδιαιρέσεις, οι οποίες χρωματίζονται έντονα με την τεχνική του μιτοχονδριακού ενζύμου **κυτοχρωματική οξειδάση** (Σχ. 15). Στην V1, οι περιοχές που χρωματίζονται έντονα αποτελούν τις **κηλίδες**, οι οποίες σχηματίζουν ένα επαναλαμβανόμενο σπικτό σχέδιο από δομές διαμέτρου 0.2 mm, οι οποίες χωρίζονται με ωχρές περιοχές που αποτελούν τις **μεσοκηλίδες**. Στην V2, οι περιοχές που χρωματίζονται έντονα σχηματίζουν δύο τύπους σκοτεινών **λωρίδων** – παχιές και λεπτές – οι οποίες χωρίζονται από αχνές **μεσολωριδικές** περιοχές.

Η μικροκυτταρική-μεσολωριδική/λεπτολωριδική οδός (P οδός), η οποία αρχίζει από νευρώνες που βρίσκονται μεταξύ των μικροκυτταρικών στιβάδων του LGN, έχει σχέση με την αντίληψη των χρωμάτων, της μορφής και των σχημάτων. Η οδός αυτή πραγματοποιεί συνάψεις αρχικά στην στιβάδα 4Cβ της V1 και στη συνέχεια καταλήγει στις **κηλίδες** (χρώμα) και στις **μεσοκηλίδες** (σχήμα) των επιφανειακών (επιπολής) στιβάδων 2 και 3 της V1²². Από την κηλιδική περιοχή της V1, η οδός συνεχίζει στις λεπτές λωρίδες της V2 (επιλεκτικές στο χρώμα, τις λεπτομέρειες και τη μορφή των εικόνων), ενώ από την μεσοκηλιδική περιοχή στις μεσολωριδικές περιοχές της V2. Οι νευρώνες στις μεσολωριδικές περιοχές είναι επιλεκτικοί στο πε-



Σχ. 15. Η μιτοχονδριακή χρώση αποκαλύπτει τις περιοχές κηλίδων (blobs) της περιοχής V1 (ή περιοχή 17) και τις παχιές και λεπτές λωρίδες (thick and thin stripes) της περιοχής V2 (ή περιοχή 18), οι οποίες χωρίζονται από μεσοκηλιδικές (interblobs) και μεσολωριδικές περιοχές (interstripes), αντίστοιχα (από Kandel et al., 200021).

ρίγραμμα, στα όρια και στον προσανατολισμό των εικόνων. Η Ρ οδός από την V2 προβάλλει στην περιοχή V4, σχηματίζοντας την κοιλιακή οδό που καταλήγει στον κάτω κροταφικό φλοιό. Βλάβες στον κάτω κροταφικό φλοιό προκαλούν ελαττώματα σχετικά με την αναγνώριση σύνθετων αντικειμένων και προσώπων (προσωποαγνωσία).

Η δεύτερη οδός, η **μεγαλοκυτταρική-παχυλωριδική οδός** (Μ οδός) είναι εξειδικευμένη για τον έλεγχο της κίνησης και των χωρικών σχέσεων και συμβάλλει στην αντίληψη του βάθους. Εκτείνεται από τις μεγαλοκυτταρικές στιβάδες του LGN, δια μέσου της στιβάδας 4Ca, στην στιβάδα 4B της V1. Από εκεί, παρακάμπτοντας τις στιβάδες 2 και 3, συνεχίζει στις παχιές λωρίδες της V2 (επιλεκτικές στη στερεοσκοπική όραση και στην κατεύθυνση των αντικειμένων) και στη συνέχεια, σχηματίζοντας την **ραχιαία/βρεγματική οδό**, προβάλλει στην **μέση κροταφική περιοχή** (MT ή V5), την περιοχή που έχει σχέση με το βάθος και την κίνηση, και καταλήγει σε περιοχές του **βρεγματικού λοβού** (π.χ. **οπίσθιο βρεγματικό φλοιό**), που έχουν σχέση με την λειτουργία της αντίληψης του χώρου. Βλάβες στις παραπάνω περιοχές προκαλούν επιλεκτική διαταραχή στην αντίληψη της κίνησης (ακίνητοψία) και στις κινήσεις των οφθαλμών προς κινούμενους στόχους.

Βιβλιογραφία

1. Πλαϊνής Σ, Παλλήκαρης Ι. Δομή και λειτουργία του οφθαλμο-κινητικού συστήματος παρατήρησης. Οφθαλμολογικά Χρονικά 17(1): 45-52, 2007.
2. Barlow H. Dark and light adaptation: psychophysics. In: Jameson D, Hurrich L, eds. Handbook of sensory physiology. Berlin: Springer, 1972; v. VII/4.
3. Hecht S. Rods, cones and the chemical basis of vision. *Physiol Rev* 125: 239-90, 1937.
4. Wald G. Human vision and the spectrum. *Science* 101: 653-8, 1945.
5. Curcio C, Sloan K, Kalina R, Hendrickson A. Human photoreceptor topography. *The Journal of Comparative Neurology* 292: 497-523, 1990.
6. Farber D, Flannery J, Lolley R, Bok D. Distribution of photoreceptors, protein, and cyclic nucleotides in the human retina. *Investigative Ophthalmology and Vision Science* 26: 1558-68, 1985.
7. Rodieck R. The first steps in seeing. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, 1998.
8. Πλαϊνής Σ, Παλλήκαρης Ι. Η αντίληψη της έγχρωμης όρασης. Οφθαλμολογικά Χρονικά 16(3): 332-40, 2006.
9. Woodhouse J, Campbell F. The role of the pupil light reflex in aiding adaptation to the dark. *Vision Research* 15: 649-53, 1975.
10. Dorney R, McFarland R. Dark adaptation as a function of age: individual prediction. *Am J Ophthalmol* 51: 1262-8, 1961.
11. Hecht S, Haig C, Wald G. The dark adaptation of retinal fields of different size and location. *J Gen Physiology* 19: 321-37, 1935.
12. Gunkel R, Gouras P. Changes in scotopic visibility thresholds with age. *Arch Ophthalmol* 69: 38-43, 1963.
13. Perry VH, Cowey A. Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. *Neuroscience* 12(4): 1125-37, 1984.
14. Berson DM. Strange vision: ganglion cells as circadian photoreceptors. *Trends Neurosci* 26(6): 314-20, 2003.
15. Kuffler SW. Neurons in the retina; organization, inhibition and excitation problems. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 17: 281-92, 1952.
16. Lennie P. Receptive fields. *Curr Biol* 13(6): R216-9, 2003.
17. Wiesel T, Hubel D. Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology* 29: 1115-56, 1966.
18. Kaplan E, Shapley R. The primate retina contains two types of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity. *Proceedings of National Academy of Science USA* 83: 2755-7, 1986.
19. Lee B, Pokorny J, Smith V, et al. Luminance chromatic modulation sensitivity of macaque ganglion cells and human observers. *Journal of the Optical Society of America A* 7(12): 2223-37, 1990.
20. Cleland B, Dubin M, Levick W. Sustained and transient neurones in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology* 217: 473-96, 1971.
21. Kandel E, Schwartz J, Jessell T. Principles of Neural Science: McGraw-Hill, 2000.
22. Livingstone MS, Hubel DH. Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* 7(11): 3416-68, 1987.
23. Dowling JE, Boycott BB. Organization of the primate retina: electron microscopy. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 166(2): 80-111, 1996.
24. Masland RH. The fundamental plan of the retina. *Nat Neurosci* 4(9): 877-86, 2001.