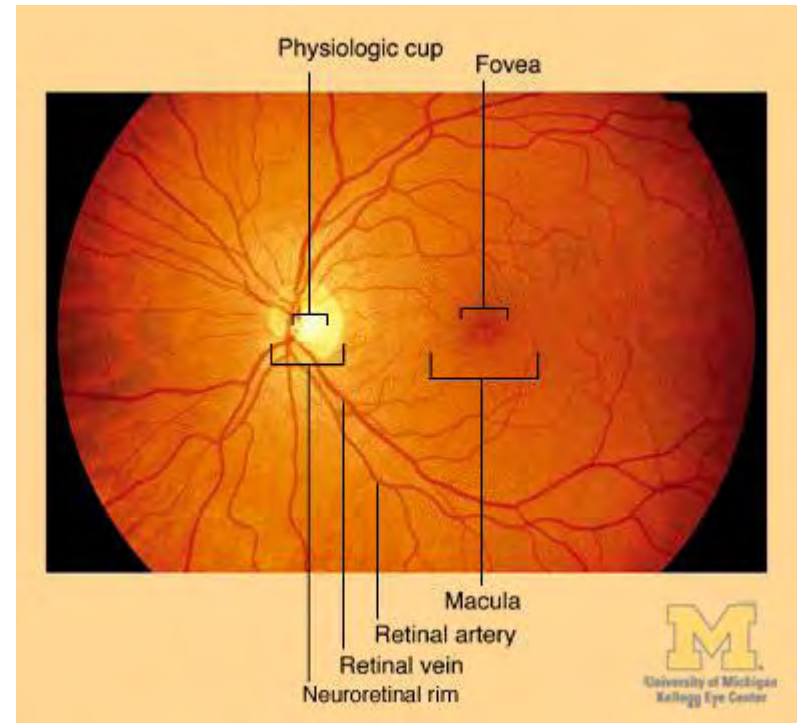
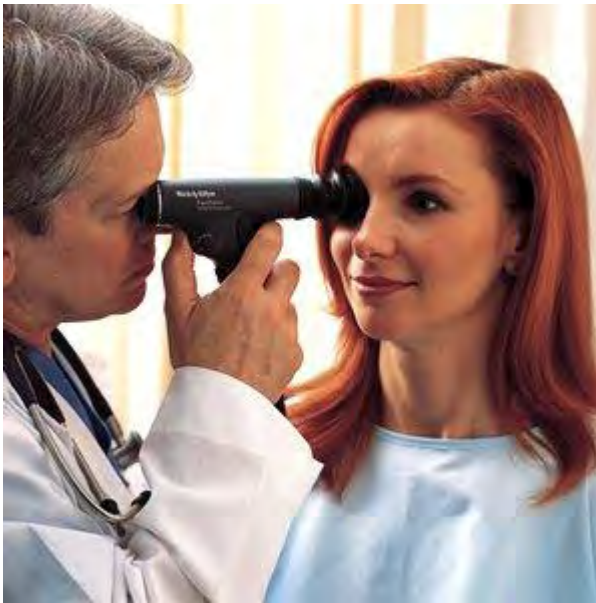


Wykład 8

Siatkówka
i generacja sygnału nerwowego

Dno oka

- Dno oka
- Tętnice i żyły
- Plamka ślepa (dysk optyczny)
- Dołek środkowy

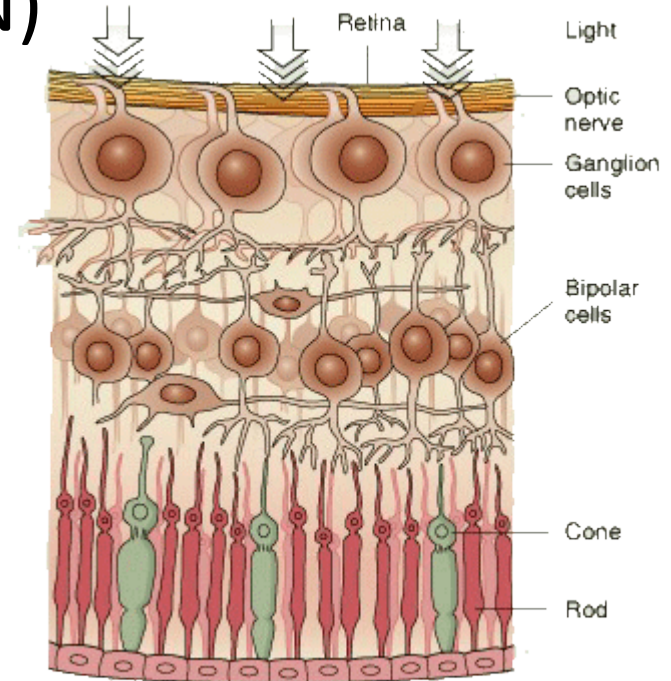


Siatkówka – układ nerwowy

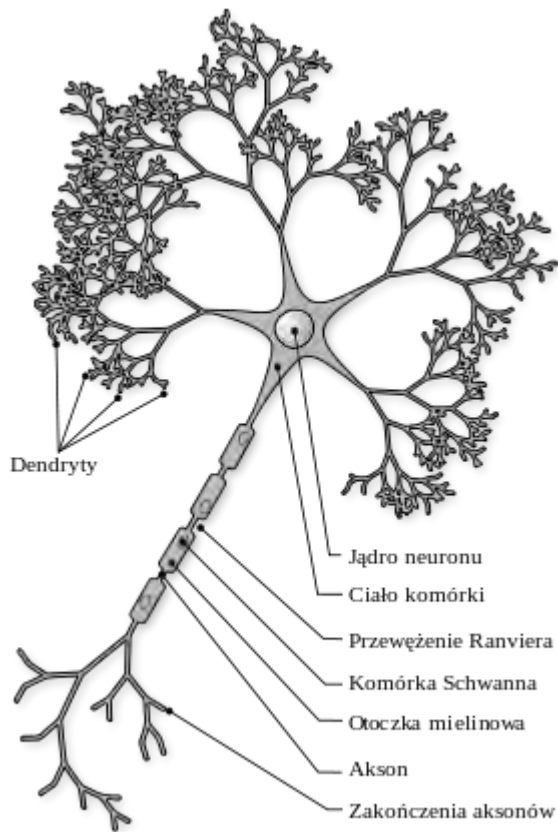
← wyższe obszary mózgu (jądro ciała kolankowatego bocznego LGN)

- Komórki zwojowe (gangliony)
- Komórki amakrynowe
- Komórki dwubiegunowe
- Komórki poziome
- Czopki i pręciki

→ światło

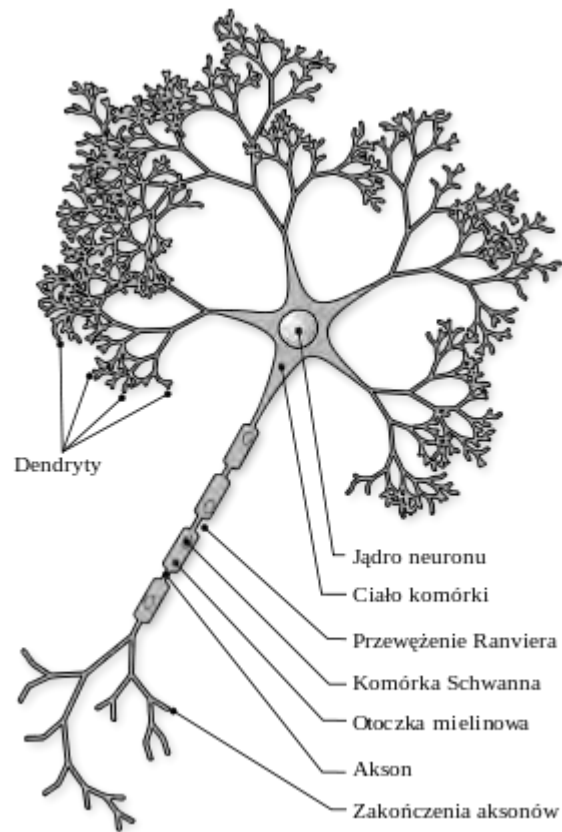


Komórki nerwowe



- Tylko komórki zwojowe są neuronami
- Składają się one z ciała komórkowego, dendrytów oraz włókien nerwowych (aksonów)
- W komórkach zwojowych sygnałem jest liczba potencjałów czynnościowych (impulsów nerwowych)

Komórki nerwowe



- Synapsy stanowią połączenie z innymi komórkami nerwowymi przekazującymi sygnał
- Następnie sygnał podróżuje z dendrytów to ciała komórkowego gdzie jest sumowany i komórka wysyła nowy sygnał wzdłuż swojego aksonu do następnych komórek wzdłuż ścieżki nerwowej.

Siatkówka

- Siatkówka ma mniej niż pół milimetra grubości i jest przymocowana do oka w dwóch punktach
 - w miejscu gdzie nerw optyczny opuszcza oko
 - piłokształtnym szwem wokół soczewki
- Składa się ona z 5 warstw z których najgłębszą jest nabłonek barwnikowy zawierający fotoreceptory

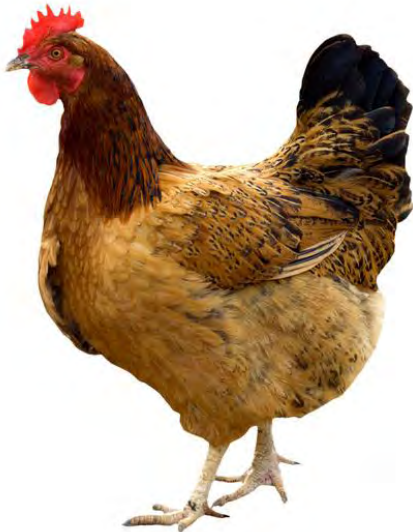
Receptory

- Receptory to w ogólności elementy, które przekazują stymulację do organizmu.
- Przekształcają one jeden rodzaj energii i inny
- Zwykle są adoptowane do konkretnego rodzaju stymulacji np. receptory mechaniczne (dotyk, ciśnienie, chłód, gorąco)
- Szybka adaptacja (ciśnienie) lub też wolna (ból)
- Fotoreceptory zamieniają kwanty światła w potencjał elektryczny za pomocą serii przemian chemicznych

Fotoreceptory

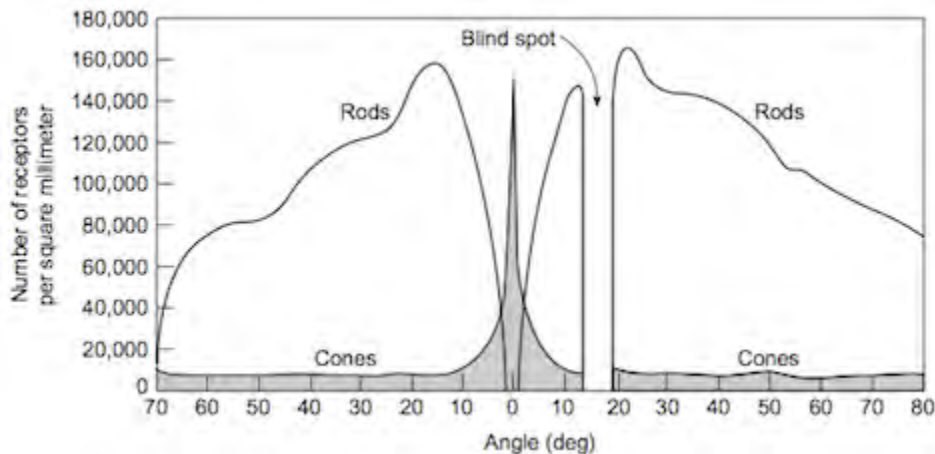


- Sowy i inne zwierzęta nocne mają jedynie pręciki w swoich siatkówkach
- Ptaki dzienne (np. kury) mają zaś zdecydowaną większość czopków
- W siatkówce człowieka 95% fotoreceptorów to... pręciki
- Pręciki maksimum czułości posiadają dla światła 507 nm i są ok. 100 razy czulsze niż czopki dla światła 555 nm.
- Jednak dla światła czerwonego (>650 nm), gdzie czopki L są bardziej czułe niż pręciki.



Fotoreceptory

- W siatkówce człowieka jest ok. 130 milionów fotoreceptorów
 - 120 milionów pręcików i 6 milionów czopków
 - W środkowej części dołka środkowego znajduje się 150 tysięcy czopków na milimetr kwadratowy, zaś średnia odległość między nimi wynosi $2,5 \mu\text{m}$
 - Sam dołek środkowy ma wielkość ok. $1,5 \text{ mm}$ (5°) i leży w środku plamki żółtej o rozmiarze ok. 10°



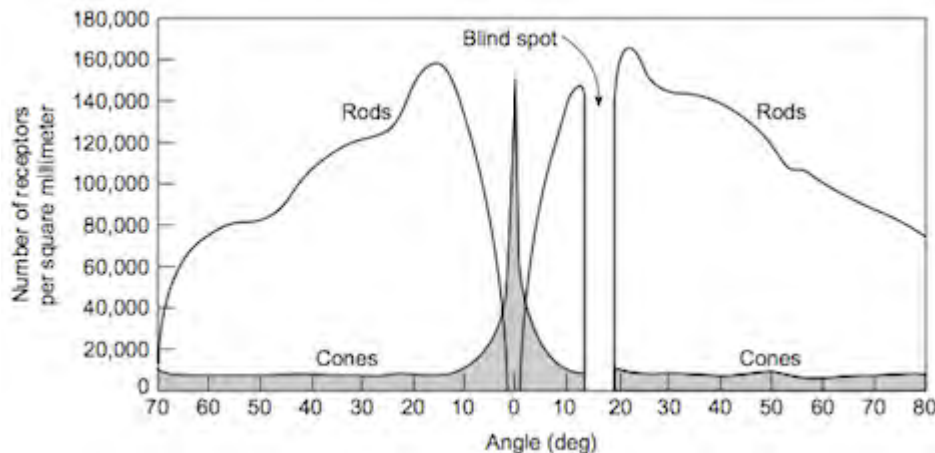
- Centralna część dołka środkowego o wielkości $0,2-0,3 \text{ mm}$ (1°) jest pozbawiona pręcików.
- Środkowa część tego obszaru (ok. $0,3-0,5^\circ$) jest pozbawiona także czopków typu S (niebieskich)

Dołek środkowy

- Pozostałe warstwy siatkówki są w dołku środkowym rozsunięte na bok powodując większą ekspozycję fotoreceptorów na światło
- Reprezentacja siatkówki w korze wzrokowej jest powiększona w stosunku do jej rozmiarów
 - Powierzchnia dołka środkowego to jedynie 0,01% powierzchni siatkówki, lecz odpowiada jej ok. 8% powierzchni kory wzrokowej

Dołek środkowy

- W dołku środkowym odległość między czopkami wynosi 2-2,5 μm ($< 0,4^\circ$ kąta widzenia)
- Gęstość pręcików zwiększa się wraz z oddalaniem od centrum dołka środkowego, podczas gdy gęstość czopków spada.



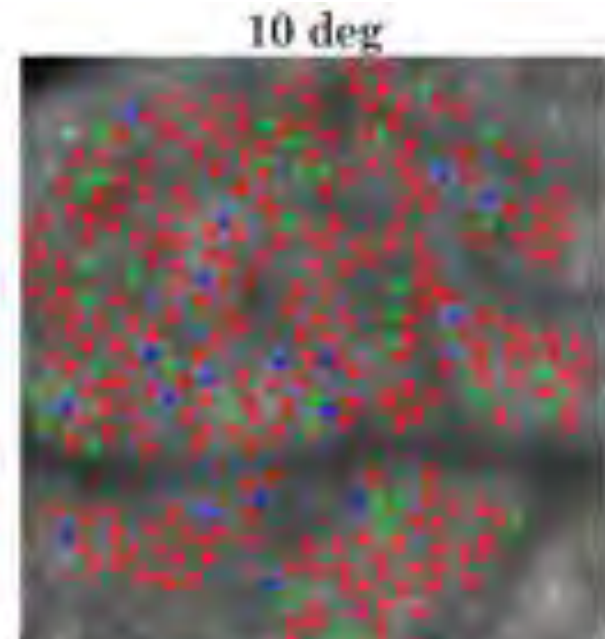
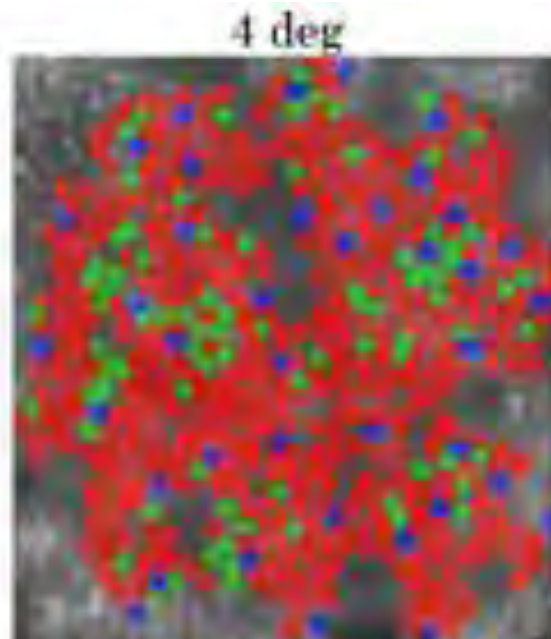
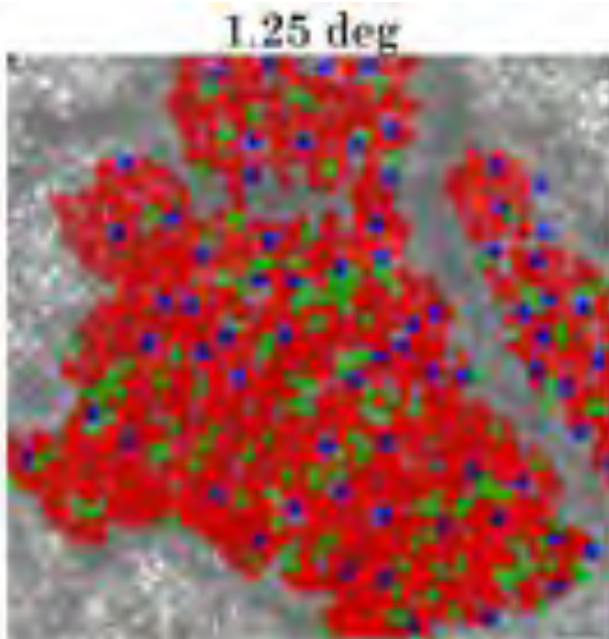
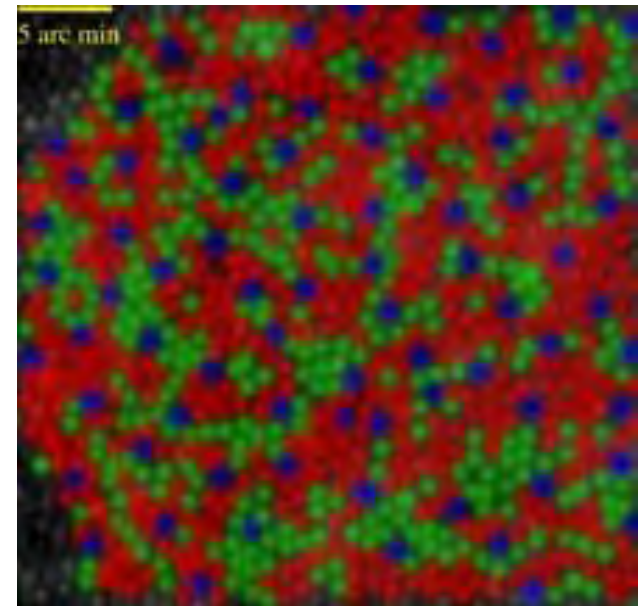
- W odległości ok. 1° gęstość czopków i pręcików jest mniej więcej taka sama.

Rodzaje czopków

- U zdrowego człowieka występują 3 rodzaje czopków z różnymi pigmentami i czułościami spektralnymi
- Nazwy czopków wynikają z obszaru widma jakie pokrywają:
 - L dla czopków czułych na fale długie (max. 560 nm)
 - M dla czopków czułych na fale średnia (max. 530 nm)
 - S dla czopków czułych na fale krótkie (max. 425 nm)

Rozkład przestrzenny

- Przyjmuje się że proporcje pomiędzy czopkami L:M:S wynoszą 32:16:1 (choć ostatnio odkryto duże różnice indywidualne)
- <http://vision.berkeley.edu/roordalab/>
- <http://www.cvs.rochester.edu/williamslab>



Widzenie barwne

- Choć względne wzbudzenie czopków nie może być bezpośrednio połączone z odczuwaną barwą, można przypisać im poziomy wzbudzenia trzem współrzędnym trójchromatycznym, co stanowi pewien opis widzenia barwnego

Szybkość odpowiedzi

- Odpowiedź pręcików na stymulację jest dużo wolniejsza niż czopków.
- W pręcikach czas sumowania kwantów światła wynosi ok. 0,1 s. Zwiększa to czułość, ale sprawia, że sygnał z pręcików nie może być modulowany szybciej niż 10-15 Hz
- Czopki sumują sygnał ok. 10-20 ms w zależności od natężenia światła, co zapewnia możliwość widzenia nawet z częstotliwością 80-90Hz

Widzenie nocne

- W nocy widzimy świat bez kolorów
- Dodatkowo punkt największej czułości siatkówki znajduje się poza dołkiem środkowym, przez co aby widzieć musimy patrzeć lekko w innym kierunku niż obserwowany przedmiot
- Podobny problem dotyka osoby dotknięte AMD (zwyrodnienie plamki żółtej)

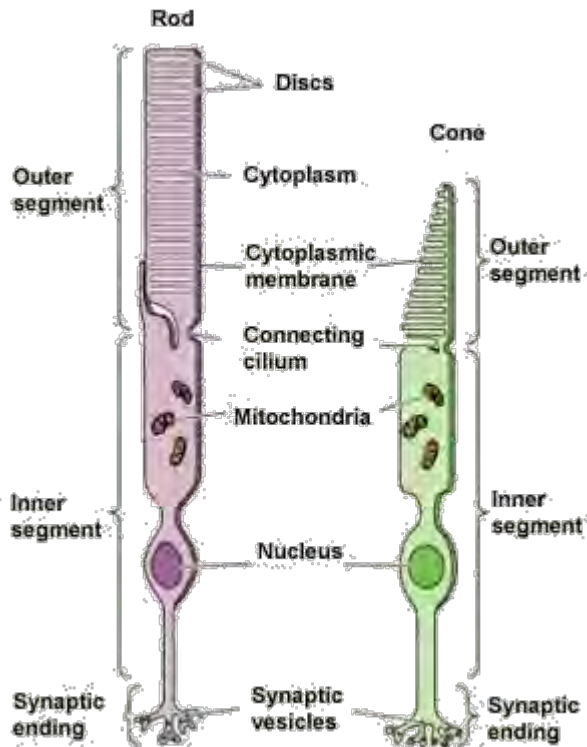
Czułość fotoreceptorów

- Widzenie dzienne
 - Czopki ($> 0,001 \text{ cd/m}^2$ (0,1 td))
 - $> 3 \text{ cd/m}^2$
- Widzenie nocne
 - Pręciki ($< 10 \text{ cd/m}^2$)
 - $< 0,001 \text{ cd/m}^2$
- Widzenie przejściowe
 - czopki i pręciki

Absorpcja światła

- Fotoreceptory reagują na światło poprzez absorpcję światła w fotoreceptorze (tzw. ekscytacja) i zamianę tego zdarzenia w różnicę potencjałów elektrycznych.
- Cząsteczki pigmentu pręcików jest rodopsyna (purpura wzrokowa) [retinal + opsyna]
- Czopki zawierają jodopsynę której budowa determinuje czułość spektralną

Budowa fotoreceptorów



- Pigment absorbujący światło znajduje się w dyskach tworzących stos jeden na drugim w zewnętrznej części fotoreceptora prostopadle do kierunku padania światła
- W pręcikach jest kilkaset takich dysków lub talerzyków z membrany
- W czopkach filtr tworzony jest przez pofałdowanie membrany w której osadzone są cząsteczki pigmentu

Absorpcja

- Kiedy retinal absorbuje światło molekuły pigmentu zmieniają formę ze wygiętej na prostą – proces fotoisometryzacji lub czasem rozpada się na 2 części
- Proces ten nazywa się oślepieniem fotopigmentu, towarzyszy mu zmiana koloru z różowego na żółty
- Każdy z dysków „żyje” ok. 12 dni poczym fotopigment przenika do nabłonka barwnikowego

Absorbowany poziom światła

- Pręciki zawierają więcej fotopigmentu niż czopki, dlatego łatwiej są wzbudzone przez światło
- Gęstość optyczna (logarytm odwrotności transmisji) czopków L i M wynosi ok. 0,5 i ok. 0,4 dla czopków S
- W przypadku czopków wystarczy jeden foton do wywołania ekscytacji. Podobny poziom wzbudzenia czopka wymaga ok. 100 fotonów zaabsorbowanych w okresie integracji
- Naturalne poziomy światła od zmierzchu do świtu nie wystarczają, żeby każdy z pręcików zaabsorbował po jednym fotonie w czasie czasu integracji. Mniej fotonów jest potrzebnych aby nasycić odpowiedź pręcików.

Czopki i pręciki

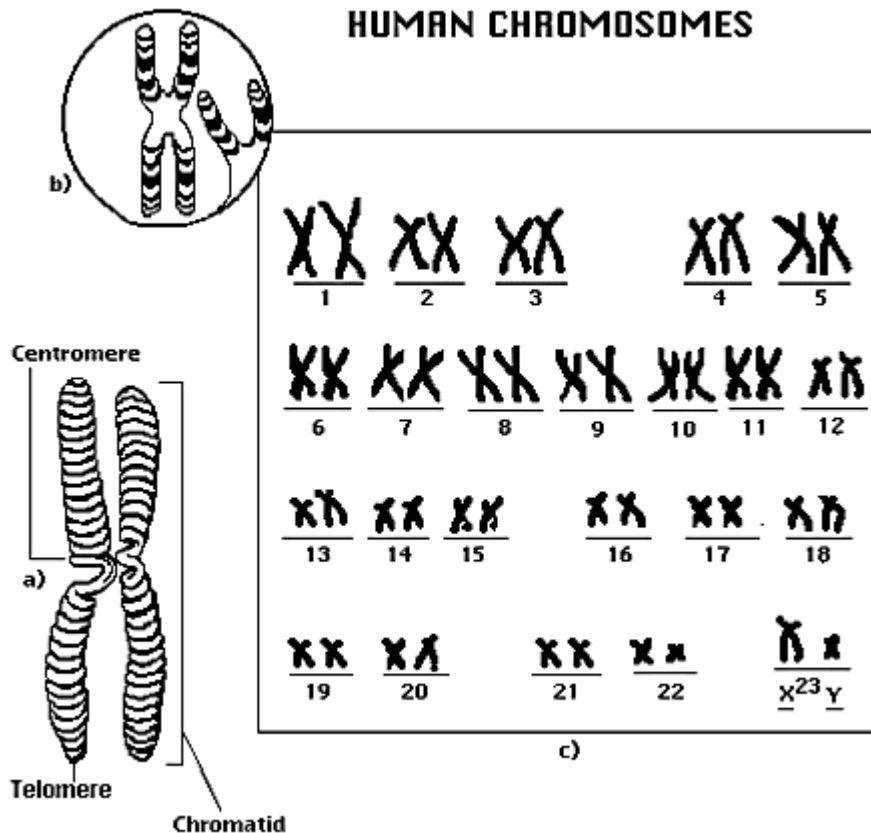
Czopki	Pręciki
Niższa wrażliwość niż pręciki	Wysoka wrażliwość
Mniej fotopigmentu niż w pręcikach	Więcej fotopigmentu niż w czopkach
Niższe wzmocnienie sygnału	Wysokie wzmocnienie sygnału, odpowiedź na pojedyncze fotony
Odpowiedź osiąga nasycenie tylko przy bardzo dużych natężeniach światła	Nasycenie odpowiedzi w normalnych warunkach oświetlenia dziennego
Szybka odpowiedź, krótki czas integracji, wysoka rozdzielczość czasowa	Wolna odpowiedź, długi czas integracji, niska rozdzielczość czasowa
Większa wrażliwość na światło osiowe niż pręciki	Większa wrażliwość na światło pozaosiowe niż czopki
Wysoka rozdzielczość przestrzenna	Niska rozdzielczość przestrzenna
Największe skupienie w dołku środkowym	Zbiorcze ścieżki sygnałów
Mniejsza zbieżność niż pręciki	Brak w centralnej części dołka środkowego
Trzy rodzaje czopków z różnym fotopigmentem, widzenie barwne	Jeden rodzaj fotopigmentu (brak widzenia barwnego)

Rodzaje czopków

- Zróżnicowanie we wrażliwości spektralnej ftopigmentu może być wywiedzione z 3 genów, które określają sekwencję aminokwasów w opsynie czopków.
- Produkcja ftopigmentu jest niezależna od budowy czopków (daltoniści mają tyle samo fotoreceptorów L i M, lecz z tym samym ftopigmentem)
- Jak w takim razie czopki zostają pogrupowane w jednostki funkcjonalne pozostaje zagadką!

Genetyka DNA

- Sekwencja 3 nukleotydów kodujących poszczególne aminokwasy nazywana jest kodonem
- Część łańcucha DNA kodująca poszczególne białko to ekson (egzon)



- Synteza białek fotonapowietrzenia jest zdeterninowana przez sekwencję kodonów oraz liczbę i pozycję eksonów w DNA
- Gen fotonapowietrzenia czopków S zawiera 5 eksonów, zaś fotonapowietrzenia czopków L i M po 6 eksonów
- Fotonapowietrzenia czopków S i M zawierają po 364 aminokwasy w odpowiedniej sekwencji

Genetyka fotonpigmentu

- Gen kodujący fotonpigment pręcików – rodopsynę znajduje się w chromosomie 3
- Gen kodujący fotonpigment czopków S znajduje się w chromosomie 7
- Fotonpigmenty czopków L i M mają prawie identyczną budowę i kodowane są genem znajdującym się w chromosomie X.
- Z 364 kodonów determinujących fotonpigment czopków L i M tylko 15 jest różnych i uważa się że jedynie 3 (kodon 180, 277 i 285) odpowiadają za różnice w ich wrażliwości spektralnej.

Różnice ftopigmentów w populacji

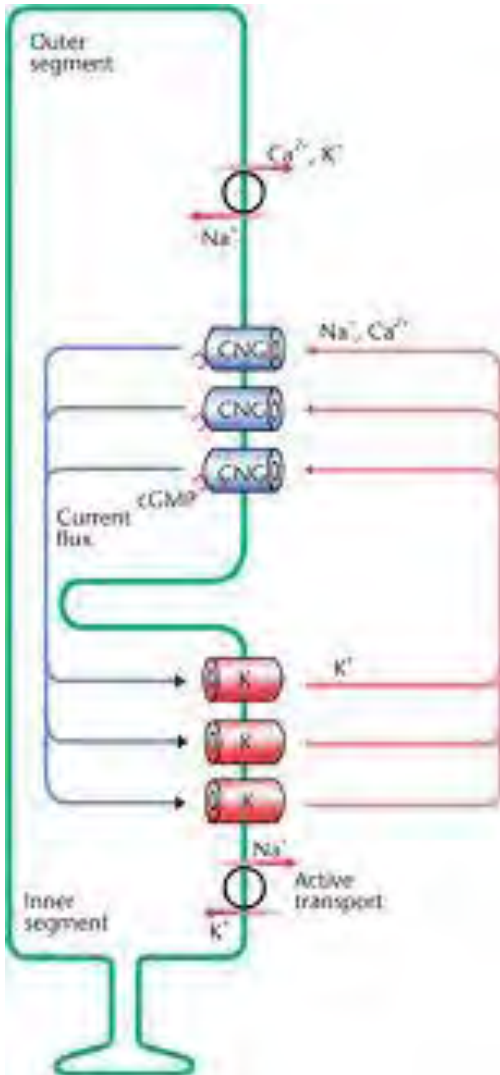
- Fotopigment czopków S wydaje się być być prawie identyczny w całej populacji
- Zamiana aminokwasu (seryny na alaninę) w kodonie 180 w eksonie 3 powoduje przesunięcie widma absorpcji o 3 nm zarówno w ftopigmentcie L, jak i M
 - 56% populacji posiada serynę w ftopigmentcie czopka L
 - 94% populacji posiada alaninę w ftopigmentcie czopka M
- Istnieją też inne hybrydowe formy ftopigmentów wzrokowych

Przerwa

Prądy jonowe

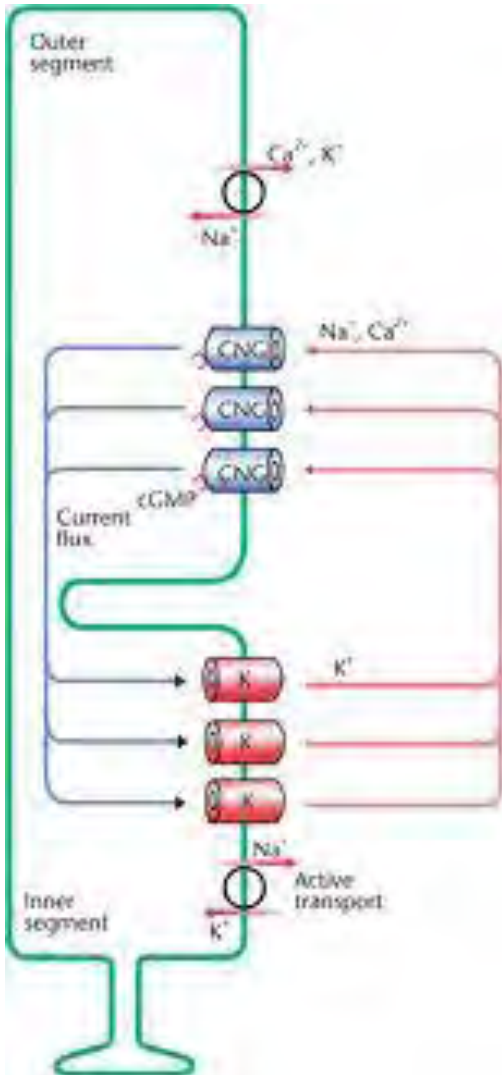
- Absorpcja światła przez ftopigment powoduje sekwencję zdarzeń, które ostatecznie prowadzą do zmian w natężeniu prądu naładowanych cząstek (prądu jonowego) przez błonę komórki fotoreceptora i dalej do zmiany jego potencjału względem potencjału w ciemności.
- Polaryzacja wzrasta wraz z rosnącym natężeniem światła i ta zmiana potencjału jest przenoszona z receptora do następnych poziomów przetwarzania sygnału.
- Cykliczny guanozynomonofosforan (cGMP) jest substancją, która ma za zadanie przekazanie informacji o absorpcji światła do błony komórkowej fotoreceptora

Hiperpolaryzacja fotoreceptora



- cGMP kontroluje prąd jonowy przez błonę komórkową za pomocą otwierania specjalnych kanałów jonowych w zewnętrznej części fotoreceptora
- W ciemności stężenie cGMP jest duże i kanały pozostają otwarte (np. dla Na^+)
- Powoduje to prąd jonów Na^+ do zewnętrznej części fotoreceptora
- W tym samym czasie na zewnątrz komórki płynie prąd jonów K^+ , tak, że potencjał wewnątrz fotoreceptora wynosi ok. -40mV . Natężenie prądu wynosi ok. 50pA

Hiperpolaryzacja fotoreceptora

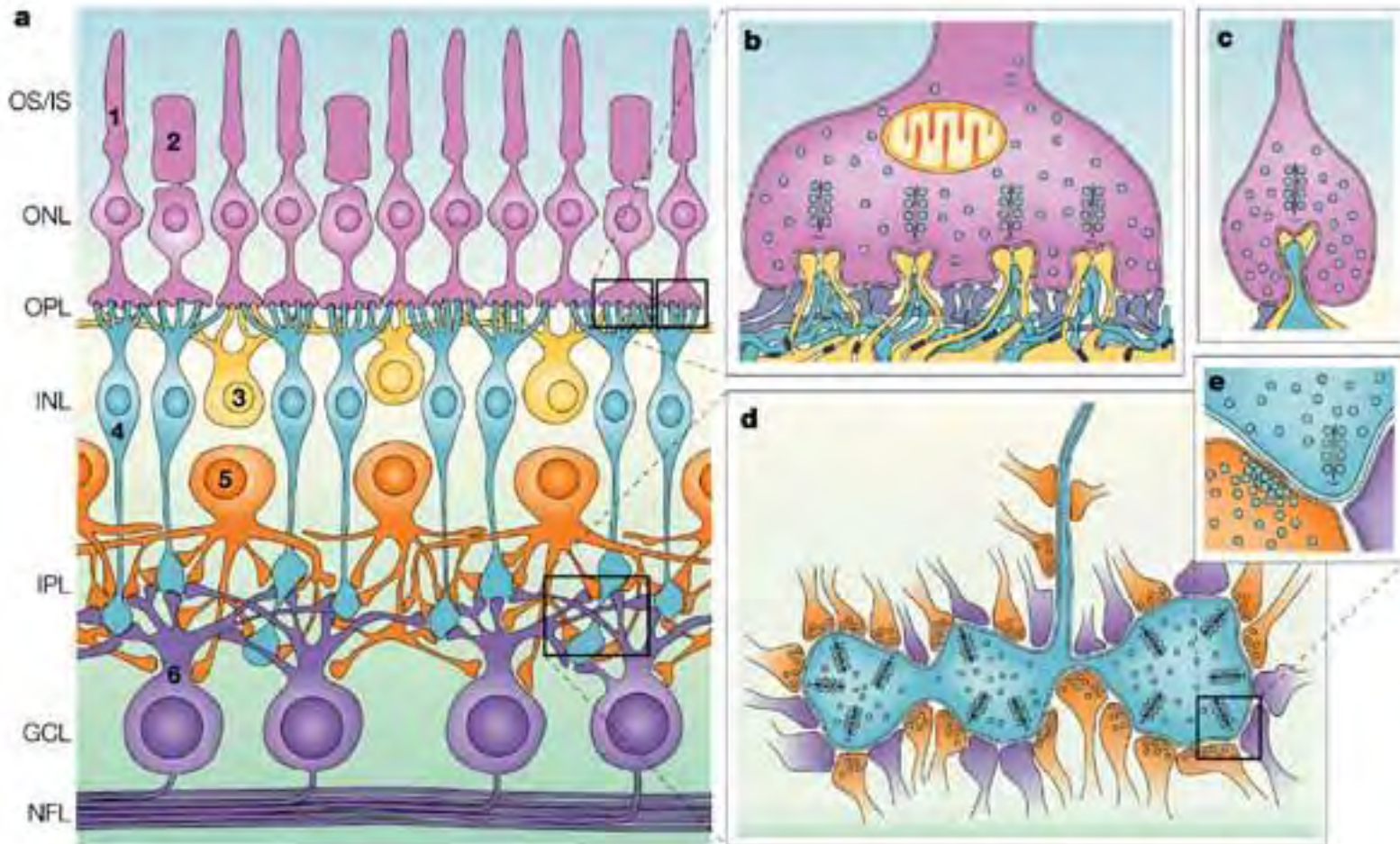


- Gdy fotoreceptor zostaje oświetlony pigment absorbuje światło co prowadzi do redukcji stężenia cGMP.
- Kanały kontrolowane przez cGMP są teraz zamknięte dla jonów Na^+ , lecz jony K^+ mogą płynąć nadal. Ładunku dodatnie odpływają więc na zewnątrz co zwiększa różnicę potencjałów do ok. -70mV - hiperpolaryzacja
- Dla pośrednich natężeń światła różnica potencjałów zawiera się w zakresie -40mV - -70mV

Przekazanie sygnału

- W ciemności receptory wysyłają duże ilości substancji sygnałowej – transmitera w kierunku synaps komórek dwubiegunowych i poziomych.
- Sprawia to, że komórki te posiadają szczytkowy potencjał w ciemności
- Kiedy fotoreceptor zostaje zhiperpolaryzowany przez absorpcję światła ilość transmitera zmniejsza się i potencjał kolejnych komórek odpowiednio się zmienia
- Sygnał ten przekazywany jest z jednej komórki do następnej jako sygnał, którego wielkość i znak jest zależny od rodzaju komórki i miejscowego oświetlenia siatkówki

Ścieżki nerwowe



Komórki poziome

- Komórki poziome tworzą dalsze połączenia między receptorami i mają kontakt elektryczny między sobą. Sumują one sygnały z fotoreceptorów w rozległych częściach siatkówki (sumowanie przestrzenne)
- Występują ich dwa rodzaje
 - H1 łączy ok. 11 – 14 czopków (L i M) i tylko kilka pręcików
 - H2 łączy tylko ok. 7 czopków (L, M i S) i ok. 350 – 500 pręcików

Komórki dwubiegunowe

- Ponieważ komórki poziome sumują sygnał i są połączone ze sobą, komórki dwubiegunowe otrzymują sygnał zmodyfikowany co prowadzi do wygaszenia sygnału z receptora centralnego przez sygnał z jego otoczenia
- Występują ich dwa rodzaje
 - Centralnie włączane komórki dwubiegunowe (ON) łączą się z centralnie włączanymi komórkami zwojowymi
 - Centralnie wyłączane komórki dwubiegunowe (OFF) łączą się z centralnie wyłączanymi komórkami zwojowymi
 - Ścieżki te są oddzielne aż do kory wzrokowej w mózgu

Komórki dwubiegunowe

- Światło, które hiperpolaryzuje fotoreceptor powoduje aktywację (deplaryzację) komórki dwubiegunowej typu ON i wygaszenie (hiperpolaryzację) komórki OFF (ten sam neurotransmitter działa na komórki w przeciwny sposób)
- Jednocześnie sygnał z komórki poziomej wzmacnia lub wygasza sygnał w komórce biegunowej w zależności od natężenia światła w swoim polu receptywnym w kierunku przeciwnym (hamuje komórkę ON i aktywuje komórkę OFF)

Sieć połączeń komórek dwubiegunowych

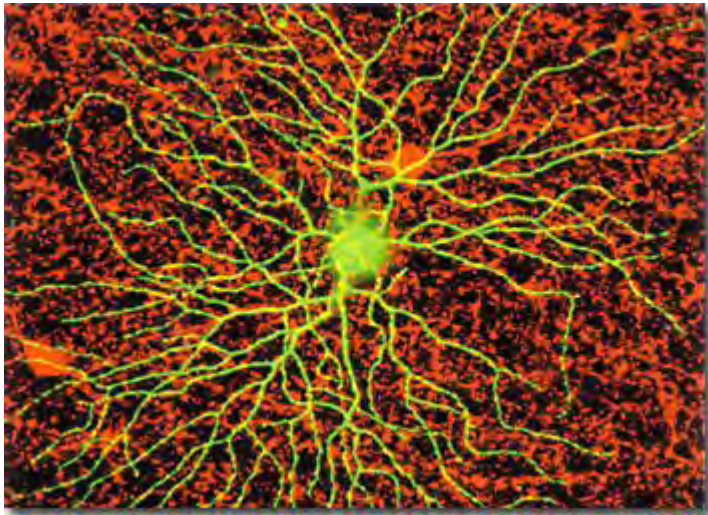
- Wielkość pola receptywnego komórek biegunowych zależy od ich rodzaju i rodzaju komórki zwojowej z którą się łączą
 - Rozproszone komórki dwubiegunowe posiadają największe pola i przekazują sygnał do dużych parasolowatych komórek zwojowych
 - Karłowate komórki dwubiegunowe mają mniejsze pola i przekazują sygnał do karłowatych komórek zwojowych (w dołku środkowym 1 komórka dwubiegunowa=1 czopek)
- Pręciki połączone są z jednym rodzajem komórek dwubiegunowych typu ON

Komórki amakrynowe

- Niewiele wiadomo o ich funkcji
- Stanowią odrębną warstwę sieci połączeń często przez oddziaływanie elektryczne
- Wydaje się, że są one częściowo wrażliwe na czasowe zmiany bodźców.
- Komórki amakrynowe typu ON i OFF modulują sygnał z komórek dwubiegunowych bezpośrednio do komórek zwojowych

Komórki zwojowe

- Komórki zwojowe są ostatnim typem komórek funkcyjnych w siatkówce. Przesyłają one sygnał bezpośrednio do wyższych poziomów mózgu przez nerw wzrokowy.
- Do tej pory sygnał miał postać wolnozmiennego potencjału elektrycznego (jego wartości). W komórkach zwojowych jest odprzekształcany na ciąg krótkich impulsów, które podróżują następnie przez nerw wzrokowy do LGN. Wartością sygnału staje się częstotliwość impulsów.



Neurony

- Komórki zwojowe zaliczają się do neuronów
- Neurony są najważniejszą komórką funkcyjną mózgu (za którego część uważana jest siatkówka)
- Wybierają one, modyfikują i przekazują odbierane sygnały. Mogą być modelowane jako jednostki obliczeniowe liniowo sumujące i odejmujące sygnały
- Ludzki mózg posiada między 10^{10} a 10^{12} komórek nerwowych. Same centra wzrokowe posiadają ich 500 milionów ($0,5 \times 10^9$)
- Zwykle komórka nerwowa posiada między 1000 a 10 000 synaps
- Z wiekiem liczba komórek zwojowych w siatkówce i komórek nerwowych ośrodka wzroku w mózgu zmniejsza się (nawet o 30%)

Komórki zwojowe

- Komórki zwojowe odbierają sygnał z komórek dwubiegunowych tego samego typu.
 - Komórka dwubiegunowa typu ON odpowiada na oświetlenie centrum swojego pola receptywnego depolaryzacją, co z kolei depolaryzuje komórkę zwojową typu ON wywołując tym samym serię impulsów nerwowych.
- Sygnał wcześniej jest modyfikowany przez komórki poziome i amakrynowe.

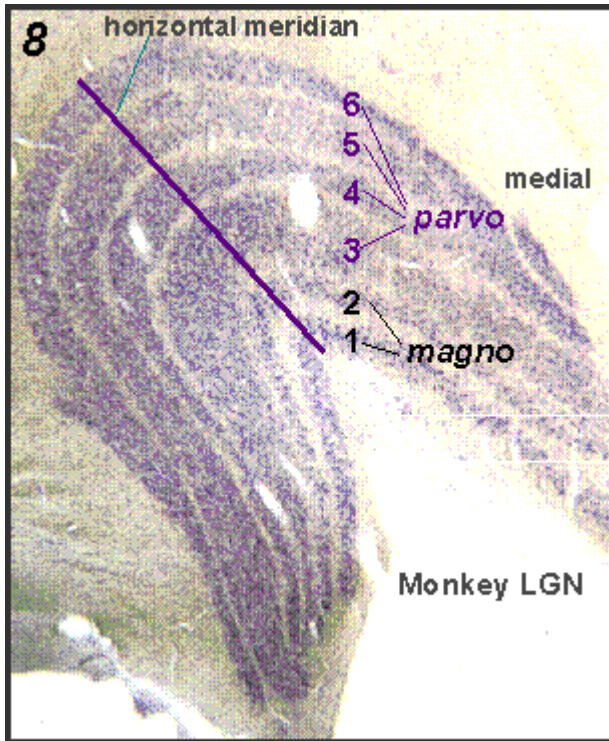
Pola receptywne

- Wszystkie komórki nerwowe systemu wzrokowego (np. komórki dwubiegunowe czy komórki zwojowe siatkówki) odpowiadają jedynie na światło, które wzbudza małą liczbę fotoreceptorów wewnątrz tzw. lokalnego pola receptywnego danej komórki nerwowej
- Kształt pól receptywnych w siatkówce zazwyczaj jest prosty i okrągły, lecz dla dalszych komórek nerwowej ścieżki wzrokowej staje się złożony.
- Proste pola receptywne siatkówki stają się jakby „klockami” budującymi bardziej skomplikowane pola receptywne wyższych poziomów pozwalając w ten sposób rozróżniać kontrast, położenie kątowe, kierunek ruchu, kształt, kolor itp.
- Światło padające na siatkówkę poza polem receptywnym nie wywołuje odpowiedzi danej komórki

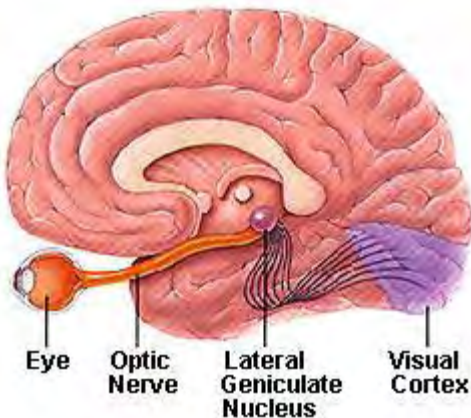
Rozmiary pól receptywnych

- Najmniejsze pola receptywne charakteryzują komórki dołka środkowego. Zazwyczaj obejmują kilka receptorów, czyli kilka minut kątowych.
- Im dalej w kierunku peryferyjnym tym pola receptywne stają się większe. Wielkość może wynosić nawet kilka stopni. Wiąże się to z dużo bardziej rozległymi dendrytami.
- Centralna część, wzbudzająca komórkę jest zazwyczaj otoczona przez obszar wygaszający to wzbudzenie.
- Wzbudzenie może być więc opisane jako różnica dwóch funkcji gaussowskich w funkcji odległości od centrum pola receptywnego.

Rodzaje komórek zwojowych



- Istnieją 3 rodzaje komórek zwojowych w zależności od funkcji i wielkości:
 - Parvocellular (drobnokomórkowe, karłowate) (PC)
 - Magnocellular (wielkokomórkowe, parasolowate) (MC)
 - Koniocellular (pyłkokomórkowe) (KC)
- Przesyłają one sygnały oddzielnymi kanałami do kolejnych warstw w Ciele Kolankowatym Bocznym (LGN)
 - PC: 4 warstwy MC: 2 warstwy
 - KC przesyłają informację do komórek międzywarstwowych LGN
- Komórki MC są większe od komórek PC i mają ok. 3 razy większe drzewo dendrytów (dla tego samego miejsca na siatkówce)
- 10% komórek zwojowych jest typu MC, 80% jest typu PC i KC



Liczba komórek zwojowych

- W siatkówce jest ok. 100 razy więcej fotoreceptorów niż komórek zwojowych i włókien nerwowych. Średnio sygnał z wielu fotoreceptorów zbiega się w jednej komórce zwojowej
- Jednakże w centralnej części dołka środkowego komórki dwubiegunowe i zwojowe mają połączenie tylko z jednym czopkiem w swoim polu receptywnym (otoczenie odbiera sygnały z kilku fotoreceptorów). Do każdego czopka podłączona jest jedna komórka ON i jedna OFF

Szybkość przenoszenia sygnałów

- Ponieważ komórki MC są większe, mają szersze aksony co powoduje że szybciej przenoszą sygnał (15 m/s wobec 6 m/s dla PC)

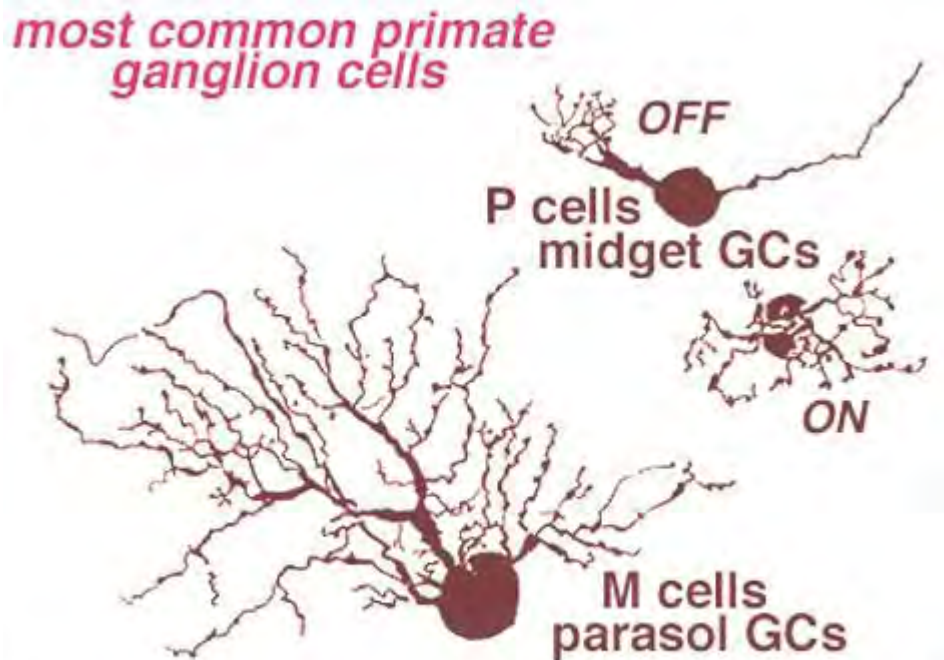


Fig. 12. The most common primate ganglion cells are P and M cells that occur as ON and OFF pairs.

- Oznacza to, że przy jednoczesnym pobudzeniu sygnał z komórek MC dotrze do kory wzrokowej ok. 7-10 ms przed sygnałem z komórek PC

Funkcjonalność komórek zwojowych

- Komórki MC dodają sygnały z komórek L i M
- Komórki PC i KC odbierają sygnały aktywacyjne i wygaszające z różnych rodzajów czopków
 - Jeśli wzbudzenie jednego czopka (np. L) wzbudza komórkę zwojową to wzbudzenie innego czopka (np. M) będzie ją wygaszać (komórka L-M)
 - w przypadku komórki typu ON receptory L znajdują się w dla komórki L-M w centrum pola, zaś M w otoczeniu
- Komórki PC (czułe na czopki L i M) występują więc w czterech rodzajach:
 - ON(L-M), OFF(L-M), ON(M-L) oraz OFF(M-L)
- Sygnał w komórki KC silnie zależy od sygnału z czopkach S. Występują one w 2 rodzajach ON(M-S) oraz ON/OFF(S-L(+M))

Komórki zwojowe

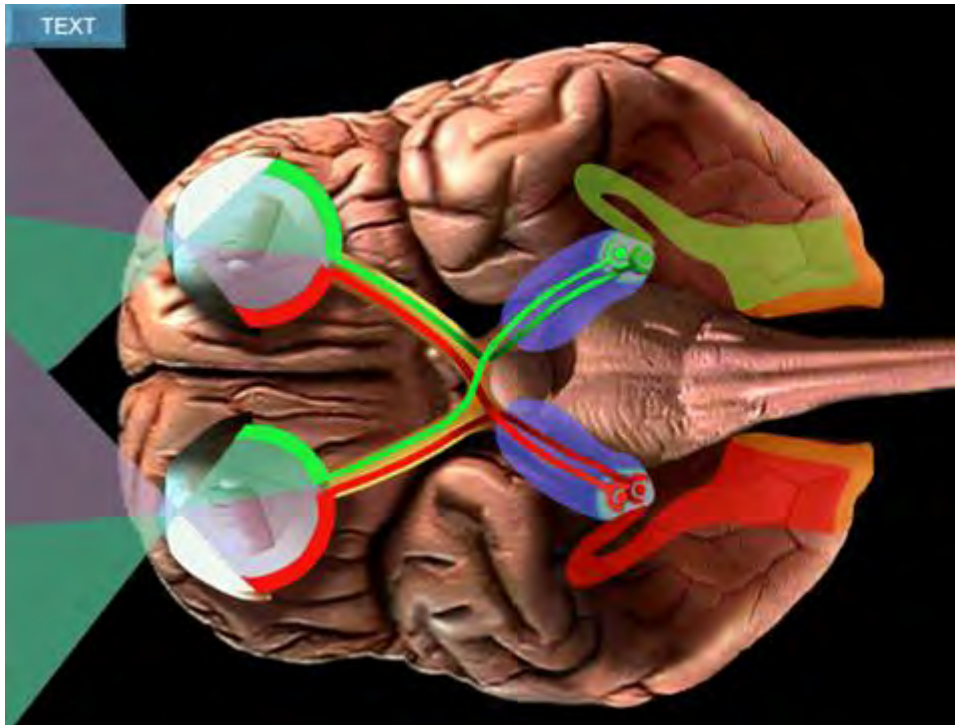
- Sygnał aktywacyjny jest sumowany z większą wagą niż wygaszający
- Pręciki wysyłają sygnały zarówno do komórek PC jak i MC (do MC mocniej)
- Adaptacja wzroku prowadzi do zatarcie różnic między różnymi rodzajami komórek zwojowych (np. tło otoczenie centrum pola receptywnego przestaje mieć wpływ na sygnał prowadząc jedynie do dwóch typów komórek ON i OFF)

Komórki PC	Komórki KC	Komórki MC
<p>70 – 80% wszystkich komórek, małe pola dendrytyczne</p> <p>Długotrwały sygnał</p> <p>Stosunkowo cienkie aksony, szybkość przewodzenia ok. 6 m/s</p> <p>Przesyła sygnały do 4 drobnokomórkowych warstw LGN</p> <p>Sygnał różnicowy czopków L i M (L-M, M-L) wzbudzany przez wąskie widmo spektralne i wygaszane przez pozostałą część widma</p> <p>Komórki ON (increment) i OFF (decrement)</p> <p>Silne i słabe wygaszanie przeciwieństw</p> <p>Odpowiadają dobrze na odpowiedni kontrast barwny</p> <p>Odpowiadają dobrze na achromatyczny kontrast małych obiektów</p> <p>Niska rozdzielczość czasowa w porównaniu z MC</p>	<p>Silny sygnał z czopków S</p> <p>Duże ciało komórkowe</p> <p>Sposób odpowiedzi podobny do komórek PC</p> <p>Przesyła sygnał do między-laminarnych pyłkokomórkowych warstw LGN</p> <p>Najprawdopodobniej komórki ON(M-S) oraz ON/OFF(S-L(+M))</p> <p>Stosunkowo duże centra pól receptywnych</p>	<p>Ok. 10% wszystkich komórek, duże drzewa dendrytyczne</p> <p>Krótkotrwały sygnał</p> <p>Stosunkowo cienkie aksony, prędkość przewodzenia ok. 15 m/s</p> <p>Przesyła sygnał do dwóch warstw wielkokomórkowych w LGN</p> <p>Sumuje sygnały od czopków L i M, ma wrażliwość spektralną podobną do $V(\lambda)$</p> <p>Komórki ON (increment) i OFF (decrement)</p> <p>Wysoka wrażliwość na achromatyczny kontrast.</p> <p>Wysoka rozdzielczość czasowa</p> <p>Wspomaga widzenie stereoskopowe</p> <p>Wrażliwe na ruchy bodźca</p> <p>Odpowiada na granicę między czerwonym a cielonym dla równo jasnych bodźców</p>

Organizacja korowa wzroku

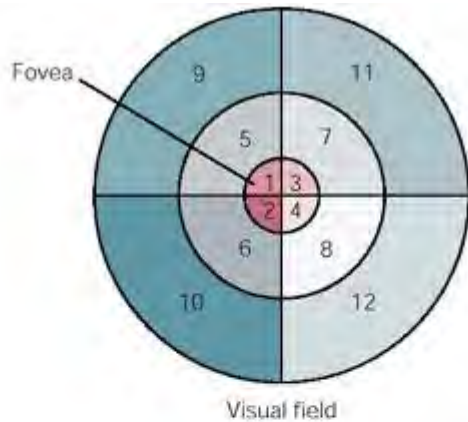
- Różne aspekty analizy widzianego obrazu analizowane są w różnych obszarach mózgu (np. analiza koloru odbywa się w innym obszarze niż analiza ruchu)
- Łącznie takich centrów poświęconych wzrokowi jest ok. 40
- Podstawowa kora wzrokowa (obszar 17, V1) jest zorganizowana w kolumny komórek, które dla danej pozycji w polu widzenia odpowiadają na kilka atrybutów obiektów takich jak np. orientacja krawędzi (pozioma, pionowa, coś pomiędzy), kolor
- Większość centrów widzenia posiada swoje odpowiedniki w lewej i prawej półkuli mózgu (lewa półkula odbiera wrażenia z prawej części pola widzenia – a nie prawego oka!)

LGN



- Ciało kolankowate jest bramą między siatkówką a korą wzrokową V1
- Działa jak filtr decydując, które informacje powinny być przekazane do kory wzrokowej

Kora wzrokowa



- Kora wzrokowa znajduje się w tylnej części mózgu
- Około połowa neuronów w LGN i V1 reprezentuje dołek środkowy i powierzchnię bezpośrednio go otaczającą
- Pozostałe obszary kory wzrokowej noszą nazwy V2-V5 i otrzymują sygnał z podstawowej kory wzrokowej (V1)

