BrienHoldenVisionInstitute

CÁC ĐƯỜNG SONG SONG
TẾ BÀO PARVO VÀ TẾ BÀO MAGNO

TÁC GIẢ

Thomas Salmon: Đại học bang Northeastern, Hoa kì

THẨM ĐỊNH

Scott Steinman: Đại học khúc xạ nhãn khoa Nam California, Hoa kì

CHƯƠNG NÀY BAO GỒM CÁC NỘI DUNG:

- Các nơ-ron võng mạc
- Giới thiệu hệ thống tế bào parvo và hệ thống tế bào magno
- Những khác biệt giải phẫu giữa nơ-ron parvo và nơ-ron magno
- Giải phẫu so sánh hệ thống magno và hệ thống parvo
- Các đường song song ở người

CÁC NƠ-RON VÕNG MẠC

TẾ BÀO QUANG THỤ	• 4 loại (tế bào que, tế bào nón L, tế bào nón M, tế bào nón S) • Các trường cảm thụ đơn giản, hình tròn • Điện thế nhiều mức độ • Tăng phân cực khi bị kích thích bởi ánh sáng
TẾ BÀO NGANG	• Ít nhất 2 loại (H1 và H2) • Nhận tín hiệu vào từ nhiều tế bào quang thụ • Các trường cảm thụ đơn giản, hình tròn • Điện thế nhiều mức độ • Tăng phân cực khi bị kích thích bởi ánh sáng

CÁC NƠ-RON VÕNG MẠC (TIẾP THEO)

TẾ BÀO 2 CỰC	• Có ít nhất 9 loại (tế bào tí hon trung tâm on/off, tế bào tỏa lan trung tâm on/off, tế bào 2 cực nón S, các loại khác) • Nhận tín hiệu từ nhiều tế bào quang thụ và tế bào ngang • Các trường cảm thụ vùng trung tâm-vùng bao quanh (đối kháng không gian) • Khử cực khi bị kích thích (trái ngược với tế bào quang thụ) • Tế bào tí hon: đối lập màu, độ phân giải không gian cao • Tế bào tỏa lan: không đối lập màu • Các đặc điểm cũng thay đổi tùy theo chúng ở võng mạc trung tâm hay võng mạc ngoại vi
TẾ BÀO KHÔNG SỢI DÀI	• Đối kháng không gian • Điện thế hoạt động • Loại đáp ứng nhất thời (nhận thức chuyển động) và loại đáp ứng kéo dài
TẾ BÀO HẠCH	• Ít nhất 18 loại (tế bào tí hon (parvo), tế bào hình ô dù (magno), tế bào nhỏ 2 tầng, các loại khác) • Tế bào 2 cực tí hon trung âm on/off: tế bào hạch tí hon (parvo) trung tâm on/off • Tế bào tí hon: ít đuôi gai hơn • Tế bào 2 cực tỏa lan trung tâm on/off: tế bào hạch hình ô dù (magno) trung tâm on/off (Hình Schwartz 12-11) • Tế bào hình ô dù: đuôi gai lớn hơn, nhất thời • Tế bào nón 2 cực S -> tế bào hạch nhỏ 2 tầng (konio, Schwartz, 2004 Hình 12-13) • Điện thế hoạt động để hỗ trợ các khoảng cách truyền dài hơn

Trích từ Schwartz, 2004 ở cuối Chương 12 (trang 280):

> *Các tế bào quang thụ có những yêu cầu đơn giản cho sự hoạt hóa: ánh sáng khuếch tán rơi vào các trường cảm thụ của chúng gây ra một đáp ứng. Ở các vị trí gần hơn trong võng mạc, những yêu cầu cho hoạt hóa thần kinh thì nghiêm ngặt hơn. Thí dụ, các tế bào hạch chỉ đáp ứng với các kích thích có tương phản không gian.*

Từ quan điểm hướng mục tiêu, võng mạc phần lớn trích thông tin tương phản từ thế giới nhìn. Điều này thống nhất với vai trò cá nhân rằng độ tương phản không gian đóng vai trò trong trải nghiệm thị giác của chúng ta.

GIỚI THIỆU HỆ THỐNG TẾ BÀO PARVO VÀ HỆ THỐNG TẾ BÀO MAGNO

Các nhà khoa học đã khám phá ra rằng có ít nhất 2 đường thần kinh chính kết nối võng mạc với vỏ não thị giác. **Các đường võng mạc-vỏ não** này được gọi là hệ thống tế bào parvo và hệ thống tế bào magno. Hệ thống tế bào **parvo** (*parvus*, tiếng La tinh nghĩa là nhỏ) liên quan chặt chẽ với thị lực trung tâm. Hệ thống tế bào **magno** (*magnus*, tiếng La tinh nghĩa là lớn) liên quan chặt chẽ với thị lực ngoại vi. Gần đây người ta còn phát hiện ra một đường khác gọi là đường konio.

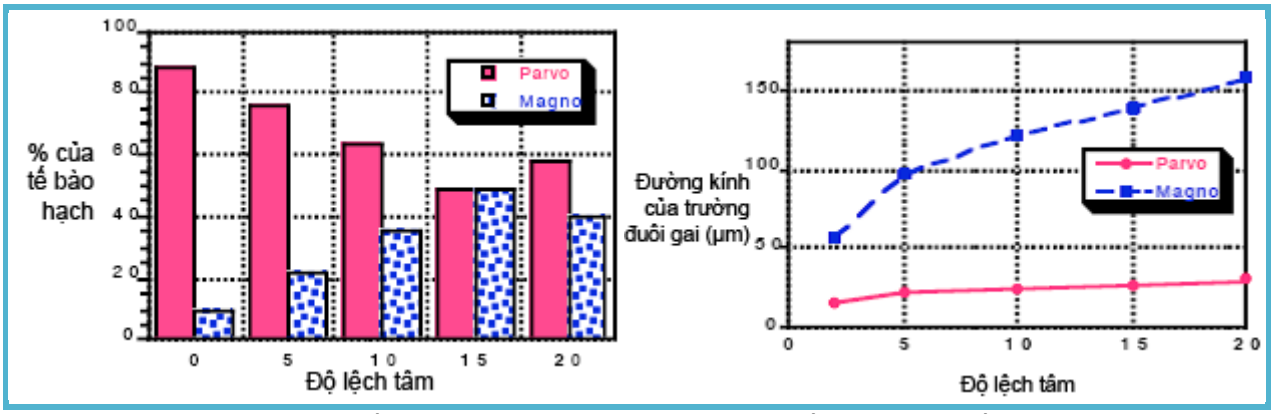
Khi bàn về chức năng của tế bào parvo và magno, người ta dễ đánh đồng chức năng parvo với thị lực tế bào nón và chức năng magno với thị lực tế bào que, nhưng điều này không đúng. Tất cả các hiện tượng mà chúng ta sẽ thảo luận ngày nay là những đặc điểm của thị lực tế bào nón trong điều kiện *nhìn ban ngày*. Cần nhớ lại rằng tế bào nón cũng có ở ngoại vi: thực tế là trên 90% tế bào nón của võng mạc được thấy ở ngoại vi chứ không phải ở hoàng điểm.

NHỮNG KHÁC BIỆT GIẢI PHẪU GIỮA NƠ-RON PARVO VÀ NƠ-RON MAGNO

Tùy theo loài động vật được nghiên cứu, các tế bào hạch parvo (hoặc giống parvo) đôi khi được gọi là **tế bào beta, X, tế bào tí hon hoặc tế bào P**. Tế bào hạch parvo (phần lớn ở hoàng điểm) có đuôi gai nhỏ hơn và tiếp nhận synap từ ít tế bào hơn (tổng hợp không gian nhỏ). Ở hoàng điểm, một tế bào hạch parvo tiếp nhận một synap từ một tế bào 2 cực tí hon, tế bào này được kết nối với một tế bào nón.

Ở chu vi, tế bào hạch magno chiếm ưu thế và có đuôi gai lớn hơn, nhận tín hiệu từ nhiều tế bào quang thụ (tổng hợp không gian lớn) qua các tế bào 2 cực tỏa lan. Tùy thuộc vào loài động vật, tế bào hạch magno đôi khi được gọi là **alpha, Y, parasol hoặc tế bào M**.

Mặc dù phần lớn tế bào hạch hoàng điểm là nơ-ron parvo, nhưng ở hoàng điểm vẫn có một số tế bào magno. Ngược lại, mặc dù ở ngoại vi hầu hết tế bào hạch là tế bào magno, nhưng ở đây cũng có tế bào parvo. Điều này được tóm tắt bằng Hình 29-1 được trích lại từ sách của Adler (ấn bản lần thứ 9), 1992: Hình 24- 20.



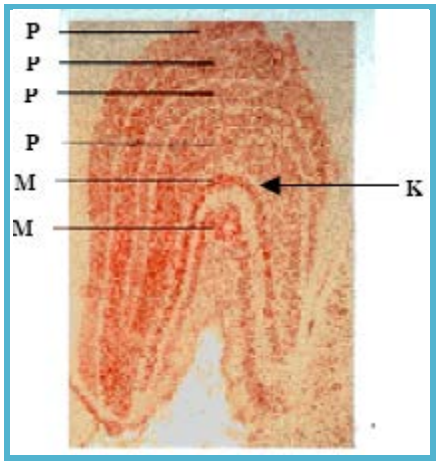
Hình 29-1: *Các số và các kích thước trường đuôi gai của tế bào parvo và tế bào magno*

Sự phân biệt parvo/magno rất rõ ràng ở thể gối ngoài. Các nơ-ron ở thể gối ngoài được tổ chức thành 6 lớp và 2 lớp ở phía dưới chứa các nơ-ron lớn được coi là một phần của hệ thống magno (kí hiệu bằng chữ M ở Hình 29-2).

Các lớp 3 đến 6 chứa các nơ-ron nhỏ hơn được coi là một phần của hệ thống parvo (kí hiệu chữ P ở Hình 29-2).

Lớp magno 1 nhận tín hiệu từ võng mạc đối bên và lớp 2 nhận tín hiệu từ võng mạc cùng bên. Các lớp parvo 3 và 5 nhận tín hiệu từ võng mạc cùng bên và các lớp 4 và 6 nhận tín hiệu từ võng mạc đối bên.

Các nơ-ron ở đường konio nằm ở giữa các lớp 2 và 3 của thể gối ngoài (K trong Hình 29-2).



Hình 29-2: *Hình cắt ngang cho thấy các lớp của thể gối ngoài*

GIẢI PHẪU SO SÁNH: HỆ THỐNG MAGNO VÀ HỆ THỐNG PARVO

Các nghiên cứu ở động vật khác (ếch, khỉ, mèo) đã được thực hiện để hiểu rõ hơn sự phân chia các đường võng mạc-vỏ não thành 2 hệ thống song song riêng biệt này.

ÉCH

Các nghiên cứu trên ếch cho thấy rằng các tế bào hạch của chúng gồm 2 loại có thể phân biệt dựa vào đáp ứng của chúng đối với một số đặc điểm ở môi trường nhìn. Một số tế bào hạch hoạt động mạnh hơn khi con ếch nhìn thấy các vết đen nhỏ. Các tế bào hạch này được gọi là "máy dò lỗi."

Các tế bào hạch khác bị kích thích nhất khi con ếch nhìn những vật lớn, như một bóng chuyển động. Điều này cho thấy rằng có một sự khác biệt giữa các nơ-ron chuyên về thị lực không gian tần số cao chi tiết nhỏ và các nơ-ron chuyên về thị lực không gian tần số thấp.

MÈO

Nghiên cứu ở mèo đã cho thấy rằng các tế bào hạch của chúng có thể được chia thành 2 loại dựa vào đáp ứng với kích thích thị giác. Một số nghiên cứu đo ở mèo với các cách tử sóng sin. Một số nơ-ron, được nhận dạng là tế bào hạch X, có một **đáp ứng tuyến tính** với các cách tử được đặt ở trong trường đáp ứng của chúng.

Nói một cách đơn giản, hệ tuyến tính là một hệ trong đó đáp ứng tổng thể bằng tổng các đáp ứng với các phần nhỏ của kích thích. Ở một hệ tuyến tính, tín hiệu từ các phần khác nhau của trường cảm thụ cộng lại thành đáp ứng tổng thể.

Trái ngược với các tế bào đáp ứng kiểu tuyến tính, một số nơ-ron, được nhận biết là tế bào hạch Y, có một **đáp ứng phi tuyến tính**. Điều này cho thấy là có 2 phương pháp xử lí thần kinh khác nhau.

Schwartz, 2004 Hình 13-3 minh họa sự khác nhau giữa đáp ứng tuyến tính và đáp ứng phi tuyến tính. Cột bên phải là một trường cảm thụ hình vòng của một tế bào hạch. Một sọc sáng rơi vào tâm của trường cảm thụ sẽ kích thích (đáp ứng dương tính) tế bào hạch (ở trên cùng). Điều này được biểu hiện bằng sự tăng đáp ứng ở biểu đồ trên-trái. Một sọc sáng rơi vào phần chu vi trường cảm thụ sẽ ức chế (đáp ứng âm tính) tế bào hạch, như được thấy ở biểu đồ dưới. Nếu một sọc sáng rơi một nửa vào trung tâm và một nửa vào trường xung quanh, giả sử một đáp ứng tuyến tính, thì tín hiệu ra phải là trung tính, như được cho thấy ở biểu đồ giữa-trái. Điều này minh họa một đáp ứng tuyến tính và là cách tế bào X đáp ứng với các cách tử

Cột giữa cho thấy là ngay cả khi có thể có một đáp ứng trung tính thì tế bào hạch Y vẫn có một đáp ứng kích thích. Trong thực tế, dù cách tử được đặt ở đâu trong trường cảm thụ, nó vẫn gây ra sự kích thích. Điều này được hiểu là bằng chứng của quá trình xử lí thần kinh phi tuyến tính ở các tế bào đó.

KHỈ

Các nghiên cứu trên khỉ Rhesus cũng cho thấy là các tế bào hạch, các tế bào thể gối ngoài, các nơ-ron của vỏ não vân và vỏ não cao hơn dường như được tổ thức thành 2 đường riêng biệt. Các tế bào ở 2 đường này đáp ứng khác nhau với màu, và kích thích thời gian và kích thích không gian, như được tóm tắt ở Bảng 29.1 (được sửa đổi từ Schwartz, 2004 Bảng 13-1).

Bảng 29-1: *Các đặc điểm của đường parvo và đường magno*

	NƠ-RON PARVO	NƠ-RON MAGNO
PHÂN BIỆT MÀU	Có (đối lập màu)	Không
ĐÁP ỨNG NƠ-RON	Kéo dài	Nhất thời
ĐƯỜNG KÍNH SỢI TRỤC	Nhỏ hơn	Lớn hơn
TRUYỀN TÍN HIỆU	Chậm hơn	Nhanh hơn
ĐỘ NHẠY THỜI GIAN	Tần số thấp	Tần số cao
ĐỘ NHẠY KHÔNG GIAN	Độ phân giải cao (20/20)	Độ phân giải thấp (20/200)
KÍCH THÍCH VÕNG MẠC CHỦ YẾU TỪ	Hoàng điểm	Ngoại vi
TUYẾN TÍNH KHÔNG GIAN	Tuyến tính	Một phần phi tuyến tính
CHUYÊN HÓA CẢM GIÁC	Màu/chi tiết không gian (cái gì/chi tiết)	Chuyển động (ở đâu/mối đe dọa!)

GIẢI PHẪU SO SÁNH – HỆ THỐNG MAGNO VÀ HỆ THỐNG PARVO (TIẾP THEO)

Đáp ứng của các loại tế bào hạch khác nhau và các nơ-ron của thể gối ngoài (parvo hoặc magno) đối với màu được minh họa ở Schwartz, 2004 (Hình 13-4).

- Các tế bào parvo có đáp ứng khác nhau tùy theo bước sóng. Thí dụ, một số nơ-ron parvo thể hiện sự ức chế (giảm tần số điện thế hoạt động) đối với các bước sóng ngắn và sự kích thích (tăng tần số) đối với các bước sóng dài, tức là **tính đối lập màu**.
- Các tế bào magno không thể hiện tính đối lập màu, do đó chúng không thể phân biệt bước sóng và không thể góp phần vào sắc giác. (Schwartz, 2004 Hình 13-5)

Đáp ứng thời gian đối với xuất hiện kích thích (Schwartz, 2004 Hình 13-6) được tóm tắt dưới đây:

- Các tế bào parvo phát xung thần kinh chừng nào mà còn kích thích: **đáp ứng kéo dài** (Schwartz, 2004 Hình 13-6A)
- Các nơ-ron magno thể hiện một đợt xung nhanh của hoạt động điện khi bật kích thích và khi tắt kích thích. Hiện tượng này được gọi là **đáp ứng ngắn hạn** (Schwartz, 2004 Hình 13-6B)
- Các nơ-ron parvo đáp ứng tốt hơn với ánh sáng ổn định tương đối, nó gắn với thay đổi ánh sáng thấp hơn theo thời gian, và độ nhạy tốt hơn với *các tần số thời gian thấp*
- Dường như là đáp ứng ngắn hạn của tế bào magno tốt hơn với những thay đổi nhanh của độ rọi. Điều này liên quan với *độ phân giải thời gian cao và nhận thức chuyển động tốt hơn*

Tốc độ truyền được tóm tắt dưới đây:

- Đường kính sợi trục của tế bào parvo nhỏ hơn và chúng truyền tín hiệu điện chậm hơn
- Các nơ-ron tế bào magno có sợi trục đường kính lớn hơn. Các sợi cáp đường kính lớn truyền tín hiệu điện nhanh hơn, điều này cũng đúng đối với các nơ-ron. Nó góp phần vào nhận thức chuyển động nhanh hơn

Kích thước của các trường cảm thụ hoặc trường tổng hợp không gian được tóm tắt dưới đây:

- Trường cảm thụ của tế bào parvo nhỏ hơn, do đó chúng hỗ trợ tốt hơn sự phân giải không gian (thị lực tốt hơn). Các tế bào parvo ở thể gối ngoài hầu hết kết nối với các tế bào hạch ở hoàng điểm
- Các tế bào magno có trường cảm thụ lớn hơn, do đó cho phép tổng hợp không gian lớn hơn và độ nhạy tốt hơn trong điều kiện ánh sáng kém

2 đường song song này ở hệ thống thị giác dường như chuyên về một số loại nhận thức thị giác:

- Hệ thống tế bào magno hướng nhiều hơn về phát hiện chung hoặc báo động và được gọi là **hệ thống "ở đâu"** ("where" system). Nó nhanh hơn và nhạy hơn với chuyển động. Nó quan trọng hơn trong việc phát hiện những nguy hiểm xuất hiện ở thị trường ngoại vi
- Khi một vật được phát hiện, thông tin thị giác chi tiết (các chi tiết không gian, màu sắc) chủ yếu được vận chuyển bởi hệ thống parvo. Nó được gọi là **hệ thống "cái gì"** ("what" system)

Tổn hại chọn lọc một số phần của thể gối ngoài gây ra những rối loạn thị giác có thể dự tính được đối với một hệ thống có vai trò hỗ trợ 2 chức năng riêng biệt:

- Tổn hại ở các lớp 3-6 (tế bào parvo) gây giảm sắc giác và thị lực. Tuy nhiên, độ nhạy với ánh sáng nhấp nháy tần số cao vẫn được bảo toàn
- Tổn hại ở các lớp 1-2 (tế bào magno) gây ra kém phát hiện ánh sáng nhấp nháy tần số cao và khó hơn trong việc phát hiện những vật lớn. Sắc giác và độ phân giải không gian cao không bị ảnh hưởng

CÁC ĐƯỜNG SONG SONG Ở NGƯỜI

Do những điểm giống nhau giữa người và khỉ, các nhà khoa học cho rằng các nguyên lí này cũng có thể áp dụng cho hệ thống thị giác của người. Các khám nghiệm vật lí thần kinh đã được đưa ra để tách biệt và nghiên cứu hệ thống tế bào magno và hệ thống tế bào parvo.

CÁC CÁCH TỬ ĐẲNG QUANG (ISOLUMINANT GRATINGS)

Một phương pháp dùng các cách tử **đẳng quang** (độ sáng bằng nhau) chỉ kích thích hệ thống parvo mà không kích thích hệ thống magno (Schwartz, 2004 Hình 13-7). Cho bệnh nhân thấy các sọc màu khác nhau luân phiên (thí dụ, vạch đỏ và vạch xanh), nhưng độ sáng (không phải độ trưng) của các sọc bằng nhau. Các sọc không được thấy bởi hệ thống tế bào magno, bởi vì chúng có độ sáng bằng nhau và chỉ khác nhau về màu. Khám nghiệm này chỉ dùng để đo hệ thống parvo bởi vì các nơ-ron magno không thể phát hiện các sọc.

ĐO ĐỘ NHẠY LƯỢNG TĂNG

Đây là một phương pháp khác được dùng để đo độ nhạy lượng tăng màu (quang phổ) (Schwartz, 2004 Hình 13-8). Kích thích có 2 đặc điểm quan trọng:

- Một vết sáng đơn sắc (màu có một bước sóng) phải được nhận thấy trên một nền trắng
- Ngoài ra, kích thích nhấp nháy ở tần số 25 Hz

Bắt đầu bằng một lượng tăng độ chói (ΔI) rất nhỏ, tăng độ chói đến khi bệnh nhân nhận thấy màu và nhấp nháy. Điều này xảy ra ở các mức độ chói (các ngưỡng) khác nhau, thay đổi theo bước sóng.

Ở một số bước sóng, bệnh nhân nhạy hơn với màu và nhận thấy nó đầu tiên, sau đó thấy nhấp nháy (440 nm). (Nhắc lại là ngưỡng và độ nhạy có liên quan nghịch). Ở các bước sóng khác, mắt nhận thấy nhấp nháy đầu tiên (nhạy hơn với nhấp nháy), sau đó đến màu (600 nm). Điều này gợi ý sự hoạt động riêng biệt của hệ thống tế bào parvo (nhìn màu) và hệ thống tế bào magno (phát hiện nhấp nháy).

Trích từ Schwartz, 2004 (trang 293): “Các ngưỡng riêng biệt của màu và nhấp nháy gợi ý sự tồn tại của 2 đường sinh lí độc lập. Đường cong màu có lẽ miêu tả các ngưỡng của đường parvo kéo dài mã hóa màu, và đường cong nhấp nháy miêu tả các ngưỡng của đường magno nhất thời.”

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- Schwartz SH. **Visual Perception - A Clinical Orientation, 3rd Edition**. Appleton & Lange, Stamford, Connecticut, 2004
- Adler FH and Hart WH. **Adler's Physiology of the eye: Clinical application**. 9th Edition. Mosby, USA. 1992