

Nätinna och synfält

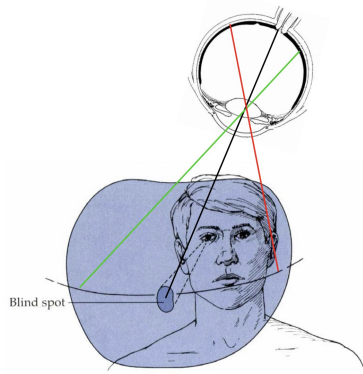
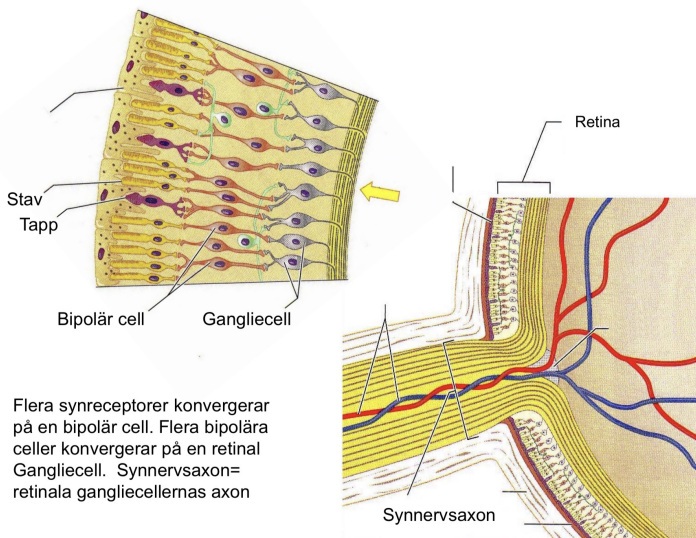


Bild 1

Den laterala delen av synfältet projiceras på den mediala sidan av retina och vice versa. Ett område av synfältet motsvaras av ett område i retina. Den blinda fläcken är där synnerven lämnar ögat.

Bild 2

Nätinnans celler



Flera synreceptorer konvergerar på en bipolär cell. Flera bipolära celler konvergerar på en retinal Gangliecell. Synnervsaxon= retinala gangliecellernas axon

Fotoreceptorer (stavar & tappar) längst in på pigmentepitelet står i kontakt med bipolära neuron som projicerar till gangliceller.

Ett synnervsaxon har ett "receptivt fält" i synfältet

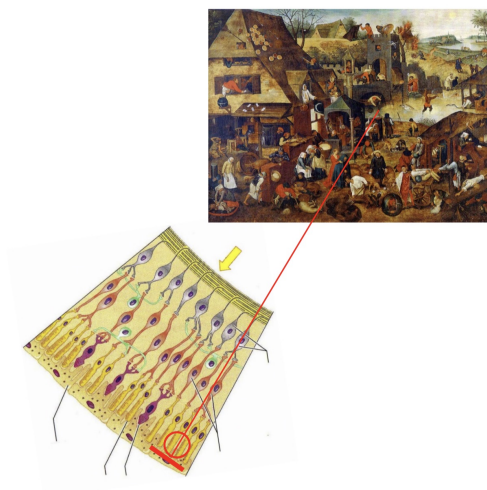


Bild 3

Synreceptorer som via bipolära axon kopplas till en retinal gangliecell motsvarar ett cirkulärt område av retina, och detta cirkulära område motsvarar i sin tur ett cirkulärt område av synfältet (cellens receptiva fält). I fovean har gangliecellerna små receptiva fält, medan de utanför fovean är större. De receptiva fälten kan överlappa varandra.

Synreceptorer

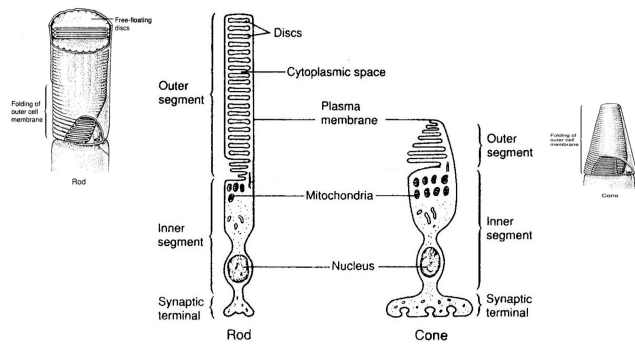
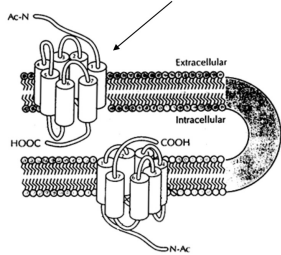


Bild 4

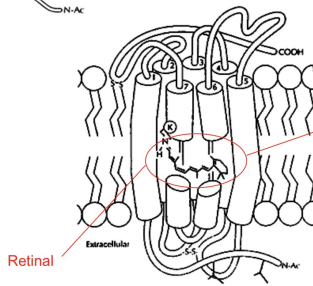
De yttre segmenten i stavarna består av membrancisterner (discs) vars membran innehåller det ljuskänliga proteinet opsin, motsvarigheten i tappar kallas rhodopsin.

I tapparna finns ett annat ljuskänligt protein (iodopsin) som sitter i invaginationer av cellmembranet y det yttre segmentet.

Ljuskänligt protein - Opsin



Ljusavkänning



Ljus ger isomerisering av retinal

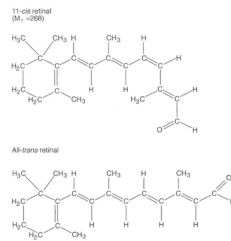


Bild 5

Illustration av opsin. När ljus träffar opsinet sker en isomerisering av molekylens retinal som går från cis till trans vilket gör att det frigörs från opsinet.

Receptorpotential

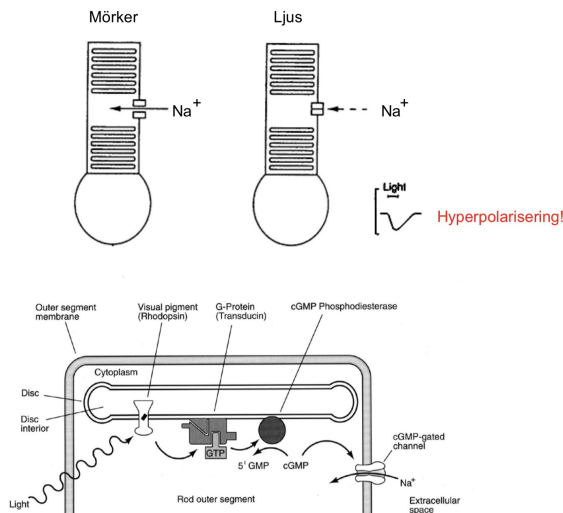
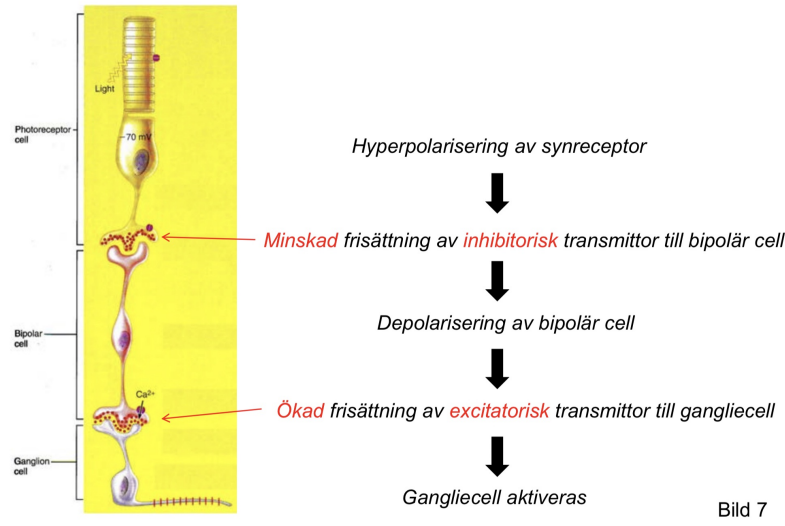


Bild 6

När ljus träffar opsinet stängs Na-kanaler vilket leder till en hyperpolarisering av membranpotentialen. Receptorpotentialen i tappar och stavar är alltså en hyperpolarisering.

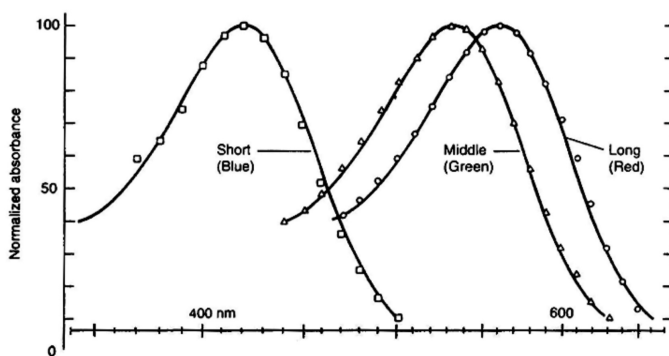
Koncentrationer av cGMP styr sannolikheten att Na-kanaler öppnas. Koncentrationen av cGMP styrs i sin tur av opsin som i och med retinals frisläppning, genomgår en konformationsändring, och aktiverar sedan via ett G-protein ett fosfodiesteras som spjälkar cGMP. Den minskade cGMP koncentrationen minskar kanalens öppningssannolikheten.

Receptorerna hyperpolariseras vid ljus - hur aktivitet i synnerven?



Det som möjliggör att en hyperpolarisering av synreceptor leder till en AP är att varken receptorn eller det bipolära neuronet avfyra AP utan de reglerar frisättning av transmittorsubstans. Hur processen lyder syns på bilden till vänster.

Skillnader mellan synreceptorer - våglängdsområden



Det finns 3 olika typer av tappar som skiljer sig åt med avseende på spektralkänslighet (blåa, röda & gröna). Denna skillnad beror på att de har olika opsiner som har absorptionsmaximum på olika nivåer (dock är spannet brett och namnen avspeglar varje tappas högsta känslighetsläge).

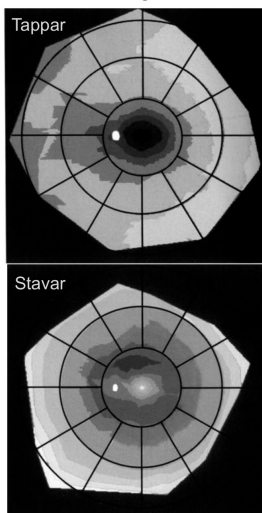
Man kan få fram alla färger med hjälp av dessa 3 i olika koncentrationer, och man har en hypotes om att hjärnan avgör just färger genom att jämföra nivåerna av dessa 3 färger (trikromatiska färgteorin).

Detta sammanfaller väl med att nervsystemet till att börja med delar upp det infallande ljuset i just dessa 3 våglängdsområden genom de ovan nämnda tapparna.

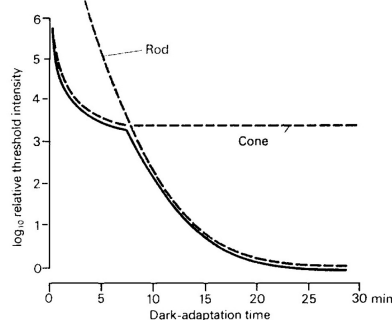
Stavarna har sitt absorptionsmaximum vid ca 500 nm.

Skillnader mellan synreceptorer – fördelning och ljuskänslighet

Bild 9 Fördelning/täthet



Ljuskänslighet/adaptation



Här ser man koncentrationen av tappar respektive stavar på retina. Tapparna finns koncentrerade på fovean, och här har man alltså färgseende samt den största synskärpan. Stavar finns på hela retina förutom i fovean. Ju mer perifert man kommer på retinan desto mer minskar koncentrationen av dem båda, vilket innebär att skador på dessa delar inte behöver vara alltför negativa.

De olika fotoreceptorerna är dessutom olika ljuskänsliga, där stavar är ca 1000 gånger med ljuskänsliga jämfört med tappar. Båda receptorerna adapterar sig till mörker och för tappar tar det ca 10 min att uppnå maximal känslighet medans det för stavar tar ca 20-30 min. Att stavar är mycket känsligare förklarar varför man ser svartvit om belysningen är tillräckligt svag. Ljuskänsligheten är en viktig faktor för att reglera aktiviteten hos fotoreceptorer och undvika skador.

Mekanismen för detta är delvis att inflöde av Ca²⁺ vid mörker minskar aktiviteten av rhodopsinkinas som avaktiverar aktivt rhodopsin, samt att det hämmar syntesen av cGMP genom att hämma adenylatcyklaset. (Behöver ej läras in)

Synfältets organisation

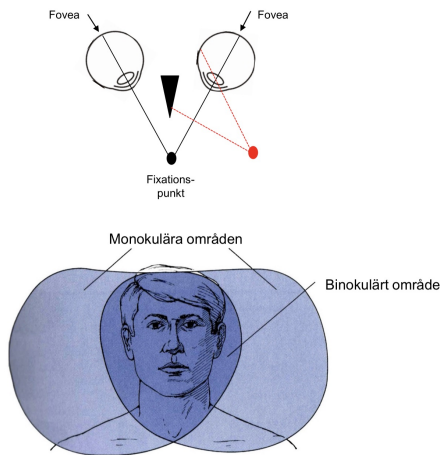


Bild 11

Punkten där båda ögonens optiska axlar möt kallas för fixationspunkt. De områden som båda ögonens synfält superponeras kallas för binokulärt område och lateralt om detta område finns 2 monokulära områden som endast täck av ett av ögonen.

Synbanorna och synfältets representation i hjärnan

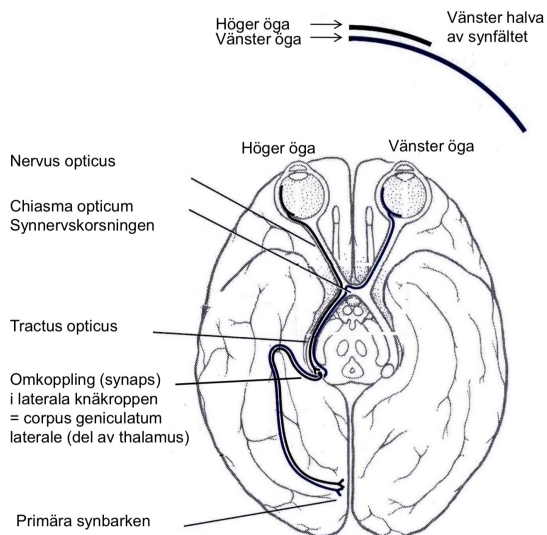


Bild 12

Synnerven går från vardera öga till synnervskorsningen (chiasma opticum) där fibrerna från den nasala (mediala) delen av retina kommer att korsa över till motsatt sidas tractus opticus. Fibrerna från den temporala (lateral) delen av retina kommer däremot inte att korsa. Detta innebär att de axon som motsvara en given sida av synfältet (höger/vänster) kommer att sorteras ut och samlas upp i motsatt sidas tractus opticus, alltså kommer höger synfält representeras i vänster hemisfärs synfält och vice versa.

Förbindelsen från tractus opticus går via en omkopplingskärna i thalamus (corpus geniculatum laterale) upp till synbarken, som ligger i Occipitalcortex kring sulcus calcarinus i BA 17.

Hemianopsi

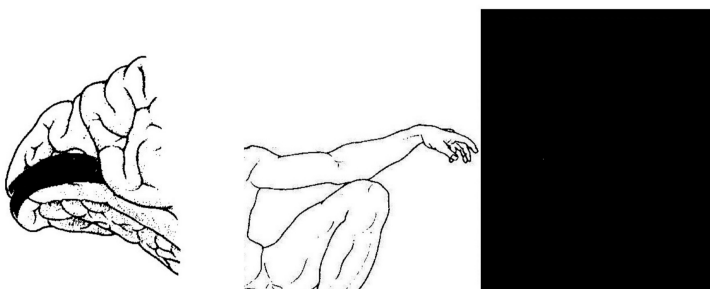
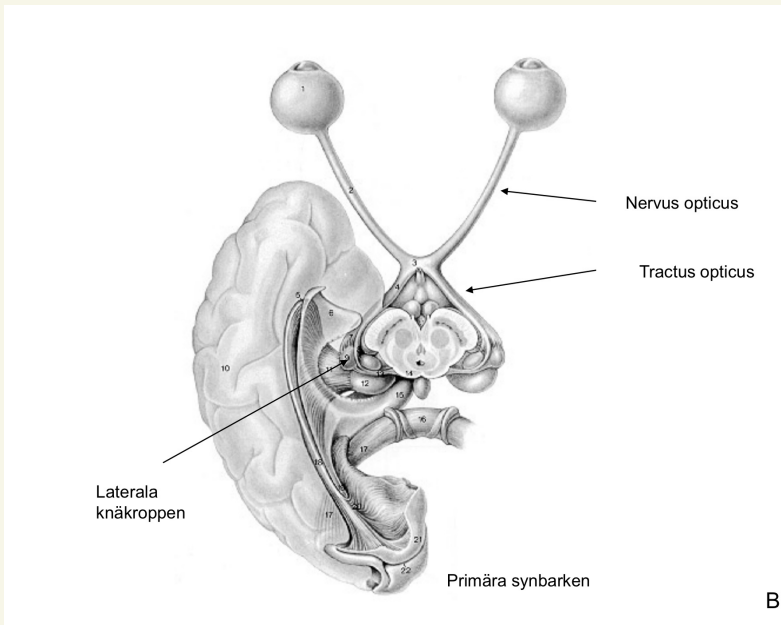


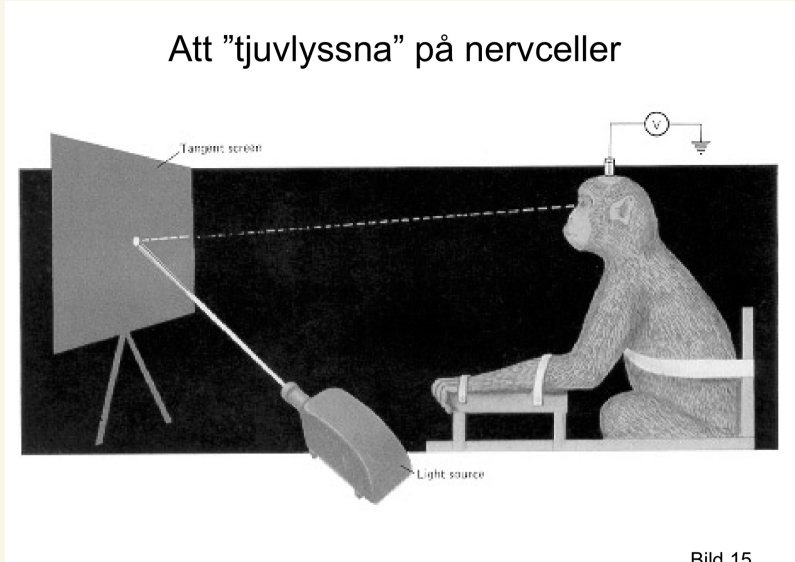
Bild 13

Skador på synnerven bakom chiasma opticum leder till synfältsfel, och vid komplett bortfall av en hemisfärs synbark kan man lida av hemianopsi (bortfall av ett synfält).



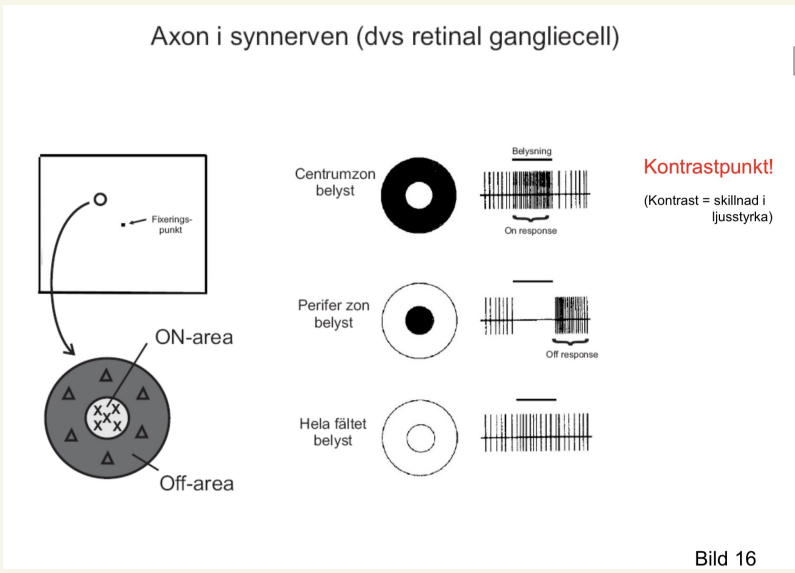
Här är en annan anatomisk bild av synbanorna där förbindelser till centra på hjärnstamsnivå, bl.a colliculus sup.

Bil



Man kan undersöka bearbetning av syn i synbanorna och hjärnan genom att jämföra cellernas/nervfibrernas egenskaper såsom adekvat stimuli och receptiva fält. Detta görs genom att registrera extracellulära AP på ex. Apor.

Bild 15



Det som aktiverar olika ganglieceller i synnerven varierar. Den gemensamma faktorn är att de aktiveras av ett kontrast förhållande mellan en central zon och en perifer zon. De celler som avfyra en skur av AP vid en kontrastskillnad där centrum är mer belyst än periferin (on-response) sägs ha ett On-center och dessa cellers AP upphör när kontrasten har ett motsatt förhållande, alltså att periferin är mer belyst än centrum. När belysningen av periferin sedan upphör så ges en skur av AP, så kallad off-response. Celler med motsatta förhållande sägs ha ett off-center istället.

Sammanfattningsvis kan man säga att det finns 2 huvudtyper av retinal a ganglieceller vars receptiva fält består av 2 antagonistiska zoner.

Informationen från ganglicellerna projiceras vidare till den laterala knäkroppen som har samma typ av receptiva fält = ingen nämnvärd bearbetning av syn.

Bild 16

Enkel cell i primära synbarken

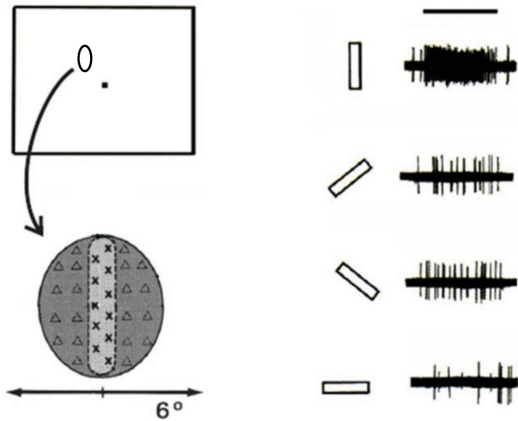


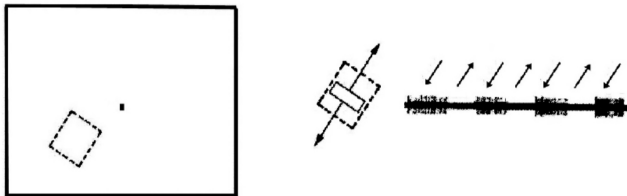
Bild 17

Axonen från den laterala knäkroppen terminerar i stjärnceller i lager IVc på den primära synbarken. Dessa har samma typ av receptiva fält som gangliecellerna = ingen nämnvärd bearbetning än. Dock finns andra typer av celler i andra cellager, vilket ska exemplifieras med 3 celler.

Enkla celler till att börja med är celler som aktiveras av att en kontrastkant presenteras i det receptiva fältet, en linje. Dessa celler aktiveras olika beroende på orienteringen av denna linje, där olika celler har olika styrkeområden, vilket illustreras av bilden nere till vänster, vars optimala linje är vertikal.

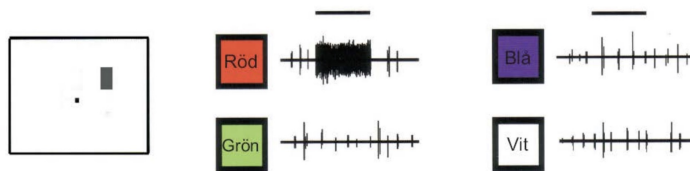
Det behövs alltså en grupp enkla celler för att täcka upp alla dessa linjers olika orienteringar, för att täcka en liten del av synfältet.

Bild 18 Komplex cell i primära synbarken



Komplexa celler aktiveras också av linjer, men har ett rektangulärt receptivt fält vilket gör att en linje kan röra sig längs med fältet vilket följaktligen leder till en starkare aktivering, något som gör dessa celler lämpliga för att detektera rörelse.

Bild 19 Våglängdskänslig cell i primära synbarken



Våglängdskänsliga celler aktiveras av olika våglängder för olika färger, och detta färgbestämmer det receptiva fältet,

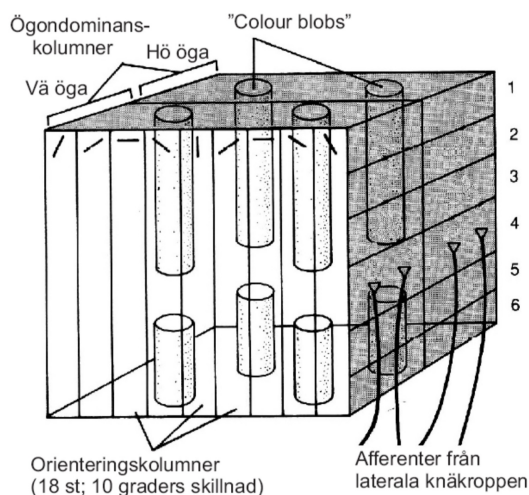


Bild 20

Cellerna är organiserade i ett kubsystem med en rad av orienteringskolumner samt en rad av ögondominanskolumner. Det finns ca 18 orienteringskolumner och de består av enkla samt komplexa celler vars riktningsskänslighet skiftar med ca 10 grader mellan varje kolumn, för att täcka hela spannet av vinklar.

De 2 ögondominanskolumnerna som finns avgör vilket ögats cell som aktiveras bäst. Utöver detta finns så kallade colour blobs (färgkänsliga celler insprängda i cylindrar) mitt i kolumnerna.

En sådan kub kan alltså avgöra orientering, rörelse och färg.

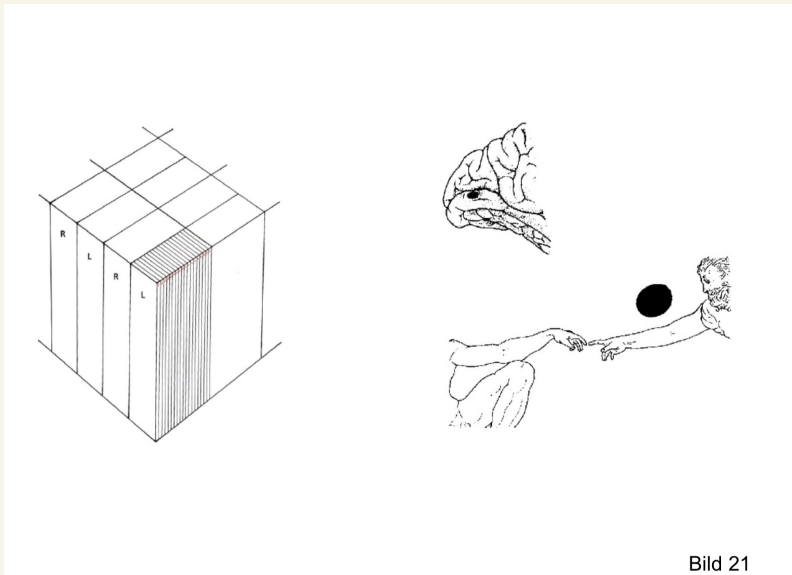


Bild 21

Hela synfältet analyseras av tusentals sådana kuber (hyperkolumner) i primära synbarken. Denna uppbyggnad av synbarken gör att punktliga skador på den kommer att skapa specifika blinda fläckar i synområdet, s.k skotom. Dessa behöver inte nödvändigtvis märkas av (som blind fläcken exempelvis).

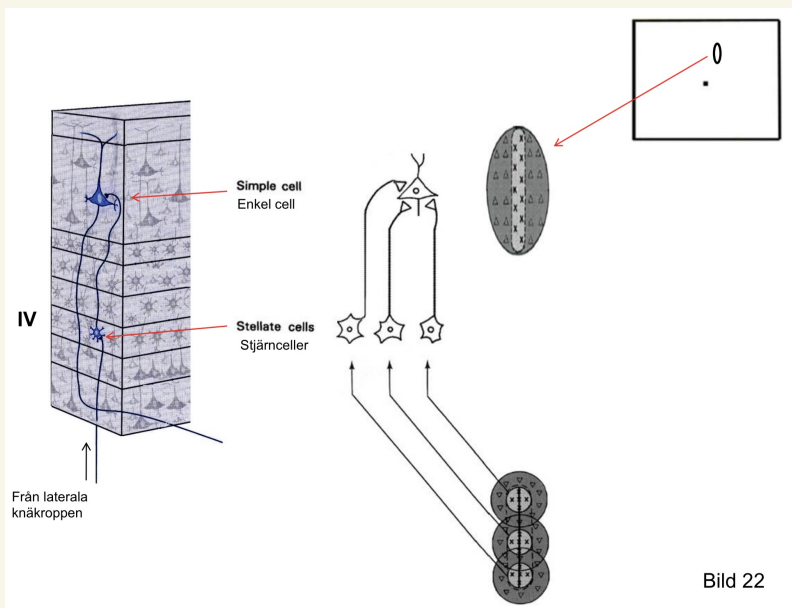


Bild 22

En enkel cell får inflöde från flera stjärnceller vars synfält ligger förskjutna längs en linje i förhållande till varandra, och summan av deras receptiva fält blir den linje som en enkel cells receptiva fält utgörs av.

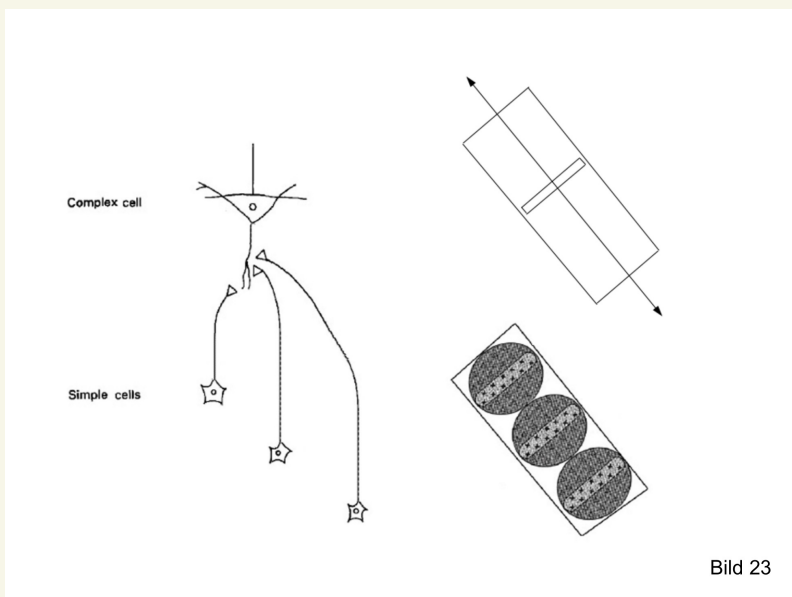
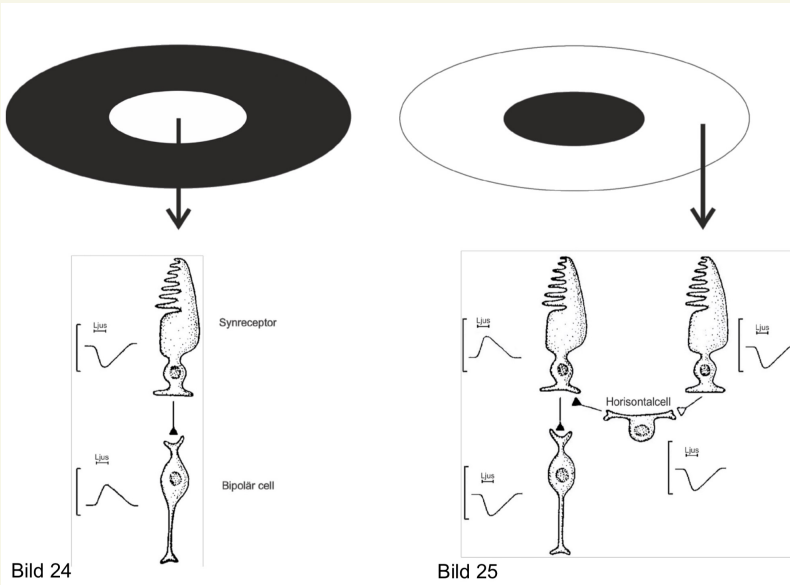


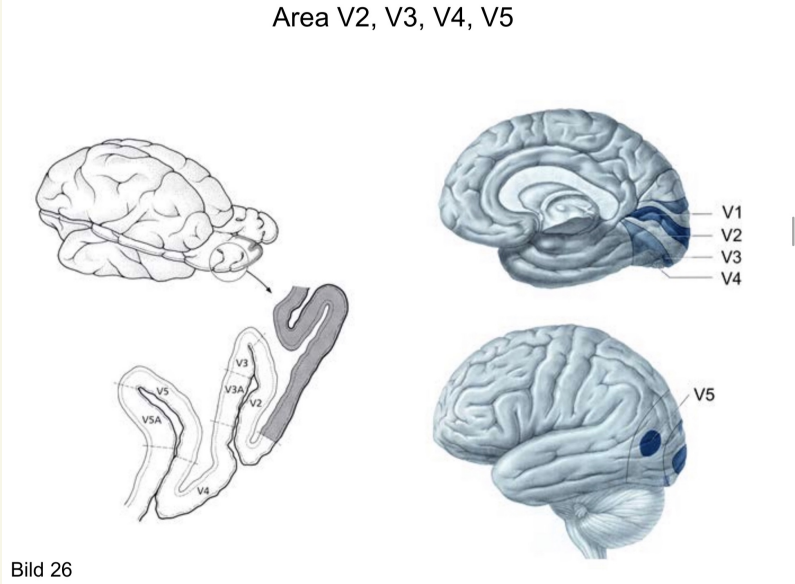
Bild 23

De komplexa cellerna får i sin tur inflöde av flera enkla celler vars receptiva fält ligger parallellt med varandra. Alltså innebär det att rörelse av en linje över de komplexa cellerna motsvarar en ordningsvis aktivering av flera enkla celler.

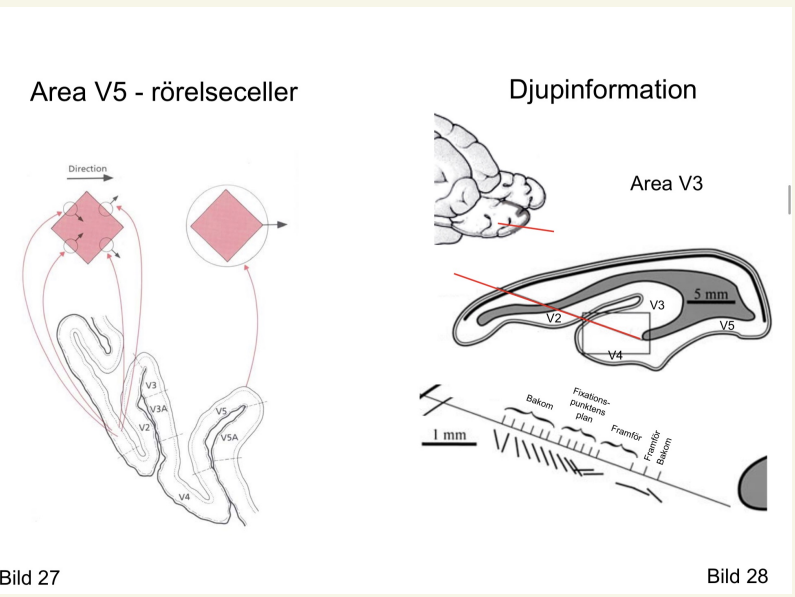


Dessa två bilder syftar till att förklara hur kontrastskillnaderna aktiverar ganglioceller, och hur belysning av periferin kan ge motsatt effekt mot belysning av centrum. När en fotoreceptor aktiveras av ljus sker en hyperpolarisering vilket minskar sekretion av den inhiberande transmittorsubstansen. Detta gör att de bipolära neuronerna depolariseras -> AP i gangliocellerna.

När däremot en fotoreceptor perifert i det receptiva fältet hyperpolariseras så kommer detta leda till en hyperpolarisering av så kallade horisontalceller (förbinder fotoreceptorer) vilket leder till att dessa cellers normalt sett inhibitoriska effekt på kopplade fotoreceptorer nu upphör, vilket då leder till en depolarisering av den kopplade fotoreceptorn, alltså en ökad mängd frisläppt glutamat = starkare inhibition av de bipolära neuronerna. Detta är en form av lateralinhibition mellan synreceptorer.



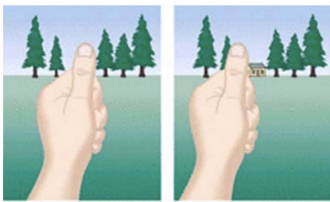
Denna bild visar den primära synbarken (V1) samt de angränsande högre areorna (V2-V5).



Area V5 är specialiserad på rörelse av föremål, och här har cellerna större receptiva fält än de komplexa cellerna i V1 vilket gör att det kan urskilja större objekts rörelser. Dessa celler aktiveras olika beroende på rörelseriktning men oberoende av färg och form.

Area V3 består i stort sett bara av enkla och komplexa celler, men till skillnad från V1 där endast hälften av dessa är känsliga för djupseende, så är en mycket större andel det i V3. Det finns inte heller några färgkänsliga celler i V3. Djupseendet möjliggörs av att det finns enkla och komplexa celler med preferens för samma orientering på en linje, men med olika preferens på djup relativt fixationspunkten. Även i V4 finns celler som är känsliga för djupseende men dessa har andra adekvata stimuli.

Stereoskopiskt seende



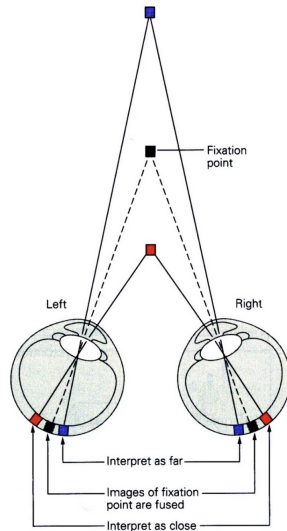
Seen by left eye

Seen by right eye

©Brooks/Cole Publishing Company/ITP



Bild 29



Med en given fixationspunkt som i bilden är svart får man att föremål som är belägna framför fixationspunkten bryts temporalt på retina och föremål som är belägna bakom fixationspunkten att bryta nasalt på retina. Det är denna skillnad i föremåls placering (retinal disparity) som CNS använder för att tolka föremåls avstånd i djupled och som cellerna i V3 (samt delvis V1) är känsliga för. Detta djupseende benämns som stereopsi och den bygger på att bilden som ögonen ger skiljer sig åt emellan dem.

Färg beror på reflektion

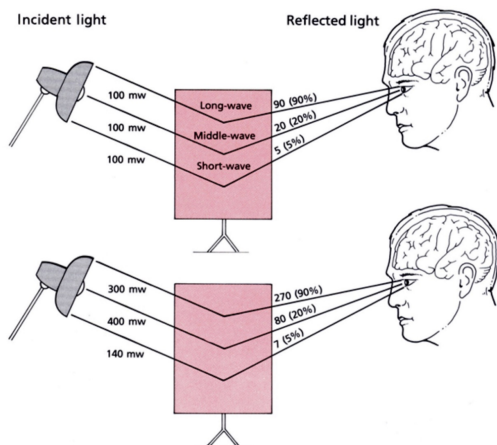


Bild 30

Ett bevis på att den trikromatiska färgteorin inte ensam kan förklara färgseende är att om man tar ett föremål som i bilden och belyser det med olika ljus som följaktligen resulterar i olika proportioner rött/blått/grönt som reflekteras tillbaka borde det leda till att föremålet ändra färg utefter belysningen.

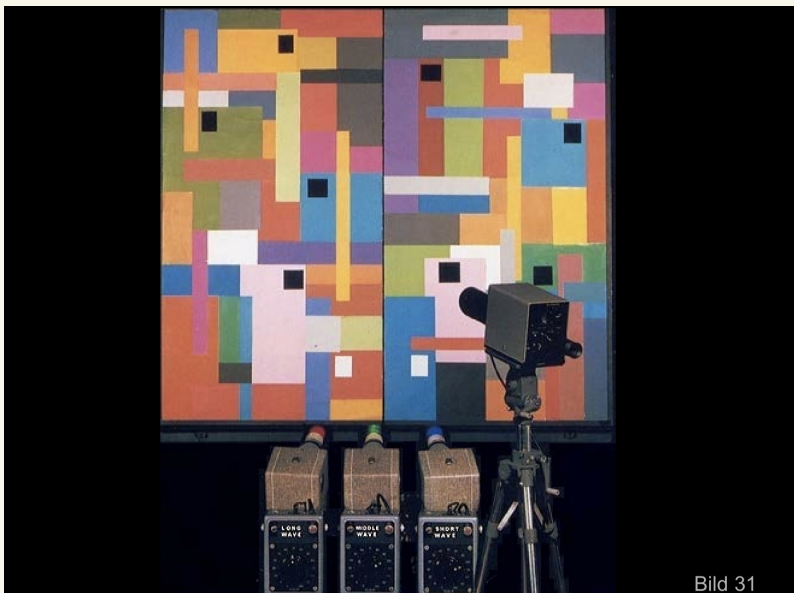


Bild 31

Genom experiment med s.k. Mondrian tavlor så har man bevisat att identiska våglängssammansättningar inte behöver ge upphov till samma färger. Detta bevisades genom att belysa olika färger på denna tavla på så sätt att de båda reflekterade tillbaka exakt samma våglängssammansättning men ändå tolkades färgerna vara olika. Detta är naturligtvis inte förenligt med den trikromatiska färgteorin.

Man säger att det finns en färgkonstans, alltså en förmåga hos oss att känna igen oföränderliga egenskaper hos färger.

Färgkonstans i V4 men inte i V1

Bild 32

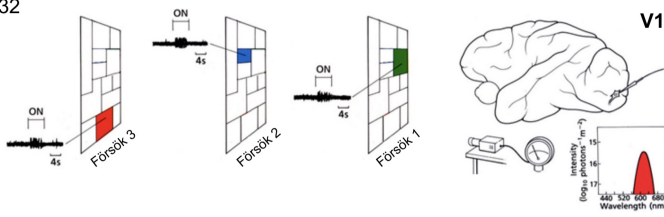
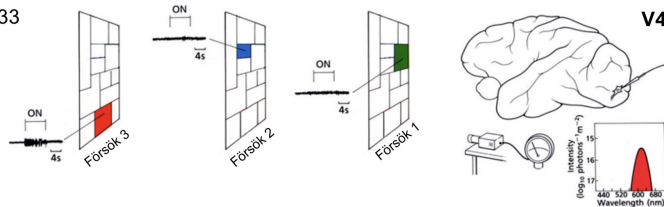


Bild 33



Denna färgkonstans ligger bevisligen inte i V1 eftersom man studerat de färgkänsliga cellernas respons till ovan nämnd situation så att olika färger reflekterar tillbaka samma våglängdsspektrum, och samma slags cell har aktiverats i samtliga lägen, vilket tyder på att dessa celler snarare än att registrera färg registrerar våglängdssammansättningar.

Man har däremot sett att färgkänsliga celler i den visuella associationsarean V4 däremot registrerar färg, eftersom de inte alltid aktiveras trots att samma våglängdsspektrum reflekteras tillbaka, utan i det här fallet endast när en specifik färg reflekterar den givna våglängdskombinationen.

Mekanismen för färgkonstans antas ha att göra med en komparativ registrering av våglängder i relation till dess omgivning, det vill säga att ett område kan tilldelas färgen rött eftersom det reflekterar mer ljus i det våglängdsområdet än områden runt omkring. Detta bevisades genom att göra Mondrian försöket fast där bara en ruta i taget belystes medan resterna mörklades.

Hierarkisk och parallell bearbetning

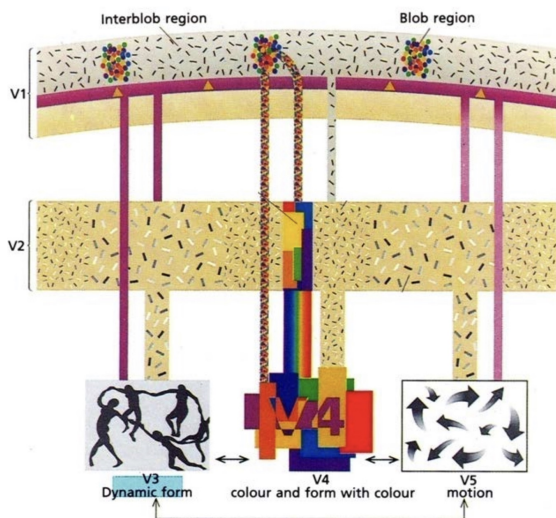


Bild 34

Detta är en schematisk bild på hur synbearbetning eventuellt bearbetas efter V1, där man kan tänka sig att det finns direkta banor mellan blobregionerna och V4 eller mellan orientationskolumnerna och V3. Sedan samverkar dessa på något sätt som fortfarande är oklart.

Dorsal stream och ventral stream

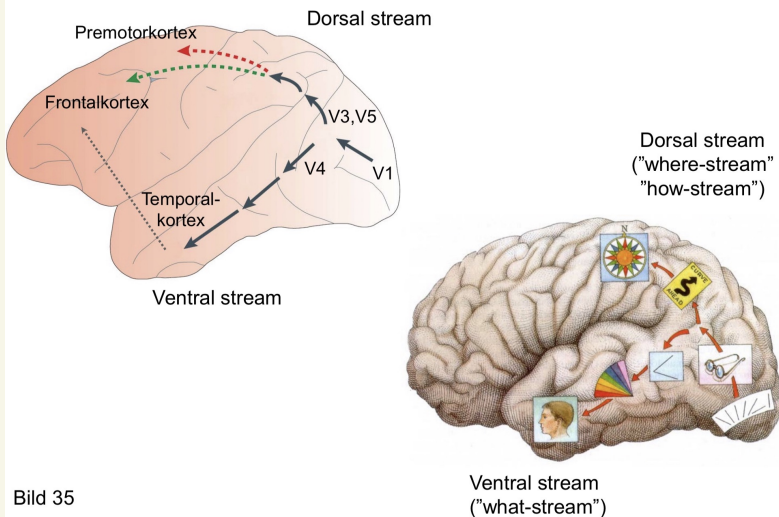


Bild 35

2 huvudriktningar av projektioner har urskiljts från V3-V5, en dorsal-stream mot parietalloben och en ventral-stream mot frontalloben. Den ventrala banan anses vara betydelsefull för att analysera vad man ser (what-stream) och den dorsala banan anses vara viktig vad gäller vart man ser något (spatial vision) och kallas därför (where-stream) trots att man i dagsläget vet att den antas ha fler funktioner och brukar därför kallas how-stream (vision for action).

Temporalkortex

Ansikten

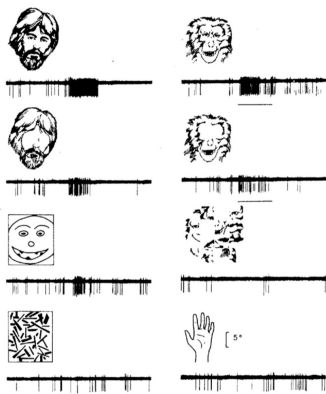


Bild 36

Objekt-former

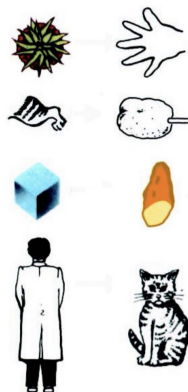


Bild 37

I den inferior delen av temporalcortex (slutet av den ventrala banan) finns celler som aktiveras av ansikten. Man kan tänka sig att ett givet ansikte ger en visst respons hos dessa celler, medans ett annat ansikte ger en annan respons, men de aktiveras inte av andra föremål exempelvis.

Man har undersökt temporallobsceller utanför ansiktsarean för att se om dessa aktiveras av specifika objekt, vilket de gör när de utsätt för vardagliga objekt, men det är svårt att tro att det handlar om så specifika stimuli utan snarare av former som kan tänkas ingå i bilder eller föremål.

Temporalkortex

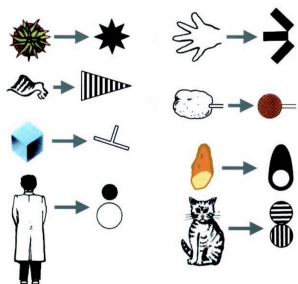
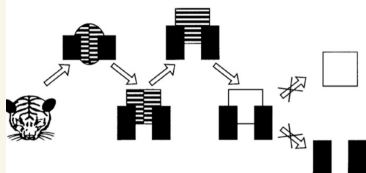


Bild 38

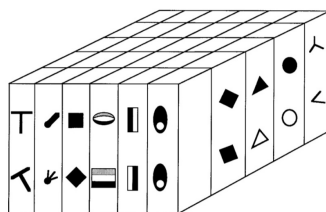


Bild 39

Genom att utsätta dessa celler för förenklade bilder av dessa vardagliga objekt så långt som möjligt har man kunnat bestämma vad som egentligen är adekvata stimulin för objekten, något som kan ses på bilden.

Dessa formkänsliga celler tycks ligga i kolumner där varje kolumn har snarlika former som adekvat stimuli. Man tänker sig därför att kolumnerna samarbetar för att identifiera objekt som tillsammans kan förklaras med hjälp av dessa olika former. Man kan se det som ett formalfabet.

Temporalkortex

Kurvatur



Ytglans



"Landskap"

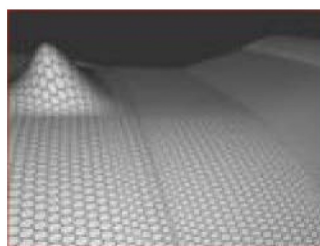


Bild 40

Det finns även areor i temporalcortex som kan identifiera föremåls ytegenskaper i 3D delvis genom celler som aktiveras av olika kurvaturer och delvis genom celler som aktiveras av olika ytglans.

Ska även finnas celler som aktiveras av öppna 3D ytor som landskap.

Parietalkortex

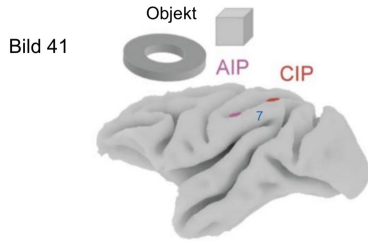


Bild 42

Syn + somatosensorisk ("karta över omgivning")

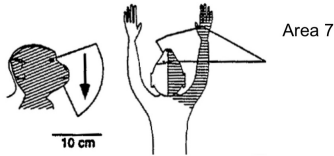
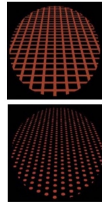
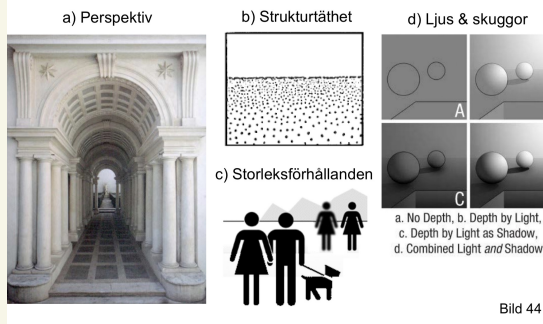


Bild 43

Monokulär djupinformation



Monokulär djupperception



I den inferiora delen av parietalloben där den dorsala banan slutar finns 3 områden som visas i bilden (BA 7, Anterior intraparietal area samt Caudal intraparietal area). Celler i dessa områden signalerar olika information.

AIP aktiveras av föremål men inte så detaljerat utan snarare för att bearbeta information som behövs för motoriska areor för att kunna utforma gripörelser.

I BA 7 har man sett att nervcellerna kombinerar information från det somatosensoriska systemet och synsystemet. Man tänker sig att denna BA har en karta över kroppen och den närliggande omgivningen. När somatosensorisk information kombineras med syninformation kan man avgöra om en kroppsdel tillhör en själv.

Nervceller i CIP registrerar stereopsi som togs upp tidigare, alltså djupseende. De kan dock även registrera monokulär djupperception som man kan se på bilden (upplevelse av djup man kan se med ett öga).

Monokulär djupperception är strategierna som används för att se 3D utan stereopsi. Man kan se dessa på bilderna. En ytterligare ledtråd som hjälper är att när man rör på ögat så kommer föremål närmare ögat att förflytta sig snabbare över retina än föremål längre bort (parallax).

Bild 45

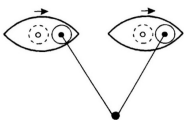


Bild 46

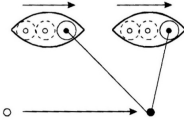


Bild 47

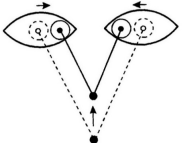


Bild 48

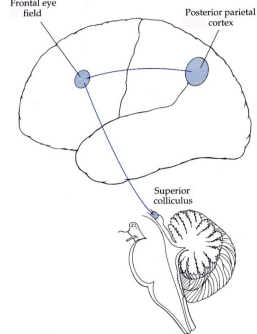
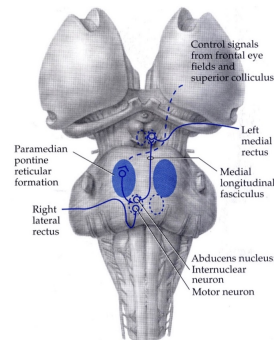


Bild 49



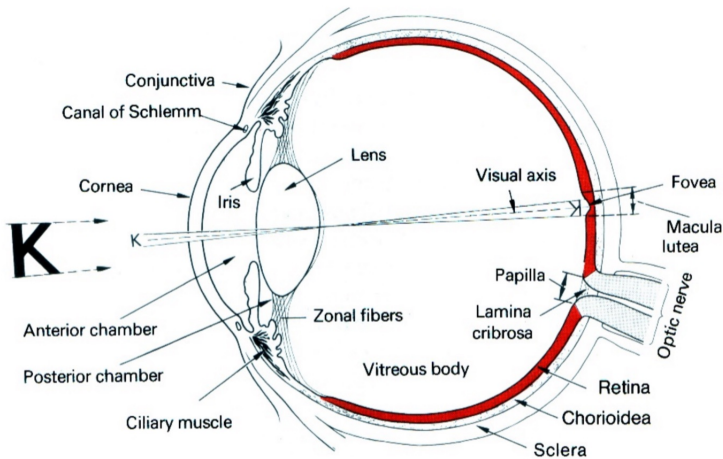
Gemensamt för alla rörelser utom vergensrörelsen är att de måste ske samtidigt i båda ögonen och denna koordinering sker i hjärnstammen. Detta genom att FEF signal som till slut hamnar i abducenskärnan, därifrån inte bara aktiverar den mediala/laterala rectus muskeln i ett öga utan samtidigt den motsatta muskeln i det andra ögat så att båda rörelserna sker samtidigt.

Eftersom ögats bästa upplösning finns i fovean som är väldigt liten måste ögat ständigt röra på sig för att garantera bästa upplösning, detta görs genom 4 huvudtyper av rörelser:

- VOR (redan tagits upp i vestibularis avsnittet)
- Saccader är den snabbaste ögonrörelsen (400 grader/s) och är viljestyrd. Används när man snabbt vill flytta ögonen mot något objekt i omgivningen.
- Följerörelse möjliggör att följa ett föremål som rör sig i synfältet. Långsammare än saccader men kan regleras så att de håller samma hastighet som objektet. Kan utlösas viljemässigt men ej i frånvaro av rörligt föremål.
- Vergensrörelse är när båda ögonen adduceras för att kolla på föremål på nära håll och ändå projicera det på fovean.

Banorna som utlöser Saccader börjar med projektioner från V5 till parietalkortex och FEF (Frontal eye fields). Från dessa signaleras kommando att göra Saccader via nedåtgående banor till colliculus sup so sedan utlöser saccader via pontina blickriktningscentra som i sin tur aktiverar ögonmusklerna via abducenskärnan.

Bild 50



Ögats brytningskraft är totalt ca +58 dioptrier, där hornhinnan står för +43 och linsen för +15. Den optiska axeln är den axel som går genom fovean och centrum av linsen.

Bild 51

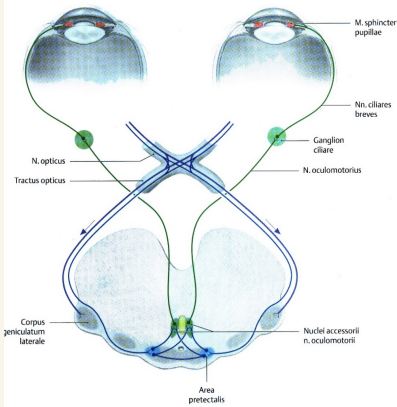
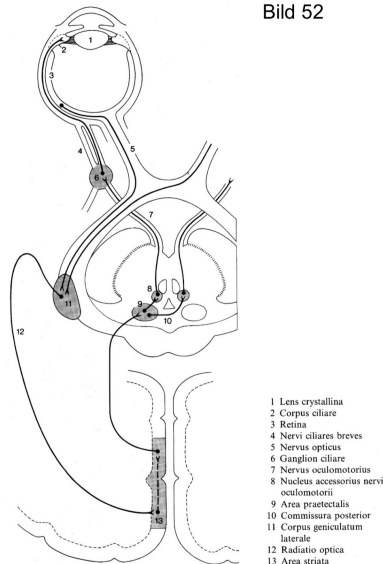


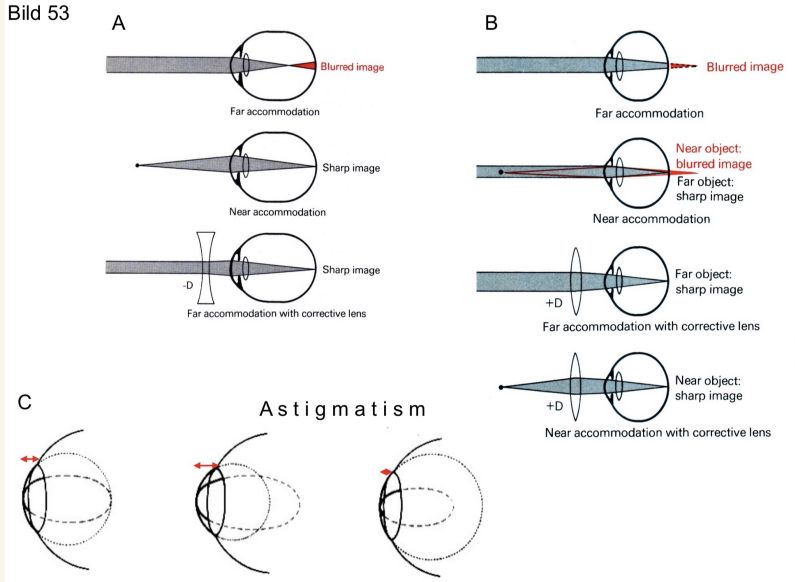
Bild 52



Den efferenta banan för pupillreflexen går från Nuclei accessorii nervi oculomotorii (Edinger-Westphals kärna) genom parasympatiska trådar i nervus oculomotorius och omkopplas sedan i ganglion ciliare. Den afferenta banan utgörs av fibrer i tractus opticus som istället för att terminera i corpus geniculatum lateralis avviker och går direkt till area pretectalis. Pretectalis i sin tur projicerar till båda sidors Edinger-Westphals kärnor alltså ändras pupillstorleken bilateralt vid ökad ljusstyrka.

Linser projicerar bilder längre bak ju närmare ett föremål kommer, därför behöver den ändra sin tjocklek för att öka brytningskraften. Detta sker genom att kontraher m. Ciliaris som håller upp linsen med hjälp av zonulatrådar. Denna process kallas ackommodation och brukar försämras med åldern eftersom linsen blir stelare (presbyopi = ålderssynthet).

Bild 53



Några vanliga brytningsfel i ögat:

A) Myopi (närsynthet). Innebär att en bild på långt avstånd projiceras skarpt framför retina på grund av att ögats längsaxel är för lång, vilket gör att man ser suddigt. Ser dock bra på nära håll då den projicerade bilden förflyttas bakåt. Kan korrigeras med negativ lins.

B) Hyperopi (översynthet). Innebär att en bild på långt avstånd projiceras skarpt bakom retina på grund av att ögats längsaxel är för kort. För att motverka detta används ackommodation men när man sedan ska se på kort avstånd kan man inte ackommodera mer vilket gör att bilden blir suddig. Kan korrigeras med en positiv lins som ökar brytningen.

C) Astigmatism är ett brytningsfel i hornhinnan som gör att dess krökning varierar i olika plan, vilket då leder till att man får olika ljusbrytning i olika plan.

Kliniska aspekter

I vetenskap om att hjärnbarkens bildanalys ter sig hierarkiskt och med inslag av parallell bearbetning mellan de högre areorna kan man skapa sig en förståelse för hur skador kan påverka en persons synförmåga.

Exempel på skador och påföljande symptom:

- Skador på den ventrala banan till temporalbanor ger svårigheter i att känna igen vad man ser eller beskriva föremål. Ex. Skada på V4 kan leda till kortikal färgblindhet. Skador i temporalloben kan leda till oförmåga att identifiera ansikten (prosopagnosi), eller oförmåga att identifiera olika föremål och vad de används till (Agnosi).
- En bilateral skada i V5 kan leda till att man förlorar förmågan att uppleva rörelse (akinetopsi).

En annan viktig klinisk aspekt är FEF som vid exempelvis epilepsianfall som börjar i ena sidans frontallob och engagerar just FEF har som ett inledande symptom att ögonen vrids mot den ipsilaterala kroppshalvan. Stroke som engagerar ena sidans FEF inducerar istället en *déviation conjugée* som gör att ögonen vrider sig åt den kontralaterala kroppshalvan.

Ytterligare en klinisk aspekt att ta hänsyn till är projektionsbanorna mellan abducens kärnan och oculomotoriuskärnorna som kallas *fasciculus longitudinalis medialis*, eftersom denna kan skadas ensidigt under sjukdomen multipel skleros (MS) vilket kan resultera i att ena ögat inte följer med när det andra abduceras, utan står still (internukleär ophthalmoplegi).