

## Näthinnan som nervöst centrum.

Av

Docent *Ragnar Granit*, Helsingfors.

Fellow in Medical Physics, University of Pennsylvania,  
Philadelphia.

Sedan Ramon y Cajal (3) fastställde, att näthinnan icke blott är ett organ av receptorer i ordets strängaste bemärkelse utan även ett »specifikt nervöst centrum» (Cajal) med nervceller i invecklade synaptiska förband, ha då och då i litteraturen varit synliga sporadiska försök att tillerkänna dessa synapser bestämda funktioner. Avsaknaden av en experimentell bakgrund i förening med den bristande kännedomen om synaptiska processer har likväl varit alltför påfallande, för att försöken skulle kunna krönas med framgång. Härtill kommer även att den von Kries'ska duplicitetsteorien med dess lättfattliga antaganden nått en sådan popularitet, att under detta sekel tapp- och stavfunktioner stått i centrum av all teoribildning och förhindrat andra synpunkter att tränga fram i den mån de icke bestått i en utvidgning av duplicitetsteorien på fysiologisk, fotokemisk eller fotoelektrisk bas.

Emellertid synes tiden nu vara inne för ett erkännande och ett studium av de synaptiska förloppens roll i seendet. Sir Charles Sherrington i Oxford och hans grupp av ypperliga

medarbetare ha de sista åren lärt oss mera om de centrala processerna än vi vågat hoppas på för den närmaste framtiden, medan Cambridgefysiologen prof. E. D. Adrian (1) i en serie intressanta försök över aktionspotentialerna i det utskurna ål-ögats optiska nerv övertygande påvisat förekomsten av synaptiska processer i näthinnan. Adrian begagnade sig av vakuumrör-förstärkning och ernådde därigenom en sådan förstoring av den ljusretningen åtföljande, i optikus-fibrerna sig fortplantande potentialvågen att impulsfrekvensen approximativt kunde bestämmas upp till ett värde av 300 per sek. Då näthinnan retades med ljus av olika intensitet visade det sig att de enskilda potentialvågornas storlek ej förändrades, vilket ju även var att förvänta i betraktande av att nerver i gemen reagera på basen av en »allt-eller-intet»-princip; däremot steg frekvensen med en ökning av intensiteten, ett sakförhållande som sedermera av Adrian och hans medarbetare visats karakterisera både ändorgan och centrala cellkomplex urladdande sig reflektoriskt. En väsentlig nervös determinant vid bestämmande av ett ljusintrycks styrka måste sålunda vara den frekvens, varmed retina urladdar sig uppåt optikus.

Med retningens styrka förkortades även latensperioden för aktionspotentialens uppträdande i optikus och denna indikator befanns vara ett bättre mått på intensiteten av den fysiologiska processen i näthinnan än impulsfrekvensen, vilken sistnämnda ju alltid är ett gruppfenomen, ett medeltal av interferande potentialer i de enskilda optikusfibrerna. Synnerligen intressant var en av Adrian och Matthews' (1) första upptäckter, att enbart en ökning av den retade näthinnearean med båda dessa in-

dikatorer, frekvensstegringen och latensförkortningen, gav samma resultat som en ökning av intensiteten vid konstant area. Den riktiga förklaringen av detta för sinnesfysiologen naturliga fenomen funno de först senare (avh. n:r III); den spatiala effekten var ett synaptiskt summationsfenomen. Togos nämligen fyra från varandra separerade ljusretningar och bestämdes latensen för urladdningen i optikus för var och en särskilt, befanns värdet för de enskilda punkternas medeltal vara högre än då alla fyra retningarna samtidigt träffade näthinnan. Latensförkortningen i det senare fallet kunde blott betyda att retningen från de fyra separerade areorna samverkade till att ge en stegrad intensitetseffekt i retina. Nu äro stavar och tappar isolerade medan ett rikligt lateralt förbindelsenät sammansatt av horisontalcellers, amakriner och gangliecellskiktets cellutskott förbinda närliggande delar av näthinnan. Adrian och Matthews (1) förmodade att dylika cellers synaptiska förbindelser utgjorde den histologiska basen för denna »avståndseffekt», vilken sålunda skulle vara ett typiskt nervöst summationsfenomen. Den borde då kunna stegras med stryknin, vilken även visade sig vara fallet.

Sinnesfysiologen ställes i och med dessa försök inför en mängd intressanta uppgifter, alla gående ut på att finna i vad mån sinnesintrycken reproducera de processer vi nu lärt känna i näthinnan. Vid lösningen av vad som syntes vara kardinalproblemet, d. ä. frågan huruvida effekten av separerade retningsareor summeras, gällde det främst att använda en metod som icke byggde på en jämförelse av tvenne ljusintryck med ty åtföljande inställning på likhet, enär ett sådant förfaringssätt ju måste överskyla varje effekt av den ena

arean på den andra. Ett absolut mått på intensiteten ger emellertid retning med intermittent ljus och bestämning av den intermittensfrekvens som behöves för att bringa intrycket av »flimmer» till fusion. Denna fusionsfrekvens stiger med retningsstyrkan och kan tekniskt bekvämt och noggrant bestämmas med tillhjälp av elektriska frekvensmätare.

Tabell 1 återger resultatet av ett dylikt försök vid tvenne intensiteter om respektive 94,0 och 0,94 lux. Fusionsfrekvensen i varv/per sekund är bestämd för var och en av de fyra punkterna för sig (kolumn 1 och 3) samt för alla samtidigt, (2 och 4) i både central fixation (1 och 2) och med fixationspunkten  $10^\circ$  synvinkelgrader utåt periferien (3 och 4). De enskilda retningsareorna ha en diameter om  $1^\circ$  och ligga symmetriskt på en tänkt cirkel med en diameter om  $3^\circ$ , vars periferi de tangera.

Tabell 1.<sup>1</sup>

Ljusstyrka i lux	Central fixation ( $0^\circ$ )		Perifer fixation ( $10^\circ$ )	
	Enskilda retningsareor	Alla fyra samtidigt	Enskilda retningsareor	Alla fyra samtidigt
	varv/per sek.	varv/per sek.	varv/per sek.	varv/per sek.
94,0	22,84	23,07	19,88	22,76
0,94	13,28	13,31	12,10	12,69

Det är tydligt av fusionsfrekvensen är högre för alla fyra tillsammans än för var och en särskilt för sig. Denna avståndseffekt är avsevärt större i perifer fixation och beror ävenledes av intensiteten, som var att vänta. Det

<sup>1</sup> Ett typiskt resultat är återgivet. För detaljer se litteraturförteckningens n:r 5. Medelvariationen var för fem försökspersoner c:a 0,08 varv/per sek. för alla punkter samtidigt och 0,17 för de enskilda retningsareorna.

mänskliga ögat reproducerar sålunda troget en summationsprocess sådan vi funnit i ålögat med galvanometer-avledning från optikus, och detta ehuru här ett *sensoriskt* fenomen använts som indikator. Ytterligare är att märka att summationen är särskilt framträdande i de perifera delarna av retina, vilka histologiskt överensstämmer med ålögat (1, 5). I den mänskliga näthinnans periferi äro lateralförbindelserna särskilt rikligt utvecklade och ge sålunda upphov till vad som kunde kallas en lateralkonvergens av flera banor på gemensamma neuroner. Dessutom konvergera i periferin flera receptorer mot gangliecellskiktet. Fovea är anatomiskt i högre grad inställd på isolerad ledning (7). Periferien är i själva verket prototypen för den nervösa anordning, vilken på basen av Sherringtons och hans medarbetares försök borde ge summation *par preference*. Som bekant ser Sherrington i summationen det fysiologiska uttrycket för konvergens av flera banor mot ett gemensamt neuron och hans uppfattning har i och med det ovanbeskrivna försöket bekräftats på ett organ, där olika grader av konvergens direkt kunna studeras. Den principiella överensstämmelsen i funktion hos motoriska och sensoriska neuroner har påpekats av både Sherrington (9) och av Adrian och Bronk (2).

Summationen är vid central fixation av mindre omfång än i periferien, men saknas likväl icke. I det nyssnämnda försöket är den minimal, men om tvenne mot varandra förskjutbara halvcirkelformiga retningsareor användas erhålles en avsevärt högre summationseffekt om avståndet mellan dem minskas till c:a  $0,4^\circ$  (6). Det är härvid intressant att finna att synskärpan icke störes av summationseffekten, som man i första hand vore benägen att förmoda.

Då sålunda summationen ökas med en minskning av avståndet mellan de retade areorna är det tydligt att också en ökning av areorna måste stegra fusionsfrekvensen. Även Adrian och Matthews (1) funno ju att en ökning av arean verkade som en ökning av intensiteten, motsvarande i detta fall en stegring av fusionsfrekvensen. Sambandet mellan dessa faktorer funno vi (6) vara sådant, att om frekvensen betecknas med  $n$  och arean med  $A$

$$n = c \text{ Log } A + d$$

vari  $c$  och  $d$  äro konstanter. På samma sätt funno vi i överensstämmelse med tidigare forskare [Ferry (4), Porter (8)] intensitetsfunktionen som sådan vara

$$n = a \text{ Log } I + b.$$

Area och intensitet påverka sålunda fusionsfrekvensen på principiellt samma sätt och deras gemensamma effekt kan summeras som

$$n = \alpha \text{ Log } I \text{ Log } A + \beta \text{ Log } I + \gamma \text{ Log } A + \delta.$$

Tabell 2.

Ort på retina	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$
Periferi . . . . .	1,680	4,872	4,284	14,028
Centrum . . . . .	0,896	4,760	1,792	15,400

Formelns intresse i detta sammanhang ligger däri, att om konstanterna bestämmas och jämföras för perifer och central fixation som skett i tabell 2, det omedelbart framgår att de konstanter, vilka undergå en avsevärd stegring mot periferien ingå i termer, som innehålla faktorn  $\text{Log } A$ , d ä. bero av den mot periferien stegrade lateralkonvergensen.

Dessa jämförande försök över centralt och perifert seende förklara det hittills svårförstådda sakförhållandet att med höga intensiteter eller stora retningsareor den perifera näthinnan även i *dagsljus* kan visa en lika stor eller t. o. m. större ljuskänslighet än fovea. Fenomenet beror på den i periferien höggradigt stegrade summationen, vilken i dessa fall kompenserar och även kan överkompensera för en lägre ljuskänslighet. Periferien skiljer sig från fovea icke blott med hänsyn till fördelningen av stavar och tappar utan också synaptiskt, vilket i sin tur betingar dess större summationsförmåga. Sålunda är det bekant att t. ex. synfälten för färger kunna förstöras ansevärt om arean av perimeterobjektet eller dess ljusstyrka ökas. Duplicitetsteoriens bild av perifert och centralt seende är blott ett aspekt av ett betydligt mera komplicerat problem.

I de arbeten här hänvisats till har betydelsen av en klar uppfattning om de synaptiska fenomenens roll i seendet hävdats och problemen ha utbyggts på olika sätt, av vilka i denna kortfattade framställning blott få kunnat omnämnas. Avsikten med detta referat är ej att ingå på detaljfrågor utan att visa på denna allmänna synpunkt och att samtidigt fästa neurologers och oftalmologers uppmärksamhet vid en ny angreppsmetod i studiet av centrala processer. Neurologen skall måhända kunna utnyttja naturens fingervisning att anlägga ett nervöst centrum i ögat lätt tillgängligt för undersökning, medan för oftalmologen ett studium av summationseffekten i patologiska fall kan möjliggöra en precis lokalisation och säkert kan bidra till kännedomen om de synaptiska processerna i gemen. I stället för det tekniskt mödosamma studiet med tillhjälp av vakuum-

rör och galvanometrarnas erbjuder det ovan påvisade sakförhållandet, att synsinnet självt i vissa fall är en lika god indikator på summationsprocessen, som aktionspotentialen i optikus, möjligheter för den, som något fördjupat sig i fysiologisk optik, att med relativt enkla hjälpmedel angripa ett av de fundamentalaste problemen i det centrala nervsystemets fysiologi, den nervösa summationen.

## LITTERATUR.

- 1) *Adrian, E. D. o. Matthews, Rachel*, I—III. Journ. Physiol. 1927, 53, 378; 54, 279; 1928, 55, 378.
- 2) *Adrian, E. D. o. Bronk, D. W.*, Journ. Physiol. 1929, 57, 119.
- 3) *Cajal, Ramon y*, Die Retina der Wirbeltiere, Wiesbaden 1894.
- 4) *Ferry, E. S.*, Am. Journ. Science (3), 1892, 44, 193.
- 5) *Granit, Ragnar*, Am. Journ. Physiol. 1930, 94, 41.
- 6) *Granit, Ragnar o. Harper, Phyllis*, Am. Journ. Physiol. 1930, 95, 211.
- 7) *Greeff, R.*, Handb. d. ges. Augenheilk (Graefe-Saemisch). Bd I. Th. 1. Kap. V. 1900.
- 8) *Porter, T. C.*, Proc. Roy. Soc. A. 1898, 63, 347.
- 9) *Sherrington, C. S.*, Proc. Roy. Soc. B. 1929, 105, 332.