

« JAK DZIAŁA MÓZG » CZYLI OD RECEPTORA DO PERCEPCJI

ANDRZEJ WRÓBEL

Wprowadzenie; Podstawowe zasady działania sieci nerwowej — wolny potencjał neuronu; Układ wzrokowy jako przykład sieci nerwowej; Kanały informacyjne w układzie wzrokowym; Reprezentacje bodźca wzrokowego w korze asocjacyjnej; Integracja obrazów wzrokowych poprzez połączenia zstępujące i poziome; Konsolidacja zespołów komórkowych podczas uczenia się; Percepcja bodźca jako pobudzenie zespołu komórek; Podsumowanie

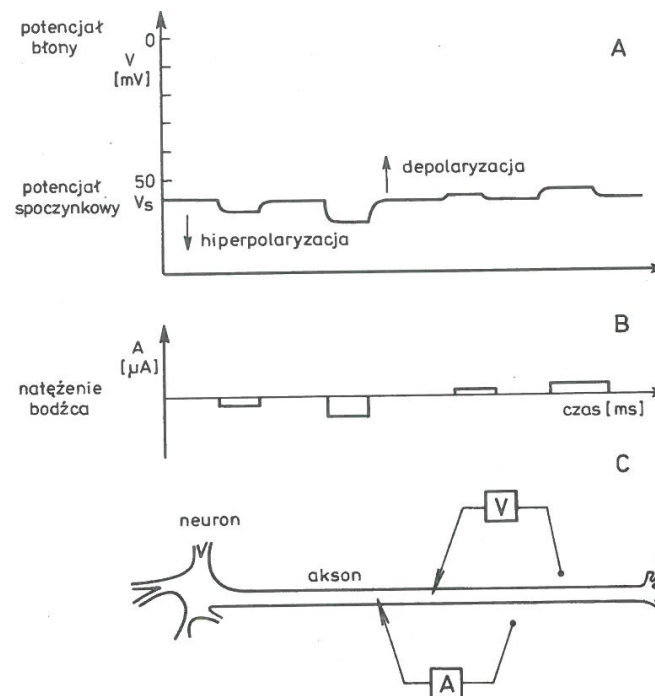
WPROWADZENIE

W rozdziale tym zostaną omówione główne zasady działania sieci nerwowej oraz oparty na nich współczesny pogląd na proces percepcji wzrokowej. Proces ten zaczyna się pobudzeniem przez bodziec wzrokowy receptorów wrażliwych na fale świetlne, a kończy aktywacją dużego zespołu neuronów charakteryzującego zbiór cech tego bodźca, sklasyfikowanych i przetworzonych w swoisty sposób przez układ nerwowy. Chociaż w czasie aktu świadomego „widzenia” — percepcji — mózg tworzy nowe, nie istniejące poza nim „konstrukcje” i „zgaduje” niewidoczne elementy bodźca, dzięki zmysłowi wzroku, w sposób zadziwiająco dokładny, możemy „zobaczyć” otaczający nas świat. Najnowsze odkrycia fizjologii wzroku pozwalają lepiej zrozumieć logikę naszego języka, który w słowie „zobaczyć” integralnie zawiera „obaczyć” (widzieć, zauważyć) i „baczyć” (patrzyć, uważać).

PODSTAWOWE ZASADY DZIAŁANIA SIECI NERWOWEJ — WOLNY POTENCJAŁ NEURONU

Błona neuronu w stanie spoczynku jest trudno przepuszczalna dla uwodnionych jonów znajdujących się w otaczającym ją środowisku, a jednocześnie zachodzi w niej aktywny proces transportu dodatnich jonów sodu na zewnątrz komórki (za pośrednictwem tzw. pompy sodowo-potasowej).

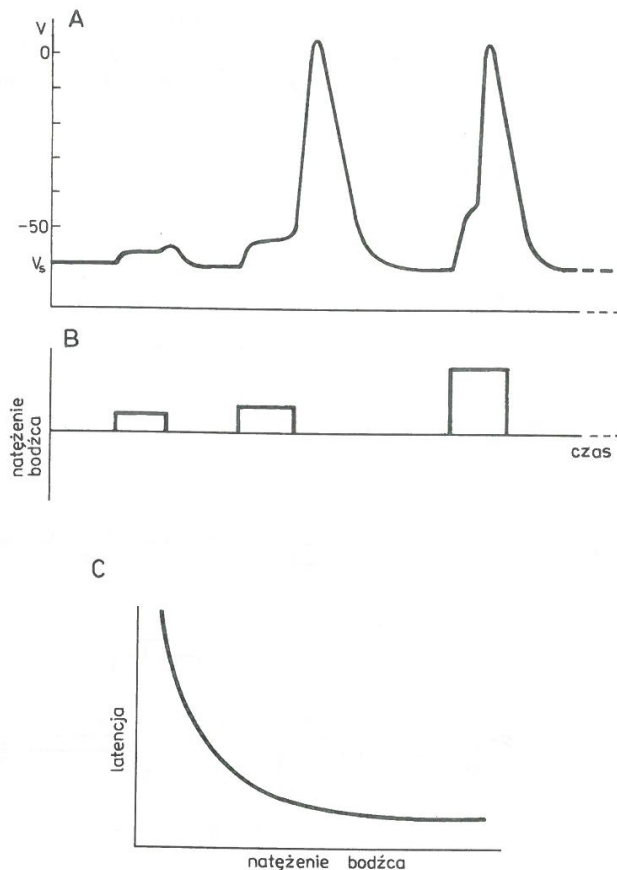
W efekcie, wewnątrz nie pobudzonego neuronu ma ujemny potencjał w stosunku do środowiska zewnątrzkomórkowego. Tę różnicę potencjałów nazywa się potencjałem spoczynkowym błony komórkowej (ryc. 14.1). Krótkotrwały bodziec w postaci strumienia jonów ujemnych wstrzykniętych do komórki



Ryc. 14.1. A — zmiany potencjału błony komórkowej w odpowiedzi na dwa prostokątne bodźce hiperpolaryzujące i dwa depolaryzujące, o niskim natężeniu. B — siła bodźca mierzona w jednostkach natężenia prądu. C — układ doświadczalny do pomiaru potencjału błony i wstrzykiwania do komórki prostych jonów. Komórka umieszczona jest w środowisku fizjologicznym nie zaznaczonym na rysunku. Rozgałęzienie na końcu aksonu nazywane jest drzewkiem aksonalnym

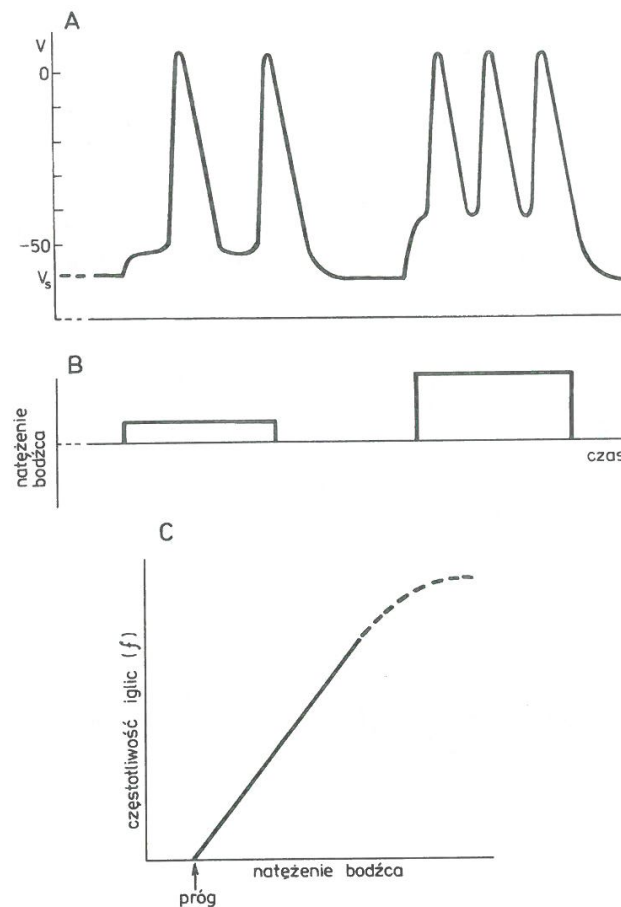
powoduje w efekcie proporcjonalne zwiększenie różnicy potencjałów po obu stronach błony (tzw. hiperpolaryzację błony) według dynamiki określonej przez jej własności fizyczne (por. wolniejszą zmianę potencjału błony w „odpowiedzi” na początek i koniec prostokątnego impulsu prądowego na ryc. 14.1).

Wstrzyknięcie do komórki niewielkiej porcji jonów dodatnich wywołuje również „pasywną” odpowiedź błony, w tym wypadku jednak, różnica potencjałów po obu jej stronach maleje na skutek wzrostu potencjału wewnątrz neuronu (tzw. depolaryzacja). Z chwilą, gdy zwiększający się potencjał błony



Ryc. 14.2. A — odpowiedzi błony neuronu na bodźce depolaryzujące o różnej sile. B — pierwszy z bodźców jest słabszy od wartości progowej potrzebnej do wytworzenia potencjału czynnościowego, a dwa następne są ponadprogowe. C — funkcja opisująca zależność pomiędzy siłą bodźca i latencją odpowiedzi błony komórkowej. Pozostałe informacje jak na ryc. 14.1

przekroczy pewną wartość progową depolaryzacji jego dalsza zmiana przestaje być proporcjonalna do bodźca (ryc. 14.2). Gdy potencjał błony osiąga wartość progową zmienia się jej przepuszczalność dla jonów sodu, które pod wpływem gradientu elektrycznego wpływają do komórki. Ta aktywna odpowiedź błony rozwija się lawinowo i wywołuje gwałtowny, choć trwający jedynie ok. 1 ms, proces zmiany potencjału błony. Efektem tego procesu są potencjały czynnościowe przedstawione na rycinach 14.2 i 14.3 w postaci wysokich, przekraczających poziom zerowy iglic. Coraz silniejsze bodźce, nie zmieniając zasadniczo amplitudy potencjałów czynnościowych, powodują skrócenie czasu (latencji) potrzebnego do ich zapoczątkowania (ryc. 14.2). Ta własność pobudliwej

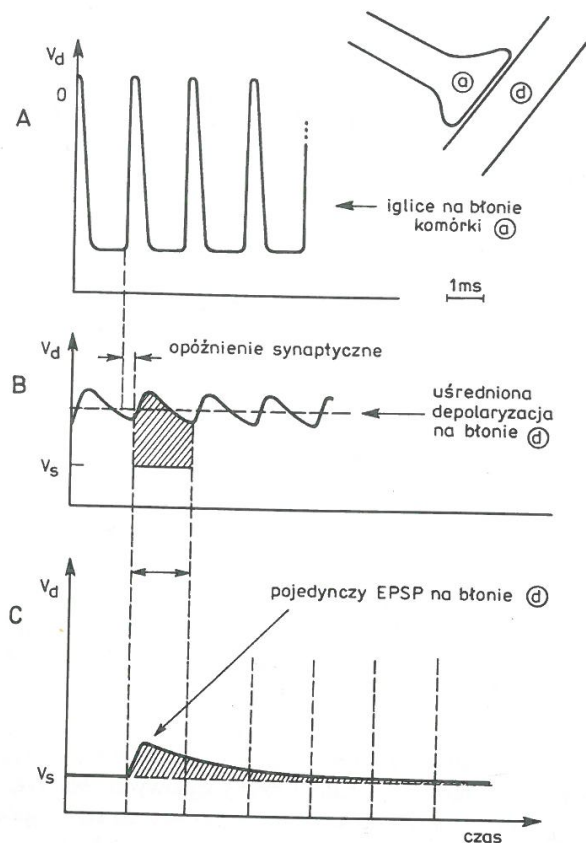


Ryc. 14.3. Odpowiedź błony komórkowej (A) na długo trwający bodziec depolaryzujący o różnej sile (B). C — częstość wytwarzanych przez komórkę potencjałów czynnościowych jako funkcja siły długo trwającego bodźca. Pozostałe informacje jak na ryc. 14.1

błony neuronu powoduje, że siła bodźca jest kodowana częstotliwością pojawiających się na niej potencjałów czynnościowych. Na ryc. 14.3 przedstawiono, jak po wyładowaniu iglicowym, wracająca do stanu spoczynkowego błona neuronu jest ponownie pobudzana przez trwający bodziec i powstaje na niej nowy potencjał czynnościowy z tym krótszą latencją, im większa jest wartość wstrzykiwanego prądu jonowego. Wykres na ryc. 14.3 ilustruje zbliżoną do liniowej zależność między siłą bodźca a częstotliwością wyładowań iglicowych, w zakresie od zera (dla wartości podprogowej bodźca), do maksymalnej częstości, określanej przez długość trwania iglicy (a ściślej tzw.

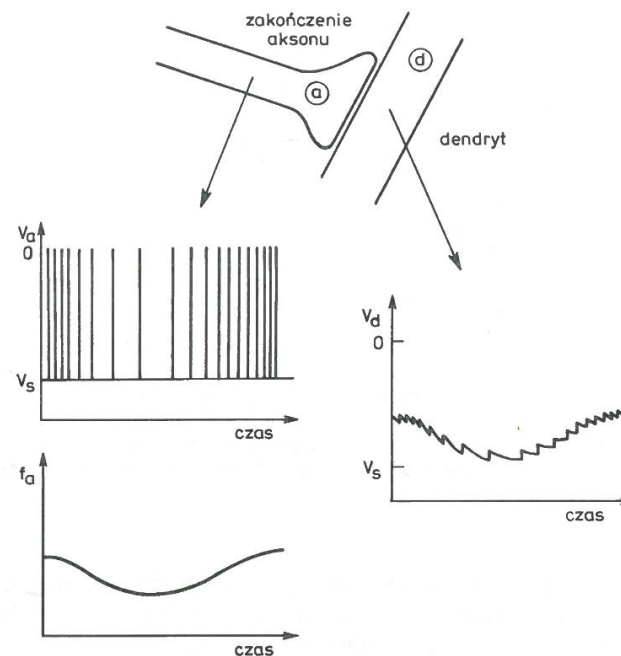
okresu refrakcji, krótszego od milisekundy, odcinka czasu, w którym trwający potencjał czynnościowy nie pozwala zapoczątkować nowego).

W opisany powyżej sposób, siła bodźca depolaryzującego błonę komórki nerwowej jest kodowana częstotliwością produkowanych na niej potencjałów czynnościowych. Potencjały czynnościowe rozchodzą się, z zachowaniem tej samej amplitudy i częstości, wzdłuż aksonu, do jego zakończenia znajdującego się (przeważnie) na dendrytach następnego neuronu. W zależności od rodzaju wytwarzanego transmittera, komórki nerwowe mogą pobudzać lub hamować komórki postsynaptyczne. W komórkach pobudzeniowych układów sensorycz-



Ryc. 14.4. Przekazywanie informacji przez synapsę. A — iglice potencjałów czynnościowych przybywające do zakończenia aksonu a. Każda z nich wytwarza na dendrycie d komórki postsynaptycznej, postsynaptyczny potencjał pobudzeniowy (EPSP). B — sumujące się w czasie kolejne EPSP depolaryzują w sposób ciągły błonę dendrytu, do wartości potencjału wyznaczonej przez wielkość pojedynczego EPSP i częstość iglic presynaptycznych (wg Stevensa, 1966, za zgodą, zmodyf.).

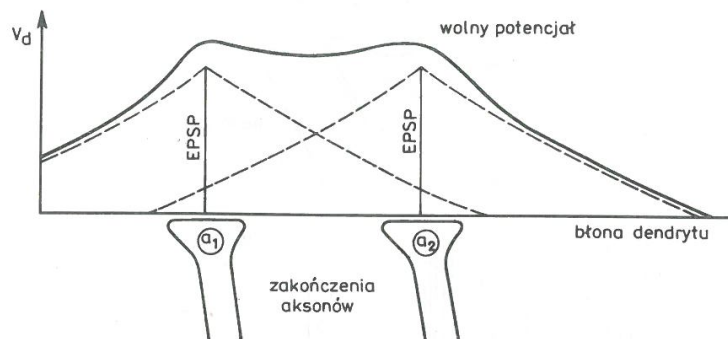
nych (takich, jak układ wzrokowy), każdy impuls czynnościowy docierający do zakończenia (ryc. 14.4.A) uwalnia do przestrzeni synaptycznej neurotransmitter, który łącząc się z błoną postsynaptyczną docelowej komórki, powoduje zmianę jej przepuszczalności dla jonów sodu i w konsekwencji jej czasową depolaryzację nazywaną postsynaptycznym potencjałem pobudzeniowym (EPSP, ang. excitatory postsynaptic potential, ryc. 14.4.C). Każda synapsa wytwarza potencjał postsynaptyczny o charakterystycznej dla niej wielkości. Wielkość tę określa się często stopniem udziału danego EPSP w wytworzeniu potencjału czynnościowego neuronu postsynaptycznego, i nazywa wagą synaptyczną. Waga synaptyczna, przyjmowana na ogół za stałą, podlega jednak zmianom plastycznym, może na przykład zostać trwale zmieniona w trakcie uczenia się. W typowej sytuacji pobudzeniowego przekazywania synaptycznego, każdy kolejny potencjał czynnościowy docierający do zakończenia synaptycznego, wywołuje podobny EPSP, który dodaje się do poprzednich, zwiększając depolaryzację błony postsynaptycznej. Analogową zmianę potencjału postsynaptycznego błony ciała i dendrytów neuronu, w wyniku docierających do



Ryc. 14.5. Zmiana częstości iglic presynaptycznych (f_a) na zakończeniu aksonu a, wywołuje wolne zmiany średniego potencjału na błonie dendrytu d (V_d). Wszystkie trzy wykresy mają wspólną oś czasu. V_a — potencjał na błonie komórki a. Należy zwrócić uwagę, że skala czasu została ściśnięta tak bardzo, iż pojedyncze potencjały czynnościowe wyglądają, jak pionowe linie (wg Stevensa, 1966, za zgodą, zmodyf.).

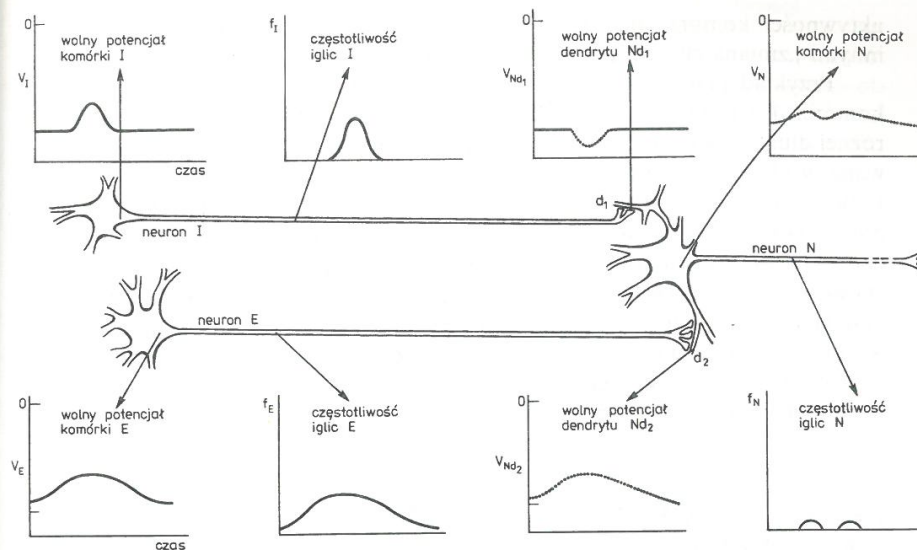
niej kolejnych porcji neurotransmitera nazywa się sumowaniem czasowym. W jej wyniku stopień depolaryzacji błony postsynaptycznej jest proporcjonalny do częstości docierających do zakończenia aksonalnego iglic (ryc. 14.4 i 14.5). Łatwo zauważyć, że w tym, przedstawionym w nieco uproszczony sposób, procesie przekazywania informacji w układzie nerwowym, siła bodźca depolaryzującego kodowana jest najpierw w neuronie presynaptycznym częstością impulsów, następnie w tej formie przekazywana bez strat wzdłuż jego aksonu, aby wreszcie, w wyniku sumowania czasowego na błonie postsynaptycznej, znów wyrazić się wielkością depolaryzacji. Ten ostatni proces jest jednak zależny od wagi synaptycznej. Wielkość depolaryzacji postsynaptycznej proporcjonalna do częstości aktywności presynaptycznej nazywana jest niekiedy wolnym potencjałem, gdyż zmienia się ona znacznie wolniej niż podczas aktywacji potencjałów: czynnościowego czy postsynaptycznego (ryc. 14.5).

Jony sodu, które przedostają się lawinowo poprzez błonę postsynaptyczną i wywołują jej czasową depolaryzację (EPSP), tworzą tam lokalny gradient potencjału zmniejszający się w przybliżeniu wykładniczo w miarę odległości od synapsy, jak to przedstawiono przerywanymi liniami na rycinie 14.6. Gdy wiele



Ryc. 14.6. Sumowanie przestrzenne na błonie postsynaptycznej. Potencjały czynnościowe dochodzące do zakończeń aksonów (a_1 i a_2) wywołują potencjały postsynaptyczne na błonie dendrytu, których amplitudę można odczytać na osi potencjału (V_d). Linie przerywane wyobrażają hipotetyczną zmianę wartości potencjału w różnych odległościach od każdej z dwu synaps, w sytuacji, gdyby nie było drugiej z nich. Linia ciągła przedstawia sumaryczny wolny potencjał wzdłuż błony dendrytu

synaps ulokowanych na tym samym dendrycie (z jednego lub różnych drzewek aksonalnych) jest równocześnie pobudzonych, na błonie dendrytu tworzy się sumaryczny wolny potencjał przedstawiony na rysunku linią ciągłą. Integrację ładunku z wielu pobudzonych synaps w neuronie postsynaptycznym nazywa się sumowaniem przestrzennym. Potencjał wywołany tym ładunkiem zmniejsza się co prawda wraz z odległością od pobudzonego odcinka dendrytu w kierunku ciała neuronu, ale zlewa się tam z wpływami, przychodzącymi jednocześnie od synaps położonych na innych dendrytach. Na ciele komórki (a dokładniej na



Ryc. 14.7. Integracja informacji z dwu neuronów E (pobudzeniowego) i I (hamującego) wytwarza różnicę między obu wolnymi potencjałami na neuronie N. Z chwilą, gdy depolaryzacja na neuronie N przekracza wartość progową, generuje on potencjały czynnościowe z wyjściową częstością f_N . Wszystkie wykresy, przedstawiające zmiany wolnych potencjałów oraz częstości potencjałów czynnościowych, mają wspólną oś czasu (wg Stevensa, 1966, za zgodą, zmodyf.)

wychodzącym z niego początkowym odcinku aksonu, zwanym wzgórkim aksonowym) na skutek sumowania czasowo-przestrzennego integruje się całe dochodzące do komórki pobudzenie, a osiągając wartość progową może zapoczątkować aktywację potencjałów czynnościowych. Potencjał sumaryczny wzgórka aksonowego zmieniający się wolno w czasie, w wyniku sumowania wpływów ze wszystkich wejść, nazywa się wolnym potencjałem.

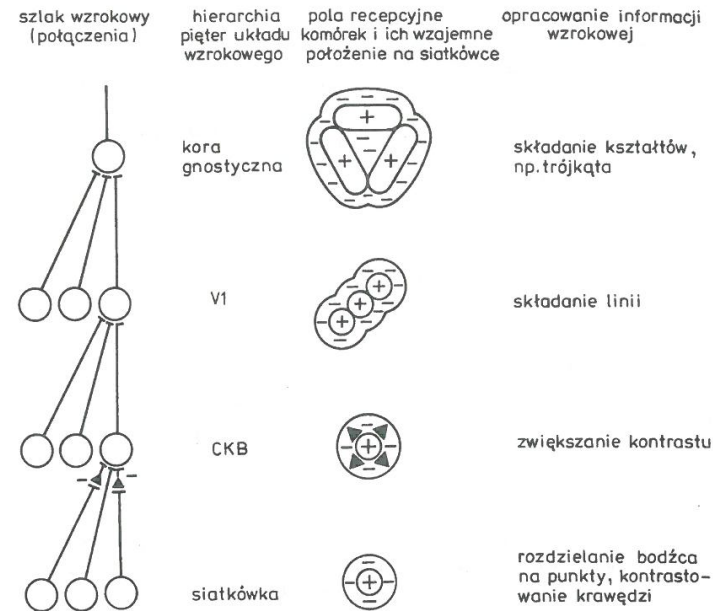
Uproszczony mechanizm przekazywania informacji w sieci nerwowej przedstawiony jest na rycinie 14.7. Chociaż sieć ta składa się jedynie z trzech neuronów: dwu pre- i jednego postsynaptycznego, obrazuje ona wszystkie wymienione powyżej podstawowe zasady działania mózgu. Z dwu neuronów presynaptycznych, jeden (neuron E) produkuje neuroprzekaźnik pobudzeniowy, który działając na błonę dendrytu komórki postsynaptycznej wywołuje EPSP, jak opisano powyżej. Neuron I natomiast, jest przykładem neuronu hamującego, którego mediator powoduje hiperpolaryzację błony postsynaptycznej, a presynaptyczny impuls wywołuje tzw. postsynaptyczny potencjał hamulcowy (IPSP, ang. inhibitory postsynaptic potential). Potencjał błony postsynaptycznej w trakcie trwania IPSP zwiększa się, a dynamika tych zmian przypomina „odwrócony” EPSP. Neurony hamujące, zwane wstawkowymi, znajdują się w układzie nerwowym w tych miejscach, gdzie zachodzi potrzeba obniżenia

aktywności komórki postsynaptycznej. Skutkiem ich działania jest między innymi „zmiana znaku” przekazywanej informacji.

Przykład przedstawiony na rycinie 14.7 pokazuje, jak wolne potencjały komórek E i I kodowane są (z progiem) przez ich wzgórki aksonowe na dwa różnej długości szeregi potencjałów czynnościowych i w postaci iglic przekazywane wzdłuż aksonów do synaps. Na synapsie pobudzeniowej komórki E powstaje wolny potencjał depolaryzacyjny, zgodnie z zasadą sumowania czasowego. Ta sama zasada powoduje, że na synapsie hamulcowej innego dendrytu sumują się IPSP wywoływane przez impulsy presynaptyczne dochodzące z komórki I. Oba wolne potencjały, mające różne znaki polaryzacji, dodają się na wzgórku aksonowym komórki N. Próg pobudzenia błony wzgórka aksonu komórki N koduje ostateczny wynik tej operacji w postaci dwu paczek potencjałów czynnościowych, których częstość obrazuje funkcja w dolnym, prawym rogu rysunku.

UKŁAD WZROKOWY JAKO PRZYKŁAD SIECI NERWOWEJ

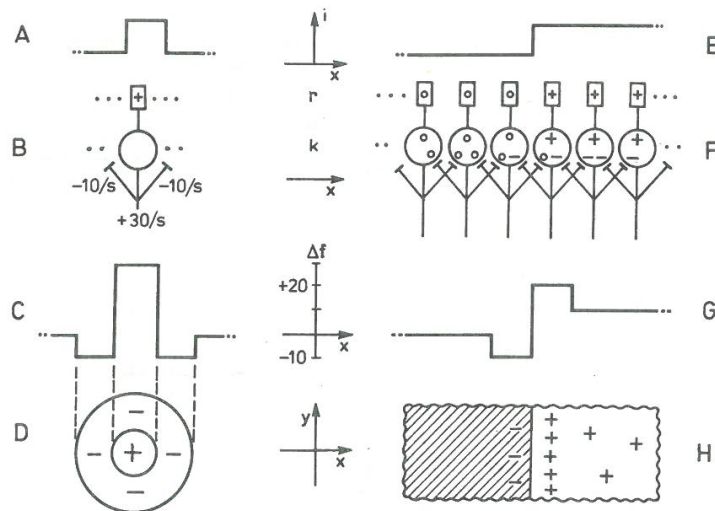
Układ wzrokowy jest jednym z najlepiej poznanych funkcjonalnych systemów mózgu. Wynika to z jednej strony z olbrzymiego zainteresowania zmysłem wzroku, który, jak się szacuje, dostarcza człowiekowi ponad 80% informacji o otaczającym świecie, ale również i z tego, że można go pobudzać w sposób precyzyjny, fizjologicznymi bodźcami. Od dawna w podręcznikach fizjologii dyskutuje się jego hierarchiczną budowę, typową dla wszystkich układów czuciowych (ryc. 14.8). Według tego opisu, analiza obrazu przez układ wzrokowy zaczyna się z chwilą, gdy promienie świetlne odbite od bodźca wzrokowego, padając na siatkówkę pobudzają jej receptory, zmieniając polaryzację ich błony komórkowej (ryc. 14.9.F). Obraz bodźca jest w ten sposób zamieniany na wiele wolnych potencjałów receptorowych, reprezentujących punktowe wartości intensywności odbitego od niego światła. Kolejne etapy opracowania informacji wzrokowej, odbywają się według tego opisu na następnych piętrach systemu, z których każde jest położone o jedną synapsę dalej od powierzchni recepcyjnej i opracowuje coraz bardziej skomplikowane cechy bodźca. W latach sześćdziesiątych od przełomowej pracy Christine Enroth-Cugel i Edwarda Robsona, którzy opisali dwa typy komórek zwojowych siatkówki zauważono, że w układzie wzrokowym można jednocześnie wyróżnić równoległe szlaki przekazywania informacji o wybranej własności bodźca wzrokowego (kształt, kolor, ruch), zwane również kanałami informacyjnymi (por. ryc. 14.10, oraz jej dokładniejszy opis w następnej części tekstu). W celu przedstawienia niezbędnych w dalszym ciągu tego rozdziału pojęć, poniżej opisano w skróty sposób, hierarchiczny schemat kanału widzenia kształtu.



Ryc. 14.8. Zbieganie się (konwergencja) połączeń na poszczególnych piętrach układu wzrokowego. Pola recepcyjne odpowiednich komórek i ich zadania w opracowaniu informacji wzrokowej, wg teorii gnostycznej (por. tekst). Jasne kółka reprezentują komórki pobudzone zapaleniem bodźca świetlnego, ciemne trójkąty — interneurony hamowania obocznego w ciele kolankowatym bocznym (CKB). „+” i „-” pobudzeniowe i hamujące części pól recepcyjnych. Ciemne trójkąty w otoczkach pól CKB oznaczają dodatkowe hamowanie. Podobne wpływy hamowania obocznego, występujące na następnych piętrach układu, zostały, dla uproszczenia rysunku, pominięte

Rycina 14.9.F przedstawia najprostszy schemat sieci nerwowej, czyli zbiór neuronów wraz z połączeniami, realizujący jeden z podstawowych mechanizmów układu nerwowego, nazywany hamowaniem obocznym. Mechanizm ten został odkryty ponad pięćdziesiąt lat temu przez H.K. Hartlina, w siatkówce żaby. Choć zarówno siatkówka żaby, jak i siatkówka ssaków, zawierają więcej warstw (pięter) neuronalnych niż to prezentuje uproszczony schemat na rycinie 14.9.F, a mechanizm hamowania obocznego realizowany jest przez specjalne, wstawkowe neurony hamujące, to zasada działania każdej z tych sieci jest podobna.

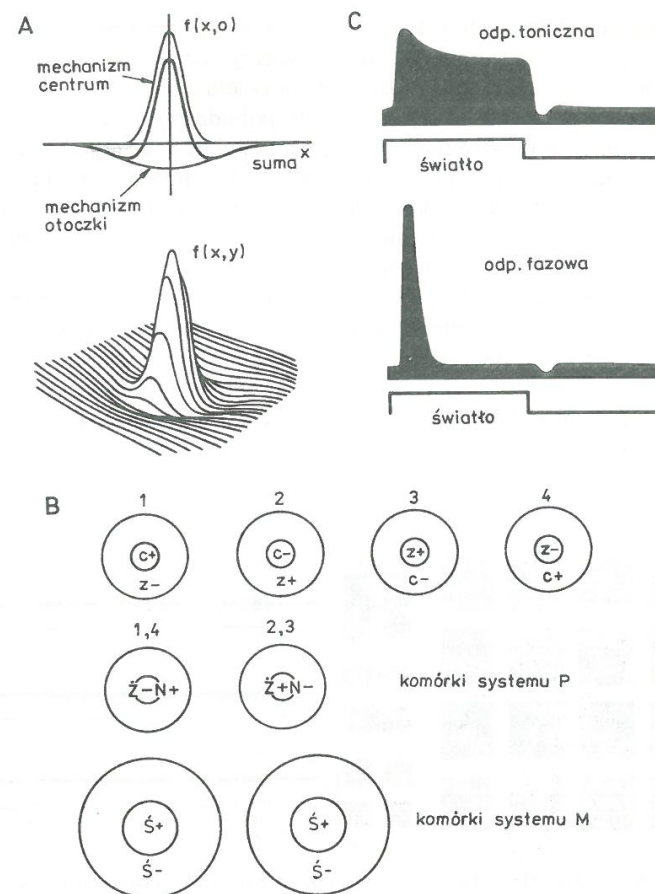
Receptor siatkówki pobudzony światłem (+, na ryc. 14.9.B) powoduje zwiększenie częstotliwości wysyłanych przez komórkę siatkówki potencjałów czynnościowych o, przypuśćmy, trzydzieści na sekundę. Powoduje to jednocześnie hamujące działanie bocznik tego aksonu na komórki sąsiednie, na których częstotliwość występowania iglic zmniejsza się w efekcie, o dziesięć na sekundę. Efekt działania takich połączeń w siatkówce pokazany jest na rycinie 14.9.F. Światło (jasna krawędź) oświetlając połowę receptorów



Ryc. 14.9. Schemat pola recepcyjnego oraz połączeń w najprostszej siatkówce. Mechanizm hamowania obocznego i jego rola w powstawaniu wrażeń wzrokowych. W wyniku oświetlenia siatkówki plamką świetlną (A) i pobudzenia pojedynczej komórki wraz z bocznymi hamującymi (B), na wyjściu z siatkówki powstaje rozkład pobudzeń (C) odpowiadający polu recepcyjnemu tej komórki (D). E — rozkład natężenia światła (i) bodźca wzrokowego (jasna krawędź) oświetlającego siatkówkę. F — sieć neuronalna siatkówki. Światło powoduje pobudzenie (+) odpowiednich receptorów (r) zwiększając częstotliwość potencjałów czynnościowych aksonów komórek (k) o 30 impulsów na sekundę. Bocznice pobudzonych aksonów wywołują zwrotne hamowanie sąsiednich komórek poprzez synapsy hamujące. Brak pobudzenia receptora lub bocznicy aksonu oznaczono kółkiem (○). G — przyrost częstotliwości (Δf) potencjałów czynnościowych w odpowiednich aksonach, po operacji sumowania przeprowadzonej na komórkach siatkówki. H — wrażenie wzrokowe (wstęgi Macha) przy oglądaniu krawędzi między jasną i ciemną półplaszczyną. Gęstość znaków „+” odpowiada intensywności wrażenia jasności, a znaków „-”, ciemności

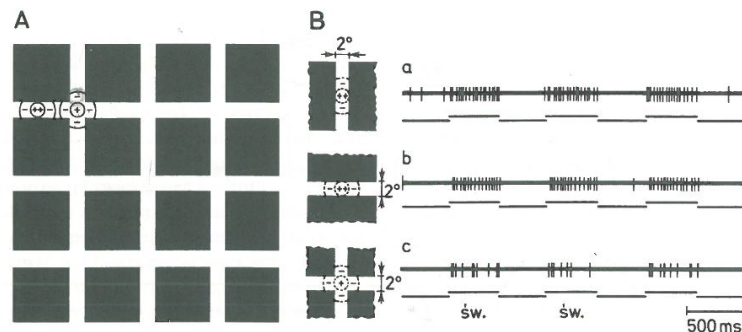
powoduje ich pobudzenie i łatwy do policzenia szereg operacji sumowania przestrzennego, w wyniku których na wyjściu sieci powstają ciągi potencjałów czynnościowych z zawartą w nich informacją nie tylko o pojawieniu się jasnej półplaszczyny, ale uwidaczniające również w sposób szczególny jej brzeg (ryc. 14.9.G). W efekcie, obserwując kontrastowe krawędzie przy niezbyt jasnym oświetleniu łatwo zauważyć, że krawędź jasnej półplaszczyny wydaje nam się „bardziej biała”, a przylegająca do niej czarna krawędź „bardziej czarna” niż dalsze części płaszczyny (por. ryc. 14.9.H). Złudzenie to, zwane w fizjologii wstęgami Macha, pokazuje wynik działania hamowania obocznego w sieci nerwowej imitującej siatkówkę.

Innym przykładem działania mechanizmu hamowania obocznego na siatkówce jest złudzenie Hermanna prezentowane na rycinie 14.11. Na rycinie tej, z łatwością można zauważyć ciemniejsze plamki na skrzyżowaniu białych pasm. Wyjaśnienie tego złudzenia opiera się na danych fizjologicznych



Ryc. 14.10. A — rozkład czułości w koncentrycznym polu recepcyjnym komórki zwojowej siatkówki. Centrum i otoczka są wytwarzane przez oddzielne połączenia w siatkówce, a czułość (f) odpowiednich mechanizmów, wzdłuż osi pola, jest przedstawiona za pomocą cienkich linii. Pole hamującej otoczki jest większe i słabsze niż pobudzeniowego obszaru centralnego. Gruba linia opisuje wynik sumowania obu mechanizmów. Trójwymiarowy obraz tej funkcji na siatkówce (o kształcie przypominającym kapelusz meksykański) jest przedstawiony poniżej. B — schematyczna reprezentacja typów pól recepcyjnych w drobno- i wielkokomórkowych częściach ciała kolankowatego boczego małpy. Górny rząd przedstawia pola tych komórek, które otrzymują pobudzenie od receptorów wrażliwych na długie i średnie częstotliwości fali świetlnej, a środkowy te, które dodatkowo otrzymują pobudzenie z receptorów wrażliwych na krótkie fale. Receptory poszczególnych typów składają się w niejednakowym stopniu na czułość mechanizmu centralnego i otoczki pola, przez co komórki różnią się wzajemnym położeniem koncentrycznych obszarów odpowiadających pobudzeniem i hamowaniem na bodźce o różnych kolorach. Dwa rodzaje pól recepcyjnych neuronów części wielkokomórkowej różnią się wzajemnym położeniem koncentrycznych obszarów, z których można pobudzić (+) lub zahamować (—) neuron zapaleniem małej plamki białego światła. C — komórki systemu P reagują zwiększeniem częstotliwości wytwarzanych potencjałów czynnościowych przez cały czas, w którym odpowiedni bodziec pobudza ich pole recepcyjne (toniczność). Komórki systemu M reagują głównie na pojawienie się bodźca w polu (fazowość). C — czerwony, Z — zielony, Ż — żółty, N — niebieski, Ś — światło białe. (A i B, za: Lennie, Trevarthen, Van Essen, Wässle; wg Spillmanna i Wernera, 1990, za zgodą, zmodyf.)

i anatomicznych, w których wykazano, że hamowanie oboczne rozprzestrzenia się wokół pobudzonej komórki mniej więcej jednakowo we wszystkich kierunkach (ryc. 14.9.D i 14.10.A, B). Plamka świetlna (ryc. 14.9.A), oświetlając określony receptor siatkówki wywołuje jego pobudzenie, ale gdy tylko nałoży się ona częściowo na otoczenie tego receptora (obszar hamujący!) efektywny sygnał wychodzący po aksonie z siatkówki, będzie mniejszy. Boddźcem pobudzającym więc najlepiej komórkę siatkówki jest mała plamka świetlna o określonej wielkości. Taki koncentryczny, pobudzeniowo-hamulcowy obszar siatkówki, który wywołuje zmiany częstości potencjałów czynnościowych badanej komórki, nazywa się jej polem recepcyjnym. Komórka, której pole recepcyjne jest pobudzane przez promienie odbite od skrzyżowania białych pasm na rycinie 14.11, jest hamowana co najmniej przez czterech swoich „sąsiadów”, podczas gdy wszystkie inne (por. pole recepcyjne z lewej strony skrzyżowania), jedynie przez dwóch — stąd złudzenie szarości na skrzyżowaniu dwu idealnie białych linii.



Ryc. 14.11. A — siatka Hermann wywołuje wrażenie szarości na przecięciu białych pasm, co wynika, prawdopodobnie, z mechanizmu hamowania obocznego. B — pobudzanie komórki kory wzrokowej kota, pojawianiem się w ich (koncentrycznym) polu recepcyjnym różnych elementów siatki Hermann: białych pasm lub krzyża (po lewej). Po prawej — rejestracja potencjałów czynnościowych tej komórki (linie pionowe reprezentują potencjały czynnościowe, por. ryc. 14.5). Reakcja komórki jest silniejsza, gdy jej pole pobudzane jest białym pasmem (a, b) w porównaniu z reakcją (c), wywołaną białym krzyżem. św — czas prezentacji bodźca (za: Jung i Spillmann, 1970; wg Junga 1973, za zgodą Springer-Verlag)

Pola recepcyjne komórek siatkówki człowieka mają różną wielkość. W centralnej części siatkówki (tzw. żółtej plamce), której zadaniem jest widzenie szczegółów, są one małe, a na jej częściach obwodowych, większe. Wielkość kątowna skrzyżowania białych pasm na rycinie 14.11 (ok. 2 stopni) odpowiada polu recepcyjnemu komórek obwodowej części siatkówki i dlatego efektu szarości nie widać na tym skrzyżowaniu, w które akurat się wpatrujemy. Wystarczy jednak odsunąć się od rysunku na odległość około dwu metrów,

zmniejszając kąt widzenia białych pasm, aby również w centralnym skrzyżowaniu ujrzyć szary punkt.

Kolejne zmiany w charakterystyce pól recepcyjnych układu wzrokowego przedstawione są na rycinie 14.8. Informacja o bodźcu, który oświetlił siatkówkę, przekazywana jest do dalszych struktur mózgu w postaci jednostkowych wrażeń punktowych (plamek odpowiadających obszarowi centralnemu pól recepcyjnych). Na skutek konwergencji aksonów na komórkach coraz wyższych pięter układu wzrokowego ich pola recepcyjne stopniowo komplikują się, a odpowiednie neurony odpowiadają specyficznie tylko na wybrane cechy bodźców. U ssaków, aksony komórek zwojowych wychodzących z siatkówki docierają do ciała kolankowatego bocznego wzgórza (ryc. 14.8). Tutaj, dzięki dodatkowym mechanizmom hamującym, zależnym od ogólnego wzbudzenia organizmu, docierająca z siatkówki informacja o zapaleniu plamki świetlnej może być w miarę potrzeby uwypuklana („kontrastowana”). Oprócz tego, projekcja zwrotna z kory wzrokowej do ciała kolankowatego zapewnia kontrolę przepływu informacji przez wzgórze (patrz podrozdz. o układach zstępujących). Włókna komórek ciała kolankowatego bocznego kończą się na neuronach pierwotnej kory wzrokowej (V1). Konwergencja tych włókien i zasada sumowania przestrzennego EPSP powoduje, że komórki kory mogą mieć pola recepcyjne w kształcie linii o określonym przez ich koncentryczne pola składowe nachyleniu (tzw. orientacji w przestrzeni) i długości. Bodźcem pobudzającym najlepiej taką komórkę kory wzrokowej jest więc już nie „plamka” ale „pałeczka świetlna”, która pojawia się w określonym miejscu siatkówki. Podstawowe zasady analizy punktowej bodźców wzrokowych, a następnie stopniowego komplikowania pól recepcyjnych (a wraz z nimi specyficznie wzbudzających je bodźców) komórek ciała kolankowatego bocznego i okolicy V1 kory wzrokowej zostały odkryte w latach sześćdziesiątych przez dwu wybitnych badaczy: Davida Hubela i Thorstena Wiesela, pracujących wspólnie w bostońskim instytucie MIT.

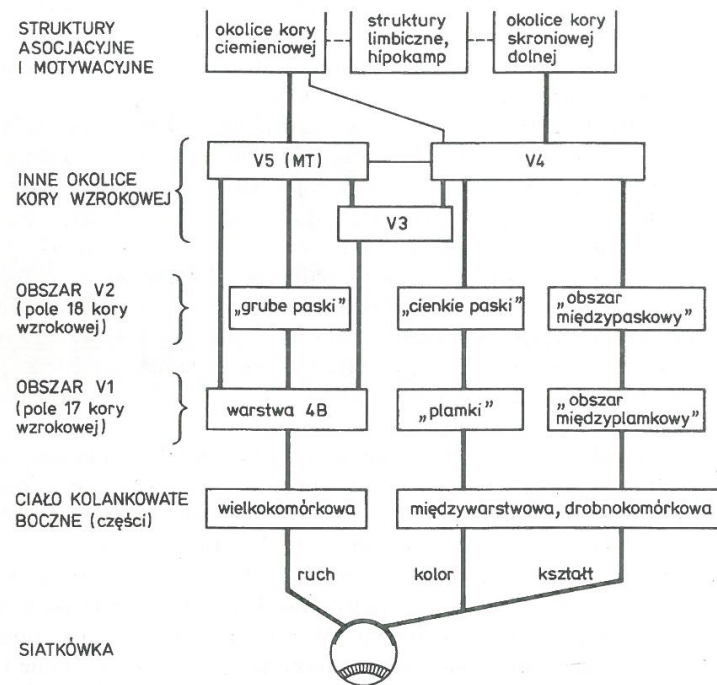
Zasada przekazywania informacji o kształcie bodźca, opisana przez Hubela i Wiesela, w której bodziec, odwzorowany na siatkówce w postaci zbioru jednostkowych wrażeń punktowych, jest następnie „składany od nowa” na drodze wzrokowej w coraz bardziej skomplikowanych i przez to coraz bardziej specyficznych polach recepcyjnych, była jedną z przesłanek, na których Jerzy Konorski, jeden z współtwórców Instytutu Nenckiego w Warszawie, oparł swoją teorię gnostyczną. Według niej na szczycie opisanej powyżej, hierarchicznej piramidy, dzięki której następuje przetwarzanie i scalanie informacji wzrokowej winna znajdować się taka komórka (jednostka gnostyczna), której pobudzenie oznacza percepcję danego przedmiotu (ryc. 14.8).

Istotnie, w asocjacyjnych obszarach kory wzrokowej (ryc. 14.13) znajdują się neurony odpowiadające specyficznie tylko na skomplikowane bodźce wzrokowe (ryc. 14.14 i 14.15). Współczesne dane wydają się jednak wskazywać, że neurony takie przypisane są tylko wyjątkowo „ważnym” bodźcom, takim

jak twarze czy dłonie, a co więcej „ogólność” ich odpowiedzi jest ograniczona i nie spełnia wszystkich cech jednostki gnostycznej (por. niżej). Opis innych, równoległych kanałów informacyjnych w układzie wzrokowym jest przedstawiony poniżej.

KANAŁY INFORMACYJNE W UKŁADZIE WZROKOWYM

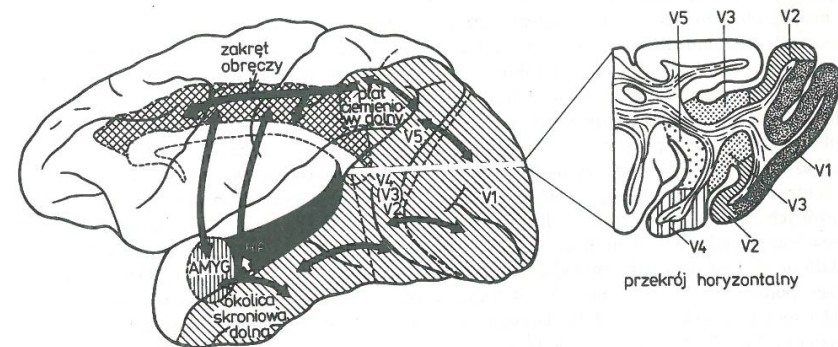
Badania fizjologiczne dostarczają dowodów na to, że w układzie wzrokowym istnieją co najmniej trzy niezależne kanały informacyjne, którymi przekazywana jest informacja o takich cechach bodźca, jak: „kształt”, „kolor” i „ruch” (por. ryc. 14.12). W wielu pracach klinicznych i psychofizjologicznych,



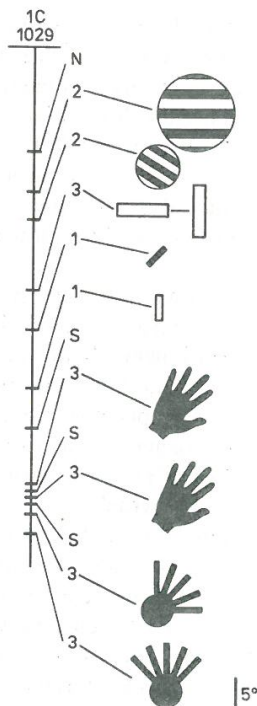
Ryc. 14.12. Kanały informacyjne w układzie wzrokowym wiążące się z przetwarzaniem różnych cech bodźca wzrokowego. Schemat oparto na danych o połączeniach anatomicznych oraz specyficznych reakcjach komórek w układzie wzrokowym małpy. „Plamki”, „obszar międzypłankowy”, „grube paski”, „cienkie paski”, „obszar międzypaskowy” — wzory widoczne w morfologicznie podobnych obszarach kory wzrokowej po jej zabarwieniu, w celu ujawnienia enzymu, oksydazy cytochromowej. Objasnienia w tekście (za: Treisman, Cavanagh, Fisher, Ramachandran, von der Heydt; wg Spillmanna i Wernera, 1990, zmodyf.)

wyróżnia się również inne kanały informacyjne, które dla uproszczenia wywodu, nie będą tu omawiane. Podany poniżej anatomiczno-funkcjonalny podział jest z tego powodu uproszczony i poparty opisem tylko wybranych prac badawczych. Szereg innych danych doświadczalnych potwierdza jednak streszczaną tu hipotezę. Zainteresowany czytelnik może uzupełnić ten rozdział, jak również znaleźć dyskusję wynikających z niego pytań w przytoczonej na końcu literaturze. Aby uniknąć dyskusowania rozbieżności międzygatunkowych, poniższy przegląd będzie opierał się głównie na danych dotyczących małpy.

Trzy typy receptorów siatkówki oka małpy są czułe na trzy zakresy widma światła białego: odpowiadające długim, średnim lub krótkim długościom fali. Sieć nerwowa siatkówki zbudowana jest w taki sposób, że jej komórki wyjściowe (zwojowe) mają koncentryczne pola recepcyjne, w których centrum i otoczka wykazują przeciwne reakcje na bodziec świetlny (ryc. 14.9.C,D i 14.10.A,B). Wyróżnia się na ogół trzy, funkcjonalnie różne, typy komórek zwojowych. Dwa z nich o niewielkich polach recepcyjnych mają obszar centralny i otoczkę wrażliwe na bodźce o różnej długości fali świetlnej („czerwony-zielony” i „żółty-niebieski”; ryc. 14.10.B, dwa górne rzędy) oraz trzeci, o dwukrotnie większych polach recepcyjnych, najbardziej czułych na zapalenie i gaszenie światła białego (komórki te otrzymują pobudzenie od wszystkich trzech typów receptorów, ryc. 14.10.B, dolny rząd). Dwa pierwsze typy komórek zwojowych mają mniejsze ciała i drzewka dendrytyczne od komórek trzeciego typu, a różnice te dają



Ryc. 14.13. Okolice wzrokowe (skośne kreski — lewa strona ryciny) oraz kanały informacyjne w korze asocjacyjnej małpy i ich połączenie przez struktury limbiczne (AMYG — ciało migdałowe, HIP — hipokamp). Widok z boku półkuli mózgu. Asocjacyjne piętra przekazywania informacji wzrokowej reprezentują strzałki zwrotne, między płatem ciemieniowym i okolicą skroniową dolną. Struktury grzbietowo-przyśrodkowej powierzchni półkuli mózgu, normalnie niewidoczne od strony bocznej, są naszkicowane liniami przerywanymi. Z prawej strony, horyzontalny wycinek z tylnej części półkuli mózgu, przedstawia funkcjonalne obszary kory wzrokowej (V1-V5), leżące głęboko w bruzdach. Dalsze objaśnienia w tekście (za: Mishkin; wg Iwai i Mishkina, 1990; za zgodą Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, zmodyf.)



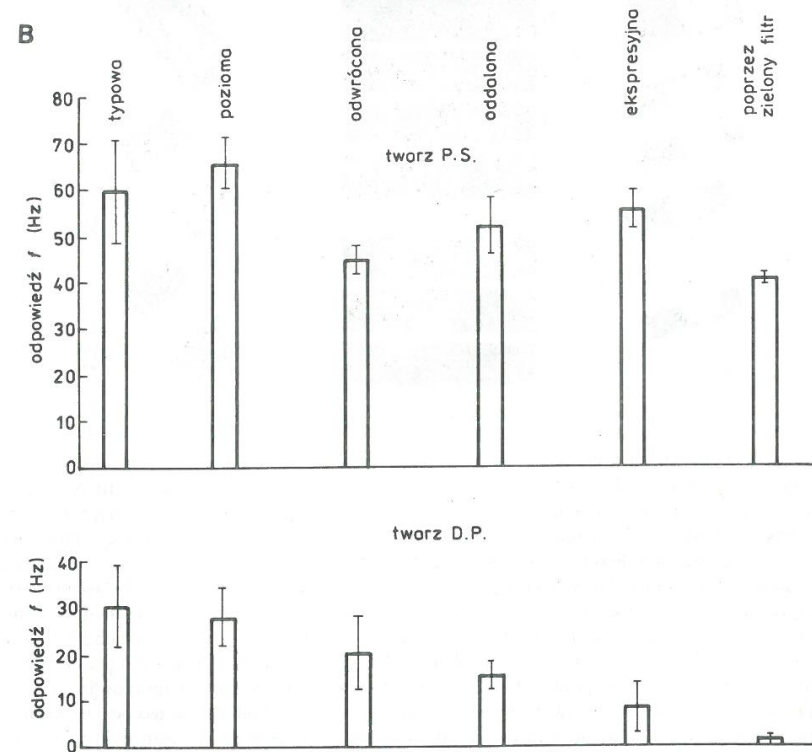
Ryc. 14.14. Skomplikowane pola recepcyjne wielu komórek kory okolicy skroniowej dolnej u małpy, zanalizowane w czasie jednego doświadczenia. Długa linia pionowa przedstawia szlak elektrody przechodzącej przez korę, a krótkie linie poziome, głębokości, na których rejestrowano odpowiedzi komórek. Boddce wywołujące ich najsilniejsze pobudzenie, przedstawiono obok. Powierzchnia kory znajduje się u góry rysunku. 1, 2, 3 — komórki o coraz bardziej skomplikowanych polach recepcyjnych (por. ryc. 14.8). Komórki o polach oznaczonych „1” były pobudzane najlepiej przez proste boddce, takie jak plamki lub pałeczki. Komórki o polach oznaczonych „2” nie reagowały na takie nieskomplikowane boddce, były natomiast intensywnie pobudzane przez duże wzory, składające się z pasków lub kropek. Komórki o jeszcze bardziej złożonych polach recepcyjnych, dla których znaleziono optymalnie pobudzające je boddce, oznaczone są jako „3”. Inne neurony o skomplikowanych polach recepcyjnych, dla których nie udało się określić optymalnych boddców, oznaczone są literą „N” a te, które były słabo pobudzane przez boddce wzrokowe, literą „S”. Rozmiary pól recepcyjnych określono w wielkości kąta widzenia (za: Tanaka, Saito, Fukada, Moriya; wg Iwai i Mishkina, 1990; za zgodą Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, zmodyf.)

początek dwu, różnym morfologicznie, systemom drogi wzrokowej: tzw. systemowi P (łac. „parvocellular”, drobnokomórkowy) i systemowi M („magnocellular”, wielkomórkowy; por. ryc. 14.12). System M zapoczątkowuje kanały informacyjne związane z postrzeganiem ruchu i dynamicznie poruszających się form, a system P kanały związane z analizą kształtu i koloru. Różne kanały informacyjne obejmują więc komórki różniące się zarówno pod względem funkcjonalnym, jak i morfologicznym (ryc. 14.12).

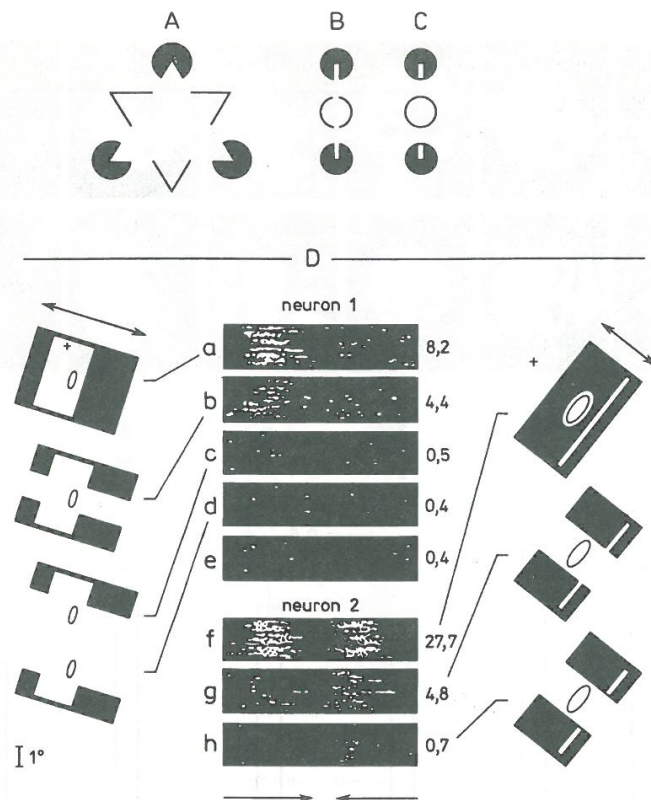
A



B



Ryc. 14.15. Odpowiedzi komórki zarejestrowanej w okolicy skroniowej dolnej kory małpy, która reagowała specyficznie na określoną twarz. A — przykłady różnych ujęć twarzy dwu badaczy (P.S., w górnym rzędzie i D.P., w dolnym). B — średnie częstotliwości potencjałów czynnościowych badanej komórki (wraz z błędem standardowym) na kolejne boddce ze zbioru (A) prezentowane w jej polu recepcyjnym. Badana komórka reagowała lepiej na twarz P.S. niż na twarz D.P., niezależnie od kąta nachylenia, koloru i wielkości obu boddców (za: Perret, Smith, Potter, Mistlin, Head, Milner, Jeeves; wg Grüssera, 1984, za zgodą Springer-Verlag)

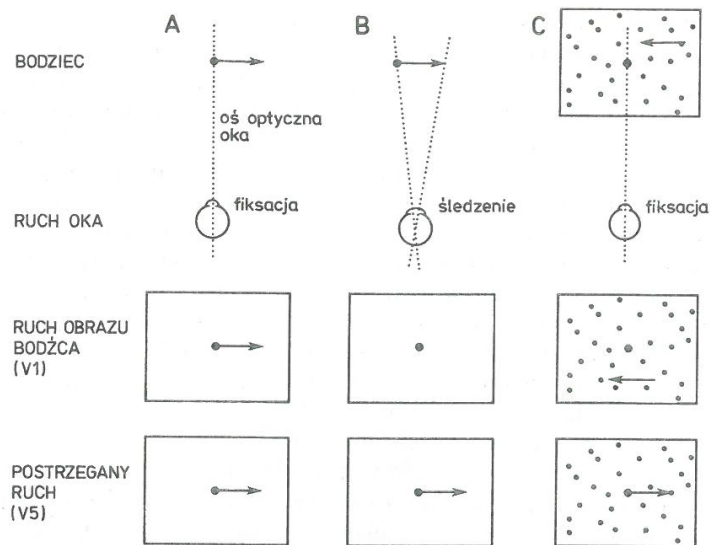


Ryc. 14.16. Odpowiedzi komórek, obszaru V2 kory małpy, na nieistniejące kontury. A, B — iluzoryczne wrażenia trójkąta i linii pionowej. Drobna zmiana bodźca (C) wywołuje zniknięcie złudzenia. D — reakcje dwu neuronów w obszarze V2 na rzeczywiste oraz iluzoryczne krawędzie bodźców. Aktywność obu neuronów rejestrowano w czasie, gdy małpa fiksowała wzrok na krzyżyku widocznym z lewej, górnej strony pól recepcyjnych w (Da) i (Df). Pola recepcyjne przedstawiono w postaci elips w lewej i prawej kolumnie rysunków a-h. a-e — kolejne odpowiedzi neuronu 1 na różne bodźce: biały prostokąt (a), oba jego końce połączone nie istniejącymi bokami (b), każdy z tych końców z osobna (c, d), poruszających się (strzałki) w obu kierunkach przez pole recepcyjne. Aktywność neuronów obrazują białe punkty na czarnym tle, w kolejnych prostokątach środkowej kolumny. Każdy punkt oznacza jeden potencjał czynnościowy, a zgrupowanie takich punktów w linii — serię iglic, świadczących o tym, że bodziec pobudził pole recepcyjne badanej komórki. Wszystkie bodźce przesuwały się ośmiokrotnie przez pole (stąd osiem linii w każdym czarnym prostokącie a-e), w obu kierunkach, tak jak pokazują strzałki na dole kolumny. Najlepszą odpowiedź wywoływało przesuwanie w prawo białego prostokąta o rzeczywistych krawędziach (a). Krawędź iluzoryczna również wywoływała reakcję, chociaż słabszą (b). Żadna z pojedynczych części bodźca (c, d) nie wywoływała reakcji komórki. e — aktywność spontaniczna, nie pobudzanego neuronu 1. Komórka 2 odpowiadała podobnie, na poruszającą się w obu kierunkach, wąską pałeczkę świetlną (f) oraz, mniej intensywnie, gdy jej część była jedynie złudzeniem (g). Gdy końce pałeczki ograniczono cienkimi liniami (h), odpowiedź neuronu 2 prawie zupełnie znikła (wg Heydta, Peterhansa i Baumgartnera, 1984; za zgodą, © AAAS, zmodyf.)

Kanał ruchu (M) obejmuje wielkokomórkową część ciała kolankowatego bocznego, której komórki mają pola recepcyjne podobne do pól komórek zwojowych siatkówki reagujących najlepiej na białe bodźce, i wysyłają włókna do warstwy 4B (poprzez 4Ca) obszaru V1 kory wzrokowej (wg podziału funkcjonalnego; anatomicznie obszar ten określany jest jako pole 17, p. rozdz. 2). Komórki kory należące do tej warstwy, wykazują bardziej skomplikowane typy reakcji na bodźce wzrokowe niż komórki niższych pięter układu wzrokowego. Wśród nich można wyróżnić, tzw. odpowiedzi kierunkowe, gdy komórki w różny sposób odpowiadają na przeciwstawne kierunki poruszającego się bodźca. Włókna neuronów systemu drobnokomórkowego, który zawiera kanały kształtu i koloru, z ciała kolankowatego bocznego, docierają do warstw 4A i 4Cb, a stamtąd do 2 i 3 warstwy kory obszaru V1, gdzie ze złożenia małych pól ciała kolankowatego, powstają lekko wydłużone pola recepcyjne o prostym kształcie „pałeczek” (por. ryc. 14.8 i 14.14).

Komórki kory V1 (niezależnie, do którego z trzech kanałów informacyjnych należą), mają małe pola recepcyjne, co świadczy o tym, że podobnie do komórek niższych pięter układu wzrokowego biorą one udział w punktowej analizie pola widzenia, nie uwzględniając całosciowych cech bodźca. Innymi słowy, komórka z kanału koloru, której centrum pola recepcyjnego pobudzane jest najlepiej bodźcem „zielonym” odpowiada również wtedy, gdy jej pole zostanie pobudzone silnym bodźcem „czerwonym”, ale o tak szerokim widmie, że jego składowa w zakresie długości fali światła zielonego, będzie dostatecznie intensywna. Analogicznie, komórka należąca do kanału ruchu, wrażliwa na kierunek przesuwanego się w jej polu recepcyjnym bodźca, może być pobudzona podobnie, niezależnie od tego czy rusza się bodziec, czy oko (ryc. 14.17).

Neurony obszaru V1 pobudzają dalej komórki następnej okolicy kory wzrokowej (V2 lub pole 18), gdzie obserwuje się jeszcze bardziej złożone pola recepcyjne. Są one często większe, a bodźce, które je pobudzają są bardziej skomplikowane. Niedawno pokazano, że w odróżnieniu od komórek w obszarze V1, wiele komórek obszaru V2 reaguje na iluzoryczne kontury, jak na rzeczywiste linie (ryc. 14.16). W mózgu powstaje więc nowa jakość — „konstrukcja” reprezentująca kontur aproksymowanego przez sieć nerwową, kształtu. Również w kanałach informacyjnych ruchu i koloru, gdy docierają do następnych obszarów kory: V4 i V5 (por. ryc. 14.12), powstają całkowicie nowe odpowiedzi na bodźce wzrokowe. Pola recepcyjne komórek w tych obszarach są duże, a odpowiedzi adekwatne do tych cech bodźca wzrokowego, które odpowiadają specyficznym „konstrukcjom” mózgu. I tak, poszczególne komórki w obszarze V4 odpowiadają na „właściwy” kolor bodźca niezależnie od długości fali oświetlającego go światła, a komórki w obszarze V5 na ruch bodźca, nawet wtedy, gdy oko za nim nadąża a obraz nie przesuwa się po siatkówce (ryc. 14.17). Własności i hierarchiczną organizację funkcjonalną tych okolic kory wzrokowej znamy dzięki pionierskim badaniom Semira Zekiego z Uniwersytetu Londyńskiego. Pokazał on jednoznacznie,



Ryc. 14.17. Relacje między bodźcem wzrokowym, ruchem bodźca na siatkówce oraz ruchem postrzeganym podczas trzech różnych stymulacji. W dwu górnych rzędach: ruchu małego bodźca i jego obrazu, strzałki wskazują kierunek ruchu w A i B oraz dużego pola z poruszającymi się punktami w C. W dolnym rzędzie, strzałki wskazują kierunek postrzeganego ruchu bodźców obserwowanych centralną częścią siatkówki (za: Komatsu i Wurtz, wg Iwai i Mishkina, 1990, za zgodą Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, zmodyf.).

że specyficzne odpowiedzi w obszarach V4 i V5, powstają dzięki porównaniu określonych własności bodźca z otaczającym go tłem.

W powyższym szkicu starano się wykazać, że kanał drogi wzrokowej odpowiedzialny za widzenie koloru związany jest z anatomicznym systemem P oraz, że inny system, system M, odpowiedzialny jest za percepcję ruchu. W ciągu ostatniej dekady stwierdzono, że w obu tych systemach, na poziomie kory wzrokowej, znajdują się komórki należące prawdopodobnie do dwu niezależnych kanałów przewodzących informację o kształcie bodźca wzrokowego (por. ryc. 14.12). Kanały te ujawniono stosując specjalną technikę oznaczania intensywnie pobudzonych komórek, barwiąc w nich enzym metaboliczny (oksydazę cytochromową), dzięki któremu neurony są zaopatrywane w energię. Udało się w ten sposób zidentyfikować oddzielne miejsca w korze, w których komórki są pobudzane głównie: albo przez kolory, albo przez ruch, albo wreszcie przez stacjonarne lub dynamiczne kształty. Te ostatnie miejsca wyznaczają właśnie, w obszarach V1 i V2, drogę kanałów związanych z różnymi aspektami widzenia kształtów. Jeden z nich (przechodzący przez obszary: międzyplamkowy, międzypaskowy, aż do V4) najprawdopodobniej bierze udział w widzeniu bodźców stacjonarnych i jest blisko związany z „kanałem koloru” (plamki, cienkie paski, V4), podczas gdy drugi (warstwa 4B, grube

paski, V3) związany z widzeniem kształtów ruchomych „splata się” z kanałem ruchu (warstwa 4B, V5).

Współczesna technika tomograficzna: emisji pozytonów (PET), która pozwala na odwzorowanie pobudzonych obszarów mózgu na tomogramie, dała możliwość stwierdzenia, że również w mózgu ludzkim znajdują się specyficzne obszary biorące udział w analizie określonych cech bodźca wzrokowego. U badanych patrzących na kolorową, bezkształtną mozaikę stwierdzono zwiększone pobudzenie w okolicy kory potylicznej (zakręt wrzcionowaty — obszar odpowiadający uszkodzeniom korowym u pacjentów z zaburzeniami w widzeniu barwnym). Obszar ten nie wykazywał zwiększonego pobudzenia, gdy ta sama mozaika była złożona z części o różnym stopniu szarości, chociaż w obu przypadkach aktywność w okolicy kory wzrokowej homologicznej do V1, była znacznie zwiększona. Bodziec złożony z przypadkowo poruszających się punktów wywoływał natomiast zwiększone pobudzenie w okolicy mózgu odpowiadającej V5 u małpy. Znany jest co najmniej jeden dokładnie opisany przypadek pacjentki z obustronnym uszkodzeniem tej okolicy. Jej zdolność widzenia przedmiotów w ruchu była poważnie zaburzona, chociaż osoba ta nie miała żadnych kłopotów z percepcją kształtów i kolorów bodźców stacjonarnych (Zihl i wsp., 1983). Badania z użyciem techniki PET potwierdzają, że w korze mózgowej naczelnych znajdują się obszary specyficzne dla percepcji koloru i ruchu, choć oczywiście przetwarzanie tych cech nie musi być jedyną funkcją, w którą te obszary są zaangażowane.

REPREZENTACJE BODZCA WZROKOWEGO W KORZE ASOCJACYJNEJ

Dalsze drogi ze specyficznych obszarów kory wzrokowej są bardziej skomplikowane i przez to mniej poznane (ryc. 14.13). Każdy z nich (V3-V5) wysyła włókna do wielu obszarów wzrokowych kory ciemieniowej, kory bruzdy skroniowej górnej, jak również kory okolicy skroniowej dolnej. Aksony komórek z pola V4 biegną głównie do okolicy płata skroniowego i kory bruzdy skroniowej górnej, a także (w drugim kierunku), do kory ciemieniowej. Z obszaru V5 włókna rozchodzą się głównie do innych okolic bruzdy skroniowej górnej oraz do kory ciemieniowej. Niektóre z włókien docierają jednak również do okolicy płata skroniowego.

Choć skomplikowane, połączenia te dają się jednak uporządkować wskazując, że w potylicznej korze wzrokowej biorą swój początek co najmniej dwa kanały związane z opracowaniem różnych cech bodźców wzrokowych: potyliczno-skroniowy, związany przede wszystkim z percepcją kształtów przedmiotów oraz potyliczno-ciemieniowy biorący udział w analizie stosunków przestrzennych (z uwzględnieniem wzajemnego ruchu przedmiotów i ich faktury). Oba kanały przedstawione są schematycznie na rycinie 14.13. Jak

wynika z tego rysunku, informacja opracowywana w obu tych kanałach może być przekazywana między nimi przez hipokamp, strukturę, której liczne badania przypisują ważną rolę w asocjacjach dotyczących przedmiotów i ich przestrzennego umiejscowienia.

Liczne doświadczenia behawioralne oraz badania przypadków klinicznych dają dowody na potwierdzenie hipotezy, że również asocjacyjna część układu wzrokowego ma piętrową, hierarchiczną budowę. Hipotezę tę potwierdzają również eksperymenty elektrofizjologiczne. Dotyczą one badań odpowiedzi komórek znajdujących się w obu kanałach korowej drogi wzrokowej. Dla uproszczenia, poniżej zajmiemy się jedynie jej częścią potyliczno-skroniową, którą uważa się za kanał widzenia kształtu. W okolicy skroniowej dolnej można znaleźć grupy komórek odpowiadających specyficznie na znane uprzednio, lub abstrakcyjne, lecz wyuczone w czasie eksperymentu, bodźce. Komórki te, o bardzo dużych polach recepcyjnych, reagują intensywnie na bodźce o coraz większym stopniu skomplikowania (ryc. 14.14 i 14.15).

Szeroko znane i intensywnie badane są odpowiedzi komórek reagujących na określone twarze (ludzkie lub małpie). Niezależność tych odpowiedzi od licznych transformacji bodźca (wielkość, rotacja, kolor, położenie w polu widzenia) mogłyby wskazywać, że przynajmniej dla tak ważnych biologicznie bodźców układ nerwowy wyodrębnił jednostki gnostyczne (ryc. 14.15, por. również opis ryc. 14.8). Jednak nawet najbardziej specyficzne z takich neuronów, przestają odpowiadać, gdy twarz przedstawiana jest z profilu (kształt ten może oczywiście pobudzać intensywnie inną komórkę), lub porusza się. Obecny stan wiedzy sugeruje więc, że również percepcja twarzy wymaga jednoczesnego pobudzenia kilku grup komórek w różnych, asocjacyjnych kanałach wzrokowych (por. opisany w części dot. kanałów wzrokowych przypadek kliniczny z wybiórczą agnozą na percepcję poruszających się przedmiotów, m. in. twarzy).

Okolica skroniowa dolna stanowi ostatnie piętro w kanale wzrokowym odpowiedzialnym za widzenie kształtu. Włókna komórek z tej okolicy dochodzą do struktur limbicznych. Chociaż istnieją dane wskazujące, że np. komórki w ciele migdałowatym odpowiadają również na skomplikowane bodźce wzrokowe, rola struktur limbicznych polega najprawdopodobniej na kontroli percepcji i utrwalaniu się wzrokowych śladów pamięciowych, co będzie dyskutowane poniżej, w części dotyczącej konsolidacji zespołów komórkowych.

INTEGRACJA OBRAZÓW WZROKOWYCH POPRZEZ POŁĄCZENIA ZSTĘPUJĄCE I POZIOME

Wyróżnienie oddzielnych kanałów przetwarzania informacji o kształcie, kolorze i ruchu w różnych obszarach kory nasuwa pytanie, w jaki sposób różne cechy obserwowanej rzeczywistości są integrowane w spójny, czasowo-przestrzenny obraz. Inaczej mówiąc, jak to się dzieje, że w jednym akcie

percepcji, postrzegamy przedmiot jako czerwony autobus, przesuwający się w prawo, z określoną szybkością i w określonej od nas odległości. Badania anatomiczne i fizjologiczne nie wykazały istnienia takiej struktury mózgu, do której docierałyby informacje ze wszystkich wyspecjalizowanych obszarów kory wzrokowej. Dowody psychofizjologiczne pokazują ponadto, że poszczególne cechy bodźca wzrokowego mogą być indukowane przez inne, np.: strukturę lub głębię często aproksymujemy z wzajemnego ruchu grup prostych bodźców o określonych cechach. (Tę wzajemną zależność można sobie wyobrazić na przykładzie pszczoł latających nad łąką, do których dystans łatwo dałby się określić dopiero wtedy, gdyby przypadkowo zebrały się w rój).

Istnieją liczne dane anatomiczne wskazujące na to, że poszczególne wyspecjalizowane obszary projekcyjnej (V1 i V2) i asocjacyjnej kory wzrokowej mają zwrotne, w tym międzypiętrowe, połączenia. Rola tych połączeń jest prawie zupełnie nie poznana. Wydaje się oczywistym, że muszą one brać udział w integracji informacji o poszczególnych cechach bodźca wzrokowego, które są opracowywane w różnych częściach mózgu. Dzięki pracom Zekiego znamy częściowo topografię połączeń obszarów V4 i V5, wzajemnie ze sobą sprzężonych połączeniami poziomymi. Oba te obszary dają również nie nakładające się projekcje do ciemieniowej i skroniowej kory mózgu. Każda integracja sygnałów w obu tych płatach musi więc zachodzić poprzez lokalną sieć połączeń. Rolą wyższych okolic asocjacyjnych jest, między innymi, „scalanie” elementów bodźca, mających wspólną cechę (np. ten sam kierunek i prędkość w polu widzenia) w celu ich wyróżnienia z tła. Zadanie to może zachodzić przez pobudzenie wyspecjalizowanych komórek, o dużych polach recepcyjnych, w asocjacyjnych okolicach kory. Aby mózg mógł jednak ponownie umiejscowić taki bodziec w przestrzeni, informację tę należy odnieść do mapy pola widzenia, która jest odwzorowana najdokładniej w projekcyjnych okolicach V1 i V2. Połączenia zwrotne, mogą więc być wykorzystywane przy rozstrzyganiu wynikających w trakcie integracji „konfliktów”, jak opisywany wyżej, występujący między obszarami V2 i V1, w czasie powstawania iluzji (ryc. 14.16).

Drogi zstępujące z wyższych do niższych pięter układu wzrokowego są z reguły mniej specyficzne niż wstępujące. Typowym przykładem mogą być połączenia wzajemne między obszarami V5 i V4 oraz obszarem V2 kory wzrokowej. Włókna docierające do obszarów V5 i V4 zaczynają się w określonych miejscach pola V2 (albo w „grubych paskach” albo w „cienkich paskach” i „obszarze międzypaskowym”, ryc. 14.12). Połączenia zwrotne z obszaru V5 do V2 nie ograniczają się jednak tylko do „grubych pasków”, ale dochodzą (choć mniej gęsto) również do pozostałych miejsc obszaru V2. Takie odwzorowanie sugeruje, że układ ten może pomagać w lokalizacji ruchu w polu widzenia (jak dyskutowano powyżej dla połączeń V1-V2), lub scalać sygnały dotyczące kształtu i ruchu, które przekazywane są różnymi kanałami. Podobne zadania topograficzno-integracyjne można postulować dla połączeń zwrotnych z obszaru V4.

Funkcjonalna rola układów zstępujących jest mało poznana nie tylko ze

względem na rozległość ich docelowych okolic (dywergencję), ale również być może dlatego, że mogą być one używane jedynie w miarę potrzeby. Przykładem takiego systemu, badanym przeze mnie wspólnie z Sivertem Lindströmem z Goteborga, jest zstępująca projekcja z kory wzrokowej do ciała kolankowatego bocznego. W czasie snu, komórki warstwy 6 kory wzrokowej kora rzadko wytwarzają potencjały czynnościowe, a wywołane przez nie, bardzo małe potencjały postsynaptyczne, nie mogą znacząco zmieniać polaryzacji błony postsynaptycznej komórek ciała kolankowatego. Podczas okresów czuwania, komórki kory znacznie zwiększają częstotliwość swoich wyładowań, co wywołuje czasowe wzmocnienie wagi ich połączenia z komórkami ciała kolankowatego bocznego i wzrost amplitudy kolejnych EPSP. Dzięki sumowaniu czasowo-przestrzennemu tych potencjałów na komórkach ciała kolankowatego, wzrasta depolaryzacja ich błony, a zmniejsza się próg pobudzenia, co w konsekwencji prowadzić musi do zwiększenia sygnału informacyjnego, przesyłanego z siatkówki, przez ciało kolankowate do kory. Ostatnio, w laboratorium Instytutu Nenckiego udało się nam pokazać (Bekisz i Wróbel, 1993), że w stanie zwiększonej uwagi, wywołanej u kotów w czasie rozwiązywania zadania polegającego na odróżnianiu bodźców wzrokowych, wzrasta pobudzenie struktur wzrokowych oraz aktywność drogi korowo-kolankowatej.

Podobne mechanizmy, z użyciem układów zstępujących, mogą występować również na asocjacyjnych poziomach układu wzrokowego dla wzmocniania potrzebnej informacji, docierającej do nich z niższych pięt. Drogi te, mogą być również wykorzystywane podczas procesów związanych z uwagą i tworzeniem śladu pamięciowego (patrz niżej).

KONSOLIDACJA ZESPOŁÓW KOMÓRKOWYCH PODCZAS UCZENIA SIĘ

Rysunek 14.13 przedstawia uproszczony schemat połączeń wstępująco-zstępujących w kanałach wzrokowych dróg: potyliczno-ciemiennowej i potyliczno-skroniowej małpy. Drogi te dochodzą do układu limbicznego, a dalej, do kory przedczołowej. Uszkodzenia tych obszarów kory powodują poważne zaburzenia w rozpoznawaniu i przypominaniu sobie obrazów wzrokowych. Wszystkie te struktury mają zwrotne połączenia z systemem cholinergicznym części podstawnej przodomózgowia, którego uszkodzenie wywołuje również zaburzenia pamięci wzrokowej u małp. Ten system neuromodulacyjny wysyła bogate połączenia do całego obszaru ciemiennowo-skroniowego, jak i do innych obszarów kory mózgu.

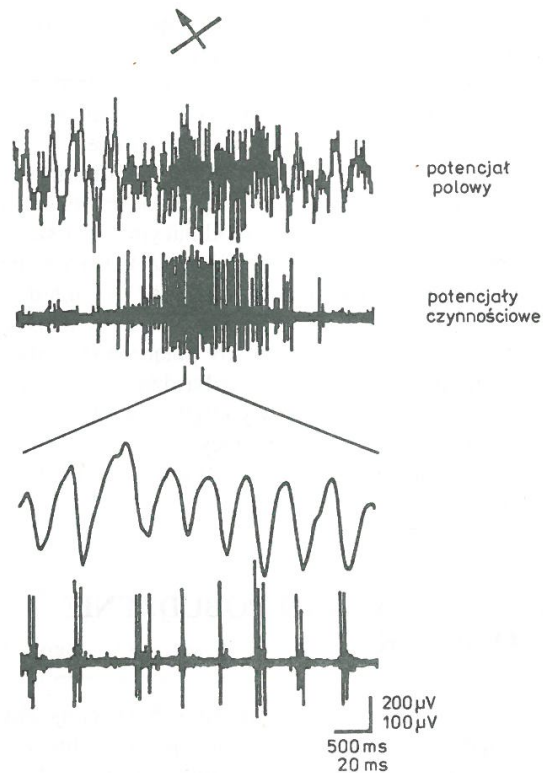
Hipoteza opisująca działanie tego systemu przedstawiona jest poniżej. Bodziec padający na siatkówkę pobudza dużą liczbę neuronów wzdłuż całej drogi wzrokowej. Ten zbiór neuronów stanowi mózgową reprezentację bodźca i wyzwala jego percepcję. Zgodnie z koncepcją Donalda Hebba, percepcja

zależy od procesu uczenia się, w którym powstaje zespół komórek (ang. cell assembly) o wzmocnionych, na skutek używania lub czasowej zmiany, połączeniach (por. rozdz. 8). Formowanie takiego zespołu można sobie wyobrazić jako następujący ciąg wydarzeń: (1) aktywacja drogi wzrokowej i dużych obszarów kory asocjacyjnej poprzez proces wzmoczonej uwagi w układzie wzrokowym prowadzi do pobudzenia układu limbicznego, a przez niego również (2) systemu cholinergicznego części podstawnej przodomózgowia (oraz być może, innych systemów neuromodulacyjnych o szerokiej projekcji korowej: noradrenergicznego i serotonergicznego); (3) uwolnione przez te systemy neuromodulatory oddziałują na synapsy w układzie limbicznym i korze mózgu wywołując (4) kaskadę zdarzeń wewnątrz pobudzonych komórek nerwowych, prowadzącą do wzmocnienia siły połączeń synaptycznych między nimi. Mała, choć najprawdopodobniej najbardziej reprezentatywna, część pierwotnie pobudzonej masy komórek wyodrębnia się w rezultacie w zespół, który staje się substratem pamięci percepcyjnej. Taki zespół stawałby się zapamiętaną reprezentacją bodźca, a jego aktywacja na drodze wzrokowej — percepcją, czyli rozpoznaniem.

PERCEPCJA BODŹCA JAKO POBUDZENIE ZESPOŁU KOMÓREK

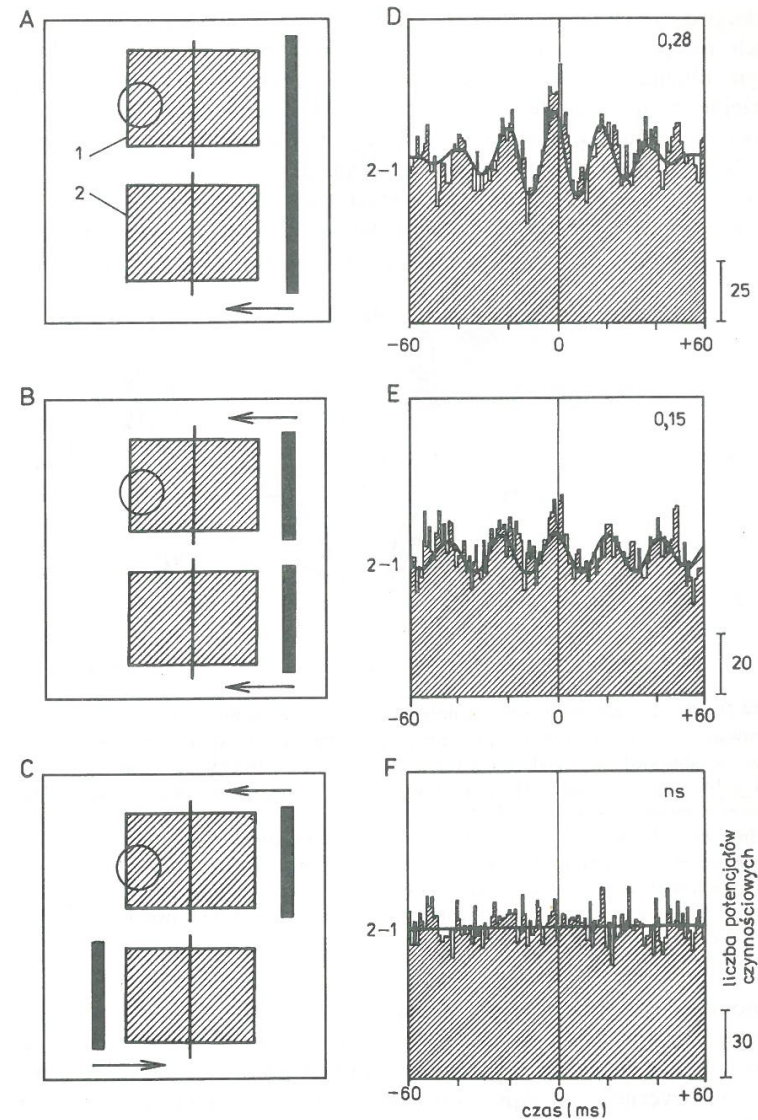
Na koniec powstaje więc pytanie, w jaki sposób następuje akt rozpoznania, podczas którego, spośród wielu pobudzonych jednocześnie w całym mózgu komórek, szybko i jednoznacznie zostaje zintegrowany odpowiedni zespół neuronów. Próbuąc odpowiedzieć na to pytanie, zwrócono uwagę na synchroniczne wyładowania oscylacyjne, odkryte w korze wzrokowej kota przez Charlesa Graya i Wolfa Singera, wraz z kolegami z Instytutu Badań Mózgu Maxa Plancka we Frankfurcie. Badacze ci zauważyli, że typowa seria potencjałów czynnościowych z pobudzonego neuronu kory, składa się w rzeczywistości z kilkunastu „paczek” powtarzających się z częstością od 40 do 80 Hz, co w elektroencefalografii odpowiada zakresowi gamma (ryc. 14.18). Jednocześnie okazało się, że grupy sąsiednich neuronów, które mają pola recepcyjne o podobnej charakterystyce, mają tendencję do wyładowywania się w tym samym rytmie. Intensywnie prowadzone badania w wielu laboratoriach wykazały synchroniczność tych oscylacji, między dwiema grupami neuronów znajdujących się w pewnej odległości od siebie, czy to w tej samej okolicy V1, czy też w okolicach V1 i V2, a nawet w korze projekcyjnej obu półkul, jeśli tylko obie grupy komórek reagowały na podobną cechę bodźca, np. miały tę samą czułość orientacyjną lub były pobudzone z tej samej siatkówki.

To, że korelacja między oscylacyjnymi wyładowaniami w różnych punktach kory może służyć integracji mózgowej reprezentacji bodźca zostało pokazane w doświadczeniu przedstawionym na rycinie 14.19. W doświadczeniu tym,



Ryc. 14.18. Rejestracja aktywności neuronalnej w obszarze V1 kota przedstawiona na ekranie oscyloskopu. Dwie górne rejestracje obrazują zwiększenie aktywności lokalnego potencjału polowego z wielu elementów tkanki nerwowej wokół elektrody (górny przebieg) oraz potencjałów czynnościowych kilku neuronów (dolny przebieg) w chwili pobudzenia siatkówki „pałeczką” świetlną o orientacji adekwatnej dla pól recepcyjnych komórek tego obszaru. Dwa dolne przebiegi przedstawiają tę samą reakcję w szczycie aktywności, przy rozciągniętej skali czasu. „Paczki” potencjałów czynnościowych są zsynchronizowane z maksymalnie ujemnymi wartościami potencjału polowego i powtarzają się okresowo (częstotliwość gamma), (wg Graya i Singera, 1989; za zgodą, zmodyf.)

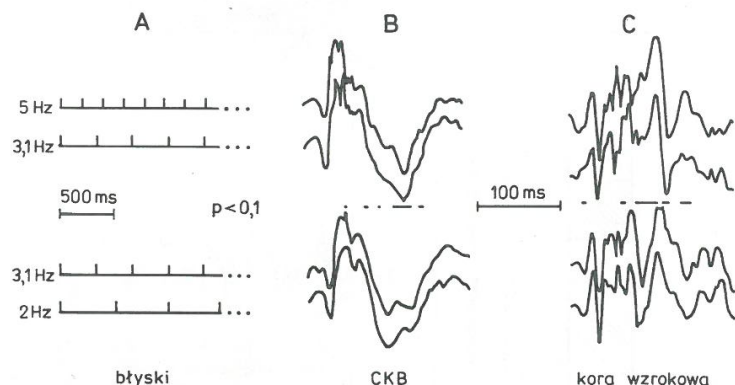
Ryc. 14.19. Synchronizacja aktywności między oddalonymi grupami neuronów zależy od ciągłości bodźca. W doświadczeniu tym rejestrowano aktywność dwu grup neuronów obszaru V1 kory wzrokowej kota, w odległości 7 mm jedna od drugiej. Obie grupy neuronów reagowały najlepiej na poruszające się „pałeczki” świetlne o pionowej orientacji. Pola recepcyjne obu grup (1, 2) miały podobną czułość orientacyjną i znajdowały się w niewielkiej odległości na siatkówce (A-C), co umożliwiało wspólną ich aktywację według jednej z trzech procedur: A — jednym, długim bodźcem poruszającym się jednocześnie w obu polach, B — dwoma krótszymi bodźcami poruszającymi się w tym samym kierunku, oraz C — tymi samymi krótkimi bodźcami poruszającymi się w przeciwnych kierunkach. Kółko oznacza centralne miejsce siatkówki, a pionowe kreski, preferowaną orientację bodźca. D,E,F — odpowiednie kroskorelogramy otrzymane



w czasie stosowania każdej z procedur. Wspólny, długi bodziec powodował synchronizację obu oscylacyjnych odpowiedzi (por. ryc. 14.18), co wywoływało głębokie „falowanie” kroskorelogramu (D). Synchronizacja ta zmniejszała się wraz z przerywaniem ciągłości bodźca (E) i znikła całkowicie przy niezgodnie poruszających się bodźcach (F). Zmiana konfiguracji między bodźcami nie wpływała natomiast na siłę oscylacji wewnątrz każdej grupy neuronalnej (nie pokazane na rysunku). Liczby w prawym górnym rogu kroskorelogramów wskazują na obliczoną siłę korelacji. ns — korelacja nieistotna (wg Engel, König, Kreiter, Schillen, Singer, 1992; za zgodą, zmodyf.)

korelacja oscylacji między dwiema grupami neuronów o nie nakładających się polach recepcyjnych zwiększała się, gdy oba pola recepcyjne pobudzano jednym długim bodźcem zamiast dwoma o adekwatnej dla nich, długości. Z dużej liczby doświadczeń przeprowadzonych na ten temat w ostatnich latach wynika, że oscylacje gamma mogą stanowić nośnik integrujący zespół neuronów pobudzanych przez różne atrybuty tego samego bodźca.

Przytoczone wyżej prace pozwalają interpretować w nowym świetle doświadczenia, wykonane pod koniec lat sześćdziesiątych przez E.R. Johna wraz z kolegami, w Szkole Medycznej Nowego Jorku. W eksperymentach tych



Ryc. 14.20. Zbiórce potencjały wielu neuronów, wywołane błyskami światła różnej częstości (A), rejestrowane w ciele kolankowatym bocznym (B) i korze wzrokowej (C). Po naciśnięciu jednej dźwigni, w odpowiedzi na błyski o częstości 5 Hz, koty otrzymywały pokarm, naciśnięcie innej, w trakcie błysków o częstości 2 Hz, pozwalało uniknąć lekkiego szoku elektrycznego w łapy. Nie stosowany poprzednio bodziec, o średniej częstości błysków (3,1 Hz) wywoływał jedną z dwu, uprzednio ustabilizowanych, odpowiedzi komórek w układzie wzrokowym i w konsekwencji odpowiednią reakcję ruchową. Przerywane linie między drugim i trzecim potencjałem wywołanym w kolumnach B i C oznaczają te okresy, w których różnica odpowiedzi komórkowych na ten sam bodziec (3,1 Hz) jest istotna statystycznie (z poziomem ufności 0,1), (wg Johna, Shimohaki, Bartletta, 1969, za zgodą, © AAAS, zmodyf.)

uczono koty, aby reagowały naciśnięciem na jedną z dwu dostępnych im dźwigni, w odpowiedzi na dwie różne częstotliwości migającego w klatce światła, w celu uzyskania nagrody (pokarmu) lub uniknięcia kary (lekkiego szoku elektrycznego w łapy). Po wyuczeniu, obu przypadkowo po sobie następującym bodźcom odpowiadały charakterystyczne zbiorcze potencjały wywołane w strukturach wzrokowych (ryc. 14.20). W tym stadium eksperymentu, od czasu do czasu, stosowano bodziec o nowej, pośredniej częstości migającego światła. Potencjały wywołane tym nowym bodźcem, odbierane przez te same elektrody, były identyczne z jednym z dwu rejestrowanych uprzednio, w zwykłych próbach. Co najciekawsze, wyuczona reakcja instrumentalna wykonywana na nowy bodziec, była zdeterminowana i specyficz-



Ryc. 14.21. Dwuznaczny bodziec wzrokowy: „Moja żona i moja teściowa” (za Boringiem, 1933; wg Konorskiego, 1969)

nie odpowiadała tej, która była związana z określoną odpowiedzią mózgu. Wynik tego doświadczenia można interpretować jako dowód na to, że w mózgu kotów utrwały się pewne zespoły komórkowe, które są stereotypowo aktywowane przez zbliżone bodźce tak, jakby układ wzrokowy wpadał w wyuczoną „koleinę”. Jak trudno z niej wypaść, możemy się przekonać sami obserwując rycinę 14.21 z dwuznacznym bodźcem wzrokowym.

PODSUMOWANIE

W rozdziale tym starano się przedstawić dowody na to, że analiza i percepcja w układzie wzrokowym odbywają się wzdłuż kilku kanałów informacyjnych przetwarzających różne cechy bodźca wzrokowego. Pokazano również, w jaki sposób, ze zmiennej informacji o bodźcach wzrokowych padających na powierzchnię recepcyjną, układ wzrokowy wytwarza nowe, trwałe konstrukcje ułatwiające ich jednoznaczne rozpoznanie. Aktywacja tego układu poprzez mechanizmy uwagi oraz synchroniczne oscylacje neuronów pozwalają na rozumienie percepcji, jako pobudzenia specjalnie wytworzonego zespołu komórek. Ostatnie dwudzieściolecie przyniosło wiele olśniewających odkryć dotyczących najlepiej zbadanej części mózgu: układu wzrokowego. W ich wyniku zbliżyliśmy się do poznania procesu widzenia, który jest nierozłączny z uczeniem się i świadomością.