

# W poszukiwaniu integracyjnych mechanizmów działania mózgu

---

ANDRZEJ WRÓBEL

Wprowadzenie. Sposoby scalania cech podstawowych w jednoznaczny reprezentację bodźca. Podstawowe mechanizmy składania linii. Udział połączeń poziomych i zwrotnych w integracji. Rola aktywności oscylacyjnej w integracji. Właściwości dynamiczne połączeń międzykomórkowych. Zależność percepcji od kontekstu. Rola uwagi w procesach integracji. Teoria gnostyczna. Mózg jako filtr rzeczywistości. Zakończenie?

## 1. WPROWADZENIE

Nawet najprostsze zachowanie wymaga szybkiego, skoordynowanego działania wielu obszarów mózgu. W wielu rozdziałach tej książki opisano procesy, dzięki którym bodziec czuciowy wywołuje równoległą aktywację struktur wzrokowych, asocjacyjnych, ruchowych i emocjonalnych mózgu, składających się na rozpoznanie i decyzję. Gdy na przykład widzimy zapalające się zielone światło sygnalizacji ulicznej, efektem tych procesów jest decyzja: „naprzód”. W procesie tym rozpoznanie, czyli świadoma percepcja, objawia się nam natychmiast, jako holistyczna reprezentacja przedmiotu, a nie jako zbiór wrażeń cząstkowych, generowanych w wielu oddzielnych kanałach zmysłowych. Od dawna znany jest pogląd, że podobnie jak odruch warunkowy, również świadomość jest przejawem działania mózgu. Poważne próby weryfikacji tej hipotezy rozpoczęto jednak dopiero w ostatniej dekadzie dwudziestego wieku, którą parlamenty europejski i amerykański ogłosiły dekadą mózgu.

Neurobiologia poznawcza — to nowa dziedzina badania funkcji mózgu, rozwijająca się szybko wraz z postępem w metodach doświadczalnych i teoretycznych. W jej ramach próbuje się określić neuronowe podłoże wyższych czynności nerwowych. Szczególnie intensywnie badane są w ostatnich latach hipotezy dotyczące integracyjnych procesów mózgowych. Pionierskie doświadczenia w tej dziedzinie wykonano na układach czuciowych. Wynika to z faktu, że bodźce sensoryczne można stosunkowo łatwo skwantyfikować (w porównaniu, na przykład,

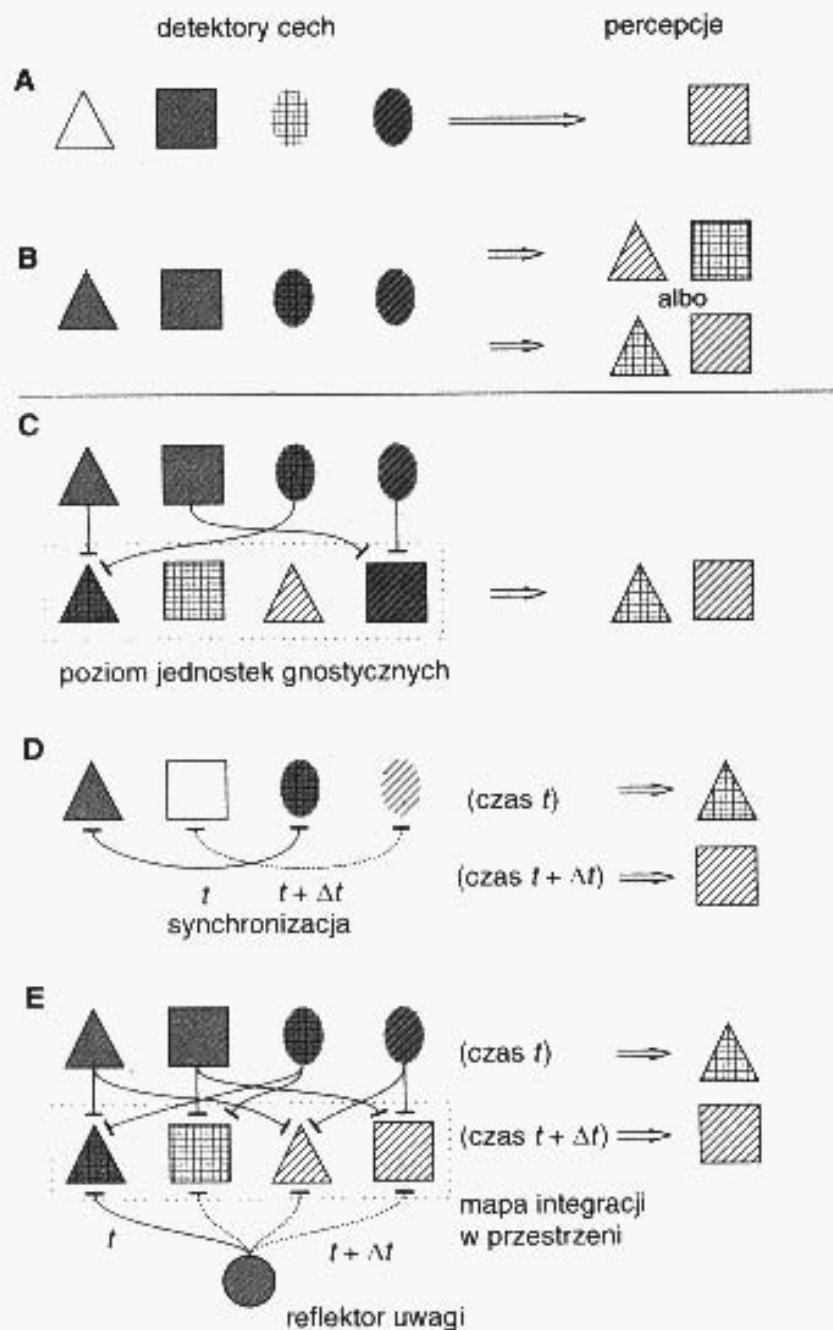
z bodźcami emocjonalnymi) oraz że budowa anatomiczna i funkcjonalna tych układów jest najlepiej poznana. Próbując przedstawić współczesny stan badań nad integracją informacji w sieci neuronowej, trzeba oprzeć się, siłą rzeczy, na dostępnych wynikach badań, z których większość przeprowadzono na układzie wzrokowym. Przedstawiane w tym rozdziale hipotezy dotyczące powstawania zespołów komórkowych są jednak ogólnej natury. Można się spodziewać, że dane dotyczące innych systemów w mózgu będą zbliżone do tych, które uzyskano dotychczas na układach czuciowych. Cytowane w tym rozdziale badania aktywności neuronowej w korze czuciowo-ruchowej oraz w korze płata czołowego wydają się potwierdzać te oczekiwania.

## **2. SPOSOBY SCALANIA CECH PODSTAWOWYCH W JEDNOZNACZNĄ REPREZENTACJĘ BODŹCA**

W Rozdziale VI wykazano, że mózg składa się z wielu wyspecjalizowanych systemów neuronowych, realizujących odmienne funkcje. Wewnętrzna organizacja tych systemów jest również oparta na modułowym sposobie opracowywania informacji. Szczególnie wyraźnie widać to na przykładzie układów czuciowych (por. Rozdz. VIII). Na początku procesu percepcji bodźce sensoryczne są rozkładane na elementarne komponenty, z których można złożyć nie tylko pierwotny wzorec, ale również wiele innych konstrukcji. Taka droga analizy wytwarza w konsekwencji poważny problem jednoznaczności scalania (lub grupowania, ang. binding) cech elementarnych w ostateczne moduły (konstrukty) zwane również percepcjami. Rozważania teoretyczne wykazują, że istnieje kilka sposobów rozwiązania problemu scalania, a badania eksperymentalne dowodzą, że mózg korzysta prawdopodobnie ze wszystkich tych możliwości.

Rycina 1 ilustruje w sposób schematyczny problem scalania (ryc. 1A, B) i sposoby jego rozwiązania (ryc. 1C – E) w układzie wzrokowym. Wyobraźmy sobie sieć złożoną z czterech jednostek kodujących cechy elementarne bodźca. Aktywność dwu z nich oznacza pobudzenie powierzchni recepcyjnej układu wzrokowego określonym kształtem (trójkątem lub kwadratem), a dwie pozostałe jednostki to detektory wzoru (inaczej faktury powierzchni). Gdy w polu widzenia pojawia się zakreskowany kwadrat, kod rozkładu aktywności w sieci jest jednoznaczny (ryc. 1A). Dwa bodźce o różnym kształcie i fakturze powodują jednakże konflikt interpretacyjny, gdyż pobudzenie wszystkich czterech detektorów cech nie pozwala przyporządkować właściwej faktury powierzchni odpowiedniemu kształtowi bodźca (ryc. 1B). Opisując niżej sposoby rozwiązania tego konfliktu założono, że źródłem pobudzenia sieci jest para bodźców złożona z kratkowanego trójkąta i kwadratu w paski.

Klasycznym sposobem rozwiązania problemu grupowania jest konwergencja wyjść detektorów cech elementarnych na jednej komórce wyższego rzędu, której działanie reprezentuje obecność danego bodźca (ryc. 1C). Hipotetyczne neurony



**Ryc. 1.** Problem niejednoznaczności skalania i jego potencjalne rozwiązania. Wszystkie przykłady pokazują sieć, która w swej pierwszej warstwie ma cztery komórki-detektory cech: dwie z nich reagują w sposób specyficzny na kształty („trójkąt” i „kwadrat”), a dwie inne są wrażliwe na wzór powierzchni bodźców („w kratkę” i „zakreskowany”). **A** — gdy powierzchnię recepcyjną pobudza tylko jeden bodziec, wzorec aktywności sieci (dwie aktywne komórki oznaczono szarym kolorem) pozwala określić go w sposób jednoznaczny (percepcja zakreskowanego kwadratu z prawej strony). **B** — dwa bodźce jednocześnie, stymulujące powierzchnię recepcyjną, wywołują pobudzenie wszystkich detektorów cech i w konsekwencji wieloznaczną sytuację percepcyjną. **C, D, E** — hipotetyczne sposoby rozwiązania problemu skalania. **C** — oddzielna reprezentacja wszystkich możliwych bodźców w komórkach gnostycznych. Według tego modelu detektory cech wysyłają aksony konvergujące w specyficzny sposób na komórkach wyższego poziomu integracji (gnostycznych), które odpowiadają tylko wtedy, gdy bodziec o danym zespole cech elementarnych pojawi się w polu recepcyjnym. **D** — skalanie przez synchronizację aktywności odpowiednich komórek. Skorelowana w czasie aktywność czynnościowa detektorów trójkąta i faktury „siatki” implikuje percepcję odpowiedniego bodźca. Synchronizacja innego zestawu komórek w czasie  $t + \Delta t$  wywołuje inną percepcję. Dla uproszczenia, wzajemne połączenia między komórkami zaznaczono na rysunku za pomocą pojedynczej linii z pobudzeniowym zakończeniem synaptycznym na obu jej końcach. **E** — w modelu z systemem uwagi, detektory poszczególnych cech konvergują na komórkach wyższego poziomu integracji (tzw. „mapy integracji w przestrzeni”), ale wejścia te nie wystarczają do wyzwolenia percepcji. Dopiero dodatkowe pobudzenie, tzw. skierowana uwaga, umożliwia aktywację jednostek integrujących wszystkie cechy bodźca, jeśli w chwili  $t$  (aktywacji „reflektorem uwagi”) znajduje się on w odpowiednim miejscu pola widzenia

pobudzane selektywnie przez obecność określonych cech składających się na reprezentację bodźca są nazywane jednostkami gnostycznymi (ang. gnostic, cardinal, teacher lub grandmother cells). Powstanie jednostek gnostycznych dla wszystkich możliwych kombinacji cech elementarnych wydaje się jednak nierealne, nawet wobec potencjalnie wielkiej liczby komórek w mózgu ( $10^{11}$ ). Każdy nowy bodziec wymagałby bowiem wytworzenia nowej jednostki gnostycznej. Liczba takich jednostek musiałaby wzrastać eksponencjalnie wraz ze wzrostem liczby cech, a ich specjalizacja wykluczałaby możliwość jakiegokolwiek elastyczności w sieci percepcyjnej. Dodatkową trudnością koncepcyjną w tym rozwiązaniu jest potrzeba niezależnej reprezentacji komórek gnostycznych we wszystkich miejscach pola widzenia (czyli we wszystkich hiperkolumnach asocjacyjnej kory wzrokowej; por. Rozdz. VIII). Spełnienie tego warunku zwiększałoby jeszcze bardziej liczbę komórek niezbędnych do realizacji takiej sieci.

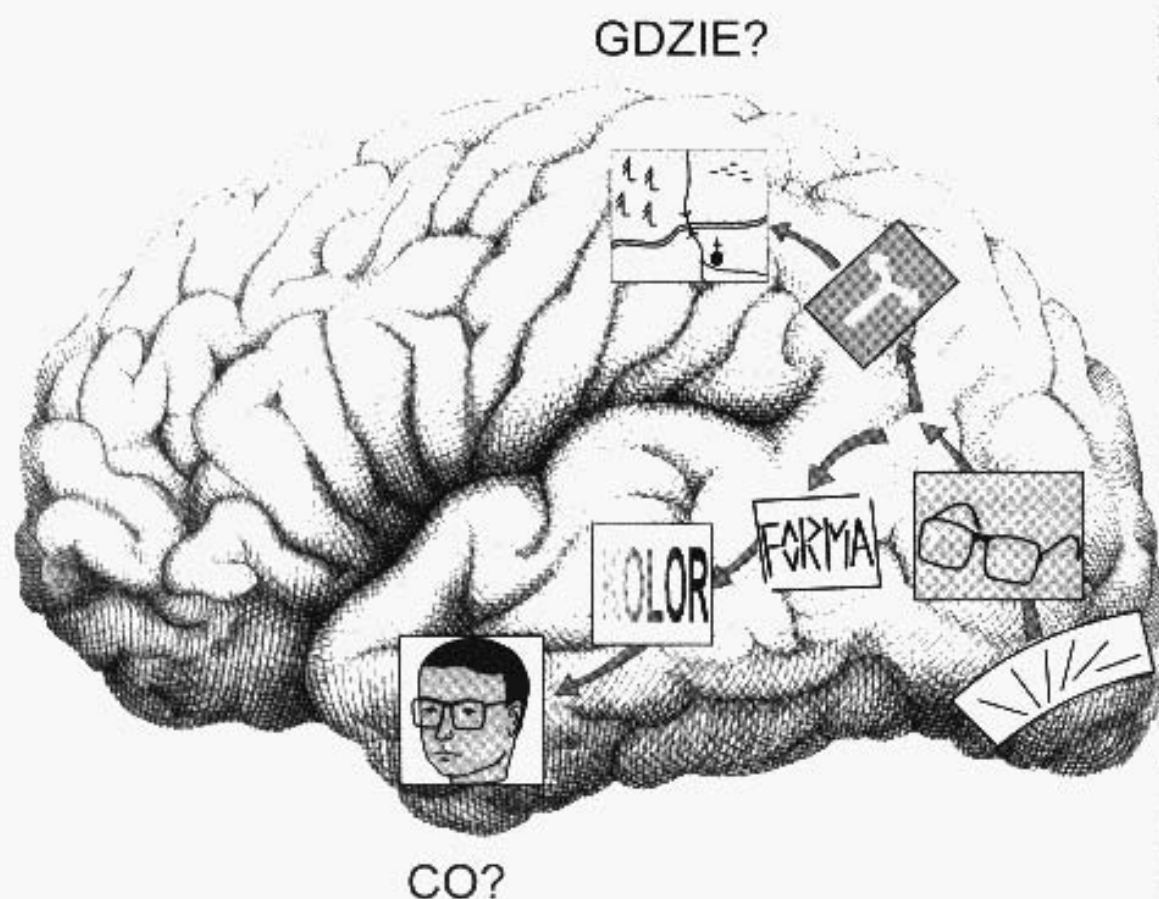
Druga hipoteza mająca na celu rozwiązanie problemu skalania sugeruje, że wszystkie detektory cech, reagujące na określony bodziec w polu widzenia, synchronizują swoje wyładowania z dokładnością do kilku milisekund. Równocześnie, wzajemnej desynchronizacji ulegałaby aktywność komórek kodujących cechy różnych bodźców. W hipotezie tej bodziec wzrokowy jest więc reprezentowany przez pobudzenie zespołu komórek, z których każda reaguje jedynie na jedną z jego cech elementarnych (ryc. 1D). Opis ten jest rozwinięciem klasycznej hipotezy Hebba, według której reprezentacja bodźca umiejscowiona jest w zespole komórek rozproszonych pod względem lokalizacji, ale działających razem, dzięki sieci aktywnych połączeń synaptycznych (por. Rozdz. III). Model Hebba jest elastyczniejszy i bardziej ekonomiczny od konwergencyjnego, gdyż pojedynczy neuron może w różnym czasie uczestniczyć w wielu różnych zespołach komórkowych. Dzięki tej możliwości, model kodowania przez synchronizację pozbawiony jest również konieczności nadmiarowego powielania komórek wyższego rzędu we wszystkich miejscach korowej reprezentacji pola widzenia. Model ten umożliwia również kodowanie ciągle nowych percepcji w postaci różnych wzorców aktywności tej samej sieci neuronowej. Dla uniknięcia niejednoznaczności, która mogłaby powstać przez uczestnictwo tego samego neuronu w dwu różnych zespołach komórkowych, hipoteza synchronizacji sugeruje rozdział reprezentacji obu bodźców w domenie czasu. Synchroniczne pobudzenie jednego zespołu w czasie  $t$  powinno być odróżnialne od aktywacji innego zespołu w czasie  $t + \Delta t$ .

Warto zauważyć, że obie przedstawione hipotezy (gnostyczna i synchronizacyjna) wymagają jednoczesnej aktywności komórek presynaptycznych. Różnica między nimi dotyczy długości okresu, w którym wymagana jest taka synchronizacja wejść. Zgodnie z zasadą sumowania czasowego (por. Rozdz. III), co najmniej dwie komórki presynaptyczne (detektory cech) muszą zwiększyć częstotliwość swoich wyładowań w sekundowej skali czasu (ang. rate coherence), aby pobudzić neuron postsynaptyczny (gnostyczny). Hipoteza synchronizacji impulsowej (ang. event coherence) wymaga, aby większość neuronów zespołu (wzajemnie na siebie oddziaływających) była pobudzona prawie jednocześnie, to znaczy w przedziale czasu krótszym niż kilka milisekund.

Inne modele rozwiązują problem skalania cech elementarnych bodźców przy

użyciu dodatkowej, wewnętrznej aktywności mózgu. Aktywność ta może powstawać w strukturach mózgu związanych z procesami uwagi i w sposób ukierunkowany wpływać na powstawanie określonych percepcji, jak to przedstawiono na rycinie 1E (por. podrozdz. 8). Alternatywnie, pobudzenie układów sensorycznych może być traktowane jako proces chaotyczny, wynikający z niespecyficznego aktywności mózgu lub z motywacji ukierunkowanej na rozpoznanie otoczenia. Oba te rozwiązania nie wykluczają udziału synchronizacji impulsowej w funkcjonalnym scalaniu zespołów komórkowych. Ostatnio coraz większe uznanie zyskuje pogląd, że wiele z przedstawionych wyżej mechanizmów grupowania wrażeń elementarnych występuje w rzeczywistości równolegle.

Wszystkie wymienione hipotezy scalania wywodzą się od dawnych teorii asocjacyjnych, które zakładały, że percepcje skomplikowanych bodźców są kombinacją elementarnych doznań zmysłowych. Istotnie, kanały układów czuciowych są zbudowane w ten sposób, że wrażenia dotyczące różnych aspektów bodźca (np. dla bodźców wzrokowych: elementy kształtu, kolor, ruch, odległość) są odczytywane



**Ryc. 2.** Schemat szlaków wzrokowych w korze mózgu. Poszczególne pola specjalizują się w przetwarzaniu: orientacji bodźca (linie w okolicy pierwszorzędowej kory wzrokowej, głębi okularnej), prostych cech kształtu (forma), koloru i kierunku (znak drogowy). W rezultacie dochodzi do rozpoznania zarówno treści bodźca („co”), jak i jego położenia („gdzie”). Jednoznaczna percepcja powinna zawierać obie te informacje, co wymaga mechanizmu integracyjnego. Położenie i kolejność połączeń pól korowych zaznaczono jedynie symbolicznie. Por. Rozdz. VIII dla dokładniejszego opisu. (Wg: M.I. Posner, M.E. Reichle, *Images of mind*, Scientific New York, American Library 1994, 257s, zmodyf.)

przez inne układy neuronowe i w różnych polach funkcjonalnych kory (ryc. 2, por. również dokładniejszy opis w Rozdz. VIII). Z drugiej strony, psychofizjologowie teorii postaci (niem. Gestalt) od wielu lat dowodzą, że świadome percepcje całości poprzedzają rozpoznanie części składowych bodźców. Elementy składowe są zauważane dopiero w drugiej kolejności i to jedynie w miarę potrzeby, gdyż nie niosą w sobie jednoznacznych wartości informacyjnych. Również ten pogląd znalazł poparcie w ostatnich badaniach neurofizjologicznych.

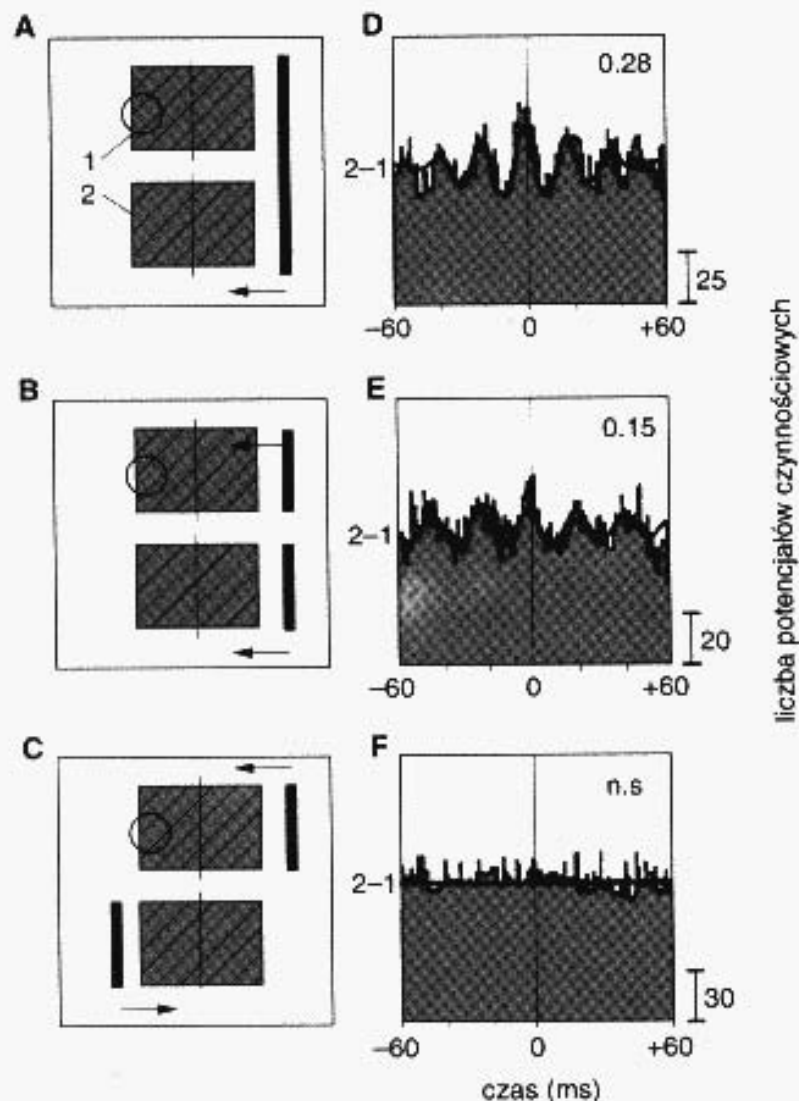
W następnych podrozdziałach przedstawiono kolejno, w sposób bardziej szczegółowy, wszystkie omówione wyżej mechanizmy integracyjne. Na początku, Czytelnik znajdzie opis skomplikowanych procesów scalania, które odbywają się w mózgu bez włączania mechanizmów uwagi czy innej świadomej kontroli.

### 3. PODSTAWOWE MECHANIZMY SKŁADANIA LINII

Komórki pierwszorzędowej kory wzrokowej, uczestniczące w analizie kształtu bodźca, mają niewielkie pola recepcyjne o postaci wydłużonych „paleczek”, których długość wynosi od ułamka do kilku stopni kątowych. Oznacza to, że bodźcem, który najlepiej pobudza taką komórkę, jest podłużny przedmiot, umiejscowiony pod określonym kątem w polu widzenia (ryc. 2). Pokazano doświadczalnie, że takie pola recepcyjne są wynikiem konwergencji punktowych, koncentrycznych pól recepcyjnych neuronów niższego rzędu (por. ryc. 10 z Rozdz. III oraz Rozdz. VIII).

Ostatnie badania pierwszorzędowej kory wzrokowej kota i małpy pokazały, że komórki tej kory reagują na bodźce zgodnie z hipotezą synchronizacji impulsowej. W większości doświadczeń udało się stwierdzić, że neurony pobudzone tym samym bodźcem mają tendencję do generowania potencjałów czynnościowych jednocześnie, nawet wtedy gdy są daleko od siebie położone. Na przykład, grupa badaczy z pracowni Wolfa Singera w Instytucie Maxa Plancka we Frankurcie przeprowadziła doświadczenie, w którym zarejestrowano dwie komórki znajdujące się w odległości 7 mm w okolicy 17 kory wzrokowej synchronizujące swą aktywność jedynie wtedy, gdy były pobudzone tym samym bodźcem wzrokowym. Gdy pola recepcyjne tych neuronów stymulowano różnymi bodźcami, aktywność obu komórek była mniej skorelowana, lub w ogóle nie wykazywała wzajemnej zależności w czasie (ryc. 3). To i podobne doświadczenia przeprowadzane w innych laboratoriach potwierdzają hipotezę, że korelacja aktywności może stanowić podstawę dynamicznego scalania grupy neuronów w funkcjonalny zespół komórkowy typu hebbowskiego. Doświadczenia te wykazują, że wspólne cechy bodźców, takie jak ciągłość czy jednoczesny ruch elementów składowych, mogą być podstawą synchronizacji aktywności komórek w korze wzrokowej.

Podstawową zaletą hipotezy synchronizacyjnej jest założenie, że ten sam neuron może korelować swoją aktywność z różnymi zespołami komórek w różnym czasie. Organizacja taka umożliwia dostosowanie wzorca aktywności sieci neuronowej do dynamicznych relacji między elementami bodźca, nieustannie zmienia-

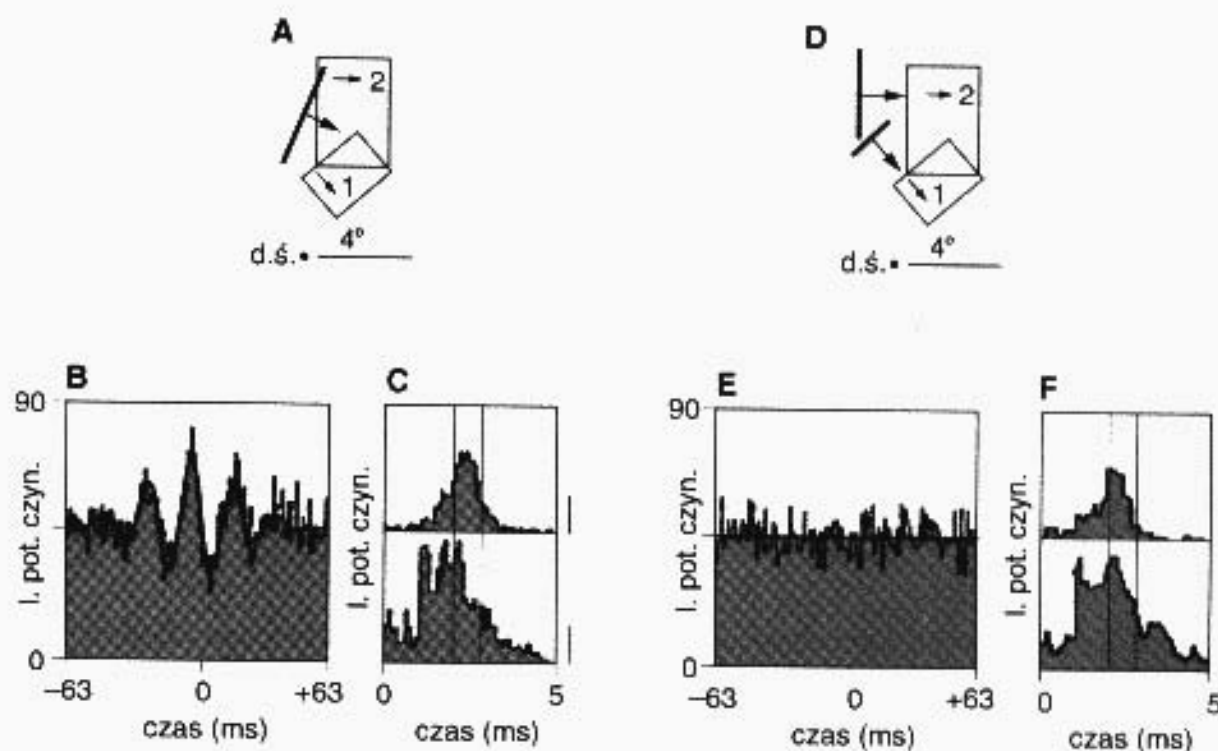


**Ryc. 3.** Stopień synchronizacji aktywności między oddalonymi grupami neuronów zależy od ciągłości bodźca. W doświadczeniu tym rejestrowano aktywność dwu grup neuronów obszaru V1 kory wzrokowej kota, w odległości 7 mm jedna od drugiej. Obie grupy neuronów reagowały najlepiej na poruszające się „paleczki” świetlne o pionowej orientacji. Pola recepcyjne obu grup (1, 2) miały podobną czułość orientacyjną i znajdowały się w niewielkiej odległości na siatkówce, 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** — takimi samymi krótkimi bodźcami poruszającymi się w przeciwnych kierunkach. Kółko oznacza centralne miejsce siatkówki, a pionowe kreski — preferowaną orientację bodźca. **D, E, F** — odpowiednie korelogramy otrzymane w czasie stosowania każdej z procedur. Wspólny, długi bodziec powodował synchronizację obu oscylacyjnych odpowiedzi, co wywoływało głębokie „falowanie” korelogramu (**D**). Synchronizacja ta zmniejszała się wraz z przzerwaniem 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 neuronowej (nie pokazane na rysunku). Liczby w prawym górnym rogu korelogramów odpowiadają wyliczonej wielkości korelacji, ns — korelacja nieistotna. (Wg: A.K. Engel, P. König, A.K. Kreiter, I.B. Schiller, W. Singer, 1992; 1989, W; Wróbel 1994, zmodyf.)

jącego swe położenie względem obserwatora. Ta sama pula neuronów może być przez to wykorzystana w sposób bardziej ekonomiczny. Doświadczenia testujące te założenia zostały wykonane w kilku laboratoriach na świecie. Szczególnie elegancki przykład przedstawiony jest na rycinie 4. Pokazano na niej reakcje kilku neuronów okolicy „MT” kory wzrokowej małpy (por. Rozdz. VI i VIII) na poruszające się bodźce wzrokowe oraz na towarzyszące tym reakcjom zmiany

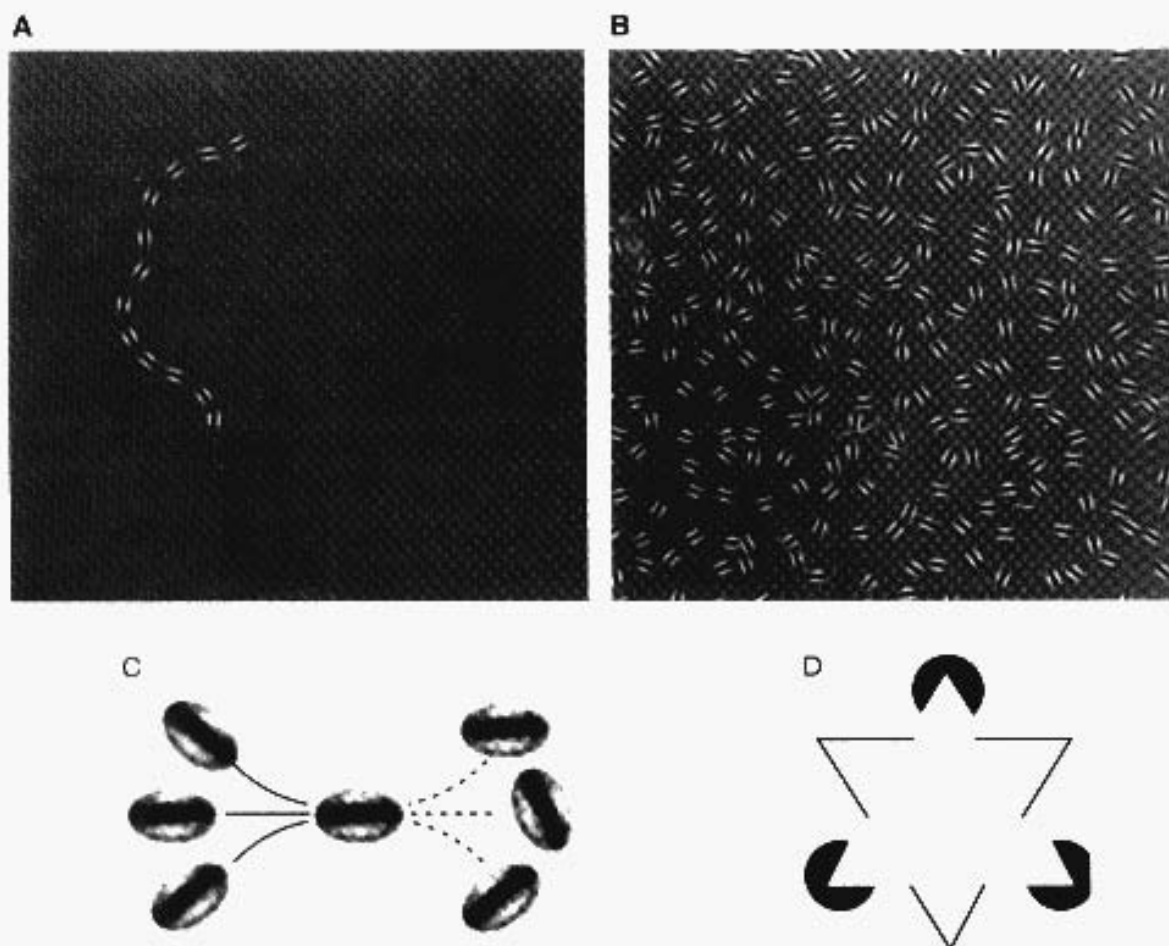
synchronizacji między odpowiednimi szeregami potencjałów czynnościowych. Pola recepcyjne sąsiednich komórek, których aktywność rejestrowano jedną z dwu, niezależnych elektrod, miały podobną czułość na kierunek ruchu bodźców (por. Rozdz. VIII). Tak więc, neurony rejestrowane przez elektrodę 1 reagowały na przesuwanie bodźca o kształcie „pałeczki” prawoskośnie — w dół, w polu wzrokowym, a aktywność neuronów odbieranych przez elektrodę 2 wzrastała w odpowiedzi na „pałeczkę” przesuwającą się poziomo — w prawo (wzdłuż odpowiednich strzałek na ryc. 4A, D). Aktywność obu grup komórek rejestrowana w odpowiedzi na tę samą „pałeczkę” przesuwającą się w kierunku pośrednim (ryc. 4A) była silnie zsynchronizowana (ryc. 4B). Gdy pola recepcyjne tych samych komórek były pobudzane przez dwa niezależne bodźce (ryc. 4D), ich aktywność impulsowa nie wykazywała koincydencji (ryc. 4E).

Wyniki te pokazują, że liczna grupa neuronów o nakładających się polach recepcyjnych i podobnych odpowiedziach na niezależne bodźce jest, potencjalnie, niejednorodna funkcjonalnie. Pod wpływem stymulacji różnymi bodźcami, neurony



**Ryc. 4.** Synchronizacja aktywności komórek w okolicy MT kory wzrokowej czuwającej małpy występuje tylko w czasie ich wzbudzenia przez ten sam bodziec. **A, D** — schemat pól recepcyjnych dwu grup komórek (1 i 2) wraz z kierunkami, w których poruszający się bodziec wywoływał najlepszą odpowiedź (mniejsze strzałki). Grube linie oznaczają odpowiednie bodźce w obu sytuacjach doświadczalnych (**A** i **D**). **B, C** — histogramy uzyskane podczas stymulacji pól recepcyjnych jednym bodźcem poruszającym się w kierunku zbliżonym do optymalnego dla obu grup komórek. **E, F** — histogramy uzyskane podczas jednoczesnej stymulacji obu pól recepcyjnych dwoma bodźcami poruszającymi się w różnych kierunkach. **C, F** — wzrost aktywności neuronów z grupy 1 (górny panel) i 2 (dolny panel) w czasie gdy odpowiedni bodziec przesuwiał się przez ich pole recepcyjne. Aktywność tę mierzono częstotliwością potencjałów iglicowych (odcinek skalujący z prawej strony odpowiada 40 potencjałom na sekundę) zliczonych podczas dziesięciokrotnej stymulacji. Cienkie pionowe linie oznaczają odcinek czasu, w którym obliczano korelacje między impulsami 1 i 2 przedstawione w **B** i **E**. **B** — pojedynczy bodziec wywołuje silną synchronizację aktywności obu grup komórek, która wyraża się wyraźnymi pikami w korelogramie. **E** — dwa różne bodźce, specyficzne dla obu grup neuronowych, nie wywołują takiej synchronizacji. d.ś. — położenie dołka środkowego na siatkówce. Odległości mierzone w stopniach kątowych. (Wg: A.K. Kreiter i W. Singer 1994, W: Singer i Gray 1995, zmodyf.).





**Ryc. 5.** Integracja konturów w układzie wzrokowym człowieka. **A** — linia krzywa, która wylania się automatycznie podczas obserwacji rysunku **B**. **B** — tylko niektóre z podobnych elementów rozrzuconych na rysunku spełniają kryterium ciągłości przedstawionym w (C) i grupują się wzdłuż jednej linii (A). **C** — połączenia między elementami określają zasady scalania automatycznego w A i B. Grupowanie następuje jedynie wtedy, gdy orientacja elementów odpowiada funkcjom pierwszego stopnia (ciągłe łuki po lewej stronie); elementy po prawej nie są scalane. **D** — iluzoryczny trójkąt wybija się z tła w sposób automatyczny dzięki integracji elementów o podobnej orientacji grupowej. (Wg: D.J. Field, A. Hayes, R.F. Hess 1993. W: Pantev, Elbert, Lutkenhöner (red.) 1994, zmodyf.)

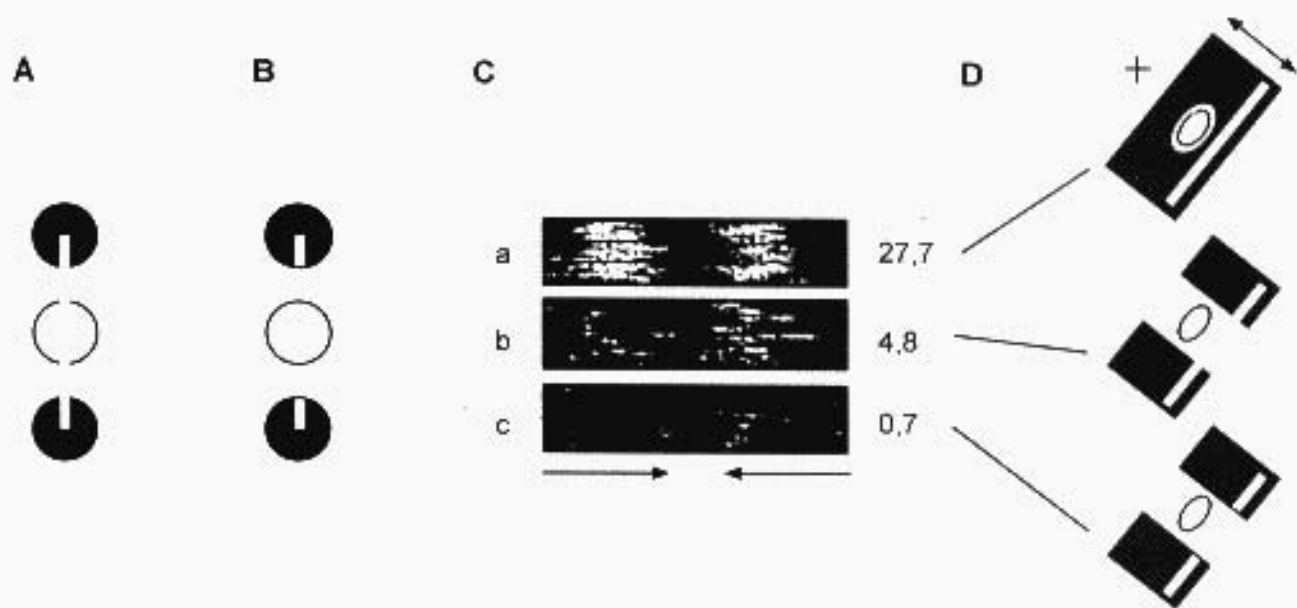
te dzielą się na grupy, wyróżniane dzięki specyficznym wzorcom wewnętrznej synchronizacji. Koherentna aktywność (przejawiająca się koincydencją impulsów czynnościowych) może więc być tym czynnikiem, który wyróżnia w dużej liczbie komórek zespoły neuronów związane z określonym bodźcem.

Warto tu dodać, że również w doświadczeniach psychofizjologicznych można określić takie wspólne cechy elementów bodźca, które w efekcie pozwalają na sensowną segmentację obrazu. Na przykład, grupa badaczy z Uniwersytetu McGill określiła zasady asocjacji małych elementów kierunkowych w polu wzrokowym człowieka. W przeprowadzonych tam doświadczeniach wykazano, że sąsiednie elementy obrazu mają tendencje do łączenia się wzdłuż pozornie łączącej je krzywej (ryc. 5B) wtedy, gdy ich orientacja w przestrzeni nie zmienia się zbyt gwałtownie (ryc. 5C). Tego typu asocjacje nie wymagają uczenia i z tego powodu nazywa się je często asocjacjami automatycznymi (termin odpowiadający ang. *pre-attentive*), które prawdopodobnie powstają dzięki połączeniom na wstępujących szlakach mózgu (czyli od powierzchni recepcyjnej do kory asocjacyjnej, ang. *bottom-up*).

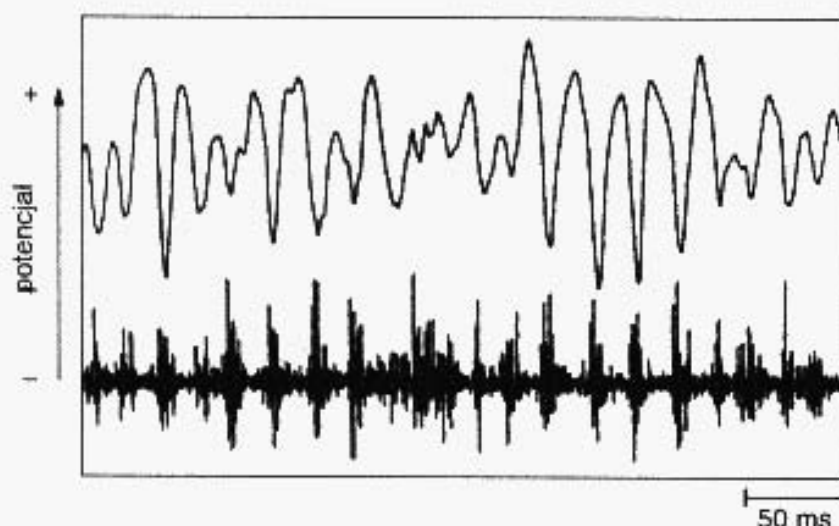
## 4. UDZIAŁ POŁĄCZEŃ POZIOMYCH I ZWROTNYCH W INTEGRACJI

Zgodnie z hipotezą Hebba, z chwilą integracji zespołu komórkowego, pobudzenie ogarnia jednocześnie wszystkie należące do niego neurony, również te, których pola recepcyjne nie są aktualnie stymulowane przez bodziec (por. Rozdz. III, ryc. 8). Inaczej mówiąc, określone komórki mogą być pobudzane jako „uzupełnienie” zespołu, co może być przyczyną iluzji, takich jak przedstawiono na rycinie 5D. Komórki aktywowane przez iluzoryczne bodźce znaleziono niedawno w obszarze drugorzędowej kory wzrokowej małpy (ryc. 6). Odkrycie to stanowi przyczynek do hipotezy, że wyższe okolice przetwarzania informacji wzrokowej mogą stanowić dodatkowe źródło integracji dla pól niższego rzędu.

Istnieją liczne dane anatomiczne wskazujące, że kolejne okolice pierwszo- i drugorzędowej oraz asocjacyjnej kory wzrokowej mają bogate międzypoziomowe, w tym zwrotne, połączenia. Ze wszystkich tych okolic najbardziej precyzyjne odwzorowanie położenia bodźca na siatkówce występuje w pierwszorzędowej



**Ryc. 6.** Odpowiedzi komórki obszaru V2 kory małpy na nie istniejące kontury. **A** — iluzoryczne wrażenie linii pionowej. **B** — drobna zmiana bodźca wywołuje zniknięcie złudzenia. **C** — reakcje neuronu w obszarze V2 na rzeczywiste oraz iluzoryczne krawędzie bodźców. Jego aktywność rejestrowano w czasie, gdy małpa fiksowała wzrok na krzyżyku widocznym z lewej, górnej strony pola recepcyjnego w (D). **D** — kolejne odpowiedzi neuronu na różne bodźce: biały prostokąt (na górze), oba jego końce połączone nie istniejącymi bokami (pośrodku) i rozdzielone wąskimi liniami od tła (na dole), poruszające się (strzałki) w obu kierunkach przez pole recepcyjne. Pole recepcyjne przedstawiono w postaci elipsy o tym samym kształcie, dla kolejnych stymulacji. Aktywność neuronu obrazują białe punkty na czarnym tle, w kolejnych prostokątach w C (a, b, c). 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 przesuwano osmiokrotnie przez pole (stąd osiem linii w każdym czarnym prostokącie), 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). Gdy końce paleczki ograniczono cienkimi liniami (c), odpowiedź neuronu prawie zupełnie znikła. Średnie częstości wyładowań neuronu podczas prób z kolejnymi bodźcami przedstawiono z prawej strony rysunków w C. (Wg: R. Heydt, E. Peterhans i G. Baumgartner 1984, W: Wróbel 1994, zmodyf.)

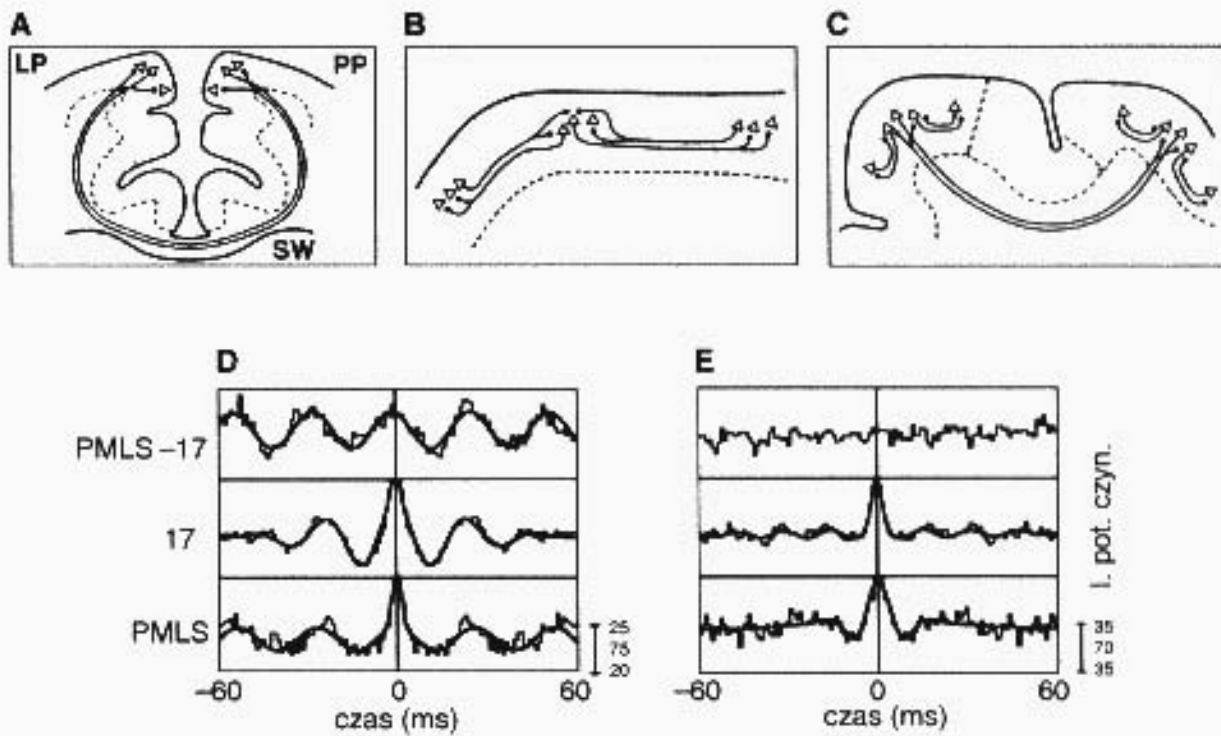


**Ryc. 7.** Przykład aktywności oscylacyjnej w odpowiedzi komórek kory wzrokowej kota na poruszającą się pałeczkę świetlną. Z odbieranego przez elektrodę sygnału elektrycznego odfiltrowano niskie (górny rysunek) i wysokie (dolny rysunek) pasmo częstotliwości. Górny przebieg obrazuje zmiany tzw. potencjału polowego, wynikającego z sumarycznej aktywności postsynaptycznej wielu komórek w pobliżu elektrody rejestrującej. Wąskie, pionowe kreski na dolnym rysunku przedstawiają potencjały czynnościowe kilku komórek (amplituda każdej iglicy jest tym większa, im bliżej odpowiedniej komórki znajduje się elektroda rejestrująca). Rejestracja została dokonana podczas przesuwania pałeczki świetlnej przez pole recepcyjne grupy komórek. Widać, że taka stymulacja wywoływała koherentną i rytmiczną aktywność w różnych neuronach. Potencjały czynnościowe pojawiają się paczkami w czasie najniższej wartości potencjału polowego. [Wg: P.R. Rolfsema, A.K. Engel, P. König, W. Singer, W: Pantev, Elbert, Lutkenhöner (red.) 1994, zmodyf.]

korze wzrokowej. Do niej więc muszą wysyłać informację zwrotną okolice bardziej wyspecjalizowane, aby dokonywana w nich synteza wzrokowa mogła zostać umiejscowiona w określonym obszarze pola widzenia. Oprócz połączeń zwrotnych między kolejnymi poziomami układu wzrokowego, poszczególne okolice kory wzrokowej wyspecjalizowane w analizie określonych aspektów bodźca posiadają liczne połączenia wzajemne. Wydaje się oczywiste, że muszą one brać udział w integracji informacji o poszczególnych cechach bodźca wzrokowego.

W zgodzie z tymi przewidywaniami stwierdzono, że komórki różnych okolic układu wzrokowego mogą synchronizować swoją aktywność czynnościową. W licznych doświadczeniach zarejestrowano pozytywne korelacje, bez opóźnienia w czasie, między impulsami czynnościowymi komórek znajdujących się nie tylko w tym samym polu kory wzrokowej (pola 17 lub 18 wg Brodmanna), ale również w różnych polach (17, 18 i pola wyższych poziomów opracowywania informacji wzrokowej), a nawet w odpowiednich polach obu półkul mózgu (por. ryc. 8). Występowanie korelacji aktywności komórek zaangażowanych w opracowywanie różnych aspektów bodźca wzrokowego, takich jak kształt i ruch, jest wskazówką, że mechanizm synchronizacji może być wykorzystywany do integracji wszystkich aspektów bodźca wzrokowego. Co więcej, istnieją również dowody doświadczalne na synchronizację wyładowań komórek należących do różnych systemów w mózgu, na przykład komórek kory czuciowej i ruchowej, a nawet wzrokowej i ruchowej.

Patrząc na funkcjonalną mapę przetwarzania informacji wzrokowej w korze



**Ryc. 8.** Nawet daleko od siebie położone komórki mogą synchronizować swoje wyładowania czynnościowe dzięki aktywności oscylacyjnej w sieci neuronowej złożonej z pobudzeniowych połączeń zwrotnych. Przykłady sieci, których elementy znajdują się: **A** — w przeciwległych półkulach mózgu; **B** — w kilku ośrodkach pośrednich; **C** — w okolicach połączonych włóknami nerwowymi o różnej długości. Synchronizacja aktywności grupowej następuje w takich sieciach (A, B, C) mimo znacznych różnic w czasach przewodzenia potencjałów czynnościowych. **D, E** — analiza aktywności dwóch grup komórek odbieranych przez elektrody umieszczone w różnych polach układu wzrokowego kota: w pierwotnej korze wzrokowej i w polu PMLS, w którym komórki są specyficznym pobudzane przez poruszające się bodźce. Obie grupy komórek reagowały na podobną orientację i szybkość bodźców, chociaż ich pola recepcyjne nie nakrywały się. Stopień korelacji między aktywnością tych grup neuronalnych zmieniał się w trakcie kolejnych stymulacji. **D** — przykład silnej modulacji korelogramu (górny histogram). W tym samym czasie autokorelogramy czynności odpowiednich grup neuronów (pola 17 — w środku i PMLS — na dole) wykazują szereg maksimum drugiego rzędu, świadczących o oscylacyjnym charakterze ich wyładowań. **E** — przykład stymulacji, podczas której aktywność tych samych grup neuronów nie była skorelowana. W tym samym czasie autokorelogramy aktywności obu grup nie miały charakteru oscylacyjnego, lecz tylko jeden, centralnie położony pik. Doświadczenie to pokazuje, że koincydencja aktywności czynnościowej różnych komórek idzie w parze z oscylacyjnym charakterem ich funkcji autokorelacji. LP, PP — lewa i prawa półkula mózgu. SW — spoidło wielkie. Skalę intensywność korelacji impulsowej dla wszystkich trzech korelogramów podano łącznie na dole rysunku. (Wg: P.R. Roelfsema, A.K. Engel, P. König, W. Singer. W: Pantev, Elbert, Lutkenhöner (red.) 1994, zmodyf.).

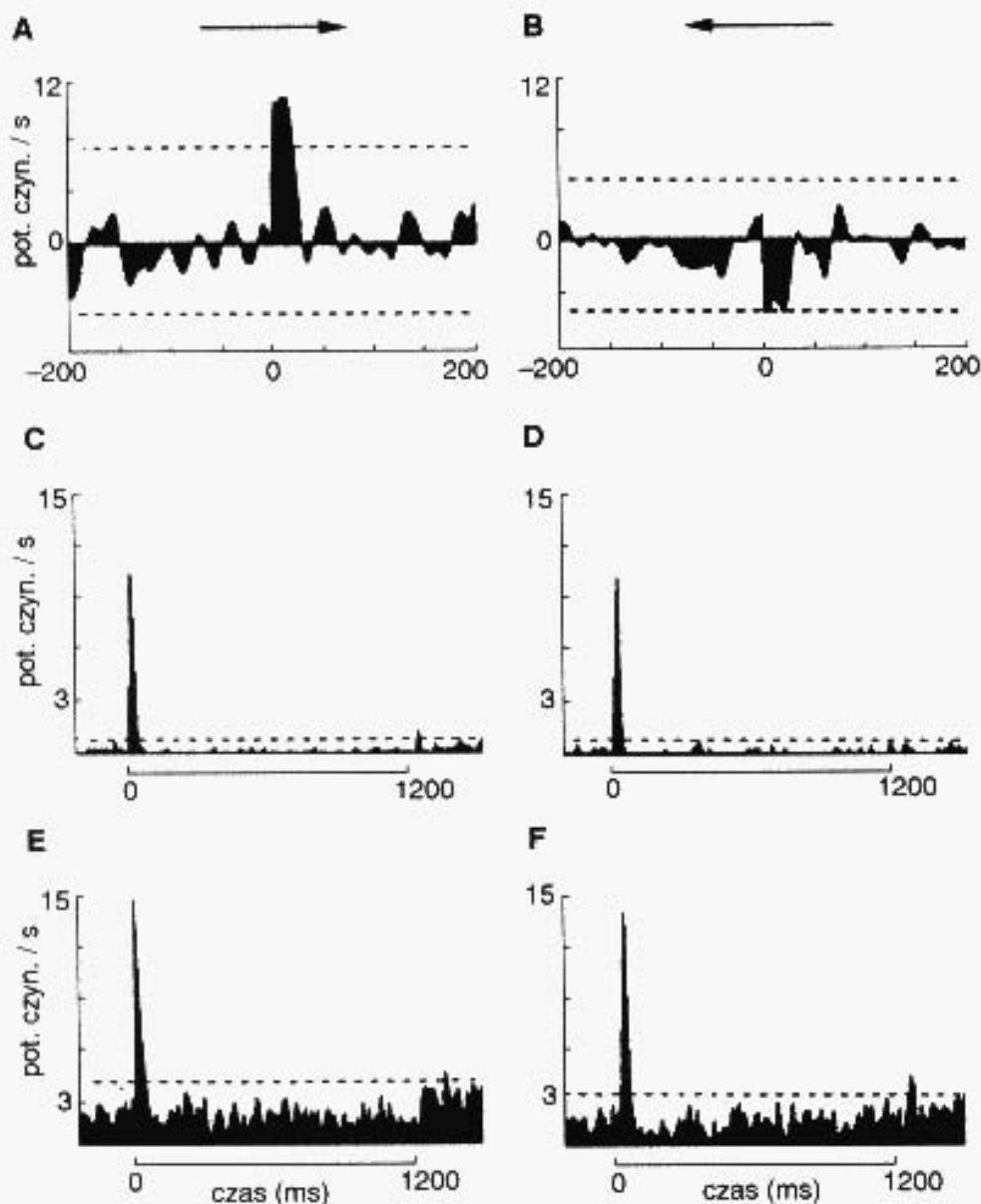
człowieka (ryc. 2), łatwo zauważyć, że różne aspekty bodźca aktywują komórki w odległych obszarach mózgu. Tak więc, gdy obserwujemy czerwony autobus poruszający się w naszym kierunku po szosie, percepcji tej towarzyszy pobudzenie okolic płata skroniowego (kolor, kształt, ruch) oraz ciemieniowego (kierunek, położenie). Dla uniknięcia niejednoznaczności w rozpoznaniu (por. podrozdz. 1) wydaje się konieczne połączenie tych cząstkowych wrażeń w unikatowy wzorec aktywności mózgu. koncepcja sugerująca, że kluczem do powstania percepcji może być mechanizm synchronizacji pobudzenia w specyficznym zespole komórek różnych systemów mózgu, jest bardzo atrakcyjna i leży u podstaw większości współczesnych badań z zakresu fizjologii poznania.

oscylacyjne. Na rycinie 8D przedstawiono przykład synchronicznej aktywności neuronów położonych w odległych okolicach kory wzrokowej (pola 17 i tzw. okolicy PMLS). Gdyby dane wskazujące na udział oscylacji w synchronizacji aktywności neuronowej potwierdziły się, mogłoby to wskazywać na ich rolę w organizowaniu dynamicznych zespołów komórkowych typu hebbowskiego.

## 6. WŁAŚCIWOŚCI DYNAMICZNE POŁĄCZEŃ MIĘDZYKOMÓRKOWYCH

Z hipotezy Hebba wynika jednoznacznie, że zespoły komórkowe łączą się w funkcjonalne grupy w zależności od aktualnych potrzeb „obliczeniowych” mózgu. Na przykład percepcja trójkąta wzbudza ściśle określoną grupę komórek w korze wzrokowej (por. ryc. 8 w Rozdz. III), które w tym czasie tworzą sieć pobudzających się nawzajem elementów. W następnej chwili (lub w innym zakresie częstotliwości oscylacyjnej) te same neurony mogą być aktywnymi elementami innego zespołu komórkowego. Teoria hebbowska implikuje więc, że oddziaływania między neuronami, choć oparte na bazie istniejących połączeń anatomicznych, ulegają stałym zmianom w zależności od konfiguracji oddziaływających bodźców, aktualnego behawioralnego stanu zwierzęcia lub poziomu wzbudzenia. Istotnie, w ostatnim dziesięcioleciu wielu badaczy stwierdziło, że funkcjonalne związki między neuronami ulegają zmianom w zależności od tych czynników.

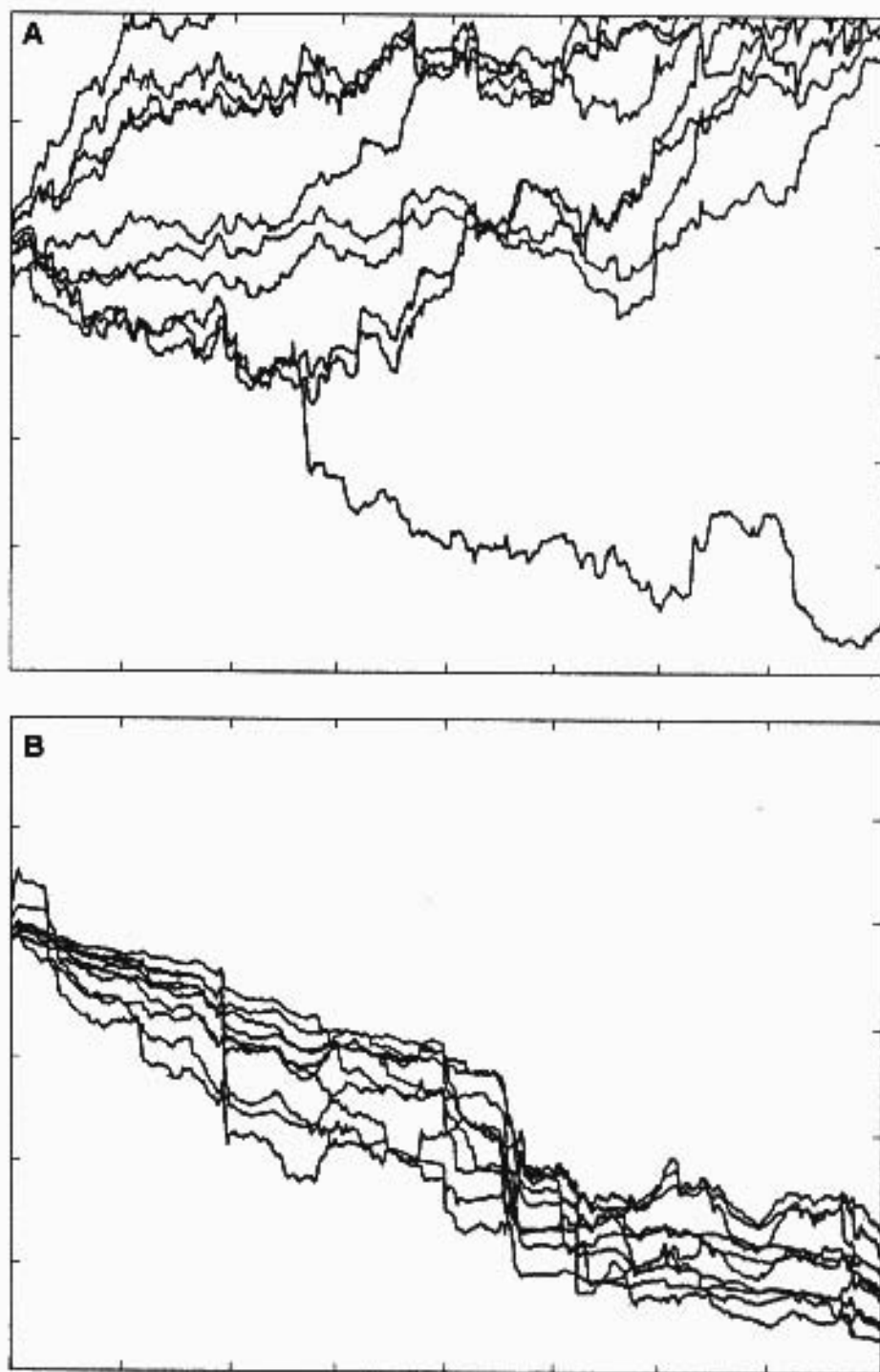
Rycina 9 pokazuje przykład korelacji między szeregami potencjałów iglicowych dwu neuronów kory słuchowej małpy, której prezentowano bodziec słuchowy poruszający się z lewa na prawo lub w odwrotnym kierunku. Pierwszy korelogram (ryc. 9A) pokazuje pik położony na prawo od środka, o długości ok. 30 milisekund. Takie umiejscowienie piku oznacza, że prawdopodobieństwo wystąpienia potencjału iglicowego w neuronie 2 wzrasta znacząco przez czas trzydziestu milisekund po wyładowaniu iglicowym w neuronie 1. Drugi korelogram, uzyskany podczas przesuwania bodźca słuchowego z prawa na lewo, pokazuje zupełnie inną relację między aktywnością obu neuronów (ryc. 9B). W tym przypadku, korelacja aktywności obu neuronów jest ujemna: wyładowanie iglicowe w neuronie 1 zmniejsza prawdopodobieństwo powstania potencjału czynnościowego w neuronie 2. Warto zwrócić uwagę, że proste histogramy aktywności obu neuronów nie zmieniają się w zależności od kierunku ruchu bodźca słuchowego (ryc. 9C – F). Dalsza analiza odpowiedzi tych neuronów pokazała, że istotne wartości korelacji (zarówno dodatnich, jak i ujemnych), takie jak pokazano na rycinie 9 A i B, obserwuje się jedynie w trakcie wzmożonej aktywności obu komórek, to znaczy wtedy gdy reagują one intensywnie na pojawienie się właściwego bodźca (piki na ryc. 9C – F). Przez pozostały czas doświadczenia (płaskie odcinki na histogramach 9C – F) nie obserwowano istotnych statystycznie zależności między wyładowaniami obu komórek.



**Ryc. 9.** Interakcja między komórkami w korze słuchowej czuwającej małpy zależy od charakteru bodźca. Przykład przedstawia zmianę korelacji między aktywnością dwu neuronów po zmianie kierunku ruchu bodźca słuchowego. **A, B** — korelogramy różnicowe obliczone w czasie rejestracji odpowiedzi dwu komórek na bodziec poruszający się w prawo (**A**) i w lewo (**B**). **C, D** oraz **E, F** — jednocześnie rejestrowane histogramy odpowiedzi obu neuronów na odpowiednie bodźce słuchowe są identyczne i niezależne od kierunku ruchu bodźca. (Wg: Ahissar i in. W: Aertsen i Breitenberg (red.) 1992, zmodyf.)

Przedstawione doświadczenie, jak również wiele innych, dowodzi, że obserwowana synchronizacja aktywności między neuronami podlega raptownym modulacjom w zależności od charakteru bodźca. Poszukiwania badaczy współpracujących z Georgem L. Gersteinem z Uniwersytetu Pensylwańskiego doprowadziły do pojawienia się nowych metod analizy korelacyjnej czynności wielu neuronów mózgu. Jedną z takich metod jest analiza nazwana grupowaniem grawitacyjnym. Została ona skonstruowana specjalnie w celu wykrywania synchronizacji aktywności

dużej liczby komórek. Przykład takiej grupowej korelacji w różnym kontekście behawioralnym przedstawia rycina 10. Każda linia na tym rysunku obrazuje zmieniającą się w czasie korelację między dwoma z pięciu jednocześnie reje-



**Ryc. 10.** Zmiana wzajemnych korelacji w grupie neuronów kory czołowej w zależności od stanu behawioralnego małpy. Jednoczesna analiza korelacji (tzw. grupowanie grawitacyjne) między aktywnością pięciu neuronów kory czołowej małpy podczas wykonywania zadania różnicowania kierunkowego z odroczeniem. Pojedyncze krzywe pokazują korelację aktywności pary neuronów podczas 0,5 s odcinka aktywności w jednej sesji doświadczalnej. Analiza **A** rozpoczyna się z chwilą zapalenia sygnału wyzwalającego ruch, a analiza **B** obejmuje czas po wykonaniu reakcji. Grupowanie krzywych jest inne w obu momentach doświadczenia, co dowodzi, że korelacje między komórkami zmieniają się dynamicznie, w zależności od kontekstu bodźca i stanu behawioralnego zwierzęcia. Pozostałe objaśnienia w tekście. (Wg: E. Vaadia i A. Aertsen. W: Aertsen i Breitenberg (red.) 1992, zmodyf.)

strowanych neuronów w korze czołowej małpy. Im bardziej linia ta jest nachylona w dół, tym większa jest również dodatnia korelacja między oboma neuronami. Odchylenie linii w górę pokazuje korelację ujemną. Grupowanie się linii w skorelowane wiązki oraz podobny charakter ich zmian w czasie sugeruje udział odpowiednich neuronów w tym samym zespole komórkowym.

Panele przedstawione na rycinie 10 obrazują zmiany korelacji między wszystkimi pięcioma neuronami, analizowane w dwu półsekundowych odcinkach czasu, w różnych momentach wykonywania przez małpę wyuczonego zadania ruchowego. Pierwszy odcinek rozpoczyna się z chwilą gdy małpa słyszy sygnał warunkowy i rozpoczyna ruch ręki w celu przyciśnięcia właściwego klucza (ryc. 10A), a drugi odcinek jest okresem od 1 do 1,5 sekundy po wykonaniu reakcji, gdy ręka małpy wraca do pozycji neutralnej (ryc. 10B). Na obu panelach można łatwo zaobserwować różnice w przebiegu wiązek linii, odpowiadające zmianom korelacji aktywności grupy badanych komórek. Po usłyszeniu bodźca warunkowego tylko jedna para neuronów wykazuje dodatnią korelację (pojedyncza linia biegnąca w dół), podczas gdy inne pozostają w stanie podstawowym lub nawet wykazują lekką tendencję do odchylenia w górę, sugerującą korelację ujemną (ryc. 10A). Zupełnie odmienny jest wzorzec rozwijania się korelacji grupowej po wykonaniu reakcji warunkowej (ryc. 10B). W tym przypadku wszystkie linie opadają w dół w prawie identyczny sposób, wskazując, że całą grupę pięciu badanych neuronów łączy koherentny wzorzec aktywności. Takie skorelowane pobudzenie obserwowano jedynie w specyficznym wybranim czasie reakcji warunkowej. Te same neurony nie były skorelowane w podobny sposób, ani wcześniej, ani później w trakcie tej samej próby doświadczalnej.

Przedstawiony przykład analizy grawitacyjnej pokazuje, że w mózgu zwierząt można zarejestrować grupy neuronów o silnie skorelowanej aktywności, której wzorzec zmienia się bardzo szybko. Korelacje aktywności tej samej grupy komórek zobrazowane na rycinie 10 A i B uzyskano w zaledwie sekundowym odstępie czasu, co świadczy o tym, że zmiany połączeń funkcjonalnych wewnątrz zespołów komórkowych następują bardzo szybko. W układzie wzrokowym stwierdzono, że do zsynchronizowania aktywności grupy komórek kory wystarczy czas rzędu 50 – 100 milisekund. Jest to czas porównywalny z minimalnym czasem wyuczonej reakcji różnicowania wzrokowego, w eksperymentach behawioralnych na zwierzętach.

Ostatnie badania wydają się wskazywać na to, że istotne znaczenie w pracy mózgu ma jednoczesne pobudzenie dużych zespołów komórkowych. Synchronizacja w zespole może być wywołana przez aktywność oscylacyjną, jak to opisano wyżej (podrozdz. 5). Jeszcze szybciej, zespół komórek może się znaleźć w stanie koherentnej aktywności dzięki efektywnemu pobudzeniu przez silne połączenia wewnętrzne, ukształtowane podczas procesu uczenia (por. Rozdz. III). W tym podrozdziale starano się pokazać jeszcze jedną możliwość aktywacji zespołów komórkowych — poprzez dynamiczne połączenia funkcjonalne. Złożona struktura sieci nerwowej stwarza w sobie możliwość szerokiego rozprzestrzeniania się



pobudzenia na wiele neuronów jednocześnie. Jeżeli sieć ta jest aktywowana podprogowo przez systemy modulujące, to nawet pojedyncza, ale zsynchronizowana paczka impulsów związana ze specyficznym wejściem może wystarczyć do aktywacji zespołu komórkowego, a więc do osiągnięcia istotnego stanu funkcjonalnego układu. Hipoteza ta jest opisana bardziej szczegółowo niżej.

## 7. ZALEŻNOŚĆ PERCEPCJI OD KONTEKSTU

W poprzednich podrozdziałach starano się przedstawić dowody na to, że kod neuronalny dla wyższych czynności nerwowych opiera się na koherentnej aktywności grup komórek nerwowych. Wydaje się, że spoiwem łączącym takie grupy w zespoły mogą być nie tylko trwałe połączenia anatomiczne o ustalonej, dużej wadze synaptycznej, ale również dynamicznie zmieniający się poziom korelacji aktywności neuronalnej, oparty na dodatkowych mechanizmach modulatoryjnych. Jak wynika z doświadczeń przedstawionych w poprzednim podrozdziale, korelacja czynności między komórkami w korze mózgu jest zależna od charakteru bodźca oraz od kontekstu behawioralnego, w jakim jest on postrzegany. Dane te wymagają rewizji naszego dotychczasowy poglądu przedstawiającego układ nerwowy jako statyczną strukturę z powoli zmieniającymi się (np. pod wpływem uczenia) wagami połączeń synaptycznych. Oprócz strukturalnej (anatomicznej) sieci połączeń, w działającym mózgu tworzą się ciągle dynamiczne połączenia funkcjonalne (o stałej czasu — rzędu od dziesiątek do setek milisekund).

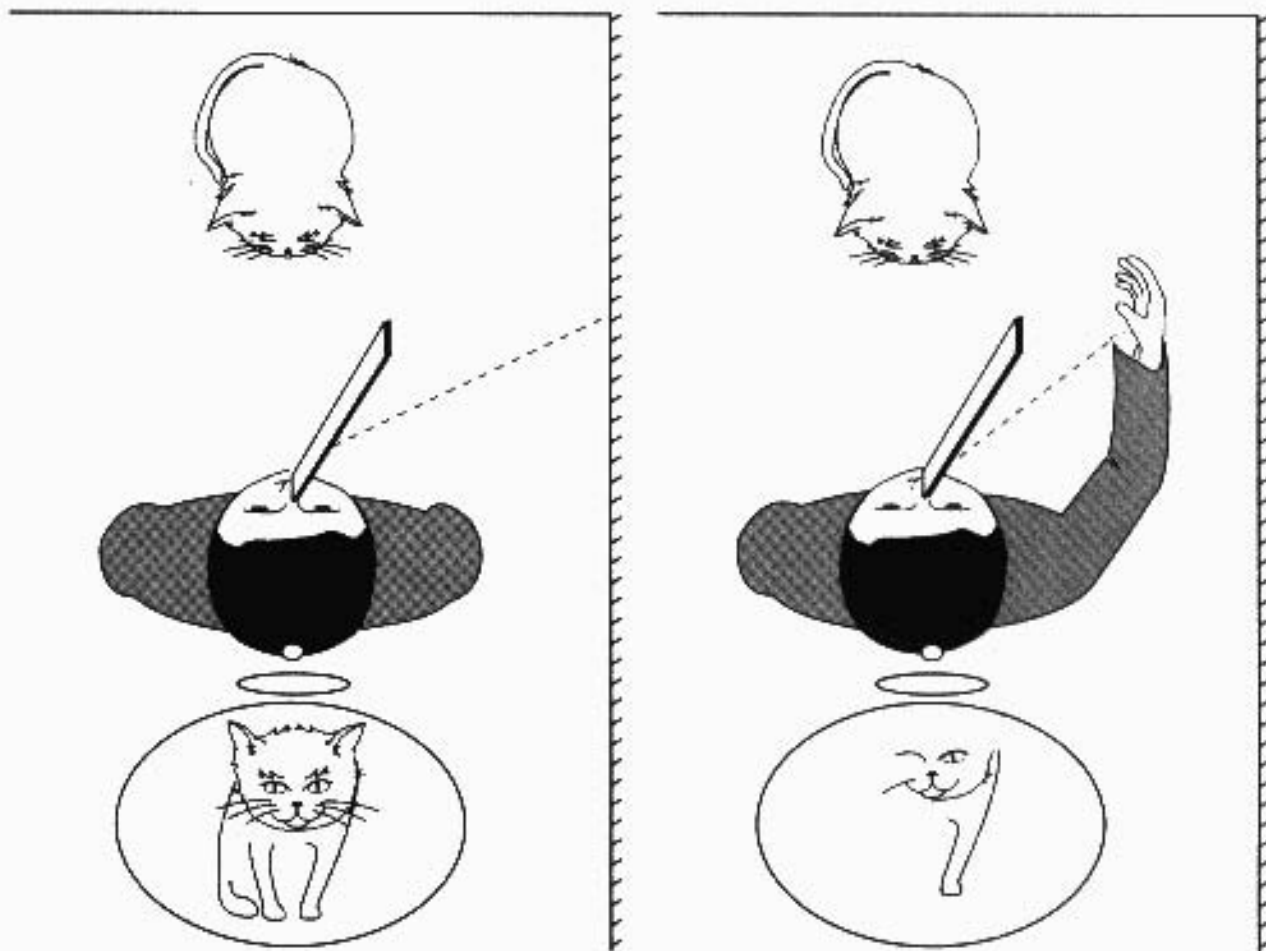
Każdy neuron w korze mózgowej łączy się z tysiącami innych (por. Rozdz. III). Przypadkowa aktywność w sieci nie wywołuje w takim neuronie potencjału czynnościowego, gdyż pojedynczy kontakt synaptyczny ma, na ogół, bardzo małą wagę. Pobudzenie neuronu wymaga zsynchronizowanego działania określonej liczby (ale nie wszystkich) aktywnych wejść. W każdej chwili efektywna jest tylko część połączeń synaptycznych. W następnym momencie ten sam neuron może być koaktywowany z inną grupą komórek dzięki nowej, również efektywnej konfiguracji pobudzenia. Skład synchronicznie pobudzonego zespołu komórek zależy zarówno od zmiennej w czasie charakterystyki bodźca, jak również od podprogowych wpływów, wywieranych przez ukierunkowaną uwagę lub niespecyficzne układy pobudzające (por. Rozdz. XVIII). Na świadomą percepcję składa się aktywacja kory pochodząca z wejścia sensorycznego, które wnosi do zespołu komórkowego chwilowe określenie elementów treściowych bodźca (ang. content), oraz z układów modulacyjnych, które zapewniają możliwość koniunkcji tych elementarnych wrażeń w czasie (ang. context). Praca mózgu to ustawicznie zmieniające się układy chwilowo pobudzonych grup neuronów, powodujące równie szybkie, nieliniowe zmiany efektywności odpowiednich synaps (por. ryc. 10). Ta dynamiczna, zależna od kontekstu, reorganizacja połączeń stanowi, być może, podstawowy mechanizm, na którym opiera się nasza zdolność do szybkich zmian percepcji, zachowań ruchowych oraz asocjacji czuciowo-ruchowych.

## 8. ROLA UWAGI W PROCESACH INTEGRACJI

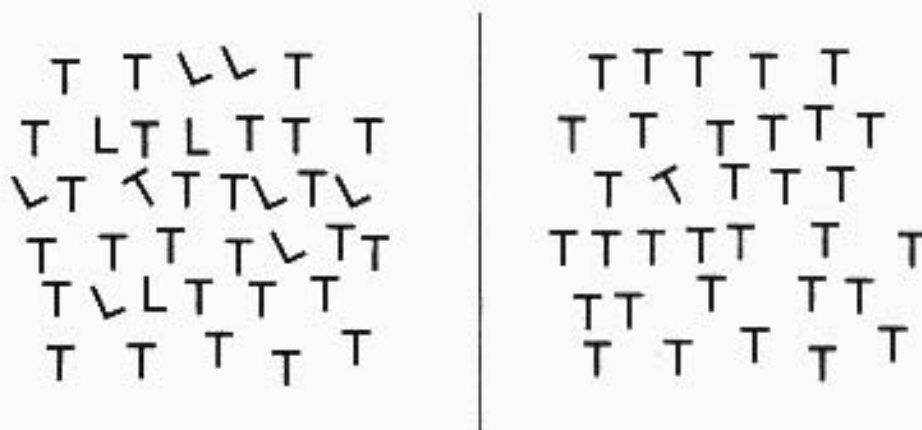
Rycina 5 przedstawia przykłady automatycznych asocjacji wzrokowych, które zachodzą na wstępujących połączeniach drogi wzrokowej (ang. „bottom-up”) i nie wymagają świadomej percepcji (por. podrozdz. 3). W odróżnieniu od takich bodźców, obraz bardziej skomplikowany, pokazany na rycinie 11, jest rozpoznawany łatwo jedynie przez osoby, które widziały ten rysunek już wcześniej. Jest oczywiste, że złożony kształt, jak również pomieszanie elementów dalmatyńczyka i tła na tym obrazku nie pozwala na automatyczne połączenie poszczególnych części rysunku. Rozpoznanie psa wymaga uwagi oraz skonfrontowania nowego bodźca z wzorcem przechowywanym w pamięci wzrokowej, a więc aktywacji dróg zstępujących, prowadzących z okolic mózgu o wyższym poziomie integracji, do okolic niższych poziomów (ang. „top-down” process). Rolę uwagi w procesie widzenia można poznać wykonując eksperyment przedstawiony na rycinie 12. Aby wykonać ten eksperyment, nazywany „Kot z Cheshire” (dla upamiętnienia dziwnych umiejętności partnera Alicji w krainie czarów), oprzyjmy głowę na nieruchomej podpórce i patrzemy wprost przed siebie. Następnie, umieścimy przed sobą lustro w ten sposób, aby jednym okiem widzieć pyszczek kota, a drugim odbicie białej ściany. Jeśli teraz pomachamy ręką po stronie oka patrzącego na odbitą w lustrze ścianę, dokładnie w tym miejscu pola widzenia, które odpowiada widzianemu lewym okiem kotu, obraz zwierzęcia zniknie. Zjawisko to tłumaczy się rywalizacją między obrazami przekazywanymi z tego samego fragmentu pola widzenia, przez oddzielne szlaki wzrokowe, z obu siatkówek do kory (por. Rozdz. VIII). Chwilowy



**Ryc. 11.** Asocjacja i rozpoznanie kształtu w układzie wzrokowym człowieka wymagająca działania integracyjnego mózgu. Kształt skomplikowanego bodźca i tło zbudowane są z podobnych elementów. Dla rozpoznanie bodźca (pies) potrzebna jest uwaga i odwołanie się do pamięci wzrokowej, a więc aktywacja szlaków zstępujących. (Wg: James 1966. W: Pantev, Elbert, Lutkenhöner (red.), 1994)



**Ryc. 12.** Kot z Cheshire. W tym prostym doświadczeniu wykorzystuje się zjawisko rywalizacji obuocznej, które polega na tym, że każdy punkt pola widzenia jest reprezentowany w korze wzrokowej przez oddzielne wejście z lewego i prawego oka. Ruch w polu widzenia jednego oka kieruje uwagę na jego reprezentację korową, co może spowodować wymazanie obrazu widzianego drugim okiem. Jeśli patrzący zwracał szczególną uwagę na określony fragment kociego pyszczka przed poruszeniem ręką, niektóre części obrazu — oczy, lub „drwiący uśmiech” — mogą pozostać. Dokładniejsze objaśnienia w tekście



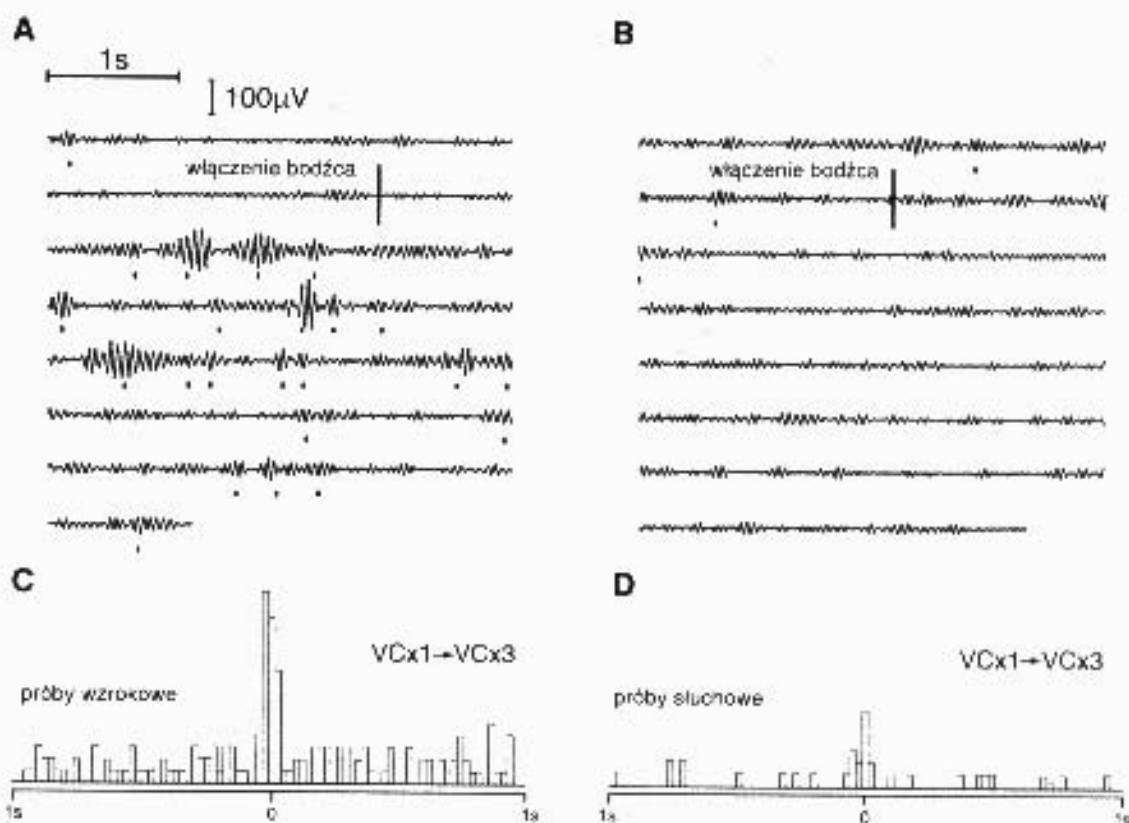
**Ryc. 13.** Przekrzywiona litera T w prawej części ryciny „rzuci się” w oczy natychmiast. Odnalezienie tej samej litery po lewej stronie wymaga kilku ruchów wewnętrznego reflektora uwagi

ruch ręki, będący silnym bodźcem wzrokowym, skupia na sobie uwagę mózgu, ale w prawym polu widzenia, w płaszczyźnie fiksacji, nie znajduje on żadnego sensownego podmiotu percepcji (oprócz jednolitego, białego tła). Zdarza się, że w doświadczeniu tym zniknie nam tylko część obrazu, pozostawiając jedynie drwiący uśmiech kota z powieści Lewisa Carrolla.

Najbardziej rozwiniętą hipotezę dotyczącą roli uwagi w procesie scalania bodźców wzrokowych sformułowała ostatnio Anne Treisman z Uniwersytetu w Oxfordzie. Po serii bardzo pomysłowych eksperymentów (ryc. 13) stwierdziła ona, że proces percepcji można podzielić na trzy etapy. W pierwszym z nich, najbardziej podstawowym, układ wzrokowy koduje automatycznie obraz pola widzenia według podstawowego katalogu cech, do których zalicza się kolor, wielkość, kontrast, orientację, krzywiznę, zakończenia lub „zamkniętość” linii, ruch i odległość. Każda z tych cech ma, prawdopodobnie, oddzielną reprezentację w korze wzrokowej (por. ryc. 2), w postaci odpowiedniej (tzw. elementarnej) mapy, kodującej jej położenie w polu widzenia. W pierwszym, podświadomym etapie, odnotowywana jest jednak tylko obecność danej cechy w polu, bez dokładnej lokalizacji. Obserwator, któremu wyświetla się bardzo krótko (przez ok. 200 ms) przezrocze przedstawione z prawej strony ryciny 13, łatwo stwierdza obecność przekrzywionej litery T (dwie krótkie linie, o różnej od otoczenia orientacji), ale często myli się w ocenie jej położenia. W odróżnieniu od tego eksperymentu, zauważenie identycznej, przekrzywionej litery T wśród tła zawierającego kilka cech identyfikacyjnych, wymaga najpierw lokalizacji szukanej litery w polu wzrokowym. Czas potrzebny do rozpoznania jest w tym przypadku proporcjonalny do liczby dystraktorów (wszystkich liter na rysunku). Doświadczenie to wskazuje, że w celu połączenia kilku cech podstawowych (orientacja w przestrzeni, liczba zakończeń linii itp.) konieczna jest uwaga, która w sposób sekwencyjny kierowana jest ku kolejnym miejscom w polu widzenia.

Ukierunkowana uwaga charakteryzuje drugi etap rozpoznania. Jej wzbudzenie jest wywoływane obecnością którejkolwiek z cech podstawowych i powoduje przeszukanie specjalnej „mapy integracji przestrzennej”, znajdującej się na wyższym poziomie przetwarzania informacji (por. ryc. 1E). Reflektor uwagi lokalizuje i scala wszystkie cechy bodźca obecne w „oświetlonym” miejscu mapy integracji, dzięki konwergencji informacji lokalnych z właściwych map elementarnych. Ostatnim etapem rozpoznania, według przedstawianej hipotezy, byłoby porównanie zintegrowanego zespołu cech elementarnych z, przechowywanym w pamięci wzrokowej, najbardziej podobnym wzorcem bodźca. Proces rozpoznania musi być stale odtwarzany, aby ciągłość percepcji nie została przerwana. Ptak siedzący na gałęzi zmienia przecież zasadniczo zarys linii skrzydeł, ich wielkość, a często nawet kolor widocznego upierzenia z chwilą, gdy wzbija się do lotu. Wydaje się, że mechanizmem pozwalającym na ciągłe uaktualnianie świadomej percepcji może być właśnie uwaga, ukierunkowana na określony w czasie i przestrzeni obiekt.

Doświadczenia przeprowadzone w ostatnich latach potwierdzają, że komórki układu wzrokowego reagują zdecydowanie silniej na te same bodźce, gdy ich pola



**Ryc. 14. A, B** — zwiększenie amplitudy i częstotliwości pojawiania się paczek aktywności  $\beta$  w korze wzrokowej kota, w czasie wykonywania zadania różnicowania wzrokowego (A) w porównaniu ze słuchowym (B). Kolejne osiem rzędów rejestracji aktywności elektroencefalograficznej w A i B przedstawiają ciągle zapis z tej samej okolicy kory wzrokowej (VCx1) w czasie, gdy kot z uwagą przyglądał się bodźcowi wzrokowemu (A) lub przysłuchiwał bodźcowi słuchowemu (B) przed wykonaniem reakcji warunkowej. **C, D** — korelacja paczek oscylacji (zaznaczonych pionowymi znacznikami w A i B) między dwoma punktami kory wzrokowej (VCx1 i VCx2 — tej ostatniej rejestracji nie pokazano na rycinie) w czasie zadania wzrokowego (C) i słuchowego (D). Sygnał ECG w A i B przefiltrowano w paśmie 16–24 Hz. (Wg: Wróbel, Bekisz, Waleńczyk, W: Pantev, Elbert, Lutkenhöner (red.) 1994, zmodyf.)

receptyjne znajdują się w tym miejscu pola widzenia, na które skierowana jest uwaga badanego zwierzęcia. Silniejsze reakcje neuronów wskazują, że oprócz specyficznego bodźca wzrokowego są one pobudzane przez jakieś dodatkowe wejście modulujące. Kilka lat temu rozpoczęto w Instytucie im. M. Nenckiego doświadczenia mające na celu zidentyfikowanie nośnika uwagi, który w miarę potrzeby wzmacniałby reaktywność odpowiednich elementów układu wzrokowego. W wyniku przeprowadzonych badań udało się stwierdzić, że podczas rozwiązywania zadania wzrokowego, w korze wzrokowej i ciele kolankowatym bocznym kotów pojawiają się paczki aktywności oscylacyjnej o częstotliwości około 20 Hz, odpowiadającej tzw. pasmu  $\beta$  w elektroencefalografii (ryc. 14A). Wykazano ponadto, że aktywność ta nie jest związana z określonym bodźcem wzrokowym i pojawia się w układzie wzrokowym tylko wtedy, gdy kot wykonuje prawidłowo odruch warunkowy. Cechy te pozwalają wiązać aktywność w paśmie  $\beta$  z procesami uwagi. Przeprowadzane u tych samych kotów specjalne testy elektrofizjologiczne pozwalają wnioskować, że pojawieniu się oscylacji  $\beta$  towarzyszy pobudzenie badanych struktur drogi wzrokowej. Co więcej, oscylacje rejestrowane jednocześnie w wybranych miejscach kory wzrokowej wykazują wysoką korelację podczas prób

różnicowania wzrokowego, która zmniejsza się w kontrolnych próbach słuchowych (rys. 14C, D). Wszystkie te dane pozwalają przypuszczać, że paczki aktywności oscylacyjnej w paśmie  $\beta$  mogą być poszukiwanym nośnikiem (reflektorem) uwagi w układzie wzrokowym.

## 9. TEORIA GNOSTYCZNA

Każdy z nas przeżył zapewne sytuację, w której na starym, nieostrym zdjęciu, spośród wielu widocznych na nim twarzy rozpoznał natychmiast tę jedną — twarz bliskiego znajomego. Nieważne, że znajomy bardzo się od tego czasu postarzał — te rysy, to na pewno on! Istotnie, twarze ludzkie stanowią dla nas szczególnie rodzaj bodźca rozpoznawany natychmiast, w sposób prawie automatyczny.

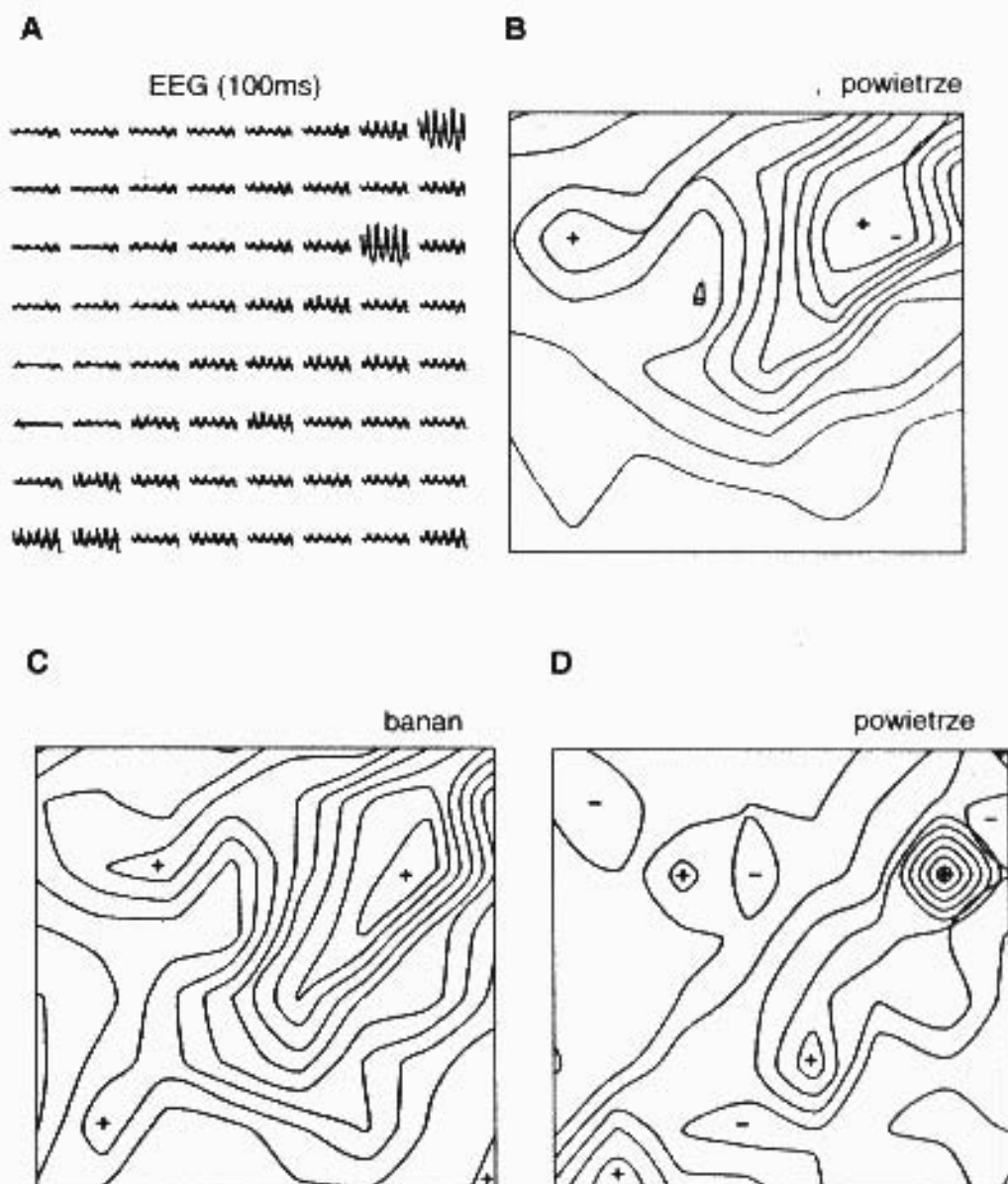
Liczne doświadczenia behawioralne na małpach wykazały, że w okolicy skroniowej dolnej (a ściślej, w jednym z jej pól, tzw. polu TE) znajdują się grupy komórek reagujące specyficznie na bodźce o stopniu skomplikowania znacznie większym niż opisywane w poprzednich podrozdziałach. Komórki te mają zwykle bardzo duże pola recepcyjne i reagują intensywnie niezależnie od miejsca, w którym taki bodziec się pokaże. Szeroko znane i intensywnie badane są komórki reagujące na bodźce w rodzaju dłoni czy też określonych twarzy (ludzkich lub małpich, ryc. 2). Wielkość takich reakcji często nie zależy od zmiany niektórych elementarnych cech bodźca (np. wielkości, rotacji, koloru, położenia w polu widzenia). Stałość odpowiedzi komórek mogłaby wskazywać, że przynajmniej dla nielicznych, ale ważnych biologicznie bodźców układ nerwowy wyodrębnił jednostki gnostyczne (por. ryc. 1C i podrozdz. 2). 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. W obecnym stanie wiedzy należy więc sądzić, że również percepcja twarzy wymaga jednoczesnego pobudzenia co najmniej kilku komórek o różnej specyfice pól recepcyjnych i położonych prawdopodobnie w różnych, asocjacyjnych polach wzrokowych.

Okolica skroniowa dolna stanowi ostatnie piętro w kanale wzrokowym odpowiedzialnym za widzenie kształtu (ryc. 2). Włókna komórek z tej okolicy kierują się, między innymi, do struktur limbicznych. Choć istnieją dane wskazujące, że np. komórki w ciele migdałowatym odpowiadają również na skomplikowane bodźce wzrokowe, rola układu limbicznego polega głównie na kontroli percepcji i utrwalania się wzrokowych śladów pamięciowych (por. Rozdz. XV, XVI, XVIII).

## 10. MÓZG JAKO FILTR RZECZYWISTOŚCI

Strumień informacji zawarty w bodźcach nieustannie bombardujących powierzchnie recepcyjne układów sensorycznych powoduje zmiany aktywności prawie we

wszystkich systemach mózgu. Zmiany te nie są jednak niezależne, gdyż, opisane w tym rozdziale, mechanizmy integracyjne dążą do synchronizacji pobudzenia wykorzystując anatomiczną strukturę sieci nerwowej oraz dynamiczne połączenia funkcjonalne sterowane wewnętrznymi układami wzbudzającymi (np. mechanizmem uwagi). Taki obraz aktywności mózgu jest najlepiej opisywany przez teorię kontrolowanego chaosu. Według tej teorii aktywność mózgu ciągle ewoluuje, wytwarzając nieustannie nowe stany samowzbudzenia.



**Ryc. 15** Kolejne wykresy konturowe amplitud fal elektroencefalograficznych (EEG) opuszki królika w trakcie kolejnych etapów procesu warunkowania. **A** — 100 ms odcinki rejestracji EEG, z 64 elektrod umieszczonych na opuszce węchowej królika, w czasie wdechu. Wszystkie fale EEG są podobne w domenie częstotliwości, zmienia się jedynie ich amplituda. Kształt fal EEG nie niesie informacji o zapachu. Informacja ta zawarta jest w rozkładzie przestrzennym amplitudy tych fal, zobrazowanym w **B**. **C** — obraz mapy konturowej zmienia się po tym, jak królika nauczono odróżniania zapachu banana. Po tym doświadczeniu zmienił się jednak również wykres konturowy odpowiedzi opuszki podczas wdechu czystego powietrza (**D**). (Wg: Freeman 1991)

Od wielu lat, w laboratorium Waltera J. Freemana, w Berkeley, prowadzi się globalne rejestracje zmian aktywności opuszki węchowej królika w procesie uczenia. Aktywność tę rejestruje się za pomocą matrycy 64 elektrod umieszczonych na powierzchni kory. Wzorec aktywności na powierzchni opuszki uzyskuje się mierząc amplitudę fal EEG odbieranych przez wszystkie elektrody w czasie ok. 100-milisekundowego odcinka na szczycie każdego wdechu (ryc. 15A). Po połączeniu podobnych wartości amplitud otrzymuje się mapę pobudzenia powierzchni opuszki w czasie wdychania czystego powietrza (ryc. 15B). Mapa ta nie zmienia się przez wiele dni doświadczalnych, a stymulacja innymi zapachami wprowadza w niej jedynie przejściowe perturbacje przez okres trwania doznania. Po tym okresie kontrolnym, królikom prezentowano zapach banana kojarząc go z bodźcem warunkowym. Proces warunkowania zmieniał mapę aktywności opuszki w sposób istotny, w całym rejestrowanym obszarze ok. 5 mm<sup>2</sup> (ryc. 15C). Głównym, wielokrotnie sprawdzonym wynikiem tego doświadczenia była obserwacja, że powrót do bodźca kontrolnego (powietrza) nie przywraca pierwotnej mapy aktywności (ryc. 15D). Wzorec pobudzenia kory nie jest więc prostym wynikiem działania bodźca sensorycznego, ale zupełnie nową mapą aktywności, zależną od doświadczenia i kontekstu, w jakim się ten bodziec pojawił. Podobne rezultaty uzyskano również w innych pracowniach naukowych i na innych układach sensorycznych (m.in. na układzie wzrokowym małpy). Wydaje się, że układ nerwowy zwierząt podlega nieustannej reorganizacji pod wpływem doświadczeń percepcyjnych. Można by zaryzykować twierdzenie, że przeczytanie tej książki zmieniło strukturę połączeń również w twoim, Czytelniku, mózgu.

Wyniki badań neurofizjologicznych ostatnich lat zmieniają nasz sposób widzenia mózgu z poziomu automatu odruchowo-warunkowego w kierunku zamkniętego systemu wytwarzającego własne wizje świata zewnętrznego. W systemie takim wejście sensoryczne nie jest już wyłącznym dostarczycielem informacji, lecz raczej katalizatorem zmian wewnętrznego stanu mózgu. Bodźce zewnętrzne zyskują swoją reprezentację przez wpływ, jaki wywierają na zastany stan funkcjonalny mózgu. Kontakt organizmu z otoczeniem polega na szukaniu nowych wrażeń zmysłowych poprzez celowe sterowanie układem ruchowym. W takim opisie akt percepcji można rozumieć jako krok na drodze samoorganizacji mózgu w procesie poszukiwania kontaktów z otoczeniem, a świadomość jako subiektywne doznanie, towarzyszące tej nieustannej aktywności.

Neuroinformatycy szacują, że ilość informacji przetwarzanej na wszystkich receptorach zmysłowych człowieka jest rzędu 10<sup>9</sup> bitów/s, z czego tylko ok. 100 bitów/s dociera do naszej świadomości. Pozostała, wielka część tej informacji użyta jest przez układ nerwowy do realizacji zadań w automatycznych łukach odruchowych oraz odsiana przez mechanizmy hamujące. Taki sposób działania sieci nerwowej implikuje, że nigdy nie zobaczymy obiektywnego, nie przefiltrowanego przez własny mózg, świata. Ale któż z nas wytrzymałby obraz prawdziwej rzeczywistości wyposażony w całe, nieskończone bogactwo szczegółów?



## 11. ZAKOŃCZENIE

W rozdziale tym przedstawiono stan badań nad mechanizmami integrującymi obraz świata zewnętrznego wewnątrz mózgu. Pytanie o mechanizmy scalania informacji w sieci nerwowej jest jednym z podstawowych zagadnień neurobiologii, gdyż prowadzi bezpośrednio do zasadniczych problemów teorii poznania. Chociaż w chwili obecnej nie możemy jeszcze udzielić satysfakcjonującej odpowiedzi na to pytanie, to ostatnie lata przyniosły obiecujący początek.

### Podziękowania

Autor dziękuje pani Ewie Kublik za pomoc w przygotowaniu rysunków oraz wsparcie finansowe z grantu KBN nr 4.P05A.079.09.

### LITERATURA UZUPEŁNIAJĄCA

- Aertsen A., Braitenberg V. (red.): *Information Processing in the Cortex. Experiments and Theory*. Springer-Verlag, Berlin 1992, 263s.
- Buzsaki G., Llinas R., Singer W., Berthoz A., Christen Y. (red.): *Temporal Coding in the Brain*. Springer-Verlag, Berlin 1994, 303s.
- Freeman W.J.: The physiology of perception. *Scientific American* 1991: 78 – 85.
- Konorski J.: *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa 1969, 518s.
- Pantev Ch., Elbert T., Lutkenkoner B. (red.): *Oscillatory Event-Related Brain Dynamics*. Plenum Press, New York 1994, 468s.
- Penrose R.: *Nowy umysł cesarza. O komputerach, umyśle i prawach fizyki*. PWN, Warszawa 1996, 505s.
- Singer W., Gray Ch.M.: Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Ann. Rev. Neurosci.* 1995, **18**: 555 – 586.
- Treisman, A.: Features and objects in visual processing. *Scientific American* 1986, 114 – 125.
- Wróbel A. „Jak działa mózg” — czyli od receptora do percepcji. W: *Mechanizmy plastyczności mózgu*. M. Kossut (red.). PWN, Warszawa 1994, 212 – 243.
- Zeki S.: Obrazy wzrokowe w mózgu i umyśle. *Świat Nauki* 1992, **15**: 42 – 51.

