

Zmysły

Stopień skomplikowania mózgu zwierząt odzwierciedla możliwości ich kontaktu z otoczeniem. Już najprostszy układ nerwowy ma za zadanie rejestrację bodźców zewnętrznych i wywołanie odpowiedniego aktu ruchowego. W miarę postępującej ewolucji mózgu w pierwszej kolejności przydatna okazała się ocena emocjonalna tych bodźców, a potem świadoma ich percepcja, co prowadziło do ciągle wzrastającej komplikacji sieci neuronowej. Niezależnie jednak od etapu rozwoju, podstawowym zadaniem każdego mózgu jest zapewnienie przeżycia gatunku, a nie dokładne odwzorowanie świata zewnętrznego. Dla człowieka, węzowaty kształt (oznaczający zagrożenie) powoduje przede wszystkim reakcję ucieczki, a kolor dojrzałego owocu (oznaczający pokarm) – reakcję zbliżenia. Dopiero w dalszej kolejności następuje dokładne rozpoznanie tych bodźców i, w miarę potrzeby, analiza znaczenia bardziej skomplikowanego obrazu, np. węża podającego jabłko. Ilość informacji docierająca w ciągu sekundy do receptorów układów zmysłowych człowieka szacowana jest na 100 miliardów bitów, z czego świadomość rejestruje nie więcej niż 100 bitów. Percepcje wytwarzane w trakcie analizy bodźców świata zewnętrznego zależą od zaprogramowanych genetycznie połączeń między komórkami mózgu, oraz ich modyfikacji powstałych w trakcie uczenia. Zasadniczą część odbieranej informacji zmysłowej sieć neuronowa zużywa w procesach automatycznych (utrzymywanie równowagi, chodzenie itp.) lub całkowicie pomija w procesie szybkiej selekcji (głównie w wyniku wewnętrznych mechanizmów hamowania). Z tego powodu percepcje są jedynie subiektywną pochodną rzeczywistości zależną od mechanizmów działania sieci neuronowej.

Transdukcja

Transdukcją nazywamy proces, w którym bodziec zmysłowy zamieniany jest w sygnał elektryczny w komórkach receptorowych zmysłów. Mechanizmy transdukcji przebiegające w komórkach receptorowych zmysłów wzroku, słuchu, węchu i smaku mają wiele cech wspólnych, jednak nawet w obrębie jednego zmysłu, np. smaku, proces transdukcji może mieć różny przebieg w zależności od jakości bodźca.

Podstawową cechą wspólną wszystkich mechanizmów transdukcji jest końcowy rezultat tego procesu – zmiana przepuszczalności kanałów jonowych błony komórkowej i związana z tym zmiana napięcia elektrycznego na błonie. Pod wpływem bodźca komórki receptorowe węchu lub smaku ulegają depolaryzacji, fotoreceptory (pręciki i czopki) hiperpolaryzacji, a potencjał błonowy komórek włoskowatych w ślimaku ucha ulega naprzemiennie depolaryzacji i hiperpolaryzacji.

Systemy transdukcji zmysłów chemicznych i wzroku różnią się także liczbą klas receptorów. W siatkówce obecne są ich cztery rodzaje: rodopsyna w pręcikach i trzy opsyny w czopkach. W komórkach receptorowych smaku występuje przynajmniej pięć rodzajów receptorów, natomiast w nabłonku węchowym znajduje się około 1000 lub więcej cząsteczek wiążących substancje zapachowe.

Wzrok

Układ wzrokowy dostarcza człowiekowi ok. 80% informacji o świecie zewnętrznym. Układ ten ma hierarchiczną budowę, typową dla wszystkich układów czuciowych. Analiza obrazu zaczyna się w nim z chwilą, gdy promienie świetlne odbite od bodźca wzrokowego, padając na siatkówkę, pobudzają jej receptory w procesie transdukcji. Kolejne etapy opracowania informacji wzrokowej odbywają się na następnych piętrach układu, z których każde jest położone o jedną synapsę dalej od siatkówki i opracowuje coraz bardziej skomplikowane cechy bodźca. Przez wszystkie piętra układu prowadzą równoległe szlaki neuronowe przetwarzające informacje o trzech podstawowych atrybutach bodźca wzrokowego: kształcie, kolorze i ruchu. W obszarze V1 (pierwszorzędowa kora wzrokowa) zlewa się informacja z obu oczu i tutaj analizowany jest czwarty atrybut bodźca wzrokowego – odległość od obserwatora.

Widzenie kształtów

Pobudzone receptory siatkówki tworzą “mapę” aktywności punktowej, która jest dwuwymiarowym odwzorowaniem zmian luminancji w polu widzenia. Ponad milion włókien w nerwie wzrokowym przekazuje do wyższych pięter układu aktualną informację o tym, czy w danym miejscu siatkówki pojawiło się, czy też właśnie zgasło światło. Z tych elementarnych wrażeń punktowych mózg składa swój własny obraz widzianego świata. W potylicznej części kory mózgu (V1) znajdują się neurony, które sumują pobudzenie od kilku sąsiadujących ze sobą komórek siatkówki i są aktywowane wtedy, gdy w danym miejscu pola widzenia pojawia się krótka kreska (ciemna lub jasna) o określonej orientacji. Współczesne hipotezy integracyjne zakładają, że zespół wielu komórek (w obszarach kory od V1 do V5, oraz kory skroniowej) pobudzonych jednocześnie przez krótkie elementarne linie jest neuronowym substratem percepcji kształtu według schematu pokazanego na rysunku ?.

W każdym miejscu widzianego świata jest oczywiście wiele szczegółów, które nieustannie aktywują różne komórki kory w różnym czasie. Zespół komórek odpowiadających percepcji koła (rys. ? a) tym wyróżnia się wśród wielu możliwych, że składające się na niego komórki są często pobudzane jednocześnie. Wynika to z

faktu, że krawędzie przedmiotów w naszym otoczeniu są na ogół ciągłe i komórki reagujące na sąsiednie linie, których kąt nachylenia niewiele się różni (rys. ? b) są często pobudzone razem. Wspólne pobudzenie prowadzi do wzmocnienia połączeń (synaps) między takimi komórkami według zasady zaproponowanej sześćdziesiąt lat temu przez Donalda Hebba. W miarę nabywanego doświadczenia system wzrokowy “uczy się” więc, że niektóre komórki często reagują jednocześnie i gdy jedna z nich nie jest pobudzona (bo dany szczegół został np. zasłonięty w polu wzrokowym) “wymuszają” jej aktywację poprzez silne połączenia synaptyczne.

Obraz wzrokowy jest bardzo często niekompletny (“zasmusiony” w znaczeniu informatycznym) i sieć neuronowa musi “zgadywać” najbardziej prawdopodobne rozwiązanie poprzez pobudzenie odpowiedniego zespołu neuronów. Zespół komórek, jaki zostaje aktywowany w momencie percepcji, zależy od wzorca pobudzającego siatkówkę oraz od aktualnej siły połączeń w sieci neuronowej mózgu. Spektakularne iluzje wynikające z takiego “zgadywania” brakujących części bodźca pokazują poniższe ilustracje. Na rysunku ? widzimy w sposób bezsporny figury, których w rzeczywistości nie wydrukowano na papierze.

Z faktu, że układ wzrokowy nieustannie uzupełnia luki w widzianym obrazie rzadko zdajemy sobie sprawę. Gdy patrzymy na samochód zaparkowany za drzewem widzimy go w całości, a nie w postaci jego części składowych: przodu i tyłu, rozdzielonych pniem drzewa. Ponieważ części samochodu przysłoniętej pniem nie widać bezpośrednio, mózg “zgaduje”, co widzi, na podstawie obrazu całego samochodu zapamiętanego wcześniej. Z pewnością bardzo byśmy się zdziwili, gdy po zajrzeniu za pień zauważylibyśmy brak środkowej, poprzednio zasłoniętej części auta.

Bodźce szczególnie ważne w naszym życiu, takie jak układy dłoni czy twarze ludzkie mają oddzielną reprezentację w specjalnej grupie komórek kory skroniowej mózgu. Dzięki neuronom tej okolicy rozpoznajemy niezwykle bogate w światłocienie twarze znajomych, jak również ich abstrakcyjne sublimaty. To, że rozpoznanie twarzy również zależy od uprzedniego doświadczenia staje się dla nas jasne z chwilą, gdy próbujemy rozróżnić charakterystyczne cechy fizjonomii mieszkańców Azji czy Afryki, które wydają nam się nierozróżnialne przez brak odpowiedniego treningu sieci komórek w korze skroniowej. Z podobnego powodu nasz mózg “odmawia” rozpoznania takich bodźców, których nie mógł uprzednio zobaczyć.

Widzenie ruchu

Widzenie ruchu ma równie istotne znaczenie w percepcji wzrokowej. Można się o tym przekonać stabilizując obraz pola widzenia na siatkówce za pomocą specjalnego

urządzenia zakładanego na rogówkę oka. Po dwudziestu sekundach pole widzenia staje się mgliste, a po następnych dwudziestu człowiek przestaje widzieć na skutek mechanizmów adaptacyjnych. W warunkach normalnych oczy nieustannie poruszają się w kierunku charakterystycznych fragmentów obiektu w celu objęcia ich polem ostrego widzenia (tzw. dołkiem środkowym) lub śledząc poruszające się przedmioty, a względny ruch bodźców po siatkówce analizowany jest w sposób ostateczny przez neurony pola V5.

Widzenie barwne

Widzenie barwne jest możliwe dzięki temu, że w siatkówce znajdują się trzy rodzaje fotoreceptorów – czopków odpowiadających na światło z intensywnością zależną od jego składu widmowego i różniących się wrażliwością spektralną. Czopki należące do pierwszej grupy są aktywowane najlepiej przez krótkie fale świetlne, które widzimy jako fioletowe i niebieskie, z maksimum czułości dla długości 420 nm. Czopki drugiej grupy reagują najlepiej na światło w zakresie średnich długości fal, od zielonego do żółtego z maksimum dla długości 530 nm, a czopki trzeciej grupy na długie fale świetlne w zakresie od zielonego do czerwonego z maksimum odpowiadającym barwie żółto-pomarańczowej (565 nm). U niektórych ludzi nie występują wszystkie rodzaje czopków. W Europie 4 do 8% mężczyzn i 0,4% kobiet ma kłopoty z odróżnieniem koloru czerwonego i zielonego ze względu na brak jednego rodzaju czopków. Informacja o barwie bodźca wzrokowego kodowana jest przez porównanie względnej intensywności odpowiedzi wszystkich trzech rodzajów czopków. Wrażliwe na barwy komórki zwojowe siatkówki odpowiadają przeciwstawnie (tzn. pobudzeniem bądź hamowaniem) na dopełniające się pary kolorów: zielony i czerwony oraz niebieski i żółty.

W pierwszorzędowej korze wzrokowej komórki wrażliwe na barwy tworzą skupiska zwane plamkami. Czułe na barwę komórki w V1 zwiększają kontrast pomiędzy dopełniającymi się kolorami. Komórki plamek przekazują informację do drugorzędowej kory wzrokowej, gdzie komórki wrażliwe na barwy rozmieszczone są w cienkich paskach. Stąd informacja przekazywana jest do okolicy korowej V4, która stanowi podstawę dla świadomej percepcji kolorów. Wybiórcze uszkodzenie tej okolicy powoduje utratę zdolności widzenia barw.

Wzrokowa ocena odległości

Wzrokowa ocena odległości do ok. 30 m jest możliwa dzięki widzeniu obuocznemu. Ze względu na rozstawienie oczu obrazy tak bliskich obiektów są przesunięte względem siebie na obu siatkówkach. Informacja o tym przesunięciu analizowana jest przez neurony pól V1 oraz V2. Dodatkowymi wskazówkami wykorzystywanymi

przez układ wzrokowy, które pozwalają ocenić również dystans do dalszych bodźców, są m.in.: deformacja perspektywiczna (np. zbieżność linii równoległych, wielkość znanych przedmiotów), zakrywanie (przesłanianie obrazów dalekich przez bliskie) czy paralaksa ruchowa (w czasie ruchu głowy przedmioty bliższe od bodźca przesuwały się w przeciwnym kierunku, a dalsze w kierunku zgodnym z ruchem głowy).

Integracja różnych atrybutów bodźca wzrokowego

Każda percepcja bodźca wzrokowego angażuje większość neuronów układu wzrokowego. Np. czerwony autobus jadący w naszym kierunku ulicą wywołuje jednocześnie pobudzenie odpowiednich neuronów zlokalizowanych we wszystkich polach kory płatów: skroniowego i ciemieniowego. Według popularnej ostatnio hipotezy integracja takiego zespołu neuronów zachodzi dzięki synchronizacji ich aktywności elektrycznej w zakresie elektroencefalograficznej częstotliwości gamma (ok. 40 Hz). Szacuje się, że aktywny zespół komórek będący substratem percepcji przeciętnego bodźca wzrokowego zawiera od kilku do kilkudziesięciu tysięcy neuronów kory mózgu. Czas, po którym sieć neuronowa doprowadza do pobudzenia odpowiedniego zespołu komórek wynosi około 300 ms i gdy osiągnięte rozwiązanie (percepcja) jest niesatysfakcjonujące, mózg stara się znaleźć inny zespół, którego aktywność byłaby najbliższa aktualnej informacji sensorycznej. Każdy taki proces wymaga jednak czasu na stabilizację aktywności w sieci, o czym może świadczyć fakt, że nie jesteśmy w stanie szybko zmieniać percepcji figur dwuznacznych. Niejednoznaczność odczytu figur dwuznacznych, które z definicji pobudzają ten sam zespół neuronów układu wzrokowego świadczy o tym, że na ostateczną percepcję wpływają również inne obszary kory związane ze specyficzną uwagą, pamięcią wzrokową oraz stanem pobudzenia (np. przez układ emocjonalny) określonych obszarów mózgu.

Uwaga wzrokowa

Uwaga wzrokowa jest procesem aktywującym w sposób dynamiczny wybrane obszary układu wzrokowego, dzięki czemu stają się one bardziej wrażliwe na stymulację wzrokową. Wyniki badań z ostatnich lat wskazują, że we wzbudzaniu uwagi, oprócz korowych obszarów wzrokowych uczestniczy przednia część kory obręczy, kora przedczołowa oraz struktury podkorowe: poduszka, przedmurze oraz, związane z mechanizmem okoruchowym, górne wzgórki czworacze śródmózgowia.

Słuch

Narzędem odbierającym dźwięk jest ucho. U młodych osób może ono odbierać fale akustyczne w zakresie częstości od 20 Hz do 20 kHz. Z wiekiem górna granica słyszalności obniża się i u pięćdziesięciolatków wynosi około 12 kHz. Ucho jest najbardziej czułe na dźwięki o częstości w zakresie 1–4 kHz. W tym zakresie można rozróżnić tony (proste dźwięki o jednej składowej sinusoidalnej) różniące się częstością o 2–6 Hz. Największa czułość słuchu odpowiada zakresowi mowy ludzkiej obejmującemu przedział od 250 do 4000 Hz. Próg słyszalności ucha ludzkiego odpowiada ciśnieniu fali akustycznej równemu 2×10^{-5} Pa.

Fale dźwiękowe są zbierane przez małżowinę uszną zewnętrznej części ucha i poprzez przewod słuchowy docierają do błony bębenkowej. Pod wpływem oscylacyjnych zmian ciśnienia fali akustycznej sprężysta błona bębenkowa wprawiana jest w drgania. Wibracje błony bębenkowej przenoszone są poprzez trzy kosteczki ucha środkowego (młoteczek, kowadełko i strzemiączko) na okienko owalne znajdujące się na granicy ucha środkowego i wewnętrznego. Odbiór dźwięku i transdukcja na sygnał elektryczny dokonuje się w komórkach receptorowych w uchu wewnętrznym, kształtem przypominającym muszlę i z tego względu zwanym ślimakiem. Drgania okienka owalnego są przenoszone na przychłonkę wypełniającą komory ślimaka, jednocześnie wprawiając w drgania błonę podstawną, na której opiera się narząd Cortiego – nabłonek zawierający komórki włoskowate będące komórkami receptorowymi słuchu.

Informacja ze ślimaka przekazywana jest do mózgu przez około 30 000 włókien nerwowych. Każde z nich jest wrażliwe na specyficzną częstość bodźca akustycznego i odpowiada jedynie w ograniczonym zakresie głośności dźwięku (około 30 dB). Pełen zakres głośności (od 0 do 100 dB) oraz częstości dźwięku kodowany jest przez wiele neuronów.

Układ słuchowy lokalizuje dźwięk dwoma sposobami. Bodziec akustyczny docierający z określonego miejsca w przestrzeni odbierany jest przez ucho znajdujące się bliżej źródła dźwięku troszeczkę wcześniej i jako głośniejszy. Wykorzystując międzyuszne różnice opóźnienia i głośności dźwięku układ słuchowy potrafi zlokalizować źródło fali akustycznej z dokładnością do jednego stopnia kąтового. Informacja o lokalizacji dźwięku w przestrzeni przekazywana jest do struktur śródmózgowia, gdzie istnieje oprócz słuchowej, wzrokowa i somatosensoryczna mapa przestrzeni, umożliwiająca integrację informacji różnych modalności sensorycznych i szybką reakcję na bodziec pojawiający się w otoczeniu.

W kodowaniu częstotliwości w układzie słuchowym uczestniczą dwa mechanizmy. W przypadku niskich częstotliwości bodźca, komórki odbierające informację o dźwięku

synchronizują aktywność z określoną fazą fali akustycznej. Jest to kodowanie czasowe. Dla częstotliwości powyżej 1–3 kHz większe znaczenie ma kodowanie przestrzenne. Błona podstawna ślimaka i leżące na niej komórki włoskowate położone bliżej wierzchołka ślimaka są pobudzone przez niskie częstotliwości fali akustycznej, natomiast znajdujące się bliżej jego podstawy przez wysokie częstotliwości. Takie odwzorowanie przestrzenne odbieranych częstotliwości nazywamy mapowaniem tonotopowym. Organizacja tonotopowa jest zachowana w drodze słuchowej poprzez wszystkie podkorowe struktury słuchowe aż do pierwszorzędowej kory słuchowej, która mieści się w górnej części płata skroniowego. Niskie częstotliwości dźwięku reprezentowane są w przedniej części tego obszaru, a wysokie w tylnej. Każda komórka kory słuchowej otrzymuje informację z obu uszu. Neurony jednej klasy sumują informację docierającą z obu uszu, a drugiej – różnicują ją.

Zmysły chemiczne

Zmysł smaku i węchu należą do grupy zmysłów chemicznych, dzięki którym odbieramy informację o obecności pewnych substancji chemicznych w pokarmie lub w powietrzu.

Smak

Dzięki zmysłowi smaku możemy rozpoznać właściwą dla nas żywność. Smak słodki informuje nas o obecności cukrów w pożywieniu, co związane jest zwykle z jego dużą wartością odżywczą i jest silnym bodźcem zachęcającym do jego zjedzenia. Równie ważne dla organizmu, jak wybieranie niezbędnych substancji odżywczych, jest unikanie potencjalnie szkodliwego pożywienia. Bardzo gorzki smak jest charakterystyczny dla wielu związków trujących, np. alkaloidów roślinnych. Kwaśny smak może wskazywać, że żywność uległa zepsuciu i rozkładowi przez florę bakteryjną. Oprócz od dawna wyróżnianych czterech smaków: słodkiego, kwaśnego, słonego i gorzkiego, ostatnio mówi się o istnieniu piątego (smaku umami), który rozpoznaje obecność jonu glutaminianu, wchodzącego w skład powszechnie używanej przyprawy kuchennej – glutaminianu sodu.

Komórki odbierające bodźce smakowe i przetwarzające je na sygnał elektryczny w procesie transdukcji nazywane są komórkami receptorowymi smaku. Znajdują się w skupiskach w strukturach zwanych kubkami smakowymi, które zlokalizowane są w nabłonku języka, podniebienia, gardła, nagłośni i górnej części przełyku. Kubek smakowy zawiera 50–150 komórek receptorowych. Większość kubków na języku znajduje się w małych wybrzuszeniach (brodawkach). W tylnej części języka rozmieszczonych jest w kształcie litery V około 12 dużych brodawek zwanych

okolonymi. W bruzdach znajdujących się po bokach tylnej części języka leżą brodawki liściaste. Każda z brodawek okolonych i liściastych zawiera tysiące kubków smakowych. W przedniej części języka znajdują się brodawki grzybowate. W każdej z nich jest jedynie kilka kubków smakowych. W górnej części komórki receptorowej smaku znajdują się mikrokosmki. Dzięki temu, że wystają na zewnątrz kubka smakowego przez tzw. otwory smakowe, mogą kontaktować się z zawartymi w ślinie substancjami wywołującymi wrażenia smakowe. Komórki receptorowe smaku nie reagują wyłącznie na jeden bodziec smakowy, ale każdy smak wywołuje specyficzną reakcję i powstanie impulsu elektrycznego o innej charakterystyce. W rezultacie wrażenie smaku kodowane jest w postaci wzorca aktywności grup komórkowych.

Informacja o smaku w postaci sygnałów elektrycznych przekazywana jest do pierwszorzędowej kory smakowej zlokalizowanej na grzbietowej ścianie bruzdy bocznej w sąsiedztwie kory somatosensorycznej otrzymującej informację czuciową z języka. Droga ta odpowiada za świadomą percepcję smaku. Oprócz jakości smaku pozwalającej na zaklasyfikowanie go jako słodki, słony, kwaśny, gorzki czy umami, odbieramy także inne cechy smaku, jak intensywność. Smak możemy też odczuwać jako przyjemny lub przykry. Za przetwarzanie emocjonalnych aspektów smaku odpowiada drugorzędowa kora smakowa umiejscowiona w wyspie – płacie korowym schowanym głęboko w bruzdzie bocznej.

Węch

W odbieraniu wrażeń związanych ze spożywaniem pokarmu zaangażowany jest także zmysł węchu. Biologiczna rola węchu jest bardzo istotna. Substancje zapachowe mogą wyzwać lub hamować wiele funkcji fizjologicznych. Zapachy mogą też mieć znaczenie informujące lub wabiące. Typowymi atraktorami są np. feromony istotne w nawiązywaniu kontaktów międzyosobniczych lub zapachy roślin wabiące owady.

Substancja zapachowa, aby mogła zostać rozpoznana, musi najpierw rozpuścić się w warstwie śluzu pokrywającego nabłonek węchowy zlokalizowany w górnej części jamy nosowej. W nabłonku węchowym znajdują się wyspecjalizowane komórki receptorowe zajmujące się przetwarzaniem bodźców zapachowych na sygnał elektryczny. Ludzki nabłonek węchowy zawiera 10^8 komórek receptorowych węchu. W warstwie śluzowej nabłonka znajdują się rzęski – długie cienkie wypustki komórek receptorowych. Nabłonek węchowy zawiera około 1000 różnych receptorów substancji zapachowych. Do każdego z receptorów mogą się wiązać cząsteczki kilku podobnych substancji zapachowych, ale z różnym powinowactwem, a każda komórka receptorowa reaguje na kilka zapachów. Komórki receptorowe węchu

ulegają adaptacji przy przedłużającej się stymulacji bodźcem zapachowym. Po kilku minutach nawet bardzo intensywna woń przestaje być wyczuwalna.

System nerwowy ssaków zdolny jest do rozróżniania blisko 10 000 zapachów. Zapachy rozróżniane są na podstawie docierającej do mózgu informacji – jakie receptory substancji zapachowych zostały aktywowane i z jaką względną intensywnością.

Aksony komórek receptorowych węchu biegną do mózgu nerwem węchowym i tworzą zakończenia w opuszce węchowej, gdzie znajdują się struktury zwane kłębuszkami. Pojedynczy kłębuszek otrzymuje informację z komórek receptorowych odpowiadających na określoną grupę zapachów. Z kłębuszków informacja przekazywana jest do kory węchowej. Droga z kory węchowej do podwzgórza i ciała migdałowatego wpływa na zachowanie popędowo-emocjonalne. Projekcja do hipokampu jest związana z pamięcią zapachów, natomiast droga wiodąca do okolicy oczodołowej kory czołowej pośredniczy w różnicowaniu i świadomej percepcji bodźców zapachowych.

Andrzej Wróbel i Wioletta Waleszczyk, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN oraz Wyższa Szkoła Psychologii Społecznej