

NEVROFIZIOLOŠKE OSNOVE ZAZNAVNIH IN PREPOZNAVNIH SPOSOBNOSTI *NEUROPHYSIOLOGICAL BASIS OF SENSATION AND PERCEPTION*

prof. dr. Martin Štrucl, dr. med.

Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta, Inštitut za fiziologijo

Izvleček

Članek na kratko opisuje obdelavo senzoričnih podatkov v senzoričnih sistemih primatov. Končni namen zaznavnih in prepoznavnih sposobnosti je nadzor našega vedenja in delovanja z neprestanim reševanjem dveh ključnih vprašanj: kaj je objekt naše pozornosti in kje je. Prihajajoči senzorični signali iz zunanjega sveta dosežejo senzorične dele možganske skorje po vzporednih vodih, od katerih vsak obdeluje samo določen vidik senzoričnega dražljaja. Zgodnja nevrobiološka strategija senzoričnih procesov je torej analiza in funkcijsko ločevanje. Z uvedbo metod merjenja električne aktivnosti posameznih živčnih celic so ugotovili nekatere principe zgodnje senzorične analize, kot so lateralna inhibicija, hierarhična in vzporedna obdelava podatkov, združevanje receptivnih polj in funkcijska modularnost, ter vpeljali nekatere zanimive računske modele obdelave podatkov. Končno pa se morajo vzporedni senzorični signali v možganski skorji združiti, da zagotovijo enovito in skladno prepoznavo. Psihobiološka strategija senzorične obdelave je torej integrativna. Naši možgani neprestano sestavljajo prepoznavne zunanjskega sveta v procesu, ki še čaka zadovoljivo nevrobiološko razlago.

Ključne besede:

zaznavni procesi, vzporedno procesiranje, zaznava prostora in gibanja, zaznava objektov

Abstract

The processing of sensory information in the primate sensory systems is briefly described. Our sensations and perception ultimately serve to direct our behaviour and lead our actions by continuously solving two principal questions; what is the object of our interest and where it is. Incoming sensory signals from the surrounding world are reaching sensory cortical areas through parallel subchannels, each one processing the distinct aspect of the sensory stimulus. Early neurobiological strategy of sensory analysis is therefore functional segregation. Some principles of sensory analysis have been identified in single unit recordings, like lateral inhibition, hierarchical and parallel processing, receptive field integration and functional modularity, and some interesting computational theories of information processing can be applied. Ultimately, these parallel input signals must be elaborated upon and integrated within the cortex to provide a unified and coherent percept. The psychobiological strategy of sensory analysis is therefore integrative. The ongoing percepts of the surrounding world are continuously constructed by the brain and these processes are still awaiting further neurobiological explanations of the phenomena.

Key words:

sensory processes, parallel processing, space and movement perception, object perception

UVOD

Zaznavne in prepoznavne sposobnosti se uresničujejo z dogajanjem v zapletenih živčnih mrežah možganov – senzoričnih procesih v specializiranih senzoričnih vodih. Naloga senzoričnih procesov je preko pozornosti izbrati, organizirati in razložiti pomembne senzorične informacije za ustrezno motorično aktivnost oziroma vedenjski vzorec. Na najvišji stopnji senzoričnih procesov dojamemo in organiziramo del informacij iz okolja v zavestnem subjektivnem modulu.

V našem zunanjem in notranjem okolju neprestano potekajo energetske procese, torej dogodki, ki omogočajo nastanek informacij. Del teh informacij, ki so najvažnejše za naš obstoj, lahko naš organizem sprejme prek receptorjev, kodira v živčne signale ter obdeluje in shranjuje v živčnih mrežah osrednjega živčevja. Senzorični sistemi imajo sposobnost sprejemanja dražljajev (informacij), kodiranja in živčne predstavitve (reprezentacije) dražljajev v nevronske mrežah ter nato v višjih procesih še zaznave (občutenja), prepoznave (percepcije), to je analize za razločevanje, uvrščanje, organiziranje, razlago in sestavljanje smiselnih podob. V nevron-

skih mrežah tako nastajajo notranje predstavitve stvarnega okolja (živčni modeli kot specifični vzorci vzbujenja), ki pri višje razvitih organizmih omogočajo tudi predvidevanje dogodkov in ustrežnejše vedenje, če učinkovito odražajo resnične spremembe v okolju (vloga povratnih informacij iz okolja). Torej jih moramo zaznati, prepoznati ter okolju in stanju organizma ustrezno prilagoditi vedenje, ki ga določajo motorični sistemi. Osnovni smoter prepoznavnih sposobnosti so torej ustrezno vedenje in akcije, ki jih uresničujejo motorični sistemi (somatski, vegetativni, hormonski, imunski).

KAKO POTEKA OBDELAVA PODATKOV V ŽIVČNIH MREŽAH SENZORIČNIH SISTEMOV?

K današnjemu razumevanju senzoričnih procesov v možganih je bistveno prispevalo več raziskovalnih pristopov in dosežkov. Zgodovinsko je na prvem mestu psihofizika, ena izmed nevropsiholoških disciplin, ki kvantitativno raziskuje razmerja med fizikalnimi dražljaji in zaznavami ter prepoznavami. Utemeljil jo je že Gustav Theodor Fechner in danes sloni predvsem na analizi idealnega (standardnega) opazovalca in na teoriji odkrivanja signala (1). Na osnovi psihofizikalnih raziskav so na primer znanstveno utemeljili trikromatsko teorijo barvnega vida pri človeku. Pravo revolucijo pri raziskovanju senzoričnih procesov je povzročila uvedba odkrivanja membranskih potencialov v posameznih nevronih, ki jo je kot najpomembnejšo nevrobiološko disciplino uvedel Edgar Adrian leta 1925 in s katero je nato Haldane K. Hartline odkril lateralno inhibicijo v senzoričnih progah na živalskem preparatu. Te raziskave so dosegle vrhunec v študijah Nobelovih nagajencev Davida Hubla in Torstena Wiesla na kortikalnih celicah vidne skorje pri mački in pozneje pri opicah (2). Predvsem sta prikazala modularno zgradbo senzorične možganske skorje, pri kateri so posamezne celice selektivno občutljive na različne ključne lastnosti dražljaja.

Kmalu pa je postalo jasno, da percepcije ne moremo razložiti samo z raziskovanjem lastnosti posameznih živčnih celic, saj v procesu sočasno sodeluje na milijone živčnih celic. Zato so znanje skušali dopolniti z novimi računalniškimi paradigmi obdelave podatkov v nevronske mrežah, pri čemer je igral pionirsko vlogo David Courtney Marr, najuglednejši med zagovorniki umetne inteligence v sedemdesetih letih prejšnjega stoletja, ko je uporabil matematična in fizikalna orodja za konstrukcijo realističnih modelov živčnih mrež (3).

V novejšem času se uveljavljajo metode slikanja možganskih funkcij, ki premoščajo znanja, pridobljena iz nevrobioloških in nevropsiholoških raziskav (senzorična encefalografija in magnetoencefalografija, pozitronsko emisijska tomografija, funkcionalno magnetno resonančno slikanje) (4).

V nekaj preteklih desetletjih smo pridobili zelo zanimive študije bolnikov z izoliranimi prepoznavnimi motnjami.

Opisani so sicer redki primeri z izgubo določenih aspektov višje senzorične analize (nezmožnost prepoznavanja gibanja predmeta – akinetopsija, nezmožnost barvne zaznave – akromatopsija, nezmožnost prepoznavanja obrazov – prozopognozija) (5-7).

Prepoznavne zmogljivosti se uresničijo v zaporednih senzoričnih procesih, ki jih lahko razdelimo v zgodnje, dostopne objektivnim nevrobiološkim raziskavam, in višje, ki jih raziskujemo z nevropsihološkimi metodami. Začetni senzorični proces je recepcija, to je pretvorba fizikalne energije dražljaja v receptorski potencial, ki je še analogna oblika zapisa informacije. Temu sledi pretvorba signalov v digitalno obliko, to je v nize akcijskih potencialov, ter večkratna sprememba načina kodiranja v zaporednih sinaptičnih prenosih. V modularno zgrajenih citoarhitektonskih enotah možganske skorje se nato izpelje vzporedno odkrivanje ključnih lastnosti dražljaja ter abstrakcija bistvenih (invariantnih) lastnosti, ki določajo opazovani objekt. Tem sledijo pozni (višji) prepoznavni senzorični procesi (razvrščanje v tipične skupine, razlaga, sestavljanje smiselnih podob), ki so dostopni za vedenjske in subjektivne raziskave.

V nizu živčnih procesov se informacije obdelujejo v specializiranih senzoričnih vodih. Za preučevanje senzoričnih procesov moramo uporabiti dva načina analize, in sicer: psihofiziko, ki je predvsem usmerjena k preučevanju kvantitativnega razmerja med fizikalnimi značilnostmi dražljaja in percepcijo (subjektivni vidik), in senzorično fiziologijo, ki preučuje objektivne vidike pojavov v živčnih mrežah kot posledico senzoričnih dražljajev. Psihofizikalna analiza obravnava nekaj glavnih značilnosti dražljaja: modalnost, jakost, trajanje in lokacijo. Uporabljamo jo za določanje senzoričnih pragov ter prostorske in časovne ločljivosti sistemov. Vsaka značilnost dražljaja je kodirana v živčne signale na svojstven način. Živčni sistem lahko predstavi informacijo na več načinov, vključujoč topografske karte dimenzij dražljaja kakor tudi netopografske predstavitve. Živčne celice ravno tako uporabljajo več načinov kodiranja, kot so: časovni kod, frekvenčni kod, populacijski kod. Modalnost senzoričnega sistema je utemeljena že na specifičnosti transdukcije (pretvorbe energije dražljaja v receptorski potencial) na receptorju. Pri tem mora senzorični sistem reševati kar nekaj nasprotujočih si zahtev, najprej občutljivost (signal / šum), zaznavno konstantnost (zaznati ključne značilnosti dražljaja kljub spreminjajočim se pogojem), ekonomičnost prenosa (stisnjenje podatkov).

Tipično senzorični vod obsega vsaj tri vrste nevronov glede na hierarhijo. Nevroni 1. reda posredujejo kodirano informacijo iz receptorjev. Nevroni 2. reda posreduje informacijo v relejna jedra talamusa. V snopu in mreži aferentnih nevronov se dogaja obrobna inhibicija kot pomemben pojav za stisnjenje podatkov. Nevroni 3. in višjega reda v skorji omogočajo višje procese analize senzoričnih dražljajev, katerih izpad povzroči motnje pri prepoznavi (agnozije) predmetov, prostorske sheme, obrazov itd. Poleg opisane

zaporedne obdelave podatkov obstaja tudi vzporedno procesiranje v podsistemih, ki so specializirani za analizo določene lastnosti dražljaja (primer pri vidu: za barvo, obliko, gibanje, prostorsko podobo). Bistvo zgodnjih senzoričnih procesov je torej analiza. V najvišjih stopnjah prepoznavne sposobnosti sledi sinteza in sestavljanje smiselnih zaznav. V sedanjem času je cela množica študij, ki skušajo dognati živčne mehanizme sinteze in sestavljanja prepoznavne, torej problema povezovanja (angl. binding problem) (8).

KAJ IN KJE?

Pri šolski predstavitvi čutil običajno začnemo z naštevanjem posameznih senzoričnih vodov (čutil) in senzoričnih procesov; to so vid, sluh, somatovisceralni sistem, okušalni in vohalni sistem. Taka predstavitev pa ni najbolj ustrezna za prikaz funkcije. V osrednjem živčevju se namreč obdelujejo integrirane informacije iz več senzoričnih kanalov. Lahko poenostavimo, da senzorični sistemi odgovarjajo na dve ključni vprašanji za preživetje organizma, to sta KAJ in KJE. Analitični sistemi v možganih analizirajo zunanji svet najprej kot istovetnost in kakovost zanimivih objektov (KAJ?) in prostorskih razmerij med njimi in osebkom (KJE?), ki razrešuje tudi vprašanje, KAKO se vesti (9, 10).

Kaj?

Informacija o KAJ nastane iz fizikalnih lastnosti dražljaja predvsem v vidu, tipu, sluhu in kemičnih senzoričnih sistemih (okus, voh). Zgodnji transformacijski procesi ustvarijo senzorične, osnovne, ključne lastnosti objekta, ki so že živčno predstavljeni (reprezentirani) in po katerih se objekt pozornosti bistveno razlikuje od okolja. Živčne mreže iz tega izpeljejo osnovne attribute zaznave (občutenja).

Vid

Pri vidu je osnovna fizikalna značilnost razporeditev jakosti svetlobe kot funkcija časa (premikanje) dvodimenzionalnega položaja (kontrast), spektra valovnih dolžin (osnova za zaznavo barv) in različnih slik iz levega ter desnega očesa (stereoskopsko gledanje). Že v očesni mrežnici se fizikalna opisana slika s kompleksno transformacijo dramatično spremeni v živčno predstavitev, ki ji sledijo še številne pretvorbe v naslednjih stopnjah senzorične analize. V zgodnjih transformacijskih stopnjah se izpeljejo primarne ključne lastnosti dražljaja kot svetlost in spektralna sestavljenost slike. Iz časovnih in prostorskih nehomogenosti teh ključnih lastnosti v obeh očesih se izpeljejo lastnosti, kot so: akromatska kontrastna razlika, barvni kontrasti, usmerjenost obrisov, hitrosti premikanja in binokularne neusklajenosti dražljaja.

Vidna proga za analizo oblike je seveda zelo kompleksna. V glavnem izvira iz maloceličnih (parvocelularnih) poti

lateralnega genikulatnega jedra talamusa, postaja v nadaljnem poteku vedno bolj selektivna za kompleksnejše vidike dražljaja in se kortikalno izrazi predvsem v ventralnem toku vidne informacije v spodnjem temporalnem predelu možganske skorje (za barvo, obliko, prepoznavo obrazov).

Tip

Tipalno (haptično) sposobnost v ožjem pomenu besede zagotavlja cela družina mehanoreceptorjev v koži in sluznicah, ki pripadajo somatovisceralnemu sistemu. Podobno kot pri vidu je fizikalna značilnost jakost dražljaja kot funkcija časa in lokacije na koži. Iz časovnih in prostorskih nehomogenosti dražljaja se v procesih pretvorbe izpeljejo lastnosti dražljaja kot oblika in tekstura (prim. branje Braillove pisave) v višjih predelih somatosenzorične skorje. Taktilna prepoznava objektov zajame tudi eksploracijsko gibanje prstov, jezika, roke, zato morajo sodelovati tudi različni deli motoričnega živčevja (11).

Sluh

Mehansko-električna transdukcija zvočnih dražljajev na celicah dlačnicah v notranjem ušesu je dobro raziskana. Prav tako je znana učinkovita spektralna frekvenčno-močnostna analiza na osnovi mehanske frekvenčne analize v notranjem ušesu z dobro znano tonotopično zgradbo, ki je značilna tudi za primarno slušno skorjo. Kompleksni zvočni dražljaj (npr. govor) se tako analizira prek frekvenčno-močnostne analize, ki jo lahko umetno izvedemo tudi s senzorično slušno protezo (polžkov vsadek).

Kemorecepcija

Okušalne in vohalne značilnosti objektov se analizirajo v vzorcu vzburljenja specifičnih kemoreceptorjev (5 za okus, okoli 180 za vonj) v ustreznih progah (12).

Kje?

Osnovna zahteva za smotrno akcijo, ki temelji na prepoznavi, je sestavljanje referenčnih prostorskih okvirov. Personalni prostor je tisti, ki ga zavzema naše telo, in je v koordinatnem sistemu, katerega vertikalna os je definirana z receptorji gravitacije v glavi in s položajem segmentov telesa, ki ga signalizirajo proprioceptorji, vid in kožni mehanoreceptorji. Bistvena zahteva za smotrno akcijo je informacija o začetni legi našega telesa. Ta se izoblikuje izrazito integralno iz več senzoričnih vodov. Izhodiščna informacija je lega glave v gravitacijskem polju, ki jo sporočajo tonični receptorji v vestibularnem aparatu. Položaj ostalih delov telesa sporočajo proprioceptorji v vratu in ostalih delih telesa, sodelujejo pa tudi vid in mehanoreceptorji.

Peripersonalni prostor je neposredno okolje, ki nas obdaja in vsebuje objekte, neposredno dosegljive z udi in dotikom (hapsis). V živčni predstavitvi tega prostora sodelujejo vsi senzorični vodi, posebej pa vid, proprioceptorji in tip. Ekstrapersonalni (oddaljen) prostor se razteza zunaj peripersonalnega. Informacije iz tega prostora posredujejo predvsem vid, sluh in okulomotorični sistem.

Vid

Že v mrežnicah obeh očes se začne specializirana živčna pot, ki pelje prek magnocelularnega dela genikulatnega jedra talamusa in prek dorzalnega kortikalnega toka vidnih informacij do parietalnih predelov možganske skorje z značilnimi, na gibanje občutljivimi nevroni. Določitev položaja objekta glede na telo subjekta je seveda bistveno za smotrno gibanje, zato so mnogi parietalni predeli skorje neposredno vključeni v nadzor gibanja in tudi očesnih gibov.

Tip

Nevroni v taktilni progi so izredno občutljivi za premik dražljaja na površini telesa in zagotavljajo senzorično-motorično integracijo.

Sluh

Pri poslušanju z obema ušesoma zaznamo lokacijo zvočila na osnovi razlike v glasnosti (za visokofrekvenčne zvoke) in časovnega zaostanka zvoka v levem oz. desnem ušesu (za nizkofrekvenčne zvoke).

Voh omogoča iskanje objekta glede na koncentracijski gradient. Bolečinske in temperaturne proge sporočajo o nujnih stanjih in posredujejo homeostatično pomembne informacije, ki niso neposredno vključene v nadzor gibanja.

ZAKLJUČEK

Čeprav imamo specializirane senzorične vode za prepoznavanje pomembnih informacij iz okolja, naš živčni sistem s senzoričnimi procesi obdeluje integrirane informacije iz več senzoričnih sistemov in tako nadzira naše vedenje in delovanje. Živčni sistem predvsem vsak trenutek budnosti razrešuje dve ključni vprašanji, potrebni za obstoj organizma: KAJ je objekt v našem okolju, torej kakšno bo vedenje v odnosu do objekta in KJE je zanimiv objekt v razmerju do oseba, torej kako poseči po njem. Nevrofiziološke osnove za zgodnje senzorične procese so spoznali predvsem z merjenjem električne aktivnosti posameznih živčnih celic v senzoričnih vodih. Značilna je vzporedna obdelava podatkov za ključne elemente senzoričnega dražljaja, torej analiza

ter segregacija procesov v vzporednih modulih. Za višje senzorične procese prepoznavanja pa je značilna sinteza posameznih elementov dražljaja in sestavljanje smiselnih prepoznav. Mehanizmi senzorične integracije podatkov so še slabo raziskani.

Literatura:

1. Ma WJ. Signal detection theory, uncertainty, and Poisson-like population codes. *Vision Res* 2010;50(22):2308-19.
2. Kandel ER. An introduction to the work of David Hubel and Torsten Wiesel. *J Physiol* 2009;587(Pt 12):2733-41.
3. Marr D. Visual information processing: the structure and creation of visual representations. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1980;290(1038):199-218.
4. Nishimoto S, Vu AT, Naselaris T, Benjamini Y, Yu B, Gallant JL. Reconstructing visual experiences from brain activity evoked by natural movies. *Curr Biol* 2011;21(19):1641-6.
5. Sacks O, Wasserman R. The case of the colorblind painter + an essay on acquired cerebral achromatopsia. *New York Review of Books* 1987;34:25-34.
6. Schenk T, Zihl J. Visual motion perception after brain damage: II. Deficits in form-from-motion perception. *Neuropsychologia* 1997;35(9):1299-310.
7. Gobbini MI, Haxby JV. Neural systems for recognition of familiar faces. *Neuropsychologia* 2007;45(1):32-41.
8. Whitney D. Neuroscience: toward unbinding the binding problem. *Curr Biol* 2009;19(6):R251-3.
9. Ikkaia A, Trenton AJ, Clayton EC. Perception and action selection dissociate human ventral and dorsal cortex. *J Cogn Neurosci* 2011;23(6):1494-506.
10. Leavitt VM, Molholm S, Gomez-Ramirez M, Foxe JJ. »What« and »where« in auditory sensory processing: a high-density electrical mapping study of distinct neural processes underlying sound object recognition and sound localization. *Front Integr Neurosci* 2011;5:1-15.
11. James TW, Kim S, Fisher JS. The neural basis of haptic object processing. *Can J Exp Psychol* 2007;61(3):219-29.
12. Freeman WJ. The physiology of perception. *Sci Am* 1991;264(2):78-85.