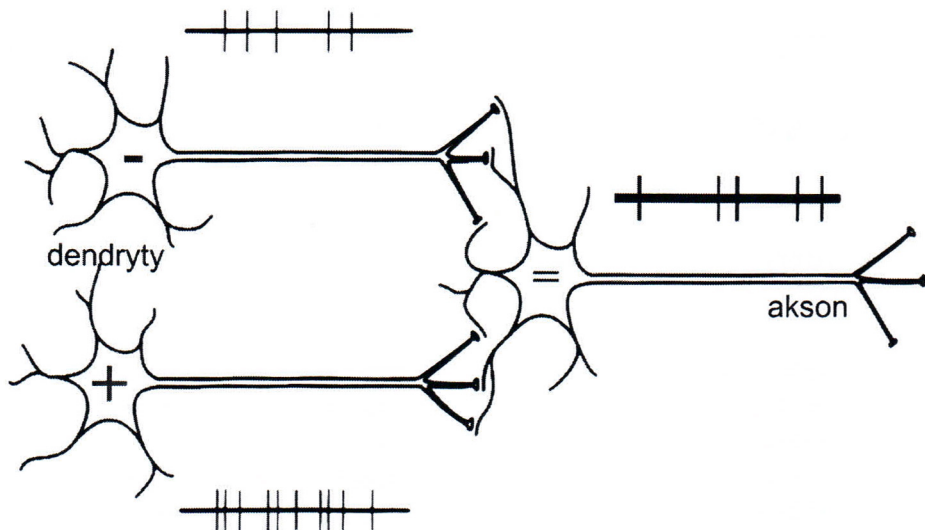


Co widzi mózg?

Według współczesnych hipotez neurofizjologicznych układy zmysłowe mózgu nie służą tworzeniu wewnętrznej reprezentacji świata, lecz wywołaniu adekwatnej reakcji na zmiany zachodzące w środowisku. Podejście to implikuje, że wejścia zmysłowe nie są traktowane jako źródło informacji o rzeczywistości – jak w klasycznych teoriach – ale jako katalizator wewnętrznej aktywności mózgu opartej na pamięci (strukturalnej i funkcjonalnej) oraz mechanizmach automatycznych. W takim ujęciu bodźce zewnętrzne są reprezentowane w sieci neuronalnej mózgu w postaci określonej modulacji jego stanu funkcjonalnego. Od czasu doświadczeń Libeta (1985) wiemy, że świadome doznania powstają w mózgu zbyt wolno, aby kontrolować większość naszych reakcji. Rolą świadomej percepcji zmysłowej (w tym wzrokowej) jest prawdopodobnie kontrola strategicznych celów zachowania. Poniżej przedstawiam znane fakty z fizjologii układu wzrokowego w odniesieniu do tych nowych hipotez integracyjnych, starając się odpowiedzieć na pytanie: do jakiego stopnia doznania wzrokowe odwzorowują rzeczywisty obraz zewnętrznego środowiska.

Sieć neuronalna mózgu składa się z 10^{11} komórek dwu typów – pobudzających i hamujących. Przetwarzanie informacji w tej sieci polega, w uproszczeniu, na dodawaniu i odejmowaniu aktywności setek tysięcy pojedynczych neuronów, które wzajemnie na siebie oddziałują. Aktywność trzech przykładowych komórek na rysunku 1 jest przedstawiona w postaci impulsów elektrycznych wytwarzanych przez nie w jednostce czasu (np. w jednej sekundzie). Zarówno pobudzający (+), jak i hamujący (-) neuron przesyłają te impulsy wzdłuż wychodzących z nich długich wypustek zwanych aksonami i przekazują na krótkie wypustki (dendryty) komórki odbiorczej (=), odpowiednio zwiększając lub zmniejszając jej aktywność. Aktywność tej komórki zależy więc od algebraicznej sumy częstotliwości impulsacji neuronów wejściowych. Ta prosta zasada działania sieci neuronalnej pozwala zrozumieć koncepcję pola recepcyjnego komórki w układzie wzrokowym. Pole to obejmuje tę część siatkówki, której stymulacja białą plamką zmienia częstotliwość impulsów elektrycznych w danej komórce.

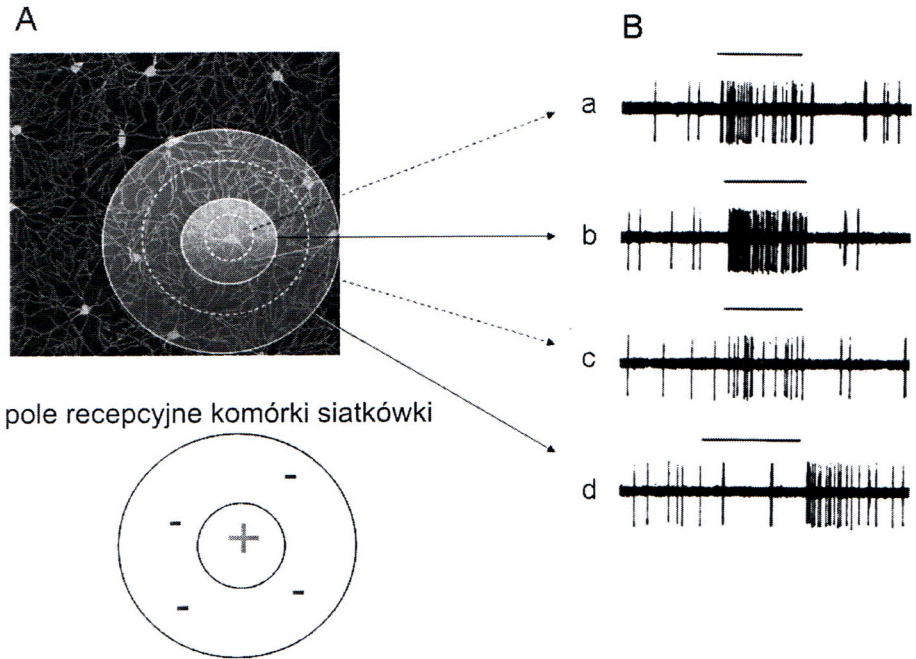
* Zakład Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego PAN.



Rys. 1. Sumowanie aktywności w sieci neuronalnej. Dwa neurony z lewej strony pobudzają (+) lub hamują (-) neuron sumujący (=) poprzez jednokierunkowo przesyłane impulsy elektryczne wzdłuż odbierających informację dendrytów (wiele krótkich wypustek wyrastających z ciała komórki) i wyjściowego aksonu (jedna długa wypustka docierająca do następnych komórek). Rejestracje elektrofizjologiczne pokazują zmiany potencjału (oś pionowa) w czasie jednej sekundy (oś pozioma) wewnątrz wszystkich neuronów. Częstotliwość impulsów (oznaczających krótkotrwałe rozładowanie potencjału na błonie komórki) jest proporcjonalna do chwilowego poziomu pobudzenia danego neuronu

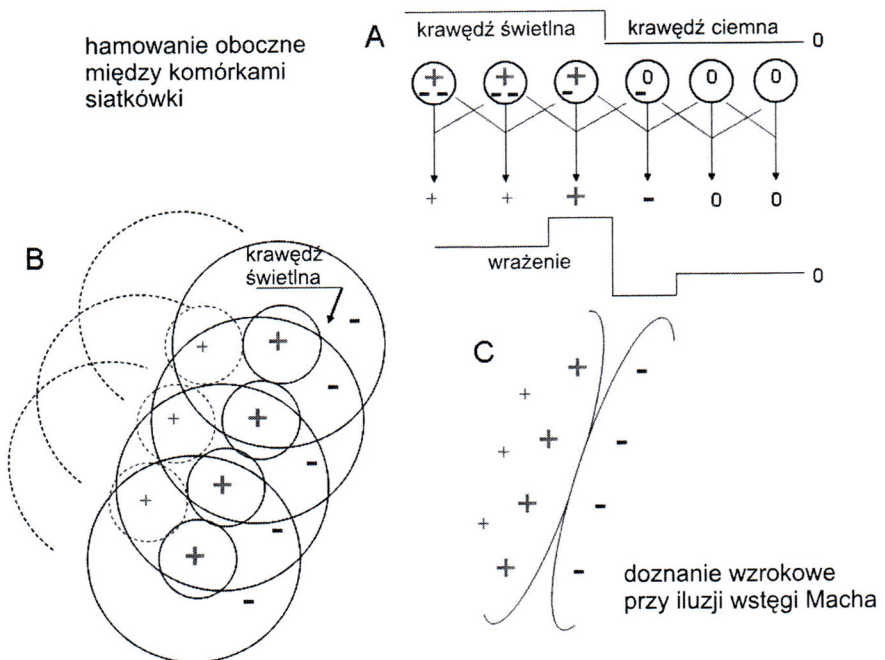
Na rysunku 2A pokazano sieć komórek siatkówki wraz z ich dendrytami. Centrum pola recepcyjnego jednej z komórek (tej, która znajduje się w środku wszystkich kół) jest opisane małym okręgiem o ciągłej linii i zawiera ten obszar siatkówki, w którym wybrany neuron uzyskuje pobudzające wejście z receptorów na swoje dendryty. Suma tych pobudeń w wyniku stymulacji białą plamką centrum pola recepcyjnego wywołuje największą aktywność w badanej komórce (rys. 2Bb). Pojawienie się plamki o mniejszej średnicy (opisanej najmniejszym okręgiem o przerywanej linii na rys. 2A) pobudza mniejszą liczbę receptorów i wywołuje mniejszą reakcję komórki (rys. 2Ba). Z drugiej strony większe bodźce (dwa koła o największych średnicach na rysunku 2A), oprócz pobudzenia receptorów w centrum pola recepcyjnego, aktywują również te, które dostarczają pobudzenie do dendrytów komórek sąsiednich. To powoduje odmienny wynik sumowania na badanej komórce. Dzieje się tak zgodnie z inną zasadą funkcjonowania sieci nerwowej – mechanizmem hamowania obocznego. Mechanizm ten powoduje, że wszystkie sąsiadujące ze sobą komórki danej struktury, gdy są aktywne, wywierają na siebie wzajemnie hamujący wpływ. W przykładzie pokazanym na rysunku 2 biała plamka pobudzająca jednocześnie centra pól recepcyjnych kilku sąsiednich komórek siatkówki (czyli peryferie pola recepcyjnego komórki badanej,

oznaczone na dole rysunku 2A znakiem „-”) powoduje ich jednoczesną aktywację, a przez to obniżenie częstotliwości każdej z nich, w tym również badanego neuronu (rys. 2Bd). Doświadczenie przedstawione na rys. 2 pokazuje, że bodźcem najlepiej pobudzającym komórkę siatkówki jest jasna plamka (lub ciemna dla symetrycznej populacji komórek wrażliwych na bodźce ciemniejsze od otoczenia) o wielkości równej centrum jej pola recepcyjnego (oznaczonego znakiem „+” na dole rys. 2A). Obszar ten wyznacza wielkość najmniejszego piksela, który określa zdolność rozdzielczą wzroku i dzieli pole widzenia każdego oka na macierz złożoną z około miliona takich pikseli. Jednoczesna aktywność w całej populacji neuronów siatkówki jest przesyłana milionem aksonów składających się na każdy nerw wzrokowy do następnych struktur układu wzrokowego, gdzie zgodnie z tymi samymi zasadami następuje dalsza integracja informacji wzrokowej.



Rys. 2. Pole recepcyjne komórki siatkówki położonej w środku koncentrycznych kół w A. Dendryty tej komórki rozchodzą się na boki i wypełniają obszar mocno rozjaśnionego, wewnętrznego koła otoczonego ciągłą linią (centrum pola). Obszar peryferyczny pola recepcyjnego tej komórki (słabiej rozjaśniony pierścień zewnętrzny) zawiera dendryty wychodzące od sąsiednich komórek siatkówki. Przykłady zapisów czynności neuronu w B przedstawiają aktywność centralnej komórki, wywołaną pojawieniem się białych plamek o różnej średnicy, jak pokazano w A. Najsilniejszą reakcją badanej komórki wywołuje ukazanie się plamki o średnicy obejmującej centrum pola, zawierającego wszystkie receptory przekazujące pobudzenie na jej dendryty (b). Dwie największe plamki (c,d) stymulują dodatkowo obszar obejmujący receptory przekazujące pobudzenie na dendryty sąsiednich komórek, które wywierają wpływ hamujący na aktywność badanej komórki (hamowanie oboczne). Okres prezentacji bodźca zaznaczono linią powyżej każdej rejestracji (wg. Hubel, Wiesel, 1961)

Warto zauważyć, że mechanizm hamowania obocznego powoduje modyfikację informacji wzrokowej już na poziomie siatkówki. Rysunek 3A przedstawia oddziaływania funkcjonalne pomiędzy sześcioma sąsiednimi komórkami siatkówki położonymi w jednym rzędzie i oświetlonymi w połowie przez bodziec świetlny. Bodziec ten pobudza (+) trzy komórki położone z lewej strony, a trzy komórki z prawej strony pozostają w ciemności niepobudzone (0). Wszystkie pobudzone komórki wywierają na siebie wpływ hamujący (-). Proste zsumowanie tych wpływów wykazuje, że neuron oświetlany przez krawędź bodźca jest mniej hamowany niż dwa pozostałe z lewej strony, również pobudzone przez bodziec. Z drugiej strony, pierwszy neuron, którego pole recepcyjne leży już poza krawędzią bodźca, jest jedynym wśród trzech niepobudzanych, otrzymujących dodatkowe hamowanie (łatwo przeprowadzić „sumowanie” plusów, minusów i zer dla każdej komórki). Wzór pobudzeń wychodzący nerwem wzrokowym z siatkówki zawiera więc w sobie dodatkowe elementy, niereprezentujące bodźca (por. współbieżne funkcje natężenia bodźca i „wrażenia” nad i pod siecią komórek zwojowych na rys. 2A), które powodują powstanie złudzenia zwanego „wstęgą Macha” (rys. 3B, C). W wyniku sumowania pobudzeń i hamowań sieć neuronalna siatkówki „kontrastuje” krawędzie między jasnymi i ciemnymi obszarami bodźca, przez co ułatwia ich percepcję, ale jednocześnie trwale zmienia jego „odwzorowanie” w aktywności mózgu.

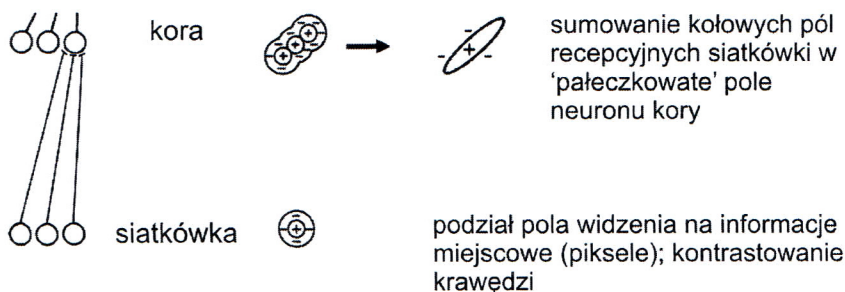


Rys. 3. Wstęga Macha – złudzenie wzrokowe polegające na zwiększeniu wrażenia kontrastu na krawędzi biało-czarnego bodźca wynikające z własności sieci neuronalnej z hamowaniem obocznym

Gdy informacja wzrokowa o świecie zewnętrznym, podzielona na piksele i częściowo przetworzona w sieci neuronów siatkówki, dociera do kory wzrokowej – podlega tu dalszej integracji według reguł przedstawionych powyżej. Rysunek 4 przedstawia przykład komórki kory pierwszorzędowej, która otrzymuje konwergentne wejścia z trzech sąsiednich siatkówkowych pikseli położonych w rzędzie. Jak łatwo policzyć, sumowanie aktywności tych wejść daje pole recepcyjne neuronu korowego o kształcie prostego odcinka o określonej orientacji i położeniu w polu widzenia. Bodźcem, który najintensywniej pobudza neuron o takim „pałeczkowym” polu recepcyjnym, jest biały prążek o szerokości i orientacji odpowiadającej jego pobudzającej części (+ w centrum pola neuronu korowego na rys. 4). Pobudzenie komórki korowej o takim polu oznacza, że w określonym miejscu siatkówki pojawił się jasny prążek o odpowiedniej orientacji i może stanowić element składowy dla pobudzenia zespołu komórek reprezentujących bardziej skomplikowane bodźce (por. rys. 7).

system wzrokowy
(połączenia)

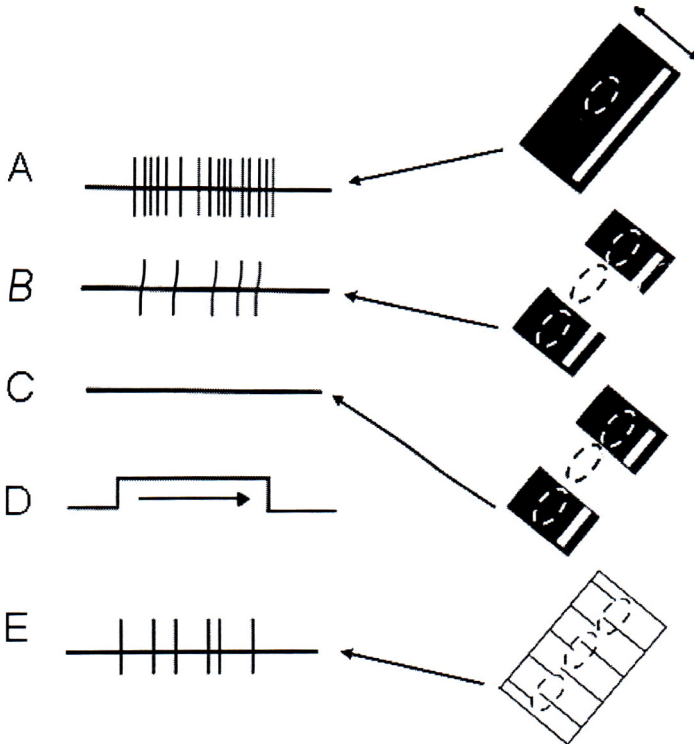
przetwarzanie informacji wzrokowej



Rys. 4. Integracja informacji w pierwszorzędowej korze wzrokowej w postaci „pałeczkowych” pól recepcyjnych o określonej orientacji w polu widzenia. Najsilniejsze pobudzenie komórki kory wywołuje biały prążek o odpowiedniej grubości i orientacji

Wyobraźmy sobie inny neuron w drugorzędowej korze wzrokowej, który otrzymuje główne pobudzenie od neuronu kory pierwszorzędowej o „pałeczkowym” polu recepcyjnym (rys. 5A), ale ma dodatkowe wejścia aktywacyjne z sieci neuronów, powstałej dzięki mechanizmom plastyczności rozwojowej (patrz niżej), w wyniku poprzednich doświadczeń wzrokowych. Eksperyment przedstawiony na rysunku 5A pokazuje, że neuron taki jest pobudzany przez biały prążek o ukośnej orientacji przesuwający się w poprzek jego pola recepcyjnego (elipsoidalna, przerywana linia z prawej strony rys. 5A). Pobudzenie to jest reprezentowane przez pojawiający się ciąg impulsów elektrycznych w czasie, gdy prążek przechodzi przez pole recepcyjne neuronu (rys. 5D). W następnym eksperymen-

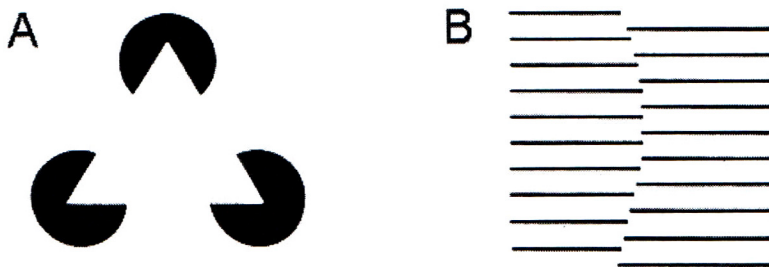
cie pole recepcyjne tej samej komórki oświetlono stałym światłem, a ruchomy bodziec został zastąpiony przez dwie białe pałeczki poruszające się jednocześnie po obu stronach pola recepcyjnego badanej komórki (rys. 5B). Chociaż pole badanej komórki nie jest obecnie stymulowane bezpośrednio, jest ona aktywowana w czasie, gdy nowy bodziec porusza się z dwu stron tego pola. Aktywność ta nie jest wzbudzana w sytuacji, gdy bodziec zawierający poruszające się dwie pałeczki uzupełniono czarnymi wewnętrznymi krawędziami, likwidującymi złudzenie ciągłości (rys. 5C). Tak różne odpowiedzi tej samej komórki można zrozumieć, analizując reakcje sąsiednich neuronów o polach recepcyjnych położonych w sąsiedztwie, tuż poza polem badanego neuronu (przerwane elipsy boczne z prawej



Rys. 5. Neuron w drugorzędowej korze wzrokowej jest pobudzany nie tylko przez biały prążek o odpowiedniej orientacji, przechodzący przez jego pole recepcyjne (A), ale również za pośrednictwem innych komórek wrażliwych na bodźce będące przedłużeniem tego prążka. Komórki te mają pola recepcyjne poza polem rejestrowanego neuronu i wszystkie razem stanowią zespół (atraktor) reagujący wspólnie na długie krawędzie bodźców wzrokowych, nawet gdy jeden z neuronów zespołu nie jest bezpośrednio pobudzany (B). Gdy bodziec złożony z dwu prążków na oboczu centralnego pola recepcyjnego jest wyraźnie rozdzielony i nie daje wrażenia ciągłości, zespół komórkowy nie jest aktywowany i komórki sąsiednie nie pobudzają rejestrowanego neuronu (C). E – iluzoryczna krawędź o odpowiedniej orientacji, rozdzielająca różne wzory aktywuje zespół komórkowy wraz z badaną komórką (wg. von der Heydt i in., 1984). D – czas przechodzenia białego prążka przez pole recepcyjne badanych komórek

strony rys. 5B, C, E). W sytuacjach normalnego widzenia wszystkie te trzy neurony posiadające pola o podobnej orientacji są często aktywowane jednocześnie, gdyż bodźce naturalne mają na ogół ciągle kontury. Podczas dojrzewania układu wzrokowego grupy neuronów, które są jednocześnie aktywowane, tworzą między sobą silne połączenia pobudzające (por. rys. 7). Grupy takie, zwane zespołami komórkowymi, łatwo wpadają w stan wzajemnego pobudzenia gdy zaledwie kilka ich elementów jest jednocześnie aktywnych. W przykładzie przedstawionym na rysunku 5B dwa neurony, których pola recepcyjne są położone z boku pola badanej komórki, są pobudzane przez bodziec i poprzez wewnątrzgrupowe połączenia wywołują aktywację całego zbioru komórek wrażliwego na długą ukośną linię, do którego należy również badany neuron. Neurony kory wzrokowej mogą więc być aktywowane przez bodźce, które nie pobudzają bezpośrednio receptorów w ich polach recepcyjnych.

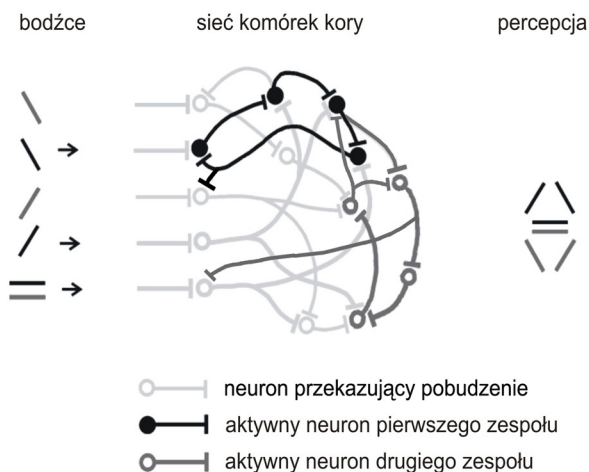
Mechanizm ten prowadzi do szeregu iluzorycznych percepcji wzrokowych, których dwa przykłady przedstawiono na rysunku 6. Zarówno biały trójkąt (rys. 6A), jak i iluzoryczna linia oddzielająca różne wzorce tła (rys. 5E i rys. 6B) mogą mieć większe znaczenie dla organizmu niż wzorce istotnie wydrukowane na tej stronie. (Można sobie np. wyobrazić, że obrazek przedstawiony na rys. 6B stanowi część ciała tygrysa zbliżającego się do obserwatora w wysokiej trawie!). Jak wynika więc z doświadczeń elektrofizjologicznych i psychofizycznych, aktywność komórek mózgu często reprezentuje bodźce nieistniejące w rzeczywistości, które powstają dzięki automatycznej aktywacji zespołów komórkowych, powstających podczas funkcjonalnego dojrzewania układu wzrokowego. Zespoły te, silnie związane wewnętrznymi połączeniami są często nazywane atraktorami, gdyż do ich aktywacji wystarczy początkowe pobudzenie jedynie części ze składających się na nie komórek.



Rys. 6. Iluzoryczne kontury (A, B) powstające na skutek jednoczesnego pobudzenia grup neuronalnych tworzących zespoły funkcjonalne

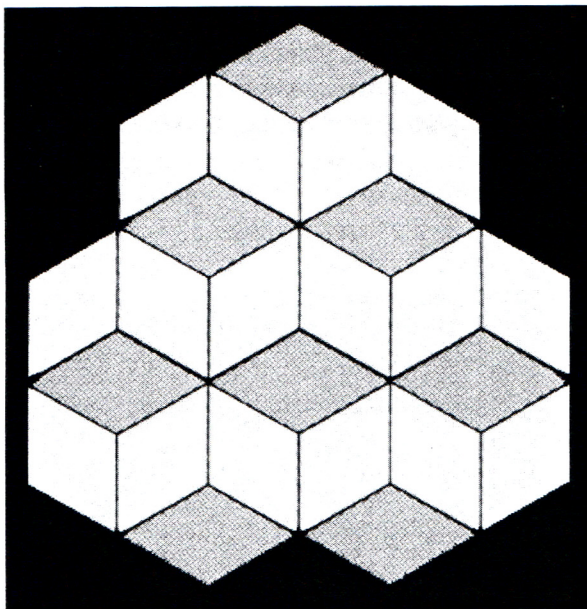
Rysunek 7 przedstawia model dwu zespołów komórkowych zanurzonych w sieci neuronalnej kory. Zespół funkcjonalny (atraktor), którego składowe komórki są oznaczone czarnymi punktami, tworzy się na określony czas po jedno-

czesnej aktywacji trzech komórek pierwszorzędowej kory wzrokowej o „pałeczkowych” polach recepcyjnych (w lewym pionowym rzędzie sieci neuronalnej kory). Aktywacja tego zespołu prowadzi do rozpoznania trójkąta z wierzchołkiem do góry w określonym miejscu pola widzenia i reprezentuje odpowiednią percepcję. Drugi zespół, reprezentujący percepcję trójkąta z wierzchołkiem skierowanym do dołu, jest pierwotnie aktywowany przez inne trzy komórki kory pierwszorzędowej i pobudza inną grupę komórek sieci (zaznaczoną na ciemnoszaro). Należy podkreślić, że oba zespoły komórkowe mogą zawierać wspólne neurony w różnej konfiguracji połączeń funkcjonalnych z resztą komórek obu zespołów. Możliwość tworzenia różnych zespołów neuronalnych przy użyciu tych samych elementów znacznie zmniejsza liczbę komórek potrzebną do zakodowania nieskończonej palety bodźców, które powinny być zapamiętane w ciągu życia i przez to znacznie zwiększa pojemność pamięci.



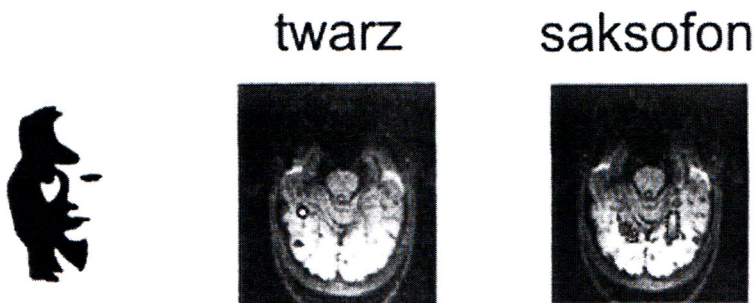
Rys. 7. Model wyjaśniający hipotezę powstawania zespołów neuronalnych (atraktorów) dla bodźców wzrokowych. Każdy zespół jest tworzony przez grupę komórek, często aktywowanych jednocześnie przez określony bodziec, co powoduje, że wzajemne połączenia między nimi stają się wyjątkowo silne. Pionowa kolumna komórek w sieci kory reprezentuje pierwszorzędową okolicę wzrokową, w której komórki mają „pałeczkowe” pola recepcyjne

Przedstawiony model proponuje również wyjaśnienie faktu, że ten sam wzorec w polu wzrokowym może być postrzegany inaczej w czasie. Rysunek 8 przedstawia przykład takiego wzorca, który pobudzając te same receptory siatkówki, może być zamiennie źródłem dwu różnych percepcji przestrzennych (piramid klocków z jednym lub dwoma sześcianami na górze). Percepcje te mogą się zmieniać spontanicznie lub dzięki drobnym ruchom oczu lub „wewnętrznej reflektora uwagi” (Wróbel, 2000), który podlega kontroli wyższych ośrodków mózgu.



Rys. 8. Figura dwuznaczna – złudzenie powodujące następujące po sobie percepcje różnych przedmiotów. Przedstawiona w tekście hipoteza wyjaśnia to złudzenie za pomocą dwu zespołów neuronalnych pobudzanych kolejno w czasie, przez to samo wejście z siatkówki

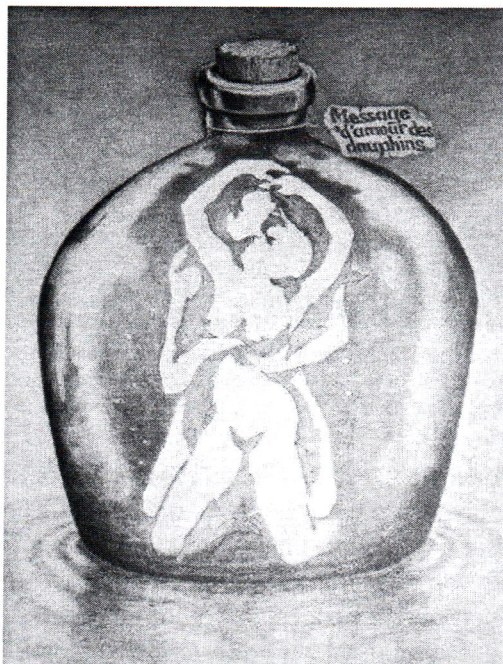
Hipoteza funkcjonalnych zespołów komórkowych, których czasowa aktywacja reprezentuje skomplikowane bodźce wzrokowe, była weryfikowana w wielu eksperymentach. Zespoły takie działają jak atraktory i mogą zawierać dużą liczbę aktywnych neuronów w rozmaitych okolicach mózgu (rys. 9). Atraktory powstają w sieci neuronalnej mózgu podczas osobniczych doświadczeń wzrokowych przez wzmacnianie połączeń między tymi grupami komórek, które są często aktywowane jednocześnie, a osłabianie innych, które rzadko działają razem. Ponieważ każdy człowiek ma unikatowe doświadczenie wzrokowe, wśród miliardów



Rys. 9. Regiony kory aktywowane u tej samej osoby podczas przemiennych percepcji twarzy i saksofonu zaznaczono linią przerywaną. Badanie w skanerze funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (rejestracje adaptowane z pracy Kanwischer i in., 1997).

ludzi na ziemi nie ma dwu, posiadających mózgi o tej samej strukturze połączeń. Co więcej, struktura połączeń między neuronami zmienia się z wiekiem, w miarę jak w mózgu przybywa nowych atraktorów.

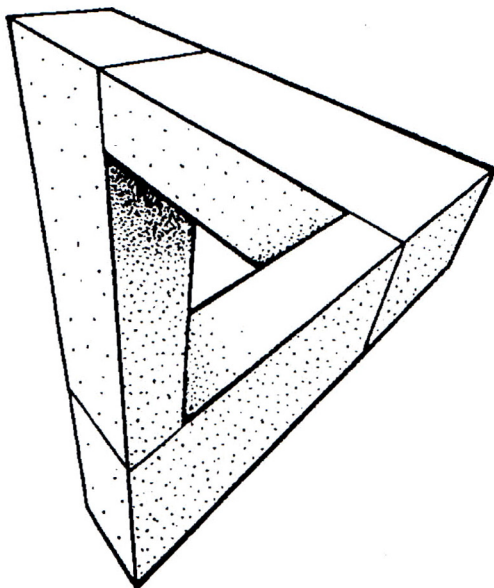
Znany obrazek krążący po sieci obrazuje przykład takich subiektywnych (tzn. zależnych od doświadczenia) form postrzegania wzorców wzrokowych (rys. 10). Internauci twierdzą, że na rysunku tym dzieci poniżej piątego roku życia dostrzegają w pierwszej chwili jedynie dziewięć delfinów w butelce!



Rys. 10. Subiektywne percepcje u każdego człowieka zależą od doświadczenia wzrokowego. Na tym obrazku, znalezionym w Internecie, małe dzieci rozpoznają w pierwszej chwili jedynie dziewięć delfinów w butelce

Podczas procesu widzenia aktywność sieci neuronalnej mózgu wzrokowego nieustannie przełącza się między wzbudzeniem kolejnych atraktorów w ciągłym procesie zmieniających się spostrzeżeń. Ich czas trwania rzadko przekracza trzecią część sekundy – czyli średni okres, jaki upływa między kolejnymi ruchami skokowymi oka. W ostatnich latach badacze spierają się, czy mózg używa tych stanów atraktorowych do budowania jakiejś formy reprezentacji świata (jak w klasycznej hipotezie), czy też wykorzystuje je bezpośrednio dla kierowania zachowaniem, z możliwością weryfikacji „prawdziwości” określonej percepcji poprzez jej skonfrontowanie z bezpośrednim wglądem w otoczenie (jako że najlepszą „reprezentacją” otaczającej nas rzeczywistości jest ona sama – Freeman,

1999; O'Regan, Noe, 2001). Jak wynika z przedstawionych doświadczeń, mechanizm integracji wzrokowej nie jest oparty na obiektywnej rzeczywistości, a na subiektywnym doświadczeniu. Dlatego też nie jest przyjemne patrzenie na bodźce niespotykane w życiu codziennym, jak ten przedstawiony na rys. 11.



Rys. 11. Próba percepcji niespotykanego w życiu codziennym przedmiotu napotyka na trudności. Powoduje ona wrażenie obcości, a nawet nieprzyjemnych emocji

Neuroinformatycy szacują, że ilość informacji przetwarzanej w ciągu każdej sekundy na wszystkich receptorach zmysłów człowieka jest rzędu 10^9 bitów, z czego tylko ok. 100 bitów dociera do naszej świadomości. Większość tych informacji używana 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, nieprzefiltrowanego przez własny mózg, świata. A jednak poznanie „na oko” nie powinno być wyrażeniem pejoratywnym. Doświadczenie wzrokowe, na którym opiera się nasze zachowanie, okazało się wystarczające dla przeżycia gatunku, i mimo swej niedoskonałości dostarcza nam wielu emocjonalnych przeżyć. Nie powinniśmy więc żałować, że mózg nie odzwierciedla dokładnie obiektywnej rzeczywistości wraz z nieskończonym bogactwem niepotrzebnych szczegółów.

Podziękowania – dla pani Joanny Smydy za pomoc w przygotowaniu rysunków.

Literatura

- Freeman, W.J. (1999). *How brains make up their minds*. London: Weidenfeld & Nicholson.
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 160, 106-154.
- Libet, B. (1985). Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral nad Brain Sciences*, 8, 529-566.
- O'Regan, J.K., Noe, A. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behavioral nad Brain Sciences*, 24, 939-1001.
- Kanwischer, N., Mc Dermott, J., Chan, M.M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, 17, 4302-4311.
- von der Heydt, R., Peterhans, E., Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224, 1260-1262.
- Wróbel, A. (2000). Beta activity: a carrier for visual attention. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 60, 247-260.