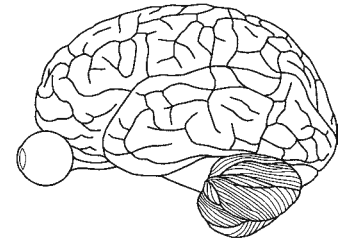


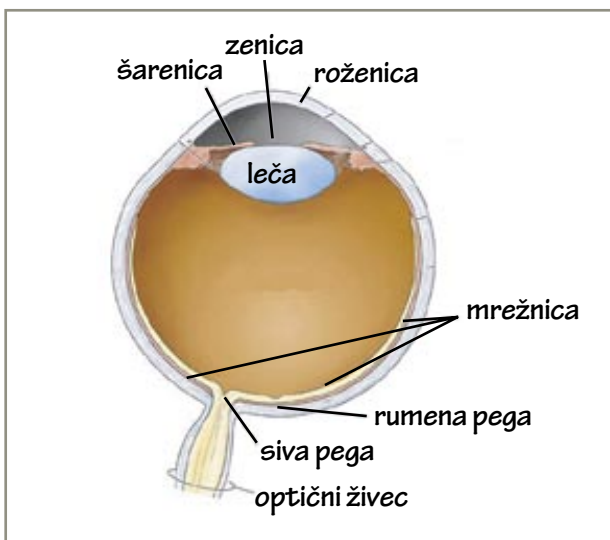
Vid



Ljudje smo živali, ki svoje oči in vid stalno uporabljamo za sprejemanje odločitev o svetu, ki nas obdaja. Z naprej usmerjenimi očmi, ki so lastnost primatov nasploh, uporabljamo vid za zaznavanje tistih vidikov okolja, ki so oddaljeni od naših teles. Svetloba je oblika elektromagnetne energije, ki vstopi v naše oči ter deluje na fotoreceptorje v mrežnici. Slednje sproži vrsto procesov, katerih posledica je oblikovanje živčnih impulzov, ki potujejo preko poti in omrežij predelov možganov, namenjenih vidu. Poti, ki ločeno vodijo v mezencefalon in možgansko skorjo, posredujejo različne vidne funkcije, kot so prepoznavanje in predstavljanje gibanja, oblik, barv in drugih prepoznavnih lastnosti vidnega sveta. Nekatere izmed njih so dostopne zavestnemu doživljanju. V skorji so nevroni v številnih različnih vidnih področjih specializirani za oblikovanje različnih vrst vidnih presojev.

Osvetljeno oko

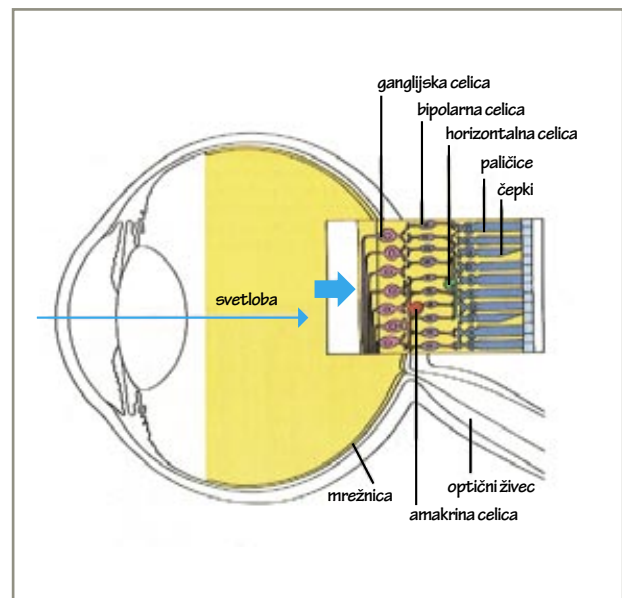
Svetloba vstopi v oko skozi zenico, roženica in leča jo izostrita na mrežnici, ki leži v zadnjem delu očesa. Zenico obkroža pigmentirana šarenica, ki se lahko krči in širi ter tako spreminja velikost zenice glede na spremembe svetlosti okolja. Oko si pogosto predstavljamo kot kamero, ki ustvarja sliko sveta, a ta metafora je zavajajoča iz nekaj razlogov. Prvič, v očesu se nikoli ne oblikuje statična slika, saj se oči stalno premikajo. Drugič, tudi če bi mrežnica poslala sliko, ki



Človeško oko. Svetlobo, ki vpada v oko, leča izostrila na mrežnico, ki se nahaja na zadnjem delu očesa. Receptorji v mrežnici zaznajo svetlobno energijo in s procesom transdukcije sprožijo akcijske potenciale, ki potujejo po optičnem živcu v možgane.

pada nanjo, v možgane, bi njeno videnje zahtevalo drugega opazovalca, ki bi jo gledal - osebo znotraj možganov! Da bi se izognili neskončni regresiji, ki ničesar ne bi pojasnila, smo soočeni z resnično velikim problemom, ki ga morajo razrešiti možgani - kako uporabiti kodirana sporočila iz oči za interpretacijo in sprejemanje odločitev o vidnem svetu.

Ko je slika izostrena na mrežnici, se 125 milijonov fotoreceptorjev, ki so razporejeni preko površine mrežnice, odzove na svetlobo, ki pada nanje, z ustvarjanjem drobnih električnih potencialov. Ti signali preko sinaps preidejo skozi omrežje celic v mrežnici in na koncu vzburijo mrežnične ganglijske celice, katerih aksoni se združijo v optični živec. Slednji vstopi v možgane, kamor prenese akcijske potenciale različnim vidnim področjem z jasno opredeljenimi funkcijami.



Mrežnica. Svetloba preseva skozi vlakna očesnega živca in omrežja celic (npr. bipolarnih celic) ter vpada na paličice in čepke na zadnji strani mrežnice.

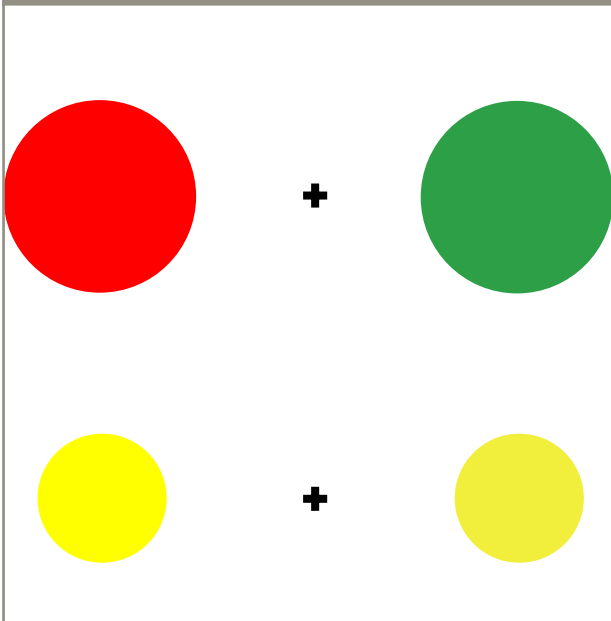
Veliko je že znanega o najzgodnejših stopnjah vidnega procesiranja. Najštevilnejši fotoreceptorji, imenovani paličice, so približno tisočkrat bolj občutljivi kot manj številni fotoreceptorji druge vrste, imenovani čepki. Grobo povedano, ponoči vidimo s paličkami in podnevi s čepki. Obstajajo tri vrste čepkov, ki so občutljivi na različne valovne dolžine vidne svetlobe. Trditi, da čepki ustvarijo barvni vid, bi bilo precej poenostavljeno, vsekakor pa so ključni zanj. Če čepke pretirano izpostavimo določeni barvi, se njihovi pigmenti prilagodijo in nato podajo manjši prispevek k naši zaznavi barve kratek čas po tem (poglej okvir s preizkušnjo).

V zadnjih 25 letih smo bili priča pomembnim odkritjem o procesu **fototransdukcije** (pretvorbe svetlobe v električne signale v fotoreceptorskih celicah, paličnicah in čepnicah), o genetskih osnovah barvne slepote, ki je posledica odsotnosti določenih vidnih pigmentov, o funkciji mrežničnega omrežja in prisotnosti dveh vrst ganglijskih celic. Okoli 90% slednjih je precej majhnih, medtem ko jih je 5% velikih, celic M ali **magnocelularnih** celic. Kasneje bomo videli, da so lahko motnje celic M razlog za nekatere vrste disleksije (več v 9. poglavju, o disleksiji).



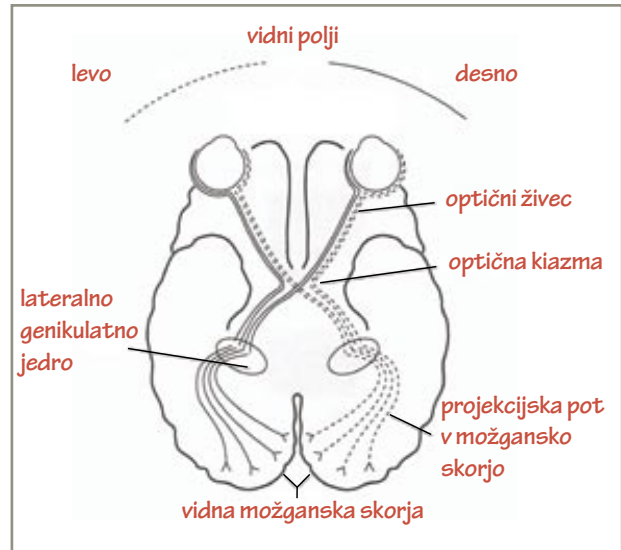
Preizkus barvne adaptacije

Nepremično se osredotočite na majhen fiksacijski križec (+) med dvema velikima krogoma vsaj za 30 sekund. Potem prenesite pogled na spodnji fiksacijski križec. Dva rumena krožca se bosta sedaj zdela drugačne barve. Lahko morda razmislite, zakaj se to zgodi?



Naslednji koraki vidnega procesiranja

Optični živec vsakega očesa projicira v možgane. Vlakna obeh živcev se srečajo v strukturi, imenovani optična kiazma, v kateri polovica vlaken prestopi na drugo stran in se pridruži polovici vlaken drugega optičnega živca, ki so ostala neprekrizana. Skupki teh vlaken tvorijo **optični trakt**, ki sedaj vsebuje vlakna iz obeh oči in projicira (preko sinaptičnega preklapa v strukturi, imenovani lateralno genikulatno jedro) v možgansko skorjo. Prav tu se ustvarijo notranje predstave vidnega prostora okoli nas. Podobno kot pri tipu (prejšnje poglavje), je leva polovica vidnega sveta predstavljena v desni polobli, desna polovica pa v levi polobli. Vidna področja v zatilnem predelu možganov (imenujemo jih **področje V1, V2** itd.) prejemajo signal iz obeh oči, zato se celice v njih odzivajo na vidne dražljaje iz kateregakoli očesa. Slednje imenujemo **binokularnost**.



Poti iz oči v možgane.

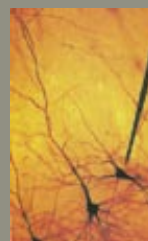
Vidno skorjo sestavlja vrsta polj, ki so posvečena različnim vidikom vidnega sveta, kot so oblika, barva, gibanje, razdalja in podobno. Njihove celice so razporejene v stolpičih. Pomemben koncept, povezan s celicami, ki procesirajo vid, je **receptivno polje** - področje mrežnice, preko katerega se bo celica odzvala na zanjo relevantno vrsto podobe. V področju V1, kjer poteka prva stopnja vidnega procesiranja v možganski skorji, se posamezne celice najbolje odzivajo na črte in robove določenih **orientacij**. Pomembno je bilo odkritje, da se vse celice v istem stolpiču celic odzovejo na črte ali robove iste orientacije, medtem ko se celice v sosednjih stolpičih najmočneje odzovejo na nekoliko drugačno orientacijo in tako naprej, preko celotne površine V1. Slednje pomeni, da posedujejo vidne celice skorje notranjo organizacijo, ki omogoča interpretacijo sveta. Organizacija celic pa ni nespremenljiva, saj se na primer odzivnost posamezne celice na signal z levega ali desnega očesa lahko spreminja v odvisnosti od izkušenj. Tako kot vsi drugi senzorni sistemi tudi vidna skorja izraža **plastičnost**.



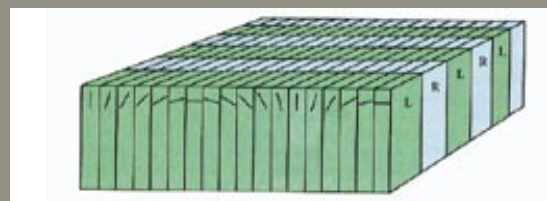
David Hubel



Torsten Wiesel



Električni zapisi celic v vidni skorji (levo), ki sta jih opravila David Hubel in Torsten Wiesel (zgoraj), so odkrili nekatere neverjetne lastnosti. Med slednje sodi orientacijska selektivnost, čudovita organizacija celičnih stolpičev (spodaj) ter plastičnost sistema. Ta odkritja so avtorja vodila do Nobelove nagrade.

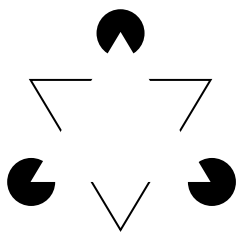


Raziskovalna obzorja

Ali lahko vidite, če ste slepi? Zagotovo ne. Vendar pa je odkritje multiplih vidnih področij v možganih pokazalo, da lahko nekatere vidne sposobnosti potekajo brez zavestnega doživljanja. Nekateri ljudje, ki so doživeli poškodbe primarne vidne skorje (V1), poročajo, da ne vidijo predmetov v njihovem vidnem polju, ko pa so zaproseni, da sežejo po objektih, za katere trdijo, da jih ne vidijo, lahko to storijo z neverjetno natančnostjo. Ta zanimiv pojav imenujemo slepi vid. Verjetno ga omogočajo vzporedne povezave, ki iz oči vodijo v druge predele možganske skorje.

Ne zavedati se stvari, ki jih sicer vidimo, je vsakodnevni pojav tudi pri normalnih ljudeh. Če med vožnjo avta klepetate s sopotnikom, bo vaše zavestno doživljanje lahko v celoti posvečeno pogovoru, kljub temu pa boste vozili učinkovito, se ustavili pri rdeči luči in se izognili oviram na cesti. Ta sposobnost odraža vrsto funkcionalnega slepega vida.

Kompleksno vezje vidne skorje predstavlja eno velikih ugank, ki zaposluje nevroznanstvenike. Šest slojev skorje sestavljajo različni tipi živčnih celic, ki so medsebojno povezane v natančna lokalna vezja, ki jih šele zdaj začnemo razumeti. Nekatera povezave so vzburjajoče, druge inhibirajoče. Nekateri nevroznanstveniki so predlagali obstoj **kanoničnega kortikalnega mikrovezja**, podobnega čipom v računalniku. Vsi se s predlogom ne strinjajo. Danes vemo, da so si vezja v posameznih vidnih področjih podobna v številnih podrobnostih, hkrati pa so med njimi lahko drobne razlike, ki odražajo različne načine, s katerimi posamični deli vidnih možganov interpretirajo različne vidike vidnega sveta. Pomemben prispevek k razumevanju procesov na posamičnih stopnjah analize vidnih informacij je prispeval tudi študij vidnih iluzij.



Ploščice v zidu znamenite kavarne v Bristolu (levo) so v resnici pravokotne, pa kljub temu ne izgledajo tako. Razporeditev ploščic ustvari iluzijo, ki je posledica kompleksnih vzburjajočih in inhibirajočih interakcij med nevroni, ki procesirajo črte in robove. Kanizsov trikotnik (desno) v resnici ne obstaja, kar pa vam ne prepreči, da ga ne bi videli! Vaš vidni sistem se odloči, da na vrhu ostalih elementov leži bel trikotnik.

Odločitve in negotovosti

Ključno funkcijo možganske skorje predstavlja njena sposobnost oblikovanja in odzivanja na senzorične informacije, ki jih pridobiva iz številnih virov. **Odločanje** je ključni del te sposobnosti. Predstavlja misleči, na znanju zasnovan, kognitivni del procesov. Dostopne senzorične dokaze je potrebno obtežiti ter sprejeti odločitve (kot na primer odzvati se ali ne) na podlagi najboljših dostopnih



Samo črne in bele lise?

Sprva je težko prepoznati robove in površine na sliki. Ko enkrat veste, da je na sliki pes dalmatincec, le-ta „skoči“ iz slike. Možgani uporabljajo shranjeno znanje pri razlagi vidnih prizorov.

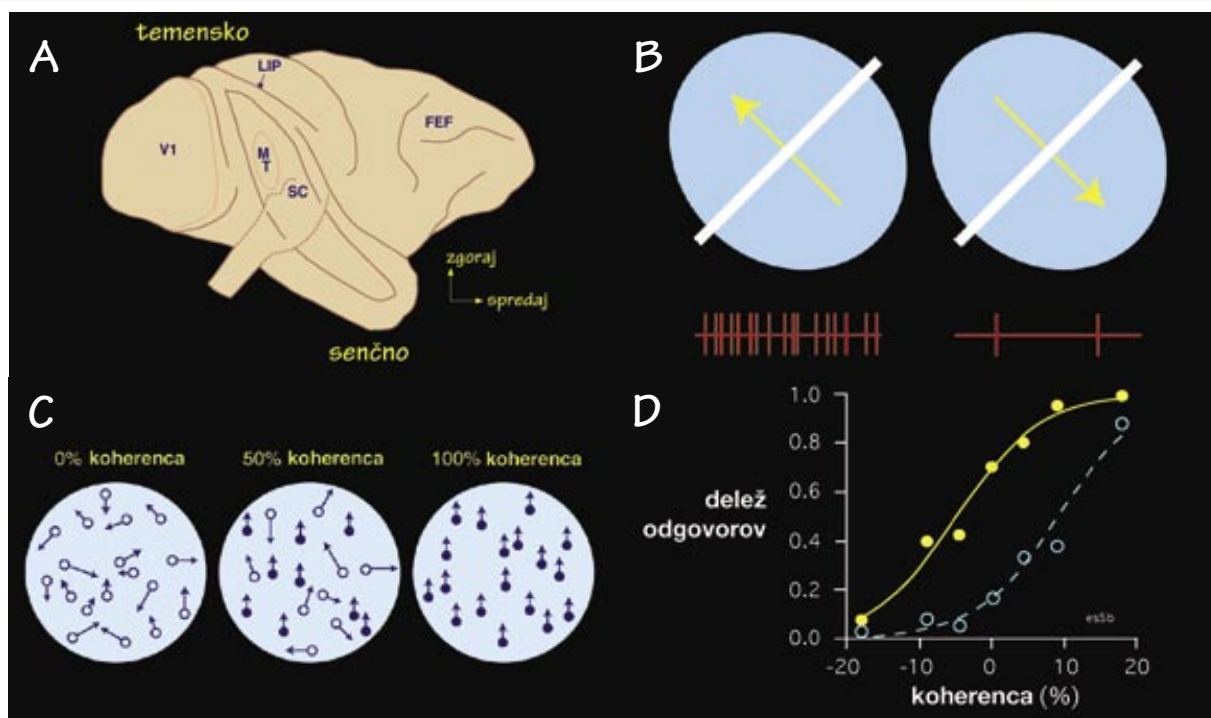
dokazov. Nekateri odločitve so kompleksne in zahtevajo obsežno mišljenje, medtem ko so druge lahko enostavne in avtomatične. Tudi najbolj enostavne med njimi pa vključujejo povezovanje senzoričnega priliva in obstoječega znanja.

Eden od poskusov razumevanja nevronske osnov odločanja bi lahko temeljil na beleženju aktivnosti nevronov, medtem ko posameznik izvaja različne dejavnosti v okviru normalnih vsakodnevnih aktivnosti. Lahko si predstavljamo, da smo sposobni beležiti z milisekundno natančnostjo aktivnost vsakega od 10^{11} nevronov v možganih. Znašli bi se ne le z ogromno količino podatkov, ampak tudi pred izjemno nalogo njihovega procesiranja ter še zahtevnejšo nalogo njihove interpretacije. Pomislite samo na vse možne razloge za dejanja ljudi. Oseba, ki jo vidimo hoditi na železniško postajo, hoče morda ujeti vlak, nekoga pričakati, ali pa zgolj opazovati vlake. Brez poznavanja njenih namenov bi bilo zelo težko sklepati o povezavah med kakršnikoli vzorci aktivacije v njenih možganih in njenim vedenjem.

Iz navedenih razlogov skušajo eksperimentalni nevroznanstveniki vedenjske situacije vedno podvreči **natančnemu eksperimentalnemu nadzoru**. Slednjega je moč doseči z oblikovanjem specifične naloge in zagotavljanjem, da jo udeleženci izvajajo po svojih najboljših močeh, z izčrpano predhodno vajo in podrobnim spremljanjem izvedbe. Najboljše naloge so dovolj zahtevne, da so zanimive, in hkrati dovolj enostavne, da je možno analizirati, kaj se dogaja med njihovo izvedbo. Dober primer je proces podajanja vidne odločitve o podobi dražljajev - pogosto ne več kot dveh - z odgovorom, ki predstavlja enostavno presojo (npr. katera točka svetlobe je večja ali svetlejša). Čeprav je takšna naloga enostavna, še vedno vključuje celoten proces odločanja. Potrebno je zajeti in analizirati zaznavno informacijo; vprašanje ima pravilne in napačne odgovore; možno je dodeliti nagrade v odvisnosti od pravilnosti odgovora. Tovrstne raziskave predstavljajo nekakšno fiziko vida.

Presojanje gibanja in barv

Eno od vprašanj, za katerega je trenutno veliko zanimanja, je, kako so nevroni vključeni v **presojanje gibanja** na podlagi vidnih informacij. Presoje o tem, ali se nek objekt giblje ali ne, ter o smeri in hitrosti, v kateri se giblje, so ključna za ljudi in druge živali. Relativno gibanje v splošnem označuje, da je objekt drugačen od ostalih objektov v bližini. Področja možganov za vid, ki so vpletena v procesiranje gibanja, lahko prepoznamo kot ločena anatomsko območja s pomočjo preučevanja povezav med regijami, s pomočjo uporabe slikovnih tehnik

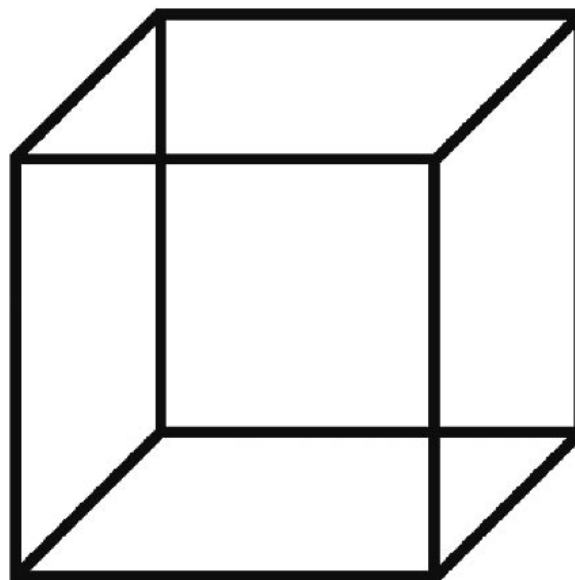


Občutljivost na gibanje. A) Stranski pogled na opičje možgane s primarno vidno skorjo (V1) na levi in področjem MT (včasih ga zasledite tudi pod oznako V5), kjer lahko najdete nevrone, občutljive na gibanje. B) Neuron, občutljiv na gibanje, pri katerem se akcijski potenciali (rdeče navpične črte) prožijo pogosto, kot odziv na gibanje v smeri levo zgoraj, in le redko pri gibanju v nasprotno smer. Različni stolpci v MT (ali V5) kodirajo različne smeri gibanja. C) Okrogli zaslon, uporabljen v preizkusih občutljivosti na gibanje, kjer se točke premikajo v naključnih smereh (0% koherenca) ali vse v isto smer (100% koherenca). D) Odgovori opice o smeri gibanja točk postajajo bolj pogosti z zviševanjem koherence (rumena črta). Električna mikrostimulacija stolpičev z občutljivostjo na drugačno orientacijo spremeni oceno gibanja točk (modra črta).

(več v 15. poglavju, o slikanju možganov) ter z beleženjem aktivnosti posamičnih nevronov v možganih drugih živali.

Aktivnosti nevronov v enem od teh področij (področju MT oz. V5) so beležili, medtem ko je opica podajala enostavne vidne presoje o vzorcu premikajočih se točk. V nalogi se je večina točk premikala v naključnih smereh, majhen delež med njimi pa se je konsistentno premikal v isti smeri - gor, dol, levo ali desno. Opazovalec je moral oceniti splošni trend gibanja v vzorcu. Nalogo je možno zelo poenostaviti, če povečamo delež točk, ki se premika v isto smer, ali jo narediti težjo, če zmanjšamo delež točk, ki se koherentno gibljejo v isto smer. Izkazalo se je, da aktivnost celic v področju V5 precej točno odraža delež konsistentnega gibanja. Nevroni v tej regiji se odzivajo selektivno na določeno smer gibanja ter sistematično povečajo svojo aktivnost, kadar se večji delež točk giblje v smeri, na katero so občutljivi.

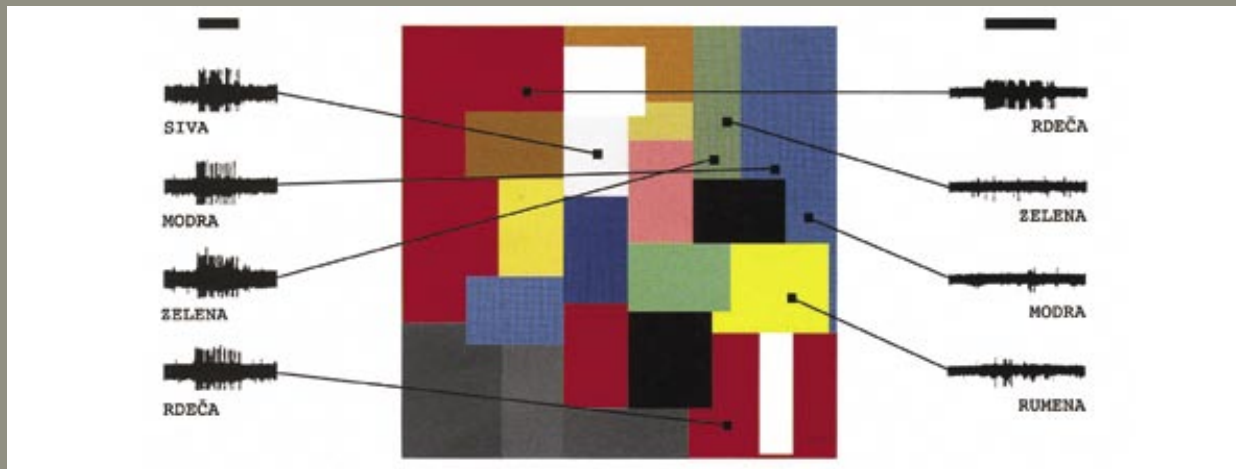
Sliši se skorajda neverjetno, da nekateri **posamezni** nevroni prepoznavajo gibanje enako dobro kot človek ali opica, ki podajata vedenjske presoje. Mikrostimulacija takšnih nevronov skozi snemalno elektrodo lahko celo vpliva na presojo relativnega gibanja, ki jo podaja opica. Slednje je nekaj izjemnega, če upoštevamo, da je na gibanje občutljiva cela vrsta nevronov in bi pričakovali, da so presoje zasnovane na aktivnosti mnogih in ne zgolj nekaj nevronov. Izkaže se, da tudi presoje o barvi potekajo na podoben način (glej raziskovalna obzorja v okvirju zgoraj).



Neckerjeva kocka stalno spreminja svojo zaznavo. Podoba na mrežnici se ne spreminja, vendar pa vidimo vrhnji levi kot kocke včasih kot bližnjega, drugič kot odmaknjeneega. Zelo redko ga zaznamo celo kot niz prekrivajočih se črt na ploski podlagi. Obstaja večje število spreminjajočih se likov. Med njimi jih je bilo več uporabljenih za raziskovanje živčnih signalov, ki so vpleteni, ko se vidni možgani odločajo o tem, katera konfiguracija je dominantna ob izbranem času.

Raziskovalna obzorja

Celice, občutljive na barvo. Nekatere živčne celice kažejo različne vzorce odzivanja na različne valovne dolžine svetlobe. Nekatere se najmočneje odzovejo na dolge valovne dolžine, druge na kratke. Pomislili bi lahko, da to zadostuje za zaznavanje barv, vendar temu verjetno ni tako. Primerjajte proženje celic na levi in na desni strani slike. Morda opazite razlike?



Levo. Premeten načrt barvnega kolaža, poimenovanega Mondrian po umetniku Pietu Mondrianu. Vzorec je osvetljen z različnimi kombinacijami svetlobe dolgih, srednjih in kratkih valovnih dolžin, tako da zaporedoma vsako področje odseva natančno enako mešanico svetlobe, kljub temu pa jih zaradi prisotnosti okoliških zaplat vedno zaznavamo v drugačnih barvah. Na levi zapis celice iz področja V1 kaže, da se celica v vseh primerih odziva vedno enako. Celica ne zaznava barve, ampak se zgolj odziva na enako sestavo valovnih dolžin, ki odseva od vsake barvne zaplate.

Desno. Celica v V4, ki je resnično občutljiva na barvo, se odzove na področje Mondriana, ki ga zaznamo kot rdečega, veliko manj pa na ostala področja. Do te razlike v odzivu prihaja kljub temu, da se od vsake zaplate odbija svetloba enake sestave. Sklepamo lahko, da je V4 tisto področje možganov, ki nam omogoča zaznavanje barv. Nekateri nevroznanstveniki sumijo, da le-to ni edino področje, vpleteno v zaznavo barv.

Verjeti pomeni videti

Področje Področje V5 dela več kot zgolj beleženje gibanja vidnih dražljajev, beleži namreč zaznano gibanje. Če na primer ustvarimo iluzijo gibanja, v kateri se bo opazovalcu zdelo, da se premikajo sicer nepremične točke zaradi premikanja točk, ki tvorijo ozadje, se bodo nevroni, ki beležijo območje iluzije, odzvali različno, kadar poteka zaznano gibanje v levo ali v desno smer. Če je gibanje popolnoma naključno, se bodo nevroni, ki sicer beležijo gibanje v desno, odzvali nekoliko bolj pri tistih poskusih, kjer bo opazovalec poročal o gibanju v desno (in obratno). Razlika v nevronskega kodiranja leve ali desne smeri gibanja torej odraža presojo opazovalca o vtisu gibanja in ne absolutne narave gibanja vidnega dražljaja.

Drugi primeri vidnih odločitev in neodločenosti vključujejo odzive na zaznavne objekte, ki so izvirno nedoločni, kot je na primer **Neckerjeva kocka** (na sliki). Pri takšni vrsti dražljajev je opazovalec postavljen v stanje nedoločenosti, v katerem stalno niha med eno in drugo možno razlago. Podobno rivalstvo je mogoče opaziti, kadar prikažemo navpične črte levemu opazovalčevemu očesu in vodoravne črte desnemu. Končno zaznavo poimenujemo **binokularna rivaliteta**, saj opazovalec najprej poroča dominanco navpičnih črt, potem vodoravnih in nato zopet navpičnih. Opazovalčevo preklapljanje zaznave iz vodoravne v navpično in nazaj se zopet odraža v aktivnosti nevronov v številnih različnih predelih vidne skorje.

Naš vidni svet je neverjeten kraj. Svetloba, ki vstopa v oči, nam omogoča občudovati svet okoli nas, od najbolj enostavnih predmetov do umetniških del, ki nas očarajo in zapeljejo. Vid vključuje milijone in milijone nevronov, katerih naloge segajo od dejavnosti mrežničnih fotoreceptorjev, ki se odzivajo na najmanjše delce svetlobe, vse do nevronov v področju V5, ki presojujejo, kaj se giblje v vidnem svetu okoli nas. Vse našteteto poteka v naših možganih avtomatično in brez truda. Vsega še ne razumemo, a nevroznanstveniki beležijo velikanske napredke.

Collin Blakemore je pomembno prispeval k razumevanju razvoja vidnega sistema.

Njegove pionirske raziskave z uporabo celičnih kultur so omogočile študij interakcij med različnimi področji poti v možganih zarodka (levo). Na desni vidimo aksone (pobarvane zeleno), ki izraščajo iz razvijajoče se skorje, da se snidejo z drugimi vlakni (obarvana oranžno) in se z njimi „rokujejo“, preden ti poženejo v skorjo.

