

JERZY KONORSKI

Warszawa

ZASADY NEUROFIZJOLOGICZNYCH MECHANIZMÓW PERCEPCJI¹

I

Jeśli spróbujemy uczynić najogólniejszy przegląd badań neurofizjologicznych dotyczących funkcjonowania układów aferentnych organizmów żywych, możemy się przekonać, że mogą one być rozklasyfikowane według dwóch zasad podziału.

Po pierwsze, mogą się one różnić w zależności od *i n d y k a t o r ó w* używanych w poszczególnych badaniach. W niektórych badaniach korzysta się z *r e a k c j i z e w n ę t r z n y c h* (zachowania się) organizmu, włączając tu reakcję słowną, jeśli badanym osobnikiem jest człowiek. W innych badaniach rejestruje się *s y g n a ł y e l e k t r y c z n e*, tj. tzw. potencjały czynnościowe, wywołane w drogach aferentnych lub polach projekcyjnych kory mózgowej. Oczywiście wraz z rozwojem metod elektrofizjologicznych, który nastąpił w ostatnich czasach, ten ostatni typ badań ma tendencję wypierać typ badań opartych na reakcjach organizmu.

Po drugie, badania układów aferentnych różnią się w zależności od tego, jakie elementy nerwowe podlegają drażnieniu. Tutaj wyróżniamy badania, w których drażni się *n a r z ą d y r e c e p c y j n e* przez bodźce naturalne, oraz badania, w których drażni się *p n i e n e r w o w e* lub pojedyncze włókna nerwowe przy pomocy podnieć elektrycznych. Znowu możemy tu zauważyć, że podczas gdy w dawnym okresie badań neurofizjologicznych przeważała metoda naturalnych podrażnień receptorów,

¹ Według odczytu wygłoszonego na zaproszenie Narodowego Instytutu Zdrowia Psychicznego i Narodowego Instytutu Neurologicznego (USA) 25 maja 1966 r. oraz referatu pt. *Uczące się automaty*, wygłoszonego na Sympozjum Instytutu Automatyki, które odbyło się w Jabłonie 17—22 października 1966 roku.

Artykuł niniejszy przedstawia idee i hipotezy, które zostały szerzej rozwinięte w książce pt. *Integracyjna działalność mózgu*, która ukazała się w języku angielskim nakładem The University of Chicago Press i ukaże się w języku polskim nakładem Państwowego Wydawnictwa¹ Naukowego.

w późniejszych czasach większość badań opierała się na drażnieniu elektrycznym nerwów aferentnych. Ten typ badań uzyskał przewagę dlatego, iż podniety elektryczne mogą być stosowane w sposób bardziej precyzyjny — zarówno jeśli chodzi o ich początek, jak i o długość ich działania oraz natężenie. Można jednak zadać sobie pytanie, czy podnieta, która dla badacza wydaje się najbardziej elementarna i najprostsza, ma taki sam charakter dla organizmów żywych, których ewolucja kształtowała się przecież pod wpływem bodźców naturalnych, a nie pojedynczych lub rytmicznych impulsów elektrycznych, stosowanych na obnażone nerwy. Tak więc można mieć poważną wątpliwość, czy drażnienie elektryczne nerwów dośrodkowych może nam służyć jako wierny model działania bodźców zewnętrznych.

Wątpliwości tego rodzaju powiększają się, jeśli zdamy sobie sprawę z tego, iż tylko w wyjątkowych wypadkach drażnienie elektryczne nerwów aferentnych wywołuje u zwierzęcia jakąś „sensowną” reakcję odruchową. Istotnie, podczas gdy pchła pełzająca po powierzchni ciała zwierzęcia wywołuje u niego natychmiast doskonale zorganizowany odruch drapania, odruchu tego żadną miarą nie potrafimy imitować przy pomocy drażnienia odpowiednich nerwów aferentnych. Podobnie dzieje się z większością innych odruchów.

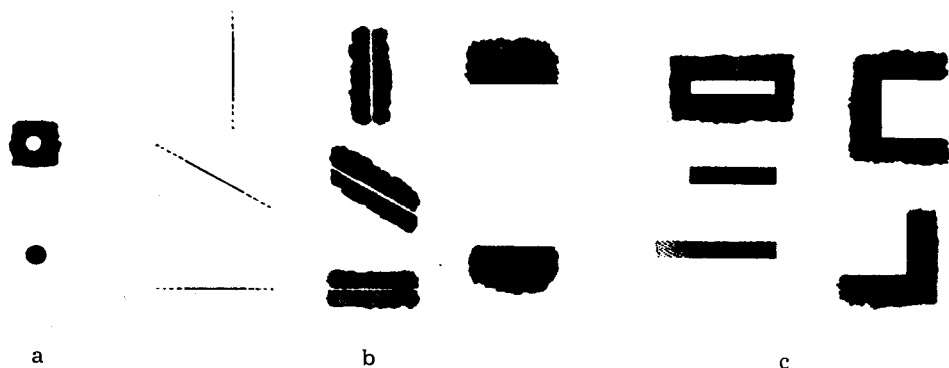
Oczywiście wyjaśnienie przyczyn powyższej różnicy w działaniu bodźców naturalnych i sztucznych jest proste. Pierwsze z nich przedstawiają wzorce pobudzeniowe o określonym znaczeniu biologicznym, podczas gdy drugie przedstawiają bezsensowny chaos pobudzeniowy, do którego zwierzę nie jest przystosowane. Różnica między oboma zjawiskami jest analogiczna do tej, z jaką mamy do czynienia słuchając bądź mowy ludzkiej pojedynczego człowieka, bądź też jednostajnego szumu ludzkich głosów, jaki słyszymy w zapełnionej gośćmi kawiarni. *A priori* możemy przypuszczać, że pierwsza metoda badania układów aferentnych jest właściwsza niż druga, zwłaszcza jeżeli wzorce pobudzeniowe narządów recepcyjnych wiernie naśladują te wzorce, które spotykamy w życiu naturalnym.

Aczkolwiek ta, zdawałoby się oczywista, zasada jest już od dawna przyjęta przez etologów, przenika ona niestety bardzo powoli do umysłów neurofizjologów. Jednakże już pierwsze próby zastosowania tej zasady w dziedzinie neurofizjologii układów aferentnych przyniosły od razu obfite plony i otworzyły nowe, nadzwyczaj szerokie horyzonty dla dalszych badań. Toteż jako punkt wyjścia dla naszych rozważań weźmiemy pod uwagę najbardziej pouczające pod tym względem badania wykonane w ostatnich latach przez Hubela i Wiesela nad układem wzrokowym [1].

Badania tych autorów polegały na tym, iż wprowadzali oni mikroelektrody do kolejnych ośrodków, powiedzielibyśmy pięter, układu wzroko-

wego i odbierali potencjały czynnościowe od poszczególnych komórek nerwowych tych ośrodków pod wpływem różnego rodzaju bodźców wzrokowych. Przypominamy, że potencjały te występują w postaci serii oddzielnych impulsów nerwowych, „wyładowywanych” przez pobudzoną komórkę.

Jeśli mikroelektroda została wkluta w pobliżu jakiejś komórki ciała kolankowatego bocznego, tj. pierwszej po siatkówce stacji pośredniej w układzie wzrokowym, wówczas bodźcami optymalnymi dla tej komórki okazały się niewielkie plamki jasne, ukazujące się na ciemnym tle, lub też, odwrotnie, ciemne plamki na jasnym tle (Ryc. 1a). Znaczy to, że



Ryc. 1. Wzorce bodźcowe, adekwatne dla poszczególnych pięter wzrokowego układu aferentnego

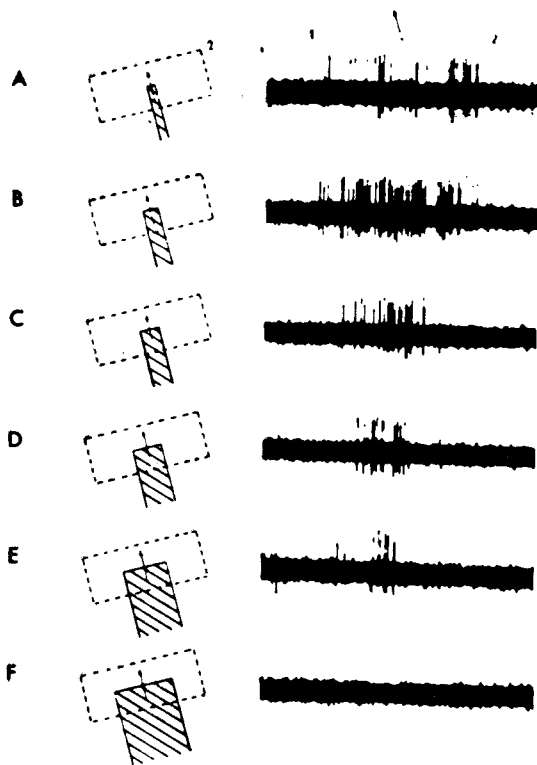
a) wzorce adekwatne dla jednostek ciała kolankowatego bocznego; b) wzorce adekwatne dla jednostek projekcyjnej okolicy wzrokowej kory; c) wzorce adekwatne dla jednostek okolicy wzrokowej paraprojekcyjnej.

przy ukazywaniu się takiej właśnie plamki w określonym miejscu pola recepcyjnego seria wyładowywanych przez odpowiednią komórkę impulsów była najliczniejsza. Jeśli średnicę plamki powiększono, wyładowywane impulsy były rzadsze, aż wreszcie zanikały zupełnie.

Jeżeli odbierano potencjały czynnościowe z neuronów wyższego piętra układu wzrokowego, mianowicie z okolicy projekcyjnej kory mózgowej, położonej w płacie potylicznym, okazało się, że neurony te reagują najlepiej bądź na ciemne linie o nieokreślonej długości, lecz o określonych nachyleniach, rzucane na jasne tło, bądź jasne linie na ciemnym tle (a więc szczeliny świetlne), bądź wreszcie krawędzie między światłem i ciemnością (Ryc. 1b).

Wreszcie, jeśli przechodzimy do pól wzrokowych jeszcze wyższych rzędów, położonych dookoła projekcyjnego pola wzrokowego, wówczas okazuje się, że wzorce wzrokowe, na które komórki tych pól reagują, są jeszcze bardziej złożone: tworzą je krawędzie dwukierunko-

we, a więc kanty, słupki ciemne lub jasne, ograniczone z jednej strony — można by je nazwać językami — lub z obu stron — można by je nazwać pałeczkami (Ryc. 1c). Przykład tego rodzaju wybiórczości bodźców wzrokowych przedstawiony jest na ryc. 2, wziętej z pracy Hubela i Wiesela.



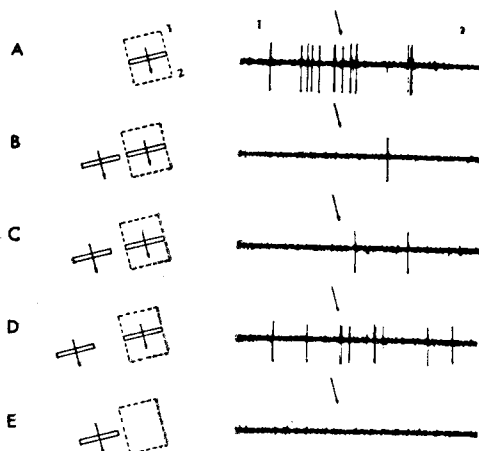
Ryc. 2. Adekwatny wzorec bodźcowy dla pewnej jednostki okolicy wzrokowej paraprojekcyjnej

Po lewej stronie „języki” różnej grubości (od A do F) poruszają się ku górze w polu wzrokowym uśpionego kota. Po prawej reakcja danej jednostki. Jak widać, wzorcem najbardziej adekwatnym jest wzorec w B. (D. H. Hubel, T. N. Wiesel, „J. Neurophysiol.”, 1965)

Jak należy wyjaśnić powyższe fakty?

Jeśli bierzemy pod uwagę wzrokową powierzchnię recepcyjną, tj. siatkówkę oka, to (pomijając dla uproszczenia sprawę widzenia barwnego) możemy stwierdzić, że składa się ona z dwóch rodzajów receptorów, które reagują na bodźce jasne na ciemnym tle lub bodźce ciemne na jasnym tle. Można je nazwać odpowiednio receptorami włączeniowymi i

i wyłączeniowy mi. Możemy przypuścić, że plamki jasne lub ciemne, na które reagują neurony ciałek kolankowatych bocznych, otrzymuje się dzięki konwergencji poszczególnych elementów siatkówki na tych właśnie neuronach. Tak na przykład jeśli dana komórka ciała kolankowatego zbiera włókna nerwowe od receptorów na światło, położonych w pewnym miejscu siatkówki, oraz receptorów na ciemność znajdujących się w otoczeniu tego miejsca, będzie ona najlepiej reagować wówczas, gdy odpowiedni zestaw receptorów będzie pobudzony. Prawdopodobnie większa jeszcze precyzja odbioru ma miejsce dzięki istnieniu tzw. hamowania obocznego, polegającego na tym, iż podrażnienia receptorów położonych dookoła określonego wzorca wzrokowego tłumią pobudzenie odpowiadającej temu wzorcowi komórki nerwowej. Tak więc „odbior” danego wzorca będzie najlepszy, jeśli jego tło będzie czyste (Ryc. 3).



Ryc. 3. Hamowanie działania bodźca adekwatnego przez bodziec postronny

Lekko pochyła pałeczka rzutowana na dane miejsce siatkówki wywołuje optymalną reakcję jednostki w okolicy paraprojekcyjnej (A). Dodatkowa pałeczka, umieszczona w sąsiedztwie, hamuje tę reakcję (B, C). Zwiększenie odległości między pałeczkami osłabia to hamowanie (D). Sama dodatkowa pałeczka nie wywołuje reakcji (E). (D. H. Hubel, T. N. Wiesel, „J. Neurophysiol.”, 1965)

Podobnie dzięki prawu konwergencji, wzbogaconemu przez prawo obocznego hamowania, można wytłumaczyć wybiórcze reakcje neuronów

wyższych rzędów na bardziej skomplikowane wzorce wzrokowe. Tak na przykład konwergencja neuronów o tym samym charakterze (np. reprezentujących ciemne plamki), położonych wzdłuż linii o określonym nachyleniu, sprawi, że określony neuron w okolicy projekcyjnej będzie reagował na taką właśnie linię, a konwergencja neuronów okolicy projekcyjnej, reprezentujących dwie prostopadłe do siebie krawędzie, da w rezultacie komórkę wyższego rzędu reagującą wybiórczo na kant.

Tak więc neurony najwyższego piętra danego układu aferentnego przedstawiają wierzchołek piramidy, której podstawę stanowią określone elementy powierzchni recepcyjnej. Ponieważ te same receptory biorą udział w różnych kombinacjach wzorcowych, liczba piramid może znacznie przekraczać liczbę elementów odbiorczych. Fakt, iż wszystkie układy aferentne zbudowane są na zasadach konwergencyjno-dywergencyjnych, pozostaje w zgodzie z powyższą koncepcją.

II

Należy zauważyć, że wszystkie wymienione wyżej wzorce adekwatne dla pobudzenia komórek poszczególnych pięter układu wzrokowego, aczkolwiek niewątpliwie bardzo złożone z punktu widzenia neurofizjologów zajmujących się ich analizą, są niezmiernie proste i prymitywne w porównaniu z wzorcami, które zwierzę lub człowiek rzeczywiście postrzega w swym codziennym życiu. Istotnie, obiektami, które dostrzegamy, są twarze ludzkie, sylwetki ludzi i zwierząt, małe przedmioty codziennego użytku widziane z bliska, kształty o większych rozmiarach widziane z daleka — i nie mamy wątpliwości, że koty i małpy będące obiektami doświadczeń Hubela i Wiesela posiadają podobne spostrzeżenia, jeśli sądzić z ich zachowania się. Natomiast ani my, ani zwierzęta nie dostrzegamy oddzielnych linii, krawędzi, kątów, języków czy palczek, z których składają się nasze percepcje, a które stanowią optymalne bodźce dla neuronów dotychczas przebadanych. Co prawda, jeśli chcemy, potrafimy wyodrębnić te elementy z przedmiotów widzianych, lecz dzieje się to dzięki specjalnej analizie tych przedmiotów, a nie dzięki natychmiastowej prymitywnej percepcji. Tak więc, aczkolwiek powyższe składowe widzianych przedmiotów niewątpliwie istnieją w naszej percepcji wzrokowej, zazwyczaj nie zwracamy na nie żadnej uwagi i nie zdajemy sobie sprawy z ich istnienia.

Jeszcze wyraźniej zasada ta występuje w percepcjach w zakresie innych analizatorów, ponieważ tutaj owa wtórna analiza bodźców jest zazwyczaj bardzo trudna lub wręcz niemożliwa. Nie potrafimy przecież rozdzielić na elementy składowe głosów znanych nam osób, aczkolwiek rozpoznajemy te głosy bez żadnej trudności. Człowiek niepiśmienny nie po-

trafi rozłożyć usłyszanego słowa na głoski, a nikt z nas nie potrafi rozłożyć wypowiedzianego słowa na jego kinestetyczne elementy. To samo dotyczy doznawanych przez nas smaków czy zapachów. W gruncie rzeczy powstanie kilka dziesiątków lat temu ważnego kierunku w psychologii zwanego psychologią postaci wypłynęło ze zdania sobie sprawy przez badaczy, iż percepcje nie stanowią sumy pierwotnych wrażeń, jak to twierdziła psychologia asocjacyjna XIX wieku.

Powstaje zatem kardynalne pytanie, dlaczego tak się dzieje?

Można przypuścić, że zgodnie z koncepcją Hebba [2] poszczególne komórki tzw. pól asocjacyjnych kory mózgowej są połączone między sobą w określony sposób, tworząc tak zwane przez tego autora „zespoły komórkowe” (*cell assemblies*), odpowiadające poszczególnym percepcjom. Zespoły te są — zgodnie z jego teorią — tak utrwalone, że działają zawsze jako całość.

Wydaje się jednak, że mając do dyspozycji dane otrzymane ostatnio przez Hubela i Wiesela możemy e k s t r a p o l o w a ć ich wyniki doświadczalne i spróbować wyjaśnić powstawanie percepcji na tych samych zasadach konwergencji i hamowania obocznego, o których wyżej była mowa. Innymi słowy, możemy przypuścić, że percepcje takie, jakie występują w codziennym życiu zwierząt i człowieka, są reprezentowane nie przez zespoły komórkowe, jak to zakłada teoria Hebba, ale przez pojedyncze neurony położone na najwyższych piętrach odpowiednich analizatorów. Będziemy określali te piętra jako okolice gnostyczne, w przeciwieństwie do okolic położonych na niższych piętrach, które będziemy określali jako okolice recepcyjne, zaś komórki odpowiedzialne za poszczególne percepcje jako jednostki gnostyczne. Spróbujemy pokazać na tym miejscu, że hipoteza ta może objaśnić w zadowalający sposób wiele faktów w zakresie zjawisk percepcyjnych u zwierząt i człowieka.

Jak wynika z powyższych rozważań, istnieje zasadnicza różnica między jednostkami pól recepcyjnych, o których dotychczas była mowa, a jednostkami pól gnostycznych, o których będzie mowa w dalszym ciągu. Rola pierwszych polega na s c a l a n i u elementów recepcyjnych w coraz bardziej złożone wzorce, stanowiące surowiec dla jednostek gnostycznych najwyższego piętra danego analizatora. Rola tych ostatnich jednostek polega natomiast na zużytkowaniu wzorców pobudzeniowych, scalonych w danym analizatorze, dla asocjacji z innymi takimiż jednostkami innych analizatorów oraz dla reakcji behawioralnych organizmu.

Z rozważań tych nasuwa się następujący ważny wniosek. Jeżeli zadanie danego pola recepcyjnego jest spełnione, tj. komórki tego pola przekazały odpowiednie elementarne pobudzenia do pola wyższego rzędu, owe elementarne pobudzenia nie uczestniczą jako oddzielne pozycje w dalszym

przekazywaniu informacji na wyższe szczeble, gdyż zlały się one z innymi elementarnymi pobudzeniami i całkowicie zatraciły swe indywidualne cechy. Można by rzec, że jednostka wyższego rzędu reprezentująca scalony wzorzec pobudzeniowy „nie wie”, z jakich elementów został on zsyntetyzowany. W ten sposób zostaje rozwiązana owa dręcząca antynomia zawarta w psychologii postaci polegająca na tym, iż z jednej strony percepcje na pewno składają się z prostych elementów dostarczonych przez poszczególne receptory danej powierzchni recepcyjnej, z drugiej zaś — elementy te zostają niejako zagubione w naszej percepcji do tego stopnia, że nieraz nie potrafimy ich wcale odszukać. Nawet jeżeli dostrzegamy jakieś proste wzorce reprezentowane na niższych szczeblach danego układu aferentnego, takie jak linie i kąty w analizatorze wzrokowym lub tony w analizatorze słuchowym, dzieje się tak nie dlatego, że powracamy niejako do tych niższych szczebli używając ich jednostek, lecz dlatego, że tworzymy sobie specjalne jednostki gnostyczne, które je reprezentują; w ten sposób ich prostota jest tylko pozorna, ponieważ w rzeczywistości wzorce te są bardziej jeszcze wyrafinowane niż zwykle postrzegane wzorce, gdyż nie należą do repertuaru wzorców spotykanych w naszym codziennym życiu. Należy przy tym dodać, iż im bardziej rozwinięty jest dany analizator, tj. im bardziej złożone są wzorce reprezentowane przez jego jednostki gnostyczne, tym więcej szczebli znajduje się na drodze do jego pól gnostycznych. Ta sama zasada niewątpliwie obowiązuje i w filogenezie: im bardziej rozwinięty jest mózg danego gatunku zwierząt, tym więcej szczebli posiadają jego analizatory. Dlatego też rozwój filogenetyczny kory mózgowej odbywa się nie dzięki rozrastaniu się pierwotnych pól projekcyjnych, które pozostają niezmiennie u różnych gatunków zwierząt, lecz przez nawarstwienie się (w znaczeniu czynnościowym) wciąż nowych poziomów integracyjnych w korze mózgowej.

Z tego, co powiedziano, wynika, że poszczególne pola gnostyczne stanowią swojego rodzaju „kartoteki” znanych nam wzorców bodźcowych (takich jak poszczególne twarze, kształty przedmiotów, dźwięki głosów znanych nam osób czy smaki znanych nam potraw), a każda jednostka stanowi „fiszkę” w tej kartotece. Fiszka ta zostaje niejako odszukana przez odpowiednią percepcję, co stanowi istotę *o d p o z n a w a n i a* znanych nam wzorców bodźcowych. Gdy zaczyna działać nowy wzorzec, do-
tychczas nie znany, brak odpowiedniej fiszki wywołuje proces nerwowy, zwany reakcją orientacyjną, a po kilku prezentacjach tego wzorca powstaje w danym polu gnostycznym nowa jednostka, która go zaczyna reprezentować. Innymi słowy — wzorzec ten zostanie włączony do rejestru znanych nam doznań aferentnych.

Niestety, nie mamy dotychczas bezpośrednich danych elektrofizjologicznych, które by potwierdzały wypowiedziane wyżej tezy, i dlatego po-

staramy się dostarczyć jak najwięcej dowodów pośrednich, świadczących o ich prawidłowości. Dowody te zaczerpniemy z obserwacji psychologicznych oraz z danych z zakresu neuroanatomii i neuropatologii.

III

Przystępując do analizy mechanizmu percepcji przypominamy, że będziemy tu mieli do czynienia jedynie z taką formą tych zjawisk, w której zwracamy uwagę na określony z n a n y wzorec bodźcowy (jakiegokolwiek analizatora) i rozpoznajemy go o d r a z u bez żadnego namysłu. Oto typowe przykłady takich zjawisk: rozpoznawanie znanej twarzy natychmiast po spojrzeniu na nią, przedmiotu codziennego użytku, głosu znanej nam osoby po usłyszeniu choćby jednego słowa, znanego smaku przy zętknięciu z językiem jednego kęsa pokarmu, znanego zapachu po jednym wdechu powietrza, pozycji członka naszego ciała, gdy zwracamy nań uwagę itp. Będziemy nazywali tego rodzaju percepcje p e r c e p c j a m i j e d n o s t k o w y m i w przeciwieństwie do percepcji złożonych, które mają miejsce, gdy rozpatrujemy (przy pomocy dowolnego zmysłu) dany bodziec, zwracając kolejno uwagę na poszczególne jego elementy.

Zgodnie z tą definicją doznajemy percepcji jednostkowej jedynie wówczas, gdy odpowiednia jednostka gnostyczna (a raczej zespół równoważnych jednostek gnostycznych, p.n.) została wytworzona w danej okolicy gnostycznej kory mózgowej, tj. percepcja ta otrzymała odpowiednią fizykę w gnostycznej kartotece danej kategorii bodźców.

Rozważmy obecnie główne właściwości percepcji jednostkowych w celu sprawdzenia, do jakiego stopnia własności te pasują do naszej hipotezy dotyczącej ich anatomicznej i fizjologicznej struktury.

1. Pierwszą wspomnianą już wyżej własnością jest c a ł o ś c i o w o ś ć percepcji jednostkowych, tj. fakt, iż zachodzą one jako p o j e d y n c z e z j a w i s k a p s y c h i c z n e. Niekiedy zdarza się co prawda, iż dany wzorec bodźcowy wydaje się nam wątpliwy, tzn. wahamy się, do jakiej kategorii go zaliczyć, lecz nawet wtedy alternatywy nigdy nie mieszają się, lecz raczej następują po sobie w szybkiej kolejności, jak to się dzieje w dwuznacznych figurach używanych do badań psychologicznych (np. waza i dwie twarze lub „moja żona i moja teściowa”). Kiedy indziej nie rozpoznajemy danego wzorca bodźcowego od razu, gdy występuje on na tle innych wzorców. Ma to miejsce, np. gdy jakiś wzorec wzrokowy pojawia się na plamkowatym tle lub znany nam głos słyszymy w hałaśliwym otoczeniu. Ale jeśli z pewnym opóźnieniem bodziec taki rozpoznajemy, dzieje się to natychmiast, według prawa „wszystko albo nic”.

2. Inną cechą charakterystyczną percepcji jest u z u p e ł n i a j ą c y się charakter jej elementów. Jak wynika z naszej kon-

cepcji, elementy, z których składa się dana percepcja jednostkowa, wzajemnie się dopełniają, ponieważ jednostki niższego rzędu przedstawiające te elementy konvergują na odpowiednich jednostkach gnostycznych. Świadczy o tym fakt, iż jeśli jednego elementu danego wzorca bodźcowego brakuje (tj. element włączeniowy jest zastąpiony przez element wyłączeniowy) lub jest zastąpiony przez inny element, lub też nowy element jest dodany (tj. element wyłączeniowy jest zastąpiony przez element włączeniowy), wtedy mogą wystąpić dwa przeciwne zjawiska. Albo zmiana nie jest wcale dostrzeżona, tj. przedstawiony wzorec będzie przyjęty przez odpowiednią jednostkę gnostyczną mimo nieznacznej zmiany, albo też deformacja wzorca będzie dostateczna, aby uniemożliwić jego odpoznanie. W tym przypadku wzorec będzie potraktowany jako „obcy”, tj. nie mający swego przedstawicielstwa w naszej gnostycznej kartotece.

Można podać oczywiście niezliczone przykłady z naszego życia codziennego ilustrujące tę zasadę. Z jednej strony zdarza się nam często, iż nie rozpoznajemy znanej nam twarzy, gdy ukazuje się ona w nowym nakryciu głowy, gdy do twarzy tej jest dodana broda (proszę przypomnieć postępowanie dawnych konspiratorów) lub, przeciwnie, broda jest zgolona, gdy okulary są założone lub, przeciwnie, zdjęte. Podobnie nie rozpoznajemy usłyszanego słowa, gdy jedna głoska jest zmieniona, dodana lub odjęta. Tym się tłumaczy, że niekiedy nie rozumiemy cudzoziemców mówiących naszym językiem z powodu drobnych przekręceń wypowiedzianych słów. Z drugiej strony czytając jakiś tekst możemy po prostu nie dostrzec brakujących lub zmienionych liter, zjawisko znane każdemu, kto miał do czynienia z korektami tekstów.

Zdarza się również, iż dany przedmiot jest rozpoznany, lecz stwierdzamy, że „coś” się w nim zmieniło. Ma to miejsce, gdy dzięki odpowiedniej asocjacji oczekujemy, że ten, a nie inny wzorec bodźcowy powinien się pojawić w danej sytuacji. Z typowym przykładem tego rodzaju mamy do czynienia, gdy spotykamy znaną nam osobę cokolwiek inaczej ubraną lub zmienioną. Fakt, iż z reguły nie potrafimy określić z pierwszego rzutu oka, jaki szczegół wyglądu tej osoby uległ zmianie, znowuż wskazuje, że percepcje nasze nie są analityczne i że ich elementy jako takie nie biorą w nich udziału.

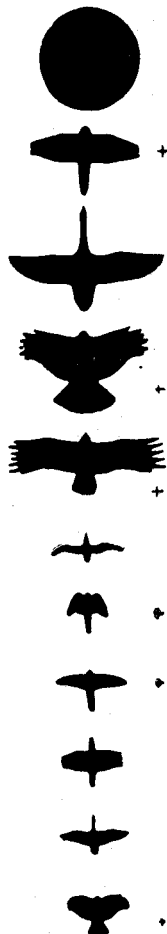
3. Następną cechą percepcji jednostkowych jest istotność określonych elementów i nieistotność innych. Łatwo zauważyć, że nie wszystkie elementy danego wzorca bodźcowego, padające na naszą powierzchnię recepcyjną, są konieczne dla jego rozpoznania. Rzeczywiście, szkic twarzy ludzkiej narysowany kilkoma liniami może przedstawić tę twarz tak, że każdy natychmiast go rozpozna, tj. szkic ten na pewno pobudza daną jednostkę gnostyczną mimo braku wielu szcze-

głów. Fakty te przypominają nam znane doświadczenie etologiczne wskazujące, że nadzwyczaj uproszczone modele wroga lub osobnika drugiej płci mogą z łatwością zastępować oryginał (Ryc. 4). Dane te świadczą o tym, że w naszych własnych percepcjach tak samo jak w percepcjach zwierząt istnieją istotne elementy, których brak lub zmiana całkowicie uniemożliwiają percepcję, i nieistotne elementy, które odgrywają rolę podrzędną lub żadną w wytwarzaniu się danej jednostki gnostycznej. Jakie elementy przedmiotu są istotne dla danej percepcji jednostkowej, a jakie nie są, może być wykryte tylko w drodze specjalnych doświadczeń podobnych do tych, jakie wykonywali etolodzy.

Zasada selektywności istotnych elementów percepcji wynika całkowicie z naszej koncepcji, a nawet czyni ją bardziej prawdopodobną. Okazuje się, iż wcale nie jest tak, że niezliczone ilości elementów i szczegółów składających się na cechy danego wzorca bodźcowego biorą udział w wytwarzaniu się jednostek gnostycznych. Byłoby to przecież niemożliwe, gdyż wymagałoby istnienia niezliczonych ilości jednostek i ich połączeń. Byłoby to również nie do przyjęcia z punktu widzenia biologiczne-

Ryc. 4. Wpływ różnych wzrokowych wzorców bodźcowych na zachowanie się kurcząt

Poszczególne wzorce poruszają się w kierunku od dołu ku górze rysunku. Znakiem + oznaczone są te wzorce, które wywołują u kurcząt reakcję strachu i ucieczki. Jak widać, wszelkie wzorce z grubszą przypominające drapieżne ptaki (gruby i krótki kark) wywołują tę reakcję, niezależnie od wielkości i innych szczegółów. Natomiast ten sam wzorec poruszający się w odwrotnym kierunku (tj. posiadający długi i wąski kark) nie wywołuje reakcji strachu. (N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Oxford 1965. Clarendon Press)



go, jeśli się weźmie pod uwagę, że zbyt wielka selektywność jednostek gnostycznych raczej szkodziłaby, niż pomagała przystosowaniu osobnika do otoczenia. W istocie rzeczy integracje układów aferentnych tyle samo polegają na konwergencji tych cech, które są właściwe dla danego przedmiotu, co na odrzucaniu tych, które z tych czy innych powodów są nieistotne, a nawet mylące.

4. Korygujący charakter percepcji jednostkowych to następna ich ogólna właściwość. Już na poziomie niższych pól aferentnych następuje zniekształcanie dokładnej kopii wzorca bodźcowego spowodowane wypukleniem konturów wynikającym z adaptacji elementów wła-

zeniowych i wyłączeniowych. Zniekształcenie to wzrasta znacznie bardziej w polach gnostycznych. Jest to szczególnie wyraźne w analizatorze wzrokowym. Tak np. jednostki gnostyczne nie odtwarzają wiernie wielkości wzorców bodźcowych takich, jakie ukazują się nam na siatkówce, lecz wprowadzają do nich poprawki zgodnie z ich wielkością standardową. Jest to znana w psychologii zasada stałości percepcji, której poświęcono wiele prac doświadczalnych. Tej zasadzie należy przypisać, że gdy patrzymy na ekran telewizyjny, dostrzegamy ludzi „normalnej” wielkości, a nie karzełków, lub że patrząc na drzewo naprzeciwko naszego okna oceniamy je jako znacznie większe niż kwiat wazonie na naszym stole, aczkolwiek kąтова wielkość tego ostatniego może być większa. Podobnie nasz zegarek zawsze niemal wydaje się nam okrągły, chociaż jego projekcja na siatkówce jest przeważnie w jakimś kierunku owalna.

Wszystkie te zniekształcenia wzorców recepcyjnych przez wyższe piętra układów aferentnych, opisywane szczegółowo w podręcznikach psychologii, tłumaczą się tym, iż nasze jednostki gnostyczne reprezentują standardy określonych przedmiotów, nie troszcząc się zupełnie o ich cechy zmienne i przelotne.

5. Następną ważną właściwość percepcji jednostkowych to ich kategoryzacja. Percepcje jednostkowe każdego analizatora są podzielone na kategorie, przy czym zasadą podziału jest głównie charakter elementów, z których dane percepcje się składają. Oto kilka przykładów. W analizatorze wzrokowym możemy wyróżnić kategorie percepcji przedstawiających twarze ludzkie, ludzkie postacie, postacie zwierzęce, małe przedmioty powszechnego użytku, większe przedmioty widziane z odległości, znaki graficzne oraz stosunki przestrzenne. W analizatorze słuchowym możemy wyodrębnić dźwięki otoczenia, głosy poszczególnych znanych nam osób, wzorce słuchowe słyszanych słów oraz melodie. W analizatorze somestetycznym możemy wyróżnić percepcje mikrostruktury dotykanych przedmiotów (gładkość, szorstkość), ich makrostruktury (kształt), położeń stawów i inne. Za chwilę zobaczymy, że powyższa kategoryzacja percepcji ma swój odpowiednik w organizacji anatomicznej pól gnostycznych.

6. Ostatnią ważną właściwością percepcji jednostkowych jest ich wzajemny antagonizm. Nie wchodząc w szczegóły tego zagadnienia zaznaczmy jedynie, iż antagonizm ten jest bardzo silny między percepcjami jednostkowymi tej samej kategorii i jest on oparty na zasadzie obocznego hamowania, która to zasada odgrywa zapewne w polach gnostycznych większą jeszcze rolę niż na niższych piętrach układów aferentnych. Tak więc nie jesteśmy zdolni postrzegać jednocześnie dwóch odrębnych twarzy, chyba że stanowią one znaną nam grupę (np. na fotografii). Po-

dobnie nie możemy rozpoznać jednocześnie dwóch słów wypowiedzianych przez różne osoby, nawet jeśli wysokość ich głosów jest całkiem różna. W przeciwieństwie do tego percepcje jednostkowe różnych kategorii, a tym bardziej różnych analizatorów, nie tylko nie są antagonistyczne, lecz przeciwnie, gdy są one skojarzone, z łatwością mogą występować jednocześnie. Tak więc widzenie danej osoby nie jest bynajmniej antagonistyczne do słyszenia jej głosu i tego, co ona mówi, widok różny nie jest antagonistyczny do odczuwania jej zapachu, a słyszenie słów i słyszenie melodii śpiewu bynajmniej się nie wykluczają.

IV

Przejdźmy obecnie do rozpatrzenia danych neurologicznych, świadczących o istnieniu jednostek gnostycznych.

Po pierwsze, jeśli spojrzymy na ogólną organizację anatomiczną kory mózgowej, możemy spostrzec, że tak zwane okolice „projekcyjne”, tj. okolice, do których docierają impulsy nerwowe z poszczególnych powierzchni recepcyjnych, i okolice „asocjacyjne”, nazywane przez nas okolicami gnostycznymi, posiadają zupełnie różne systemy połączeń [3]. Podczas gdy okolice projekcyjne są okolicami „tranzytowymi”, wysyłającymi swe aksony tylko do przyległych okolic gnostycznych, należących do tego samego analizatora, okolice gnostyczne są okolicami „wyjściowymi”, tj. posyłają swe aksony do innych okolic korowych poprzez długie włókna skojarzeniowe. Fakt ten potwierdza niewątpliwie naszą koncepcję, gdyż świadczy on o tym, że właśnie w okolicach gnostycznych, a nie projekcyjnych odbywa się ostateczne kształtowanie jednostek reprezentujących przedmioty świata zewnętrznego i biorących bezpośredni udział w czynnościach asocjacyjnych kory mózgowej.

Jeszcze bardziej przekonujące są wyniki obserwacji klinicznych chorých z uszkodzeniami poszczególnych części kory mózgowej. Posiadamy bowiem liczne dane wskazujące, iż uszkodzenia okolic projekcyjnych kory powodują zupełnie inne typy zaburzeń wyższych czynności nerwowych niż uszkodzenia okolic gnostycznych.

Uszkodzenia okolic projekcyjnych powodują mniej lub bardziej wyraźne zaburzenia *re c e p c j i* bodźców odpowiedniej modalności i posiadają charakter topograficzny. Tak więc niewielkie ognisko uszkodzeniowe okolicy somestetycznej po stronie lewej może spowodować, zależnie od umiejscowienia, zniesienie lub osłabienie czucia dotyku i ułożenia palców prawej ręki lub prawej nogi, lub prawej strony tułowia itd. Uszkodzenie projekcyjnej okolicy wzrokowej powoduje, zależnie od jego umiejscowienia, określone wypadnięcie części pola widzenia. Można rzec, że w okolicach projekcyjnych mamy do czynienia z bardzo dokładnym

(w sensie topologicznym, a nie metrycznym) odwzorowaniem przestrzennym odpowiednich powierzchni recepcyjnych.

Zupełnie inny charakter mają zaburzenia wynikłe z uszkodzeń okolic gnostycznych. Recepcja bodźców jest w zasadzie prawidłowa, lecz chory wykazuje szczególne zaburzenia percepcji, które określane są nazwą *agnozji*. Ponieważ zaburzenia te występują często po jednostronnych uszkodzeniach kory mózgowej, przypadki tego rodzaju są dość częste.

Tak więc może się zdarzyć, iż chory z uszkodzeniem płata potylicznego w bliskości okolicy projekcyjnej wzrokowej okaże się niezdolny do rozpoznawania twarzy znajomych mu osób (objaw zwany *prozopagnozją*), aczkolwiek inne przedmioty rozpoznaje doskonale. Inny chory z uszkodzeniem w tym rejonie ma trudności w rozpoznawaniu właśnie przedmiotów otoczenia, które jednak natychmiast poznaje, gdy weźmie przedmiot do ręki (*agnozja przedmiotowa*). Jeszcze inny pacjent nie rozpoznaje liter i w ogóle znaków graficznych (*agnozja aleksyjna*), lub też nie orientuje się w stosunkach przestrzennych. Chory z uszkodzeniem lewego płata skroniowego w pobliżu słuchowej okolicy projekcyjnej ma słuch niezaburzony, ale nie rozpoznaje dźwięków mowy ludzkiej (tzw. *głuchota słowna*). Opisano również przeciwny objaw po uszkodzeniu prawej okolicy skroniowej, kiedy pacjent rozróżniał tylko dźwięki mowy ludzkiej, nie rozpoznawał zaś innych dźwięków. Chory z uszkodzeniami okolic ciemieniowych w tyle projekcyjnej okolicy somatycznej nie rozpoznaje kształtów przedmiotów trzymanyh w ręku (*astereognozja*).

Dochodzimy więc do ważnego stwierdzenia, że podczas gdy jednostki pól „*tranzytowych*” są rozmieszczone według zasady *topograficznej*, gdyż każde pole jest projekcją (w sensie geometrycznym) powierzchni recepcyjnej, jednostki gnostyczne są rozmieszczone według zasady *kategorialnej*, gdyż jednostki reprezentujące daną kategorię bodźców są skupione w pobliżu siebie.

V

Nie mamy możliwości obecnie zarówno z powodu braku miejsca, jak i trudności samego przedmiotu przedyskutować zagadnienia, w jaki sposób tworzą się jednostki gnostyczne pod wpływem nowych, dotychczas przez osobnika nie spotykanych wzorców bodźcowych. Wystarczy powiedzieć ogólnie, że — jak sobie wyobrażamy — między niższymi poziomami układów aferentnych i polami gnostycznymi istnieją *połączenia potencjalne*, oparte na niedorozwiniętych niejako punktach styku (*synapsach*) między aksonami tych niższych pięter a jednostkami pól gnostycznych. Owe potencjalne połączenia przekształcają się w *połączenia aktualne* pod wpływem jednorazowej lub wielokrotnej ekspozycji.

zycji danego bodźca. Przypuszczamy również, iż dany wzorzec bodźcowy bynajmniej nie jest reprezentowany przez pojedynczą jednostkę gnostyczną, lecz raczej przez wiele równorzędnych jednostek, przy czym prawdopodobnie liczba ich zależy m. in. od tego, w jak wczesnym wieku percepcja danego wzorca bodźcowego została nabyta. Tym właśnie tłumaczy się znany fakt, iż przy rozsianych uszkodzeniach mózgu, w których neurony korowe zostają po prostu na chybił trafił zdziesiątkowane, istnieje prawdopodobieństwo, iż dawne ślady pamięciowe nabyte we wczesnym wieku mogą przetrwać znacznie lepiej niż ślady pamięciowe nabyte w czasie późniejszym.

Idąc dalej po linii przedstawionej tu koncepcji potrafimy wyjaśnić cały szereg innych własności percepcji, takich jak: odróżnianie podobnych wzorców bodźcowych, które pierwotnie były nie do rozróżnienia, ich habituację, gdy są one wielokrotnie powtarzane i nie sygnalizują niczego istotnego dla osobnika, i innych. Idąc dalej możemy zastosować naszą koncepcję do wyjaśnienia procesów asocjacyjnych. Istotnie, jeśli każda percepcja jednostkowa jest reprezentowana przez określoną jednostkę (a raczej szereg równoważnych jednostek) usytuowaną w danym polu gnostycznym, wówczas asocjacja między dwiema percepcjami z różnych analizatorów, spowodowana ich jednoczesnym doznaniem, może być wytłumaczona przez powstanie połączeń jednej z tych jednostek z drugą. Podstawą morfologiczną tych asocjacji są długie drogi skojarzeniowe łączące poszczególne pola gnostyczne między sobą. Tak więc jeśli posiadamy trwałe, wytworzone na zasadzie doświadczenia, skojarzenia między głosem każdej ze znajomych nam osób a jej twarzą lub całą postacią tak, iż słysząc daną osobę przez telefon wyobrażamy sobie ją wzrokowo, między wyglądem danej potrawy a jej smakiem, między dźwiękiem nazwy danego przedmiotu a jego różnymi aspektami itp., wszystkie te zjawiska mogą być wyjaśnione przez tworzenie się określonych połączeń między odpowiednimi jednostkami gnostycznymi.

Stąd zaś prowadzi tylko jeden krok do wyjaśnienia zjawiska klasycznego warunkowania, które według naszej koncepcji nie jest niczym innym jak określoną asocjacją, której jeden człon jest *z n a c z o n y* dzięki temu, iż jego pobudzenie wywołuje widoczną reakcję zwierzęcia. Tak więc jeśli np. człon *B* asocjacji jest percepcją smakową wywołującą w drodze bezwarunkowej wydzielanie śliny lub percepcją bólową wywołującą cofnięcie kończyny, wówczas po wytworzeniu się asocjacji między jakąś percepcją *A* (wzrokową lub dźwiękową) a percepcją *B*, percepcja *A* będzie wywoływała tę samą reakcję. W ten sposób powstaje możliwość obiektywnego badania przy pomocy metody odruchów warunkowych tworzenia się i własności procesów asocjacyjnych.

Zbliżamy się obecnie ku końcowi naszych rozważań. Rekapitulując, możemy powiedzieć, że zagadnienie, które tutaj omawialiśmy, dotyczyło tego, w jaki sposób informacje dostarczane osobnikowi przez świat zewnętrzny są rejestrowane przez układ nerwowy. Biorąc pod uwagę substrat, na którym owa rejestracja się odbywa, substrat złożony z miliardów komórek nerwowych oraz ich aksonów, po których impulsy nerwowe o charakterze „wszystko albo nic” przebiegają od jednej komórki do drugiej, stwierdzamy, że są możliwe dwie hipotezy mechanizmu tej rejestracji. Jedna hipoteza, która może być nazwana hipotezą m o d u l a c y j n ą, polega na tym, iż c z a s o w e, tj. sekwencyjne, konfiguracje impulsów lub — jeśli można się tak wyrazić — i c h m e l o d i e, przenoszone przez te same włókna, są źródłem wielorakości informacji przez nie dostarczanych. Byłby to mechanizm w zasadzie identyczny z typowym staromodnym telegrafem opartym na kodzie Morse’a. Według drugiej hipotezy, którą można by nazwać t o p o g r a f i c z n ą lub a d r e s o w ą, nie melodie impulsów decydują o przekazywaniu do mózgu poszczególnych informacji, lecz drogi, po których są one przewodzone, i adresy, do których impulsy te docierają.

Z tego, co powiedziano, wynika jasno, że celem niniejszego referatu była próba uzasadnienia topograficznej teorii procesów percepcyjnych. Przez to samo teoria modulacyjna, jakkolwiek dla niektórych badaczy wydaje się atrakcyjna, musi być zaniechana, gdyż jest rzeczą wątpliwą, aby obie teorie były do pogodzenia. Rzeczywiście, w ciągu całego referatu starano się wykazać, że zjawiska percepcyjne cechują się dwiema zasadniczymi własnościami, a mianowicie: mnogością i odrębnością. Jak wynika z naszych wywodów, wystarczy, aby tylko jeden istotny element wzorca bodźcowego uległ zmianie, a już jak w kalejdoskopie poprzednia percepcja zostaje zastąpiona przez całkiem inną percepcję. To też nie wydaje się, żeby tego rodzaju właściwości mogły być w niezawodny sposób rejestrowane przy pomocy czasowych ugrupowań impulsów płynących wzdłuż tych samych kanałów. Boć może, jeśli posiadamy ograniczoną liczbę kabli i adresów, wówczas jesteśmy z m u s z e n i posługiwać się metodą modulacyjną w przekazywaniu informacji. Jeśli jednak mamy do dyspozycji setki miliardów różnych dróg i miliardy adresów, jak to się właśnie dzieje w układzie nerwowym, jeśli liczba tych dróg i adresów powiększa się wraz z rozwojem filogenetycznym mózgu i zwiększającą się liczbą informacji zużytkowywanych przez układ nerwowy, wówczas teoria topograficzna przekazywania tych informacji wydaje się niemal oczywistą — i ona właśnie winna stanowić hipotezę roboczą będącą drogowskazem do dalszych badań.

BIBLIOGRAFIA

1. Hubel D. H. and Wiesel T. N., *Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex*, „J. Physiol.”, 1959, 148, s. 547—591.
2. Hubel D. H. and Wiesel T. N., *Integrative action in cat's lateral geniculate body*, „J. Physiol.”, 1961, 155, s. 385—498.
3. Hubel D. H. and Wiesel T. N., *Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex*, „J. Physiol.”, 1962, 160, s. 106—154.
4. Hubel D. H. and Wiesel T. N., *Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat*, „J. Neurophysiol.”, 1965, 28, s. 229—289.
5. Hebb D. C., *The Organization of Behavior. A Neuropsychological Theory*, New York 1957. Wiley.
6. McCulloch W. S., *The functional organization of the cerebral cortex*, „Physiol. Rev.”, 1944, 24, s. 390—408.

Jerzy Konorski

NEUROPHYSIOLOGICAL BASIS OF THE MECHANISMS OF PERCEPTIONS

In this article a new theory of perceptions is proposed according to which “unitary perceptions”, that is perceptions produced by a single act of attention, are represented in particular units (nerve-cells) situated in the gnostic (associative) areas of the cerebral cortex. This theory satisfactorily explains a number of facts from the field of psychology and neuropathology of perceptions. Among the psychological facts are: the immediate character of unitary perceptions, their all-or-nothing appearance, the relevance of particular elements of the stimulus-pattern and irrelevance of other elements, their categorization and the antagonism of unitary perceptions of the same category. The chief neurological fact explained by the theory is the categorial character of agnosias. The theory solves the old argument between gestaltism and associationism by showing that there is no contradiction between both these views.

Ежи Конорски

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕХАНИЗМОВ ПЕРЦЕПЦИИ

В этой статье предлагается новая теория перцепции, согласно которой „единичные перцепции”, т.е. перцепции получаемые при помощи единичного акта внимания, представлены в отдельных нейронах (единицах) гностических полей коры больших полушарий. Эта теория позволяет объяснить ряд фактов из области психологии перцепции и невропатологии. Между прочим из области психологии теория объясняет мгновенный характер единичных перцепции, их появление по закону „все или ничего”, существенность определенных элементов раздражителя и несущественность других, их категоризацию и antagonизм между единичными перцепциями той же самой категории. Главный нейрологический факт объясняемый нашей теорией это категориальный характер агнозий.

Теория позволяет решить давний спор между гестальтизмом и ассоциационизмом доказывая, что оба эти взгляды не являются противоречивыми.