

Kognitívne vedy – Neurovedy 2 – Vnímanie

Ľubica Beňušková

1. Kódovanie a reprezentácia

Každému človeku je zrejmé, že naše poznanie silno závisí na skúsenosti, ktorá je z veľkej časti sprostredkovaná našimi zmyslami – našim vnímaním. Edmund Rolls z Oxfordskej univerzity, a jeho kolegovia ukázali, že rozpoznanie - klasifikácia zrkovných vzorov prebieha za 100-200 ms od zrkovnej stimulácie. Je to veľmi krátka doba ak uvážime, že časové oneskorenie prenosu signálu v jednej synapse je rádovo 1 ms. Avšak na vznik vnemu je potrebná aktivita a komunikácia miliónov neurónov v asi 10 rôznych hierarchických oblastiach zrkovného systému. Ako vyriešiť tento paradox? Aktuálna hypotéza hovorí, že **vnímanie nie je pasívny proces**. Namiesto pasívneho spracovania všetkých elektrických signálov (nervových impulzov) zo zmyslových orgánov, mozgové neurónové siete samy generujú stavy, ktorými rýchlo dopĺňajú prvé fragmenty prichádzajúceho vstupu. Tieto vnútorné stavy zodpovedajú distribuovaným vzorcom aktivity neurónov. V súčasnej výpočtovej i experimentálnej neurovede sa predpokladá, že objekt je reprezentovaný celou danou populáciou (sieťou) neurónov v kôre mozgu. V tejto populácii je dôležitá tak distribúcia aktívnych ako aj neaktívnych prvkov (angl. **population coding**) (pozri Obr. 2a, 2c). David Hubel a Torsten Wiesel dostali Nobelovu cenu za prvý objav, že neuróny v zrkovnej kôre odpovedajú na veľmi elementárne podnety, tzv. **príznačky** (angl. features) – ako sú čiary rozličnej orientácie a hrúbky, binokulárna disparita, pohyb, farba, atď. (Kandel et al., 1991). Zrková kôra je organizovaná hierarchicky, tzn. že aktivita jednej neurónovej siete sa posieľa do hierarchicky vyššej neurónovej siete. Na rozličných hierarchických úrovniach existujú rozličné kombinácie rozličných elementárnych príznakov. Jednotný **vnem** vzniká zviazaním tisícok takýchto príznakov patriacich jednému objektu cez viaceré hierarchické úrovne (angl. **feature binding**). Kódovanie jedného objektu celou danou populáciou neurónov má isté **kombinatorické výhody**. Sme schopní rozpoznávať takmer nekonečné množstvo tvarov, nezávisle vzhľadom na ich veľkosť alebo polohu v zrkovom poli. Keby každý objekt okolo nás mal mať pre každú možnú orientáciu, veľkosť (resp. vzdialenosť od nás), iné zafarbenie, iné tieňovanie, atď., špeciálnu bunku, asi by sme mali obrovské hlavy. Kódovanie populáciou buniek umožňuje obrovské množstvo kombinácií aktívnych a neaktívnych prvkov. Keby jedna bunka reprezentovala jeden objekt, N prvkov by reprezentovalo N objektov. Pri kódovaní populáciou buniek, keď jeden prvok môže byť v dvoch stavoch, aktívnom alebo neaktívnom, v priestore všetkých možných konfigurácií populácie prvkov máme 2^N stavov, 2^N reprezentácií. Ak by $N=100$, tak 2^N je rádovo rovné 10^{30} . Pomocou tohoto odhadu nechceme tvrdiť, že 100 skutočných neurónov kóduje 10^{30} vzorov, chceme len ukázať výhody kódovania pomocou populácie buniek oproti kódovaniu pomocou jednej bunky. Takýto spôsob kódovania totižto existuje pre niektoré evolučne významné objekty. Asi 10% neurónov v tzv. inferiórnej temporálnej kôre odpovedá iba na špecifické komplexné podnety ako sú tváre alebo ruky. Z toho vznikol pojem, že v našej mozgovej kôre je bunka, ktorá sa aktivuje iba vtedy, keď vidíme našu starú mamu, a inokedy nie (tzv. grand mother cell). Skúmanie prozopagnózie (neschopnosti spoznávať tváre) nasvedčuje, že každá tvár, ktorú si pamätáme má v tejto časti kôry svoje neuróny, ktoré keď sa poškodia, nie sme schopní tvár rozpoznať, avšak vidieť áno. Tieto bunky sú výstupnými bunkami hierarchicky organizovaných sietí, ktoré kódujú príznaky tvári.

2. Súvis s geštaltom



Obr. 1. Čo je na tomto obrázku ?

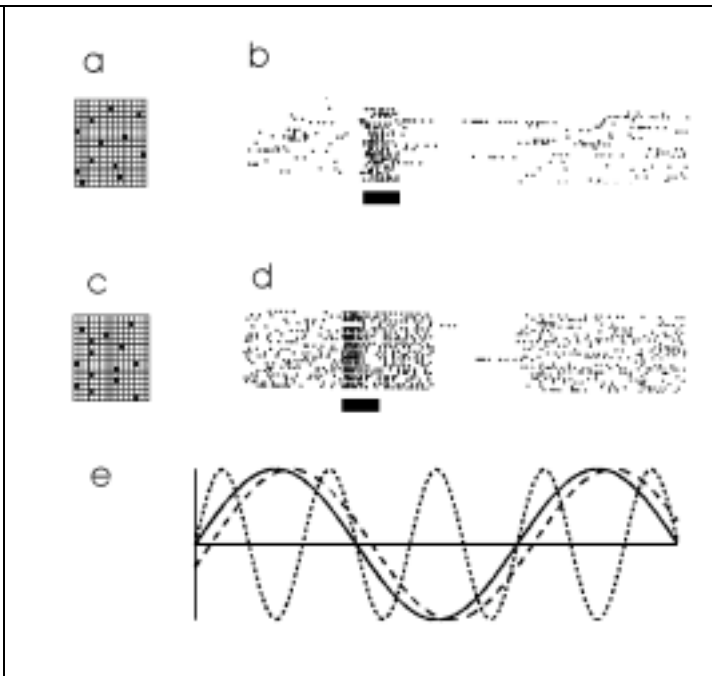
Urobme si teraz experiment s vlastným vnímaním. Ak vidíme Obr. 1 po prvý raz, vidíme nezmyselnú sústavu flákov a nečakajme, že rozpoznáme vzor za 200 ms. Vnímame niečo, čo nám nedáva nijaký zmysel. Ak sa však na tieto fláky pozeráme dostatočne dlho, začneme tam niečo vidieť – delfína, jazdca na koni, čokoľvek. V skutočnosti je obrázok vyrobený z fotografie psa dalmatína, ktorý sa blíži k stromu v parku. Ak však prijmeme niektorú z hypotéz, ktoré nám mozog ponúkne, napríklad, že tam uvidíme psa dalmatína, už sa viac nevrátíme do stavu, že vidíme–vnímame len nezmyselné fláky. Obr. 1 sa naše vnímanie navždy zmenilo – obohatilo sa o nový vzor asociovaný s predstavou nejakého objektu nám už známou (pes dalmatín). Interpretácia obrázku sa objaví naraz, zrazu vyskočí z nezmyselných flákov, ktoré prestanú byť nezmyselné.

Keby sme chceli analyzovať tento proces priradenia mena–názvu pre vec, ktorú vidíme, dostali by sme sa do ťažkostí pri pokuse oddeliť analýzu a syntézu čistých vizuálnych charakteristík scény od jej pomenovania. Inými slovami, ako keby sme nemohli analyzovať scénu bez toho, že by sme nevedeli, čo tam je. Ako keby mozog generoval vysvetlenia scény na základe toho, čo už pozná, a jedna z jeho hypotéz sadne na vstup (v anglickej literatúre sa o vnímaní často hovorí ako o **template-matching** procese). Prezentovaný experiment s Obr. 1 možno vysvetliť pomocou termínov geštaltovej psychológie. **Geštaltovej psychológie** vznikla v Nemecku na začiatku 20. storočia. Jej zakladateľmi boli Max Wertheimer, Kurt Koffka a Wolfgang Köhler. Stručne by sme mohli povedať, že geštaltovej psychológie považuje za základné prvky psychiky akési celostné štruktúry, geštaly. Pri vytváraní a pôsobení geštaltovej platia určité zákonitosti, ktoré sa v prípade vnímania aj experimentálne potvrdili (určité pravidlá jednoduchosti, symetrie, uzavretosti atď.). V našom kontexte je dôležitý pojem, že geštaltovej je celostná štruktúra. **Celostnosť geštaltovej** určuje, ktoré časti stimulu spájame do zmysluplného vnemu. Ak je vnímanie klasifikácia, t. j. rozpoznávanie a zatriedňovanie objektov do tried, tak potom môžeme očakávať jeho úzky vzťah k jazyku a ku konceptuálnemu mysleniu. Taktiež môžeme špekulovať, že jazyk sa vybudoval na princípoch pred–humánnej schopnosti percepčnej klasifikácie objektov a činností.

3. Úloha synchronných oscilácií

Povedzme si ešte niečo viac o neurobiologických korelátoch vnímania. U primátov sa na základe korelovania psychofyzikálnych a fyziologických výsledkov rozlišujú 3 hlavné vizuálne systémy (Livingstone and Hubel, 1988): „magno“, „parvo“ a farbový systém (ktorý je zodpovedný za vnímanie farby). Systém „magno“ je zodpovedný za vnímanie pohybu, hĺbky a za separáciu jednotlivých objektov. Na určovanie hĺbky sa identifikovali viaceré psychofyzikálne vlastnosti: stereopsia, hĺbka zo vzájomného pohybu a/alebo prekryvu, hĺbka z tieňovania, hĺbka z perspektívy. Na separáciu objektov používame separáciu na základe pohybu, dopĺňanie okrajov, oddelenie objektu od pozadia. Systém „parvo“ je zodpovedný za rozlišovanie tvarov. Všetky tri systémy pracujú paralelne. Čo sa týka jednotlivých kôrových neurónov patriacich k týmto 3 systémom, majú rozličné kombinácie týchto 4 fyziologických vlastností: citlivosť na farbu (veľká/žiadna), citlivosť na svetelný kontrast (veľká/malá), časová rozlišovacia schopnosť (veľká/malá), priestorová rozlišovacia schopnosť (veľká/malá).

Obr. 2. (a) Schéma ilustrujúca priestorovo oddelené špecializované neuróny v zrakovkej kôre, ktoré reagujú iba na určitý elementárny príznak objektu. Niektoré sú selektívne na svetelný kontrast, pričom každý z nich preferuje hranicu kontrastu pod iným uhlom, niektoré odpovedajú na pohyb hranice určitým smerom a určitou rýchlosťou, ďalšie reagujú na disparitu, ďalšie na farbu atď. (b) Záznam nervových impulzov týchto neurónov pred prezentáciou objektu–stimulu, počas nej a po nej. Počas prítomnosti objektu, ktorý aktivuje daný súbor neurónov, sú elektrické výboje (nervové impulzy) týchto neurónov synchronizované. Doba prezentácie objektu je naznačená pomocou hrubšej čiary pod záznamom aktivity. Aktivita pred prezentáciou stimulu a po nej je nesynchronizovaná spontánna aktivita daných neurónov. (c) To isté ako v (a), ale tentoraz je prezentovaný iný objekt, ktorý aktivuje iný súbor neurónov.




(d) To isté ako v (b), teda nervové impulzy týchto neurónov sú synchronizované počas prezentácie stimulu. (e) Ilustrácia rôznych frekvencií a rôznych fáz oscilácií. Oscilácie znázornené plnou a čiarkovanou čiarou majú rovnakú frekvenciu, ale rozdielnu fázu. Frekvencia oscilácií znázornených bodkovanou čiarou je trojnásobkom tej frekvencie, akú majú prvé dve oscilácie.

Ako vidíme, tzv. elementárne príznaky obrazov, na ktoré jednotlivé kortikálne neuróny odpovedajú, sú skutočne elementárne. Elementárne príznaky patriace jednému objektu aktivujú skupiny neurónov, ktoré sú od seba vzdialené milimetre až centimetre (na mozgovej kôre sú to relatívne veľké vzdialenosti).

Vedci na Maxovom Planckovom inštitúte v Nemecku, ktorí pod vedením Wolfa Singera analyzovali výboje nervových impulzov priamo v neurónoch zrakovkej kôry, navrhli zaujímavú hypotézu týkajúcu sa neurónového korelátu vnemu (Gray et al., 1989; Roelfsema et al., 1997). Ustanovenie vzťahu alebo zviazanie (angl. binding) medzi priestorovo oddelenými príznakmi patriacimi jednému objektu by mohla zabezpečovať oscilujúca synchronizácia výbojov týchto neurónov (Obr. 2).

Synchrónne oscilácie neurónov sa nepozorovali len v zrakovkej kôre. Dochádza k nim aj v sluchovej, somatosenzorickej, parietálnej a motorickej kôre, aj v asociačných oblastiach prefrontálnej kôry (Traub et al., 1996). Synchrónne neurónové oscilácie v okolí frekvencie 40 Hz (už dávno pomenované ako gama oscilácie) sa zaznamenali v mozgovej kôre mnohých živočíšnych druhov (vrátane človeka) ako odpoveď na zmyslovú stimuláciu. Táto synchronizácia nastáva na pomerne veľké vzdialenosti (mm až cm), a to medzi viacerými kôrovými oblasťami, medzi kôrou a talamom, a aj medzi oboma hemisférami. V súčasnosti sa synchrónne neurónové gama oscilácie študujú ako možný kandidát na mechanizmus, ktorý viaže mnohé elementárne príznaky patriace jednému objektu tak, aby sme ho vnímali ako jednu percepčnú entitu.

Synchronizácia znamená, že aktívne neuróny sa vybijajú s rovnakou fázou. Výsledkom je distribuovaný vzorec aktívnych neurónov, ktoré sa ozývajú s rovnakou fázou – všetky sú synchronizované. Neurónové koreláty rôznych percepčných entít (objektov) by sa mohli líšiť v tom, (i) ktoré neuróny sú aktivované vo vzorci aktivity, (ii) aká je konkrétna frekvencia oscilácií ich výbojov a (iii) aká je fáza ich synchronizácie (Obr. 2e).

 <p>Obr. 3. Vidíte na tomto obrázku mladú, alebo starú ženu ?</p>	<p>Napríklad, čo sa stane, keď máme ten istý podnet, ale 2 interpretácie (Obr. 3)? Tento podnet aktivuje tie isté neuróny, ako potom vysvetlíme v našich redukcionistických pojmoch fakt, že raz vidíme mladú a raz starú ženu? Súčasní priaznivci oscilácií by to mohli vysvetliť napríklad tým, že tieto dve interpretácie sú sprevádzané inou fázou synchronizovaných oscilácií neurónov, ktoré sú aktívne. Táto predstava má za následok, že ak ten istý podnet má dve interpretácie, nemôžeme obe interpretácie vidieť zároveň, lebo skupina neurónov nemôže byť synchronizovaná vo viac ako v jednej fáze. Môže však preskakovať z jednej fázy do druhej, z jedného vnemu–interpretácie do druhej. Ak sa nám zdá, že vidíme obe zároveň, mohlo by to byť vďaka rýchlosti preskakovania z jednej fázy do druhej. Alternatívnym hypotetickým vysvetlením by mohlo byť, že tieto dve navzájom sa vylučujúce interpretácie sú kódované dvoma rozličnými frekvenciami oscilácií.</p>
--	---

Posledný odsek je špekulatívny napríklad aj v tom, že považujeme synchrónne oscilácie za jednu z nutných podmienok vzniku vnemu. Na dôkaz tohto tvrdenia treba vykonať ešte mnoho experimentov. Napríklad taký experiment, že keď synchrónne oscilácie nejakou desynchronizujeme, tak potom subjektívny zážitok vnemu zmizne. Niečo podobné urobil už spomínaný W. Singer vo veľmi zaujímavej štúdiu so škuľavými mačkami (König et al., 1996). Tieto zvieratá majú percepčný deficit spojený so škuľavým okom a tento deficit je sprevádzaný desynchronizáciou výbojov neurónov v zrakovkej kôre. Po narodení experimentálnym mačkám chirurgicky spôsobili, že na jedno oko silno škúlili smerom k nosu. U týchto zvierat sa vyvinul syndróm typický pre nekorigovanú silnú škuľavosť. Objekty sa zrakovo fixujú iba jedným, tým dobrým, okom a so škuľavým okom je spojený percepčný deficit nazvaný strabizická amblyopia (tupozrakosť, neostré videnie). Elektrofyziológické merania v primárnej zrakovkej kôre škuľavých mačiek odhalili, že neuróny, ktoré odpovedajú iba na stimuláciu škuľavého oka, majú normálne fyziologické charakteristiky. Avšak synchronizácia výbojov týchto neurónov je veľmi slabá v porovnaní so synchronizáciou výbojov neurónov odpovedajúcich na stimuláciu dobrého oka. Medzi neurónmi patriacimi jednému alebo druhému oku nie je žiadna synchronizácia. *Absencia synchronizácie je na percepčnej úrovni sprevádzaná absenciou schopnosti zviazať rôzne príznaky objektu do jedného vnemu.* Tento súvis medzi percepčným deficitom a špecifickým porušením synchronizácie svedčí o tom, že prechodné korelácie neuronálnej aktivity sú nevyhnutné pre normálne videnie.

Nové výpočtové procedúry na analýzu signálu EEG umožňujú študovať súvis krátkotrvajúcich (100–300 ms) gama oscilácií s vnímaním aj u ľudí. Napríklad: v jednej štúdiu E. Rodrigueza a jeho spolupracovníkov si ľudia prezerali vysokokontrastné obrázky ľudských tvárí, tzv. **Mooney tváre** (Rodriguez et al., 1999). Na týchto obrázkoch veľmi ťažko rozpoznať ľudskú tvár, ak sú obrátené hore nohami. Prezeranie obrázkov, či už v normálnej alebo obrátenej polohe, je vždy asociované so zvýšenou gama aktivitou v zrakových oblastiach mozgovej kôry. Avšak k presnej fázovej synchronizácii gama oscilácií medzi jednotlivými zrakovými oblasťami

dochádza iba vtedy ak subjekt rozpozná na obrázku tvár. Je zaujímavé, že táto synchronizácia nastala v ľavej hemisfere. Ak subjekt nerozpoznal na obrázku tvár, k fázovej synchronizácii jeho gama oscilácií nedošlo. V tejto štúdií vedci zaznamenali aj druhú epizódu synchronizovanej gama aktivity, ktorá nastala vždy medzi motorickými oblasťami kôry počas pohybovej reakcie subjektu na obrázok, t. j. počas stlačenia príslušnej klávesy indikujúcej, či subjekt tvár rozpoznal, alebo nie. Teda tento výsledok naznačuje, že synchronizované oscilácie môžu súvisieť aj s inými kognitívnymi procesmi, nielen s vnímaním. Skutočne, v inej štúdií W. Miltner so spolupracovníkmi zistili synchronizáciu 40 Hz gama oscilácií počas asociatívneho učenia (Miltner et al., 1999). Ľudia sa učili asociovať zrakový stimul s dotykovým. Došlo k selektívnej synchronizácii medzi zrakovou kôrou a iba tou časťou kôry, ktorá reprezentovala stimulovanú ruku. Táto synchronizácia zmizla, keď sa naučená asociácia stratila.

Prídavok: Kritické obdobie vo vývoji primárnej zrakovej kôry alebo aj vidieť sa musíme učiť

Hubel a Wiesel objavili, že neuróny v primárnej zrakovej kôre sa vyznačujú orientačnou selektivitou a binokularitou (Kandel et al., 1991). Primárna zraková kôra (V1, angl. primary visual cortex) je hierarchicky najnižšou zrakovou kôrovou oblasťou. Po jej poškodení, človek oslepne. Orientačná selektivita znamená, že neuróny odpovedajú len na čiary určitej orientácie. Binokularita znamená, že neuróny odpovedajú rovnako dobre na podnety z oboch očí. Títo a ďalší vedci študovali, či sú tieto vlastnosti neurónov vo V1 vrodené alebo získané zrakovou skúsenosťou. Zistilo sa, že po narodení, sú tieto vlastnosti do určitej miery prítomné, ale na vývoj normálneho ostrého binokulárneho videnia je potrebná normálna zraková stimulácia. Tento vývoj prebieha len v tzv. **kritickom období** po narodení. Keď sa v tomto období niečo stane, a do jeho konca sa to nenapraví, vznikne trvalé poškodenie funkcie neurónov vo V1. U mačiek je dĺžka tohto obdobia 2-3 mesiace, u opíc 6 mesiacov, u človeka do 6 rokov po narodení. Plasticita, t.j. ovplyvniteľnosť vlastností V1 skúsenosťou, v priebehu kritického obdobia klesá, až zmizne úplne. Čo sa môže stať? Ak sa napr. zakryje jedno oko, a neodkryje sa do konca kritického obdobia, zviera ostane na toto oko slepé. Ak sa odkryje pred koncom kritického obdobia, binokularita sa obnoví. Ak sa zakryjú obe oči, nevyvinie sa ostrá orientačná selektivita a výsledkom je neostré videnie. Nie je možné ho napraviť. Ľudia, ktorí boli od narodenia slepí, a v dospelosti ich operovali a obnovili zrak, sa nikdy nenaučili normálne vidieť. Na normálny vývoj V1 je totižto napojený vývoj hierarchicky vyšších častí zrakovej kôry, kde sa kóduje napr. trojrozmernosť, schopnosť vnímať pohyb, a pod.

Predpokladá sa, že kritické obdobie existuje aj pre vývoj reči. Ak sa človek nenaučí do 8-9-teho roku hovoriť, nenaučí sa to nikdy. Dôkazom sú tzv. vlčie deti, deti vychované vlkami. Je tiež známe, že ak sa človek nezačne učiť cudzí jazyk do 12-teho roku života, nenaučí sa hovoriť bez prízvuku.

Literatúra

- [1] Gray, C. M., König P., Engel A. K. and Singer W. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature* **338**: 334–337, 1989.
- [2] Kandel, E. R., Schwartz, J. H. and Jessell T.M. *Principles of Neural Science, 3rd Edition*. Appleton Lange, Norwalk, 1991.
- [3] König, P., Engel, A. K. and Singer W. Integrator or coincidence detector? The role of the cortical neuron revisited. *Trends Neurosci.* **19**: 130–137, 1996.
- [4] Livingstone, M. and Hubel, D. Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and perception. *Science* **240**: 740–749, 1988.
- [5] Miltner, W. H. R., Braun, C., Arnold, M., Witte, H. and Taub, E. Coherence of gamma-band EEG activity as a basis for associative learning. *Nature* **397**: 434–436, 1999.
- [6] Rodriguez, E., George, N., Lachaux, J. P., Martinerie, J., Renault, B. and Varela, F. J. Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity. *Nature* **397**: 430–433, 1999.
- [7] Roelfsema, P. R., Engel, A. K., König, P. and Singer, W. Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas. *Nature* **385**: 157–161, 1997.
- [8] Traub, R. D., Whittington, M. A., Stanford, I. M. and Jefferys, J. G. R. A mechanism for generation of long-range synchronous fast oscillations in the cortex. *Nature* **383**: 621–624, 1996.