

Stanični temelji ponašanja: neuronski nizovi, putovi, krugovi, mreže i sustavi

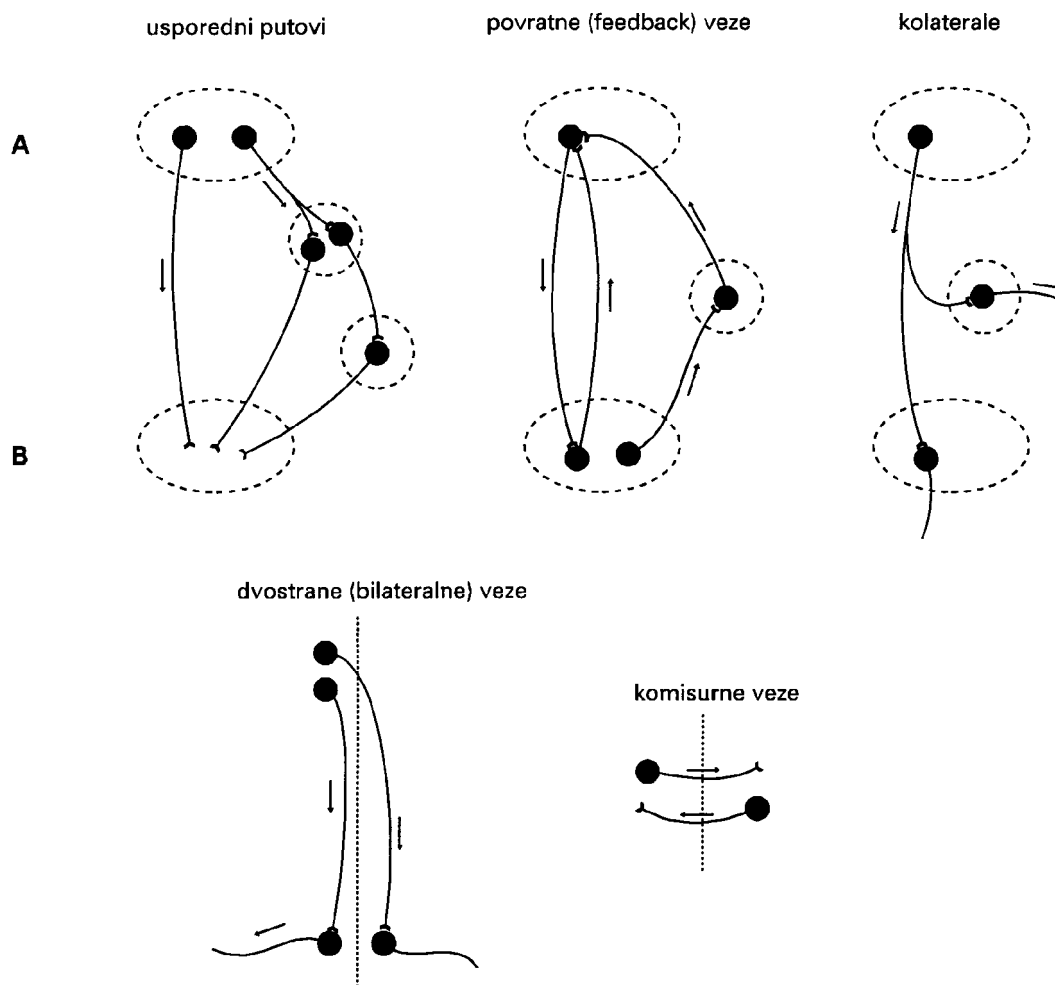
Neuroni su međusobno povezani na niz različitih načina

Neuroni su međusobno povezani na različite načine (sl. 12-1), pa mogu oblikovati jednostavne neuronske nizove (što ih, u slučaju motoričkih i osjetnih sustava, obično nazivamo putovima – *tractus*), neuronske krugove i mreže ili cijele neuronske sustave (sastavljene od tisuća ili čak milijuna neurona – npr. vidni sustav, slušni sustav, itd.). Takvi oblici neuronskog povezivanja nazočni su na svim razinama središnjeg živčanog sustava.

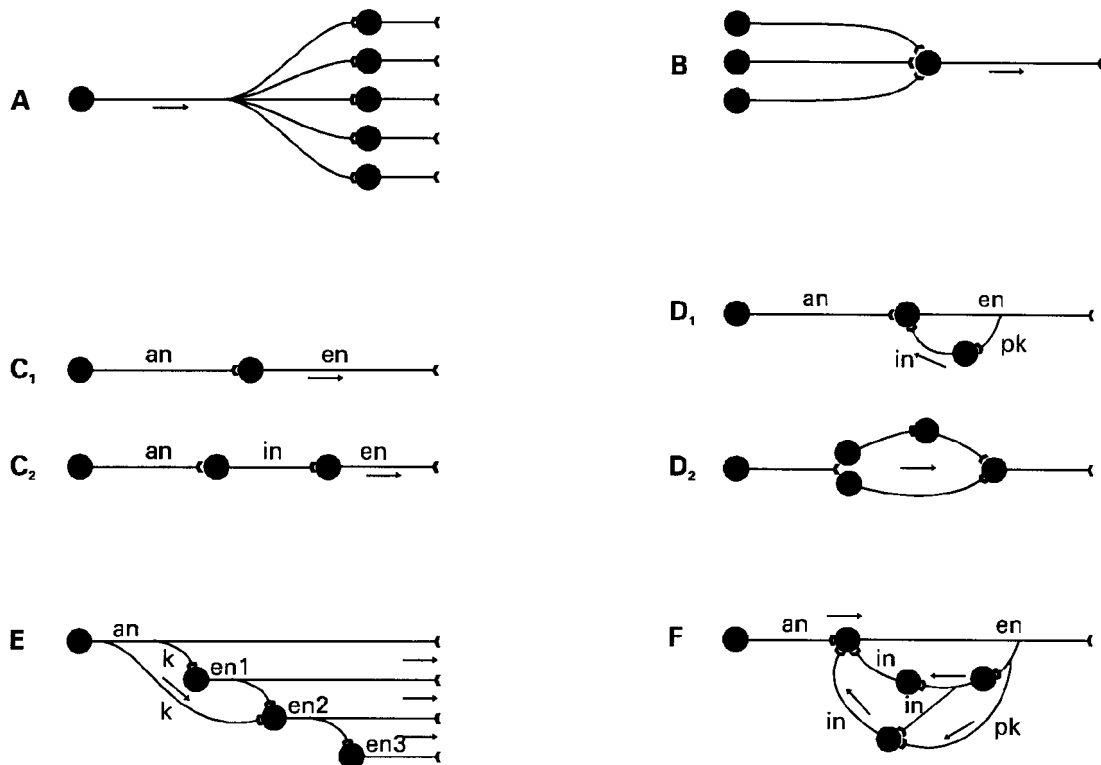
Načelo divergencije i načelo konvergencije su temeljna obilježja funkcioniranja živčanog sustava

Svaki neuron sinaptički je povezan s nizom drugih neurona. Primjerice, centralni nastavak primarnog aferentnog neurona razgrana se u niz presinaptičkih aksonskih završetaka u dorzalnom rogu kralježnične moždine i tako uspostavlja sinapse s brojnim spinalnim neuronima. Riječ je

o **načelu divergencije** (sl. 12-2A). Drugi, posebno upečatljiv primjer divergencije je jezgra moždanog debla, *locus coeruleus*, koja sadrži noradrenalinske neurone, a aksoni tih neurona imaju tisuće aksonskih kolaterala, što završavaju u različitim moždanim područjima i *uspostavljaju sinapse s najmanje 25.000 drugih neurona*. Na taj način jedan neuron može modulirati aktivnost tisuća drugih neurona, što ima ključnu ulogu u nizu moždanih funkcija, a posebice onih uključenih u regulaciju stanja svijesti i stupnjeva budnosti. S druge strane, svaki centralni neuron također prima brojne ekscitacijske i inhibicijske sinapse, što ih uspostavljaju presinaptički aksonski završeci različitih drugih neurona – riječ je o **načelu konvergencije** (sl. 12-2B). Stoga je receptivna površina (membrana dendrita i some) svakog neurona doslovno “pozornica sukobljavanja i suradnje” tisuća raznolikih ekscitacijskih i inhibicijskih učinaka drugih neurona, a ukupna posljedica tih interakcija je nastanak (ili izostanak!) akcijskog potencijala u dotičnom neuronu (proces prostornog i vremenskog zbrajanja te neuronske integracije). Poznat primjer takvog zbrivanja je alfa-



Slika 12-1. Primjeri jednostavnih oblika sinaptičkog povezivanja neurona. **A** označava polazne, a **B** ciljne strukture, dok strelice označuju smjer putovanja akcijskih potencijala. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Noback i Demarest (1981).



Slika 12-2. Shematski prikaz nekih vrsta neuronskih nizova, neuronskih krugova i neuronskih mreža (na svim dijagramima, strelice označuju smjer putovanja akcijskih potencijala, an = aferentni neuron, en = eferentni neuron, in = interneuron, a pk = povratna tj. rekurentna kolateralna aksona). **A.** Načelo divergencije: akson jednog presinaptičkog neurona se razgrana u niz ograna i uspostavlja sinapse s većim brojem postsinaptičkih neurona. **B.** Načelo konvergencije: nekoliko presinaptičkih aksona konvergira, (tj. uspostavlja sinapse) s jednim ciljnim postsinaptičkim neuronom. **C.** Primjeri neuronskih nizova tj. jednostavnih krugova otvorenog tipa: **C1** = niz sastavljen od 2 neurona (aferentnog i eferentnog) i jedne sinapse; **C2** = niz sastavljen od 3 neurona (aferentnog, eferentnog i umetnutog interneurona) i 2 sinapse. **D.** Primjeri jednostavnih neuronskih krugova zatvorenog tipa: **D1** = jednostavni »feedback« krug u kojem eferentni neuron preko svoje aksonske kolaterale i posredstvom interneurona modulira vlastitu aktivnost; **D2** = jednostavni »feed-forward« neuronski krug, u kojem aferentni neuron preko nekoliko uspojedno postavljenih lanaca projekcijskih ekscitacijskih neurona djeluje na ciljni neuron – takvi krugovi mogu biti dio uzlaznih osjetnih ili silaznih motoričkih putova, a na njima se temelje i pojave novačenja i naknadnog odašiljanja (vidi tekst). **E.** Primjer neuronskog kruga s otvorenim i višestrukim nizovima neurona. U takvom krugu, aferentni neuron preko nekoliko aksonskih kolaterala utječe na nekoliko eferentnih neurona, a ti također preko svojih aksonskih kolaterala utječu (u nizu) jedni na druge; dakle, riječ je o posebnom obliku divergencije. **F.** Primjer »pravog« neuronskog kruga zatvorenog tipa (»feedback« krug): u takvom krugu aferentni neuron djeluje na eferentni neuron, no eferentni neuron povratno utječe na taj sinaptički prijenos preko svojih aksonskih kolaterala i niza umetnutih interneurona. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Noback i Demarest (1981).

motoneuron ventralnog roga kralježnične moždine, koji je “zajednički završni put” cijelog motoričkog sustava, jer je jedini izravno povezan s mišićima, a na njemu (izravno ili neizravno) konvergentno završavaju svi silazni motorički moždani putovi.

Jednostavni spinalni refleksni krugovi i osjetni i motorički moždani putovi ustrojeni su kao monosinaptički i polisintaptički nizovi (“otvoreni krugovi”) neurona

Najjednostavniji oblik povezivanja neurona je monosinaptički refleksni krug, tj. niz sastavljen od samo 2 neurona (jednog aferentnog i jednog eferentnog) i 1 sinapse što ih spaja (sl. 12-2, C1). Sličan, ali malo složeniji sustav nastaje umetanjem interneurona između aferentnog i eferentnog (ciljnog) neurona (sl. 12-2, C2).

Kad je u takvom nizu umjesto inhibicijskog interneurona zapravo projekcijski neuron, riječ je o tipičnom **moždanom p t** (osjetnom, tj. uzlaznom ili motoričkom, tj. silaznom); naime, u tom slučaju aferentni neuron sa sl. 12-2 je npr. primarni aferentni neuron (= prvi neuron osjetnog puta), “interneuron” je zapravo sekundarni osjetni neuron (=

drugi neuron osjetnog puta), a “eferentni” neuron je tercijarni, tj. treći neuron osjetnog puta. Jednostavan primjer takvog niza su prva tri neurona vidnog puta, smještene u mrežnici (fotoreceptor – bipolarna stanica mrežnice – ganglijska stanica mrežnice).

Na isti način možemo razmatrati silazne motoričke putove. Npr. svjesni voljni motorički put (*tractus corticospinalis*) u biti nalikuje monosinaptičkom nizu, jer se sastoji od svega dva neurona: gornjeg motoneurona (= piramidni neuron V. sloja primarne motoričke moždane kore) i donjeg motoneurona (= alfa-motoneuron ventralnog roga kralježnične moždine). Akson gornjeg motoneurona silazi kao kortikospinalni put kroz bijelu tvar velikog mozga, moždanog debla i kralježnične moždine i sinaptički završava na dendritima donjeg motoneurona; akson donjeg motoneurona kroz ventralne korjenove kralježnične moždine i periferni živac dolazi do ciljnog organa, tj. poprečnoprugastog mišića, gdje uspostavi neuromišićnu sinapsu.

Međutim, takav neuronski niz, tj. “otvoreni neuronski krug”, nije samo obilježje osjetnih i motoričkih putova - istu vrstu neuronskog ustrojstva ima i polisintaptički refleks uklanjanja na razini kralježnične moždine. Ukratko, ključno

obilježje ovog oblika neuronskog ustrojstva je da postoji lanac sinaptički povezanih neurona, ali da pritom niti jedan od njih nije povratnim (= rekurentnim) aksonskim kolateralama (bilo izravno bilo neizravno) povezan s prethodnim neuronima dotičnog niza.

Jednostavni “zatvoreni” neuronski krugovi povratne sprege, što se temelje na postojanju rekurentnih kolaterala i inhibicijskog interneurona, imaju modulacijske i zaštitne funkcije

Najjednostavniji oblik zatvorenog (“pravog”) neuronskog kruga nastaje tako što eferentni neuron rekurentnom kolateralom svog aksona ekscitira interneuron, a taj potom najčešće inhibira dotični eferentni neuron (sl. 12-2, D1). Najpoznatiji primjer takvog neuronskog kruga je onaj što uključuje rekurentnu kolateralu alfa-motoneurona ventralnog roga kralježnične moždine i pridruženi interneuron – tzv. **Renshawljev stanic**. U takvom krugu, interneuron služi kao povratna veza (feedback) usmjerena na prethodni neuron u nizu (pa stoga i zatvara krug – interneuron je 3. neuron niza, a eferentni neuron je 2. neuron niza!). Uočite da u takvom neuronskom krugu eferentni neuron (posredstvom interneurona) može modulirati vlastitu aktivnost. Naime, ne postoji neuron čija bi aksonska kolateralna izravno uspostavila sinapsu na somi ili dendritima vlastitog neurona. Zbog čega je tako? Razmotrite dva jednostavna zamišljena primjera:

- ako je neuron inhibicijski, izravna inhibicijska sinapsa (posredstvom rekurentne kolaterale na npr. somu neurona) “utopila” bi ga u trajnoj neaktivnosti i blokirala svaki prijenos signala kroz takav niz neurona (slikovito govoreći, “ne možeš samog sebe spasiti od utapljanja vukući se rukom za kosu”).
- ako je neuron ekscitacijski, izravna ekscitacijska sinapsa (posredstvom rekurentne kolaterale) odvucla bi ga u začarani krug (*circulus vitiosus*) sve jače ekscitacije i tako ubila (“ekscitotoksična” smrt stanice – slikovito govoreći, “možeš se ubiti vlastitom rukom”).

Zbog istog razloga, umetnuti neuron u takvom neuronskom krugu *uvijek je inhibicijski* (inače bi došlo do “samoubojstva

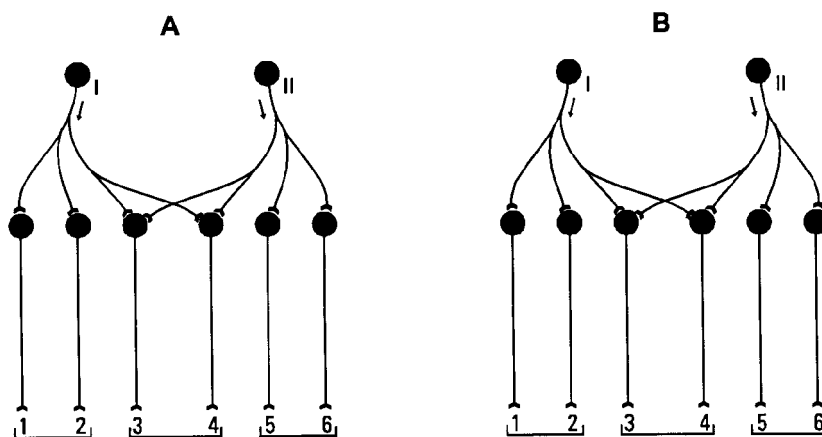
rukam vjernog sluga”) – aktivacijom takvog neurona, eferentni neuron zapravo se štiti od pretjerane stimulacije posredstvom aferentnog neurona, a ujedno pridonosi “oštrini i točnosti” signalizacije (jer brzim prekidanjem prijenosa prvog signala omogućuje da se prenese sljedeći signal, ako taj slijedi brzo nakon prvog).

Facilitacija pospješuje odgovor neurona na subliminalne podražaje, a disinhibicija je poseban oblik facilitacije

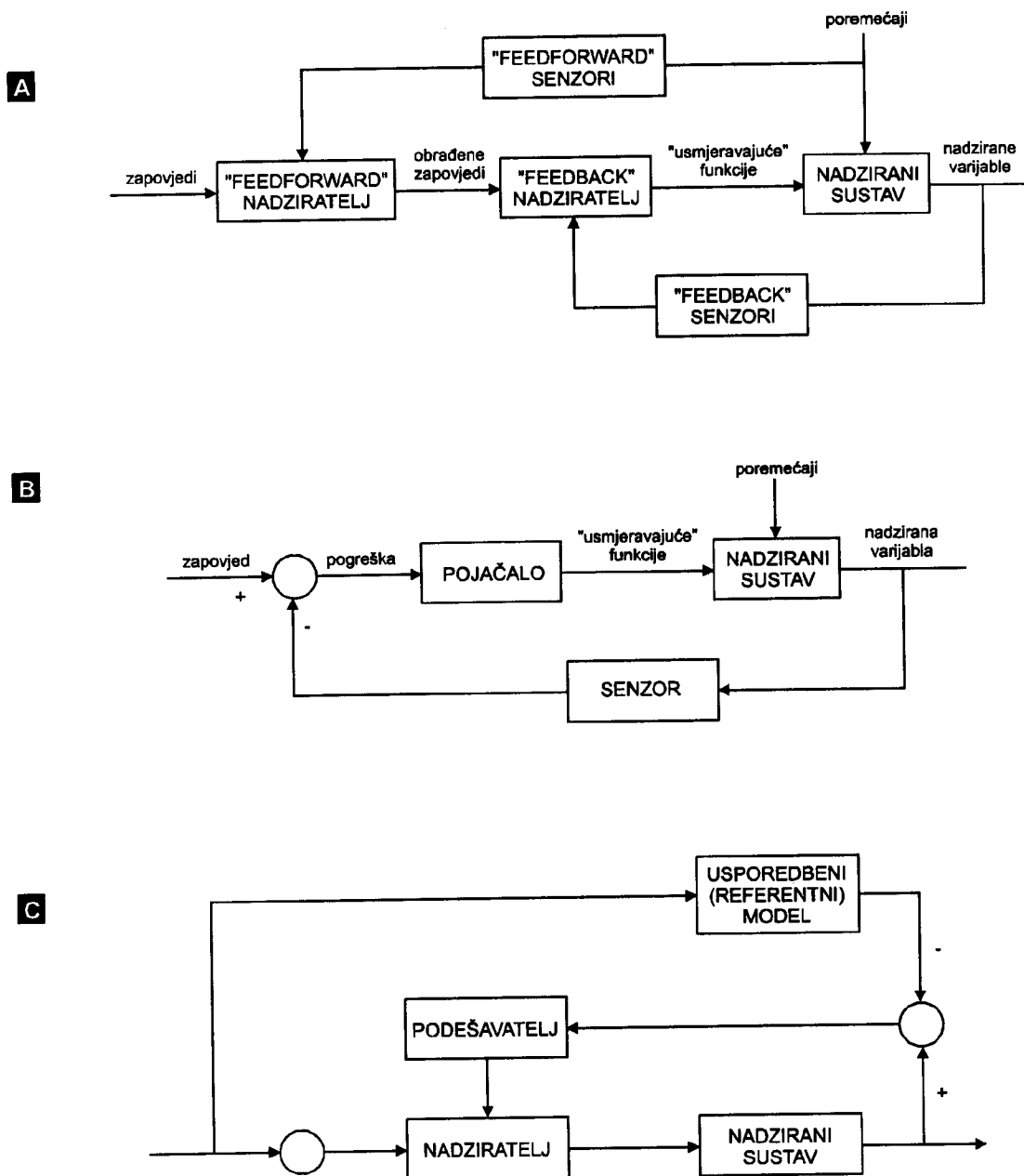
Facilitacija (dosl. “olakšavanje”) je pojava pri kojoj normalno subliminalni podražaj (što pristuže aferentnim aksonom) “pripremi” postsinaptički neuron tako da sljedeći subliminalni podražaj uspije potaknuti nastanak akcijskog potencijala u postsinaptičkom neuronu; dakle, prvi subliminalni podražaj “olakšava” posao sljedećem subliminalnom podražaju. Stoga kažemo da je prvi subliminalni podražaj *facilitirao* postsinaptički neuron (sl. 12-3). Taj prvi podražaj ima sličnu ulogu kao uputa “pzoro!” trkačima tik prije početka utrke – ta uputa “facilitira” izvršenje sljedeće upute, “sad!”. Facilitacija je uključena u mnoge moždane procese, a može nastati na dva načina:

- izravnom aktivnošću ekscitacijskih sinapsi (sl. 12-3) ili
- sprečavanjem djelovanja inhibicijskih sinapsi.

Ovo posljednje obično se označava kao **disinhibicija**, a pojavu možemo ukratko razjasniti na poznatom primjeru bazalnih ganglija. Kortikostrijatalni neuroni (neuron 1) su ekscitacijski i aktiviraju neurone strijatuma (neuron 2). Ti su neuroni inhibicijski i inhibiraju neurone unutarnjeg segmenta paliduma (neuron 3). No, i ti su neuroni inhibicijski i inače tonički inhibiraju neurone motoričke jezgre talamusa (neuron 4), a motorička jezgra talamusa ekscitira neurone moždane kore (neuron 1). Dakle, neuron 3 normalno trajno inhibira neuron 4; no, kad ekscitirani inhibicijski neuron 2 inhibira (također inhibicijski) neuron 3, taj neuron 3 prestane inhibirati neuron 4, pa neuron 4 ekscitira neuron 1. Kažemo da je talamički neuron 4 sada *disinhibiran*. Ukratko, “disinhibicija” je “inhibicija inhibitora” što dovodi do “privremenog” “oslobađanja” dotad “zauzdanog” ciljnog neurona – stoga se takve pojave često



Slika 12-3. Primjeri facilitacije (A) i okluzije (B). **Facilitacija:** presinaptički neuroni I i II neovisno ekscitiraju po dva postsinaptička neurona (1,2 te 5,6). No, kad I i II istodobno odašilju akcijske potencijale, može doći do aktivacije 6 (a ne 4) postsinaptička neurona – naime, I i II također subliminalno podražuju postsinaptičke neurone 3 i 4, a tijekom istodobne aktivacije I i II dolazi do zbrajanja njihovih ekscitacijskih učinaka i do posljedice aktivacije tih postsinaptičkih neurona (3 i 4). **Okluzija:** I u ovom slučaju presinaptički neuroni I i II neovisno ekscitiraju po četiri postsinaptička neurona (1,2,3,4 te 3,4,5,6) – dakle, svaki od njih već sam dovoljno snažno ekscitira i dodatne postsinaptičke neurone 3 i 4. Stoga, tijekom istodobne aktivacije presinaptičkih neurona I i II (iako je opet aktivirano 6 neurona kao i u slučaju facilitacije!) nema »novog« sinaptičkog učinka što bi bio specifična posljedica »suradnje« presinaptičkih neurona I i II. Vidi i tekst. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Noback i Demarest (1981).



Slika 12-4. A. Konfiguracija nadzornih (feedback i feedforward) sustava. B. Dijagram jednostavnog nadzornog sustava negativne (feedback) povratne sprege. C. Dijagram prilagodbenog nadzornog sustava s usporedbenim (referentnim) modelom. Prema Houk i Lehman (1987.). Za pojedinosti vidi tekst.

naziva i **pojavama oslobađanja** (engl. releasing phenomena).

Pojave naknadnog okidanja i novačenja temelje se na "otvoreni" neuronskim krugovima s umetnutim višestrukim usporednim nizovima interneurona

Još složeniji primjer povezivanja neurona je *otvoreni neuronski krug s umetnutim višestrukim usporednim nizovima interneurona* (sl. 12-2, D2 i E). Glavna funkcionalna obilježja takvog sustava su: a) postojanje sinaptičke odgode i b) varijabilnost brzine vođenja akcijskih potencijala u različitim komponentama sustava. Funkcionalna posljedica takvog ustrojstva je da *ciljni neuron na kraju takvog niza može biti izložen i produljenoj i promjenljivoj stimulaciji*.

Takvo ustrojstvo primjerice omogućuje pojavu **naknadnog odašiljanja** akcijskih potencijala (engl. afterdischarge).

Razmotrimo to na primjeru polisinaptičkog refleksa uklanjanja. Ako nagazimo na oštar predmet, noga se refleksno podigne, tj. povije u koljenu (stoga "refleks fleksora") i tako ukloni od izvora boli (stoga "refleks uklanjanja"). Taj refleks uključuje najmanje 3 neurona i 2 sinapse, pa je stoga teorijski razmak između podražaja i refleksnog odgovora jednak zbroju vremena potrebnih za vođenje akcijskog potencijala kroz tri aksona i trajanja sinaptičke odgode u dvije sinapse. Međutim, mišić se nastavlja kontrahirati mnogo milisekundi nakon što se stopalo odmaklo od izvora boli, tj. *kontrakcija traje duže od podražaja*. To se tumači pojavom naknadnog odašiljanja (engl. afterdischarge), što je posljedica aktivacije drugih neuronskih krugova /uz već spomenuti disinaptički refleksni krug). Djelovanjem višestrukih i usporednih otvorenih i zatvorenih neuronskih krugova omogućen je slijed živčanih impulsa (= akcijskih potencijala) što na alfa-

motoneuron pristižu nakon male odgode i u različita vremena. Naime, neuralna aktivnost što pristiže kroz dulje polisinaptičke lance, na motoneuron pristiže kasnije od aktivnosti prenesene kraćim polisinaptičkim lancima. Takvi polisinaptički sustavi “recikliraju” neuralnu aktivnost kroz lance interneurona, a posljedica je *trajinja ekscitacija motoneurona – naknadno odašiljanje (što se zbiva i nakon prestanka podražaja) produkuje refleksni odgovor.*

Slično se može protumačiti i **pojava novačenja** (engl. recruitment, “regrutiranje” – naime, u određeni proces uključuje se sve veći broj neurona, kao što se u doba mobilizacije u vojne postrojbe uključuje sve veći broj novaka). Riječ je o elektrofiziološkoj pojavi pri kojoj se *akcijski potencijal u određenom neuronu pojavi tek nakon podraživanja brzim slijedom aferentnih signala* (vidi sl. 12-2, D2). Sklop višestrukih lanaca neurona umetnut je između aferentnog neurona i eferentnog neurona, a ima ključnu ulogu u pojavi novačenja. Novačenje je zapravo *oblik facilitacije* što se temelji poglavito na zatvorenom polisinaptičkom krugu. To možemo ovako razjasniti. Prvi niz aferentnih akcijskih potencijala putuje “račim putem” (otvorena petlja, tj. donji interneuron na sl. 12-2, D2) do eferentnog neurona —no ti su početni podražaji *subliminalne* jakosti, pa sami po sebi *nisu dovoljni* za aktivaciju eferentnog neurona. Iako se isti signali prenose i kroz “dulji put” (gornji niz neurona na sl. 12-2, D2), oni na eferentni neuron pristižu *prekasno* da bi se zbrojili s prvim nizom signala prenesenim kroz “kraći put”. Međutim, signali što pristižu kroz “dulji put” mogu se zbrojiti s *drugim nizom signala* što pristižu kroz “kraći put” – dolazi do *facilitacije* odgovora eferentnog neurona. Ukratko, *novačenje je oblik facilitacije postignut ponavljanjem podraživanjem.*

Homeostatske moždane funkcije temelje se na složenim oblicima zatvorenih neuronskih krugova povratne sprege

Najzanimljiviji primjer, jer ga tipično susrećemo u svim moždanim sustavima, je tzv. *zatvoreni neuronski krug s umetnutim višestrukim usporednim nizovima interneurona* (sl. 12-2, F). Takvi zatvoreni multisinaptički lanci neurona oblikuju povratne (feedback) krugove što omogućuju kruženje signala kroz mrežu (“reverberacija” – stoga se ranije često rabio naziv “reverberacijski krugovi”), pa se tako može prilagodljivo *povećavati ili smanjivati stupanj ekscitabilnosti* različitih neurona što su dijelovi tog sustava. Takvi sustavi djeluju slično sustavima automatskog nadzora kakve opisuju matematičari i inženjeri. Stoga prije razmatranja biološke uloge takvih sustava treba ovladati temeljnim pojmovima o nadzornim sustavima.

Nadzorni s stavi s s stavi što reg liraj rad dr gih s stava

Nadzorni s stavi (engl. control systems) su sustavi što nadziru i reguliraju rad drugih sustava, a temeljne komponente nadzornog sustava (i njihove odnose) prikazuje sl. 12-4A. **Ulaz** (engl. input) takvog sustava je *neovisna varijabla* što djeluje na stanje sustava (sukladno smislenim i jezičnim potrebama, umjesto izraza “ulaz” često rabimo izraze “ulazne informacije”, “ulazne funkcije sustava” ili jednostavno “zapovijedi”); **izlaz** (engl. output) takvog sustava je *ovisna varijabla* što je određena stanjem sustava (i za to često rabimo izraze “izlazne informacije”, “izlazne funkcije sustava” ili jednostavno “nadzirane varijable”).

Naime, opća namjena nadzornog sustava je *nadziranje vrijednosti određenih varijabli unutar unparijed određenih granica*. Te nadzirane varijable su izlazi tzv. **nadziranog s stava** (sl. 12-4A). Stanje nadziranog sustava rezultat je dvije vrste ulaznih utjecaja: a) poremećaja i b) “usmjeravajućih” funkcija (engl. forcing functions). **Poremećaji** su nenadzirani ulazi što uzrokuju neželjene promjene stanja nadziranog sustava (pa stoga i neželjene promjene vrijednosti nadzirane varijable). **“Usmjeravaj će” f nkcije** su ulazi kojima se može tako upravljati da uzrokuju (“usmjere”) promjene stanja nadziranog sustava u željenom smjeru. “Usmjeravajuće” funkcije su izlazne funkcije posebnog sustava, **nadziratelja** (engl. controller), a nastaju na temelju ulaznih zapovjedi što ih nadziratelj prima. Te ulazne zapovjedi su ili zapovjedi o željenoj izvedbi (npr. silazni motorički signali iz mozga) ili signali što ih dostavljaju senzori (npr. aferentni signali iz osjetnih organa i receptora).

Senzori mogu biti u nadzorni sustav uklopljeni bilo tako da *detektiraju poremećaje (feedforward modus)* bilo tako da *detektiraju učinke što ih poremećaji imaju na nadziranu varijablu (feedback modus)*. Svaka konfiguracija ima specifične prednosti.

Feedback nadziratelji djeluju prema načelu *negativne povratne sprege* (engl. negative feedback) (sl. 12-4B). Ključno obilježje je *zatvorena petlja (krug) nadziranja*, što se automatski suprotstavlja bilo kojoj pogrešci, tj. odklonu od željenog djelovanja sustava. Na tom načelu primjerice radi termostat. Senzor bilježi nadziranu varijablu, tj. izlaznu funkciju nadziranog sustava. Izlazna funkcija senzora (signal proporcionalan nadziranoj varijabli) se “oduzima” od zapovjednog signala (što određuje željenu vrijednost nadzirane varijable) i tako nastaje **signal pogreške**. Taj korak u djelovanju nadzornog sustava je *detekcija pogreške* (engl. error detection). Potom posebno **pojačalo** pojačava (amplificira) signal pogreške i svoj signal odašilje u nadziratelja, što potom stvara “usmjeravajuću” funkciju kojom “ispravlja” poremećeno djelovanje nadziranog sustava i time vraća vrijednost nadzirane varijable u željene okvire.

Servomehanizmi su feedback sustavi što odgovaraju brzo i točno na zapovjedi. Tipičan primjer servomehanizma je sobni termostat. Primjer biološkog servomehanizma je “moždani termostat”, tj. hipotalamički sustav za nadziranje i održavanje tjelesne temperature.

Nadalje, **feedforward nadziratelji** posebno su učinkoviti u provođenju “predviđajućeg” nadzora što se temelji na prethodnom iskustvu. Tako npr. djeluju motorički sustavi što upravljaju *balističkim pokretima* (npr. nagli udarac šakom u glavu protivnika, bacanje lopte) – takvi se pokreti odvijaju *prebrzo* da bi ih se moglo “popravlјati” na temelju povratnih osjetnih informacija, pa se stoga izvode strelovito, na temelju “procjena i proračuna” što počivaju na prethodnom dugogodišnjem iskustvu. Značajan primjer balističkih pokreta su skokoviti pokreti očiju (sakade).

Feedforward modus djelovanja također je učinkovit i u zadaćama regulacije. Kako se poremećaji općenito pojavljuju prije svojih učinaka, feedforward senzori pružaju “predviđajuće” informacije o prijetećim neželjenim promjenama nadzirane varijable. Tad nadziratelj mora proračunati očekivani učinak poremećaja na nadziranu varijablu i na vrijeme proizvesti “usmjeravajuću” funkciju što će spriječiti učinak poremećaja. Za takav proračun potrebno je imati **sporedbeni (referentni) model** (sl. 12-4C), a preciznost regulacije ovisi o točnosti tog modela.

Teorijski, feedforward modus sposoban je potpuno eliminirati pogrešku; no, u životu ni senzori ni referentni modeli najčešće nisu toliko precizni. Stoga su živa bića razvila strategije poboljšavanja izvođenja i feedback i feedforward sustava – **s stave prilagodbene kontrole** (sl. 12-4C). Uz već opisane komponente, prilagodbeni sustav ima i posebni podsustav što vrednuje vrsnoću odgovora na zapovjedi i poremećaje, a rezultate tog vrednovanja rabi kao podlogu za poboljšavanje svojstava nadziratelja. Najpoznatiji primjer sustava prilagodbenog nadzora je proces **učenja**, jer se tu prethodno iskustvo rabi za poboljšavanje funkcioniranja sustava, tj. organizma. Biolozi i mnogi psiholozi običavaju kao primjere sustava prilagodbenog nadzora navoditi jednostavnu vrstu učenja – *operantno kondicioniranje* (na razini “jednog dana u životu jedinke”), te odabirno preživljavanje najprilagođenijih, tj. *evoluciju* (na razini “životnog vijeka vrste”). Konceptualnim okvirom nadzornih sustava možemo tumačiti ne samo pojave na razini fiziološke regulacije pojedinih tjelesnih funkcija (npr. homeostatskih funkcija), nego i pojave na razini cjelokupnog ponašanja i funkcioniranja organizma u okolini.