

## Načela ustrojstva osjetnih sustava, vrste osjeta i osjetni receptori

Ovim poglavljem započinjemo poručavanje neurobioloških temelja svjesnog osjetilnog opažanja (percepcije) i drugih važnih funkcija osjetnih receptora i osjetnih sustava.

Razmotrit ćemo temeljna načela ustrojstva svih osjetnih sustava, vrste osjeta i osjetnih receptora, te načine na koje se fizička svojstva podražaja mogu povezati s fiziološkim svojstvima osjetnih neurona i psihološkim svojstvima svjesnog osjeta. U kasnijim poglavljima postupno ćemo proučiti kako nam različiti osjetni sustavi omogućuju svjesno osjetilno opažanje okolnog svijeta i stanja vlastitog tijela.

Naši **osjetilni opažaji, tj. svjesni osjeti (percepcije)** se svojom vrsnoćom bitno razlikuju od fizičkih svojstava vanjskih podražaja. Primjerice, što je u svijetu tek elektromagnetski val određene frekvencije i valne duljine, za nas je određena boja; neke oblike mehaničkog titranja doživljavamo kao glas ili muzički ton, a neke kemijske spojeve otopljene u vodi ili raspršene u zraku osjećamo kao okuse i mirise. Svi ti osjetilni opažaji nisu inherentna svojstva neživog svijeta, nego su *mentalne konstrukcije što ih središnji živčani sustav živih bića stvara na temelju osjetilnog iskustva, a ono nastaje "izvlačenjem" odabranih i malobrojnih informacija iz fizičkih podražaja*. Iako su naše percepcije veličine, oblika i boje predmeta različite od slika što nastaju na našim mrežnicama, te percepcije po svemu sudeći dobro odgovaraju stvarnim fizičkim svojstvima predmeta. Pojedini osjetni mehanizama se razlikuju u različitim osjetnim sustavima. No, tri zbiljanja su zajedničko obilježje svih osjetnih procesa:

- 1) pojava odgovarajućeg fizičkog podražaja,
- 2) skup procesa što informaciju sadržanu u fizičkom podražaju pretvaraju u informaciju kodiranu živčanim signalima i
- 3) pojava specifičnog odgovora organizma na tu poruku, često u obliku svjesno opažanja (percepcije).

Spoznavanje tog slijeda zbiljanja samo je po sebi uputili na dva temeljna načina analize osjeta i osjetnih sustava, iz kojih su se razvile psihofizika i fiziologija osjeta. **Psihofizika** proučava kvantitativna svojstva fizičkih podražaja i njihov odnos s psihološkim obilježjima osjetnog iskustva.

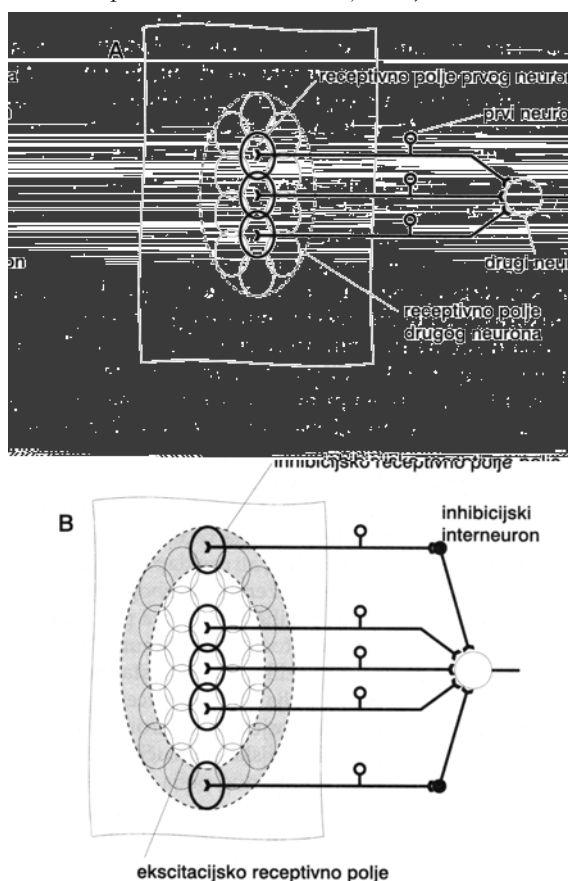
**Fiziologija osjeta** istražuje neuralne posljedice podražaja, tj. način pretvaranja podražaja u živčane signale i mehanizme daljnje obrade tih signala u mozgu. Ključna svojstva percepcije možemo upoznati proučavajući različite osjetne receptore i podražaje na koje ti receptori odgovaraju, te glavne osjetne putove što prenose informacije od receptora do moždane kore; tako upoznajemo načine i mehanizme kojima različiti podražaji specifično mijenjaju aktivnost mozga i dovode do nastanka osjetilnog iskustva.

**Osjetne informacije omogućuju nastanak svjesnog osjeta, kontrolu pokreta i održavanje stanja budnosti i pozornosti**

Osjetni sustavi informacije iz okoline primaju preko osjetnih receptora na periferiji tijela. Te se informacije posebnim putovima prenose u mozak i rabe za tri glavne funkcije:

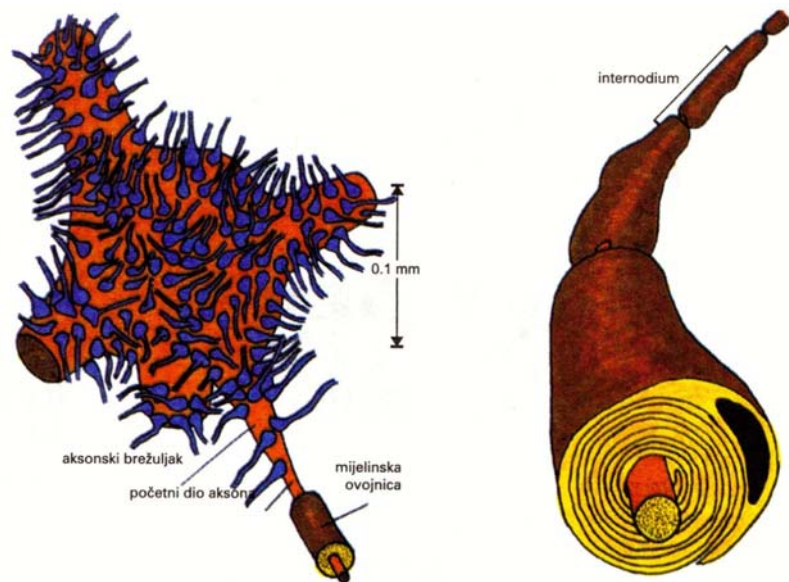
- a) nastanak svjesnog osjeta,
- b) kontrolu pokreta,
- c) održavanje stanja budnosti i pozornosti.

**Percepcija je svjesni opažaj nekog osjeta.** Sve osjetne informacije ne prodiru u našu svijesti. Osim iz vanjskog svijeta, velik dio osjetnih informacija u naš mozak dolazi i iz samog našeg tijela: krvnih žila, utrobnih organa, ili uslijed djelovanja skeletnih mišića na zglobove. Te se informacije rabe za reguliranje tjelesne temperature, krvnog tlaka, bila, brzine i dubine disanja, te refleksnih pokreta. Regulacija tih vitalnih funkcija obično je izvan dosega naše svijesti (dok se nešto ne poremeti bolešću ili ozljedom).



**Slika 22-1.** Struktura receptivnog polja. **A)** Informacije iz brojnih perifernih receptora konvergiraju na jedan osjetni neuron u središnjem živčanom sustavu. Stoga je receptivno polje centralnog neurona mnogo veće. **B)** Receptivno polje centralnog osjetnog neurona može imati središnje ekscitacijsko polje okruženo inhibicijskim područjem; to je stoga što su u prijenos signala uključeni i inhibicijski interneuroni. Prema Kandel i sur. (1991), uz manje izmjene.

**Slika 2-2.** Brojni završni čvorići presinaptičkih aksona uspostavljaju sinapse na tijelu neurona i početnom dijelu aksona. Mijelinska ovojnica sastoji se od odsječaka (internodijum) što ovijaju cijeli akson sve do njegovog završnog razgranjenja.



### Svi osjetni sustavi ustrojani su prema istom općem planu

*Osjetni receptori pretvaraju energiju fizičkog podražaja u neuralne impulse, što prema mozgu putuju kao akcijski potencijali primarnih aferentnih vlakana*

Svi osjetni sustavi imaju slično ustrojstvo: početni dodir s vanjskim svijetom omogućuju **osjetni receptori**, a svaki receptor je osjetljiv na poseban oblik fizičke energije (mehanički, termički, kemijski, elektromagnetski). Receptor prevodi energiju podražaja u elektrokemijsku energiju receptornih i akcijskih potencijala, pa time omogućuje da svi osjetni sustavi “govore istim jezikom”. Taj proces nazivamo **prevođenjem podražaja** (engl. stimulus transduction).

**Receptorni potencijal** se širi pasivno, *elektrotonički*, membranom osjetnog receptora. Stoga je odgovor osjetne stanice na podraživanje lokalni događaj. Međutim, da bi došlo do svjesnog opažanja podražaja, osjetna informacija mora dospjeti u SŽS. U somatosenzibilnom i njušnom sustavu, funkcije osjetnog prevođenja i prijenosa kodirane informacije u SŽS izvode specijalizirani dijelovi istog receptornog neurona. Stanica odgovara na odgovarajući podražaj receptornim potencijalom, a to je stupnjevan odgovor nalik na EPSP. Kad amplituda receptornog potencijala dosegne prag zone okidanja te stanice, nastaje akcijski potencijal. Akcijski potencijali što kodiraju informacije o podražaju potom putuju u SŽS.

Dakle, podražajna informacija predstavljena je nizom akcijskih potencijala; to se temelji na procesu **neuralnog kodiranja** (engl. neural encoding). Četiri temeljna atributa osjetne informacije (modalitet, intenzitet, trajanje i lokacija) povezana su sa zasebnim svojstvima podražaja, a za svaki atribut postoji zaseban kod. Naime, broj mehanizama za kodiranje podražajne informacije je dosta ograničen. Neuralni kodovi mogu biti proizvod aktivnosti pojedinačnih neurona (npr. srednja aktivnost po impulsu u receptoru, vremenski razmak između impulsa) ili proizvod aktivnosti populacija neurona. Podražaj aktivira brojne receptore, pa stoga raspodjela aktiviranih receptora u receptornoj populaciji sama po sebi predstavlja vrstu informacije, tj. jednostavni primjer populacijskog koda.

Osjetni receptor je prva postaja svakog osjetnog puta, no svaki osjetni sustav na ponešto različit način obavlja

početnu obradu podražajne informacije. U somatosenzibilnom i njušnom sustavu, receptorna stanica je neuron u čijem aksonu nastaju akcijskih potencijali. Somatski i njušni receptori imaju dvije funkcije: prevođenje podražaja i neuralno kodiranje. No, u okusnom, vidnom, slušnom i vestibularnom sustavu, te funkcije izvode zasebne stanice: prevođenje podražaja obavljaju osjetne stanice (osjetni receptori), a neuralno kodiranje primarni osjetni neuroni što su u izravno dodiru s receptorima.

*Osjetni receptori i osjetni neuroni imaju receptivna polja*

Svi osjetni receptori imaju **receptivno polje**, tj. prostor unutar receptivne površine u kojem je osjetni receptor smješten i u kojem on podražaje prevodi. Receptivno polje ima zasebnu strukturnu podlogu. Npr. receptivno polje somatskog mehanoreceptora (za dodir) je dio kože izravno inerviran receptornim završecima. Receptivno polje također uključuje susjedno tkivo kroz koje se taktilni podražaj može voditi da dosegne završetke. Receptivno polje fotoreceptora je onaj dio mrežnice u kojem je receptor smješten. Receptorni neuroni konvergiraju na neurone drugog reda, što su često smješteni unutar CNS-a, a ti potom konvergiraju na neurone trećeg ili višeg reda. Na supkortikalnoj razini, osjetna informacija prelazi s neurona nižeg na neurone višeg reda u zasebnim “relejnim” jezgrama. I neuroni svake relejne jezgre imaju receptivna polja, jer primaju ulazne informacije izravno ili neizravno od osjetnih receptora. No, receptivna polja neurona drugog ili višeg reda su veća i složenija od receptivnih polja osjetnih receptornih neurona. Veća su zbog toga što se na te neurone slijevaju informacije iz stotina receptora (a svaki receptor ima ponešto različito, ali preklapajuće receptivno polje – sl. 22-1A). Složenija su zbog toga što mogu biti osjetljiva na specifična svojstva podražaja – primjerice, na kretanje u točno određenom smjeru unutar vidnog polja. Za razliku od jednostavnog ekscitacijskog receptivnog polja osjetnog receptora, receptivna polja centralnih osjetnih neurona obično imaju i ekscitacijsko i inhibicijsko područje. Inhibicijsko područje takvog receptivnog polja nastaje tako što se dio osjetnih informacija na centralni osjetni neuron prenosi posredstvom inhibicijskih interneurona (sl. 22-1B). Dodavanje inhibicijskog područja u receptivno polje važan je mehanizam pojačavanja kontrasta između podražaja, što

osjetnim sustavima daje dodatnu moć prostornog razlučivanja.

Nisu svi receptori osjetljivi na prostornu lokaciju; npr. slušni receptori su osjetljivi na frekvenciju zvuka, a ne na lokaciju s koje zvuk dolazi; prostorna lokacija je svojstvo centralnih slušnih neurona. Nadalje, dok je frekvencija podražaja svojstvo neurona perifernih slušnih struktura, okusni i njušni receptori imaju kemospecifičnost.

*U osjetnim putovima, talamus je ključna struktura preko koje osjetni podaci dopijevaju u moždanu koru*

Ključna relejna struktura u obradi osjetnih informacija je talamus: praktički svi osjetni putovi što osjetne informacije prenose do moždane kore, prvo se prekopčaju u talamusu. Talamički neuroni svakog osjetnog sustava projiciraju se u specifično primarno osjetno područje moždane kore. Jedina je iznimka njušni sustav, što osjetne podatke s periferije izravno prenosi u primitivnu njušnu moždanu koru medijalnog dijela sljepoočnog režnja. Osjetna područja moždane kore imaju ključnu ulogu u percepciji, što je najočitije na primjeru primarne vidne moždane kore: kad propadne taj dio moždane kore, bolesnik oslijepi.

*Osjetni sustavi ustrojani su i hijerarhijski i paralelno*

Osjetni sustavi imaju serijski ustroj: receptori se projiciraju na neurone prvog reda u CNS-u, oni na neurone drugog reda itd. Taj slijed neuronskih veza oblikuje **hijerarhijsko ustrojstvo** u kojem individualne komponente možemo pripisati različitim funkcionalnim razinama. Npr. primarna aferentna vlakna (najniža razina hijerarhije) određuju osjetna svojstva neurona na sljedećoj hijerarhijskoj razini. Međutim, većina osjetnih modaliteta putuje kroz više od jednog serijskog puta. U somatosenzibilnom sustavu, primjerice, dva zasebna puta prenose informacije o obliku i površinskoj teksturi. I informacije o teksturi (dobivene preko mehanoreceptora u koži vršaka prstiju) i informacije o obliku (dobivene aktivacijom mehanoreceptora u koži kao i onih u potkožnom tkivu, mišićima i zglobovima) putuju istim anatomskim putem (sustav dorzalnih kolumni i medijalnog lemniskusa), ali kao funkcionalno razdvojeni i paralelni putovi. Napokon, drugi anatomski sustav (anterolateralni sustav) prenosi dodatne taktilne informacije (vezane uz jednostavni stacionarni dodir, a ne kretanje prstiju preko predmeta).

Dakle, različita svojstva složenog podražaja obrađuju se zasebno, različitim putovima što osjetne informacije prenose u mozak. Vidni sustav ima usporedne putove od mrežnice do moždane kore, što zasebno prenose informacije o obliku, boji ili kretanju predmeta. Postojanje takvih usporednih putova često je značajno za kliniku, jer zapravo postoji određeno preklapanje funkcija takvih usporednih putova; nakon ozljede jednog osjetnog puta, preostali putovi mogu posredovati vidove osjeta što ih izvorno prenosi oštećeni put.

*Osjetni sustavi ustrojani su i topografski*

Različiti dijelovi periferne receptivne površine su u CNS-u predstavljeni na pravilan način, tako da su očuvani susjedski odnosi s periferije i u CNS-u. Receptori iz susjednih dijelova periferne receptivne površine projiciraju se na neurone susjednih dijelova relejnih jezgara ili moždane kore. U

somatosenzoričkom sustavu, to načelo ustrojstva nazivamo **somatotopijom**, u vidnom sustavu **retinotopijom**, a u slušnom sustavu **tonotopijom**.

**Četiri obilježja fizičkog podražaja mogu se kvantitativno povezati s psihološkim svojstvima svjesnog osjeta**

Osjetni receptori iz fizičkog podražaja “izvlače” četiri ključna svojstva:

- 1) modalitet (kvalitet, vrsnoću),
- 2) intenzitet (jačinu),
- 3) trajanje,
- 4) lokaciju (položaj u prostoru ili u našem tijelu).

Ta četiri izdvojena atributa CNS kombinira u osjet (sensatio); kad postanemo svjesni tog osjeta, onda kažemo da smo podražaj svjesno iskusili, tj. **opazili** (percipirali) – **opažanje = perceptio**, dakle percepcija je svjesno iskustvo osjeta, opažaj.

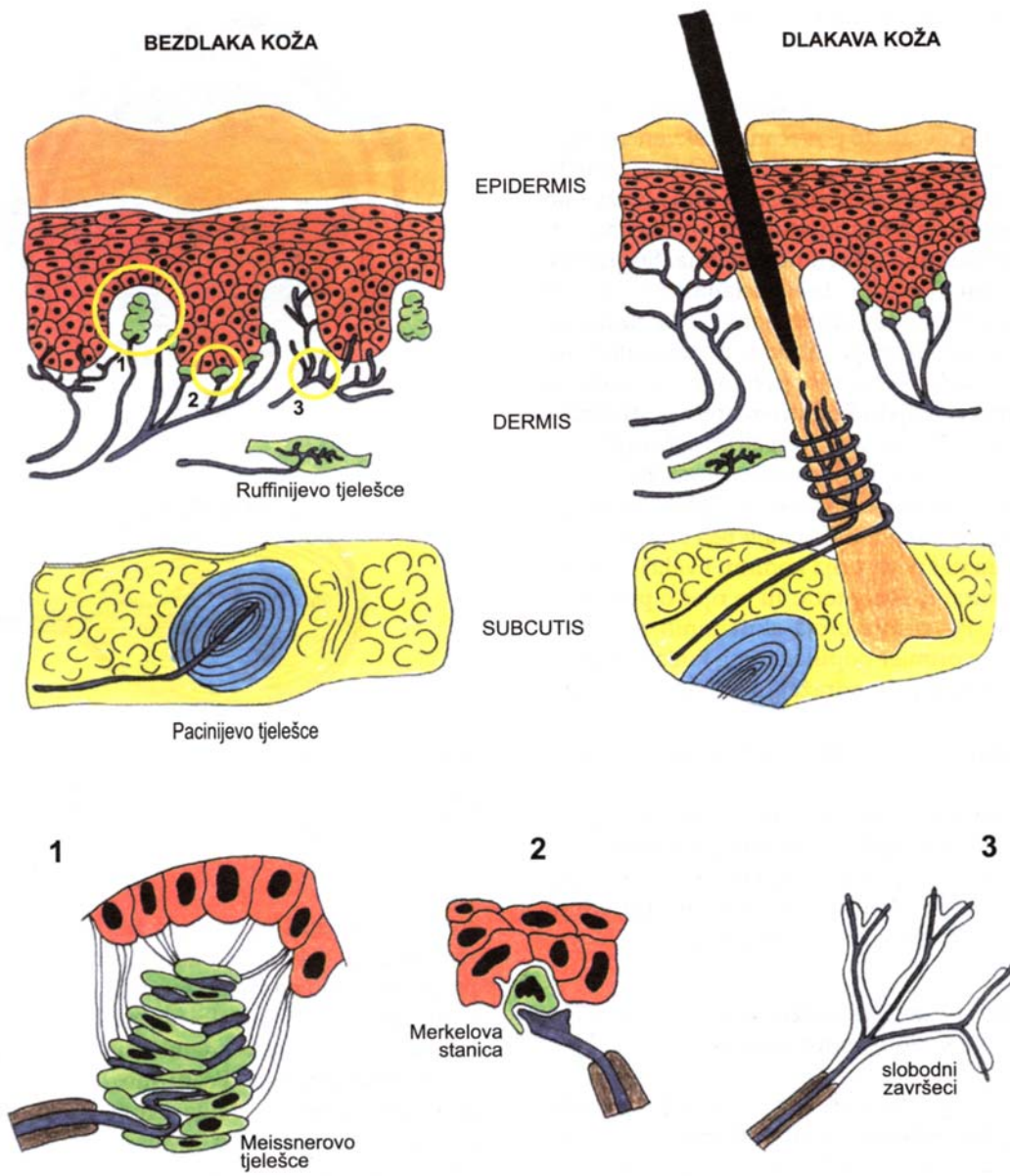
*Pet glavnih tradicionalnih modaliteta osjeta su: vid, sluh, okus, miris i dodir*

Osjetni receptori preoblikuju različite oblike energije iz okoline u različite oblike osjeta, tj. u **osjetne modalitete**: vid, sluh, dodir, okus i miris. Svaki modalitet ima brojne sastavne kvalitete ili submodalitete. Npr. okus može biti gorak, sladak, kiseo ili slan; boja i opažanje kretanja su submodaliteti vidnog osjeta. Osjetni modalitet je svojstvo osjetnog živčanog vlakna. Svako vlakno aktivirano je određenom vrstom podražaja stoga što različiti podražaji aktiviraju različita živčana vlakna. Zauzvrat, različita živčana vlakna povezana su s različitim područjima mozga i baš ta specifičnost neuronskih veza omogućuje postojanje specifičnih osjeta. Stoga je specifični podražaj koji aktivira specifični receptor (i time specifično živčano vlakno) tzv. **primjereni podražaj** (engl. adequate stimulus). Naravno, osjetljivost osjetnog živčanog vlakna na specifičnu vrstu podražaja nije apsolutna; dovoljno snažan podražaj može aktivirati nekoliko vrsta vlakana (mehanička šaka u oko izaziva svjetlace kao i fotoni). No, pod normalnim okolnostima, svako živčano vlakno je primarno osjetljivo na jednu vrstu podražaja.

*Intenzitet osjeta je razmjeran intenzitetu podražaja*

**Intenzitet** (količina, jakost) osjeta ovisi o snazi, tj. intenzitetu podražaja. **Prag osjeta** je najniži intenzitet podražaja što ga ispitanik može detektirati (a određuje se statistički). Ispitaniku prikažemo niz podražaja progresivno rastućeg intenziteta, a postotak uspješnih detekcija podražaja bilježimo kao funkciju intenziteta podražaja. Taj odnos (krivulju) nazivamo **psihometrijskom funkcijom** (sl. 22-2). Prema konvenciji, prag definiramo kao intenzitet podražaja detektiran u 50% pokušaja.

Prag osjeta nije nepromjenljiv i može se i povišiti i sniziti. Na prag mogu utjecati vježba, zamor, okolnosti podraživanja. Prag za dati podražaj također ovisi blago o tome pada li intenzitet ili raste. Kontekst je posebno zanimljiv: prag boli često je povišen tijekom takmičarskih sportova ili tijekom porođaja. No, prag se može i sniziti – npr. u sprintera koji iščekuje znak za početak utrke. Te promjene nisu posljedica promjena praga receptora na periferiji, nego promjena centralnih neurona. Te učinke ne



**Slika 22-4.** Glavne vrste kožnih mehanoreceptora i razlika slobodnih živčanih završetaka i učahurenih završetaka. Ti su receptori potanko opisani u 23. i 24. poglavlju. Termoreceptori i nociceptori su slobodni živčani završeci, a glavne vrste učahurenih mehanoreceptora su Pacinijeva, Meissnerova i Ruffinijeva tjelešća, te Merkelove ploče i Merkelove stanice. Posebna vrsta mehanoreceptora su receptori oko folikula dlake. Uočite da bezdlaka i dlakava koža nemaju jednake vrste mehanoreceptora. Nacrtno, uz izmjene, prema Brodal (1992).

proizvode samo neuroni osjetnih sustava, nego i limbičkog sustava, što posreduje afektivne vidove osjeta.

**Teorija detekcije signala** objašnjava poznato zapažanje kako ispitanici često javljaju o osjetnom iskustvu, tj. detekciji podražaja i kad stvarno nije bilo podražaja (lažna uzbuna – engl. false alarm). Ponekad je probitačno na podražaj odgovoriti što je brže moguće (trkači na početku utrke na 100 metara!). Ispitanik (ili trkač) zapravo snizi tzv. **kriterij odgovora** (engl. response criterion), pa stoga iskazuje “pristranost” (engl. bias) – tako se povećava vjerojatnost da će ispitanik tvrditi kako je podražaj opazio i onda kad ga zapravo nije bilo. No, nerijetko se uočava i suprotno ponašanje – tzv. “odbojnost prema opažanju postojećeg podražaja”; primjerice, prag priznavanja bolnog podražaja viši je u muškaraca nego u žena.

Sposobnost osjetnih sustava da izdvoje informaciju o intenzitetu podražaja bitna je za dvije, međusobno povezane, vrste osjetnih razlikovanja (diskriminacija):

- a) **za razlikovanje podražaja što se razlikuju jedino intenzitetom** (za razliku od onih što se razlikuju modalitetom ili lokacijom) i
- b) **za vrednovanje jačine podražaja unutar određenog raspona vrijednosti**, nrp. od slabih do jakih.

Dakle, svojstvo intenziteta osjeta temelji se i na opažateljevoj sposobnosti zamjećivanja (detekcije) podražaja (na postojanju praga osjeta) i na njegovoj dvojnjoj sposobnosti razlikovanja (diskriminacije) jačine podražaja. *Mjerenje intenziteta osjetnog iskustva proisteklo je iz proučavanja razlika dva podražaja različitog intenziteta.* Naime, osjetljivost osjetnog sustava na takve razlike ovisi o jačini podražaja. Primjerice, lako opažamo razliku između 1 i 2 kg, ali mnogo teže između 50 i 51 kg - a ona je u oba slučaja 1 kg!



Weberov zakon opisuje kvantitativni odnos između intenziteta podražaja i diskriminacije:

$$\Delta S = K \times S$$

gdje  $\Delta S$  je **minimalna opažljiva razlika intenziteta** referentnog podražaja  $S$  i drugog podražaja, a  $K$  je konstanta. takvu minimalnu razliku nazivamo **upravo opažljivom razlikom** (JND od engl. just noticeable difference). Iz jednadžbe proizlazi da se razlika intenziteta nužna za razlikovanje referentnog i drugog podražaja povećava s intenzitetom referentnog podražaja. Weber-Fechnerov zakon opisuje kvantitativni odnos između intenziteta podražaja i intenziteta osjeta:

$$I = K \log S/S_0$$

gdje je  $I$  subjektivno opaženi intenzitet,  $S_0$  je prag,  $S$  je supraliminalni podražaj rabljen za procjenu intenziteta podražaja, a  $K$  je konstanta.

Stanley Stevens je 1963. uočio da subjektivni osjet nije proporcionalan logaritmu (kako je opisao Fechner) nego  $n$ -toj potenciji intenziteta supraliminalnog podražaja. Unutar ograničenog raspona intenziteta, eksponencijalna funkcija nalikuje logaritamskoj. No, unutar šireg raspona intenziteta, subjektivno iskustvo najbolje opisuje eksponencijalna, a ne logaritamska funkcija:

$$I = K(S - S_0)^n$$

To je bitno, jer je intenzitet prirodnih podražaja vrlo promjenljiv (npr. čujemo i šapat i glasnu buku). Štoviše, kako se povećava intenzitet podražaja, tako se usporedno povećava i učestalost pojave akcijskih potencijala u osjetnim neuronima. Taj razmjerni odnos između povećanja intenziteta podražaja i povećanja učestalosti osjetnih akcijskih potencijala je važan mehanizam kodiranja intenziteta podražaja.

### Trajanje osjeta određeno je odnosom intenziteta podražaja i opaženog intenziteta

Trajanje osjeta definiramo odnosom između intenziteta podražaja i opaženog intenziteta. Ako je podražaj dugotrajan, njegov opaženi intenzitet se obično smanjuje – riječ je o pojavi **osjetne adaptacije**. Štoviše, opaženi intenzitet takvog podražaja može toliko oslabiti da podražaj postaje subliminalan i više ga ne opažamo. Npr. kad prst uronimo u toplu vodu, postupno se gubi osjet topline. Taj primjer ukazuje na sljedeće bitno pravilo: osjet topline “blijedi” u uronjenom dijelu prsta, ali ostaje jasno zamjetljiv u dijelu kože što je na granici tople vode i hladnijeg zraka; *percepcija je najoštrija u područjima najvećeg kontrasta.*

*Dva ključna prostorna obilježja osjeta su određivanje mjesta podraživanja (lokalizacija) i razlikovanje dvaju susjednih podražaja (diskriminacija)*

Dvije važne mjere svjesnosti prostornih vidova osjetnog iskustva su:

- 1) sposobnost prepoznavanja mjesta podraživanja i
- 2) sposobnost razlikovanja dva blisko smještena podražaja.

Sposobnost razlikovanja dva bliska podražaja određujemo mjerenjem **praga dviju točaka**, tj. najmanje udaljenosti na kojoj se dva podražaja još zamjećuju kao različiti. Prag dviju točaka je malen na vršcima prstiju, a bitno se povećava prema proksimalno (istodobno se smanjuje točnost lokalizacije mjesta podraživanja). To je stoga što je gustoća receptorne inervacije četiri puta veća na vršcima prstiju nego

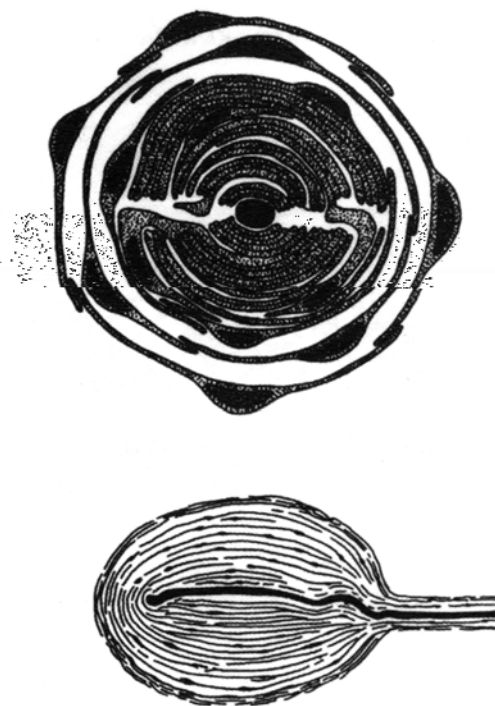
na dlanu (u vidnom sustavu, isto vrijedi pri usporedbi središnje foveje i preostalih dijelova mrežnice).

### Osjetni receptori prevode svojstva podražaja u neuralne kodove

Da bi se razumjelo proces osjetnog prevođenja, bitno je proučiti **receptorni (= generatorni) potencijal**, tj. lokalni potencijal što se *elektrotonički širi samo duž receptivne membrane*. Taj receptorni potencijal je najčešće depolarizirajući i uzrokovan otvaranjem kationskih ionskih kanala na  $\text{Na}^+$  i  $\text{K}^+$  (kao u slučaju EPSP). Podražaj što dovodi do nastanka receptornog potencijala može biti mehanički (pa je riječ o mehanoreceptorima), kemijski (pa je riječ o kemoreceptorima), svjetlosni (pa je riječ o fotoreceptorima), toplotni (pa je riječ o termoreceptorima). Podražaj prazne jakosti u nekim vrstama receptora (npr. mehanoreceptorima) dovodi do otvaranja ionskih kanala, a u nekim drugim vrstama receptora (npr. kemoreceptorima ili fotoreceptorima) do stvaranja unutarstaničnog drugog glasnika.

Kad receptor energiju podražaja prevode u neuralnu aktivnost, specifična svojstva podražaja (npr. intenzitet, trajanje) kodirana su različitim obrascima nastalih akcijskih potencijala, tj. **neuralnim kodovima**. Takvi kodovi najčešće se temelje na učestalosti i specifičnom vremenskom slijedu akcijskih potencijala u pojedinačnim živčanim vlaknima (frekvencijski kod), te na općoj raspodjeli aktivnosti u populaciji vlakana (populacijski kod).

*Frekvencijski i populacijski kod kodiraju intenzitet podražaja*



**Slika 22-5.** Pacinijevo tjelešce je najpoznatiji primjer ućahurenog osjetnog završetka. Periferni završetak primarnog osjetnog aksona završava usred ćahure sastavljene od niza koncentričnih slojeva posebnih epitelnih stanica.

Povećanje intenziteta podražaja dovodi do povećanja frekvencije akcijskih potencijala u osjetnim vlaknima.

Odnos između intenziteta podražaja i učestalosti ili broja izazvanih akcijskih potencijala opisujemo tzv. funkcijom intenziteta primarnog aferentnog vlakna. Supraliminalni podražaji uzrokuju i brži nastanak receptornih potencijala i veće amplitude tih potencijala; zauzvrat, takvi receptorni potencijali dovode do učestalijih akcijskih potencijala. Na tom svojstvu osjetnih neurona temelji se **frekvencijski kod intenziteta podražaja**: jači podražaji izazivaju veće receptorne potencijale, što uzrokuju i brojnije i učestalije akcijske potencijale.

Osim što povećaju učestalost akcijskih potencijala, jači podražaji također aktiviraju veći broj receptora; stoga je intenzitet podražaja kodiran i veličinom populacije aktiviranih receptora. Tu je riječ o **populacijskom kodu**. Povećanje broja aktiviranih receptora jednostavan je primjer populacijskog koda. Ukratko, povećanje intenziteta podražaja kodirano je na dva načina:

- 1) pojedinačno aferentno vlakno vodi veći broj akcijskih potencijala i
- 2) aktivira se veći broj aferentnih vlakana.

Slična načela vrijede i u motoričkim sustavima, gdje povećanje i populacije aktivnih neurona i frekvencije njihovih akcijskih potencijala određuju snagu mišićne kontrakcije.

### **Osjetni receptori se na podražaj adaptiraju brzo ili sporo i time kodiraju njegovo trajanje**

Bitno svojstvo osjetnih receptora je **prilagodba (adaptacija) na postojano podraživanje**: amplituda receptornog potencijala uvijek se *smanjuje* u odgovoru na kontinuirani podražaj. Vjeruje se da je adaptacija receptora bitna komponenta adaptacije opažanja. Receptor se može adaptirati brzo ili sporo. Pacinijevo tjelešce, smješteno u potkožnom tkivu, primjer je brzoadaptirajućeg (RA – od engl. rapidly adapting) mehanoreceptora. Ono privremeno odgovara *samo na pojavu i nestanak podražaja*. Stoga je trajanje kontinuiranog podražaja definirano početkom i završetkom podraživanja, jer i početak i završetak uzrokuju aktivaciju RA-receptora. Merkelov receptor (smješten u koži i osjetljiv na indentaciju kože) primjer je sporoadaptirajućeg (SA – od engl. slowly adapting) mehanoreceptora. Trajanje podražaja može se signalizirati i trajućim odgovorom SA receptora. Adaptacija je često posljedica karakterističnih svojstava odgovora ekscitabilne membrane osjetnog neurona, npr. inaktivacije  $\text{Na}^+$  i  $\text{Ca}^{2+}$  kanala ili aktivacije  $\text{Ca}^{2+}$ -ovisnih  $\text{K}^+$  kanala. Adaptacija može ovisiti i o ne-neuralnim pomoćnim strukturama što okružuju završetak primarnog aferentnog aksona. Primjerice, u Pacinijevom tjelešcu, te pomoćne strukture su koncentrični slojevi tkiva što okružuju aksonski završetak (sl. 24-5). Kad konstantni i trajni podražaj počne djelovati na Pacinijevo tjelešce, deformiraju se i vanjski i svi duboki slojevi, pa dođe do združene deformacije aksonske membrane i odgovora na početak podraživanja. Postupno, tijekom razdoblja konstantnog podraživanja, slojevi međusobno kliču, pa dođe do mehaničkog prigušenja pritiska na akson. Tako pomoćna struktura djeluje kao filter što eliminira postojanu ili sporu komponentu mehaničkog podražaja. Posljedica je da receptor odgovara samo na nagle promjene tlaka. Ako odstranimo pomoćnu strukturu (slojeve), Pacinijevo tjelešce se pretvori iz RA u SA receptor! Nagla adaptacija Pacinijevog tjelešca primjer je “ekstrakcije svojstva” (engl. feature extraction), tj. selektivne detekcije i

naglašavanja određenih svojstava podražaja, što je bitna funkcija osjetnih neurona.

*Kod “označenog kanala” omogućuje prepoznavanje modaliteta osjeta*

Većina osjetnih receptora su maksimalno osjetljivi na jednu vrstu energije, tj. podražaja – riječ je o **specifičnosti receptora**. Specifičnost je ključno svojstvo receptora i na njoj se temelji glavni mehanizam kodiranja modaliteta podražaja – **kod označenog kanala** (engl. labeled line code). Aksoni receptornih neurona djeluju kao modalitetno-specifične linije, tj. kanali komunikacije između periferije i CNS-a i prenose informacije o specifičnom modalitetu. Vrsta percipiranog osjeta (npr. bol ili dodir) ovisi o centralnim neuronskim vezama receptora – različite vrste receptora imaju različite neuronske veze. Tako, ekscitacija dotičnog receptora uvijek izaziva istu vrstu osjeta. Npr. električno podraživanje slušnog živca može se iskoristiti za signalizaciju tonova različitih frekvencija u bolesnika gluhih zbog ozljede unutarnjeg uha (pa su živac i centralne strukture ostali očuvani).

No, ne prenose se sve osjetne informacije sustavom označenih kanala. Relativno nespecifični receptor (ili neuralni put) može signalizirati različite modalitete rabeći različite obrasce okidanja – riječ je o **kodu obrasca** (engl. pattern code). Neke vrste kemoreceptora nisu specifične za pojedinačni podražaj. Po svemu sudeći, različiti modaliteti kemijskog osjeta (npr. različiti vidovi okusa) temelje se na različitim obrascima aktivacije kemoreceptora. Ljudi i životinje imaju 5 vrsta specijaliziranih receptora: kemoreceptore, mehanoreceptore, termoreceptore, fotoreceptore i nociceptore. Neke životinje imaju i posebne vrste receptora – npr. zmije zvečarke imaju receptore za infracrveno, a pčele za ultraljubičasto svjetlo.