

[Poprzedni rozdział](#) | [Wstęp do kognitywistyki - spis treści](#).

Receptory zmysłowe | [Czucie](#) | [Węch](#) | [Smak](#) | [Słuch](#) | [Wzrok](#) | [Zmysł równowagi](#) | [Interocepcja: pragnienie, głód, upływ czasu](#) | [Substytucja zmysłów](#)

A13.1. Receptory zmysłowe

Zajmiemy się teraz zmysłami. Dlaczego mamy takie zmysły a nie inne, skąd taka dziwaczna budowa wielu zwierząt? Odpowiedź na takie pytanie możliwa jest z perspektywy ewolucyjnej. Podsumowanie wiedzy o zmysłach znajduje się w siedmiu tomach liczącego ponad 5000 stron wydania "The Senses: A Comprehensive Reference" (red. Bernd Fritzsch).

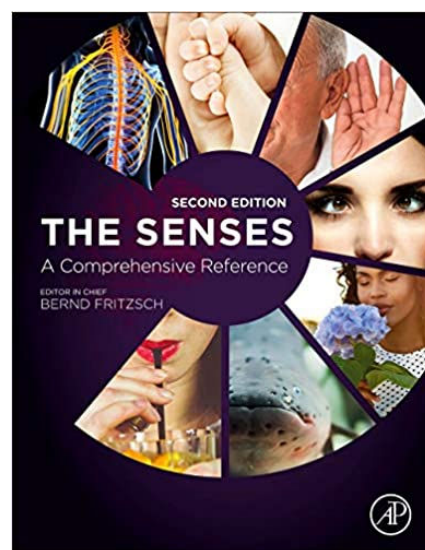
Percepcja nie powstała po to by widzieć świat w obiektywny sposób, lecz po to by sprawnie działać, unikać niebezpieczeństw i wykorzystywać możliwości działania zwiększające szanse przeżycia i sprzyjające rozmnażaniu się gatunku. Postrzega się głównie to co jest dla danego gatunku istotne, zależne od niszy ekologicznej, postrzeganie innych aspektów świata byłoby marnotrawieniem energii. W przypadku człowieka oznacza to zupełnie inne formy postrzegania niż np. w przypadku delfina, kota czy węża, inne są ich zmysły i inny obraz świata. Przekonanie, że widzimy i odczuwamy wszystko jest złudne. Moja reakcja na to co dociera do moich zmysłów nie jest reakcją na to co jest w świecie, tylko na to, co **mózg mi mówi o tym świecie**, a więc na to, co w nim jest interesującego z punktu widzenia człowieka jak i mojego subiektywnego punktu widzenia.

Intuicyjnie ludzie czasami zdają sobie z tego sprawę. **Wisz tyle co widzisz i widzisz tyle, co wiesz**, powiedziała pewna góralka do koleżanki. Kolor, wysokość i barwa dźwięku, smak czy zapach są **perceptami**, a nie tylko fizycznymi własnościami fal elektromagnetycznych czy akustycznych docierających do receptorów oka czy ucha. Wiele rzeczy istnieje tylko w świecie mentalnym, jako aktywacje sieci neuronowych. Dotyczy to wrażeń estetycznych, uczuć czy tworów wyobraźni, takich jak jednorożce czy anioły.

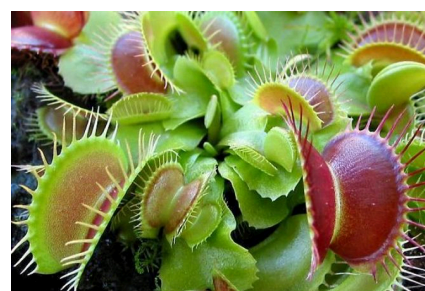
Percepty są rezultatem aktywności neuronów, ale zanim do tego dojdzie fizyczne bodźce muszą być przekształcone w impulsy neuronów. Receptory zmysłowe rozwijały się wyniku ko-ewolucji organizmów, dostosowując się do niszy ekologicznych różnych zwierząt. W efekcie w świecie zwierząt i roślin mamy wielką różnorodność receptorów, dostarczających sygnały przydatne do sterowania organizmem.

Najprostsze formy percepcji można dostrzec u organizmów jednokomórkowych i u roślin (LeDoux 2021, Baluška i inn 2006). Procesy metaboliczne w jednokomórkowych organizmach oparte są na skomplikowanych cyklach przemian biochemicznych. Błony takich komórek mają pory, kanały przez które mogą wpływać różne substancje chemiczne. Zaburza to zachodzące reakcje. W przypadku organizmów mogących się poruszać powstały mechanizmy orientacji, nazwane taksjami: bodźce chemiczne mogą wpłynąć na ruch w stronę większej koncentracji jakiejś substancji lub w stronę przeciwną. [Chemotaksja](#) dotyczy całego organizmu, ale dla złożonych organizmów może być też chemonastia, czyli ruch jakiejś części, np. wici.

Przykład: muchotłówka amerykańska, rosiczka i inne owadożerne rośliny poruszają czułkami, reagują na bodźce chemiczne, ale też mają receptory dotykowe, czyli wykazują się [haptionastią](#). Takie reakcje pomagają odnajdywać pożywienie i reagować na feromony, specyficzne związki chemiczne pozwalając na znalezienie partnera do rozmnażania. Gamety, czyli komórki płciowe, wykazują podobne taksje, dążąc w kierunku jaja. Komórki układu odpornościowego, czyli leukocyty, również mają receptory chemiczne i atakują obce ciała w organizmie. Różne bakterie reagują na wiele różnych substancji, takich jak glukoza, laktoza, albo mocznik, są też substancje szkodliwe, od których komórki się odsuwają. Ruch nie jest oczywiście precyzyjny, polega raczej na



The Senses-książka

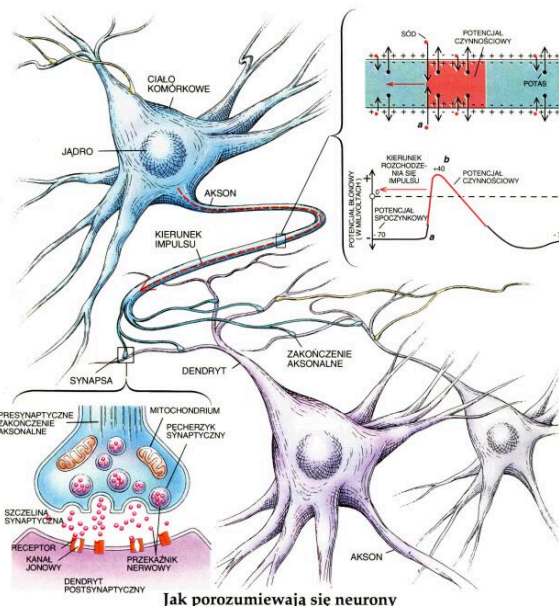
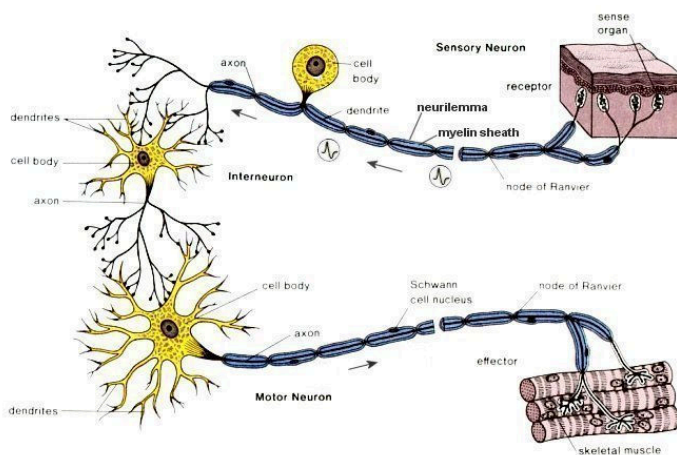


Muchotłówka

zwiększaniu lub zmniejszaniu intensywności ruchu wici.

Jest znacznie więcej [taksji](#), związanych z reakcjami na światło, ciepło, pole magnetyczne, elektryczne, czy grawitację.

Reakcje całych roślin na różne bodźce nazywa się tropizmem. Słoneczniki obracają swoje tarcze w stronę słońca. To przykład heliotropizmu, specjalnego rodzaju fototropizmu. Grawitacja wpływa na kierunek wzrostu roślin, geotropizm wpływa na sposób rozrastania się roślin, a hydrotropizm na kierunek wzrostu korzeni. Są to uniwersalne mechanizmy, reakcje na poziomie komórkowym stają się reakcjami na poziomie złożonych, wielokomórkowych organizmów. Komunikacja pomiędzy komórkami odbywa się na poziomie chemicznym. Rośliny porozumiewają się ze sobą, wysyłają sygnały, które inicjują wytwarzanie związków chemicznych pomagających innym roślinom bronić się przed szkodnikami. Część badaczy używa terminu "neurofizjologia roślin". Procesy sygnalizacji międzykomórkowej, receptory i neurotransmitery są pod wieloma względami podobne do tych, które zachodzą u zwierząt. Mózg zużywa około 20% energii wykorzystywanej przez cały organizm. Okazuje się, że [to końcówki nerwów](#) zużywają większość energii, syntezując lokalnie cząsteczki ATP konieczne do sprawnego działania synaps. W tych zakończeniach znajdują się pęcherzyki synaptyczne, w których przechowywane są neurotransmitery, uwalniane w niewielkich porcjach po stronie pre-synaptycznej w czasie aktywności synapsy. Jest to mechanizm podobny w całym układzie nerwowym. Odpowiedni zapas energii i neurotransmiterów potrzebny jest do sprawnego i szybkiego działania. Jednakże nawet w sytuacji spoczynkowej z pęcherzyków wypływają protony. Energia dla przemian chemicznych jest kompensowana za pomocą "pompy protonowej". Jest to [prawie połowa energii całkowitej](#) zużywanej przez mózg.



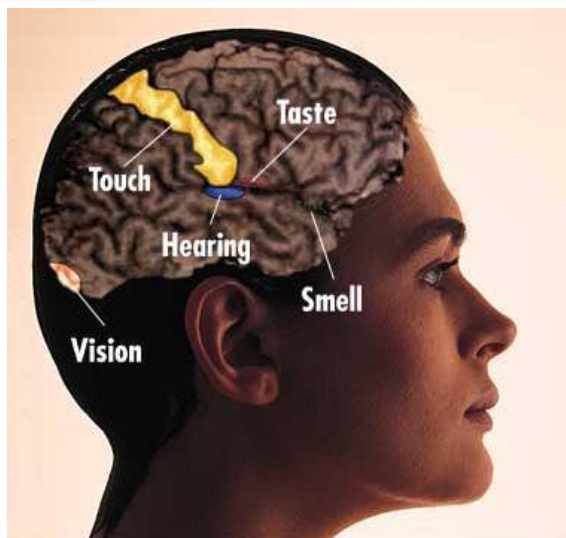
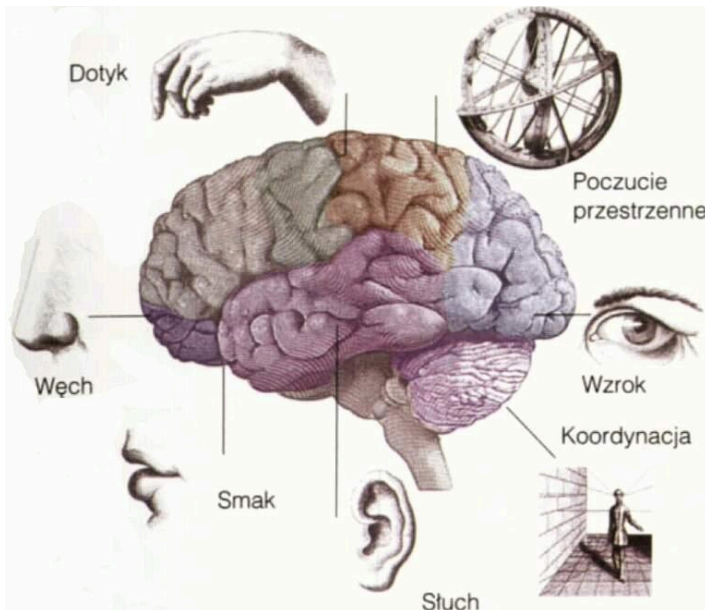
Od receptorów do neuronów

Ewolucja doprowadziła do powstania nie tylko wielkiej liczby receptorów, reagujących na różne formy oddziaływań, ale też sieci neuronów, które z każdego sygnału, które do tego systemu dochodzą, potrafią wydobyć przydatne informacje, które potrzebne są do podejmowania decyzji, określenia reakcji organizmu. Przyrządy fizyczne analizujące widmo światła czy inne sygnały oprócz receptorów zmieniających swoje własności w zależności od rodzaju stymulacji też zawierają obwody analizujące stan tych receptorów i przesyłające wyniki do dalszego wykorzystania. Dlatego już na lokalnym poziomie zmysłów odbywa się skomplikowane przetwarzanie sygnałów otrzymanych z receptorów przez różnego typu neurony.

[Transdukcja, czyli przekazywanie sygnałów](#) między komórkami, zaczyna się od przekształcenia jakiegoś fizycznego

oddziaływania na receptor, który pobudza neurony. Może to nastąpić na skutek mechanicznego nacisku zmieniającego przepływ jonów przez błony komórkowe, albo na skutek obecności cząsteczek chemicznych wiążących się z [receptorami w synapsach](#) i błonach komórkowych neuronów. Takie cząsteczki nazywamy w biochemii [ligandami](#), mogą to być substancje wpływające na receptory węchowe, smakowe, a wewnątrz mózgu hormony, neurotransmitery i neuromodulatory.

Jeśli dostatecznie dużo receptorów przepuści dużo dodatnich jonów (głównie jonów sodu Na^+ do wewnątrz i potasu K^+ na zewnątrz komórki) to nastąpi wygenerowanie potencjału czynnościowego, który w postaci impulsu będzie wędrował przez włókna nerwowe pobudzając kolejne neurony.



Od receptorów do neuronów

W tej części wykładu skupiamy się tylko na procesach lokalnych, procesy związane z interpretacją tych sygnałów zachodzące w mózgu omówimy później. Na razie mamy tu wstępny rzut oka na obszary mózgu zaangażowane w przetwarzanie informacji zmysłowej.

Jak dochodzi do pobudzenia sieci neuronowej? Zaczniemy od najstarszych zmysłów: czucia, węchu i smaku.



A13.2. Receptory: czucie i propriocepcja



Pierwszym zmysłem, który funkcjonuje już w życiu płodowym, jest czucie, zmysł dotyku. Można być niewidomym lub głuchym, pozbawionym węchu lub smaku, ale przypadki urodzenia całkowicie bez czucia nie są znane. Zauważono to już w starożytności.

Strzykwy osiągają długość kilku metrów, a jedynym zmysłem jest u nich dotyk (niektóre gatunki mają fotoreceptory, pozwalające na orientację w stronę światła). To wystarczy by wędrować po morskim dnie i filtrować organiczne resztki.

Sygnaty czuciowe można podzielić na kilka sposobów:

1. Czucie zewnętrzne to analiza sygnałów z narządów zmysłów. Można tu rozróżnić czucie eksteroceptywne (powierzchniowe), np. czucie dotyku, wibracji, bólu, swędzenia, temperatury czy smaku, odbierane przez receptory skórne, oraz czucie teleoceptywne, odległych bodźców, np. widzenie czy słyszenie.
2. [Czucie proprioceptywne](#) (głębokie) to sygnały z proprioceptorów znajdujących się w mięśniach, stawach, ścięgnach i błędniku (czucie równowagi), informujące o stanie i położeniu ciała.
3. Czucie wewnętrzne, interoceptywne (trzewne), to sygnały z interoreceptorów w narządach wewnętrznych i naczyniach krwionośnych.



Gwiazdonos amerykański

Czucie głębokie i trzewne jest często mało precyzyjne (protopatyczne); integracja informacji odbywa się głównie w pniu mózgu i ośrodkach podkorowych.

Czucie powierzchniowe i teleoceptywne pozwala na precyzyjne (epikrytyczne) różnicowanie bodźców, precyzyjna analiza informacji odbywa się dodatkowo w korze mózgu.

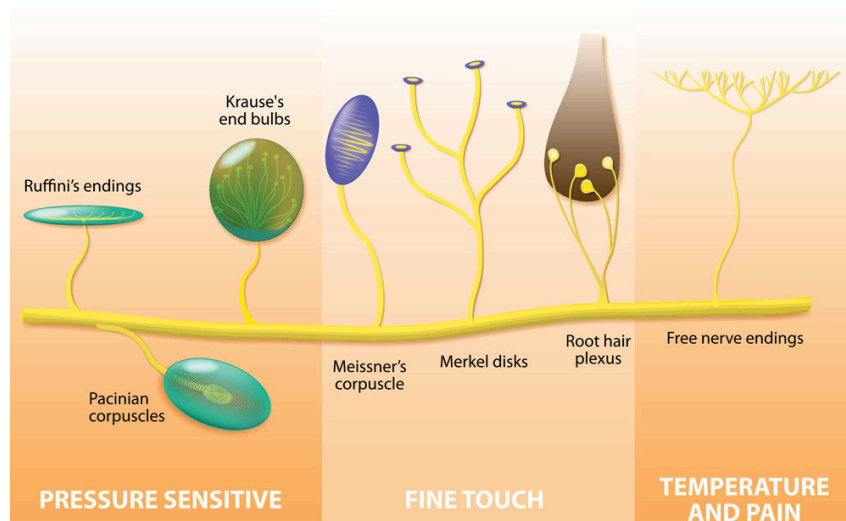
[Skóra](#) jest największym organem zmysłowym, jej powierzchnia u ludzi może osiągać nawet dwa metry², a grubość wynosi od 1,5 mm (powieki) do nawet 5 mm (pięty). Jej budowa jest różna u różnych gatunków zwierząt, zwykle składa się z kilku warstw w których są zarówno komórki układu nerwowego jak i komórki odpowiedzialne za reakcje immunologiczne (komórki Langerhansa), oraz liczne gruczoły potowe, łojowe, a także wyrastające z niej włosy, pazury, sutki, oraz otwory pozwalające na oddychanie, odżywianie i wydalanie. Skóra zapewnia stabilne warunki wewnętrzne, chroni ciało przed uszkodzeniami (promieniowaniem UW, uszkodzeniami mechanicznymi), jak i wnikaniem do wnętrza grzybów, bakterii czy wirusów, ale umożliwia selektywną wymianę różnych substancji.

Receptory czuciowe nazywane są też somatosensorycznymi (soma to ciało komórki). Końcówki dendrytów neuronów zagnieżdżone są w tkance skóry, mięśni i innych tkanek, dzięki czemu siły nacisku i naprężeń mogą wywołać ich reakcję. Te receptory wykazują dużą specjalizację: jedne są czułe na delikatne głaskanie skóry (są prace badające stopień przyjemności, w zależności od siły nacisku i szybkości głaskania), inne reagują na dotyk, wibracje czy temperaturę. Samych termoreceptorów reagujących na m od zimnej do bardzo gorącej mamy przynajmniej sześć różnych typów.

Część receptorów czuciowych umiejscowionych w mięśniach i ścięgnach, reagujących na napięcie, rozciąganie i kurczenie, przekazuje informacje o położeniu i ruchu ciała.

Interesują nas tu głównie funkcje związane z percepcją dotyku, ciepła, i różnych form bólu. W ludzkiej skórze mamy **5 podstawowych receptorów odpowiedzialnych za czucie**:

1. [Ciałka Ruffiniego](#), mechanoreceptory w głębszych warstwach skóry nieowłosionej, ulegają powoli habituacji, reagują na rozciąganie.
2. [Ciałka blaszkowate](#) (ciałka Vatera-Pacinięgo), tangoreceptory dotyku i nacisku, w głębokich warstwach skóry palców, ścięgnach, torebkach stawowych i innych, reagują silnie tylko na nowe bodźce, szybko się adaptują.
3. [Ciałka dotykowe](#) (Meissnera) to mechanoreceptory rozmieszczone na skórze (szczególnie rękach, ustach, strefach erogennych); są to końcówki nerwów otoczone torebkami, reagujące na wibracje do 50 Hz i szybko ulegające habituacji (np. nie czujemy ubrania po założeniu). Mechaniczne pobudzenie neuronów przez wibrację powoduje otwieranie i zamykanie kanałów jonowych neuronów, a to powoduje wysyłanie impulsów pobudzających sieci neuronowe.
4. [Ciałka Merkela](#), mechanoreceptory specjalizujące się w przekazywaniu informacji o nacisku i teksturze, nerwy zbierają informacje z kilkudziesięciu ciałek Merkela, najbardziej czułe przy 5-15 Hz, powoli się adaptują.
5. [Swobodne zakończenia nerwowe](#) przekazują informacje o bólu ([nocyceptory](#)), dotyku, nacisku i rozciąganiu (mechanoreceptory), oraz temperaturze. Mogą adaptować się szybko, średnio szybko i powoli, zależnie od [rodzaju włókien czuciowych](#), grubości i otoczki mielinowej. Różnią się szybkością przewodzenia impulsów: od 1 m/sek dla temperatury (włókna typu C), do 120 m/sek (włókna typu Aα).

Receptory w skórze ([Dana Foundation](#))

Owady potrafią wyczuwać najlżejszy ruch powietrza dzięki włoskom, pokrywającym ich ciało i odnóża. Potrafią określić wielkość i odległość od zbliżającego się osobnika, ich sygnały czuciowe uruchamiają mechanizm ucieczki. Potrafią też precyzyjnie określić położenie źródła dźwięku, np. wydawanego przez samicę lub potencjalną ofiarę. Zmysł dotyku wrażliwy na wibracje trudno w tym przypadku odróżnić od słuchu.

[Gwiazdonos](#) to gatunek kreta żyjącego na mokradłach. Ma receptory czuciowe z przodu głowy, nazywane [organami Eimera](#). Bada nimi otoczenie poruszając wypustkami z prędkością nawet 12 razy na sekundę. Te receptory pobudzają około 100 000 włókien nerwowych, przesyłając informację do jego mózgu. Pozwala mu to utworzyć dotykowy obraz środowiska, znaleźć robaki i owady, którymi się odżywia. My też potrafimy za pomocą dotyku poznawać otoczenie. Czucie proprioceptywne pozwala ustalić położenie ciała w przestrzeni i czasie, jego integralność. Nazywa się to somatognozją lub [obrazem ciała](#).

Ludzie mają około 2 mld receptorów czuciowych. Jaka jest ich czułość?

Dzięki liniom papilarnym możemy odczuć nierówności rzędu 50 nanometrów, czyli 5/100 000 mm!

Możemy też zauważyć różnice temperatury rzędu 0.01 stopnia Celsjusza.

Więcej informacji o receptorach i czuciu somatycznym jest na platformie [Lumen Boundles Biology](#).

Badaniem czułości percepcji i relacjami pomiędzy fizycznymi własnościami bodźców, a subiektywnymi wrażeniami, zajmuje się [psychofizyka](#). Pierwsze systematyczne obserwacje zrobiono już w XIX wieku, co pozwoliło na zdefiniowanie skali siły wrażeń zmysłowych. Nie odczuwamy wrażeń jeśli bodźce są zbyt słabe, np. kontrast oświetlenia nie różni się wystarczająco by dostrzec różnice. Jeśli ustali się próg, poniżej którego nie będziemy widzieć różnicy jasności czy barwy, to prawo [Webera-Fechnera](#) pozwala ocenić intensywność wrażenia jako proporcjonalną do logarytmu stosunku siły bodźca do jego wartości progowej.



A13.3. [Receptory: Węch](#)



Wiele zwierząt orientuje się prawie wyłącznie za pomocą węchu i dotyku. Ślimaki nagoskrzelne są całkiem ślepe, ale mają dobry węch. Tysiące gatunków takich zwierząt pokazuje, że sukces ewolucyjny jest możliwy nawet przy tak prymitywnych zmysłach. Wiele zwierząt morskich orientuje się głównie za pomocą węchu. Podstawowe funkcje węchu to szukanie pożywienia, partnera gotowego do zapłodnienia (większość zwierząt nie marnuje energii na bezpłodny seks), mapa orientacji zapachowej związana z oznaczaniem terenu.

Znamy około 1000 różnych [receptorów węchowych](#) występujących u różnych zwierząt, ale każdy zapach pobudza wiele z nich i każdy receptor reaguje na wiele zapachów, nie ma tu prostej zależności.

Podobnie jak słowa zapisywane za pomocą niewielkiej liczby różnych liter, różne wrażenia zapachowe związane są z pobudzaniem kombinacji receptorów (mechanizm ten częściowo poznano w 1999 roku). Dzięki takiemu kombinatorycznemu kodowaniu możemy rozróżnić znacznie więcej zapachów niż mamy różnych typów receptorów. W 2004 roku przyznano nagrodę Nobla za odkrycie mechanizmu kodowania zapachów (Linda B. Buck, Richard Axel). Ludzie potrafią rozróżnić około 10 000 różnych zapachów. [Przemysł perfumeryjny](#) zatrudnia osoby o wyjątkowej wrażliwości na zapachy. Są to ludzie, którzy mają wyobraźnię zapachową i potrafią tworzyć kompozycje zapachowe w

swojej głowie. Talent twórców perfum zależy od ich wyobraźni: badania fMRI pokazały reakcję kory węchowej pod wpływem wyobraźni. To rzadka umiejętność wymagająca długiego treningu, pod jego wpływem kora węchowa reaguje silniej na zapachy i robi się nieco grubsza.

Wszyscy ludzie w znacznym stopniu cierpią na **anomię zapachów** - potrafimy rozpoznać a przynajmniej rozróżnić bardzo wiele zapachów, ale nazwać tylko nieliczne z nich, większość uznając za przyjemnie pachnące bądź śmierdzące.

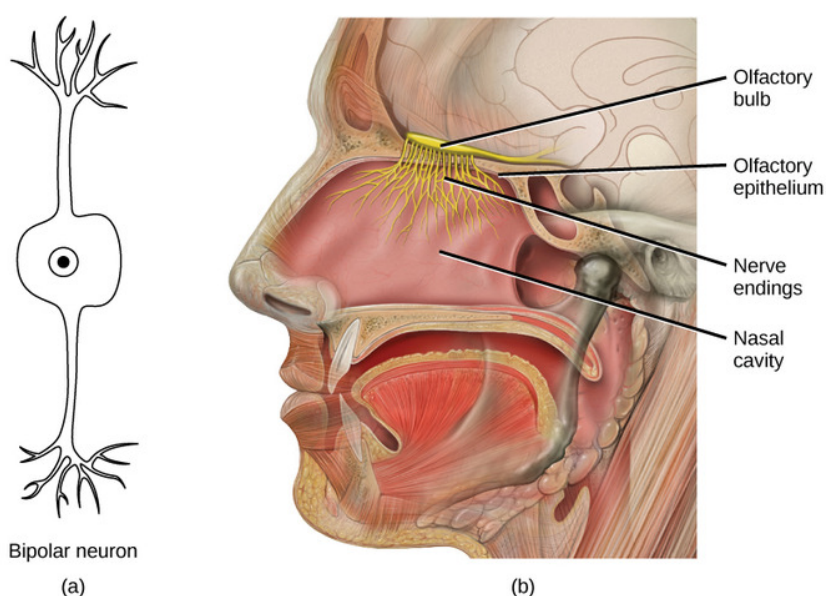
W niektórych kulturach zapachy grają większą rolę, a nazywanie zapachów jest równie łatwe jak nazywanie kolorów. Przykładem jest lud zbieracko-myśliwski Jahai z Półwyspu Malajskiego ([Majid, Kruspe 2018](#)), który radzi sobie znacznie lepiej niż ludzie z innych grup etnicznych. Jest to związane z ich trybem życia i rolą zapachów.

Uszkodzenia kory węchowej powodują nieprzyjemne halucynacje węchowe, czasami to oznaki ataku padaczki.

Receptory smakowe mają w większości taką samą budowę jak zapachowe. Receptory zapachowe pobudzają się w momencie interakcji z chemicznymi cząsteczkami, więc ich aktywność szybko zanika. Pobudzenie następuje na skutek przepływu powietrza, potrzebny jest więc ruch, czyli aktywne węszenie.



Ślimak nagoskrzelny (WD)



Receptory węchowe ([Lumen Biology](#)), dokładniejszy [rysunek w Wiki](#)

Neurony w opuszcze węchowej mają nietypową, budowę bipolarną, długi dendryt rozgałęziający się na 5-20 rozgałęzień do receptorów (białek) przyczepionych do **rzęsek** w jamie nosowej, do których przyklejają się cząsteczki zapachowe. Białka to sekwencje aminokwasów, które działają jak receptory, wiążąc się z molekułami różnych typów. W każdej z rzęsek neuronu są takie białka, więc neurony reagują na specyficzne zapachy.

To jedyny system zmysłów, który przesyła sygnały bezpośrednio do kory mózgu, bez pośrednictwa wzgórza. Nie ma tu skrzyżowania sygnałów z prawej i lewej dziurki nosa.

Oszacowania liczby typów i całkowitej liczby receptorów węchowych są bardzo szacunkowe. Ludzie mają kilkadziesiąt milionów **komórek węchowych** w nosie w obszarze około 2 na 5 cm; psy zależnie od rasy mają od 1 do 4 miliardów, a najlepszy węch mają niedźwiedzie (oceniany na 7 razy lepszy niż psy).

U człowieka około 636 genów koduje białka około 350 różnych typów receptorów węchowych. Ta grupa genów jest największą w ludzkim genomie. W toku ewolucji część z tych genów (oceniana na prawie połowę) straciła swoją aktywność, nie polegamy już na węchu w podobnym stopniu jak nasi przodkowie. Myszy mają aż 1300 typów receptorów. Ich zdolność do dyskryminacji różnych zapachów jest więc znacznie większa niż nasza.

Wrażliwość na zapachy wykazuje znaczne indywidualne różnice. Kilkaście milionów neuronów przesyła sygnały przez nerw węchowy do skupisk neuronów w opuszcze węchowej. To zewnętrzny, pierwotny fragment kory (neurony opuszki podobne są do komórek nabłonka skór nego). Te sygnały dochodzą też bezpośrednio do ciała migdałowatego układu limbicznego, co ułatwia szybkie reakcje emocjonalne, np. strach wywołany zapachem.

Owady takie jak ćmy mają świetny węch pozwalający im znaleźć gnijące jedzenie. Ich receptory węchowe umieszczone są w antenkach wyglądających jak wielkie uszy i reagują na feromony specyficzne dla danego gatunku. Jeśli nie mamy

receptorów reagujących na takie cząsteczki nie wywołują one w nas wrażeń zapachowych.

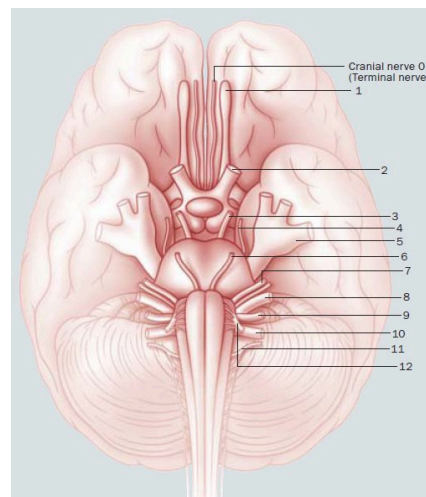
Ewolucyjnie wydaje się, że Homo Sapiens miał nieco lepszy węch niż wymarłe gatunki hominidów, ale stosunkowo niedawno zaczął polegać na węchu psów, co osłabiło jego własne możliwości. Kobiety mają średnio lepszy węch od mężczyzn, co może mieć wyjaśnienie ewolucyjne, ale są tu duże indywidualne różnice.



Ćma *Lymantria dispar*

Informacje na temat sygnałów z narządów zmysłów dochodzą przez 12 par [nerwów czaszkowych](#). Sygnały węchowe dochodzą przez nerw pierwszy (I).

Nerw zerowy (terminalny) leży bardzo blisko nerwu I. Nerw ten odkryto w 1913, ale zwykle nie był on wymieniany w podręcznikach anatomii. Prawdopodobnie podłączony jest do ludzkiego odpowiednika [narządu Jakobsona](#) (narządu przylemieszowego), który u wielu zwierząt ma receptory [feromonów](#) i dopiero w latach 1990 został jednoznacznie opisany u ludzi. Funkcje tego narządu u ludzi są nadal niejasne, nie łączy się on z opuszką węchową. Niewielka część połączeń nerwu trafia do siatkówki: długość dnia jest ważnym parametrem sterującym zachowaniami seksualnymi. Wiadomo też, że geny odpowiedzialne za tworzenie receptorów feromonów u myszy są również u człowieka (Linda Buck, Stephen Liberles, 2006), więc zapewne rola nerwu zerowego jest podobna u ludzi do pełnionej u innych ssaków.



Nerwy czaszkowe

Przerwanie nerwu zerowego u chomików powoduje utratę zainteresowania partnerem. Elektryczna stymulacja u różnych zwierząt wywołuje reakcje seksualne, np. uwalnianie spermy u złotych rybek. U płaszczyk zakończenie nerwu zerowego w podwzgórzcu uwalnia hormony regulujące zachowania seksualne (np. [GnRH](#), R.D. Fields, Univ. Maryland). Wieloryby i delfiny nie mają węchu (nos zastąpiła im dziura oddechowa na grzbiecie), ale mają nerw zerowy.

Zwykle kobietom podobają się bardziej zapachy koszul noszonych przez mężczyzn o odmiennym układzie immunologicznym, ale zażywanie pigułek antykoncepcyjnych zmienia te preferencje. Środki antykoncepcyjne i zapachowe mogą zaburzać normalne działanie systemu doboru partnera, w efekcie mogą się przyczyniać do wzrostu liczby niedobrych par.

[Aromaterapia](#), czyli leczenie zapachami, oparte jest na sensownym założeniu, że zapachy mogą wywoływać reakcje fizjologiczne. Nie ma jednak dowodów na specyficzne działanie terapeutyczne; zapachy mogą nam zmieniać nastrój, ale działania uzdrawiające to wynik efektu placebo.

Łzy wydają się bezwonne, jednak pokazano obniżenie się poziomu pobudzenia seksualnego (reakcje fizjologiczne, poziom testosteronu) u mężczyzn w reakcji na łzy kobiet (Shani Gelstein, Noam Sobel, 2011). Brak jest jeszcze badań wpływu męskich łez na kobiety (mężczyźni rzadziej płaczą, więc badania są trudniejsze). Łzy prawdopodobnie zawierają feromony.

Z praktycznego punktu widzenia ważna jest [uciążliwość zapachowa](#). W podręczniku Wiki do tego przedmiotu jest sporo informacji o węchu i zapachach, oraz prawach olfaktometrii.

Czy możliwa jest bezpośrednia stymulacja kory węchowej, odzyskanie wrażliwości węchowej lub nawet super-czuły zmysł węchu? Prace w tym kierunku są [bardzo zaawansowane](#).



A13.4. [Receptory: Smak](#)



Smak jest ściśle powiązany z węchem, ze względu na wykorzystywanie tych samych receptorów.

Czy naprawdę mamy 4 [podstawowe smaki](#): słodki, słony, kwaśny, gorzki, odbierane przez różne części języka? Piąty smak to odkryty przez japończyków "umami", smak glutaminian sodu - to jeden z aminokwasów, dodawany często do pożywienia,

jeden z głównych składników przyprawy maggi. Receptor tego smaku został odkryty w 2001 roku. Umami nadaje jedzeniu większą "wyrazistość", jest wówczas bardziej pikantne.

Przekonanie, że obszary języka reagują różnie na smaki to popularny pogląd, ale różnice pomiędzy różnymi częściami języka są niewielkie. Kubki smakowe reagują na wszystkie smaki a receptorów jest znacznie więcej niż tylko pięć. Nasze kategorie są bardzo rozmyte, w każdej z nich jest wiele odmian.

Podobnie jak w przypadku zapachu każdy z receptorów smakowych reaguje na specyficzne cząsteczki. W tym przypadku oddziałują one bezpośrednio na kanały jonowe. Słone substancje zawierają cząsteczki NaCl, dostarczając jonów sodu bezpośrednio pobudzających neurony. Nie będziemy omawiać dokładnie tych mechanizmów, ale sporo już na ten temat wiadomo. Kwaśne substancje zawierają kwasy, które oddziałują na rodzinę [białek termoreceptorowych](#), zmieniając koncentrację jonów wodoru. Substancje słodkie, gorzkie i umami wiążą się z receptorami sprzężonymi z tzw. [białkami G](#). Każdy neuron reaguje więc na specyficzny skład chemiczny cząsteczek rozpuszczonych w ślinie na języku.

Mamy około 2000-5000 [kubków smakowych](#), każdy skupia ok. 150 różnych receptorów. Kubki są na języku i trochę też można je znaleźć na podniebieniu.

Kubki smakowe znajdują się w [brodawkach języka](#), w każdej może być do ośmiu kubków. Są też większe brodawki okolone, w których może być nawet 100 kubków smakowych. Część brodawek nie zawiera kubków smakowych, ale pomagają rozdrabniać i przesuwac pożywienie.

Niektóre komórki smakowe żyją jedynie 10 dni!

Indywidualne różnice w percepcji smaku są duże: życie dla niektórych ludzi jest słodsze ... Wrażliwość na smaki wynika z uwarunkowań genetycznych. [Fenylotiokarbamid \(PTC\)](#) przez 2/3 populacji uważany jest za mocno gorzki, a 1/3 nie czuje wcale jego smaku - odpowiedzialna jest za to pojedyncza mutacja genetyczna. Znanych jest kilka takich przypadków.

25% populacji jest szczególnie wrażliwa na gorycz, zwłaszcza kobiety; ta wrażliwość wzrasta w okresie ciąży. O percepcji smaku decydują warunki i stan nasycenia, głodni czujemy większą przyjemność z jedzenia, smak lodów przestajemy zauważać już po paru minutach lizania.

Co wpływa na smak?

- Słodki: cząsteczki organiczne, cukry, alkohole.
- Gorzki: cząsteczki organiczne, często trucizny.
- Słony: roztwory soli, jony, np. kation sodu, wrażenie modyfikowane przez anion, np. NaCl i NaK.
- Kwaśny: jony wodorowe, aniony mogą zmodyfikować efekty smakowe.

Węch jest 10 000 razy bardziej wrażliwy na stężenie cząsteczek chemicznych niż smak! Wywęszyć można niemal pojedyncze cząsteczki. Kiedy coś smakujemy zapach dochodzi do jamy nosowej przez wewnętrzne kanały do receptorów węchowych. Bez węchu wrażenia smakowe są bardzo słabe (np. w czasie przeziębienia lub po śwince). Utrata wrażliwości na zapachy łączy się zwykle z utratą smaku (to jeden z objawów zakażenia wirusem Covid-19).

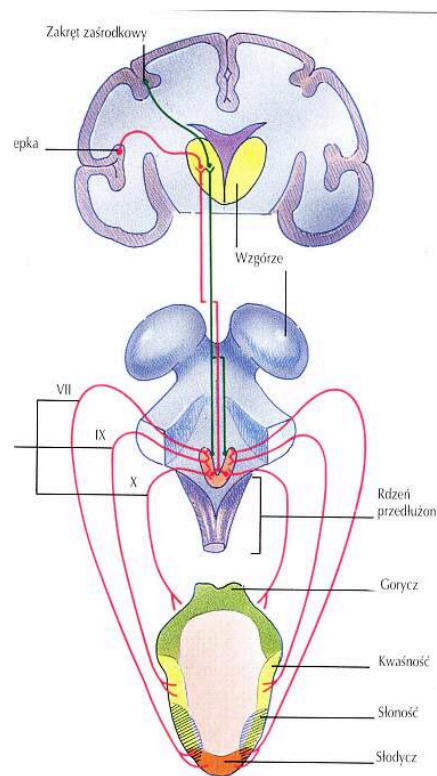
Smak rozpoznawany jest dopiero po rozpuszczeniu pożywienia przez ślinę. Suchość w ustach pociąga za sobą osłabienie wrażeń smakowych. Na smak wpływa też temperatura i struktura pożywienia.

Wrażenia smakowe mogą zniknąć jeśli pomimo ciągłego pobudzania receptory przestają reagować. To zjawisko adaptacji smaku jest rezultatem wpływu cząsteczek, które blokują pewne receptory, np. adaptacja do kwasu (np. kwasu cytrynowego) może wywołać wrażenie słodkości wody.

[Mirakulina](#) zmienia kwaśne smaki na słodkie, na razie stosowana tylko w Japonii i Afryce Zachodniej.

Inne [substancje modyfikujące smak](#).

Ostre potrawy, zawierające [kapsaicynę](#), wywołują wrażenia pieczenia. Nie są to bodźce smakowe tylko bólowe. Ostrość potraw porównuje się za pomocą [skali Scoville'a](#) (SHU). Ekstrakt kapsaicyny może osiągać 16 mln SHU, a najostrejsze odmiany papryki nawet 3 mln, typowe odmiany mają kilka do kilkudziesięciu tysięcy SHU.



Błędne wyobrażenie o smaku

A13.5. Receptory: Słuch

Dwa zmysły, których działania jesteśmy świadomi przez większość czasu to słuch i wzrok. Dzięki nim możemy reagować z wyprzedzeniem na wydarzenia dziejące się w znacznej odległości od nas. Są to więc zmysły teleceptywne. [Jak działa słuch?](#) (Dana Foundation).

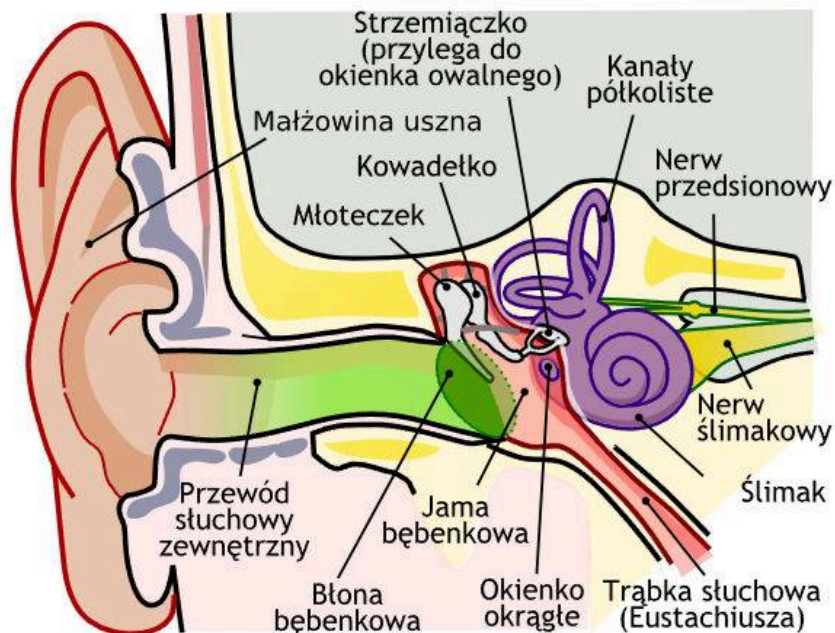
Ogólne informacje o własnościach [słuchu są tutaj](#).

Czym jest dźwięk? Fale dźwiękowe to zmiana ciśnienia powietrza, która podobnie jak podmuch wiatru może poruszać błoną bębenkową w naszym uchu, ale znacznie szybciej, kilkadziesiąt do kilkunastu razy na sekundę. Szybkość tych zmian, czyli częstotliwość z jaką zmienia się ciśnienie powietrza, postrzegana jest jako wysokość dźwięku. Im wyższa częstotliwość tym wyższy dźwięk. Im wyższa częstotliwość tym krótsza długość fali dźwiękowej, która wędruje w powietrzu z szybkością 343 metrów na sekundę. Jeśli więc w ciągu sekundy amplituda dźwięku zmieniła się 343 razy to odległość pomiędzy jej maksymalnymi wartościami wynosiła by 1 metr. Gdyby to było 3430 raz to ta odległość wyniesie 10 cm, a dźwięki o częstotliwościach 10 kHz będą miały długość fali około 3.4 cm.

Słyszalne dźwięki mają częstotliwość od około 20 Hz - są wtedy ledwo słyszalne, potrzebna jest duża energia, czyli amplituda fali dźwiękowej, duże zmiany ciśnienia, by dało się tak niskie dźwięki usłyszeć. Największe piszczałki w kościelnych organach są zdolne wytworzyć dźwięki o częstotliwości 16 Hz. Najwyższe dźwięki dające się usłyszeć mają około 15-20 000 Hz, ale tak wysokie częstotliwości wpływają głównie na barwę dźwięku. Najwyższy dźwięk fortepianu to C5, ma 4186 Hz i wydaje się bardzo wysoki.

Psy mogą słyszeć nawet 65 000 Hz, koty nieznacznie mniej, stąd reagują na ultradźwiękowe gwizdki które dla nas są niesłyszalne. Zwierzęta takie jak nietoperze czy delfiny są w stanie usłyszeć i wytworzyć dźwięki dla nas niesłyszalne, nawet do 200 000 Hz. To odpowiada długości fali 2 mm i jest konieczne by zlokalizować precyzyjnie za pomocą echosondy położenie owada. Słuch ciem i niektórych gatunków pasikoników reaguje na wibracje od 10 Hz do 190 kHz co pozwala mu usłyszeć nietoperze! Prędkość dźwięku w wodzie morskiej wynosi 1530 m/s, co pozwala na lokalizację obiektów na poziomie rzędu 1 cm.

Fale dźwiękowe: Przez powietrze docierają do małżowiny usznej, następnie przewodem słuchowym zewnętrznym do błony bębenkowej. Pod wpływem drgań powietrza błona bębenkowa porusza przylegający do niej młoteczek. Drgania z młoteczka są przekazywane na kowadełko i strzemiączko, za pośrednictwem okienka owalnego trafiają do ucha wewnętrznego, gdzie drgania są zamieniane na impulsy nerwowe, które nerwem słuchowym (zob. droga słuchowa) docierają do ośrodków słuchowych w korze mózgowej.



Budowa ucha, [rysunek w Wiki](#)

Żeby informacje o dźwiękach dotarły do mózgu bodziec akustyczny musi dotrzeć do receptorów i przekształcić zmiany ciśnienia na sygnały elektryczne w taki sposób by zachować strukturę dźwięku, częstotliwość, głośność i jego lokalizację. Szybkie zmiany ciśnienia, czyli fale dźwiękowe wytwarzane są przez drgające obiekty, np. powietrze przepływające przez wibrujące struny głosowe.

Ludzkie ucho można podzielić na trzy funkcjonalne segmenty: ucho zewnętrzne, ucho środkowe i ucho wewnętrzne. Fale dźwiękowe docierają przez małżowinę uszną do przewodu słuchowego, zmiany ciśnienia powodują drgania cienkiej błony bębenkowej, która jest najgłębiej leżącą częścią ucha zewnętrznego. Małe kosteczki w uchu środkowym pośredniczą w przekazywaniu wibracji do ucha wewnętrznego, które jest wypełnione płynem. Kowadełko łączy młoteczek ze strzemiączkiem, które porusza okienkiem owalnym, dzięki czemu wibracje docierają do ucha wewnętrznego, gdzie sygnały

elektryczne z ucha środkowego pobudzają komórki słuchowe. Trzy kosteczki kostne występują tylko u ssaków. Pojedyncze kosteczki znajdujemy u różnych zwierząt, np. u żaby i różnych gadów samo strzemiączko przenosi drgania do ucha wewnętrznego.

Ucho wewnętrzne składa się z trzech części: kanałów półkolistych, przedsionka i ślimaka, czyli spiralnie zwiniętego, zwężającego się kanału ucha wewnętrznego, w którym znajdują się komórki rzęsate. Wibracje okienka owalnego wytwarzają fale w płynie wewnątrz ślimaka. Dłuższe fale, czyli niskie częstotliwości, docierają do głębszej części ślimaka, w którym jest błona podstawna, membrana coraz cieńsza w kierunku wierzchołka ślimaka. W części ślimaka znajduje się narząd spiralny, zwany [narządem Cortiego](#). Tu rząd około 3500 wewnętrznych komórek rzęsatych, znajdujących się nad błoną podstawną, pobudzany jest przez drgania o różnych częstotliwościach. Na zewnątrz są bardziej liczne komórki rzęsate, mające długie rzęski przyłączone od błony nakrywkowej. Rzęski wyginane przez wibrację otwierają i zamykają kanały jonowe, są więc mechanoreceptorami, przekazującymi impulsy neuronów do nerwu ślimakowego. Intensywność sygnału zależy od liczby stymulowanych komórek rzęsatych, a częstotliwość od miejsca komórek wzdłuż błony podstawnej. Są one dostrojone do charakterystycznych częstotliwości, sąsiednie komórki różnią się zaledwie o około 0.2%. Każda wewnętrzna komórka rzęsata łączy się z około 10 dwubiegunowymi neuronami w nerwie słuchowym. Z ślimaka nerw ten trafia do rdzenia kręgowego i kilku jąder w pniu mózgu, co pozwala na szybką analizę wstępną. Większość pobudzeń z ucha dochodzi do przeciwległej półkuli mózgu.

Skąd się wziął tak dziwny mechanizm słuchu? Z przekształcenia [dolnej szczęki gadów](#). Można to bezpośrednio zaobserwować u noworodków kangura, kawałek żuchwy przesuwa się tam w ciągu kilku tygodni do ucha środkowego. Ewolucja dostroiła zakres największej czułości ucha do dźwięków mowy, czyli zakresu 500-3000 Hz. Rozmowy telefoniczne były w przeszłości przekazywane w paśmie o zbliżonej szerokości.

Wiele zwierząt rozróżnia bardzo dobrze kierunki poruszając uszami i kręcąc głową. Wymaga to wielkiej precyzji w określeniu różnicy czasu dojścia sygnału do obu uszu. Mózgi zwierząt dokonują niesamowitych obliczeń z ogromną prędkością.

Informacje o dźwiękach mózg może otrzymać dzięki wibracjom rozchodzącym się przez kości.

Próg czułości to zmiana ciśnienia atmosferycznego o jedną miliardową część, a próg bólu to zmiana 10 bilionów (10^{13} , 130 dB) razy większa! Około 16-20 tysięcy włosków w uchu środkowym (komórek rzęsatych) reaguje na fale dźwiękową umożliwiając rozróżnienie około 1500 wysokości dźwięków. Fortepian ma 88 klawiszy, najniższy dźwięk to $A^2 = 27,50$ Hz, a najwyższy C^5 to 4186 Hz. Przy dźwięku 1000 Hz możemy zauważyć różnice rzędu 1 Hz. Gra na skrzypcach wymaga naciśnięcia struny w odpowiednim miejscu tak, by różnica była mniejsza od dającej się usłyszeć przy danej częstotliwości. To wymaga ogromnej precyzji trafienia palcem w odpowiednią część struny, wycucia napięcia struny.



A13.6. [Receptory: Zmysł równowagi i orientacja w przestrzeni](#)



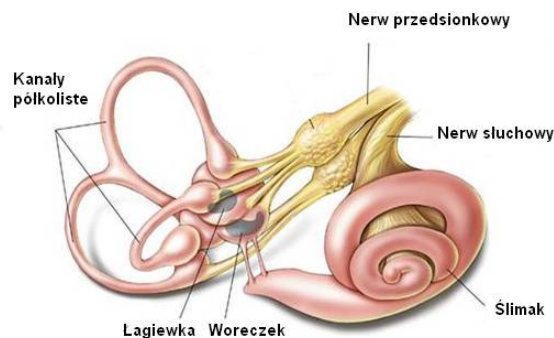
Grawitacja wywiera na nas siłę, która wymaga odpowiedniego przeciwdziałania. Zachowanie równowagi wymaga by do mózgu dotarła informacja z różnych miejsc:

- z [układu przedsionkowego](#) ucha - relacja głowy względem pionu, przyspieszenia wykrywane za pomocą komórek w błędniku;
- wzroku, który również dostarcza informacji o położeniu ciała;
- receptorów nacisku stóp, informujących o rozkładzie obciążenia i odchyleniu środka ciężkości ciała;
- propriocepcji dającej informację o napięciu mięśni.

Integracja tych informacji tak, by określić napięcie mięśni potrzebne do utrzymania równowagi, jest bardzo skomplikowanym procesem. Mamy wiele współpracujących ze sobą struktur i typów receptorów, dostarczających informację do mózgu, analizowanej przez korę mózgu oraz mózdzek.

Sprzężenie z układem wzrokowym ilustruje fakt, że bezwarunkowy [odruch przedsionkowo-oczny](#) (VOR), czyli ruchu gałek ocznych w przeciwnym kierunku do kierunku obracania całej głowy lub ciała, jest konieczny nie tylko dla utrzymania równowagi, ale też do prawidłowego widzenia. Taka kompensacja ruchu głowy pozwala na stabilizację pola widzenia, skupienie na widzianym obiekcie i integrację informacji z obu oczu. Zagadnienia te badał na przełomie 19 i 20 wieku niemiecki fizjolog [Ernst Ewald](#), wiążąc je z asymetrycznie generowanymi pobudzeniami neuronów w kanałach półkolistych w zależności od położenia głowy i przyspieszenia ruchu. Ewald zajmował się badaniem [oczopląsu](#), zaburzeniami prawidłowych ruchów gałek ocznych wynikających zwykle z uszkodzeń układu przedsionkowego.

System przedsionkowy wykorzystuje takie same receptory i komórki rzęsate co słuch, ale pobudza je w odmienny sposób. Budowa anatomiczna pozwala wykorzystać te same receptory do innych celów. Pięć przedsionkowych narządów receptorowych (błędnik przedsionkowy lub labirynt przedsionkowy) znajdujących się w uchu wewnętrznym to łagiewka, woreczek i trzy kanały półkoliste. Łagiewka i woreczek reagują na przyspieszenie w linii prostej względem kierunku wyznaczonego przez grawitację. Pochylenie głowy sygnalizowane jest przez zagięcie rzęsek stymulujących określone neurony w wypełnionych płynem kanałach półkolistych. Są to rurkowe pętle rozmieszczone w trzech płaszczyznach, ustawione do siebie pod kątem około 45 stopni w stosunku do poziomu.



Kanały półkoliste układu przedsionkowego

U podstawy każdego kanału jest skupisko komórek rzęsatych, które monitorują przyspieszenie liniowe i kątowe wynikające z obrotu głowy, dzięki czemu ruchy głowy w trzech kierunkach wywołują różne reakcje neuronów. Wykrywanie przyspieszeń wymaga oceny bezwładności ruchu. Łagiewka i woreczek najbardziej reagują na przyspieszenie w linii prostej, takie jak grawitacja. Około 30 000 komórek rzęsatych w łagiewce i 16 000 komórek rzęsatych w woreczku leży poniżej warstwy galaretowatej żelatyny. Ich rzęski zanurzone są w żelatynie, w której znajdują się kryształki węglanu wapnia ([otolity](#)). Ten mechanizm jest już obecny u ryb. Ruch tych kryształków i żelatyny wpływa na pobudzenie komórek rzęsatych i umożliwia ocenę bezwładności, a tym samym przyspieszeń. Woda w naczyniu, które porusza się po zakrzywionej linii, przelewa się na różne strony, a kamyki uderzają w ścianki tego naczynia zależnie od kierunku przyspieszenia ruchu. Taki system dostarcza informacji o zmianach prędkości, czyli przyspieszeniach, a nie samej prędkości.

Przedstonkowa gałąź nerwu przedsionkowo-ślimakowego czaszkowego zbiera informacje na temat położenia ciała.

Połączenia (projekcje neuronalne) nerwu przedsionkowo-ślimakowego z korą skroniową wyjaśniają uczucie zawrotów głowy; projekcje na obszary autonomicznego układu nerwowego w pniu mózgu wyjaśniają chorobę lokomocyjną; projekcje do pierwotnej kory somatosensorycznej monitorują subiektywne pomiary świata zewnętrznego i własnego ruchu.

Układ równowagi wraz z układem czuciowym, wzrokiem i propriocepcją bierze udział w tworzeniu mapy przestrzeni wokół ciała (peripersonalnej). Przestrzeń bliska, w której możemy działać, jest inaczej reprezentowana niż przestrzeń odległa.

Zaburzenia reprezentacji przestrzeni peripersonalnej wywołują ciekawe efekty:

Obraz świata i relacji przestrzennych jest kombinacją egocentrycznego i allocentrycznego punktu widzenia. Allocentryczne (od greckiego słowa "inny") postrzeganie, związane z obiektami, rozwija się pomiędzy 3 a 5 rokiem życia, kiedy dziecko zaczyna sobie wyobrażać świat z innej perspektywy niż tylko egocentryczna.

Okaże się, że są to mechanizmy, które dają nam poczucie lokalizacji w miejscu, w którym jest nasze ciało. Jest to wynik procesów neuronalnych, do których wrócimy, ale na razie nie jesteśmy gotowi by je analizować.

W niektórych kulturach afrykańskich jak i azjatyckich zwraca się wielką uwagę na sposób poruszania się i utrzymanie równowagi, jest to istotne zwłaszcza w czasie tańców. W języku [Anlo-Ewe](#) używanym przez plemiona na południowym wschodzie Ghany jest ponad pięćdziesiąt różnych wyrazów na określenie sposobu poruszania się. Pojęcie "seselelame" oznacza czuj-czuj-ciało-wewnątrz określa odczucia kinestetyczne. Taki sposób zmysłowego odczuwania świata pokazuje, że zachodni dualizm ciało-umysł jest kulturowo uwarunkowany i niezrozumiały w niektórych kulturach (Guerts 2003). Obserwacja ruchu człowieka pozwala ocenić aspekty a nawet walory moralne danej osoby.



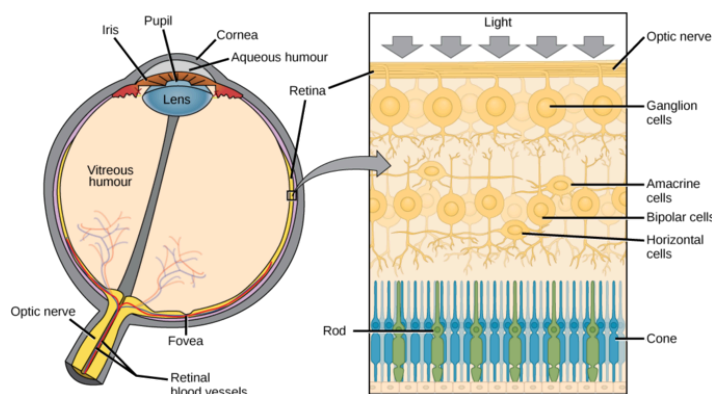
[A13.7. Receptory: Wzrok](#)



Rozproszone światło niesie wiele informacji, ale ich wydobycie nie jest wcale łatwe. Oczy przekształcają światło na impulsy elektrochemiczne w neuronach. Najprostsze komórki światłoczułe znajdujemy już w jednokomórkowych mikroorganizmach. Nie wystarcza to by określić kierunek, ale pomaga określić intensywność światła i określić informację o porze dnia i nocy, umożliwiając [fototaksję](#). Organizmy morskie w ciągu dnia zanurzają się głęboko by uniknąć drapieżników, a w ciągu nocy wypływają na powierzchnię. Szybkie zmiany oświetlenia świadczą o ruchu - ślimaki mają na ciele fotoreceptory, dostrzegając ruch chowają się do skorupy. Ostatni wspólny przodek zwierząt mógł już wykształcić takie fotoreceptory.

Transdukcja energii światła na sygnały elektryczne następuję dzięki fotopigmentom, które ulegają przemianie chemicznej podczas pochłaniania światła. Głównym fotopigmentem u kręgowców jest rodopsyna, białko składające się z dwóch części:

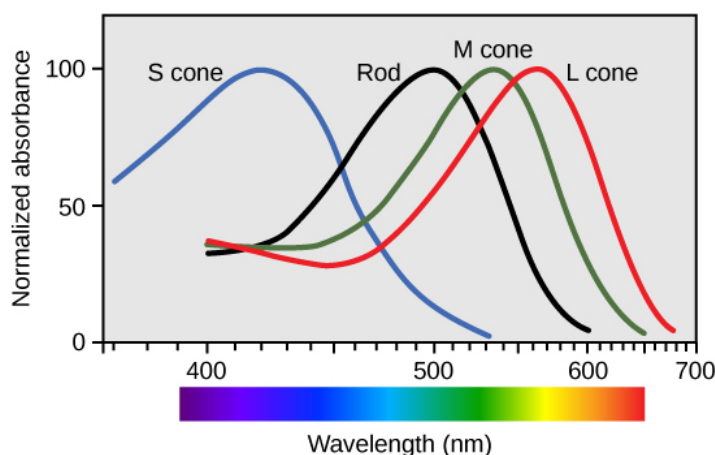
opsyny, która jest białkiem błonowym i [retinalu](#), cząsteczki absorbującej światło. Foton światła pochłonięty przez retinal powoduje zmianę jego kształtu z formy zgiętej (cis) do liniowej (trans). To rozpoczyna serię interakcji kilku białek prowadzących w ciągu pikosekund do zamknięcia sodowych kanałów jonowych w błonie fotoreceptora. Mechanizm jest bardziej skomplikowany niż mechanoreceptorów. Komórki zdolne do fotorecepcji znajdują się w siatkówce, ciennej warstwie komórek na wewnętrznej powierzchni tylnej części oka.



Siatkówka oka ssaka

Siatkówka zawiera rodopsynę i inne fotopigmenty w komórkach dwóch rodzajów: pręcikach o wysokiej czułości, zawierających w swoich końcówkach dużo rodopsyny i sięgających zakończeń nerwowych komórek dwubiegunowych, oraz czopkach, większych i mniej licznych komórkach, słabiej reagujących na światło, zawierających u ludzi trzy rodzaje opsyn, reagujących z maksymalną intensywnością na światło o określonej długości fali. Ten mechanizm u innych kręgowców wykorzystuje inne białka różniące się od tych, które są w siatkówce ludzi i naszych najbliższych krewnych (małp człekokształtnych). Najmniej jest czopków S absorbujących światło niebieskie, o największej energii (najkrótszej długości fali). Czopki M absorbują głównie światło o kolorze zielonym, a czopki L o czerwonym, zaś pręciki absorbują światło o nieco krótszej długości fali niż czopki M. Jak widać na rysunku opsyny absorbują światło w dość szerokim paśmie, częściowo się nakładającym. Ten trójchromatyczny mechanizm widzenia kolorów opracował Thomas Young już w 1802 roku, a dokładniej opisał Herman Helmholtz pół wieku później. Jest to podstawa najbardziej rozpowszechnionego modelu kolorów RGB, stosowanego w fotografii, telewizji czy monitorach komputerowych. Jednoczesna aktywność receptorów trzech rodzajów pozwala na wytworzenie bardzo subtelnych barwnych wrażeń. Ludzie potrafią rozróżnić 500 poziomów jasności, 200 odcieni i 20 poziomów ich nasycenia, co w sumie daje około dwóch milionów barw. Ten mechanizm występuje u małp naczelnych. Wiele zwierząt ma dichromatyczny system widzenia, wykorzystujący dwa rodzaje receptorów. Tu można się przekonać [jak widzą świat różne zwierzęta](#).

Zanim światło dojdzie do siatkówki musi przejść przez kilka warstw komórek, które dokonują wstępnego przetwarzania wytwarzanych sygnałów. Te lokalne mikroobwody neuronalne zawsze wykazują pewną aktywność (określa się to jako aktywność toniczną), ale przy braku światła są hamowane przez czopki i pręciki. Światło wywołuje hiperpolaryzację czopków i pręcików, co odblokowuje aktywność neuronów dwubiegunowych. Zanim jednak sygnał zostanie przesłany do wnętrza mózgu przez nerw wzrokowy pobudza skomplikowaną sieć lokalną neuronów.



Siatkówka oka ssaka

[Siatkówka człowieka](#) ma niezbyt doskonałą, złożoną budowę:

- pręciki i czopki są w jej tylnej warstwie,
- światło musi najpierw przeniknąć przez trzy warstwy komórek, są to:
- komórki zwojowe (12 typów),
- komórki amakrynowe (27 typów, lokalnie hamujących)
- komórki dwubiegunowe (10 rodzajów)
- Nerw wzrokowy musi wyjść na zewnątrz tworząc obszar zwany plamką ślepą.

Efektom działania tej skomplikowanej sieci są różne [pola recepcyjne](#), silna reakcja komórek zwojowych na jasne lokalne punkty otoczone przez ciemny obszar (pola on-center) lub odwrotnie, ciemne punkty otoczone przez jasny obszar (pola off-center). Pozwala to na wzmocnienie kontrastu, wykrycie krawędzi i kształtu widzianych obiektów. Wewnętrzna reprezentacja obrazu nie ma wiele wspólnego z tym, jak sobie wyobrażamy ten obraz. Bez odpowiedniej interpretacji w korze wzrokowej mamy jedynie informacje o milionie pól recepcyjnych. Komórki zwojowe wysyłają informacje o kilkunastu różnych "ścieżkach wideo" z których tworzy się w mózgu obraz świata. Nawet dla prostego pobudzenia małego fragmentu siatkówki impulsem świetlnym 12 komórek zwojowych wysyła odmienne złożone informacje w głąb mózgu. Każda grupa komórek filtruje specyficzne cechy obrazu: kontury, cienie,

tekstury, oświetlone powierzchnie.

Ludzka siatkówka ma około 6 mln czopków, 100 mln pręcików, w nerwie wzrokowym jest milion włókien (aksonów) przesyłających informację do wnętrza mózgu.

[Webvision](#), czyli wszystko na temat budowy oka, fotoreceptorów, siatkówki i trochę o korze wzrokowej. Dane liczbowe na temat [siatkówki i jej połączeń](#).

Prymitywne organizmy nie mają systemu skupiania światła, komórki światłoczułe mogą być w wielu miejscach ciała. Ssaki, ptaki, gady i płazy mają oczy, złożony układ optyczny skupiające dochodzące światło i regulujące jego natężenie przez źrenicę, pełniącą rolę przysłony. Oczy pozwalające na rozróżnianie kształtów są obecne u mięczaków, strunowców i stawonogów. Takie złożone oczy występują w dziesięciu fundamentalnie różnych formach, wiele gatunków zwierząt posiada złożony układ optyczny.

Rogówka, przednia przezroczysta warstwa oka, wraz z soczewką krystaliczną, załamują (wyginają) światło, aby skupić obraz na siatkówce. Następnie światło przechodzi przez ciecz wodnistą, która łączy rogówkę z soczewką. Tęczówka, widoczna jako kolorowa część oka, jest okrągłym pierścieniem regulującym ilość światła wpadającego do oka. Światło przechodzi przez źrenicę w środku tęczówki. Źrenica dostosowuje swój rozmiar tak, by utrzymać stałą intensywność światła wpadającego do oka zmniejszając lub zwiększając swój rozmiar.

W toku ewolucji powstawały bardzo różne oczy. Trylobity, które już wymarły, miały wyjątkowe oczy złożone. Użyli przezroczystych kryształów kalcytu, aby utworzyć soczewki swoich oczu. Pod tym względem różnią się od większości innych stawonogów, które mają miękkie oczy. Jednak liczba soczewek w takim oku była różna: niektóre trylobity miały tylko jedną, a niektóre tysiące soczewek w jednym oku.

Dawno temu (jeszcze przed dewonem) istniało jedno oko, zwane obecnie [okiem ciemieniowym](#), które zanikło w czasie ewolucji, a w szczątkowej formie widoczne jest u niektórych gadów, płazów i ryb. Takie gady jak legwany, scynki, czy warany mają w czaszce otwór ciemieniowy i szczątkowe oko. Również u skorupiaków w okresie larwalnym pojawia się początkowo jedno oko. Funkcje tego szczątkowego narządu nie są jasne, może pomaga w regulacji rytmów okołodobowych reagując na światło-ciemność, pomaga w termoregulacji zmiennocieplnych gadów, lub zwiększa produkcję witaminy D reagując na promieniowanie ultrafioletowe.

Oczy złożone występują wśród stawonogów i składają się z wielu prostych fasetek, które w zależności od szczegółów anatomii mogą dawać pojedynczy pikselowy obraz lub wiele obrazów na oko. Każdy czujnik ma własną soczewkę i komórkę światłoczułą. Niektóre oczy mają do 28 000 takich czujników, które są rozmieszczone heksagonalnie i mogą dawać pełne pole widzenia 360°.

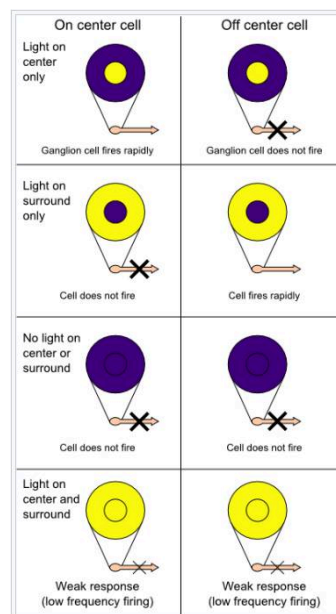
Oczy złożone są bardzo wrażliwe na ruch. Niektóre stawonogi, w tym wiele owadów z rzędu owadów [wachlarzozkrzydłych](#), mają złożone oczy o zaledwie kilku fasetach, z których każdy ma siatkówkę zdolną do tworzenia obrazu, tworzenia wizji. Gdy każde oko ogląda inną rzecz, w mózgu powstaje połączony obraz ze wszystkich oczu, zapewniając bardzo różne obrazy o wysokiej rozdzielczości.

Oczy większości głowonogów, ryb, płazów i węży mają nieruchome kształty soczewek, a ostrość widzenia uzyskuje się przez teleskopowanie soczewki — podobnie jak ustawia ostrość w aparacie. [Oczy głowonogów](#), np. ośmiornic są lepiej skonstruowane niż kręgowców: u człowieka światło dociera do czopków i pręcików przez trzy warstwy komórek i jest osłabiane. Światłoczułe pręciki i czopki ośmiornice mają w przedniej warstwie, nie ma plamki ślepej. Inaczej działa też mechanizm skupiania, nie ma więc krótko i dalekowzroczności.

Złożone oczy potrafią rozróżniać kształty i kolory. Pola widzenia wielu organizmów, zwłaszcza drapieżników, obejmują duże obszary widzenia obuocznego, aby poprawić percepcję głębi. U innych organizmów oczy są zlokalizowane tak, aby zmaksymalizować pole widzenia, tak jak u królików i koni, które mają jednooczne widzenie.

Oczy proste mają pojedynczą soczewkę. Na przykład skaczące pająki mają dużą parę prostych oczu o wąskim polu widzenia, wspieranych przez szereg innych, mniejszych oczu umożliwiających widzenie peryferyjne. Niektóre larwy owadów, takie jak gąsienice, mają inny typ prostego oka (stemmata), które daje szorstki obraz. Niektóre z najprostszyc oczu, zwane przyoczkami, można znaleźć u zwierząt, takich jak niektóre ślimaki, które nie potrafią „widzieć” w normalnym sensie. Mają komórki światłoczułe, ale nie mają soczewki ani innych środków rzutowania obrazu na te komórki. Potrafią odróżnić światło od ciemności, ale nic więcej. Pozwala to ślimakom chronić się przed bezpośrednim działaniem promieni słonecznych.

U organizmów żyjących w pobliżu otworów głębinowych oczy złożone zostały wtórnie uproszczone i przystosowane do



Pola receptyjne on/off-center ([Wiki](#))



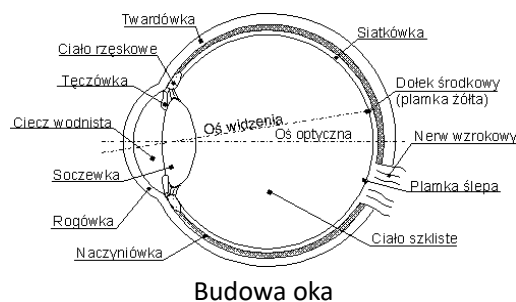
Okno trylobita

wykrywania światła podczerwonego wytwarzanego przez gorące otwory – w ten sposób nosiciele mogą dostrzec gorące źródła i uniknąć ugotowania żywcem.

[Wzrok u zwierząt](#) różnego gatunku realizowany jest na wiele sposobów:
[Szczegółowa ewolucja wzroku](#).

Mechanizm widzenia **musi rozwiązać sprzeczne wymagania**:

- widzieć dobrze w ciemności jak i przy jaskrawym świetle - pomaga tęczówka regulując wielkość źrenicy (to działa jak przysłona w aparacie), ale dla silniejszych różnic nie da się tego zrobić jednym systemem i potrzebne są różne typy receptorów, które muszą się przełączać;
- widzieć ostro i szeroko - to wymaga szybkich ruchów gałki ocznej;
- reagować szybko i analizować dokładnie - to wymaga różnych metod transmisji informacji z siatkówki;
- widzieć we wszystkich kierunkach i spostrzegać głębię - do tego potrzebujemy więcej niż pary oczu, lub niezależnie poruszanych oczu jak kameleony;
- widzieć ten sam kolor niezależnie od barwy oświetlającego światła (południe, zachód Słońca) - to zadanie dla kory wzrokowej;
- widzieć blisko i daleko, umożliwić precyzyjne działanie i planowanie.



Budowa oka

Czy wykorzystujemy wszystkie informacje z rozproszonego światła?

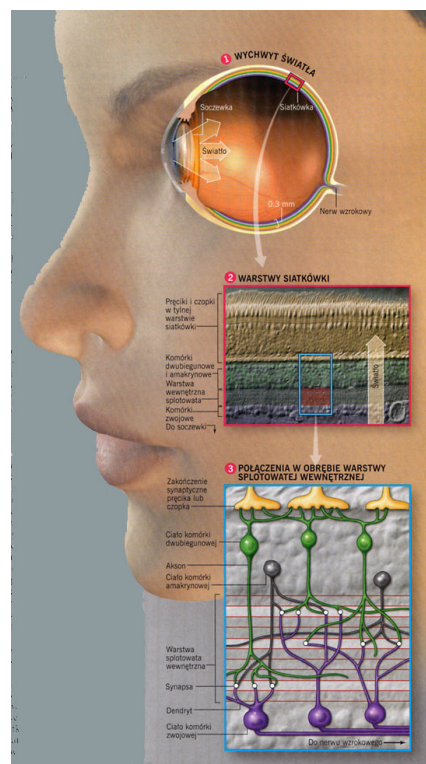
Nie, bo mamy ograniczone pasmo widzenia, nie widzimy nic poza wąskim wycinkiem widma światła.

[Widzimy bardzo słabo liniową polaryzację światła](#), która jest ważną wskazówką dla nawigacji; widzą ją dobrze np. insekty (dzięki temu możliwe jest przekazywanie informacji przez taniec u pszczoł), [krewetki i inne skorupiaki](#), ośmiornice i inne głowonogi. Ludzkie oko reaguje bardzo słabo na polaryzację, ale przy odpowiednim treningu można się tego podobno do pewnego stopnia nauczyć (J.D. Pye, *Polarised Light in Science and Nature*. CRC Press 2001).

Krewetki o wdzięcznej nazwie "[rawka błazen](#)" widzą wkoło (360 stopni), poruszają niezależnie oczami, widzą polaryzację kołową światła (pomocną w orientacji względem światła słonecznego pod wodą), mają aż 12-16 czopków, z czego 4 wrażliwe na nadfiolet, widzą też w bliskiej podczerwieni. Nie oznacza to jednak, że rozróżniają bardziej subtelnie barwy niż my, jest dokładnie odwrotnie, mogą odróżnić tylko wyraźnie odmienne (dla nas) kolory. Prawdopodobnie zaoszczędzają na analizie informacji o kolorze, dzięki czemu mogą podejmować szybciej decyzje swoimi małymi mózgiami. To jeszcze jeden przykład kompromisu: receptory -- energia i czas na przetwarzanie informacji (Thoen et al, *A different form of color vision in mantis shrimp*, *Science* 2013).

[Ptaki prowadzące nocny tryb życia](#), takie jak sowy, mają bardzo duże oczy, nakrywające się pola widzenia pozwalające dobrze ocenić odległości, oraz bardzo dużą gęstość pręcików, nie mają za to czopków pozwalających na widzenie kolorów. [Tłuszczaki](#) to jeden z nielicznych gatunków ptaków, które zamieszkują jaskinie w ciemności postępują się echolokacją.

Dobry wzrok wymaga przetwarzania dużych ilości informacji, angażując znaczne obszary mózgu. Przy widoczności na duże odległości do orientacji przydają się więc głównie wrażenia wzrokowe, jednakże w wodzie czy w ciemności lepszym rozwiązaniem jest echolokacja. Ewolucja zoptymalizowała rodzaje zmysłów w zależności od środowiska, do którego dostosowały się różne organizmy. Dwa zmysły wymagające intensywnego przetwarzania dochodzących od nich sygnałów by wydobyć z nich ważne informacje byłyby zbyt kosztowne energetycznie, mózgi musiałyby być znacznie większe. Pełzające po ziemi żmije i węże nie widzą na dalszą odległość, dlatego mają stereoskopowy węch i orientację przestrzenną opartą na odczuwaniu podczerwieni (intensywności promieniowania cieplnego). Węże polujące w dzień w miejscach jasno oświetlonych mają żółte oczy by filtrować promieniowanie ultrafioletowe (okulary filtrujące UV pomagają lepiej widzieć w takich warunkach). Węże polujące w nocy wykazują pewną wrażliwość na widmo światła w zakresie UV ([Simoes inni, 2016](#)).



Budowa oka

Jak czułe jest ludzkie oko? Czułość filmów i aparatów fotograficznych podawana jest w [standardowych jednostkach ISO](#). Stare filmy miały zwykle 50-400 ISO, kieszonkowe aparaty cyfrowe mają czułość pomiędzy 100-1600 ISO, a najnowsze lustrzanki z dużymi matrycami mają czułość nawet 400.000 ISO, zaś kamery do specjalnych zastosowań powyżej miliona. W świetle dziennym [oko ma czułość](#) zaledwie na poziomie 1 ISO, w nocy zaś 500-1000 ISO, więc znacznie słabszą niż cyfrowe kamery.

Widzenie aury czy innych cudownych zjawisk nie wynika na pewno z superczułości oczu, tylko z błędów przetwarzania dochodzącej do nich informacji na drodze do obszarów skroniowych, których aktywność odpowiada za świadome wrażenia.

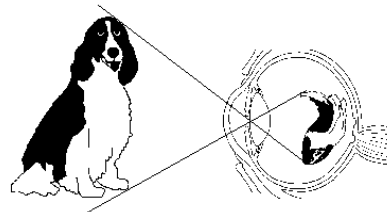
W ciemności widzenie peryferyjne za pomocą pręcików działa lepiej, dlatego należy kręcić głową by światło nie padało na plamkę żółtą, gdzie pręcików nie ma.

W aparacie fotograficznym słabe oświetlenie wymaga użycia dużej czułości ISO, co daje zdjęcia zaszumione, a w szumie możemy dostrzec różne zjawy. W jeszcze większym stopniu dzieje się tak z wzrokiem; w ciemności dostrzegamy kształty i twarze tam gdzie ich nie ma, z powodu zbyt słabego pobudzenia kory wzrokowej przez sygnały z siatkówki, za to stosunkowo silne są pobudzenia zstępujące kory wzrokowej od obszarów skojarzeniowych odpowiedzialnych za pamięć, która podsuwa różne hipotezy pomagające utworzyć percept.

Czemu nie widzimy obrazu odwrotnie? [Pryzmatyczne okulary](#)

odwracają obraz: kompensacja dla obrotu o 180 stopni zajmuje kilka dni, potem zdjęcie okularów znów zajmuje sporo czasu by mózg zaczął interpretować obrazy w poprzedni sposób.

Sama forma tego pytania pokazuje, jak bardzo wierzymy w to, co widzimy, w istnienie [homunculusa](#), który postrzega świat i można mu przypisać określoną orientację.



W mózgu wszystko staje się elektrycznymi impulsami, nie istnieje góra czy dół. Dlatego wystarczy wprowadzić sygnały do mózgu - np. przez dotyk, słuch, czy siateczkę elektrod pobudzających korę mózgu - by mózg zaczął je analizować i wydobywać z nich użyteczną informację. Tak działają metody substytucji zmysłów opisane poniżej. Reprezentacja świata jest tylko reprezentacją relacji, informacją potrzebną do działania w świecie.



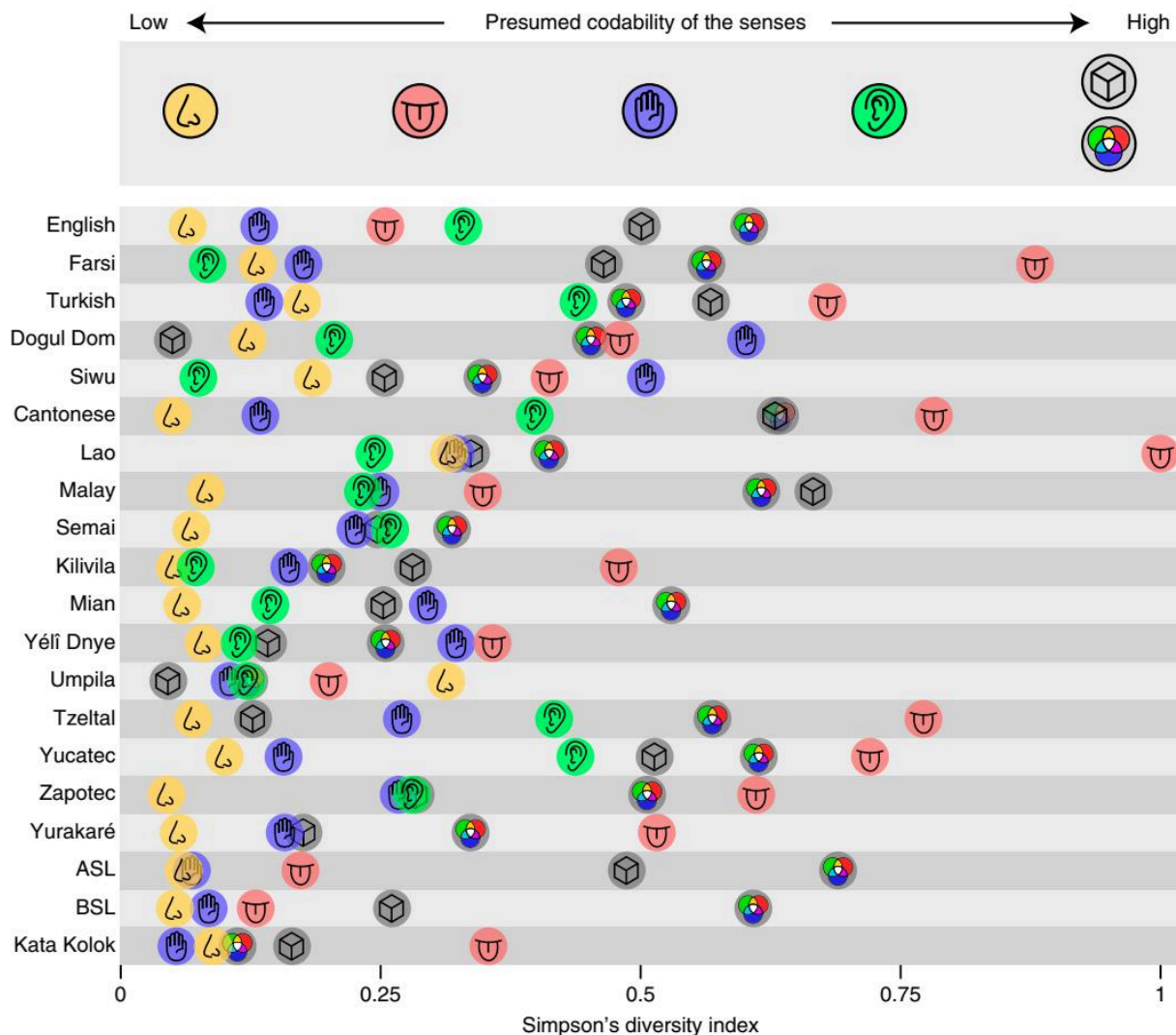
A13.8. Receptory: Interorecepcja



[Ostatnie prace](#) (Majjd i inn 2018) pokazują duże zróżnicowanie dokładności werbalizacji opisu wrażeń w zależności od zmysłu. W populacji anglojęzycznej ranking dokładności kodowania, od najsłabszego do najbardziej jednoznacznego i precyzyjnego opisu wygląda tak:

zapach < dotyk < smak < słuch < kształt < kolor

Jednak w wielu kulturach ta hierarchia wygląda całkiem inaczej, kolejność może być prawie dowolna, zapach może być najlepiej kodowany a nazywanie kształtów bardzo słabo.



Majid et al PNAS 2018

Jest wiele innych receptorów, które informują nas o stanie naszego ciała. Większość z nich opiera się na receptorach reagujących na różne związki chemiczne, czyli obecności ligandów, które zmieniają stan kanałów jonowych, umożliwiając większą aktywację neuronów. Poczucie pragnienia i głodu można uznać za zmysł wewnętrzny. Wiem, że jestem spragniony, bo osmoreceptory w podwzgórzu przesyłają do mózgu odpowiednie informacje.

Pragnienie

Pragnienie: organizm składa się w 70-75% z wody i jej poziom utrzymywany jest przez mechanizmy homeostazy z dużą dokładnością. **Odwodnienie** jest bardzo niebezpieczne, utrata wody powyżej 15% masy ciała kończy się śmiercią. Kto pije (wodę) ten żyje! Musimy jakoś odczuć, że czas uzupełnić płyn.

Poczucie pragnienia wymaga pomiaru: robią to **osmoreceptory** w podwzgórzu (w szczególności jego **jądro OVLT**) oraz komórki w **narządzie podsklepieniowym**.

Komórki w tych obszarach reagują na **ciśnienie osmotyczne**, czyli różnicę ciśnień wynikających z różnic stężeń substancji chemicznych wewnątrz i na zewnątrz błony komórek.

Pobudzenia tych komórek są wynikiem utraty wody (na skutek wydalania, pocenia się, oddychania), głównie zmian lepkości i składu **osocza krwi**.

Pojawia się suchość w ustach, gdyż **gruczoły ślinowe** otrzymują wodę z krwi.

Jednocześnie tylny płat przysadki mózgowej wydziela **hormon antydiuretyczny (wazopresyna)**, powodując resorpcję wody i jonów sodu w kanalikach nerkowych.

Zmiany własności osocza są powolne, dlatego istnieje szybszy mechanizm informowania mózgu i wygaszania pragnienia: reakcja na zwilżanie i ochładzanie jamy gębowej i gardła; dlatego pijemy więcej wody ciepłej niż zimnej. Zwilżanie obniża pragnienie na 30-40 minut, w tym czasie powinny zadziałać powolne mechanizmy informujące o wzroście poziomu płynów. Są również dodatkowe receptory w żołądku.

Podobnie jak mamy zaburzenia percepcji, tak i są różne zaburzenia poczucia pragnienia, wynikające albo z niewłaściwej pracy receptorów - mózg nie otrzymuje właściwych informacji o stanie organizmu - albo niewłaściwej interpretacji otrzymywanych sygnałów. Może to wynikać z uszkodzeń mózgu, ale też możemy być tak zaabsorbowani jakąś czynnością, że przestajemy zwracać uwagę na stan swojego ciała. Po 73 godzinach skupienia na komputerowej grze nastąpiło [załamanie funkcji życiowych 25-latka](#). Takich przypadków można znaleźć więcej.

Głód

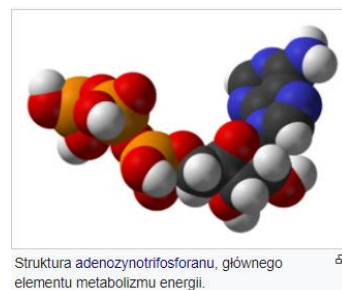
Ssaki są stałocieplne. Termoregulacja wymaga termoreceptorów i mechanizmu regulacji wydzielania ciepła. Liczne funkcje homeostatyczne odbywają się całkowicie poza świadomością, ale wszystko opiera się na procesach metabolicznych dostarczających energii. Głównym nośnikiem tej energii jest [koenzym adenozyno-5'-trifosforan \(ATP\)](#), przenoszący energię chemiczną umożliwiającą reakcje utrzymujące nasz organizm przy życiu. ATP jest ciągle syntezowany w organizmie i rozkłada się na ADP, inny związek organiczny. Gdyby zważyć wszystkie cząsteczki ATP powstające i następnie zużywane w naszym organizmie w ciągu doby byłoby to mniej więcej tyle co masa naszego ciała. To pokazuje jak wielkie jest tempo metabolizmu u ssaków. Niektóre muszą spożywać więcej pokarmu niż wynosi masa ich ciała.

DANA Foundation ma stronę o [pożywieniu dla mózgu](#). [Indeks glikemiczny](#) wskazuje na poziom glukozy we krwi w 2-3 godziny po spożyciu pokarmu. Niski indeks glikemiczny sprzyja powolnemu uwalnianiu cukrów i utrzymywaniu stabilnej wartości, podczas gdy wysoki indeks oznacza szybki wzrost a potem gwałtowny spadek poziomu cukrów, co może spowodować silne poczucie głodu. Zaburza to wydzielanie [insuliny](#), hormonu wydzielanego przez trzustkę w wyniku wzrostu poziomu cukrów we krwi.

Masa ciała jest zwykle dość stabilna, chociaż w ciągu dnia może się zmieniać o około jednego kilograma. Większe zmiany są powolne albo wynikają z zaburzeń metabolizmu.

[Karl Lashley](#) podejrzewał (1938), że głód nie jest tylko reakcją na pusty żołądek. Wycinając różne fragmenty mózgu szczerom pokazał, że główną rolę w poczuciu głodu gra podwzgórze. To nasza "stacja odbiorcza" informacji o stanie organizmu.

Ośrodek oceniający poziom głodu można zlokalizować w jądrach bocznych podwzgórza, a ośrodek oceny sytości w jądrze brzuszno-przyśrodkowym.



Podwzgórze reaguje na poziom hormonów takich jak [leptyna](#), niewielkie białko z zaledwie 146 aminokwasów, wydzielane przez komórki tłuszczowe, [grelina](#), składająca się z 28 aminokwasów, wydzielana w żołądku, przewodzie pokarmowym oraz [jądrze łukowatym podwzgórza](#) (ARC), które integruje sygnały regulujące łaknienie wydzielając neuropeptydy [NPY](#) i [AGRP](#).

Leptyna wydzielana jest do krwi przez komórki tłuszczowe, informując podwzgórze, że organizm ma już wystarczająco dużo kalorii; kontrola poziomu leptyny pomaga w regulacji normalnego odżywiania. Spadek poziomu leptyny powoduje wzrost poziomu NPY i AGRP poczucie głodu, którego zadaniem jest zmusić organizm do poszukiwania pożywienia. NPY aktywuje wydzielanie greliny, poziom zmienia się szybko, w ciągu minut; AGRP działa znacznie wolniej, wstrzyknięcie tego peptydu szczerowi powoduje objadanie się przez parę dni.

Niedobory białka, tłuszczu, cukrów (glukozy we krwi), witamin czy soli mineralnych mają również wpływ na łaknienie i stwarzają motywację do spożywania specyficznych pokarmów. Na łaknienie ma też wpływ wydzielanie śliny, powolne przeżuwanie i połykanie.

[Zaburzenia mechanizmu łaknienia](#) prowadzą do jadłowstrętu (anoreksji), żarłoczności psychicznej (bulimii) i innych chorób. [Łaknienie spaczone](#) (nazywane też pica) jest bardziej złożonym zaburzeniem, występuje względnie często u kobiet w ciąży, polega na konsumpcji różnych niejadalnych substancji, w tym normalnie wywołujących poczucie wstrętu ([koprofagia](#), urofagia, [autokanibalizm](#), [trichofagia](#), [mukofagia](#))

Mechanizm jest skomplikowany, związany z zaburzeniami psychicznymi i chorobami otępiennymi i poznany tylko częściowo.

Liczba neuronów autonomicznego układu nerwowego w jelitach i ich okolicach jest podobna do liczby neuronów w rdzeniu kręgowym, wynosi około 200-600 mln (Mayer 2011). Ten układ, nazwany [Enteric Nervous System](#) (ENS), nazywamy po polsku enterycznym lub jelitowym układem nerwowym. Układ ten był już wcześniej opisywany w kilku książkach, więc w środowisku specjalistów jest znany już od dawna.

Układ ENS kontroluje reakcje mózg-jelita-żołądek nie tylko w zakresie reakcji związanych z trawieniem. Jelita mają powierzchnię 100 razy większą niż skóra! Populacja bakterii to 100 bilionów (10^{14}), 40.000 gatunków, mają 100 razy więcej genów niż nasze komórki.

Układ ten pośredniczy w regulacji oddziaływań między procesami immunologicznymi (2/3 komórek układu odpornościowego jest związanych z jelitami), endokrynologicznym (hormony), a więc jest częścią trójkąta trzech układów odpowiedzialnych za ogólną homeostazę organizmu: nerwowego, odpornościowego, i jelitowo-endokrynego. Obecność

głównych neurotransmiterów w tym układzie, acetylocholiny, dopaminy i serotoniny, jest tematem badań nowej dyscypliny jaką jest neurogastroenterologia.

Nawet tak proste czynności jak przełykanie i przemieszczanie się pokarmu wewnątrz jelit, czyli [ruchy perystaltyczne](#), kontrolowane w autonomiczny sposób, wymagają skomplikowanej kontroli skurczy mięśni jelit i przełyku. Nie zdajemy sobie sprawy z takich funkcji, ale istnieje wiele chorób wynikających z zaburzeń tego systemu.

Informacja między jelitami i mózgiem płynie w obie strony i wpływa na emocje, poziom stresu, reakcje wstrętu, zmęczenia, napięcia, cierpienia, pożądania, dobrostanu. Po angielsku mówi się nawet o "gut feelings", czyli głębokim uczuciu "z trzewi". Ma to wpływ na intuicyjnie podejmowane decyzje (głównie przez [neurony wrzecionowate](#) w płatach czołowych i korze wyspy). Podejrzewa się też, że układ ENS gra rolę nie tylko w różnych chorobach jelit i układu trawiennego, ale licznych zaburzeniach psychicznych, związanych z emocjami, lękami, depresją czy autyzmem, gdyż choroby te skorelowane są w około 60% przypadków z zaburzeniami czynnościowymi układu przewodu pokarmowego.

Percepcja czasu

[Percepcja upływu czasu](#) jest szczególnym rodzajem postrzegania. Mechanizmy są skomplikowane i nie do końca zrozumiałe.

Percepcja z punktu widzenia procesów w mózgu jest oceną stanu jakichś neuronalnych struktur, np. kory zmysłowej, wynika więc z postrzegania zmian stanu różnych struktur, np. odpowiedzialnych za rytmy biologiczne.

Zależnie od długości upływu czasu zaangażowane są różne struktury, na postrzeganie zmian wpływ mają różne procesy poznawcze.

Najważniejsze procesy związane są z emocjami i stanami ciała (interoceptywnymi). Dla odcinków czasowych rzędu sekund lub minut obserwuje się [narastanie aktywacji neuronalnej](#) związanej z upływem czasu, szczególnie w tylnej części kory wyspy ([Wittmann, 2009](#) oraz [Wittmann, 2013](#)).

Trzeba odróżnić czas fizyczny (mierzony przez zegary), neuronalny (różne okienka integracji informacji) oraz [czas psychologiczny](#) (subiektywnie postrzegany).

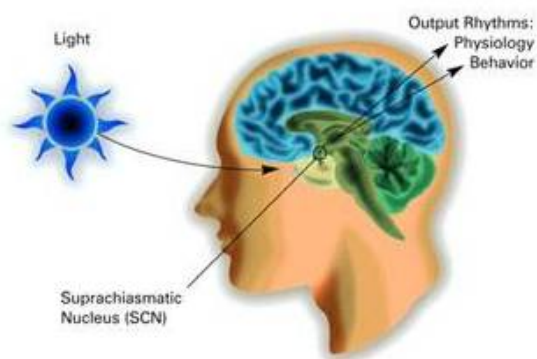
Zdarzenia fizyczne, zachodzące w świecie, trwają w naszej pamięci, przewidujemy ich dalszy przebieg, więc nasze "[okienko terażniejszości](#)" rozciąga się w czasie na kilka sekund (Varela 1999).

Procesy zachodzące regularnie, takie jak rytmy okołodobowe, postrzegane są odmiennie od szybkich zmian. Regulują je niewielkie, liczące około 20 tysięcy neuronów [jądra nadskrzyżowaniowe](#) mieszczące się w podwzgórzu. Na ich aktywność wpływa oświetlenie, temperatura, poziom hormonów w organizmie [2-min wideo](#). Zmiany w organizmie związane z rytмами okołodobowymi i dłuższymi bada chronobiologia. Ilustracja zmian fizjologii organizmu w ciągu doby jest na [tym rysunku](#).

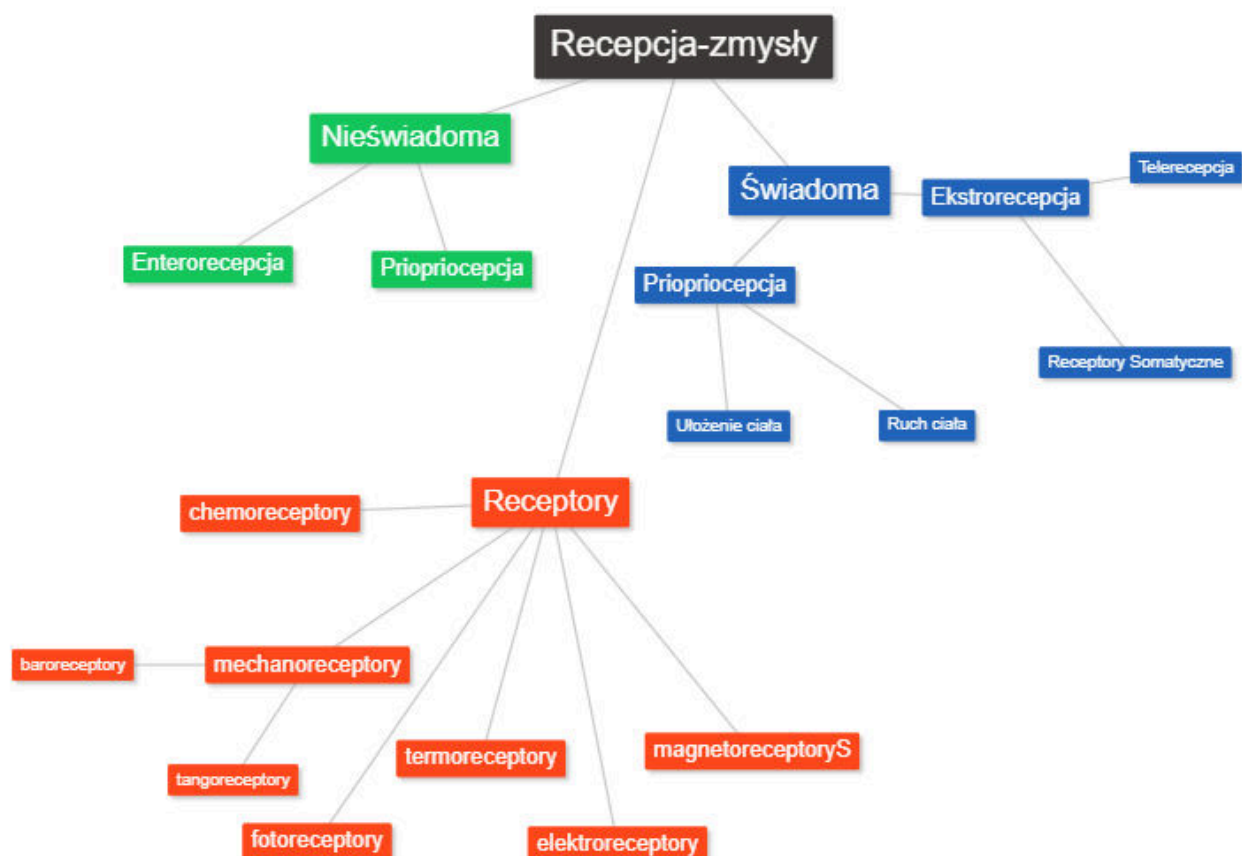
Powtarzające się bodźce ulegają habituacji i postrzegana długość zdarzeń wydaje się krótsza, nowe bodźce wymagają więcej energii i dłuższego czasu analizy, wydają się subiektywnie dłuższe.

Ciekawe, że człowiek przebywający dłuższy czas w ciemnej jaskini ma tendencję do wydłużania rytmu okołodobowego o godzinę.

Podsumowanie graficzne



Regulacja rytmów okołodobowych



A13.9. Substytucja zmysłów

[Substytucja zmysłów](#) to ogólna technika używania zmysłów jako receptorów wrażeń o różnych modalnościach. Stosowana jest głównie w przypadku osób, które nie mają prawidłowo działających zmysłów. Może też dostarczyć zupełnie nowych wrażeń rozszerzając możliwości dobrze działających zmysłów. Jest już na ten temat [obszerna literatura](#).

Kora mózgu specjalizuje się w przetwarzaniu określonych bodźców zmysłowych, ale wygląda wszędzie bardzo podobnie, zbudowana jest z 6 warstw i są w niej widoczne kolumny liczące po kilkadziesiąt tysięcy neuronów, w których połączenia mikroobwodów są głównie w obrębie kolumn. Stąd podejrzenie, że o tym co robi kora decydują głównie kanały informacji wejściowej, trafiające z wzgórza w zaprogramowany genetycznie sposób do kory potylicznej, skroniowej lub ciemieniowej. Hipotezę sprawdzono dokonując [transplantacji fragmentów kory](#) słuchowej do kory wzrokowej u szczurów tuż po narodzeniu. Przeszczepiona kora nabrała cech typowych dla kory wzrokowej, a więc ustala swoją funkcję i strukturę dopiero na skutek stymulacji. W 2000 roku zamieniono połączenia wzrokowe i słuchowe z wzgórza do [kory mózgu fretki](#). W ten sposób kora słuchowa przejęła funkcje kory wzrokowej!

Wzrok: pierwsze próby zamiany światła z fotokomórki na wrażenia dźwiękowe przeprowadził przy końcu 19 wieku polski okulista Kazimierz Noiszewski. Jego urządzenie, nazwane "[Elektroftalm](#)" miało tylko fotokomórkę na czole niewidomej osoby, zamieniając silne oświetlenie na głośniejsze buczenie. W latach 1960 w Szczecinie powstał dotykowy Elektroftalm, w którym użyto 80 wibratorów by kreślić obraz otoczenia na czole.

Niewidomi mogą nauczyć się posługiwać **echolokacją**, wywołując odbite fale dźwiękowe kliknięciami języka lub uderzeniami łaski. [World Access for the Blind](#) to organizacja ucząca posługiwania się echolokacją - niektóre osoby potrafią nawet jeździć na rowerze.

Orientację przestrzenną może wspomagać sonifikacja sygnałów z kamery, albo stosowana w [łaskach dla niewidomych](#) analiza odbitych ultradźwięków zamienianych na słyszalne, zamiana takich sygnałów na wibracje odczuwalne przez skórę, zamiana na bodźce stymulujące język. Takiemu celowi służą też okulary wysyłające ultradźwięki. Na podstawie analizy odbitych fal tworzą dźwięki wysokie dla obiektów oddalonych i niskie dla bliskich, głośne dla dużych a ciche dla małych,

czyste dźwięki dla gładkich i zniekształcone dla chropowatych powierzchni. Takie okulary pozwoliły dziecku niewidomemu od urodzenia nauczyć się orientacji w kierunku pojawiających się obiektów, wyciągać ręce w stronę zabawek w wieku 6 miesięcy i szukać schowanych zabawek w wieku 8 miesięcy. Niestety w połowie lat 1970 urządzenie używane w eksperymentach prof. T.G.R. Bowera było duże i mało praktyczne (Eagleman 2020).

Program zamieniający obraz w głos można obecnie uruchomić na telefonie, w systemie Android jest to [aplikacja vOICe](#). Pozwala niewidomym na odczytywanie napisów dzięki OCR, rozpoznawanie kolorów, ma kompas głosowy i GPS, identyfikację twarzy, jak i identyfikację obiektów Eye-D oraz Google Lookout. Podobną aplikacją jest [EyeMusic](#), w której kolor kodowany jest przez barwę dźwięku. Po paru miesiącach treningu niewidomi nabierają wyczucia interpretując te sygnały, a ich wrażenia mają charakter wzrokowy, zwłaszcza u osób, które wcześniej widziały.

"Wejściem" dla sygnałów z kamery do mózgu może być też język. [BrainPort Vision](#) to komercyjnie sprzedawane urządzenie z gęstą siateczką prawie 400 elektrod, nakładane na język. Trening to około 10 godzin pod nadzorem eksperta.

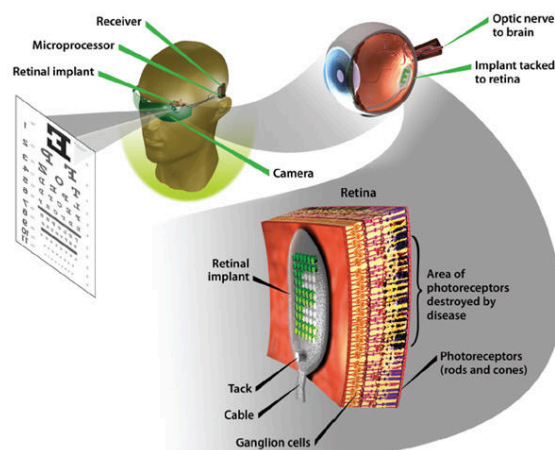
Płytki na języku lub wibrujące elementy na plecach lub czole podłączone do elektronicznych urządzeń przekształcających obraz z kamery dostarczają informacji pozwalającą na orientację podobną do wzrokowej. W projekcie "[Forehead Retina System](#)" zaprezentowanym w 2006 roku stymulacja wykorzystuje 512 elektrod drażniących prądem skórę na czole.



Stymulacja języka

U osób niewidomych aktywna w takich sytuacjach jest bruzda ostrogowa ([calcarine sulcus](#)) w płacie potylicznym, leżąca w obszarze pierwotnej kory wzrokowej V1. Obszar ten pobudza się w czasie rozpoznawania kształtów za pomocą wzroku jak i dotyku. W przypadku stosowania urządzeń zamieniających obrazy na bodźce dotykowe widać wzrastającą aktywację w miarę nabywania sprawności w rozpoznawaniu obiektów i orientacji przestrzennej.

Najbardziej naturalną drogą wprowadzania informacji wzrokowej powinno być przesyłanie impulsów bezpośrednio do nerwu wzrokowego. Niestety to bardzo trudne zagadnienie, ale po wielu latach pracy interdyscyplinarnych zespołów badawczych powstała [sztuczna siatkówka](#) i od 2013 roku jej wszczępienie uznano za procedurę medyczną w USA. Jest to jednak procedura bardzo droga i po implantacji wymagająca długiej rehabilitacji.



Sztuczna siatkówka

Orientacja przestrzenna i rozpoznawanie obiektów jest też możliwe przez dostarczanie **bodźców dotykowych**. Już w pierwszej połowie 19 wieku wojsko używało dotykowych symboli pozwalających na odczytanie rozkazów w ciemności. Na tej podstawie Louis Braille stworzył powszechnie dzisiaj używany alfabet, kodujący litery za pomocą kombinacji 6 kropek. [Alfabet Moona](#) oparty jest na kształtach przypominających litery, łatwiej jest się go

nauczyć osobom, które wcześniej widziały. Szybkość czytania alfabetem Braille'a jest podobna jak czytania za pomocą wzroku, może osiągnąć nawet 200-400 słów na minutę. Dotyk może być więc kanałem szybkiego przesyłania informacji. W latach 1960 Paul Bach-y-Rita w oparciu fotela wbudował ruchome elementy, które na plecach niewidomej osoby mogły wywołać nacisk o kształcie stojących przed kamerą przedmiotów. Już w tych pierwszych badaniach okazało się, że człowiek szybciej się uczy gdy sam aktywnie może wskazywać na co patrzy. Percepcja nie jest pasywna, ale wspomaga ją możliwość własnego działania. Ludzie mają wrażenie, że ich odczucia są umiejscowione w przestrzeni przed nimi, a nie na skórze.

Rozpoznawanie [kształtów za pomocą dotyku](#) pomaga stworzyć wyobrażenie trójwymiarowych kształtów, ale także tekstury (np. chropowatości, gładkości), twardości lub reakcji na nacisk, temperatury, mikroruchów. Percepcja za pomocą dotyku jest ważna również w robotyce i nazywa się ją percepcją haptyczną. [Asterognozja](#), jedna z form agnozji czuciowych, to niezdolność do identyfikacji obiektów za pomocą dotyku.

[Kevin O'Regan](#) opisuje np. wrażenia związane z miękkością gąbki, które wymagają interpretacji działania, dotyku (konieczny jest nacisk na powierzchnię), poczucia sprężystości będącego reakcją na silniejszy nacisk. To istotne składniki wrażeń "bycia w świecie". Nie chodzi tylko o to co robimy, ale co możemy zrobić i co pamiętamy, o "osiągalność" (affordance) pewnych działań i odpowiadających im stanów mózgu.

Słuch. W przypadku słuchu [implanty ślimakowe](#), przesyłające sygnały do nerwu słuchowego. To bez wątpienia metoda dająca najlepsze rezultaty. Prostsze i znacznie tańsze rozwiązania wykorzystują wibracje, wytwarzane przez pas na piersi lub

kamizelkę.

Jednym z takich urządzeń jest [VEST \(Versatile Extra-Sensory Transducer\)](#) firmy Neosensory. 32 wibrujące elementy rozłożone są na pasie wokół ciała. Firma [Neosensory](#), założona przez Davida Eaglemana, produkuje opaskę na rękę dla osób głuchych, przekazującą wiele informacji o dźwiękach w otoczeniu.

Umożliwia to do pewnego stopnia percepcję muzyki. Firma "[Not Impossible](#)" stworzyła Vibrotextile, kamizelkę, która przez wibracje przesyła sygnały przez 24 wibratory. Pozwala to osobom [głuchym uczestniczyć w koncertach](#). Firma [Woojer](#) produkuje kamizelkę (ma 6 wibratorów) i opaskę, dzięki wibracjom pozwalając na dodatkowe wrażenia w czasie słuchania muzyki, ale również gier w wirtualnej rzeczywistości. Firma odzieżowa [CuteCircuit](#) oferuje zgrabną kamizelkę z 28 mikrowibratorami, bezprzewodowo odbierającymi sygnały z telefonu. Kamizelki [Sound Shirt](#) zostały użyte podczas koncertu symfonicznego [Junge Symphoniker Hamburg](#) (YouTube), pozwalając osobom głuchym odbierać nowe wrażenia.

Kamizelki wibracyjne potrafią informować człowieka o tym, co się dzieje wokoło, gdzie są inni ludzie, dlatego interesuje się nimi wojsko. Wykrywanie kierunku pola magnetycznego Ziemi pozwala się lepiej zorientować w terenie - pomaga w tym pass [feelSpace Nacibelt](#). Zmienia to sposób postrzegania przestrzeni, pomaga pamięci kinestetycznej ([idiotetycznej](#)). Szczury, którym do kory wzrokowej przesyłano sygnały "cyfrowego kompasu", znacznie lepiej radziły sobie z zawiązanymi oczami szukając dróg w labiryncie.

Zastosowanie takich kamizelek w połączeniu z czujnikami nacisku znacznie przyspiesza rehabilitację osób, które mają sztuczne kończyny lub utraciły czucie w nodze. Pomaga też w przypadku zaburzeń równowagi. W tym przypadku stosowano wibratory języka a czas treningu był krótki i stopniowo mózg uczył się wykorzystywać naturalne wibracje, które wcześniej były zbyt słabe by je wydobyć z neuronalnego szumu. Pacjenci nie muszą więc używać stymulacji języka cały czas.



Sterowanie dronami i innymi urządzeniami można znacznie usprawnić wykorzystując kamizelki wibracyjne. Piloci mogliby wykorzystywać również wibracje by zwrócić ich uwagę na jakiś problem, który może być ignorowany na ścianie pełnej nawigacyjnych urządzeń.

Ciekawe efekty daje zastosowanie kamery [FlyViz](#) pokazującej obraz wokół głowy (360 stopni) w okularach rozszerzonej rzeczywistości. Już po 15 minutach nieprzyjemnych wrażeń ludzie potrafią wykorzystać taki obraz do orientacji w przestrzeni, np. łapać piłkę rzuconą z tyłu.

Orientację w przestrzeni można poprawić stosując pasy [feelSpace](#), które w 16 punktach wokół pasa mają wibratorki, pozwalając na ocenę położenia w przestrzeni względem północy. Stworzono je głównie z myślą o osobach niewidomych, a ich koszty zwracają ubezpieczalnie w Niemczech.

Inną metodę zastosowano w [NaviEar](#), opasce na głowę z sensorem przekazującym informację o kierunku w przestrzeni (kącie obrotu w stosunku do północy) za pomocą słuchu (dzięki przewodnictwu kostnemu czaszki). Po 5 dniach treningu używanie tego systemu stało się częściowo (ale nie w pełni) automatyczne.

Stymulacja języka informacją z kamery prowadzi do powstania najpierw chaotycznych i niestabilnych wrażeń. Jak powstają nowe wrażenia i jakie to są wrażenia (qualia)?

Mózg uczy się pamiętając powtarzające się wzorce, porównuje zapamiętane z aktualnymi, dodaje kontekst, cała reakcja i możliwość interakcji prowadzi do powstania specyficznych wrażeń (Eagleman, 2020). Możliwe są całkiem nowe qualia.

Mózg potrafi zintegrować nowe rodzaje wrażeń, jeśli tylko pojawią się w sieciach neuronowych przydatne sygnały. Subiektywne wrażenia zależą od struktury sygnałów. Sygnały z siatkówki mają całkiem inną strukturę niż dotykowe czy słuchowe, mózg potrafi więc je rozpoznać. Potrafimy je opisywać nie w terminach jeszcze prostszych wrażeń, ale przez porównania z innymi. Zdobywamy więcej informacji kręcąc głową, ruszając oczami, gładząc lub mocniej naciskając powierzchnię, modyfikując nasze wrażenia, jak głosi [senso-motoryczna teoria świadomości](#).

Cyborgizacja, dodawanie nowych zmysłów czyli **biohacking**, ma obecnie wielu zwolenników.

- Postrzeganie pola magnetycznego za pomocą wibracji pozwala na wyrobienie sobie nowego "zmysłu magnetycznego". Biohakerzy potrafią sobie wszczepić pod skórę mały bardzo silny magnes (neodymowy) co wywołuje odczucia w pobliżu urządzeń, przez które przepływa prąd, a więc powstaje pole magnetyczne.
- Podobnie z prądem elektrycznym - rekiny używają go do wyszukiwania ofiar, a biohakerzy szukają uszkodzeń instalacji elektrycznej wyczuwając pole.
- Można wykrywać źródła promieniowania podczerwonego, np. urządzenia do monitoringu w nocy. Ludzie wykorzystują wzrok lub dotyk, ale szczerom wszczepiono elektrody przesyłające informacje z kamery na podczerwień do kory wzrokowej i w ciągu jednego dnia nauczyły się reagować na niewidzialne dla nas sygnały.
- Słuch w zakresie infradźwięków i ultradźwięków dostarcza wielu nowych informacji o świecie.
- Nie widzimy widma światła poza fioletowym gdyż rogówka (zewnątrzna część oka) filtruje promieniowanie ultrafioletowe. Rogówka, składająca się z 6 warstw, jest często przeszczepiana, a sztuczna biorogówka, którą po raz pierwszy wszczepiono pacjentom w 2010 roku pozwala dostrzegać nowe odcienie barw tam, gdzie ludzie widzą czern lub czysty biały kolor.

- Widzenie językiem jest odmienne od normalnego widzenia: nie ma koloru, rozdzielczość jest niska, kontrast bardzo mały, ale orientacja przypomina wzrokową.
- Zmysł magnetyczny lub inne zmysły, które możemy sobie dodać przez substytucję mogą dawać całkiem odmienne wrażenia, których nie da się opisać osobom, które tego nie doświadczyły. Wrażenia kojarzą się ze zdarzeniami, które wywoływały w przeszłości emocje. Np. jeśli w przeszłości doznaliśmy elektrycznego szoku będziemy bardzo pobudzeni i zaniepokojeni pojawieniem się pola magnetycznego.
- Wprowadzenie nietypowych wibracji - np. przez różne dźwięki i obrazy (e-narkotyki, digital drugs) - może być wewnętrznie interpretowane jako nowy typ wrażeń, ale może też wywołać niekorzystny wpływ tworząc nowe ścieżki połączeń w mózgu i zmniejszając zdolności do percepcji subtelnych różnic przez inne zmysły.
- Możliwe są też formy terapii oparte na stymulacji przez różne wibracje: joga dźwięku czy nowszy pomysł, "[brain wave vibration](#)" (BWV), czyli ćwiczeń jogi z dodatkiem rytmicznych ruchów głowy i ciała, chociaż jest to często ubrane w pseudonaukowe rozważania o energii chi i równowadze rytmów mózgowych. Być może efekty takich procedur to typowa odpowiedź relaksacyjna organizmu, są jednak dowody, że rytmiczne ruchy głowy w BWV przyczyniają się do większej produkcji serotoniny i innych korzystnych zmian w mózgu ([Bowden i inn., 2011](#)).

Postrzegamy reakcje swojego mózgu na pobudzenie zmysłów i wewnętrzne aktywacje, a nie świat sam w sobie. Wpływ kultury na sposób wykorzystania różnych zmysłów może być znaczny.

Omówiliśmy receptory zmysłów, sygnały dotarły do mózgu. Co się z nimi dalej dzieje?

Ciekawostka: [Mormon Transhumanist Society](#) to jedno z największych towarzystw transhumanistycznych. Zwykle nie z tym nam się kojarzą mormoni.

Mój referat na ten temat z 2018 roku [jest tutaj](#).

Zadanie:

Spróbuj przeanalizować, jak różne zmysły współpracują ze sobą tworząc iluzję rzeczywistości. Zwróć uwagę jak współpracuje ze sobą zapach i smak.

Które wrażenia są przypominane bardziej szczegółowo, na ile są podobne do przeżywanych w chwili ich powstania?

Które zmysły pobudzają się lepiej na skutek wyobraźni? Jak kontekst lub torowanie na to wpływa?

Pomyśl, jakich ważnych funkcji nie zauważamy, dopóki nam się nie zepsują?

Przykładowe pytania na temat recepcji zmysłowej, na które powinniście znać odpowiedzi na podstawie tego wykładu:

1. Jakiego rodzaju receptory umożliwią transdukcję sygnałów do układu nerwowego?
2. Jakie mamy typy receptorów?
3. Ile mamy zmysłów?
4. Dzięki czemu czujemy i co możemy czuć?
5. Wymienić 5 podstawowych smaków.
6. Ile mamy kubków/receptorów smakowych i jak długo żyją?
7. Ile mamy receptorów węchowych? Ile ma pies?
8. Na czym polega szczególne przetwarzanie informacji węchowej w mózgu?
9. Dlaczego nie mamy receptorów węchowych po obu stronach głowy, tak jak uszu?
10. Co to jest nerw zerowy? Jaka jest jego hipotetyczna rola u ludzi?
11. Gdzie mieści się zmysł równowagi i jak to działa?
12. Jakie obszary mózgu muszą współdziałać dla utrzymania równowagi?
13. Jak działa zmysł pragnienia?
14. Jak działa zmysł głodu?
15. Jakie funkcje pełni układ enteryczny? Co się dzieje w przypadku jego zaburzeń?
16. Zaburzenia łaknienia.
17. Co to jest substytucja zmysłów? Podać przykłady.
18. Jakie rodzaje wzroku spotyka się u zwierząt różnych gatunków?
19. Na czym polega przewaga ośmiornic w budowie oczu?
20. Wymień sprzeczne wymagania jakie natura stawia widzeniu.
21. Jaką wygląda informację w mózgu dostarczana przez światło?
22. Czemu nie widzimy obrazu odwrotnie?
23. Czemu ludzie widzą duchy tylko w ciemności?
24. W procesie widzenia jaki jest wpływ informacji z siatkówki a jaki z reszty mózgu na stan kory wzrokowej?

Programy stacji Planete+HD warte są obejrzenia:

Film ilustrujący ewolucję ciała człowieka: [Historia ewolucji ludzkiego ciała](#).

Seria "[Nasze niesamowite zmysły](#)" pokazuje wiele ciekawych informacji o działaniu zmysłów.

[Test your hearing.](#)

[Niewidzialny dom.](#)

Literatura:

[Cerebrum - magazyn Dana Foundation.](#)

1. Seria [Nasze niesamowite zmysły](#), Planete +, [Niezwyczajne zmysły zwierząt](#) w Player.pl
2. Świetna seria "[Pułapki umysłu](#)" pokazywana przez National Geographic TV ilustruje liczne złudzenia percepcji.
3. BBC Earth w 3 odcinku serii "Dziewięć najważniejszych miesięcy", pokazuje Pingelap, wyspę na której jest 10% osób z achromatopsją.

Dobre książki o zmysłach:

- Jan Młodkowski, Aktywność wizualna człowieka Wyd. Naukowe PWN SA, Warszawa 1998
- Stevens, M. (2021). Secret Worlds: The extraordinary senses of animals. Oxford University Press.
- Dobry opis układu wzrokowego znaleźć można w: Gary Matthews, Neurobiologia. Wyd. Lekarskie PZWL 2000, rozdział 16 i 17.
- Baluška, F., Mancuso, S., & Volkmann, D., Eds. (2006). Communication in Plants. Springer Berlin Heidelberg.
- LeDoux Joseph, [Historia naszej świadomości](#): Jak po czterech miliardach lat ewolucji powstał świadomy mózg (Copernicus Center Press, 2021)
- [Evolution of eyesight.](#)
- Amir Amedi i inn, [Neural and behavioral correlates of drawing in an early blind painter](#): a case study. Brain Research 1242, 2008, 252-262.
- David A. Milner, Melvyn A. Goodale, Mózg wzrokowy w działaniu. Tłumaczenie: Grzegorz Króliczak Wyd. Naukowe PWN, Seria: Biblioteka Psychologii Współczesnej, 2008
- Crick Francis, Zdumiewająca hipoteza. Prószyński i S-ka, Warszawa 1997
- N. de Gelder, Widzący niewidzący, Świat Nauki, 6/2010 (popularny artykuł o ślepowidzeniu).
- Lamb, T. D., Collin, S. P., & Pugh, E. N. (2007). Evolution of the vertebrate eye: Opsins, photoreceptors, retina and eye cup. Nature Reviews. Neuroscience, 8(12), 960–976.
- Sabath Karol, Nowe spojrzenie na ewolucję oczu. Wiedza i życie 1/1996
- Schwitzgebel E, [Why Did We Think We Dreamed in Black and White?](#) Studies in History and Philosophy of Science, 33, 649-660, 2002

Słuch i inne zmysły

- Dobry opis układu słuchu, smaku i powonienia znaleźć można w: Gary Matthews, Neurobiologia. Wyd. Lekarskie PZWL 2000, rozdział 18 i 19.
- [Sensory Systems](#). Biological Organisms, an Engineer's Point of View. Wikibook.
- [The Musical Brain](#) (UoW, Chudler)
- Mayer E, Gut feelings: the emerging biology of gut–brain communication. Nature Review of Neuroscience 12(11), 453-566, 2011
- F. de Vignemont, Body schema and body image—Pros and cons. Neuropsychologia 48(3):669-80, 2010.
- [Aromaterapia w Wiki.](#)
- [Informacje o węchu.](#)
- Avery Gilbert, Co wnosi nos? Nauka o tym, co nam pachnie. Wyd. W.A.B, Warszawa 2010

Cytowanie: Włodzisław Duch, Wstęp do Kognitywistyki. Rozdz. A13: Receptory zmysłowe. UMK Toruń 2024.

Następny wykład: [14. Kora-podstawowe mechanizmy.](#) | [Wstęp do kognitywistyki - spis treści.](#)