UDŽBENICI SVEUČILIŠTA U ZADRU
Manualia Universitatis studiorum Iadertinae

OSJETI I PSIHOFIZIKA

Sveučilište u Zadru
Universitas Studiorum
Jadertina | 1396 | 2002 |

Sveučilište u Rijeci
Filozofski fakultet

Dražen Domijan • Pavle Valerjev
OSJETI I PSIHOFIZIKA

Nakladnik
Sveučilište u Zadru
Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet

Za nakladnika
Josip Faričić, rektor (Sveučilište u Zadru)
Barbara Kalebić Maglica, dekanica (Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet)

Povjerenstvo za izdavačku djelatnost Sveučilišta u Zadru
Lena Mirošević, predsjednica

Recenzenti
Dragutin Ivanec
Nataša Šimić
Mladenka Tkalčić

Lektura
Eda Šarić

Konceptualizacija ilustracija i fotografija
Dražen Domijan
Pavle Valerjev

Autor i grafičko oblikovanje ilustracija (osim gdje je drugačije naznačeno)
Dražen Domijan

Autorica fotografija (osim gdje je drugačije naznačeno)
Adrijana Vidić

Autor fotografije na naslovnoj stranici
Mate Rajčić

Grafičko oblikovanje i prijelom
Sveučilište u Zadru

ISBN 978-953-331-635-2 (Sveučilište u Zadru)
ISBN 978-953-361-166-2 (Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet)

CIP zapis je dostupan u nacionalnom skupnom katalogu knjižničnog sustava Bukinet (katalog.bukinet.hr) pod brojem 991006051245109366.

Ilustracije Dražena Domijana i fotografije Adrijane Vidić licencirane su pod Creative Commons CC-BY 4.0 licencom. Za dobivanje dozvole za korištenje drugih ilustracija ili fotografija u ovoj knjizi potrebno je kontaktirati autora ili izvor naveden uz odgovarajuću ilustraciju ili fotografiju.
Cijelo izdanje je licencirano su pod Creative Commons CC-BY 4.0 licencom.

Fotografija na naslovnoj stranici je snimljena 24. svibnja 2025. na otoku Krku, s brda Veli vrh u sklopu fotografske ekspedicije organizirane od strane Akademskoga astronomskog društva Rijeka. Fotografija je nastala produženom ekspozicijom u trajanju od 20 sekundi koja je tipična za astronomsku fotografiju i interesantna je za knjigu Osjeti i psihofizika iz dva razloga. Prvo, demonstrira vremensku sumaciju svjetlosnih podražaja uslijed čega se postiže povećana osjetljivost i jasnoća, kako u optičkim uređajima, tako i u oku. I drugo, demonstrira razliku između dnevnog (fotopičnog) i noćnog (skotopičnog) vida. Dapače, zbog povećane osjetljivosti dobiva se efekt dnevnog vida pod noćnim nebom što kod promatrača stvara osjećaj ugodnog iznenađenja. Navedene teme o vremenskoj sumaciji, te dnevnom i noćnom vidu se opisuju u 1., 8. i 10. poglavlju ove knjige.

Dražen Domijan • Pavle Valerjev

OSJETI I PSIHOFIZIKA

Zadar, 2026.

Predgovor 16
Kako se koristiti ovom knjigom? 20
Prijevodi stručne terminologije 23

PRVI DIO: PSIHOFIZIKA

1. Uvod u psihofiziku 27
2. Klasična psihofizika 55
3. Direktna psihofizika 83
4. Teorija detekcije signala 103
5. Teorija informacija i informacijska psihofizika 125
6. Mentalna kronometrija 145

DRUGI DIO: OSJETI

7. Uvod u osjete 175
8. Vid: Svjetlost i oko 183
9. Vid: Vidni putovi i korteks 227
10. Vid: Psihofizika vida 263
11. Sluh: Zvuk i slušni sustav 295
12. Sluh: Psihofizika sluha 331
13. Kemijski osjeti 367
14. Tjelesni osjeti 407

TREĆI DIO: DRUGI ASPEKTI OSJETA

15. Integracija osjeta 453
16. Sinestezije 463
17. Interocepcija: Osjeti gladi i žeđi 471
18. Evolucija osjetila 477
19. Neobični osjetni sustavi 485

ČETVRTI DIO: NEUROZNANSTVENE METODE

20. Neuroznanstvene metode 501

PETI DIO: PRILOZI

21. Kvantitativni aspekti psihofizičkih metoda 517
22. Neuroznanstveni podsjetnici važni za osjetne sustave 529

SADRŽAJ

Predgovor 16
Kako se koristiti ovom knjigom? 20
Prijevodi stručne terminologije 23

PRVI DIO: PSIHOFIZIKA

1. Uvod u psihofiziku 27

1.1. Protetički i metatetički kontinuum 29
1.2. Psihofizički zadaci 30
1.3. Faktori koje utječu na osjete 34
1.3.1. Intenzitet podražaja 35
1.3.2. Vrijeme trajanja podražaja – vremenska sumacija 40
1.3.3. Veličina podražaja – prostorna sumacija 41
1.3.4. Mjesto podraživanja 43
1.4. Povijest psihofizike i glavni pravci 43

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 46
Pojmovnik 47
Literatura 53

2. Klasična psihofizika 55

2.1. Weberov zakon 55
2.2. Fechnerov zakon 59
2.3. Kritika skale JZR-a i Thurstoneov pristup 63
2.4. Metode klasične psihofizike 64
2.4.1. Metoda granica 64
2.4.2. Metoda konstantnih podražaja 68
2.4.3. Metoda podešavanja 71
2.4.4. Pristranost u odgovaranju 73
2.5. Adaptivne metode 74

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 76
Pojmovnik 77
Literatura 81

3. Direktna psihofizika 83

3.1. Stevensov zakon 85
3.2. Metode direktne psihofizike 89
3.2.1. Metoda procjene veličine 89
3.2.2. Metoda produkcije veličine 91
3.2.3. Metoda produkcije omjera 91
3.2.4. Metoda procjene omjera 91
3.2.5. Metoda unakrsnog uparivanja modaliteta 92
3.3. Direktna psihofizika s metatetičkim kontinuumima: multidimenzionalno skaliranje 93
3.4. Globalni pristup za direktno određivanje psihofizičkog odnosa 95
3.5. Primjene direktne psihofizike u drugim područjima 96
3.6. Individualne razlike, utjecaj konteksta i razina adaptacije 97

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 98
Pojmovnik 99
Literatura 102

4. Teorija detekcije signala 103

4.1. Variranje kriterija 105
4.2. Kvantificiranje osjetljivosti i kriterija 108
4.3. ROC krivulja 110
4.4. Metode teorije detekcije signala 113
4.4.1. Metoda prisilnog izbora 113
4.4.2. DA-NE metoda 114
4.4.3. Metoda isto-različito 114
4.4.4. Metoda stupnjevanja sigurnosti 115
4.5. Primjene teorije detekcije signala u drugim područjima 116

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 118
Pojmovnik 119
Literatura 123

5. Teorija informacija i informacijska psihofizika 125

5.1. Entropija 127
5.2. Komunikacijski kanal 131
5.2.1. Komunikacijski kanal bez šuma 132
5.2.2. Komunikacijski kanal sa šumom 133
5.3. Koliko bitova podražajnih informacija može prenijeti pojedini osjetni sustav? 135
5.4. Hickov zakon 137
5.5. Kritika informacijske psihofizike 139

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 140
Pojmovnik 141
Literatura 143

6. Mentalna kronometrija 145

6.1. Povijest mentalne kronometrije 146
6.2. Osnovni elementi mjerenja vremena reakcije 146
6.3. Metode mentalne kronometrije 148
6.3.1. Metoda oduzimanja 148
6.3.2. Metoda aditivnih faktora 151
6.4. Faktori koje utječu na vrijeme reakcije 154
6.5. Trgovina između brzine i točnosti 157
6.6. Modeli vremena reakcije 158
6.7. Primjeri kronometrijskih zadataka 160
6.7.1. Eriksenov zadatak 160
6.7.2. Simonov zadatak 161
6.7.3. Stroopov zadatak 161
6.7.4. Zadatak vidnog pretraživanja 162
6.7.5. Zadatak uspoređivanja slova 163
6.7.6. Zadatak pretraživanja radnog pamćenja 163
6.7.7. Zadatak leksičke odluke 164

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 165
Pojmovnik 166
Literatura 169

DRUGI DIO: OSJETI

7. Uvod u osjete 175

Pojmovnik 180
Literatura 182

8. Vid: Svjetlost i oko 183

8.1. Svjetlost 183
8.1.1. Dvojna priroda svjetla 186
8.1.2. Mjerenje količine svjetla 187
8.1.3. Interakcije svjetla s okolinom 189
8.2. Oko 191
8.2.1. Smještaj i zaštita očiju 191
8.2.2. Pokreti očiju 193
8.2.3. Građa oka 195
8.2.4. Formiranje slike u oku 198
8.3. Retina 200
8.3.1. Fotoreceptori 203
8.3.2. Bipolarne i horizontalne stanice 209
8.3.3. Ganglijske i amakrinske stanice 212
8.3.4. Kako se kombiniraju potencijali iz različitih čunjića? 215

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 217
Pojmovnik 218
Literatura 225

9. Vid: Vidni putovi i korteks 227

9.1. Vidni putovi 227
9.2. Primarno vidno područje (V1) 232
9.2.1. Jednostavne stanice 235
9.2.2. Složene stanice 238
9.2.3. Hipersložene stanice 240
9.2.4. Stupčana (kolumnarna) organizacija vidnog korteksa 241
9.2.5. Osjetljivost na dubinu i smjer gibanja 243

9.2.6. Osjetljivost na boje 243
9.3. Sekundarno vidno područje (V2) 245
9.4. Ventralni i dorzalni tok 247
9.4.1. Ventralni tok 248
9.4.2. Dorzalni tok 249
9.4.3. Zaključno o kortikalnim vidnim tokovima 251

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 252
Pojmovnik 253
Literatura 259

10. Vid: Psihofizika vida 263

10.1. Apsolutna vidna osjetljivost 263
10.1.1. Adaptacija na svjetlo i tamu 264
10.1.2. Mjesto na retini 266
10.1.3. Valna duljina 269
10.1.4. Vremenska i prostorna sumacija 271
10.1.5. Fosfeni 272
10.2. Oštrina vida 272
10.3. Vernierova oštrina i hiperoštrina 275
10.4. Faktori koji utječu na oštrinu vida 278
10.5. Osjetljivost na kontrast 278
10.5.1. Osjetljivost na prostorne kontraste 278
10.5.2. Osjetljivost na kromatske kontraste 281
10.5.3. Osjetljivost na vremenske kontraste 283
10.5.4. Osjetljivost na prostorno-vremenske kontraste 285

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 286
Pojmovnik 287
Literatura 291

11. Sluh: Zvuk i slušni sustav 295

11.1. Zvuk 295
11.1.1. Fizikalna obilježja zvuka 295

11.1.2. Složeni zvuk i spektrogram 299
11.2. Građa uha 302
11.3. Pužnica 304
11.3.1. Unutrašnje stanice dlačice 306
11.3.2. Vanjske stanice dlačice 308
11.3.3. Otoakustične emisije 309
11.4. Kodiranje frekvencije zvuka 309
11.4.1. Načelo mjesta 309
11.4.2. Načelo frekvencije 311
11.4.3. Zajedničko djelovanje načela mjesta i načela frekvencije 313
11.5. Kodiranje intenziteta zvuka 314
11.6. Slušni put 316
11.7. Slušni korteks 319

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 322
Pojmovnik 323
Literatura 329

12. Sluh: Psihofizika sluha 331

12.1. Apsolutna slušna osjetljivost 331
12.2. Diferencijalna slušna osjetljivost 334
12.3. Slušno maskiranje 337
12.4. Subjektivne dimenzije zvuka 341
12.4.1. Glasnoća 341
12.4.2. Visina tona 344
12.4.3. Drugi subjektivni doživljaji zvuka 349
12.5. Lokalizacija zvuka u prostoru 350
12.5.1. Teorija dvostruke lokalizacije zvuka 352
12.5.2. Vertikalna ravnina 355
12.5.3. Efekt prvenstva 356
12.5.4. Procjena udaljenosti od izvora zvuka 357

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 358
Pojmovnik 359
Literatura 363

13. Kemijski osjeti 367

13.1. Okus 368
13.1.1. Okusni receptori i neuronski put za okus 368
13.1.2. Primarne okusne kvalitete 371
13.1.3. Psihofizika okusa 378
13.1.4. Odabir hrane, hedonski odgovor i individualne razlike 380
13.2. Njuh 382
13.2.1. Njušni receptori i njušni putovi 383
13.2.2. Teorije o detekciji mirisa 387
13.2.3. Anosmije 388
13.2.4. Primarne mirisne kvalitete 389
13.2.5. Psihofizika njuha 390
13.3. Aroma 393
13.4. Doprinos somatosenzornog sustava doživljaju hrane 394

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 396
Pojmovnik 397
Literatura 404

14. Tjelesni osjeti 407

14.1. Koža 407
14.2. Dodir i vibracija 408
14.2.1. Receptori za dodir i vibraciju 410
14.2.2. Neuronski putovi za kožne osjete 413
14.2.3. Psihofizika dodira 419
14.2.4. Haptička percepcija 421
14.3. Osjet za temperaturu: Toplo i hladno 422
14.4. Bol 424
14.4.1. Psihofizika boli 428
14.5. Kinestezija (propriocepcija) 429
14.6. Vestibularni osjet 432

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 438
Pojmovnik 439
Literatura 447

TREĆI DIO: DRUGI ASPEKTI OSJETA

15. Integracija osjeta 453

Pojmovnik 459
Literatura 461

16. Sinestezije 463

Pojmovnik 468
Literatura 470

17. Interocepcija: Osjeti gladi i žeđi 471

Pojmovnik 475
Literatura 476

18. Evolucija osjetila 477

18.1. Evolucija vida 477
18.2. Evolucija sluha i vestibularnog sustava 479
18.3. Evolucija njuha, okusa i dodira 480

Pojmovnik 482
Literatura 484

19. Neobični osjetni sustavi 485

19.1. Eholokacija 485
19.2. Magnetorecepcija – biološki kompas 487
19.3. Električni osjet 489
19.4. Feromoni 491

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 493
Pojmovnik 494
Literatura 497

ČETVRTI DIO: NEUROZNANSTVENE METODE

20. Neuroznanstvene metode 501

20.1. Mjerenje aktivnosti jednog neurona (engl. *single-unit recordings*) 501
20.2. Elektrokortikografija (ECoG) 503
20.3. Elekroencefalografija (EEG) 503
20.4. Magnetoencefalografija (MEG) 505
20.5. Funkcionalna magnetska rezonancija (fMRI) 505
20.6. Pozitronska emisijska tomografija (PET) 507
20.7. Optičko oslikavanje mozga (fNIRS) 508
20.8. Transkranijalna magnetska stimulacija (TMS) 509
20.9. Transkranijalna električna stimulacija (tDCS, tACS, tRNS) 510
20.10. Istraživanja ljudi s ozljedama glave (neuropsihologijska procjena) 511

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 512
Literatura 513

PETI DIO: PRILOZI

21. Kvantitativni aspekti psihofizičkih metoda 517

21.1. Izračun parametara psihofizičke funkcije 517
21.2. Pojednostavljeni postupak izračuna praga za metodu konstantnih podražaja 519
21.3. Izračun mjera teorije detekcije signala 524
21.4. Vidni kut 526

Literatura 528

22. Neuroznanstveni podsjetnici važni za osjetne sustave 529

22.1. Podsjetnik iz neurofiziologije 530
22.1.1. Transdukcija na receptorskim stanicama 530

22.1.2. Električna komunikacija (akcijski potencijali) 531
22.1.3. Kemijska komunikacija (sinapse) 533
22.1.4. Neurotransmiteri 535
22.2. Podsjetnik iz neuroanatomije 537
22.2.1. Tipovi aksona 537
22.2.2. Kranijalni (moždani) živci 538
22.2.3. Spinalni (kralježnički) živci 541
22.2.4. Talamus 542
22.2.5. Režnjevi korteksa 543
22.2.6. Brodmannova polja i osjetni sustavi u korteksu 544

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature 547
Literatura 549

Bilješka o autorima 551

Predgovor

Autori ove knjige surađivali su na nekoliko znanstvenih projekata, tijekom kojih su često imali priliku raspravljati o temama iz znanstvene psihologije, osobito onima koje se odnose na osjete, percepciju, psihofiziku, kognitivnu psihologiju i kognitivnu neuroznanost. Osim istraživačkog rada, oba autora već više od dvadeset godina izvode nastavu iz navedenih područja, svaki na svojoj instituciji — na Odsjeku za psihologiju Filozofskog fakulteta Sveučilišta u Rijeci te na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru.

Iako se nastavni programi i organizacija kolegija na tim dvama studijima ne podudaraju u potpunosti, među njima postoji visoka razina preklapanja u opterećenju studenata i u obuhvatu temeljnih tema, pa i u područjima osjeta, percepcije i pažnje. Posebno je zajedničko obilježje obaju studija relativno snažna zastupljenost metodoloških tema kao što je psihofizika i metode mjerenja osjetljivosti što nije uvijek slučaj u sličnim programima.

U pripremi nastave autori se oslanjaju na veći broj sveučilišnih udžbenika iz osjeta i percepcije, ali i drugih stručnih knjiga, od kojih je većina napisana na engleskom jeziku. Udžbenici, u pravilu, imaju sličnu osnovnu strukturu jer obrađuju iste teme iz osjeta i percepcije, no među njima postoje i brojne razlike u pristupu, dubini obrade pojedinih sadržaja te u suvremenosti i relevantnosti prikazanih spoznaja. Pored toga, ni jedan od korištenih udžbenika ne posvećuje psihofizičkim metodama i analitičkim postupcima onoliko prostora koliko to predviđaju važeći nastavni planovi. Zbog toga se u nastavi često kombinira više izvora, što studentima dodatno otežava snalaženje u gradivu.

Studiranje, međutim, ne bi trebalo biti puko pamćenje informacija, nego proces izučavanja i postupne izgradnje znanja. Za razliku od srednjoškolskog obrazovanja, u kojem se gradivo često oslanja na jedan dominantan izvor informacija, sveučilišno obrazovanje pretpostavlja aktivno korištenje različitih izvora, uspoređivanje perspektiva te razvoj analitičkog i kritičkog mišljenja. Takav pristup i sami potičemo u nastavi. Ipak, kolegiji *Osjeti i psihofizika*, odnosno *Osjeti i percepcija*, izvode se na prvoj godini studija, u razdoblju kada se studenti tek prilagođavaju zahtjevima akademskog načina

rada, što dodatno naglašava potrebu za jasno strukturiranim i pristupačnim temeljnim udžbenikom.

Upravo se iz tih razloga kod obaju autora iskristalizirala potreba za jednim udžbenikom (da parafraziramo stih iz romana *Gospodar prstenova*: *One book to rule them all*) koji bi bio istodobno prilagođen nastavnim programima, utemeljen na suvremenim znanstvenim spoznajama i napisan na hrvatskom jeziku, što do sada nije bilo dostupno u jednom izdanju. Takav bi udžbenik studentima olakšao usvajanje temeljnih pojmova i metoda, ali bi im ujedno poslužio i kao polazište za dublje izučavanje i istraživanje pojedinih tema. Uzevši u obzir slične studijske programe na dvama sveučilištima i slične ciljeve koji bi se postigli udžbenikom, odustalo se od pisanja zasebnih knjiga. Autori su se odlučili na udruživanje snaga i pisanje zajedničkog udžbenika koji će u potpunosti obuhvatiti postojeće nastavne programe, ali i nuditi dodatne teme i zanimljivosti te dati smjernice za daljnje temeljitije izučavanje osjeta.

Pri tome je bilo potrebno donijeti i dodatne koncepcijske odluke. Područje osjeta i percepcije izrazito je široko te uobičajeni udžbenici iz tog područja gotovo uvijek premašuju petsto stranica. S druge strane, na studiju u Zadru sadržaji su do nedavno bili raspoređeni u dva jednosemestralna kolegija: *Osjeti i psihofizika* te *Percepcija i pažnja*[1], dok kolegij *Osjeti i percepcija* u Rijeci ima sličnu unutarnju strukturu, ali se održava unutar jednog semestra. Kako bi se studentima ponudio udžbenik prihvatljivijeg opsega i preglednije strukture, ali i osiguralo da rukopis može biti dovršen u razumnom roku, odlučeno je da se gradivo podijeli u dvije zasebne knjige.

Knjiga koju držite u rukama, *Osjeti i psihofizika*, prva je u toj planiranoj cjelini, dok je drugi udžbenik s radnim naslovom *Percepcija, pažnja i prepoznavanje*, predviđen za objavu u dogledno vrijeme. Time se dobivaju dvije prohodnije i fokusiranije cjeline koje omogućuju postupno i temeljito usvajanje gradiva. Unutar svake knjige predviđen je i prostor za metodološke podsjetnike, objašnjenja važnih analitičkih postupaka te dodatne teme i zanimljivosti koje mogu poslužiti kao poticaj za izradu seminarskih radova i daljnje samostalno učenje.

Tijekom rada na ovom rukopisu pokazalo se da je izazov pisanja udžbenika iz osjeta i psihofizike znatno veći nego što se to na prvi pogled može činiti. To je područje vrlo interdisciplinarno te zahtijeva poznavanje i integraciju pojmova iz brojnih znanstvenih disciplina. Osim psihologije i psihofizike, u pripremi rukopisa bilo je nužno oslanjati

[1] Od 2023. u novom programu studija psihologije i u Zadru su ta dva manja kolegija ujedinjena u jedan veliki kolegij pod nazivom *Osjeti i percepcija*, ali struktura podjele na *Osjete i psihofiziku* te *Percepciju i pažnju* i dalje postoji.

se na spoznaje iz anatomije, fiziologije, oftalmologije, neuroznanosti, genetike, evolucijske biologije, optike, akustike, fizike, biokemije, biofizike i matematike. Upravo ta interdisciplinarnost, iako zahtjevna, čini ovo područje iznimno bogatim i intelektualno poticajnim, što je autorski tim nastojao prenijeti i u ovom udžbeniku.

Ovaj je udžbenik prije svega namijenjen studentima psihologije kao temeljni vodič kroz područje osjeta i psihofizike te se idealno uklapa u kolegij *Osjeti i percepcija* kakav sadrže brojni studiji psihologije. Pored toga, udžbenik bi trebao poslužiti i kao priprema za slušanje kolegija koji dolaze poslije na studiju kao što je *Kognitivna psihologija* ili pak kao dodatna literatura za kolegije *Praktikum iz eksperimentalne psihologije*. Osim za studente psihologije, nadamo se da će biti koristan i studentima srodnih disciplina (primjerice medicine, biologije, pedagogije, filozofije, ali i inženjerskih studija) te svima koje zanima kako osjeti funkcioniraju te kako se znanstveno proučavaju. Knjiga je zamišljena kao temeljni oslonac u učenju, a ne kao zamjena za druge izvore: njezina je svrha pružiti jasnu strukturu, metodološku utemeljenost i konceptualni okvir unutar kojega se znanje može dalje nadograđivati i proširivati.

Pri pisanju rukopisa nastojali smo postići ravnotežu između teorijske preciznosti, empirijske utemeljenosti i pristupačnosti, svjesni činjenice da se čitatelji s ovim gradivom najčešće susreću na samom početku studija. Posebna je pažnja posvećena psihofizičkim metodama i logici mjerenja, jer smatramo da upravo one predstavljaju jednu od ključnih osnova znanstvene utemeljenosti psihologijske znanosti.

Nadamo se da će ovaj udžbenik studentima pomoći ne samo u savladavanju nastavnog gradiva nego i u razvoju znanstvenog načina razmišljanja koji je ključan za studije poput psihologije. Knjiga jasno pokazuje da je znanstveni pristup moguće primijeniti u proučavanju psiholoških procesa koji su subjektivni i nisu dostupni direktnom opažanju i mjerenju, ali su ipak mjerljivi indirektnim metodama. Također, knjiga nas uči da su osjeti neposredni dio našeg iskustva, ali da su ipak teorijski zahtjevni. Ako knjiga potakne čitatelje da postavljaju dodatna pitanja, da kritički promišljaju o metodama mjerenja i da s većim zanimanjem pristupe daljnjem proučavanju psihologije, tada će njezina svrha biti u potpunosti ostvarena. Iako je knjiga namijenjena studentima psihologije i srodnih studija, nadamo se da će naći svoj put i do šire publike koja je zainteresirana za odgovore na pitanja o tome na koje sve načine doživljavamo svijet oko sebe.

Iznimno smo zahvalni svima koji su omogućili da se ovaj projekt realizira. Svojim obiteljima i kolegama zahvaljujemo na razumijevanju i podršci, recenzentima na vrijednim komentarima i sugestijama koji su znatno unaprijedili konačni tekst knjige.

Nadalje, zahvalni smo svojim institucijama koje su podržale ovaj zajednički projekt te svim suradnicima koji su omogućili da se knjiga pripremi i uredi te da dobije svoj konačni oblik. Zahvaljujemo i autorici i autorima fotografija koji su ljubazno dopustili da se njima koristimo za potrebe ovog udžbenika.

Dražen Domijan
Pavle Valerjev

Kako se koristiti ovom knjigom?

Ako pogledamo sadržaj udžbenika, vidimo da je strukturiran od pet tematskih cjelina. Prvi dio (poglavlja 1.-6.) obuhvaća uvod u psihofiziku i psihofizičke metode i time čini teorijsku i metodološku pripremu te preduvjet za razumijevanje drugog dijela. Drugi dio obuhvaća detaljne opise svih ljudskih osjeta pri čemu je najviše prostora posvećeno vidu i sluhu (poglavlja 7.-14.) Treći dio (poglavlja 15.-19.) opisuje zanimljive aspekte osjeta koji se nisu sadržajno uklopili u drugi dio kao i „egzotične" osjetne sustave koje su karakteristični za neke životinjske vrste, ali koje ljudi ne posjeduju. Konačno, tu su i posljednje dvije cjeline koje pružaju dodatne informacije o metodologiji istraživanja osjeta kao i podsjetnike iz neuroanatomije i neurofiziologije koji olakšavaju svladavanje druge cjeline. Četvrta i peta cjelina namjerno su izdvojene tako da njihov sadržaj ne opterećuje glavni dio teksta, a to su prva dva dijela knjige. Četvrti dio sadrži opise najvažnijih neuroznanstvenih tehnika i metoda koje su važne za istraživanja osjeta i kognicije (poglavlje 20.). Prilozi, odnosno peti dio knjige (poglavlja 21. i 22.), opisuju statističke postupke koji se upotrebljavaju u analizi psihofizičkih podataka, te uključuju i opis najvažnijih pojmova iz neurofiziologije i neuroanatomije u kontekstu proučavanja osjetnih sustava, nastanka, prijenosa i kortikalne reprezentacije osjetnih informacija.

Preporučujemo čitateljima da pročitaju prva tri dijela u cijelosti i da se pri tome po potrebi koriste poglavljima u četvrtom i petom dijelu knjige kao dopunama. Čitateljima koji su zainteresirani za neuroznanost svakako će biti korisni cijeli četvrti dio (opis svih neuroznanstvenih metoda) te 22. poglavlje. Čitateljima koji su zainteresirani za psihofiziku preporučujemo da detaljno prouče postupke koji se tiču kvantitativnih aspekata psihofizičkih metoda (poglavlje 21.) kako bi se osposobili za primjenu takvih postupaka u praksi.

Svjesni smo da opseg ove knjige može prekoračiti nastavne potrebe u kontekstima različitih nastavnih programa. Stoga ćemo nastavnicima ponuditi prijedloge za ograničenu ili djelomičnu upotrebu ovog udžbenika.

Studij psihologije:

Kolegij *Osjeti i psihofizika* (2 sata predavanja tjedno)

Preporučujemo upotrebu cijele knjige s naglaskom na prva dva dijela (poglavlja 1.-14.). Treći (poglavlja 15.-19.) dio se može upotrijebiti opcionalno, kao seminarske teme ili pak dodatne teme za predavanja. Zadnja se dva dijela upotrebljavaju u skladu s potrebama tijekom rada na prvim dvama dijelovima.

Kolegij *Osjeti i percepcija* – veliki format (4 sata predavanja tjedno)

Opet preporučujemo upotrebu cijele knjige s naglaskom na prva dva dijela (poglavlja 1.-14.), dok se druga poglavlja upotrebljavaju prema potrebi. Ovdje valja napomenuti da udžbenik pokriva otprilike polovicu kolegija te da je za drugu polovicu potreban udžbenik koji je fokusiran na percepciju i perceptivne procese. U trenutku izdavanja ove knjige autori već rade na udžbeniku iz percepcije i pažnje koji će biti svojevrsni nastavak, te će omogućiti cjelovito pokrivanje tema iz osjeta i iz percepcije.

Kolegij *Osjeti i percepcija* – manji format (2 sata predavanja tjedno)

Ovaj format pretpostavlja djelomičnu upotrebu glavnih dijelova knjige, o psihofizici i osjetima. Preporučujemo da se iz prvoga, psihofizičkog dijela rade poglavlja 1.-3. (uvod u psihofiziku, klasična i direktna psihofizika). Iz drugog dijela mogu se raditi poglavlja 7.-13., a od tjelesnih osjeta samo dodir i vibracija (potpoglavlje 14.1.). Ako je potrebno još kratiti gradivo, može se zadržati samo vid i sluh (poglavlja 8.-12.). Ako je i to previše, od vida i sluha se mogu zadržati samo odabrani dijelovi (primjerice samo opis vidnog (poglavlje 8.) i slušnog sustava (poglavlje 11.) ili pak samo doživljajni aspekt vida (poglavlje 10.) i sluha (poglavlje 12.). Dakako, nastavnik može kompilirati ovu građu na način kako mu odgovora, kombinirajući dijelove iz raznih poglavlja.

Kolegiji *Psihologijski praktikumi* ili *Praktikumi iz eksperimentalne psihologije*

Psihologijski praktikumi su kolegiji u sklopu kojih studenti rade demonstracije znanstvenih mjerenja i istraživanja te pišu izvještaje na temelju dobivenih rezultata. Naglasak je na metodologiji i u sklopu ovih kolegija često se provode mjerenja s psihofizičkim postupcima i metodama. U skladu s tim bismo preporučili da se obrati pažnja na sva poglavlja prvoga, psihofizičkog dijela knjige (poglavlja 1.-6.) i da se adekvatno upotrebljavaju prilozi koji se tiču kvantitativnih aspekata psihofizičkih metoda (poglavlje 21.). Ovisno o tome koji se osjetni modalitet radi u pojedinoj praktikumskoj vježbi,

potrebno je i dodatno se informirati o tom modalitetu za što opcionalno služi i drugi dio knjige koji pokriva sve osjete (poglavlja 7.-14.).

Kolegiji iz *Biološke psihologije* i kolegij *Kognitivna neuroznanost*

Biološka psihologija pokrivena je nizom kolegija koji već imaju svoje specijalizirane udžbenike. Slično vrijedi i za kognitivnu neuroznanost. Ipak, u ovoj smo se knjizi potrudili jasno opisati anatomske i fiziološke aspekte osjetnih sustava. Detaljno su opisani procesi na receptorima, osjetni putovi te procesi u odgovarajućim područjima kore velikog mozga. Stoga preporučujemo poglavlja 8. i 9. za neuroznanstveno razumijevanje vidnog sustava, poglavlje 11. za slušni, te odgovarajuće dijelove 13. i 14. poglavlja koji opisuju receptore, putove i kortikalne projekcije za kemijske i tjelesne osjete. Preporučujemo i pregled neuroznanstvenih metoda i tehnika (poglavlje 20.) te za lakše svladavanje teksta mogu poslužiti brzi podsjetnici iz neurofiziologije i neuroanatomije (poglavlje 22.).

Studij kognitivne znanosti:

Upotreba je prilagođena programu na studiju kao i naglasku na neki od brojnih aspekata kognitivne znanosti. No ako su u studiju dovoljno naglašeni kognitivna psihologija i kognitivna neuroznanost, preporučujemo upotrebu kao što je navedena pod „Kolegij Osjeti i percepcija – manji format (2 sata predavanja)“.

Prijevodi stručne terminologije

Je li ispravnije koristiti se terminom lateralna genikulatna jezgra ili postranično koljenasto tijelo? Ovakve su se nedoumice javljale često pri pisanju ove knjige. Autori su vrlo brzo uvidjeli da je praktički nemoguće zauzeti jedno načelo prevođenja i onda biti dosljedan u svakom idućem prijevodu i svakoj izvedenici odabranog načina prevođenja, a da se ne naiđe na probleme ili nezgrapnosti. Npr., ako bismo se odlučili koristiti pod svaku cijenu hrvatske riječi i iz gornjeg primjera odabrati postraničnu koljenastu jezgru, onda uobičajeni naziv za genikulostrijarni vidni put postaje koljenastoprugasti vidni put što zvuči prilično nezgrapno, a takvih je situacija bilo mnogo. Autori su morali odustati od strogog pristupa vođenog unaprijed određenim pravilima u prijevodu termina te su zauzeli opušteniji i pragmatičniji pristup koji je u prvom redu orijentiran čitatelju i nastavnim potrebama kako bi se gradivom baratalo s lakoćom i razumijevanjem i kako bi se stručna terminologija lakše povezala unutar bazena hrvatskih termina i sa stranim nazivima (ne zaboravimo da se studenti vrlo često moraju služiti literaturom na engleskom jeziku). Stoga smo se u slučajevima gdje postoji uhodan hrvatski termin služili tim terminom, dok smo se tamo gdje to nije bio slučaj po potrebi poslužili i engleskim ili latinskim posuđenicama koje se također već upotrebljavaju u nastavi na hrvatskom jeziku. Kad bismo uočili da je uobičajena upotreba više termina za isti pojam, pri prvom smo pojavljivanju pojma naveli i alternativne nazive, a po potrebi i engleski naziv. Na taj smo način nastojali učiniti knjigu što kompatibilnijom s drugim izvorima, i domaćim i stranim. Zahvaljujemo i recenzentima koji su nam pomogli da razriješimo nekoliko važnih nedoumica oko terminologije.

PSIHOFIZIKA

1

1.
Uvod u psihofiziku

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što je psihofizika i čime se bavi
- što su protetički i metatetički kontinuum
- o psihofizičkim zadacima
- koje sve fizičke varijable utječu na osjete
- što je apsolutna i diferencijalna osjetljivost
- o povijesnom razvoju psihofizike i njezinim glavnim pravcima

Psihofizika je znanstvena disciplina koja proučava odnos između fizikalno-kemijskih svojstava **podražaja** i psihološkog iskustva koje ti podražaji izazivaju, a koja nazivamo **osjeti**. Kao što ova definicija sugerira, psihofizika je interdisciplinarno područje koje povezuje spoznaje iz fizike i kemije s psihologijskom razinom analize. U psihofizici se velika pažnja posvećuje pitanju kako mjeriti osjete i kako analizirati dobivene podatke. Stoga je psihofizika usko povezana sa statistikom i metodologijom psihologijskih istraživanja. Također, psihofizika se u velikoj mjeri oslanja na spoznaje iz neuroanatomije i neurofiziologije jer osjet nastaje zajedničkom aktivacijom osjetnog organa, neuronskih putova koji prenose živčane impulse od osjetnog organa do kore velikog mozga i kortikalnih struktura koje te impulse interpretiraju i pretvaraju u subjektivni doživljaj. Pored neuroznanosti, psihofizika je usko povezana i s drugim medicinskim znanostima kao što su oftalmologija i audiologija jer se psihofizičke metode upotrebljavaju u dijagnostici različitih osjetnih poremećaja i bolesti.

Kao dio okoline koja nas okružuje, podražaji imaju objektivni karakter i mogu se direktno mjeriti kao određena količina fizikalne ili kemijske energije koja djeluje na osjet-

ni organ. Fizikalni mjerni instrumenti iste su vrste kao i predmet koji mjere. Primjerice, metar kojim mjerimo duljinu ima isto svojstvo protežnosti u prostoru kao i predmet čiju veličinu želimo izmjeriti. Na isti način moguće je pomoću prikladnoga mjernog instrumenta izmjeriti intenzitet zvuka u decibelima ili intenzitet svjetla u lumenima. S druge strane, osjeti imaju privatni subjektivni karakter. Doživljaj zvuka subjektivno je iskustvo koje ne možemo direktno podijeliti s drugima. Nitko osim nas samih ne može čuti zvučni doživljaj koji nastaje upravo u našem mozgu. Drugi ljudi mogu imati zvučni doživljaj koji je rezultat aktivnosti njihova mozga, ali on ne mora biti identičan kao naš doživljaj. Dakle, psihologijska su mjerenja indirektna jer se na osnovi odgovora ispitanika posredno zaključuje o njegovim mentalnim stanjima koja nisu mjerljiva. Psihofizika je razvila brojne metode kojima se indirektno mjere osjeti i koje ćemo upoznati u sljedećim poglavljima, a imala je i važan utjecaj na razvoj teorije mjerenja u psihologiji.

Psihofiziku možemo podijeliti na deskriptivnu i analitičku (Gescheider, 1997). **Deskriptivna psihofizika** se bavi određivanjem osjetnih kapaciteta, poput apsolutne i diferencijalne osjetljivosti. Navedimo neke primjere primjene deskriptivne psihofizike u praksi:

- Određivanje vidne osjetljivosti važno je pri izradi televizora, mikroskopa, teleskopa, navigacijskih uređaja, u arhitekturi (određivanje optimalnog osvjetljenja prostorija i vanjskog prostora).
- Određivanje slušne osjetljivosti važno je pri izradi uređaja kao što su radio, telefon, zvučnik, kao i u arhitekturi (koncertne dvorane, predavaonice).
- Određivanje vibrotaktilne osjetljivosti važno je za dizajn komunikacijskih uređaja kojim se koriste slijepe i gluhe osobe.

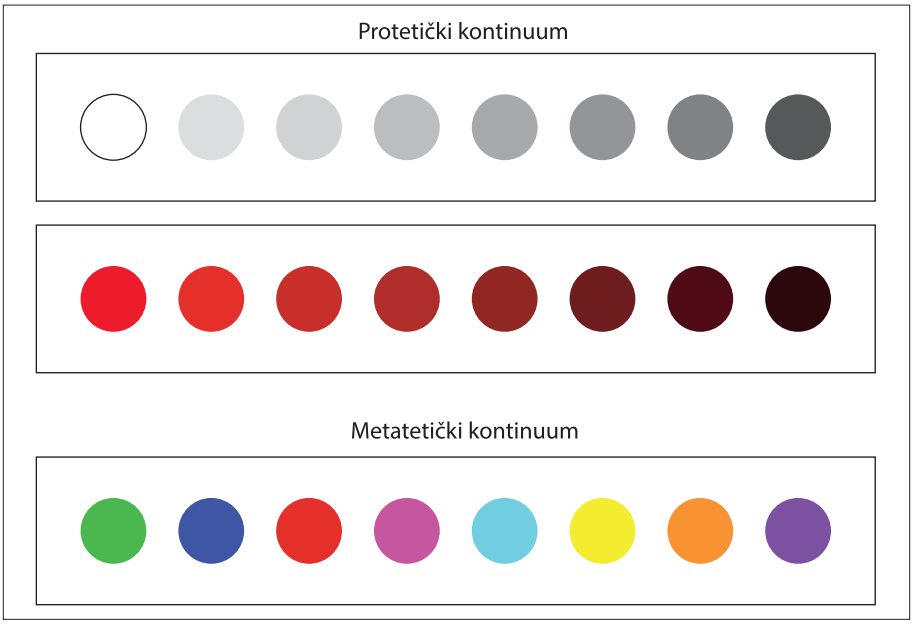
S druge strane, **analitička psihofizika** se bavi razvijanjem teorija i testiranjem hipoteza o biološkim mehanizmima koji se nalaze u osnovi osjetnih kapaciteta. Na primjer, Verrillo (1963) je ispitivao osjetljivost kože za vibrotaktilno podraživanje različitih frekvencija. Otkrio je da je funkcija odnosa osjetljivosti i frekvencije vibracije bitno različita za niske i visoke frekvencije. Kod niskih je frekvencija osjetljivost bila podjednaka unutar ispitivanog raspona. S druge strane, ista je funkcija imala oblika U-krivulje za visoke frekvencije. Verrillo je na osnovi toga zaključio da na koži moraju postojati dva odvojena receptorska sustava od kojih je svaki specijaliziran za detekciju određenog raspona frekvencija. Kasnija anatomska istraživanja potvrdila su ovu hipotezu i pokazala da doista postoje dvije vrste receptora na koži. Više o ovoj temi bit će riječi u 14. poglavlju.

1.1. Protetički i metatetički kontinuum

Osjete možemo međusobno razlikovati i uspoređivati po intenzitetu i po kvaliteti doživljaja. Na primjer, razlikujemo gradaciju po intenzitetu od svijetle do tamne crvene boje. Međutim, razlika između crvene, zelene, plave ili žute boje kvalitativno je drukčija od razlike između tamne i svijetle crvene kao što možemo vidjeti na slici 1.1. Promjene u svjetlini boje ili intenzitetu svjetla mogu se kvantificirati, odnosno predstaviti na kontinuiranoj skali. S druge strane, promjene u kromatskoj kvaliteti su kategorijalne i ne mogu se kvantificirati. Stoga, osjetna opažanja možemo podijeliti, s obzirom na vrstu prosudbe koju ispitanik radi, na **protetički i metatetički kontinuum**.

Protetički kontinuum se odnosi na one aspekte osjeta koje možemo razlikovati po veličini/kvantitetu (brojčanim vrijednostima koje pripisujemo intenzitetu podražaja). U tom smislu osjeti su aditivni jer možemo povećati ili smanjiti osjet tako da dodamo ili oduzmemo određenu količinu energije u podražaju. Također, možemo odrediti koliki je intenzitet podražaja potreban da se doživi osjet koji je dvostruko ili trostruko veći/manji od onog koji nam služi kao standard za usporedbu. Primjerice, protetički kontinuum odnosi se na dimenzije podražaja kao što su svjetlina, glasnoća, težina, pritisak na kožu, toplina, koncentracija tvari u otopini ili aerosolu. Pored intenziteta, protetički kontinuum obuhvaća i prostor (veličina podražaja) i vrijeme (trajanje podražaja). U sljedećim ćemo poglavljima vidjeti da se većina metoda psihofizike, kao i većina psihofizičkih funkcija odnosi na mjerenja na protetičkom kontinuumu. S druge strane, metatetički se kontinuum odnosi na one aspekte osjeta koji variraju po kvaliteti, a ne veličini. Primjeri takvih kvalitativnih aspekata su boja svjetlosti, timbar zvuka, mirisna ili okusna kvaliteta. Za ispitivanje osjetljivosti na metatetičkom kontinuumu razvijena je posebna metoda koja se zove multidimenzionalno skaliranje i nju ćemo detaljnije opisati u 3. poglavlju.

Prema Stevensu i Galanteru (1957), u podlozi protetičkog i metatetičkog kontinuuma jesu različiti neuronski procesi. Kod protetičkog kontinuuma riječ je o aditivnim procesima, što znači da promjene u intenzitetu podražaja dovode do ekvivalentnih povećanja ili smanjenja u ekscitaciji osjetnih neurona. Kod metatetičkog kontinuuma riječ je o zamjenskim procesima, što znači da se jedna vrsta neuronske ekscitacije zamjenjuje za drugu. Na primjer, gledanje crvene boje izazvat će aktivaciju određene grupe neurona, ali gledanje zelene boje izazvat će aktivaciju drugih neurona. Dakle, razlika u doživljaju dviju boja ne može se svesti na promjene u aktivnosti iste grupe neurona. Drugi primjer koji je možda manje očit, ali dobro ilustrira neuronsku osnovu razlikovanja između dvaju kontinuuma je mjerenje osjeta dodira putem pritiska na prstu jedne ruke.



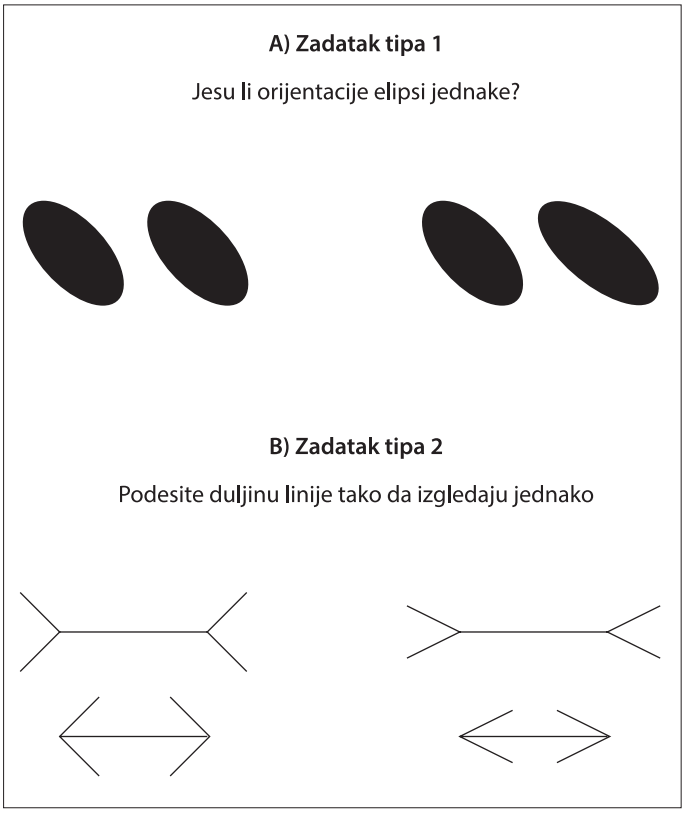
Slika 1.1. Protetički i metatetički kontinuumi. Na protetičkom kontinuumu pratimo promjenu intenziteta podražaja na jednoj dimenziji (u gornjim primjerima riječ je o promjeni svjetline), dok na metatetičkom kontinuumu pratimo promjenu u kvaliteti podražaja (u ovom primjeru boje).

Ako mijenjamo jačinu pritiska na istom mjestu na istom prstu kako bismo odredili promjene u intenzitetu osjeta, govorimo o mjerenju na protetičkom kontinuumu jer je riječ o promjenama u aktivaciji iste grupe neurona. Međutim, ako želimo utvrditi kako se osjet dodira mijenja pri dodirivanju različitih prstiju, tada je riječ o mjerenju na metatetičkom kontinuumu jer se dodirivanjem različitih prstiju aktiviraju različite grupe neurona iako kvalitativna razlika u osjetima ne mora biti velika kao kod boja.

1.2. Psihofizički zadaci

Zadaci koji se upotrebljavaju u psihofizici mogu se podijeliti na one koji mjere **„izvedbu“** i one koji mjere **„izgled“** podražaja (Kingdom i Prins, 2016). Zadaci koji mjere izvedbu zapravo mjere osjetne sposobnosti ispitanika, odnosno koliko dobro detektira i diskriminira podražaje i još se nazivaju i **zadaci tipa 1**. Na primjer, mjerenja najmanje udaljenosti među dodirima na koži koju možemo osjetiti pokazuju da je osjetljivost kože mnogo veća na

vrhovima prstiju nego na leđima. Dakle, na prstima bolje razlikujemo dodirne podražaje nego na leđima. Drugi je primjer ovakvog tipa zadatka prikazan na slici 1.2.A, gdje treba odrediti jesu li dvije elipse jednako orijentirane ili ne. U lijevom paru elipsi one su jednake orijentacije, dok kod desnog para elipsi postoji mala razlika u orijentaciji te je pitanje može li ispitanik uočiti ovu objektivnu razliku u orijentaciji. S druge strane, ako mjerimo kako se veličina vidne iluzije kao što je Müller-Lyerova iluzija mijenja u funkciji kuta koji zatvaraju strelice na podražaju, ne možemo odrediti je li neki odgovor točan ili nije, nego samo mjerimo kako podražaj subjektivno izgleda ispitaniku (slika 1.2.B). Naravno, i u ovom je slučaju moguće odrediti koliko ispitanikovi odgovori odstupaju od objektivne duljine linije, ali takva odstupanja ne tretiramo kao nesposobnost osjetnog sustava da razlikuje duljine linija, nego kao pojavu koju proučavamo uvodeći faktore kao što je veličina kuta strelica. Drugim riječima, promjena veličine iluzije u funkciji kuta strelica ne govori nam o osjetnim sposobnostima ispitanika. Ovakvi zadaci još se nazivaju i **zadaci tipa 2**.



Slika 1.2. Zadaci tipa 1 i 2. Primjer zadatka tipa 1 je određivanje imaju li dvije elipse jednaku orijentaciju, i to je objektivno svojstvo podražaja, dok je za primjer zadatka tipa 2 odabrana promjena u doživljaju veličine Müller-Lyerove iluzije koja je subjektivna.

Psihofizičke zadatke također možemo podijeliti s obzirom na pitanja kojima se bave u pet glavnih kategorija. To su zadaci:

- **detekcije podražaja**
- **diskriminacije podražaja**
- **skaliranja i određivanja psihofizičkog odnosa**
- **apsolutne i relativne identifikacije**
- **brzine i točnosti**.

U zadatku detekcije ispituju se krajnje granice naših osjetila, odnosno njihova sposobnost detekcije različitih oblika energije prisutnih u okolini. Prezentiraju se podražaji vrlo malih intenziteta kako bi se odredila apsolutna osjetljivost (vidjeti sliku 1.3.) ili podražaji vrlo visokih intenziteta kako bi se odredila gornja granica osjetljivosti, odnosno prag za doživljaj boli jer svi preintenzivni podražaji izazivaju bol, o čemu će više riječi biti u 14. poglavlju. Variranje intenziteta podražaja može se kombinirati s variranjem drugih fizikalnih varijabli kao što su frekvencija zvuka ili valna duljina svjetlosti. Na primjer, kod sluha se pokazalo da ljudi mogu detektirati zvukove u rasponu od 20 do 20 000 Hz. Dakle, zvuk visine manje od 20 Hz čovjek ne može čuti, što znači da taj zvuk zapravo za njega ne postoji, odnosno subjektivno se ne razlikuje od odsustva zvuka. Isto vrijedi i za zvukove iznad 20 000 Hz. Međutim, unutar raspona od 20 do 20 000 Hz također postoji određena minimalna količina energije (glasnoće zvuka) potrebne da se prijeđe apsolutni prag. Zanimljivo je da apsolutni prag (kao i prag boli) nije isti za sve frekvencije, nego su ljudi osjetljiviji (apsolutni pragovi su manji) za zvukove u rasponu od 1000 do 5000 Hz. Sustavnim variranjem frekvencija i intenziteta zvukova dobiju se krivulje jednake glasnoće koje daju potpuni opis sposobnosti detekcije zvukova (Suzuki i Takeshima, 2004). O njima će biti više riječi u 12. poglavlju. Kao i u navedenom primjeru sa sluhom, granice osjetljivosti postoje kod svih drugih osjeta.

U zadatku diskriminacije (ili razlikovanja) ispituje se diferencijalna osjetljivost. Drugim riječima, pitanje je koliko se dva podražaja moraju razlikovati da bi ih ispitanik doživio kao različite. U svakom pokušaju, ispitanik uspoređuje dva podražaja po intenzitetu ili nekome drugom obilježju. Na primjer, prezentiraju se dva zvuka, pri čemu je jedan malo glasniji od drugog, a ispitanik mora odrediti koji je glasniji. Ili, prezentiraju se dvije zakrivljene linije jedna pored druge i od ispitanika se traži da odredi koja je od njih više zakrivljena. Kako bismo razlikovali dva podražaja, moramo ih jasno osjetiti,



Slika 1.3. Zadatak detekcije i apsolutna osjetljivost. Osjećamo li vrlo lagani dodir pera na ruci? Koje je najslabije dodirivanje perom koje možemo osjetiti i je li osjetljiviji dlan ili vršak kažiprsta? To su neka od pitanja na koja psihofizika daje odgovore.

dakle oba moraju biti supraliminalna. Drugim riječima, intenziteti podražaja moraju biti unutar granica osjetljivosti koja je određena zadatkom detekcije. Ponekad se koristi i verzija zadatka u kojem se prezentiraju tri (ili više) podražaja, a ispitanik mora odrediti koji se podražaj ističe, tj. odudara od ostalih. O zadacima detekcije i diskriminacije i njihovim različitim varijantama govorit ćemo detaljnije u 2. i 4. poglavlju.

U zadatku skaliranja prezentira se puni raspon intenziteta podražaja od vrlo malih do vrlo velikih, a zadatak je ispitanika da svojim doživljajima dodijeli brojčanu vrijednost. Također, mogu se usporedno prezentirati dva podražaja, a zadatak je ispitanika da odredi u kakvom su oni brojčanom odnosu. Na primjer, je li jedan podražaj dvostruko, trostruko ili četverostruko intenzivniji od drugog. Na taj način moguće je uspostaviti relaciju između intenziteta podražaja i subjektivnih procjena osjetne veličine koju su ti intenziteti izazvali. Cilj je ovog zadatka konstrukcija psihofizičke skale kojom se omogućuje kvantificiranje osjeta. Problem konstrukcije psihofizičke skale dio je šire teme o konstrukciji mjernih instrumenata u psihologiji općenito. Jednom kad se konstruira skala na osjetnom kontinuumu može se odrediti kakav je **psiho-**

fizički odnos između osjetne veličine i intenziteta podražaja što je važan korak u razumijevanju osjetnih sposobnosti. Taj odnos može se opisati različitim funkcijama, ovisno o teorijskoj perspektivi, kao što ćemo vidjeti u sljedećim dvama poglavljima.

U zadatku apsolutne identifikacije ispituje se sposobnost ispitanika da imenuje ili kategorizira podražaje koji variraju na jednoj fizikalnoj dimenziji prema unaprijed definiranim oznakama. Ispitaniku se najprije pokaže cijeli skup podražaja i njihovih oznaka (npr. podražaj 1, podražaj 2 itd.), a zatim se podražaji prezentiraju slučajnim redoslijedom. U svakom pokušaju prezentira se jedan podražaj, a zadatak ispitanika je da ga ispravno klasificira, tj. nazove ga „imenom" kojim je prethodno označen. Ovaj zadatak upotrebljava se, primjerice, pri ispitivanju apsolutnog sluha, rijetke sposobnosti točnog imenovanja glazbenih nota. Postoji i zadatak relativne identifikacije u kojem se traži od ispitanika da procijeni veličinu razlike između dvaju podražaja. Zanimljivo je da je zadatak apsolutne identifikacije prilično težak i upućuje na temeljno ograničenje u kategorizaciji podražaja. Zadatak apsolutne identifikacije koristio se posebno u informacijskoj psihofizici koja je opisana u 5. poglavlju.

U svim prethodno opisanim zadacima, ispitanik ima neograničeno vrijeme na raspolaganju za rješavanje zadatka. Naglasak je na postizanju što veće točnosti u detekciji ili diskriminaciji kako bi se što preciznije mogli odrediti osjetni kapaciteti. Međutim, katkad nas zanima i brzina izvođenja zadatka, a ne samo točnost. U zadacima brzine od ispitanika se traži da što je moguće brže i točnije odgovori na postavljeno pitanje. Dakle, stavlja se podjednak naglasak i na brzinu i točnost, ali moguće je uputom staviti i naglasak samo na brzinu ili samo na točnost. Cilj je odrediti koje varijable zajedno djeluju na iste stadije mentalne obrade informacija i na osnovi toga zaključivati o strukturama i procesima koji se nalaze u podlozi perceptivnih i kognitivnih sposobnosti. Striktno gledajući, ovakvi zadaci nisu dio psihofizike, ali se često upotrebljavaju u istraživanju percepcije, pažnje i prepoznavanja objekata, te smo ih stoga uvrstili u ovaj pregled psihofizike kao metodološku pripremu za obradu tih tema.

1.3. Faktori koje utječu na osjete

S obzirom na to da je cilj psihofizike istražiti odnos između subjektivnih doživljaja, tj. osjeta i fizičkih i kemijskih obilježja okoline, važno je odrediti koji su aspekti okoline relevantni za proučavanje. Neki od fizičkih faktora (varijabli) koji utječu na osjete i koji su predmet proučavanja u psihofizici su:

- intenzitet podražaja
- vrijeme trajanja podražaja
- veličina podražaja
- mjesto podraživanja.

Pri tome treba imati na umu da ovaj popis nije potpun te da i drugi faktori imaju utjecaj na osjete. Neki su od tih faktora specifični za pojedine osjetne modalitete. Primjerice, valna duljina svjetlosti kod vida ili frekvencija zvuka kod sluha.

1.3.1. Intenzitet podražaja

Intenzitet podražaja, odnosno količina energije koja djeluje na osjetilo (osjetni organ) je temeljna varijabla kojom se manipulira u psihofizičkim istraživanjima. Na subjektivnom planu, promjene u intenzitetu podražaja usko su povezane s konceptom **osjetnog praga ili limena**. Pojam praga uveo je njemački filozof Johan Friedrich Herbart (1776. – 1841.) koji je predložio da mentalni događaj mora prijeći određenu kritičnu količinu energije kako bi bio svjesno doživljen. Prag su zatim preuzeli Weber i Fechner koji su bili zainteresirani za mjerenje i određivanje granica osjetljivosti pojedinih osjetnih modaliteta. Pri tome razlikujemo dvije vrste osjetljivosti, a to su apsolutna i diferencijalna osjetljivost.

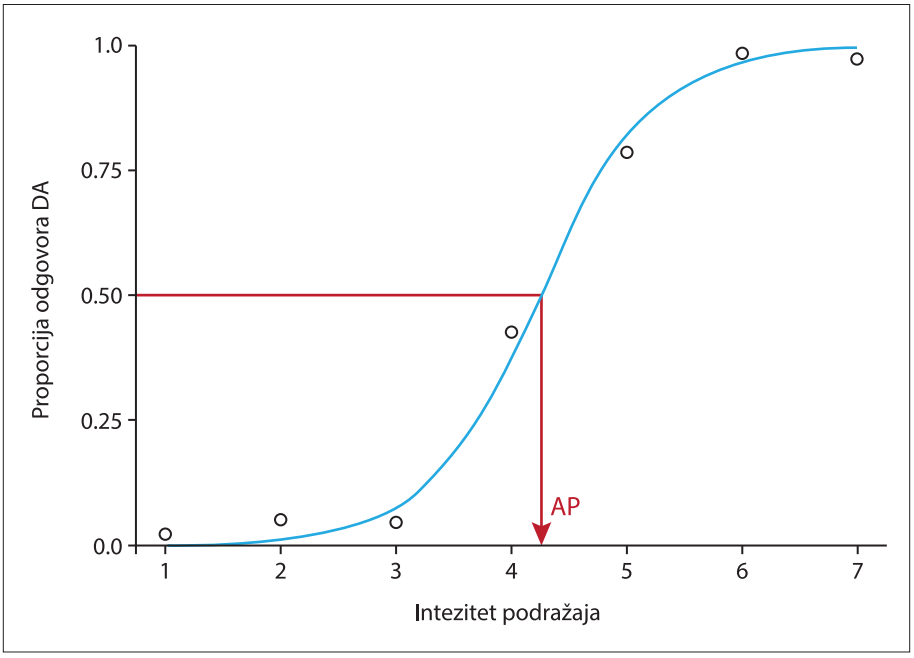
Apsolutna osjetljivost se odnosi na sposobnost detekcije vrlo slabih intenziteta podražaja. Na primjer, možemo postaviti pitanje koji je najmanji broj fotona potreban da vidimo svjetlost ili koja je najmanja frekvencija zvuka koju možemo čuti? Na ova pitanja možemo odgovoriti tako da odredimo apsolutni prag za različite osjetne modalitete. **Apsolutni prag (ili prag detekcije)** je najmanji intenzitet podražaja koji je upravo ili tek dovoljan da izazove osjet. On predstavlja graničnu energetsku vrijednost podražaja između osjeta i ne-osjeta. Međutim, problem je što apsolutni prag nije neka fiksna vrijednost koja jasno razgraničava osjet od ne-osjeta na točno određenom intenzitetu podražaja. Mjerenja su pokazala da ispitanici podražaj istog intenziteta u nekim slučajevima detektiraju, a u drugima ne. Primjerice, isti iznimno tihi zvuk ponekad jedva čujemo, a ponekad ne. Ovaj varijabilitet u osjetljivosti proizlazi iz unutrašnjeg ili neuronskog šuma koji varira tijekom vremena.

Drugi važan čimbenik koji doprinosi promjenama apsolutnog praga tijekom vremena jesu promjene uzrokovane adaptacijom. **Adaptacija** se definira kao promjena apsolutne osjetljivosti (na primjer, povećanje apsolutnog praga) u funkciji vremena koje nastaje

zbog kontinuiranog djelovanja podražaja na osjetilo. Zbog toga je potrebno napraviti veći broj mjerenja na svim promatranim intenzitetima podražaja kako bismo za svaki od njih dobili pouzdanu mjeru detekcije podražaja.

Rezultati mjerenja apsolutne osjetljivosti prikazuju se na grafu na kojem se na apscisi nalaze vrijednosti intenziteta podražaja, a na ordinati se prikazuje proporcija odgovora „osjetio sam“ ili „DA“. Tipičan primjer grafa koji prikazuje odnos intenziteta podražaja i odgovora ispitanika nalazi se na slici 1.4. U ovom primjeru, raspon intenziteta podražaja na nekoj arbitrarnoj fizikalnoj mjernoj jedinici kreće se od 1 do 7. Raspon podražaja koji se upotrebljava u istraživanju naziva se **podražajni kontinuum**. Kao što na slici možemo vidjeti, proporcija odgovora „DA“ raste s porastom intenziteta podražaja.

Apsolutni prag (*AP*) se statistički definira kao onaj intenzitet podražaja koji je ispitanik detektirao u 50 % pokušaja. Takav podražaj i drugi bliski podražaji koji su dovoljno slabi da se nekad detektiraju a nekad i ne se još nazivaju **liminalni podražaji**. Podražaji koje je ispitanik detektira rijetko ili nikada nazivaju se **subliminalni podražaji**. S druge



Slika 1.4. Statistička definicija apsolutnog praga. Kroz izmjerene proporcije odgovora „DA“ (crne točke) interpolirana je logistička funkcija (plava linija), a apsolutni prag (*AP*) je intenzitet podražaja koji bi bio detektiran u 50 % pokušaja (crvena strelica). U ovom primjeru, *AP* = 4.25.

strane, podražaji koje je ispitanik detektira često ili uvijek nazivaju se **supraliminalni podražaji**. Apsolutni prag se izračunava iz empirijskih podataka tako da pronađemo **psihofizičku funkciju** koja najbolje prianja uz dobivene podatke (plava krivulja na slici) i zatim na toj funkciji odredimo vrijednost domene koja odgovara točki 0.50 u kodomeni psihofizičke funkcije. Na grafu to znači da najprije na ordinati od točke koja odgovara proporciji od 0.50 povučemo paralelu s apscisom do točke na krivulji dane funkcije, a odatle povučemo paralelu s ordinatom koju spuštamo do apscise (vidjeti sliku 1.4.) kako bismo očitali vrijednosti intenziteta podražaja. U našem primjeru veličina apsolutnog praga je 4.25. Kao psihofizička funkcija najčešće se koristi logistička funkcija koja ima karakterističan oblik slova S, ali postoje i druge slične funkcije. Detaljnije informacije o matematičkim metodama kojima možemo pronaći odgovarajuću psihofizičku funkciju nalaze se u Prilozima u poglavlju 21.1., a pojednostavnjeni postupak izračuna apsolutnog praga direktno iz proporcija odgovora ispitanika prikazan je u poglavlju 21.2.

Diferencijalna osjetljivost se odnosi na sposobnost razlikovanja dvaju istovrsnih podražaja po njihovu intenzitetu. Na primjer, možemo li osjetiti razliku u glasnoći zvukova od 30 dB i 30.2 dB? Ako ne, koliko moramo povećati tu razliku da bismo je osjetili? Diferencijalnu osjetljivost ispitujemo mjerenjima **diferencijalnog praga/limena (praga razlike)**. Da bi se pronašla takva najmanja uočljiva razlika između dvaju podražaja, potrebno je uvijek usporediti dva istovrsna podražaja među kojima se razlika može ili ne mora osjetiti. Pri mjerenju diferencijalne osjetljivosti razlikujemo **standardni podražaj** čiji je intenzitet fiksiran tijekom cijelog mjerenja i **varijabilni podražaj** čiji se intenzitet mijenja u malim koracima kako bi se ispitalo je li ispitanik osjetio razliku između standardnog i varijabilnog podražaja. **Diferencijalni prag** je najmanja razlika u intenzitetu dvaju podražaja, koja je upravo ili tek dovoljna da se razlikuju osjeti izazvani tim podražajima. Drugim riječima, diferencijalni prag je najmanja količina promjene u intenzitetu podražaja koja će izazvati jedva zamjetljivu razliku u osjetu.

Na primjer, kada želimo ispitati sposobnost razlikovanja težina utega, pretpostavimo da je standardni podražaj težak 19 grama, a da težinu varijabilnog podražaja pomičemo prema većim vrijednostima tako da napravimo utege koji su teški 20, 21 i 22 grama kao i prema manjim vrijednostima s utezima težine 16, 17 i 18 grama. Pretpostavimo da je kod utega težine 20 grama ispitanik izjavio da nije osjetio razliku u odnosu na standard, a da je kod utega od 21 grama izjavio da je osjetio razliku. To znači da je varijabilni podražaj potrebno povećati za 2 grama kako bi ispitanik doživio jedva zamjetljivu razliku u odnosu na težinu standardnog podražaja. Na isti način, varijabilni podražaj možemo

pomicati i prema manjim vrijednostima od standardnog i utvrditi, na primjer, da je ispitanik osjetio razliku na intenzitetu od 17 grama jer je taj podražaj označio kao podražaj koji doživljava kao manje težak od standarda.

Treba imati na umu da, kao i pri mjerenju apsolutnog praga, vrijednosti gornjeg i donjeg diferencijalnog praga mogu varirati tijekom vremena. Na primjer, u većini pokušaja ispitanik će doživjeti uteg od 21 grama kao teži od standarda od 19 grama, ali ponekad može doživjeti da su oni jednaki, ili u rijetkim slučajevima da je čak lakši od standarda. S obzirom na vremenske oscilacije izmjerenih vrijednosti, potrebno je napraviti veći broj mjerenja na cijelom podražajnom kontinuumu tako da se vrijednosti gornjeg i donjeg diferencijalnog praga određuju statistički na osnovi aritmetičkih sredina odgovora „veći".

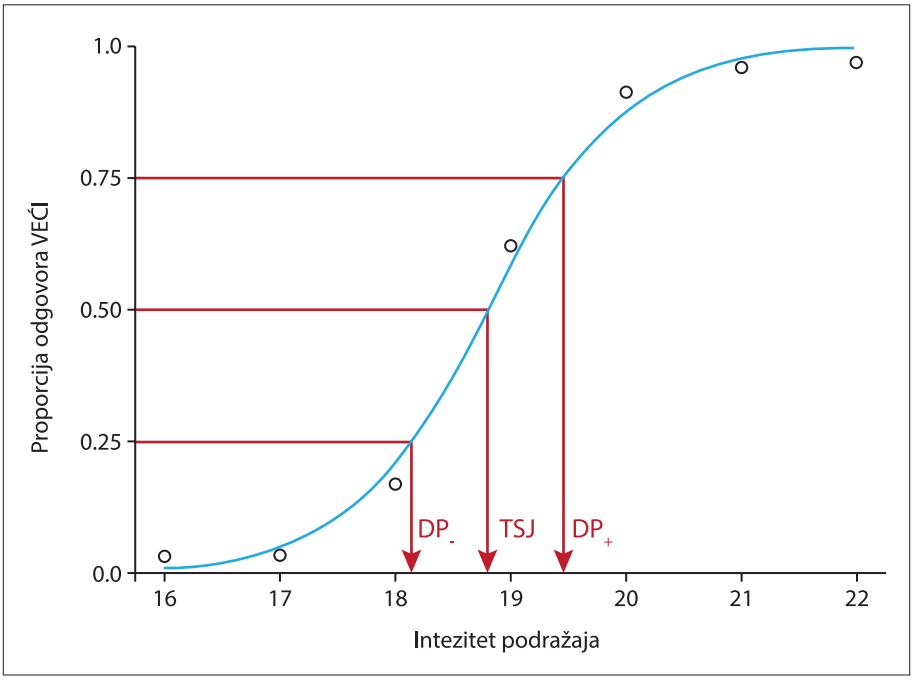
Kao i kod apsolutnog praga, i kod određivanja diferencijalnog praga polazimo od statističke definicije od 50 % detekcija. Međutim, kako je 50 % odgovora „veći" (odgovor izveden iz „veći intenzitet doživljenog osjeta") isto što i 50 % odgovora „manji" (od „manji intenzitet doživljenog osjeta"), ta je točka na podražajnom kontinuumu u ovom slučaju izjednačena sa samim standardnim podražajem, a to nije diferencijalni prag, nego **točka subjektivne jednakosti** (*TSJ*). Ona predstavlja onaj intenzitet varijabilnog podražaja koji se ispitaniku subjektivno čini jednak standardu. Ono što nam zapravo treba za izračun diferencijalnog praga je polovica gornje polovice (od 50 do 100 %) procjena „veći" i polovica donje polovice (od 0 do 50 %) odgovora „manji". Dakle, granične vrijednosti za određivanje diferencijalnih pragova jesu na 25 % i 75 % odgovora „veći". Stoga se **gornji diferencijalni prag** (*DP*$_+$) definira kao onaj intenzitet varijabilnog podražaja koji je ispitanik u 75 % slučajeva detektirao većim od standarda (što znači da ga je u istom mjerenju u 25 % slučaja detektirao manjim). **Donji diferencijalni prag** (*DP*) je onaj intenzitet podražaja koji je ispitanik u 25 % slučajeva detektirao kao veći od standarda (što znači da ga je u istom mjerenju u 75 % slučaja detektirao manjim). Razlika između *DP*$_+$ i *DP*$_-$ naziva se **interval nesigurnosti** (*IN*), a konačni se **diferencijalni prag** (*DP*) računa kao polovica intervala nesigurnosti:

$$DP = \frac{IN}{2} = \frac{DP_+ - DP_-}{2}.$$

Točka subjektivne jednakosti može se odrediti grafički kao 50 % odgovora „veći" a može se i izračunati kao aritmetička sredina između gornjeg i donjeg diferencijalnog praga:

$$TSJ = \frac{DP_+ + DP_-}{2}.$$

Primjer rezultata mjerenja diferencijalne osjetljivosti prikazani su na slici 1.5. Točke na slici prikazuju izmjerene proporcije odgovara „veći“, a linija predstavlja logističku funkciju koja najbolje prianja uz podatke. Također, na slici su prikazani gornji i donji diferencijalni prag kao i točka subjektivne jednakosti. U našem primjeru DP_+ = 19.48 g, a DP_- = 18.16 g, te je stoga *IN* = 1.32 g, a *DP* = 0.66 g. Također, možemo odrediti i točku subjektivne jednakosti koja u našem primjeru iznosi *TSJ* = 18.82 g. Kao što vidimo, *TSJ* nije jednak intenzitetu standardnog podražaja od 19 g. U ovom slučaju, ispitaniku se standard čini nešto manjim nego što stvarno jest. U opisanom primjeru DP_+ i DP_- su izračunati iz logističke funkcije koja najbolje prianja uz opažene podatke. U Prilozima



Slika 1.5. Statistička definicija diferencijalnog praga. Kroz izmjerene proporcije odgovora VEĆI (crne točke) interpolirana je logistička funkcija (plava linija). Točka subjektivne jednakosti (*TSJ*) je intenzitet podražaja koji je doživljen kao VEĆI u 50 % slučajeva, gornji diferencijalni prag (DP_+) je intenzitet podražaja koji je doživljen kao VEĆI u 75 %, a donji diferencijalni prag (DP_-) doživljen je kao VEĆI u 25 % pokušaja (crvene strelice). Diferencijalni prag (*DP*) definira se kao polovica intervala između DP_+ i DP_-.

u poglavlju 21.2. prikazan je pojednostavnjeni postupak kojim se DP_+ i DP_- direktno izračunaju iz proporcija odgovora ispitanika.

Valja napomenuti da se u mjerenjima diferencijalnih pragova kao opći tip odgovora mogu upotrebljavati odgovori „veći" i „manji" jer je riječ o većem ili manjem osjetnom doživljaju. No ti odgovori mogu biti i prilagođeni specifičnom osjetnom modalitetu u kojem se mjere diferencijalni pragovi. Tako se, primjerice, u modalitetu doživljene težine mogu upotrebljavati odgovori „teži"/„lakši", u modalitetu glasnoće zvuka „glasniji"/„tiši", u modalitetu visine zvuka „viši"/„niži", u modalitetu jakosti svjetla, mirisa ili okusa „jači"/„slabiji" i tako dalje.

1.3.2. Vrijeme trajanja podražaja – vremenska sumacija

Intenzitet podražaja nije jedini faktor koji određuje hoćemo li detektirati podražaj ili ne. Naime, podražaj mora djelovati određeno vrijeme na osjetni sustav kako bi pokrenuo njegovu aktivaciju. Ova pojava naziva se vremenska sumacija. Koliko je najmanje trajanje podražaja određenog intenziteta koje je dovoljno da se izazove najslabiji osjet? Kod vidnog modaliteta ovo je pitanje prvi proučavao Bloch (1885) te je otkrio pravilnost koja se danas naziva **Blochov zakon**:

$$I \cdot t = c$$

gdje je I intenzitet podražaja, t je vrijeme, a c je kritična energija potrebna za izazivanje najslabijeg osjeta (apsolutni prag). Blochov zakon kaže da je najmanje vrijeme potrebno da se izazove osjet obrnuto proporcionalno intenzitetu podražaja, odnosno što je intenzitet podražaja veći, bit će potrebno manje vremena da se izazove najmanji osjet. Na primjer, bljesak svjetlosti intenziteta 80 cd/m^2 koji traje 30 ms ima jednaku vjerojatnost da bude detektiran kao i bljesak od 40 cd/m^2 koji traje 60 ms. Drugim riječima, možemo povećati (smanjiti) vjerojatnost detekcije istog podražaja tako da produljimo (skratimo) njegovo trajanje. No, treba imati na umu da je ovaj zakon ograničen i da vrijedi samo unutar kratkih vremenskih intervala do otprilike 100 ms. Kod duljih vremenskih intervala, detekcija je u potpunosti određena intenzitetom podražaja. Na veličinu intervala unutar kojeg vrijedi Blochov zakon također utječe valna duljina svjetlosti, mjesto na retini i veličina podražaja. Spomenimo i da utjecaj vremena trajanja podražaja na detekciju nije ograničen samo na vid, nego postoji i u slušnom modalitetu.

Zanimljivo je da u fizici postoji **Bunsen-Roscoev zakon**[2] koji opisuje fotokemijsku reakciju bilo koje fotoosjetljive tvari i ima istu jednadžbu kao i Blochov zakon. Ovu pravilnost dobro znaju ljubitelji analogne fotografije koji moraju pažljivo podesiti vrijeme ekspozicije filma trenutačnim uvjetima osvjetljenja. Naime, pri dnevnom svjetlu ekspozicija filma mora biti vrlo kratka, dok u uvjetima slabog osvjetljenja ekspozicija mora biti duža kako bi se napravila kvalitetna fotografija. Iako imaju isti oblik, važna razlika između Bunsen-Roscoeva i Blochova zakona je u tome što su fizikalni zakoni univerzalni, odnosno nemaju ograničenja (pojednostavljeno rečeno, vrijede uvijek i svuda), dok s druge strane psihofizički zakoni imaju ograničeni raspon vrijednosti fizikalnih varijabli unutar kojih vrijede, kao što smo vidjeli u prethodnom pasusu.

Blochov zakon možemo objasniti spoznajama iz neurofiziologije gdje vremenska sumacija označava pojavu privremenog povećanja postsinaptičkog potencijala neurona kada primi niz živčanih impulsa iz istog aksona u kratkom vremenskom intervalu. U ovom slučaju, postsinaptički potencijal poraste do razine koja je viša nego kada neuron primi samo jedan impuls ili kada niz impulsa dolazi s većim vremenskim odmakom. Nadalje, veći postsinaptički potencijal znači da postoji veća vjerojatnost da će neuron prijeći prag aktivacije i da će početi odašiljati svoje impulse i time signalizirati da je detektirao podražaj. Međutim, ovdje treba imati na umu da prag aktivacije jednog neurona nije isto što i apsolutni prag. Naime, apsolutni prag je psihofizički konstrukt koji označava svjesno iskustvo detekcije podražaja i koji je vjerojatno posljedica koordinirane aktivnosti većeg broja neurona. Blochov zakon nazvan je prema francuskom liječniku Adolphe-Moïseu Blochu (1842. – 1920.) koji ga je opisao u svojem radu krajem 19. stoljeća (Bloch, 1885).

1.3.3. Veličina podražaja – prostorna sumacija

Druga važna varijabla koja može utjecati na apsolutni prag je veličina podražaja. Energija koja dolazi do susjednih mjesta na osjetilu se zbraja te omogućuje detekciju podražaja čiji intenzitet sam po sebi nije dovoljan da prijeđe apsolutni prag. Ova pojava se naziva **prostorna sumacija**. U vidnom modalitetu, Ricco (1877) je istraživao odnos između intenziteta podražaja i najmanje površine potrebne da se izazove osjet tako da je

[2] Ovaj je zakon nazvan prema njemačkom kemičaru Robertu Bunsenu (1811. – 1899.) i britanskom kemičaru Henryju Roscoeu (1833. – 1915.). Zajedno su proveli neka od ključnih istraživanja u fotokemiji koja su bila važna za razvoj fotografije.

prezentirao ispitanicima male točkice svjetla koje su varirale u promjeru. Pri tome se koristio kratkim bljeskovima svjetla u trajanju od 30 ms kako bi u što većoj mjeri umanjio utjecaj vremenske sumacije. Otkrio je pravilnost koja se danas naziva **Riccov zakon**:

$$I \cdot A = c$$

gdje je I intenzitet podražaja, A je površina (izražava se kao logaritam od kvadriranih minuta vidnog kuta[3] – log min^2), a c je kritična energija potrebna za izazivanje najslabijeg osjeta (apsolutni prag). Riccov zakon kaže da je najmanja površina potrebna da se izazove osjet obrnuto proporcionalna intenzitetu podražaja, odnosno što je intenzitet podražaja veći, bit će potrebna manja površina da se izazove najmanji osjet. Kao i Blochov zakon, i ovaj zakon ima ograničenje. Naime, Riccov zakon vrijedi samo za vrlo male površine, a granična površina, tj. najveća površina za koju Riccov zakon još vrijedi naziva se Riccova površina. Ona nije ista za sve dijelove oka, tako da raste u funkciji odmaka od središta oka. U samom središtu oka Riccova površina iznosi oko 1.5 log min^2, a na udaljenosti od 20° od središta iznosi više od 3.0 log min^2 (Volbrecht i sur., 2000). Radi lakšeg stvaranja predodžbe o kakvim veličinama se radi navedimo da 1.5 log min^2 otprilike odgovara površini diska promjera 10' vidnog kuta a 3.0 log min^2 odgovara površini diska od 1° vidnog kuta. Riccova površina također ovisi o valnoj duljini. Riccov zakon je otkrio talijanski astronom Annibale Riccò (1844. – 1919.), a po njemu ime nose jedan krater na Mjesecu i jedan asteroid.

Za podražaje čija je površina veća od Riccove površine vrijedi **Piperov zakon**:

$$I \cdot \sqrt{A} = c$$

gdje je I intenzitet, A je površina, a c je kritična energija potrebna za izazivanje najslabijeg osjeta (Piper, 1903). Piperov zakon još se naziva i zakon djelomične sumacije. Piperov zakon vrijedi za površine do 5.3 log min^2 što bi odgovaralo promjeru diska od 8° vidnog kuta (Baumgardt, 1960). Za površine koje su veće od 5.3 log min^2 veličina podražaja više nema nikakvog utjecaja na osjet te je apsolutni prag u potpunosti određen intenzitetom podražaja. Ovaj je zakon nazvan prema njemačkom fiziologu Hansu Edmundu Piperu (1877. – 1915.).

[3] Vidni kut je važna varijabla u vidnoj psihofizici koja na ekonomičan način sažima podatke o veličini podražaja i udaljenosti opažača od podražaja a kako se definira opisano je u Prilozima u poglavlju 21.4.

Kao i u prethodnom poglavlju, neurofiziologija nam može pomoći u objašnjavanju Riccova i Piperova zakona. Slično kao i vremenska sumacija, kod neurona postoji i prostorna sumacija zato što svaki neuron prima impulse od većeg broja drugih neurona. Učinak impulsa koji dolaze iz različitih aksona, ali u približno isto vrijeme zbraja se te će postsinaptički potencijal na neuronu biti veći što je veći broj aktivnih presinaptičkih neurona. Kao što smo već prije spomenuli, veći postsinaptički potencijal znači i veću vjerojatnost da će neuron prijeći prag aktivacije i početi odašiljati svoje impulse i time signalizirati detekciju podražaja. Kao i u prethodnom poglavlju, i ovdje treba biti oprezan i ne izjednačavati direktno prag aktivacije jednog neurona s apsolutnim pragom kao psihofizičkim konstruktom.

1.3.4. Mjesto podraživanja

Osjetni organi nisu jednako osjetljivi na cijeloj svojoj površini. Drugim riječima, podraživanje osjetilnih stanica koje su smještene na različitim lokacijama unutar osjetnog organa izazvat će osjete različitog intenziteta i/ili kvaliteta. Na primjer, različiti dijelovi kože različito su osjetljivi na dodir. Usne i vrhovi prstiju su najosjetljiviji, dok su nasuprot tomu leđa najmanje osjetljiva. Drugi su primjer štapići i čunjići u retini. S jedne strane, štapići su smješteni na periferiji i posreduju periferni vid koji ima manju oštrinu i ne razlikuje boje. S druge strane, čunjići su smješteni u fovei gdje je oštrina vida najveća, omogućuju razlikovanje boja i detalja te posreduju središnji (centralni) vid. Čunjići imaju manju apsolutnu osjetljivost od štapića, odnosno potreban je veći broj fotona da bi se aktivirao čunjić nego štapić. To znači da na retini, u samom središtu fovee vid, iako je najoštriji, nije najosjetljiviji na svjetlost. Vid ima najveću apsolutnu osjetljivost u perifernim dijelovima retine na oko 20° vidnog kuta od središta gdje je gustoća štapića najveća.

1.4. Povijest psihofizike i glavni pravci

Počeci psihofizike usko su povezani s počecima znanstvene i eksperimentalne psihologije. Njemački fiziolog Ernst Heinrich Weber (1795. – 1878.) među prvima je provodio sustavna mjerenja osjetljivosti u kontroliranim uvjetima. Posebno je bio zainteresiran za osjete dodira i kinestezije. Uočio je pravilnost da diferencijalni prag nije konstantan, nego raste proporcionalno s intenzitetom podražaja što je poslije nazvano Weberov zakon. Weberov rad nastavio je njegov student i kasnije kolega Gustav Teodor

Fechner (1801. – 1887.), njemački fizičar i eksperimentalni psiholog, koji je posebno bio zainteresiran za utvrđivanje kvantitativnog odnosa između intenziteta podražaja i osjetne veličine. U tu svrhu konstruirao je prvu psihofizičku skalu za mjerenje i izražavanje osjetne veličine poznatu kao skala jedva zamjetljivih razlika. Fechner je 1860. godine objavio knjigu *Elementi psihofizike* u kojoj je pružio teorijsku osnovu psihofizike i opisao prve metode za mjerenje osjetljivosti. Definirao je psihofiziku kao „egzaktnu znanost o funkcionalnim odnosima tijela i duha". Radovi Webera i Fechnera čine ono što danas zovemo **klasična psihofizika**.

Drugi važan moment u povijesti psihofizike je razvoj metoda za direktno mjerenje osjeta i konstrukciju psihofizičke skale bez potrebe za mjerenjem apsolutnog i diferencijalnog praga za koje je zaslužan Stanley Smith Stevens (1906. – 1973.). Stevens je osnovao Laboratorij za psihoakustiku na Sveučilištu Harvard, a bio je i jedan od osnivača društva za psihonomiju (engl. *Psychonomic Society*). Objavio je 1951. godine *Handbook of experimental psychology*, udžbenik koji se smatra jednim od kamena temeljaca suvremene eksperimentalne psihologije. Stevens je dao važan doprinos teoriji mjerenja u psihologiji razlikovanjem mjernih skala koje pružaju različitu razinu informacija o mjerenim varijablama. Otkrio je da je osjetna veličina proporcionalna potencijalnoj funkciji intenziteta osjeta, što je danas poznato kao Stevensov zakon. Ovaj zakon implicira da je odnos između podražaja i fizičkog podražaja složeniji nego što to proizlazi iz Fechnerova zakona. Stevensov pristup naziva se **direktna ili subjektivna psihofizika**.

Treći važan moment u povijesti psihofizike je **teorija detekcije signala** koja je riješila problem kako razdvojiti mjerenje osjetljivosti od pristranosti ispitanika. Američki psiholog John Swets (1928. – 2016.) je metodu koja je najprije razvijena za analizu radarskih signala prilagodio za proučavanje osjeta, a poslije i za proučavanje medicinske dijagnostike. Kao što operateri koji analiziraju radarske slike moraju razdvojiti signal od okolinskog šuma, tako i opažač u psihofizičkom eksperimentu mora odlučiti je li podražaj bio prezentiran ili je bio prisutan samo šum. Dakle, opažač nije pasivni primatelj signala iz okoline, nego aktivno donosi odluku o tome je li osjetio podražaj ili ne. Pri tome može zauzeti različite kriterije te biti sklon davanju pozitivnih ili negativnih odgovora. Swets i suradnici razvili su metodu kreiranja ROC krivulje koja omogućuje razlikovanje ispitanikove osjetljivosti (sposobnosti da razdvoji signal od šuma) od kriterija koji je pod utjecajem osobnih sklonosti ispitanika. Ovo je bio važan korak za psihofiziku jer se prvi put prepoznaje da karakteristike ispitanika mogu utjecati na ishod psihofizičkog mjerenja, ali da se njihov utjecaj može kvantificirati i

razdvojiti od ispitivanja osjetljivosti. Brojne primjene teorije detekcije signala opisane su u knjizi *Signal detection and recognition by human observers: Contemporary readings* koju je uredio Swets (1964).

Pored triju glavnih pravaca psihofizike, u ovoj cjelini opisat ćemo i teoriju informacija i mentalnu kronometriju iako se one tradicionalno ne smatraju dijelom psihofizike. **Teoriju informacija** razvio je američki matematičar i inženjer Claude Elwood Shannon (1916. – 2001.) koji je 1948. godine objavio rad *A mathematical theory of communication* (Shannon, 1948), a dogodine u suradnji s američkim matematičarem Warrenom Weaverom (1894. – 1978.) i knjigu istog naslova (Shannon i Weaver, 1949). U tim je djelima opisan apstraktni model komunikacijskog kanala te predložen način kako izračunati količinu prenesene informacije ovisno o tome je li u kanalu prisutan šum ili nije. Shannonove ideje danas su široko prihvaćene i upotrebljavaju se u dizajnu različitih komunikacijskih sustava. Psiholozi su također uočili da se osjetni sustavi mogu promatrati kao komunikacijski kanali čija se obilježja mogu kvantificirati konceptima teorije informacija. Tijekom 50-ih i 60-ih godina 20. stoljeća provedeno je mnogo istraživanja s ciljem određivanja kapaciteta za prijenos informacija pojedinih osjetnih modaliteta. Pored toga, teorija informacija pružila je opći teorijski okvir za razumijevanje ne samo osjeta nego i percepcije i kognicije, a ovaj teorijski pristup u psihologiji se naziva modeli procesiranja informacija (engl. *information processing models*).

Mentalna kronometrija bavi se istraživanjem trajanja mentalnih procesa. Prve poticaje za ovu temu dali su astronomi u 19. stoljeću koji su uočili individualne razlike u sposobnosti ljudi da detektiraju točan trenutak početka određene nebeske pojave. Također, važna su istraživanja Hermanna von Helmholtza o brzini prolaska akcijskog potencijala kroz akson neurona. Nizozemski oftalmolog i fiziolog Franciscus Cornelius Donders (1818. – 1889.) uveo je metodu oduzimanja kojom je htio mjeriti trajanje mentalnih procesa kao što su diskriminacija podražaja i donošenje odluka. U tu svrhu uveo je više zadataka kao što su jednostavno i izborno vrijeme reakcije kao i idi/ne idi zadatak (engl. *go/no-go task*). Zanimljivo je da se većina istraživanja u prvom psihološkom laboratoriju u Leipzigu bazirala upravo na mjerenju vremena reakcije. Kasnija su istraživanja pokazala da je metoda oduzimanja nepouzdana zbog čega je cijela mentalna kronometrija bila proskribirana kao neznanstvena metoda. Međutim, sredinom 20. stoljeća Saul Sternberg je pomoću analize varijance osmislio metodu aditivnih faktora koja izbjegava probleme metode oduzimanja te se njegova metoda upotrebljava i danas. Detaljan prikaz povijesti mentalne kronometrije prikazan je u Meyer i sur. (1988).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Temeljni udžbenik koji daje detaljan prikaz teorijskih osnova i metoda klasične i direktne psihofizike kao i teorije detekcije signala je Gescheider (1997). Dobar pregled psihofizičkih metoda i relevantnih matematičkih postupaka za izračun psihofizičkih parametara može se naći i u Corso (1967). Starije opsežne i sveobuhvatne knjige iz eksperimentalne psihologije poput Osgood (1953) te Woodworth i Schlosberg (1954) predstavljaju izrazito pedantan i detaljan izvor podataka iz psihofizičkih eksperimenata do sredine 20. stoljeća, kao i kvalitetan pregled psihofizičkih metoda. Moderni pristup psihofizici koji uključuje mnogo detaljniji opis metoda kao i novijih statističkih pristupa u analizi psihofizičkih podataka prikazan je u Kingdom i Prins (2016). Ovu knjigu svakako bi trebao konzultirati svatko tko planira provoditi psihofizička mjerenja. Knjiga dolazi s gotovim MATLAB kodovima potrebnima za analizu podataka, odnosno konstrukciju psihofizičke funkcije iz podataka. Specifično za vid, Lu i Dosher (2014) daju brojne korisne savjete kako kreirati vidne podražaje na računalu te kako provesti psihofizička mjerenja i analizirati rezultate. Teorija informacija i njezina primjena u mjerenju osjetnih kapaciteta dobro je prikazana u Norwich (1993). Međutim, ova knjiga zahtijeva dosta visoku razinu predznanja iz matematike i fizike. Mentalna kronometrija detaljno je opisana u Jensen (2006) s prikazom različitih zadataka u kojima se mjeri brzina reagiranja. Pored toga, knjiga daje i pregled istraživanja korelacija brzine reakcije s drugim varijablama kao što su inteligencija, ličnost i dob ispitanika. Za uvid u psihofizičke pristupe na hrvatskom jeziku koji pored klasične, direktne psihofizike te pristupa teorije detekcije signala uključuje i globalni pristup određivanja psihofizičke funkcije preporučujemo Rohačekov (1984) *Uvod u psihofiziku*.

Pojmovnik

Adaptacija
Privremena promjena osjetljivosti (promjena apsolutnog praga) nakon duljeg izlaganja istom tipu podražaja.
Vidjeti i: osjetilo, apsolutna osjetljivost, diferencijalna osjetljivost

Apsolutna osjetljivost
Sposobnost detekcije vrlo slabih intenziteta podražaja. Što je apsolutni prag manji, to je apsolutna osjetljivost veća.
Vidjeti i: apsolutni prag, subliminalni podražaji, supraliminalni podražaji

Apsolutni prag (limen)
Najmanji intenzitet podražaja koji je upravo ili tek dovoljan da izazove osjet. On predstavlja graničnu energetsku vrijednost podražaja između osjeta i neosjeta. Apsolutni prag se statistički definira kao onaj intenzitet podražaja koji je ispitanik detektirao u 50 % pokušaja.
Vidjeti i: apsolutna osjetljivost, detekcija podražaja, liminalni podražaji, supraliminalni podražaji

Analitička psihofizika
Grana psihofizike koja razvija teorije i testira hipoteze o biološkim mehanizmima koji se nalaze u osnovi osjetnih sposobnosti.
Vidjeti i: deskriptivna psihofizika

Blochov zakon
Psihofizički zakon prema kojem je najkraće vrijeme potrebno da se izazove najslabiji osjet obrnuto proporcionalno intenzitetu podražaja. Drugim riječima, što je intenzitet podražaja manji, bit će potrebno duže vrijeme da se izazove osjet. Na primjer, bljesak svjetlosti intenziteta 80 cd/m^2 koji traje 30 ms ima jednaku vjerojatnost da bude detektiran kao i bljesak od 40 cd/m^2 koji traje 60 ms. Vrijedi unutar vremenskog intervala od oko 100 ms.
Vidjeti i: vremenska sumacija

Bunsen-Roscoev zakon
Fizikalni zakon koji opisuje fotokemijsku reakciju bilo koje fotoosjetljive tvari i ima istu jednadžbu kao i Blochov zakon.
Vidjeti i: Blochov zakon

Detekcija podražaja
Sposobnost zamjećivanja podražaja vrlo slabih intenziteta. U zadatku detekcije ispituju se krajnje granice naših osjetila. Prezentiraju se podražaji vrlo niskih intenziteta kako bi se odredila apsolutna osjetljivost. Također, mogu se prezentirati i podražaji vrlo visokih intenziteta kako bi se odredio prag za doživljaj boli.
Vidjeti i: apsolutni prag, osjetljivost, detekcijski zadatak

Deskriptivna psihofizika
Područje psihofizike koje se bavi određivanjem osjetnih kapaciteta kao što su apsolutna i diferencijalna osjetljivost.
Vidjeti i: analitička psihofizika, apsolutni prag, diferencijalni prag

Diferencijalna osjetljivost
Sposobnost razlikovanja dvaju istovrsnih podražaja po njihovu intenzitetu. Pri mjerenju diferencijalne osjetljivosti razlikujemo standardni podražaj čiji je intenzitet fiksiran tijekom cijelog mjerenja i varijabilni podražaj čiji se intenzitet mijenja u malim koracima kako bi se ispitalo je li ispitanik osjetio razliku između standardnog i varijabilnog podražaja.
Vidjeti i: diferencijalni prag, diskriminacija

Diferencijalni prag (limen)
Najmanja razlika u intenzitetu između dvaju podražaja, koja je upravo ili tek dovoljna da se razlikuju osjeti izazvani tim podražajima. Drugim riječima, diferencijalni prag je najmanja količina promjene u intenzitetu podražaja koja će izazvati jedva zamjetljivu razliku u osjetu. Računa se kao polovica razlike između gornjeg i donjeg diferencijalnog praga.
Vidjeti i: diferencijalna osjetljivost, Weberov zakon, točka subjektivne jednakosti

Diskriminacija
Sposobnost razlikovanja dvaju podražaja na nekoj dimenziji (npr. intenzitetu ili trajanju). U zadatku diskriminacije ispituje se diferencijalna osjetljivost.
Vidjeti i: diferencijalna osjetljivost, identifikacija

Direktna ili subjektivna psihofizika
Grana psihofizike koja se temelji na direktnom skaliranju osjetnih doživljaja. Razvijene su metode za konstrukciju psihofizičke skale bez potrebe za mjerenjem apsolutnog i diferencijalnog praga.
Vidjeti i: psihofizika, klasična psihofizika

Donji diferencijalni prag
Onaj intenzitet varijabilnog podražaja koji ispitanik u 25 % pokušaja doživljava kao veći od standardnog podražaja.
Vidjeti i: diferencijalni prag, gornji diferencijalni prag

Gornji diferencijalni prag
Onaj intenzitet varijabilnog podražaja koji ispitanik u 75 % pokušaja doživljava kao veći od standardnog podražaja.
Vidjeti i: diferencijalni prag, donji diferencijalni prag

Identifikacija
Sposobnost prepoznavanja i imenovanja podražaja. Drugim riječima,

sposobnost dodjeljivanja simboličkih oznaka podražajima koje su prethodno naučeni. Zadaci identifikacije dijele se na zadatke apsolutne i relativne identifikacije.
Vidjeti i: diskriminacija, skaliranje

Intenzitet podražaja
Količina energije sadržana u podražaju koja djeluje na osjetni organ i utječe na njegovu detekciju i diskriminaciju. Ovisno o osjetnom modalitetu, izražava se različitim mjernim jedincima kao što su decibeli za zvuk ili kandela po metru kvadratnom za svjetlo. Jedna od najvažnijih varijabli u psihofizici.
Vidjeti i: apsolutni prag, psihofizička funkcija

Interval nesigurnosti
Razlika između gornjeg i donjeg diferencijalnog praga. To je interval unutar kojeg ispitanik ne može pouzdano razlikovati varijabilni podražaj od standardnog.
Vidjeti i: gornji diferencijalni prag, donji diferencijalni prag

Klasična psihofizika
Grana psihofizike koja je usmjerena na ispitivanje apsolutne i diferencijalne osjetljivosti. Temelji se na metodama i rezultatima Webera i Fechnera.
Vidjeti i: psihofizika, direktna ili subjektivna psihofizika

Liminalni podražaj
Podražaj blizu apsolutnog praga, na granici osjetljivosti. Statistički gledano, detektira se u otprilike 50 % pokušaja.
Vidjeti i: apsolutni prag

Mentalna kronometrija
Znanstvena disciplina koja se bavi istraživanjem trajanja mentalnih procesa. Glavna varijabla koja se mjeri je vrijeme reakcije, odnosno vrijeme potrebno da se odgovori na postavljeni zadatak.

Metatetički kontinuum
Aspekt osjeta koji varira po kvaliteti, a ne veličini (intenzitetu). Tipični primjeri su boja, timbar, miris i okus.
Vidjeti i: kvaliteta osjeta, protetički kontinuum, skaliranje

Mjesto podraživanja
Osjetni organi nisu jednako osjetljivi na cijeloj svojoj površini. Podraživanje osjetilnih stanica koje su smještene na različitim lokacijama unutar osjetnog organa izazvat će osjete različitog intenziteta i/ili kvalitete.
Vidjeti i: prostorna sumacija

Osjet
Elementarni doživljaj izazvan neposrednim djelovanjem podražaja na osjetilo.
Vidjeti i: podražaj, modalitet osjeta, osjetilo

Osjetilo
Osjetni organ koji je specijaliziran za pretvaranje energije iz okoline (fizički podražaj) u živčane impulse koji se prenose prema korteksu (npr. oko, uho, koža).
Vidjeti i: receptori, modalitet osjeta

Piperov zakon
Psihofizički zakon djelomične prostorne sumacije koji vrijedi za površine do 5.3 log min^2 što bi odgovaralo promjeru diska od 8° vidnog kuta. Prema ovom zakonu je intenzitet podražaja potrebnog da se izazove najslabiji osjet obrnuto proporcionalan drugom korijenu površine podražaja.
Vidjeti i: Riccov zakon, prostorna sumacija

Podražaj
Fizikalna ili kemijska energija iz okoliša koja djeluje na osjetni organ i izaziva osjet (ako je dovoljnog intenziteta da prijeđe apsolutni prag).
Vidjeti i: intenzitet podražaja

Prostorna sumacija
Zbrajanje podražajnih energija koje dolaze sa susjednih točaka osjetilne površine i koji zajednički izazivaju osjet. Omogućuje detekciju vrlo slabih podražaja koji samostalno ne bi izazvali osjet.
Vidjeti i: Riccov zakon, Piperov zakon

Protetički kontinuum
Aspekt osjeta koji varira po veličini/kvantiteti, odnosno koji možemo izraziti brojčanim vrijednostima koje pripisujemo intenzitetu podražaja. Primjeri su svjetlina i glasnoća.
Vidjeti i: metatetički kontinuum, intenzitet podražaja

Psihofizika
Znanstvena disciplina koja proučava odnos između fizikalno-kemijskih svojstava podražaja i psihološkog iskustva koje ti podražaji izazivaju, a koja nazivamo osjeti. Interdisciplinarno područje koje povezuje spoznaje iz fizike i kemije s psihologijskom razinom analize.
Vidjeti i: deskriptivna psihofizika, analitička psihofizika, direktna psihofizika, klasična psihofizika, teorija detekcije signala

Psihofizička funkcija
Funkcija koja opisuje odnos između intenziteta podražaja i proporcije odgovora DA pri mjerenju apsolutne osjetljivosti ili proporcije odgovora VEĆI pri mjerenju diferencijalne osjetljivosti. Obično se upotrebljava logistička funkcija koja ima karakterističan oblik slova S. Ponekad se upotrebljava i termin psihometrijska funkcija.
Vidjeti i: apsolutna osjetljivost, diferencijalna osjetljivost

Psihofizički odnos
Kvantitativni odnos između intenziteta podražaja i osjetne veličine. Važan je za razumijevanje osjetnih sposobnosti. Opisuje se različitim funkcijama ovisno o teorijskoj perspektivi. U klasičnoj psihofizici taj odnos opisuje logaritamska funkcija, a u direktnoj psihofizici potencijalna funkcija.
Vidjeti i: skaliranje

Riccov zakon
Psihofizički zakon potpune prostorne sumacije prema kojem je intenzitet podražaja potrebnog da se izazove najslabiji osjet obrnuto proporcionalan površini podražaja. Drugim riječima, što je intenzitet podražaja manji, bit će potrebna veća površina da se izazove najslabiji osjet. Najveća površina za koju Riccov zakon još vrijedi naziva se Riccova površina. U samom središtu oka Riccova površina iznosi oko 1.5 log min^2, a na udaljenosti od 20° od središta oka iznosi nešto više od 3.0 log min^2.
Vidjeti i: Piperov zakon, prostorna sumacija

Skaliranje
Postupak kvantificiranja osjetnih doživljaja u odnosu na fizičke karakteristike podražaja, kojim se izrađuju psihofizičke skale. Upotrebljava se u direktnoj psihofizici (npr. metodom procjene veličine osjeta) i omogućuje mjerenje osjetne veličine poput doživljaja intenziteta zvuka ili boli.
Vidjeti i: Stevensov zakon, metoda procjene veličine, psihofizička funkcija

Subliminalni podražaj
Podražaj koji je intenzitetom ispod apsolutnog praga i gotovo nikad ne izaziva osjet.
Vidjeti i: apsolutni prag, liminalni podražaji

Supraliminalni podražaj
Podražaj koji je intenzitetom značajno iznad apsolutnog praga i gotovo uvijek izaziva osjet.
Vidjeti i: apsolutni prag, subliminalni podražaji

Teorija detekcije signala
Grana psihofizike koja razdvaja osjetnu sposobnost detekcije podražaja od kriterija odlučivanja. Pored relevantnog podražaja za detekciju (signala) uzima u obzir i prisutnost šuma (nasumične energije) koja ometa detekciju. Važan doprinos za psihofiziku je u tome što se prepoznaje da karakteristike ispitanika mogu utjecati na ishod psihofizičkog mjerenja. Međutim, njihov se utjecaj može kvantificirati i razdvojiti od ispitivanja osjetljivosti.
Vidjeti i: detekcija

Teorija informacija
Matematička teorija koja omogućava kvantificiranje količine prenesene informacije u okviru apstraktnog modela

komunikacijskog kanala. Osjetni sustavi se također mogu promatrati kao komunikacijski kanali čija se obilježja mogu kvantificirati alatima teorije informacija.
Vidjeti i: identifikacija

Točka subjektivne jednakosti (TSJ)
Intenzitet varijabilnog podražaja koji se ispitaniku subjektivno čini jednak standardnom podražaju.
Vidjeti i: diferencijalni prag

Vrijeme trajanja podražaja
Vremenski period tijekom kojeg podražaj djeluje. Za to vrijeme može utjecati na detekciju putem vremenske sumacije.
Vidjeti i: Blochov zakon

Vremenska sumacija
Zbrajanje energije podražaja tijekom vremena čime se povećava vjerojatnost detekcije.
Vidjeti i: Blochov zakon

Zadatak tipa 1
Psihofizički zadatak koji mjeri osjetne sposobnosti ispitanika, odnosno koliko ispitanik dobro detektira i diskriminira podražaje.
Vidjeti i: zadatak tipa 2

Zadatak tipa 2
Psihofizički zadatak u kojem nema točnog odgovora, nego se mjeri subjektivni doživljaj ispitanika.
Vidjeti i: zadatak tipa 1

LITERATURA

BAUMGARDT, E. (1960). La nature statistique et aleatoire des flux lumineux extremement faibles et leur incidence sur la vision de nuit. *Publication du Comite International de l'Eclairage 4*, 78–89.

BLOCH, A. M. (1885). Expérience sur la vision [Experiments in vision]. *Comptes Rendus de Séances de la Société de Biologie (Paris), 37*, 493–495.

CORSO, J. F. (1967). *The experimental psychology of sensory behavior.* Holt, Rinehart and Winston.

GESCHEIDER, G. A. (1997). *Psychophysics: The fundamentals* (3. izdanje). Psychology Press.

JENSEN, A. R. (2006). *Clocking the mind: Mental chronometry and individual differences*. Elsevier.

KINGDOM, F. A. A. i PRINS, N. (2016). *Psychophysics: A practical introduction* (2. izdanje). Elsevier.

LU, Z. i DOSHER, B. (2014). *Visual psychophysics: From laboratory to theory*. MIT Press.

MEYER, D. E., OSMAN, A. M., IRWIN, D. E. i YANTIS, S. (1988). Modern mental chronometry. *Biological Psychology, 26*(1-3), 3–67. https://doi.org/10.1016/0301-0511(88)90013-0

NORWICH, K. H. (1993). *Information, sensation, and perception*. Academic Press.

PIPER, H. (1903). Über die abhängigkeit des reizwertes leuchtender objekte von ihrer flächenbezsw. Winkelgrösse. *Zeitschrift fur Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane, 32*, 98–112.

OSGOOD, C. E. (1953). *Method and theory in experimental psychology.* Oxford University Press.

RICCO, A. (1877). Relazione fra il minimo angolo visuale et l'intensita luminosaluminosa. *Annali di Ottalmologia, 6*, 373–479.

ROHAČEK, A. (1984). *Uvod u psihofiziku*. Odsjek za psihologiju, Filozofski fakultet u Zagrebu.

SHANNON, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal, 27*(3), 379–423. https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

SHANNON, C. E. i WEAVER, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press.

STEVENS, S. S. i GALANTER, E. H. (1957). Ratio scales and category scales for a dozen perceptual continua. *Journal of Experimental Psychology, 54*(6), 377–411. https://doi.org/10.1037/h0043680

SWETS, J. A. (1964). *Signal detection and recognition by human observers: contemporary readings*. Wiley.

SUZUKI, Y. i TAKESHIMA, H. (2004). Equal-loudness-level contours for pure tones. *Journal of the Acoustical Society of America, 116*(2), 918–933. https://doi.org/10.1121/1.1763601

VERRILLO, R. T. (1963). Effect of contactor area on the vibrotactile threshold. *Journal of the Acoustical Society of America, 35*, 1962–1966. https://doi.org/10.1121/1.1918868

VOLBRECHT, V. J., SHRAGO, E. E., SCHEFRIN, B. E. i WERNER, J. S. (2000). Spatial summation in human cone mechanisms from 0 degrees to 20 degrees in the superior retina. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision, 17*(3), 641–650. https://doi.org/10.1364/josaa.17.000641

WOODWORTH, R. S. i SCHLOSBERG, H. (1954). *Experimental psychology* (revidirano izdanje). Holt.

2.
Klasična psihofizika

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što je Weberov zakon
- o konstrukciji skale jedva zamjetljivih razlika
- što je Fechnerov zakon
- koje su metode klasične psihofizike
- koje su moderne adaptivne metode za mjerenje osjetljivosti

2.1. Weberov zakon

Pogledajte sliku 2.1. koja pokazuje laboratorijski ambijent u kojem se rade psihofizička mjerenja s utezima različitih težina. Zamislite da ste na mjestu prikazane ispitanice i da u ruci odvagujete uteg od 10 grama. Nakon toga uzmete uteg od 11 g i osjetite razliku u težini. Dakle, razlika u težini od 1 g se može osjetiti ako je standardni podražajni intenzitet 10 g. No uzmimo sad nove parove utega. Prvo odvagujemo u ruci uteg od 1000 g. Nakon njega uzmimo uteg od 1001 g. Opet imamo razliku od jednog grama. Možemo li je opet osjetiti? Ne možemo. Razliku postupno povećavamo i recimo da tek kod utega od 1100 g jasno osjećamo razliku u težini. Dakle, u jednoj je



Ernst Heinrich Weber
Slika je preuzeta s en.wikipedia.org i dostupna je u javnoj domeni.



Slika 2.1. Psihofizičko laboratorijsko mjerenje sa standardiziranim utezima istih oblika, a različitih težina. Ispitanica odvaguje i uspoređuje težine dvaju utega. Zadatak je da odredi je li varijabilni uteg teži ili lakši od standardnog. Ovakve eksperimente je među prvima radio Ernst Weber i ta su zapažanja omogućila da otkrije zakonitost koja je poslije nazvana Weberov zakon. Fotografija je snimljena u Laboratoriju za eksperimentalnu psihologiju na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru.

situaciji razlika od 1 g dovoljna da se osjeti, a u drugoj situaciji potrebno je čak 100 g da bismo osjetili razliku. O čemu je tu riječ?

Weber (1834) je prvi ispitivao kako se diferencijalni prag mijenja ovisno o različitim intenzitetima podražaja. Na primjer, ako je za uteg od 100 g potrebno povećati ili smanjiti masu utega za 10 g da bi se osjetila razlika, koliki će diferencijalni prag biti za utege od 200 g, 300 g, 400 g itd. Uočio je pravilnost da diferencijalni prag raste linearno s porastom intenziteta podražaja. Po tome bi za uteg od 200 g bila potrebna razlika od 20 g, za uteg od 300 g, 30 g i tako dalje kako bi se razlika osjetila. Ova pravilnost zove se **Weberov zakon**:

$$\frac{\Delta\phi}{\phi} = k$$

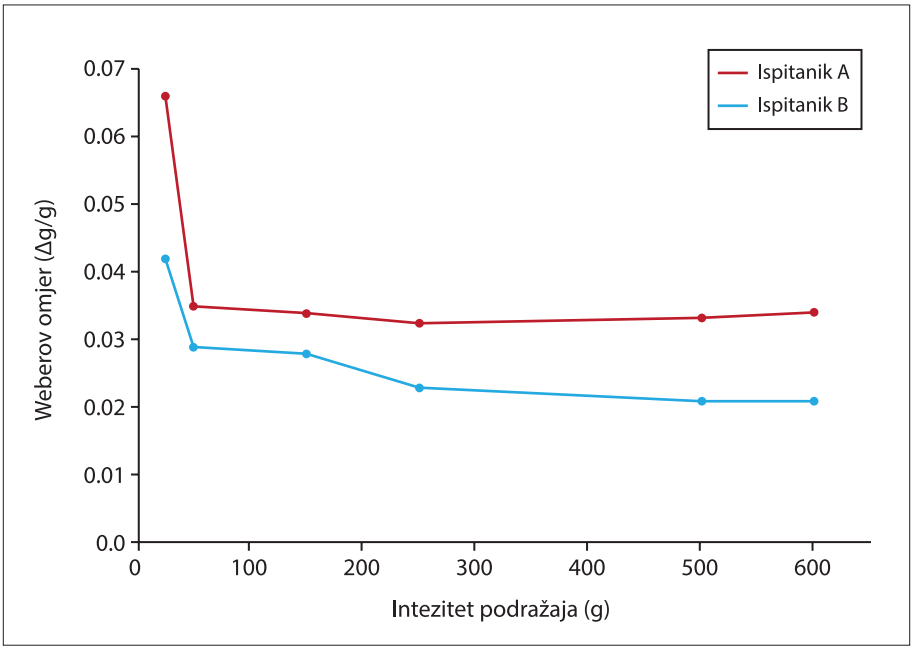
gdje je $\Delta\phi$ diferencijalni prag, ϕ je intenzitet podražaja, a k je konstanta koja ima karakterističnu vrijednost za svaki osjet. Pomoću Weberove konstante moguće je uspoređivati osjete po njihovoj diferencijalnoj osjetljivosti. Weberov omjer zapravo je pro-

porcija za koju je potrebno promijeniti varijabilni podražaj da bismo osjetili razliku. Dakle, što je Weberova konstanta manja, detektiramo manje promjene u intenzitetu, što znači da je diferencijalna osjetljivost veća.

Ekstenzivne provjere na različitim osjetnim modalitetima pokazale su da Weberov zakon vrijedi na srednjim i većim intenzitetima podražaja (Gescheider, 1997). Međutim, kod manjih intenziteta dolazi do odstupanja, odnosno empirijski omjer između diferencijalnog praga i intenziteta podražaja veći je od onog koji proizlazi iz Weberova zakona. Zato je predložena modifikacija koja ispravlja opaženu devijaciju kod manjih intenziteta

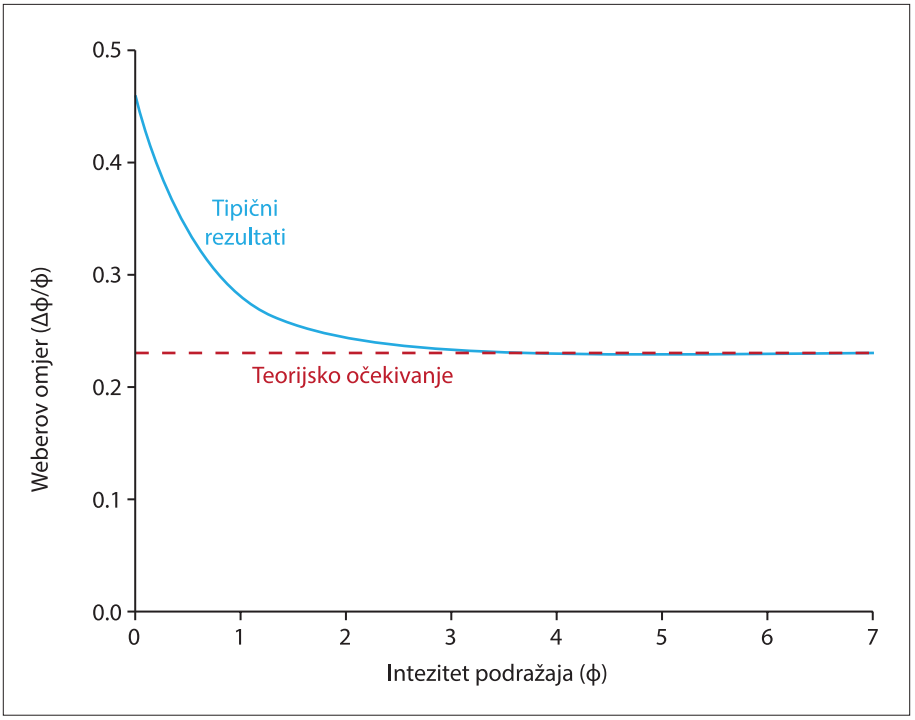
$$\frac{\Delta\phi}{\phi + a} = k$$

gdje je a konstantna koja predstavlja osjetni šum koji se javlja kada je intenzitet podražaja blizu apsolutnog praga. Primjer rezultata mjerenja Weberova omjera za diskriminaciju težina utega prikazan je na slici 2.2.



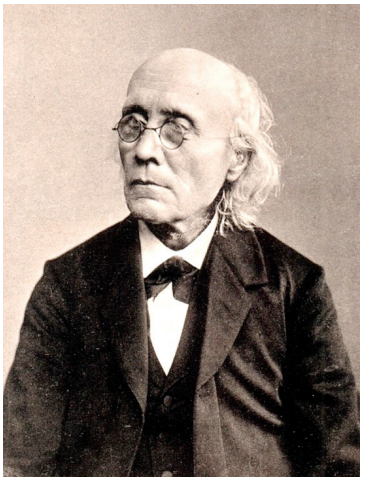
Slika 2.2. Weberov omjer za procjenu težine utega kod dvaju ispitanika prikazan je u funkciji intenziteta standardnog podražaja. Slika je kreirana prema podacima iz Engen (1971). U istraživanju su korišteni utezi težina 25, 50, 150, 250, 500 i 600 grama.

Slično kao i Engen (1971), za procjenu težina utega, odstupanja Weberova omjera od Weberova zakona otkrivena su i u drugim osjetnim modalitetima kao što su diskriminacija svjetlina (König i Brodhun, 1889), ili zvučnog šuma (Miller, 1947). Ovaj opći trend u podacima možemo shematski prikazati na slici 2.3. Nadalje, kod diferencijalne osjetljivosti na glasnoću čistih tonova, odstupanja od Weberova zakona prisutna su na cijelom rasponu intenziteta podražaja (Riesz, 1928). Slično odstupanje na cijelom rasponu intenziteta otkriveno je i kod diskriminacije vibrotaktilnih podražaja na zapešću ruke (Gescheider i sur., 1990). Ova pojava nazvana je bliski promašaj Weberova zakona (engl. *near miss to Weber's law*) (McGill i Goldberg, 1968). Zasad nema općeprihvaćenog objašnjenja zašto se to događa. Usprkos navedenim odstupanjima, možemo reći da Weberov zakon predstavlja dobar opis promjena u diferencijalnoj osjetljivosti koji vrijedi za većinu osjetnih modaliteta na širokom rasponu intenziteta podražaja (Gescheider, 1997).



Slika 2.3. Usporedba teorijskog očekivanja da Weberov omjer mora biti konstantan za sve intenzitete podražaja i tipičnih empirijskih rezultata koji pokazuju odstupanja kod malih intenziteta koji su blizu apsolutnog praga

2.2. Fechnerov zakon



Gustav Theodor Fechner
Slika je preuzeta s en.wikipedia.org i dostupna je u javnoj domeni.

Fechner je bio uvjeren da su psihički i fizički svijet samo dvije različite manifestacije iste materijalne stvarnosti. Zbog toga je želio kreirati zakon koji bi uspostavio direktnu vezu između osjeta kao najelementarnijeg psihičkog doživljaja i intenziteta podražaja. Time je načeo temeljno pitanje psihofizike – problem kako konstruirati psihofizičku skalu pomoću koje bi se mogao mjeriti osjetnu veličinu (intenzitet osjeta) i kako kvantitativno opisati **psihofizički odnos** između izmjerene osjetne veličine i intenziteta podražaja (Gescheider, 1997).

Fechner je bio inspiriran Weberovim rezultatima o sustavnom variranju diferencijalnih pragova i predložio je da svakom sljedećem diferencijalnom pragu odgovara jedan pomak u psihološkoj mjernoj jedinici koju je nazvao jedva zamjetljiva razlika (JZR). Logika koja stoji iza takve psihološke mjerne jedinice je da ne možemo doživjeti manji pomak u osjetu od onog koji određuje diferencijalni prag. Pored toga, svi su JZR-ovi međusobno jednaki jer je svaki od njih identičan – najmanji mogući pomak u osjetu. Stoga na skali JZR-a imamo ekvidistantne jedinice koje se dodaju jedna na drugu, slično kao što se dodaju centimetri ili sekunde. Takav se porast na jedinicama skale naziva **aritmetička progresija** jer je određen operacijom zbrajanja.

Nasuprot tomu, vrijednosti diferencijalnih pragova, kada se poredaju jedan za drugim, na skali intenziteta podražaja rastu tako da je svaka nova vrijednost na skali umnožak prethodnog diferencijalnog praga i Weberove konstante. Zbog toga diferencijalni pragovi nisu ekvidistantni, već je razlika među njima sve veća i veća kako se pomičemo prema većim vrijednostima intenziteta podražaja. Ova se vrsta progresije naziva **geometrijska progresija** jer je porast na skali određen operacijom množenja što proizlazi iz Weberova zakona. Na kraju, kako bismo dobili psihofizičku funkciju, moramo skalu intenziteta podražaja preslikati na osjetnu skalu. Jedina funkcija koja preslikava vrijednosti skale s geometrijskom progresijom na vrijednosti skale s aritmetičkom progresijom, je logaritamska funkcija. **Fechnerov zakon** glasi:

$$\psi = k \log(\phi)$$

gdje je ψ **osjetna veličina** izražena na skali jedva zamjetljivih razlika, k je konstanta proporcionalnosti koja ima karakterističnu vrijednost za različite osjetne modalitete, a ϕ je **intenzitet podražaja** izražen u fizikalnim jedinicama. Dakle, to je prvi psihologijski zakon koji povezuje osjetnu veličinu kao psihologijsku varijablu i intenzitet podražaja kao fizikalnu varijablu. Važno je istaknuti da je, za razliku od Weberovog zakona koji je otkriven direktnim mjerenjem diferencijalnih pragova, Fechnerov zakon izveden matematičkim operacijama o kojima zainteresirani čitatelj može pročitati više u radu Dzhafarova i Coloniusa (2011). Štoviše postoje dva različita puta kako možemo matematički doći do Fechnerovog zakona od kojih jedan polazi od Weberovog zakona i skale JZR-a a drugi se oslanja samo na pretpostavku da su subjektivne udaljenosti između dva podražaja određene omjerom između njihovih intenziteta što se naziva „W-načelo". Stoga Algom (2021) ističe da valjanost Fechnerovog zakona ne ovisi o valjanosti Weberovog zakona. Nadalje, Algom navodi da se u literaturi ponekad može sresti i pojam *Weber-Fechnerov zakon* što je pogrešan naziv jer se radi o dva konceptualno različita zakona.

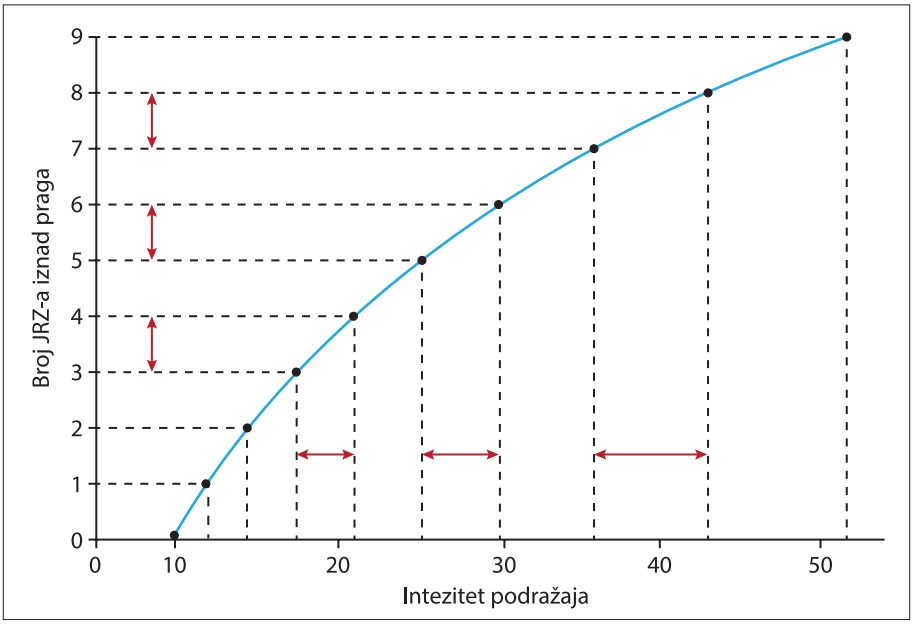
Sada ćemo na primjeru konstruirati **skalu jedva zamjetljivih razlika (JZR)** i povezati je s odgovarajućim diferencijalnim pragovima kako bismo dobili psihofizičku funkciju koja odgovara Fecherovu zakonu[4]. Skala JZR-a je omjerna skala jer ima apsolutnu nulu i ekvidistantne jedinice, što znači da se mogu iskazivati omjeri među vrijednostima na skali. Drugim riječima, dva JZR-a na nekom osjetu trebala bi biti dvostruko intenzivniji doživljaj od jednog JZR-a istog osjeta. Apsolutna nula na skali JZR-a zapravo je apsolutni prag.

Skala JZR-a se konstruira iz apsolutnog i diferencijalnog praga. Intenzitet podražaja koji odgovara prvom JZR-u izračuna se tako da se na vrijednost apsolutnog praga doda prvi diferencijalni prag, odnosno vrijednost za koju je potrebno povećati intenzitet podražaja kako bi se osjetila razlika u osjetu. Na primjer, pretpostavimo da je apsolutni prag 10, a Weberova konstanta je 20 % odnosno 0.20. Iz ovih dvaju podatka može se izračunati prvi diferencijalni prag $\Delta\phi_1 = 10 \cdot 0.2 = 2$. Dakle, intenzitet podražaja koji odgovara prvoj jedva zamjetljivoj razlici je 10 + 2 = 12. Sljedeći intenzitet podražaja koji odgovara drugom JZR-u se izračuna iz prvog diferencijalnog praga tako da izračunamo drugi diferencijalni prag $\Delta\phi_2 = 12 \cdot 0.2 = 2.40$. Iz toga proizlazi da je intenzitet podražaja koji odgovara drugoj jedva zamjetljivoj razlici jednak 12 + 2.40 = 14.40. Na isti način možemo nastaviti do ciljanog broja JZR-a. Tablica 2.1. prikazuje intenzitete podražaja koji odgovaraju prvih 9 JZR-a. Ova konstrukcija pokazuje da nije potrebno mjeriti diferencijalne pragove za sve intenzitete podražaja zasebno što bi bilo vremenski zahtjevno.

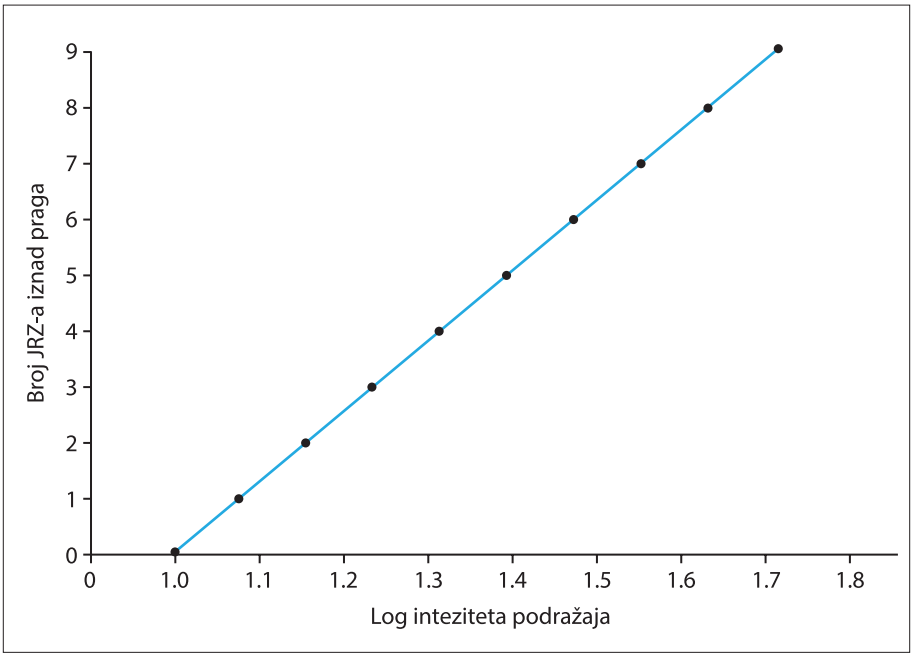
[4] Skala jedva zamjetljivih razlika koja je opisana Fechnerovim zakonom se ponekad se naziva i Fechnerova skala.

Tablica 2.1. Intenziteti podražaja (i njihovi logaritmi) koji odgovaraju prvih devet jedinica skale JZR-a. Pri tome apsolutni prag, odnosno 0 na skali je u ovom primjeru jednak 10

Ψ (JZR)	Φ	Log_{10} Φ
0	10.00	1.000
1	12.00	1.079
2	14.40	1.158
3	17.28	1.238
4	20.74	1.316
5	24.89	1.396
6	29.86	1.476
7	35.83	1.554
8	43.00	1.633
9	51.60	1.713



Slika 2.4. Fechnerov zakon koji opisuje psihofizički odnos između intenziteta podražaja i broja jedva zamjetljivih razlika (JZR) iznad apsolutnog praga. Ekvidistantnim pomacima na osjetnoj skali JZR-a (vertikalne crvene strelice) odgovaraju sve veći pomaci na skali intenziteta podražaja (horizontalne crvene strelice) kako se pomičemo prema većim jedinicama JZR-a. Time se dobiva psihofizički odnos koji je opisan logaritamskom funkcijom.



Slika 2.5. Kada se Fechnerov zakon, tj. odnos između broja JZR-a iznad praga i intenziteta podražaja prikaže na logaritamskoj skali intenziteta podražaja, umjesto logaritamske zakrivljene funkcije dobije se pravac

Vrijednosti iz tablice možemo prikazati na grafu (slika 2.4.). Na ordinati se nalaze JZR-ovi, a na apscisi su odgovarajuće vrijednosti intenziteta podražaja. Time smo dobili psihofizičku funkciju koja pokazuje logaritamski odnos kakav opisuje Fechnerov zakon.

S obzirom na to da Fechernov zakon opisuje logaritamski odnos između intenziteta podražaja i broja JZR-a iznad praga, prikladno je taj odnos prikazati na grafu na kojem je apscisa na logaritamskoj skali kao što je to učinjeno na slici 2.5. Drugim riječima, na apscisi su prikazani logaritmi prikazani u tablici 2.1. Ovaj prikaz pogodan je za empirijske provjere Fechnerova zakona jer kada izmjerimo JZR-ove za određeni raspon intenziteta podražaja, trebali bismo približno dobiti pravac na grafu s logaritmima intenziteta podražaja.

2.3. Kritika skale JZR-a i Thurstoneov pristup

Konstrukcija skale JZR-a opisana u prethodnom poglavlju počiva na **dvjema pretpostavkama**:

- Weberov zakon vrijedi na cijelom rasponu intenziteta podražaja.
- Sve su jedva zamjetljive razlike ekvidistantne.

Međutim, empirijske su provjere pokazale da obje ove pretpostavke nisu točne (Gescheider, 1997). Kao što smo naveli u prethodnom poglavlju, kod mnogih osjetnih modaliteta, izmjereni Weberovi omjeri odstupaju od Weberova zakona za podražaje malog intenziteta. Što se tiče pretpostavke o ekvidistantnosti jedinica, Stevens (1936) je pokazao da se zvuk od 20 JZR-a ne doživljava kao dvostruko glasniji od zvuka od 10 JZR-a, nego je njegova glasnoća mnogo veća. Durup i Piéron (1932) su otkrili odstupanje između skale JZR-a i procjene intenziteta (svjetline) boja. Oni su najprije tražili od ispitanika da izjednače po intenzitetu crveno i plavo svjetlo. Zatim su povećavali intenzitet obaju svjetala za isti broj JZR-a što bi trebalo dovesti do istog pomaka u doživljaju intenziteta, ali ispitanici su te pomake doživjeli kao različite kod crvene u odnosu na plavu svjetlost. Zbog svega navedenog se skala JZR-a više ne upotrebljava za mjerenje i istraživanje osjeta. Istraživanja su također pokazala da Fechnerov logaritamski zakon nije dovoljno precizan opis odnosa između intenziteta podražaja i osjetne veličine. Kao što ćemo vidjeti u idućem poglavlju, bolji opis pruža potencijalna funkcija (Stevens, 1957, 1961). Bez obzira na ove neuspjehe, Fechnerov doprinos psihofizici je golem s obzirom na to da je postavio temelje cijele discipline i utjecao je na kasnije istraživače da unaprijede i razviju nove metode mjerenja osjetljivosti.

Drugačiji pristup kreiranju psihofizičke skale razvio je američki psihofizičar i psihometričar Louis Leon Thurstone (1887. – 1955.). On je predložio zakon komparativne prosudbe (engl. *law of comparative judgment*) kao matematički model za analizu podataka dobivenih njegovom metodom usporedbe u parovima (Thurstone, 1927). U takvom pristupu svaki se podražaj uspoređuje sa svim drugima iz odabranog niza podražaja i mjeri se proporcija koliko je puta neki podražaj procijenjen kao veći od drugog s obzirom na unaprijed definiran atribut. Na temelju odgovora formiraju se distribucije odgovora za svaki par podražaja. Na primjer, ako se podražaj procjenjuje ponekad kao veći, a ponekad kao manji od drugog podražaja, to znači da su oni lako zamjenjivi te se može zaključiti da su psihološki slični. S druge strane, ako se podražaj konzistentno

kroz mnogo pokušaja procjenjuje kao veći od drugog, tada možemo zaključiti da se oni psihološki razlikuju. Stoga se, pomoću zakona komparativne prosudbe, mogu izračunati vrijednosti na psihološkoj skali za sve podražaje koji se usporedno procjenjuju. Istaknimo ovdje da je, slično kao i Fechner, i Thurstone kreirao psihofizičku skalu indirektno putem usporedbi i mjerenja diferencijalne osjetljivosti. U idućem poglavlju upoznat ćemo direktne metode za konstrukciju psihofizičke skale. Zanimljivo je da se Thurstoneova metoda može primijeniti i za istraživanje psihološkog odgovora na složene podražaje kod kojih nije moguće pronaći adekvatan opis fizičkih obilježja. Na primjer, Thurstoneova se metoda može upotrijebiti za mjerenje estetske vrijednosti umjetničkih djela. Detaljnije informacije o Thurstoneovoj metodi i istraživanjima različitih vrsta vrijednosnih procjena mogu se pronaći u njegovoj knjizi *The measurement of values* (1959). Thurstoneov je rad od iznimne važnosti jer je prvi pokazao kako se neke metode koje su razvijene u psihofizici mogu primijeniti i na problem mjerenja i skaliranja u drugim područjima psihologije. Metoda usporedbe u parovima je utjecala na razvoj Thurstoneove skale koja je našla široku primjenu, primjerice u mjerenju stavova (Horst, 1955).

2.4. Metode klasične psihofizike

Fechner je pored teorijskog doprinosa psihofizici dao i vrlo važan metodološki doprinos jer je opisao prve metode za mjerenje apsolutne i diferencijalne osjetljivosti, a to su:

- **metoda granica** (engl. *method of limits*)
- **metoda konstantnih podražaja** (engl. *method of constant stimuli*)
- **metoda podešavanja** (engl. *method of adjustment*)

Pored ovih triju Fechnerovih metoda, poslije su razvijene i efikasnije metode koje se nazivaju adaptivne metode među kojima je najpoznatija metoda stepeništa (engl. *staircase method*). Adaptivne metode ćemo opisati u poglavlju 2.5.

2.4.1. Metoda granica

Ovo je vjerojatno postupak koji mnogima prvi padne na pamet ako ih pitamo: kako biste odredili najtiši zvuk koji možete čuti ili, drugim riječima, kako biste odredili slušni apsolutni prag. Studenti psihologije često zdravorazumski odgovore da bi postupno

prezentirali sve glasnije zvukove od nečujnih do čujnih ili obrnuto, postupno bi prezentirali sve tiše zvukove od čujnih prema nečujnima i pri tome bi bilježili odgovore ispitanika. I taj je odgovor načelno ispravan, no treba ga dopuniti s nekoliko detalja i tako dolazimo do **metode granica**. Glavna prednost ove metode je efikasnost jer se uz manji broj pokušaja može doći do relativno preciznih mjera pragova. Naime, kao što ćemo vidjeti, u ovoj se metodi ne prezentiraju svi odabrani intenziteti podražaja jednako često.

Pri mjerenju apsolutnog praga ispitaniku se naizmjenično prezentira veći broj serija podražaja koji postupno rastu ili se smanjuju po intenzitetu kao što možemo vidjeti u tablici 2.2. Serije u kojima intenzitet podražaja raste nazivaju se uzlazne serije, a serije u kojima intenzitet opada nazivaju se silazne serije. Zadatak je ispitanika da za svaki prezentirani podražaj odgovori „DA“ („osjetio sam“) ili „NE“ („nisam osjetio“). Kod uzlaznih serija, kreće se od podražaja vrlo malog intenziteta koji ispitanik gotovo sigurno ne može detektirati (subliminalni podražaj), zatim se intenzitet podražaja postupno povećava za jednake korake (ekvidistantne skokove). Serija se prekida kada ispitanik kaže da je detektirao podražaj u uzlaznoj seriji ili kada prestane detektirati podražaj u silaznoj seriji. Pri tome bilježi se intenzitet podražaja kod kojeg je ispitanik promijenio odgovor iz NE u DA ili iz DA u NE.

Tablica 2.2. Određivanje apsolutnog praga (*AP*) za sluh metodom granica. U ovom primjeru prosječni *AP* = 4.1. U – uzlazna serija, S – silazna serija

Intenzitet podražaja (dB)	**U**	**S**	**U**	**S**	**U**	**S**	**U**	**S**	**U**	**S**
10		+								+
9		+				+				+
8		+		+		+		+		+
7		+		+		+		+		+
6		+		+	+	+		+		+
5	+	+		+	-	+	+	+		+
4	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-
3	-	-	-	-	-		-	+	-	
2	-		-		-		-	-	-	
1	-		-		-		-		-	
0	-		-				-		-	
-1	-		-						-	
-2	-									
AP	**4.5**	**3.5**	**3.5**	**4.5**	**5.5**	**4.5**	**4.5**	**2.5**	**3.5**	**4.5**

Iz dobivenih podataka računa se apsolutni prag kao aritmetička sredina rezultata svih serija, odnosno svih intenziteta podražaja kod kojih je ispitanik promijenio odgovor kao što ilustrira tablica 2.2. Preciznije rečeno, kao apsolutni prag u svakoj seriji uzima se aritmetička sredina između intenziteta podražaja kod kojeg je ispitanik promijenio odgovor i prvog prethodnog intenziteta. Na primjer, u prvoj seriji u tablici 2.2. ispitanik je promijenio odgovor iz NE u DA kod podražaja intenziteta 5 dB pa se kao apsolutni prag uzima 4.5 dB jer je to aritmetička sredina između intenziteta od 4 i 5 dB. Dakle, pretpostavlja se da je apsolutni prag otprilike na sredini intervala između dvaju intenziteta podražaja kod kojih je ispitanik promijenio odgovor.

Pri mjerenju diferencijalnog praga slijedimo sličnu logiku uzlaznih i silaznih serija. Jedine su razlike u tome što su u slučaju diferencijalne osjetljivosti svi podražaji supraliminalni i u svakom se pokušaju prezentiraju dva podražaja u paru: standardni i varijabilni podražaj. Standardni podražaj ima fiksni intenzitet tijekom cijelog mjerenja, a intenzitet varijabilnog podražaja postupno se mijenja. Kod uzlazne serije najprije se prezentira varijabilni podražaj koji ispitanik gotovo uvijek doživljava manjim od standarda. Zatim se njegov intenzitet postupno povećava za ekvidistantne skokove, dok ga ispitanik ne percipira kao jednak standardu. Zabilježi se intenzitet varijabilnog podražaja gdje je ispitanik promijenio odgovor iz „manji" u „jednako", i to je donji diferencijalni prag (*DP*) za tu seriju. Serija se zatim nastavlja s daljnjim povećanjem intenziteta varijabilnog podražaja sve dok ispitanik ne promjeni odgovor iz „jednako" u „veći" kada se serija prekida i zabilježi se kod kojeg je intenziteta došlo do promjene odgovora kao gornji diferencijalni prag (DP_+). Kod silazne serije slijedi se isti postupak, osim što se na početku prezentira podražaj koji ispitanik gotovo uvijek doživljava kao veći od standarda, a zatim se intenzitet varijabilnog podražaja pomiče u skokovima prema manjim vrijednostima. Pri tome se bilježe promjene odgovora kao DP_+ koji odgovara promjeni iz „veći" u „jednako" i DP_- koji odgovara promjeni iz „jednako" u „manji". Nakon ove zadnje promjene, serija se prekida i započinje nova.

Uzmimo opet kao primjer ispitivanja slušne osjetljivosti (tablica 2.3.), pri čemu je standardni podražaj zvuk intenziteta 20 dB. Uzlazna serija započinje s varijabilnim zvukom intenziteta od 15 dB koji se postupno povećava u skokovima od 0.5 dB u svakome sljedećem pokušaju. Kod silazne serije kreće se od varijabilnog zvuka intenziteta od 25 dB koji se postupno smanjuje za 0.5 dB. Nakon što se prezentira 5 uzlaznih i 5 silaznih serija, prosječni DP_+ i DP_- računaju se kao aritmetičke sredine odgovarajućih vrijednosti izmjerenih u svakoj seriji koje vidimo na dnu tablice 2.3. Kao DP_+ i DP_- u svakoj seriji uzimamo prosjek između dvaju intenziteta podražaja kod kojih je ispitanik promijenio

odgovor. Na primjer, u prvoj (uzlaznoj) seriji, ispitanik je promijenio odgovor iz „manji“ (ili „tiši“) u „jednako“ između zvukova od 17.5 i 18 dB pa je stoga DP_- = 17.75 dB. Druga promjena, tj. promjena između odgovora „jednako“ i „veći“ (ili „glasniji“) nastupila je između zvukova od 21.5 i 22 dB, pa je stoga DP_+ = 21.75 dB. Na osnovi izračunanih prosječnih DP_+ i DP_- može se izračunati diferencijalni prag (*DP*) kao razlika vrijednosti DP_+ i DP_- podijeljena s 2. Također, može se izračunati točka subjektivne jednakosti kao suma vrijednosti DP_+ i DP_- podijeljena s 2. Obje su formule navedene u poglavlju 1.3.1.

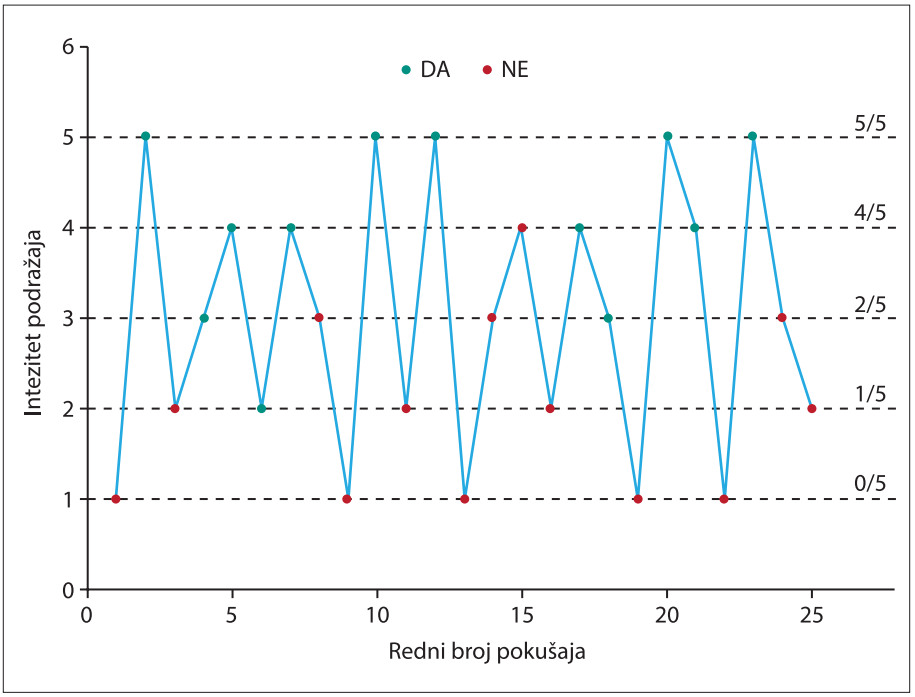
Tablica 2.3. Određivanje diferencijalnog praga (*DP*) za sluh metodom granica. U – uzlazna serija, S – silazna serija, (-) – manji od standarda, (=) – jednak standardu, (+) – veći od standarda

Intenzitet podražaja (dB)	**U**	**S**	**U**	**S**	**U**	**S**	**U**	**S**	**U**	**S**
25.0						+				
24.5				+		+		+		
24.0		+		+		+		+		+
23.5		+		+		+		+		+
23.0		+		+		+		+		+
22.5		+	+	+	+	+	+	+		+
22.0	+	=	=	+	=	+	=	+	+	=
21.5	=	=	=	=	=	+	=	=	=	=
21.0	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
20.5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
20.0	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
19.5	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
19.0	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
18.5	=	-	=	=	=	=	=	=	=	=
18.0	=		=	-	=	-	=	-	=	=
17.5	-		-		=		-		-	-
17.0	-		-		-		-		-	
16.5	-		-		-		-		-	
16.0	-		-		-				-	
15.5	-				-				-	
15.0	-									
DP_-	**17.75**	**18.75**	**17.75**	**18.25**	**17.25**	**18.25**	**17.75**	**18.25**	**17.75**	**17.75**
DP_+	**21.75**	**22.25**	**22.25**	**21.75**	**22.75**	**21.25**	**22.25**	**21.75**	**21.75**	**22.25**

S obzirom na to da se podražaji prezentiraju postupnim porastom ili padom u intenzitetu, kod metode granica mogu se pojaviti dvije vrste pogrešaka, odnosno pristranosti u odgovaranju koje narušavaju preciznost rezultata. Ispitanik se može naviknuti na to da daje isti odgovor iako je došlo do promjene u osjetu. Primjerice, u uzlaznoj seriji ispitanik najprije odgovara NE jer ne osjeti podražaj, ali nastavi odgovarati NE čak i kada je prvi put (ili u nekoliko prvih pokušaja) osjetio podražaj. Ova se sklonost naziva **pogreška navikavanja** (engl. *error of habituation*) koja dovodi do toga da su izmjerene vrijednosti praga veće od stvarnih vrijednosti u uzlaznim serijama, a manje od stvarnih vrijednosti u silaznim serijama. S druge strane, ispitanik može očekivati promjenu u intenzitetu podražaja te može promijeniti svoj odgovor i prije negoli je stvarno osjetio promjenu. To se naziva **pogreška očekivanja** (engl. *error of expectation*) koja dovodi do toga da su izmjerene vrijednosti praga manje od stvarnih vrijednosti u uzlaznim serijama, a veće od stvarnih vrijednosti u silaznim serijama. Dakle, pogreška očekivanja dovodi do iskrivljavanja rezultata u suprotnom smjeru od pogreške navikavanja. Stoga bismo mogli pomisliti da se ove dvije pogreške poništavaju pa nemaju velik utjecaj na rezultate. Međutim, ne možemo očekivati da su ove dvije tendencije u odgovaranju simetrične. Isto tako ove se pogreške ne moraju manifestirati istom snagom u uzlaznim i silaznim serijama te se ne možemo oslanjati na njihovo spontano poništavanje. Kako bismo smanjili utjecaj pogreške navikavanja i očekivanja, potrebno je varirati početne točke serija kao što vidimo u tablicama 2.2. i 2.3. Na primjer, u tablici 2.3. prva uzlazna serija počinje sa zvukom od 15 dB, druga uzlazna serija počinje sa zvukom od 16 dB i tako dalje. Isto variranje početne točke vidimo i kod silaznih serija. Nadalje, treba izbjegavati dugačke serije podražaja jer i to doprinosi pojavi pogreške navikavanja. Precizne upute ispitanicima i prethodna vježba na zadatku također pomažu smanjivanju ovih pogrešaka (Gescheider, 1997).

2.4.2. Metoda konstantnih podražaja

Kako bi se izbjegle pogreške navikavanja i očekivanja koje smo prethodno opisali, razvijena je **metoda konstantnih podražaja**. Kod ove metode nema uzlaznih i silaznih serija, nego se podražaji različitog intenziteta prezentiraju po slučaju kao što je prikazano na slici 2.6. Zbog toga se uvijek moraju prezentirati svi podražaji jer nema „skraćivanja“ serija kao kod metode granica gdje nema potrebe prezentirati podražaje nakon što je ispitanik promijenio odgovor. Stoga je provedba mjerenja metodom konstantnih podražaja dugotrajnija i napornija za ispitanika. Međutim, ovom se metodom postižu pouzdanija



Slika 2.6. Metoda konstantnih podražaja gdje se 5 različitih intenziteta podražaja prezentira slučajnim redoslijedom te se za svaki intenzitet podražaja računa proporcija odgovora DA

i preciznija mjerenja pragova nego kod metode granica jer ona umanjuje prije navedene pogreške mjerenja. No isto valja imati na umu da sama preciznost najviše ovisi o veličini intervala među podražajima i o broju ponavljanja istog podražaja. Što je manji interval i što je veći broj ponavljanja, time je preciznost mjerenja veća. Primjerice, prag se može preciznije izmjeriti ako se koristimo utezima kod kojih je interval promjene veličine 0.5 g nego ako je 2 g. Isto, što je veći broj ponavljanja, veća je vjerojatnost da se nasumične pogreške mjerenja ponište te da se na kraju izmjeri „čišći“ rezultat.

Apsolutni prag se mjeri tako da se ispitaniku prezentiraju podražaji iz fiksnog skupa odabranih intenziteta, a ispitanik odgovara s DA ili NE. Raspon intenziteta odabere se tako da među njima budu subliminalni, liminalni i supraliminalni podražaji. Razlike među susjednim intenzitetima podražaja moraju biti ekvidistantne, kao i kod metode granica. Svaki se od odabranih intenziteta mora prezentirati mnogo puta (obično 100 puta ili više) slučajnim rasporedom. Za sve intenzitete podražaja izračuna se proporcija ili postotak odgovora DA. Na osnovi izmjerenih proporcija odgovora DA pronađe se

logistička funkcija koja najbolje odgovara dobivenim podacima kao što smo opisali u poglavlju 1.3.1. i na osnovi toga se odredi apsolutni prag. Kao što već znamo, apsolutni prag je onaj intenzitet koji je detektiran u 50 % slučajeva.

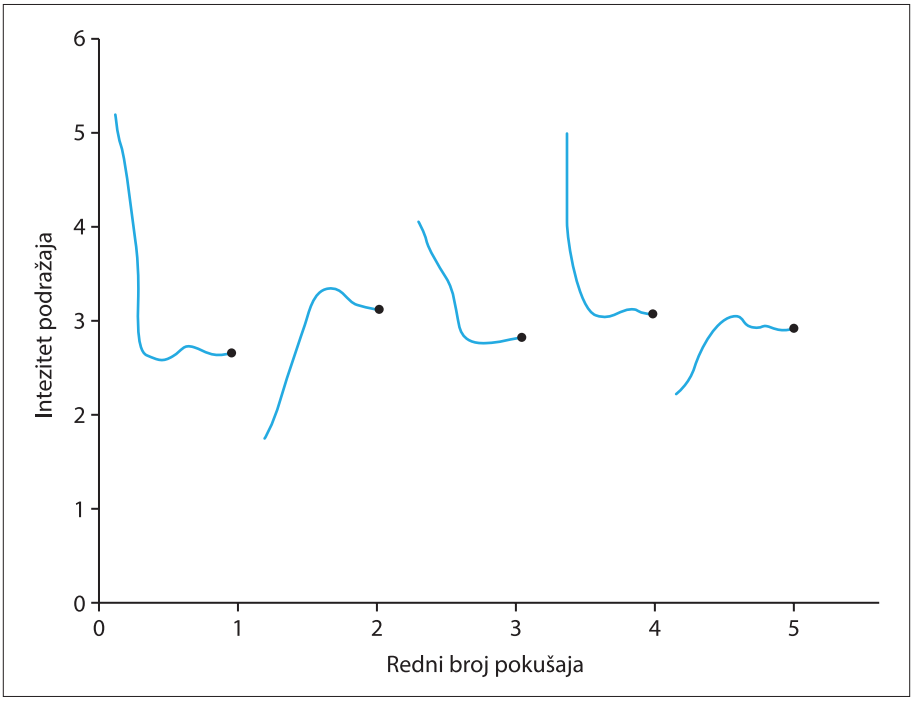
Diferencijalni prag mjeri se tako da se ispitaniku prezentiraju standardni i varijabilni podražaj u paru, a ispitanik mora odrediti je li varijabilni podražaj većeg ili manjeg intenziteta od standardnog tako da da odgovor „veći“ ili „manji“. Raspon intenziteta varijabilnog podražaja odabere se tako da bude podjednak broj onih koji su veći i manji od standarda. Također, intenziteti moraju biti međusobno ekvidistantni na fizičkoj skali. Najveći intenzitet varijabilnog podražaja mora biti takav da se gotovo uvijek doživljava kao veći od standarda, a najmanji intenzitet mora biti takav da se gotovo uvijek doživljava kao manji od standarda. Intenziteti varijabilnog podražaja prezentiraju se slučajnim redoslijedom. Nakon provedenog mjerenja izračunaju se proporcije odgovora „veći“ za sve intenzitete varijabilnog podražaja te se na osnovi toga konstruira psihofizička funkcija pomoću koje se odrede DL_+ i DL_-, a iz njih diferencijalni prag i točka subjektivne jednakosti kao što smo opisali u poglavlju 1.3.1.

U idealnom slučaju, standardni i varijabilni podražaj trebali bi se prezentirati istovremeno i na istom mjestu što je, naravno, nemoguće. Da bi bila moguća usporedba među njima, moraju biti ili prostorno ili vremenski razmaknuti. Stoga se podražaji prezentiraju jedan pored drugog (s prostornim razmakom i istovremeno) ili vremenski jedan nakon drugog (s vremenskim razmakom, a na istom dijelu prostora). Na primjer, pri određivanju diferencijalne osjetljivosti na svjetlinu, mogu se prezentirati dvije površine jedna pored druge (**simultana prezentacija**). S druge strane, pri određivanju osjetljivosti na visinu zvuka, dva tona moraju se prezentirati jedan nakon drugog (**sukcesivna prezentacija**). Pri tome može doći do **prostorne i vremenske pogreške**. Prostorna pogreška nastaje kod simultane prezentacije zato što nisu svi dijelovi osjetnog organa jednako osjetljivi. Stoga se varijabilni podražaj može činiti manjeg ili većeg intenziteta od standarda ako je podraživao receptore manje, odnosno veće osjetljivosti. Vremenska pogreška nastaje kod sekvencijalne prezentacije jer ne uspoređujemo dva osjeta s obzirom na to da je prvi podražaj prestao djelovati na osjetni organ, nego uspoređujemo osjet koji je izazvan drugim podražajem s memorijskom reprezentacijom osjeta izazvanim prvim podražajem. Stoga se prvi podražaj može činiti manje intenzivan zbog slabljenja tragova pamćenja, a ne zbog toga što smo ga stvarno doživjeli kao manjeg intenziteta od standarda. Kako bismo smanjili utjecaj prostorne ili vremenske pogreške na mjerenje, potrebno je primijeniti metodu rotacije. Kod simultane prezentacije, standardni i varijabilni podražaj moraju izmjenjivati mjesta pa se u 50 % pokušaja varijabilni podražaj

prezentira na jednoj, a u 50 % slučajeva na drugoj od dviju lokacija koje su odabrane za prezentaciju (lijevo-desno ili gore-dolje). Kod sekvencijalne prezentacije varijabilni podražaj prezentira se kao prvi u nizu u 50 % pokušaja, a kao drugi u preostalih 50 % pokušaja (Gescheider, 1997).

2.4.3. Metoda podešavanja

Metoda podešavanja[5] pruža ispitanicima veću kontrolu u provođenju mjerenja te im je zanimljivija od ostalih opisanih metoda zato što sami upravljaju uređajem kojim mijenjaju intenzitet podražaja (Gescheider, 1997). Na primjer, ispitanik može slušati ton čiju glasnoću sam podešava upravljajući potenciometrom na pojačalu dok ga ne podesi na željeni intenzitet kao što je prikazano na slici 2.7. Metoda podešavanja omogućava



Slika 2.7. Metoda podešavanja u kojoj ispitanik sam podešava intenzitet podražaja do vrijednosti koja predstavlja njegov konačni odgovor (crne točke). U svakom se pokušaju početni intenzitet podražaja bira po slučaju.

[5] Metoda podešavanja se ponekad naziva i metoda izjednačavanja (egalizacije) ili metoda srednje pogreške.

brzo mjerenje, ali cijena toga je manja preciznost izmjerenih vrijednosti pragova u odnosu na prethodno opisane metode.

Pri mjerenju apsolutnog praga prezentira se podražaj čiji je intenzitet znatno ispod ili iznad praga. Zadatak je ispitanika da sam povećava ili smanjuje, odnosno podešava intenzitet podražaja dok ne postane liminalan – tek ili jedva dovoljan da izazove osjet. Pri tome upotrebljavaju se uzlazna podešavanja kod kojih je na početku intenzitet podražaja subliminalan, te ispitanik povećava intenzitet dok ne postane liminalan, ili silazna podešavanja kod kojih je na početku intenzitet podražaja supraliminalan, te ga ispitanik smanjuje dok ne postane liminalan. Ovakva mjerenja zahtijevaju velik broj uzlaznih i silaznih podešavanja kako bi se na osnovi aritmetičke sredine svih podešavanja odredio apsolutni prag. Kao i kod metode granica, kako bi se izbjegli efekti navikavanja i očekivanja, potrebno je po slučaju odabrati početne točke uzlaznih i silaznih podešavanja kao što možemo vidjeti na slici 2.7. Usprkos ovoj predostrožnosti, ne mogu se u potpunosti ukloniti pristranosti ispitanika koje mogu dovesti do iskrivljenih rezultata. Na primjer, ako je ispitanik sklon izjaviti da je osjetio podražaj čak i kada ga nije osjetio, njegov izmjereni apsolutni prag će biti manji nego što stvarno jest. Stoga se ova metoda smatra manje preciznom i pouzdanom i općenito se ne upotrebljava za mjerenje apsolutnog praga.

Pri mjerenju diferencijalnog praga zadatak ispitanika jest da podesi intenzitet varijabilnog podražaja dok mu se ne učini jednak intenzitetu standardnog podražaja. Ova metoda još se naziva i metoda prosječne greške jer eksperimentatora zanima koliko se podešavanja ispitanika razlikuju od intenziteta standardnog podražaja. Naime, kroz različite pokušaje ispitanik će ponekad precijeniti, a ponekad podcijeniti intenzitet standarda. Međutim, kroz veliki broj pokušaja njegovi će rezultati aproksimirati normalnu distribuciju podešavanja varijabilnog podražaja. Aritmetička sredina ove distribucije će biti blizu intenziteta standardnog podražaja. Dakle, aritmetička sredina distribucije podešavanja varijabilnog podražaja predstavlja točku subjektivne jednakosti. S druge strane, standardna devijacija distribucije podešavanja varijabilnog podražaja može se uzeti kao mjera diferencijalnog praga. Preciznije rečeno, kao gornji i donji diferencijalni prag se uzimaju pomaci od 0.67 standardne devijacije prema većim ili manjim vrijednostima od aritmetičke sredine. Što je standardna devijacija distribucije podešavanja veća, to znači da je ispitanik imao više teškoća u razlikovanju standardnog i varijabilnog podražaja, odnosno imao je veći raspon vrijednosti intenziteta unutar kojih su mu se varijabilni i standardni podražaj činili jednakima, a to pak znači da ima veći diferencijalni prag.

Osim u mjerenju apsolutne i diferencijalne osjetljivosti različitih osjetnih modaliteta, sve tri metode klasične psihofizike mogu se upotrebljavati i u mjerenju veličine percep-



Slika 2.8. Primjer korištenja metode podešavanja u laboratorijskom mjerenju efekta Müller-Lyerove iluzije. Ispitanica daje upute eksperimentatorici koliko i u kojem smjeru da pomakne pomični dio uređaja s iluzijom kako bi se prividno izjednačile duljine linija omeđenih krakovima. Iz takvih se rezultata mogu očitati diferencijalni pragovi kao i točka subjektivne jednakosti.

tivnih efekata kod kojih je važno izmjeriti koliko subjektivni doživljaji odstupaju od fizikalnih obilježja podražaja (zadaci tipa 2). Primjer za to je mjerenje veličine perceptivne iluzije (slika 2.8.) kod kojeg točka subjektivne jednakosti omogućava mjerenje veličine iluzije. Razlika između TSJ-a i objektivne veličine, podijeljena s objektivnom veličinom predstavlja relativnu veličinu iluzije koja se može izraziti i kao postotak. Primjeri korištenja metode konstantnih podražaja pri mjerenju veličine triju različitih vidnih iluzija prikazani su u radu Valerjeva i Gulan (2013) za Müller-Lyerovu iluziju, radu Gulan i suradnika (2018) za iluziju snježne gume i radu Valerjeva i Dujmovića (2024) za iluzornu odnosno pogrešnu lokalizaciju kutova u prostoru.

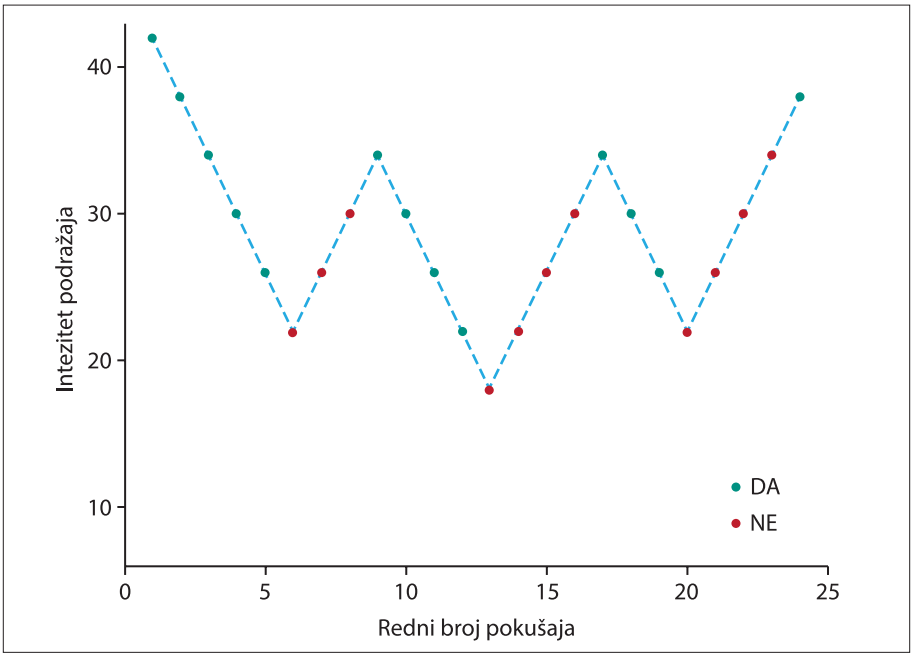
2.4.4. Pristranost u odgovaranju

Temeljni problem s metodama klasične psihofizike je da se zasnivaju na pretpostavci da ispitanici odgovaraju bez korištenja bilo kakvih strategija ili pristranosti u odgovaranju. Dakle, pretpostavlja se da u psihofizičkim istraživanjima uvijek sudje-

luju dobro uvježbani, motivirani ispitanici koji uvijek mogu pouzdano izvijestiti o svojim osjetima. Međutim, u stvarnosti postoje velike individualne razlike u načinima odgovaranja što se metodama klasične psihofizike ne može izmjeriti. Na primjer, kada je podražaj po intenzitetu blizu apsolutnog praga, ispitanik možda nije siguran je li osjetio podražaj ili ne. Ipak, ispitanik mora odlučiti hoće li reći DA ili NE. Pri tome može biti općenito sklon u takvim nesigurnim situacijama davati DA odgovor (liberalan kriterij), ili obrnuto biti sklon davati NE odgovor (konzervativan kriterij). Dakle, njegovi odgovori neće u potpunosti reflektirati samo njegove osjetne sposobnosti nego će uključiti i njegove sklonosti kako se suočava s nesigurnošću. Međutim, metode klasične psihofizike to ne mogu razlučiti. Ovaj problem riješile su tek metode teorije detekcije signala koje ćemo predstaviti u 4. poglavlju (Gescheider, 1997).

2.5. Adaptivne metode

Adaptivne psihofizičke metode nastale su sredinom 20. stoljeća. To su metode koje prilagođavaju način prezentacije podražaja prethodnim odgovorima ispitanika. Dakle, kod adaptivne metode neće svi ispitanici dobiti jednaku seriju podražaja. Cilj adaptivnih metoda je smanjiti ukupan broj pokušaja u eksperimentu, a da se ipak dođe do pouzdane i precizne procjene praga. Time se povećava efikasnost mjerenja, a istovremeno smanjuje stres i umor ispitanika (Kingdom i Prins, 2016). Prva adaptivna metoda koju ćemo spomenuti naziva se **gore-dolje ili metoda stepeništa**. Ova metoda ima sličnosti s metodom granica jer se podražaji prezentiraju u uzlaznim ili silaznim serijama. Međutim, duljina tih serija je varijabilna i ovisi o odgovorima ispitanika. Mjerenje počinje prezentacijom niza podražaja koji postupno rastu ili opadaju po intenzitetu (slika 2.9.). Kada se odgovor ispitanika promijeni iz NE u DA u uzlaznoj seriji ili DA u NE u silaznoj seriji, zabilježi se točka gdje je došlo do promjene i zatim se serija okreće u suprotnom smjeru dok se odgovor opet ne promijeni i tako dalje dok se ne prikupi unaprijed određen broj točaka promjena (npr. 10 točaka iz kojih se izračuna aritmetička sredina). Kod ove metode, važno je pravilno odabrati skok u intenzitetu podražaja koji će se upotrijebiti. Ako se odabere preveliki skok, neće se moći precizno odrediti prag, nego će serije „plesati“ oko njega, ali ga neće moći dosegnuti. S druge strane, ako se odabere premali skok, bit će potrebno napraviti mnogo koraka u svakoj seriji i time se gubi na efikasnosti mjerenja.



Slika 2.9. Metoda stepeništa u kojoj se intenzitet podražaja pomiče prema gore ili dolje, a do promjene u smjeru kretanja dolazi kada ispitanik primjeni odgovor iz DA u NE ili iz NE u DA. U ovom primjeru riječ je o metodi jedan gore-jedan dolje.

Naziv metode stepeništa proizlazi iz „kretanja" intenziteta podražaja gore-dolje i grafičkog prikaza pojedinačnih rezultata koje nalikuje na penjanje i spuštanje po stepeništu. Opisana se varijanta metode stepeništa naziva metoda jedan gore-jedan dolje zbog toga što je dovoljna jedna promjena odgovora da se smjer kretanja u seriji promjeni na gore ili na dolje (slika 2.9.). Problem s metodom jedan gore-jedan dolje je što ispitanik može slučajno promijeniti odgovor ili nije baš sasvim siguran što dovodi do promjene smjera kretanja u seriji na mjestu gdje ne bi trebalo. Stoga postoje i brojne druge varijante koje zadržavaju istu logiku, ali su otpornije na opisane greške. Primjer je jedan gore-dva dolje metoda. Kod ove metode u uzlaznoj seriji smjer napreduje uzlazno za svaki pojedinačni odgovor NE, kao i prije. Međutim, kad se odgovor promjeni u DA, serija ne kreće odmah silazno na dolje, već se ponovno ponavlja taj isti podražaj. Ako je i drugi put odgovor DA, serija se pomiče za jedan korak na dolje. U novom koraku potrebno je opet dva puta dati odgovor DA da bi se serija pomaknula za još jedan korak na dolje, i tako dalje sve dok se odgovor ne promjeni u NE. U tom slučaju serija opet postaje uzlazna. Postoje i metode dva gore-dva dolje, jedan gore-tri dolje i druge.

Moderne adaptivne metode koriste se statističkom procjenom kako bi odredile veličinu koraka u sljedećem pokušaju na osnovi informacija iz prethodnih pokušaja. Takve su metode **PEST** (engl. *Parameter Estimation by Sequential Testing*) koju su razvili Taylor i Creelman (1967) i **QUEST** (engl. *Quick Estimation by Sequential Testing*) koju su razvili Watson i Pelli (1983). Ove metode konstruiraju novu psihofizičku funkciju nakon svakog pokušaja, a zatim se procijenjene vrijednosti praga upotrebljavaju za odabir intenziteta podražaja na sljedećem pokušaju. Na taj način bitno smanjuju broj koraka potrebnih za dolazak do praga (Kingdom i Prins, 2016). Pri tome se za konstrukciju psihofizičke funkcije upotrebljava statistička metoda najveće šanse (PEST) ili metode Bayesove statistike (QUEST). Treba spomenuti da ove metode procjenjuju samo prag – na osnovi podataka iz svih prethodnih pokušaja – dok su ostali parametri psihofizičke funkcije konstante, pa je potreban oprez pri njihovu odabiru kako se ne bi doveli u situaciju da skokovi u intenzitetu budu premali i da metodi treba mnogo vremena da locira prag. Na kraju, spomenimo i **„psi" metodu** u kojoj se iz podataka na prethodnim pokušajima procjenjuje ne samo prag nego i nagib psihofizičke funkcije. Detaljnije informacije o statističkim metodama koje se upotrebljavaju za konstrukciju psihofizičke funkcije nalaze se u Prilozima u poglavlju 21.1.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Više informacija o klasičnoj psihofizici, o njezinim teorijskim osnovama i o specifičnim metodama, postupcima i izračunima parametara može se pronaći u Gescheider (1997) i Corso (1967). Adaptivne metode su detaljno opisane u Kingdom i Prins (2016). Knjiga pruža uvid u matematičku i statističku pozadinu adaptivnih metoda, ali daje i praktične savjete kako provesti mjerenje pragova i analizirati podatke pomoću računalnog programa Palamedes koji je napisan u programskom jeziku MATLAB. Adaptivne metode uključuju i postupke za procjenu pristranosti ispitanika, te se stoga preporučuju za mjerenje pragova.

Pojmovnik

Adaptivne metode
Zajednički naziv za moderne psihofizičke metoda u kojima se, u svakom pokušaju, prilagođava intenzitet podražaja na osnovi prethodnih odgovora ispitanika u svrhu učinkovitijeg i bržeg određivanja osjetnog praga.
Vidjeti i: metoda stepeništa, PEST, QUEST, psi-metoda

Apsolutni prag
Najmanji intenzitet podražaja koji je upravo ili tek dovoljan da izazove osjet. On predstavlja graničnu energetsku vrijednost podražaja između osjeta i neosjeta. Apsolutni prag statistički definira kao onaj intenzitet podražaja koji je ispitanik detektirao u 50 % pokušaja.
Vidjeti i: diferencijalni prag

Aritmetička progresija
Niz brojeva u kojem je razlika između bilo kojih dvaju uzastopnih članova konstantna. Fechner je pretpostavio da jedinice na skali jedva zamjetljivih razlika rastu po aritmetičkoj progresiji.
Vidjeti i: jedva zamjetljiva razlika, Fechnerov zakon

Diferencijalni prag
Najmanja razlika u intenzitetu između dvaju podražaja, koja je upravo ili tek dovoljna da se razlikuju osjeti izazvani tim podražajima. Drugim riječima, diferencijalni prag je najmanja količina promjene u intenzitetu podražaja koja će izazvati jedva zamjetljivu razliku u osjetu. Računa se kao polovica razlike između gornjeg i donjeg diferencijalnog praga.
Vidjeti i: Weberov zakon, točka subjektivne jednakosti

Donji diferencijalni prag
Onaj intenzitet varijabilnog podražaja koji ispitanik u 25 % pokušaja doživljava kao veći od standardnog podražaja.
Vidjeti i: diferencijalni prag (limen), gornji diferencijalni prag

Fechnerov zakon
Psihofizički zakon koji opisuje odnos između intenziteta podražaja i osjetne veličine izražene na skali jedva zamjetljivih razlika.
Vidjeti i: Weberov zakon, jedva zamjetljiva razlika, psihofizički odnos

Geometrijska progresija
Niz brojeva u kojem je omjer između bilo kojih dvaju uzastopnih članova konstantan. Prema Weberovu zakonu, diferencijalni pragovi čine geometrijsku progresiju.
Vidjeti i: Weberov zakon, Fechnerov zakon

Gornji diferencijalni prag
Onaj intenzitet varijabilnog podražaja koji ispitanik u 75 % pokušaja doživljava kao veći od standardnog podražaja.
Vidjeti i: diferencijalni prag, donji diferencijalni prag

Intenzitet podražaja
Količina energije sadržana u podražaju koja djeluje na osjetni organ i utječe na njegovu detekciju i diskriminaciju.
Vidjeti i: psihofizički odnos

Interval nesigurnosti
Razlika između gornjeg i donjeg diferencijalnog praga. To je interval unutar kojeg ispitanik ne može pouzdano razlikovati varijabilni podražaj od standardnog.
Vidjeti i: metoda granica, metoda konstantnih podražaja

Skala jedva zamjetljivih razlika (JZR)
Prva psihofizička skala za mjerenje osjetne veličine koju je konstruirao Fechner na osnovi apsolutnog i diferencijalnog praga. Riječ je o omjernoj skali koja ima apsolutnu nulu i ekvidistantne jedinice.
Vidjeti i: Fechnerov zakon

Klasična psihofizika
Grana psihofizike koja je usmjerena na ispitivanje apsolutne i diferencijalne osjetljivosti. Temelji se na metodama i rezultatima Webera i Fechnera.
Vidjeti i: Weberov zakon, Fechnerov zakon

Metoda granica
Metoda klasične psihofizike u kojoj se intenzitet podražaja sustavno pojačava ili smanjuje u uzlaznim i silaznim serijama kako bi se odredio apsolutni ili diferencijalni prag.
Vidjeti i: apsolutni prag, diferencijalni prag, interval nesigurnosti, točka subjektivne jednakosti

Metoda konstantnih podražaja
Metoda klasične psihofizike u kojoj se unaprijed definirani raspon intenziteta podražaja prezentira slučajnim redoslijedom. Osigurava veću preciznost od drugih metoda klasične psihofizike i kontrolira utjecaj adaptacije i očekivanja ispitanika.
Vidjeti i: psihofizički odnos, apsolutni prag, diferencijalni prag

Metoda podešavanja
Metoda klasične psihofizike u kojoj ispitanik sam podešava intenzitet podražaja sve dok ne pronađe subjektivnu jednakost sa standardnim podražajem (kod diferencijalnog praga) ili pronađe intenzitet podražaja koji je na granici između osjeta i ne-osjeta (apsolutni prag). Omogućava brzo određivanje pragova, ali ci-

jena toga je manja preciznost izmjerenih vrijednosti u odnosu na druge metode klasične psihofizike.
Vidjeti i: apsolutni prag, diferencijalni prag, točka subjektivne jednakosti

Metoda stepeništa (gore-dolje metoda)
Adaptivna metoda kod koje se smjer promjene intenziteta podražaja mijenja kada ispitanik promijeni odgovor iz DA u NE ili obrnuto.
Vidjeti i: adaptivne metode

PEST
Adaptivna metoda koja se koristi principom najveće vjerojatnosti kako bi, nakon svakog pokušaja, procijenila vrijednost osjetnog praga i tom se vrijednosti koristi za odabir intenziteta podražaja na sljedećem pokušaju.
Vidjeti i: adaptivne metode

Psi metoda
Adaptivna metoda slična PEST-u i QUEST-u koja, iz podataka na prethodnim pokušajima, izračunava statističku procjenu ne samo osjetnog praga nego i nagiba psihofizičke funkcije.
Vidjeti i: adaptivne metode

Psihofizička funkcija
U klasičnoj psihofizici termin psihofizička funkcija ima dva značenja. Prvo se odnosi na prikaz odgovora ispitanika pri mjerenju apsolutne i diferencijalne osjetljivosti i često ima oblik sigmoidne krivulje. Drugo se značenje odnosi na matematički opis psihofizičkog odnosa koji je u klasičnoj psihofizici definiran logaritamskom funkcijom.
Vidjeti i: psihofizički odnos, Fechnerov zakon

Psihofizički odnos
U klasičnoj psihofizici kvantitativni odnos između intenziteta podražaja i osjetne veličine definirane kao jedva zamjetljive razlike. Opisuje ga Fechnerov zakon, odnosno logaritamska funkcija.
Vidjeti i: Fechnerov zakon, jedva zamjetljive razlike

Prostorna pogreška
Pri mjerenju diferencijalne osjetljivosti prostorna pogreška nastaje kod simultane prezentacije podražaja zato što nisu svi dijelovi osjetnog organa jednako osjetljivi. Stoga se varijabilni podražaj može činiti nižeg (ili višeg) intenziteta od standarda ako je podražio receptore manje (ili veće) osjetljivosti.
Vidjeti i: metoda konstantnih podražaja

QUEST
Adaptivna metoda koja se koristi Bayesovom statistikom kako bi, nakon svakog pokušaja, procijenila vrijednost osjetnog praga i tom se vrijednosti ko-

risti za odabir intenziteta podražaja na sljedećem pokušaju.
Vidjeti i: adaptivne metode

Silazna serija
Niz podražaja u metodi granica u kojem se intenzitet postupno smanjuje.
Vidjeti i: metoda granica, uzlazna serija

Standardni podražaj
Podražaj stalnog intenziteta koji se upotrebljava kao referenca u mjerenjima diferencijalnog praga.
Vidjeti i: diferencijalni prag, metoda granica, metoda konstantnih podražaja

Točka subjektivne jednakosti (TSJ)
Intenzitet varijabilnog podražaja koji se ispitaniku subjektivno čini jednak standardnom podražaju.
Vidjeti i: metoda granica, metoda konstantnih podražaja, metoda podešavanja, *diferencijalni prag*

Varijabilni podražaj
Podražaj čiji se intenzitet mijenja kroz pokušaje i uspoređuje se sa standardnim podražajem u svrhu određivanja diferencijalnog praga.
Vidjeti i: metoda granica, metoda konstantnih podražaja

Vremenska pogreška
Pri mjerenju diferencijalnog praga, vremenska pogreška nastaje kod sekvencijalne prezentacije podražaja zato što ne uspoređujemo dva osjeta jer je prvi podražaj prestao djelovati na osjetni organ, nego uspoređujemo osjet koji je izazvao drugi podražaj s memorijskom reprezentacijom osjeta koji je izazvao prvi podražaj.
Vidjeti i: sekvencijalna prezentacija, memorijski tragovi

Uzlazna serija
Niz podražaja u metodi granica u kojem se intenzitet postupno povećava.
Vidjeti i: metoda granica, silazna serija

Weberova konstanta
Konstanta u Weberovu zakonu koja opisuje diferencijalnu osjetljivost određenog osjetnog modaliteta. Što je diferencijalna osjetljivost veća, to je Weberova konstanta manja te se na taj način osjetni modaliteti mogu uspoređivati.
Vidjeti i: Weberov zakon, diferencijalna osjetljivost

Weberov zakon
Psihofizički zakon prema kojem je diferencijalni prag proporcionalan intenzitetu standardnog podražaja.
Vidjeti i: Fechnerov zakon, diferencijalni prag

LITERATURA

ALGOM, D. (2021). The Weber-Fechner law: A misnomer that persists but that should go away. *Psychological Review*, *128*(4), 757–765. https://doi.org/10.1037/rev0000278

CORSO, J. F. (1967). *The experimental psychology of sensory behavior.* Holt, Rinehart and Winston.

DURUP, G., i PIÉRON, H. (1932). Recherches au sujet de l'interpretation du phenomene de Purkinje par des differences dans les courbes de sensation des recepteurs chromatiques. *L'Annee Psychologique, 33*, 57–83.

DZHAFAROV, E. N. i COLONIUS, H. (2011). The Fechnerian idea. *American Journal of Psychology*, *124*, 127–140. https://doi.org/10.5406/amerjpsyc.124.2.0127

ENGEN, T. (1971). Psychophysics: Discrimination and detection. U J. W. Kling i L. A. Riggs (Ur.), *Woodworth* & *Schlosberg's experimental psychology* (3. izdanje). Holt.

GESCHEIDER, G. A. (1997). *Psychophysics: The fundamentals* (3. izdanje). Psychology Press.

GESCHEIDER, G. A., BOLANOWSKI, S. J., Jr, VERRILLO, R. T., ARPAJIAN, D. J. i RYAN, T. F. (1990). Vibrotactile intensity discrimination measured by three methods. *Journal of the Acoustical Society of America, 87*(1), 330–338. https://doi.org/10.1121/1.399300

GULAN, T., VALERJEV, P. i DUJMOVIĆ, M. (2018). The snow tire illusion: Different levels of perceptual assimilation across a single stimulus configuration. *PsyCh journal, 7*(2), 68–76. https://doi.org/10.1002/pchj.208

HORST, P. (1955). L. L. Thurstone and the science of human behavior. *Science, 122*(3183), 1259–1260. https://doi:10.1126/science.122.3183.1259

KINGDOM, F. A. A. i PRINS, N. (2016). *Psychophysics: A practical introduction* (2. izdanje). Elsevier.

KÖNIG, A. i BRODHUN, E. (1889). Experimentelle untersuchungen ueber die psychophysiche fundamental-formel in bezug auf den gesichtssinn. *Sitzungsberichte Preussische Akademie Wissenschaften, 27*, 641–644.

McGILL, W. J. i GOLDBERG, J. P. (1968). Pure-tone intensity discrimination and energy detection. *Journal of the Acoustical Society of America, 44*(2), 576–581. https://doi.org/10.1121/1.1911123

MILLER, G. A. (1947). Sensitivity to changes in the intensity of white noise and its relation to masking and loudness. *Journal of the Acoustical Society of America, 19*, 609–619. https://doi.org/10.1121/1.1916528

RIESZ, R. R. (1928). Differential intensity sensitivity or the ear for pure tones. *Physical Review, 31*, 867–875. https://doi.org/10.1103/PhysRev.31.867

STEVENS, S. S. (1936). A scale for the measurement of a psychological magnitude: loudness. *Psychological Review, 43*(5), 405–416. https://doi.org/10.1037/h0058773

STEVENS, S. S. (1957). On the psychophysical law. *Psychological Review, 64*(3), 153–181. https://doi.org/10.1037/h0046162

STEVENS, S. S. (1961). To honor Fechner and repeal his law. *Science, 133*, 80–86. https://doi.org/10.1126/science.133.3446.80

TAYLOR, M. M. i CREELMAN, C. D. (1967). PEST: Efficient estimates on probability functions. *Journal of the Acoustical Society of America,* 1967, *41,* 782–787. https://doi.org/10.1121/1.1910407

THURSTONE, L. L. (1927). A law of comparative judgment. *Psychological Review, 34*(4), 273–286. https://doi.org/10.1037/h0070288

THURSTONE, L. L. (1959). *The measurement of values*. University od Chicago Press.

VALERJEV, P. i GULAN, T. (2013). The role of context in Müller-Lyer illusion: The case of negative Müller-Lyer illusion. *Review of Psychology, 20*(1-2), 29–36.

VALERJEV, P. i DUJMOVIĆ, M. (2024). Measuring mislocalization of angle vertices. *Canadian Journal of Experimental Psychology, 78*(2), 88–99. https://doi.org/10.1037/cep0000333

WATSON, A. B. i PELLI, D. G. (1983). QUEST: A Bayesian adaptive psychometric method. *Perception & Psychophysics, 33*(2), 113–120. https://doi.org/10.3758/BF03202828

WEBER, E. H. (1834). *De pulsu, resorpitione, auditu et tactu: Annotationes anatomicae et physiologicae*. Koehlor.

3.
Direktna psihofizika

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o problemu konstrukcije psihofizičke skale
- što je Stevensov zakon
- koje su metode direktne psihofizike
- kako se provode mjerenja na metatetičkom kontinuumu
- kako se globalnim pristupom određuje psihofizički odnos
- kako kontekst utječe na direktna psihofizička mjerenja

Osjećamo li 2 kilograma dvostruko teže od 1 kilograma? Osjećamo li svjetlost 4 žarulje četverostruko sjajnije od jedne žarulje? Ako na pojačalu utišamo glazbu s 50 % snage na 25 % snage, je li se glasnoća prepolovila? Sva ova pitanja predstavljaju varijante osnovnog problema, a to je kako izmjeriti i iskazati osjetnu veličinu, odnosno kako pronaći odgovarajuću mjernu skalu pomoću koje bismo mogli iskazivati osjetne veličine. Kada bismo imali pouzdanu psihofizičku skalu za mjerenje osjeta, mogli bismo istražiti kvantitativni odnos između osjetnih veličina i intenziteta podražaja koji im pripadaju, odnosno mogli bismo opisati **psihofizički odnos** i ispitati njegova obilježja. Konstrukcija psihofizičke skale je dio šireg metodološkog pitanja, a to je konstrukcija mjernih instrumenata u psihologiji.

Kao što smo opisali u prethodnom poglavlju, Fechner je prvi pokušao konstruirati psihofizičku skalu za mjerenje osjetne veličine koju je nazvao skala jedva zamjetljivih razlika. Skala se kreira indirektno iz izmjerenih vrijednosti apsolutnog i diferencijalnog praga. Konstrukcija se zasniva na dvjema pretpostavkama, a to su da Weberov zakon vrijedi na cijelom rasponu intenziteta podražaja i da su svi diferencijalni pragovi ekvi-

distantni. Međutim, obje su se pretpostavke, nažalost, pokazale pogrešnima. Stoga se pojavila potreba za drugim pristupima za mjerenje osjetnih veličina. Prvi je alternativni pristup predložio Herman von Helmholtz (1821. – 1894.), njemački fiziolog i fizičar koji se bavio različitim znanstvenim disciplinama, a među ostalim i istraživanjem osjeta. On je mjerio vremena jednostavne psihomotoričke reakcije na podražaje različitog intenziteta i uočio je da su vremena reakcije sve kraća kako se povećava intenzitet podražaja. Vrijeme reakcije u tom smislu može predstavljati indirektnu i objektivnu mjeru osjetne veličine. Međutim, problem s ovim pristupom je u tome što vrijeme reakcije ipak nema linearan odnos s osjetnom veličinom na cijelom rasponu intenziteta podražaja koji nas zanima. Linearan porast vremena reakcije u funkciji intenziteta podražaja javlja se samo u rasponu od vrlo slabih do srednjih intenziteta podražaja. Međutim, kako se dalje povećava intenzitet podražaja, vrijeme reakcije dostiže plato i dalje se ne povećava iako se osjetna veličina subjektivno i dalje povećava. Stoga ovaj pristup mjerenju osjeta ima bitna ograničenja.

Drugačiji pristup mjerenju osjeta predložio je Joseph Plateau (1801. – 1883.), belgijski fizičar i matematičar koji je kreirao vlastitu psihofizičku metodu koju je nazvao metoda ekvisekcije. U ovoj se metodi ispitaniku prezentiraju dva podražaja, jedan većeg, a drugi manjeg intenziteta. Od ispitanika se zatim traži da pronađe treći, srednje intenzivan podražaj i to takav da izaziva osjet koji je po osjetnoj veličini točno na sredini intervala između osjeta koje su izazvali podražaji velikog i malog intenziteta. Dakle, treba pronaći podražaj koji čini ekvisekciju, odnosno dijeli interval između većeg i manjeg osjeta na pola. Nakon toga se na temelju dobivenih triju točaka može formirati psihofizička funkcija. Proučavajući rezultate dobivene metodom ekvisekcije, Plateau je među prvima upozorio na to da bi zakon potencije mogao biti bolji opis psihofizičkog odnosa od Fechnerova logaritamskog zakona.

Direktni, subjektivni pristup u procjeni osjetne veličine koji je predložio Plateau predstavljao je novost u odnosu na indirektne metode klasične psihofizike. Plateauova metoda utjecala je na nastanak metode frakcioniranja (danas je poznatija pod imenom metoda produkcije omjera) gdje je zadatak ispitanika, nakon što mu je zadan podražaj najvećeg intenziteta kao referentni podražaj za usporedbu, da pronađe podražaje koji izazivaju takve osjete koji su frakcije referentnog osjeta (npr. 1/2 osjeta, 1/3 osjeta i 1/4 osjeta referentnog podražaja). Metoda s istom logikom, ali suprotnim smjerom određivanja podražaja je metoda multiplikacije (danas poznata kao metoda produkcije veličine) kod koje je referentni podražaj najmanjeg intenziteta, a ispitanik mora potražiti takve podražaje koji izazivaju osjete koji su višekratnici (umnošci) referentnog

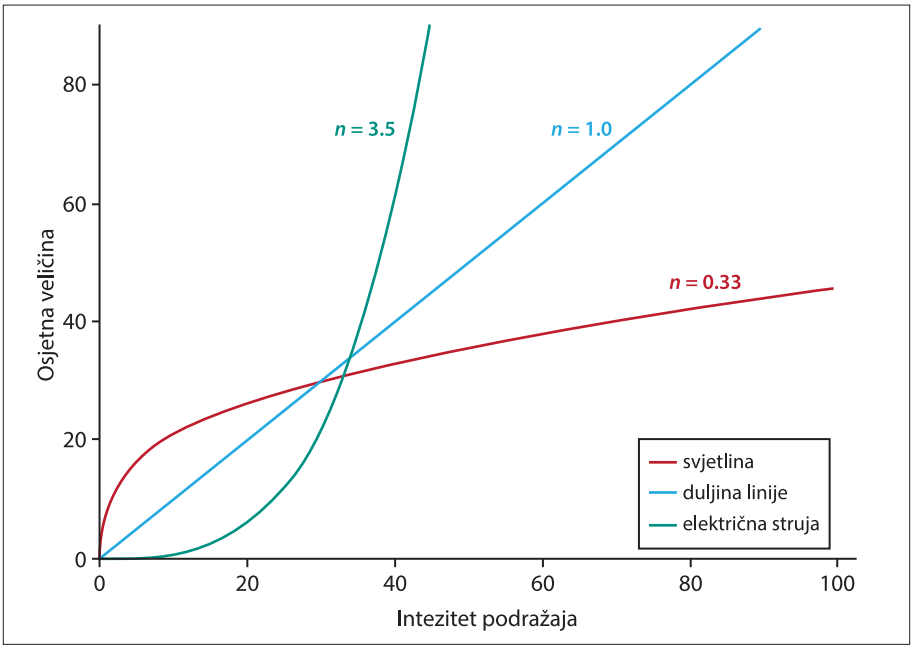
podražaja (npr. dvostruko, trostruko ili četverostruko veći intenzitet od referentnog podražaja). Ove metode upućuju na to da je moguće koristiti se ispitanikovim direktnim subjektivnim procjenama kako bismo mjerili osjetne veličine te da zapravo ispitanici sami mogu poslužiti kao mjerni instrumenti za osjete koje doživljavaju. Konačno, Plateauova metoda je i prva metoda koja je tražila od ispitanika da predoči cjeloviti psihofizički odnos. To je poslije utjecalo na razvoj globalnog psihofizičkog pristupa opisanog u potpoglavlju 3.4.

3.1. Stevensov zakon

Direktni pristup u mjerenju osjeta kao i novu teorijsku pozadinu psihofizike predložio je Stanley Smith Stevens (1906. – 1973.). Prema Stevensu, osjete je moguće direktno mjeriti. Osnovna pretpostavka na kojoj se temelji ova ideja je da ljudi posjeduju unutrašnji sustav reprezentacije veličina koji omogućava izražavanje osjetnih veličina putem brojčane skale. Dakle, nije potrebno mjeriti apsolutni i diferencijalni prag i iz njih konstruirati skalu jedva zamjetljivih razlika. Stevens je osmislio nove metode koje omogućavaju direktnu konstrukciju psihofizičke skale i mjerenje osjetnih veličina (Stevens, 1958, 1975). Na osnovi svojih metoda došao je do zaključka da odnos između osjetne veličine i intenziteta podražaja odstupa od Fecherova zakona i da se podaci mnogo bolje uklapaju u potencijalnu funkciju nego logaritamsku (Stevens, 1957, 1961). Stoga je predložio novi psihofizički zakon koji danas nosi njegovo ime, **Stevensov zakon**. Ponekad se naziva i **zakon potencije** (engl. *power law*) jer je eksponent na koji se potencira veličina podražaja ključan za opis osjetljivosti. Stevensov zakon glasi da je osjetna veličina ψ proporcionalna potencijalnoj funkciji intenziteta podražaja ϕ što možemo izraziti formulom (Stevens, 1957, 1961):

$$\psi = k\,\phi^{n}.$$

Eksponent potencijalne funkcije (potencija) n određuje kako će rasti osjetna veličina u funkciji porasta u intenzitetu podražaja. Ako je $n = 1$, osjetna veličina rast će linearno s intenzitetom podražaja. Ako je $n < 1$, osjetna veličina raste sporije od linearne funkcije, a ako je $n > 1$, osjetna veličina raste brže od linearne kao što vidimo na slici 3.1. Osjetni modaliteti razlikuju se po veličini eksponenta n. Na primjer, za svjetlinu $n = 0.33$, za glasnoću n = 0.6, za procjenu duljine linije $n = 1$, a za električnu struju $n = 3.5$. Također, eksponent



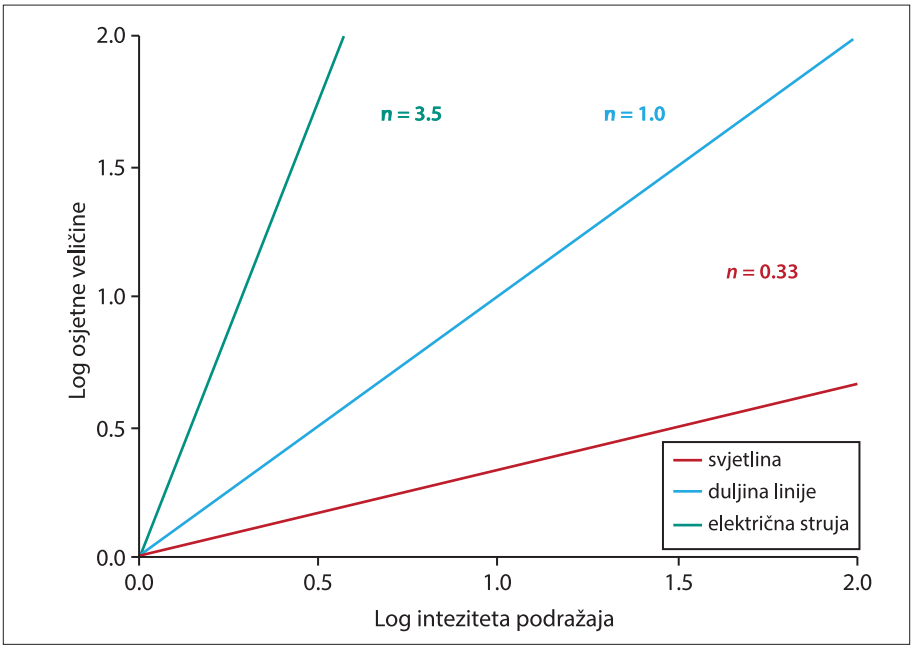
Slika 3.1. Stevensov zakon odnosa intenziteta podražaja i osjetne veličine za tri osjeta koji imaju različite eksponente potencijalne funkcije

nije jednak ni unutar istog modaliteta kada se podražaji prezentiraju u različitom kontekstu. Ova pojava naziva se **transformacije eksponenta**. Općenito možemo reći da ako je podražaj okružen okolinom koja ima veći intenzitet od njega samog, n će biti veći nego kada je podražaj okružen pozadinom koja ima manji intenzitet.

Stevensov zakon može se logaritmirati i prikazati kao

$$\log(\psi) = \log k + n \log(\phi)$$

Ovaj oblik koristan je za empirijsku provjeru i čest je u znanstvenim člancima. Naime, podatke dobivene mjerenjem možemo prikazati na grafu kao psihofizičku funkciju. Stevensov zakon implicira da bi psihofizička funkcija na grafu trebala biti pravac kada i osjetnu veličinu i intenzitet podražaja prikažemo na logaritamskoj skali kao što vidimo na slici 3.2. S druge strane, Fechnerov zakon implicira da bi se psihofizička funkcija u obliku pravca trebala pojaviti kada se intenzitet podražaja prikaže na logaritamskoj skali, a osjetna veličina na linearnoj skali. Mnogobrojna psihofizička istraživanja pokazala su da Stevensov zakon dobro opisuje odnos između intenziteta podražaja i osjetne



Slika 3.2. Stevensov zakon prikazan na log-log grafu za ista tri osjeta kao i na prethodnoj slici

veličine (Stevens, 1975). Pri tome treba naglasiti da Stevensov zakon vrijedi samo za protetičke kontinuume, ali ne i za metatetičke. To je i razumljivo ako se prisjetimo prvog poglavlja u kojem smo spomenuli da ove dvije vrste kontinuuma imaju drukčiju neuronsku podlogu.

Zanimljivo, i kod Stevensova zakona pojavljuju se problemi kod podražaja malog intenziteta (blizu apsolutnog praga). Stoga je predložena modifikacija

$$\psi = k\,(\phi - \phi_0)^n$$

gdje je ϕ_0 apsolutni prag. Kako bi se izbjeglo mjerenje apsolutnog praga, Stevens je predložio drukčiju modifikaciju

$$\psi = \psi_0 + k\,\phi^n$$

u kojoj ψ_0 predstavlja osjetni šum koji se može izračunati iz podataka dobivenih metodama direktne psihofizike.

Tablica 3.1. Eksponenti Stevensove psihofizičke funkcije za različite osjetne modalitete (Stevens, 1975)

Osjetni modalitet	Eksponent *n*	Opis podražaja
Svjetlina	0.33	Svjetla površina promjera 5° gledana u mraku
Viskoznost	0.42	Miješanje silikona
Svjetlina	0.5	Točkasti izvor svjetla
Svjetlina	0.5	Bljesak svjetla
Vibracija	0.6	Vibrotaktilni podražaj frekvencije od 250 Hz
Miris	0.6	Heptan
Glasnoća	0.67	Amplituda tona od 3000 Hz
Površina (Vid)	0.7	Kvadrati različitih površina
Toplina	0.7	Zagrijavanje velike površine na koži
Neugoda, toplo	0.7	Zagrijavanje cijelog tijela
Okus	0.8	Saharin
Čvrstoća	0.8	Stiskanje gume
Vibracija	0.95	Vibrotaktilni podražaj frekvencije od 60 Hz
Svjetlina	1	Bljesak točkastog izvora svjetla
Duljina (Vid)	1	Linije različite duljine
Hladnoća	1	Dodirivanje metala rukom
Termalna bol	1	Vrućina na koži
Pritisak na dlan	1.1	Statična sila na koži
Snaga glasa	1.1	Amplituda govornog zvuka
Trajanje	1.1	Bijeli šum
Relativna svjetlina	1.2	Refleksivnost sivih papira
Okus	1.3	Saharoza
Toplina	1.3	Zagrijavanje male površine na koži
Raspon prstiju	1.3	Debljina drvenih blokova
Okus	1.4	Sol
Kutno ubrzanje	1.4	Rotacija u trajanju od 5 s
Težina	1.45	Dizanje utega
Dodir	1.5	Trljanje šmirgl-papira
Toplina	1.6	Dodirivanje metala rukom
Zasićenost crvenom bojom	1.7	Mješavina crvene i sive boje
Neugoda, hladno	1.7	Hlađenje cijelog tijela
Mišićna sila	1.7	Statična kontrakcija
Električni šok	3.5	Struja kroz prste

Stevens (1975) je napravio sustavan pregled istraživanja osjetljivosti metodama direktne psihofizike, a ilustracije radi, u tablici 3.1. prikazani su eksponenti Stevensove psihofizičke funkcije za širok raspon osjetnih modaliteta kao i opisa podražaja koji su korišteni. Kao što možemo vidjeti, većina osjetnih modaliteta ima eksponent manji od 1 ili oko 1. Jedina je iznimka eksponent za električnu struju koji je daleko veći od svih ostalih modaliteta. Zanimljivo je također da unutar istog modaliteta imamo različite eksponente ovisno o specifičnim uvjetima kako je podražaj prezentiran kao što možemo vidjeti za svjetlinu gdje eksponent varira ovisno o tome je li riječ o točkastom izvoru svjetla, ili svijetloj površini, ili o bljesku svjetla. Isto tako, kod topline eksponent varira ovisno o tome kolika je površina kože podražena te je li riječ o isijavajućoj toplini ili toplini koja se procjenjivala dodirivanjem metala.

3.2. Metode direktne psihofizike

Cilj metoda direktne psihofizike je konstrukcija omjerne psihofizičke skale. Kao što znamo iz metodologije, omjerna skala pruža najveću količinu informacija o mjerenoj veličini jer ima ekvidistantne jedinice i apsolutnu nulu te se mogu izražavati omjeri među izmjerenim veličinama. Stoga se ove metode zasnivaju na subjektivnoj procjeni ili produkciji omjera među osjetnim veličinama (Gescheider, 1997). Metode direktne psihofizike su:

- **Metoda procjene veličine**
- **Metoda produkcije veličine**
- **Metoda procjene omjera**
- **Metoda produkcije omjera**
- **Metoda unakrsnog uparivanja modaliteta (metoda kombiniranih modaliteta)**.

3.2.1. Metoda procjene veličine

Metoda procjene veličine se najčešće upotrebljava od svih metoda direktne psihofizike. Glavna ideja na kojoj počiva ova metoda je da se ispitaniku prezentiraju podražaji različitih intenziteta i od ispitanika se traži da daje direktnu numeričku procjenu osjetne veličine koju kod njega izazivaju prezentirani podražaji. Pri tome podražaji se

prezentiraju slučajnim redoslijedom. Moguće je koristiti se određenim standardnim podražajem kao referentnom točkom ili ne. Stoga, postoje dvije varijante ove metode. U jednoj varijanti, ispitaniku se u uputi kaže da standardni podražaj ima određenu referentnu veličinu, npr. 10, a da osjetnu veličinu svih ostalih, varijabilnih, podražaja procjenjuje kao višekratnik ili omjer u odnosnu na veličinu standarda. Na primjer, ako varijabilni podražaj percipira kao dvostruko intenzivniji od standarda, onda će mu dodijeliti osjetnu veličinu 20. S druge strane, ako varijabilni podražaj percipira kao dvostruko slabijeg intenziteta od standarda, tada će mu dodijeliti osjetnu veličinu 5. Pri tome procjene ne moraju biti cijeli brojevi, nego mogu biti i decimalni brojevi ili razlomci. U drugoj varijanti ove metode ispitaniku se ne daje referentna veličina standardnog podražaja, nego ispitanik sam daje numeričke procjene osjetne veličine. Naime, pretpostavka je da su ispitanici sposobni sami odrediti svoju referentnu točku, te stoga neki istraživači preporučuju ispitaniku ostaviti slobodu da sam odredi svoju referentnu točku. Direktna je usporedba pokazala da je ta pretpostavka točna jer se skale dobivene s ovim dvjema metodama dobro poklapaju. Tijekom mjerenja ispitanicima se prezentira između 10 do 20 različitih intenziteta podražaja slučajnim redoslijedom.

Stevens je smatrao da su procjene ispitanika dovoljno pouzdane da je moguće svaki od varijabilnih podražaja prezentirati svega dvaput, iako, naravno, moguće je primijeniti i više serija. Psihofizička skala se kreira tako da se izračunaju prosječne procjene ispitanika za različite intenzitete podražaja. Pri tome najčešće se upotrebljava medijan ili geometrijska sredina, a ne aritmetička sredina jer je ona jako osjetljiva na odstupanja od normalne raspodjele. Nakon toga možemo napraviti graf psihofizičkog odnosa koji prikazuje kako se prosjek procjena osjetne veličine mijenja u funkciji intenziteta podražaja. Prethodno se prosječne procjene osjetnih veličina i odgovarajući intenziteti podražaja logaritmiraju te se logaritmirane vrijednosti unose na graf. Kroz takve točke može se povući pravac koji predstavlja funkciju psihofizičkog odnosa na logaritamskoj skali, a nagib pravca predstavlja eksponent potencijalne funkcije (vidjeti formulu logaritmirane verzije Stevensova zakona). Da podsjetimo, nagib pravca u koordinatnom sustavu izračuna se kao omjer veličina koje pravac prijeđe do određene točke na y i x osi.

3.2.2. Metoda produkcije veličine

Ova metoda slijedi postupak koji je obrnut od metode procjene veličine. Metoda je također slična metodi multiplikacije koja je opisana u uvodnom dijelu poglavlja. Od ispitanika se traži da podesi intenzitet podražaja tako da odgovara numeričkoj veličini koju odredi eksperimentator (opet uz korištenje ili nekorištenje standardnog podražaja). Ova se metoda često upotrebljava kako bi se ispitala valjanost skala konstruiranih metodom procjene veličine. Ako se skale dobivene s objema metodama poklapaju, možemo reći da je riječ o valjanoj skali. Ova se metoda ponekad naziva i metoda multiplikacije.

3.2.3. Metoda produkcije omjera

Kod metode produkcije omjera od ispitanika se traži da podesi intenzitet varijabilnog podražaja tako da doživljeni osjet bude u unaprijed određenom omjeru (npr. 1 : 2, 1 : 3, 1 : 4) u odnosu na osjet izazvan standardnim podražajem. Ista se procedura primjenjuje za različite intenzitete standardnog podražaja kako bi se konstruirala skala. Mnoge psihofizičke skale kao što su skala sona i mela za mjerenje subjektivnih dimenzija glasnoće i visine zvuka konstruirane su ovom metodom. Najčešće se upotrebljava zadatak u kojem se traži od ispitanika da podesi varijabilni podražaj tako da doživljeni osjet bude dvostruko slabijeg intenziteta od onog doživljenog za standardni podražaj (1 : 2) jer je to lakše napraviti nego s drugim omjerima. Također, potrebno je koristiti se komplementarnim omjerom (2 : 1) u kojem se osjetna veličina izazvana varijabilnim podražajem podešava tako da bude dvostruko intenzivnija od one izazvane standardnim. Drugi omjeri mogu se upotrijebiti za validaciju skale. Naime, procjene dobivene s omjerom 1 : 2 mogu se upotrijebiti kako bi se predvidjeli rezultati s omjerom 1 : 3 i 1 : 4, pa ako se rezultati poklapaju, možemo reći da je dobivena skala valjana. Ova metoda ponekad se naziva i metoda frakcioniranja.

3.2.4. Metoda procjene omjera

Umjesto podešavanja podražaja kao kod metode produkcije omjera, od ispitanika se traži da procjeni omjer između osjetnih veličina izazvanih s dvama različitim podražajima. Istraživanja pokazuju da se rezultati dobiveni procjenom omjera poklapaju s metodom produkcije omjera. Međutim, ove se dvije metode danas rijetko upotrebljavaju

jer se pokazalo da su jako osjetljive na kontekstne utjecaje kao što je raspon intenziteta koji je odabran za testiranje.

3.2.5. Metoda unakrsnog uparivanja modaliteta

Sve se prethodno opisane metode koriste brojčanim procjenama ispitanika. Međutim, pitanje je u kojoj se mjeri ljudi međusobno slažu kada se koriste brojevima za procjenjivanje veličina osjeta. Kako bi odgovorili na ovu kritiku, Stevens i njegovi suradnici razvili su **metodu unakrsnog uparivanja modaliteta** (engl. *cross-modality matching*) u kojoj se izbjegava davanje numeričkih procjena. Umjesto toga, veličine osjeta uparuju se direktno između dvaju modaliteta. Na primjer, od ispitanika se može tražiti da podesi intenzitet svjetla tako da bude jednak intenzitetu dodira na koži. U načelu, moguće je kombinirati bilo koja dva osjetna modaliteta. Pri tome jedan se modalitet odredi kao standard čiji se intenzitet ne podešava, a podešavanje intenziteta odvija se u drugom modalitetu. Uzmimo kao primjer uparivanje sluha koji uzmemo kao standardni moda-



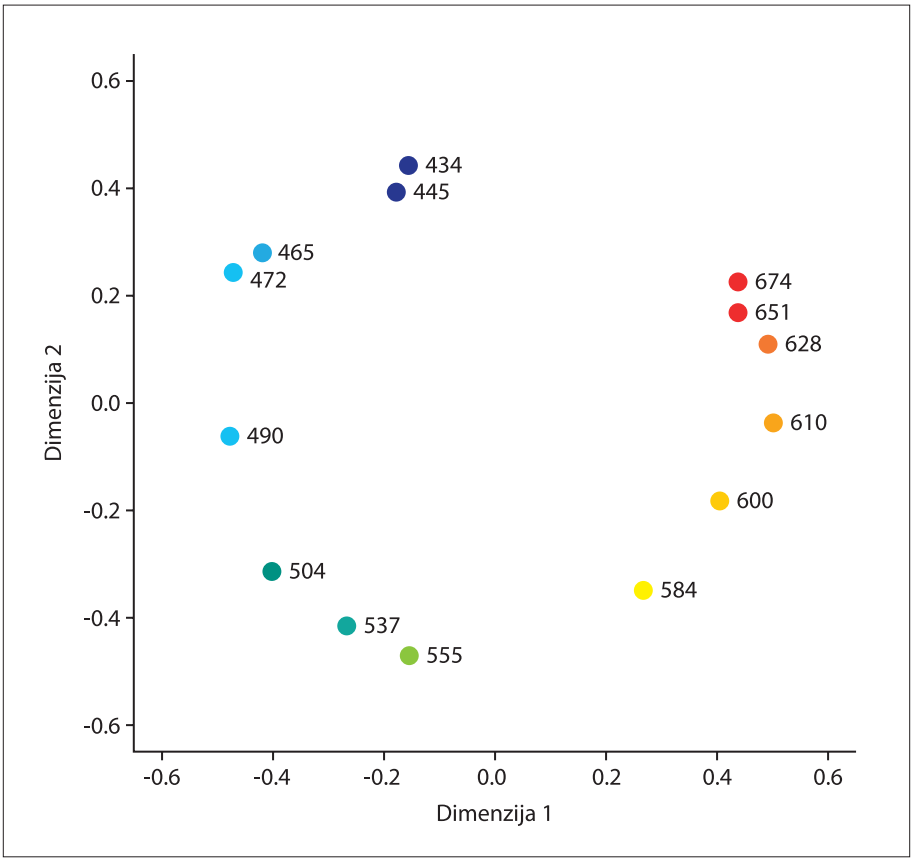
Slika 3.3. Analogni ručni dinamometar iz zadarskog Laboratorija za eksperimentalnu psihologiju. Ovakvim se dinamometrom mjeri sila stiska šake koja se na ovom uređaju iskazuje u kilogramima (sila stiska ujedno je sila koja bi podignula izmjerenu masu). Uređaj na slici sadrži pomičnu crnu kazaljku i prozirnu koja bilježi najveću dosegnutu silu. Ručni dinamometar zahvaća osjetni modalitet kinestezije jer silu u mišićima osjećamo zahvaljujući kinestetičkim receptorima – proprioceptorima, što ćemo proučavati u poglavlju 14.4. Mjerenje sile stiska šake je zbog praktičnosti i preciznosti mjerenja bio Stevensov omiljeni postupak za „drugi" osjetni modalitet u metodi unakrsnog uparivanja. U prikazanoj situaciji ispitanici se zadaju npr. zvukovi različitih intenziteta („prvi" osjetni modalitet), a njezin je zadatak da svaki put onoliko jako stisne šaku koliko jako joj je zvuk bio glasan.

litet i kinestezije u kojoj se odvija podešavanje intenziteta. U tu se svrhu upotrebljava dinamometar koji mjeri silu stiska šake (vidjeti sliku 3.3.), što ispitanik subjektivno doživljava kao kinestetski osjet napetosti mišića ili snagu stiska. Od ispitanika se traži da stisne šaku toliko jako koliko je zadani zvuk bio glasan. Ako bi umjesto sluha, vid bio standardni modalitet, od ispitanika bi se tražilo da stisne šaku onoliko jako koliko mu se čini da je bio intenzitet svjetla. Pokazalo se da ispitanici mogu napraviti tražena uparivanja te da su psihofizičke skale dobivene ovom metodom slične onima dobivenima s prije spomenutim metodama što predstavlja dodatnu potvrdu valjanosti metoda direktne psihofizike. Ova metoda ponekad se naziva i metoda kombiniranih modaliteta.

3.3. Direktna psihofizika s metatetičkim kontinuumima: multidimenzionalno skaliranje

U prvom poglavlju opisana je razlika između dvaju osjetnih kontinuuma. To su protetički kontinuum na kojem se mjere kvantitativne vrijednosti poput intenziteta i trajanja te metatetički kontinuum na kojem se mjere kvalitativne vrijednosti osjeta poput specifičnih kvaliteta boja, okusa ili mirisa. Sve psihofizičke metode mjerenja osjeta koje smo dosad prikazali, kao i rezultati koji su proizašli iz njih predstavljaju primjere mjerenja na protetičkom kontinuumu.

Sada je vrijeme i da prikažemo mjerenje na metatetičkom kontinuumu. Na ovom kontinuumu procjene osjetne veličine nemaju smisla jer ne možemo odrediti je li osjet izazvan svjetlom valne duljine od 660 nm (crvena boja) većeg ili manjeg intenziteta od osjeta izazvanog svjetlom valne duljine od 530 nm (zelena boja) s obzirom na to da ove valne duljine stvaraju kvalitativno različite osjete. Međutim, ono što ima smisla jest napraviti procjene sličnosti (ili razlika) doživljaja izazvanih različitim valnim duljinama. Procjene sličnosti ili razlika zatim se statistički analiziraju postupkom koji se naziva **multidimenzionalno skaliranje – MDS** (Borg i Groenen, 2005) kako bi se odredio minimalni broj dimenzija po kojima procjene variraju (engl. *multidimensional scaling*). Najprije se ispitanicima prezentiraju podražaji različitih osjetnih kvaliteta, a to je u našem primjeru svjetlo različitih valnih duljina. Podražaji se prezentiraju u parovima tako da se kroz niz pokušaja uparuju svaki sa svakim. Zadatak je ispitanika da na brojčanoj skali procjeni sličnost podražaja u paru. Na osnovi matrice prosječnih procjena sličnosti, MDS-om se kreira euklidski prostor s određenim brojem dimenzija u kojem su podražaji raspoređeni tako da udaljenost među njima odgovara subjektivnim



Slika 3.4. Dvodimenzionalni prostor dobiven MDS-om na procjenama sličnosti među bojama. Slika je adaptirana iz podataka Ekmana (1954). Brojke koje su navedene uz obojene kružiće predstavljaju testirane valne duljine svjetlosti. Boje predstavljaju boju te valne duljine.

procjenama njihove sličnosti. Dakle, podražaji koji se percipiraju kao sličniji nalazit će se bliže u prostoru. Pri tome treba naglasiti da dimenzije prostora ne moraju odgovarati fizikalnim dimenzijama podražaja, nego predstavljaju subjektivne dimenzije koje su ispitanicima relevantne pri davanju procjena. MDS daje odgovor na važno pitanje koliki je minimalan broj dimenzija subjektivnog prostora koji je dovoljan da se opiše variranje među osjetima. MDS također omogućava da se vizualizira struktura procjena u danom prostoru. MDS se može primijeniti u analizi ne samo osjeta nego i drugih podražaja kao što su emocije, facijalne ekspresije, potrošački proizvodi, glazbeni stilovi i tako dalje.

MDS ćemo sresti više puta u drugom dijelu knjige kada budemo obrađivali pojedine osjete s obzirom na to da se ova metoda pokazala vrlo korisnom u otkrivanju relevantnih subjektivnih dimenzija po kojima osjeti variraju. To se posebno odnosi na okus i njuh o kojima ćemo govoriti u 13. poglavlju. Ovdje ćemo, kao ilustraciju, prikazati istraživanje koje je proveo Ekman (1954) koji je ispitivao subjektivne sličnosti među bojama. On je odabrao 14 boja koje pokrivaju cijeli spektar i tražio je od ispitanika da procjenjuju sličnost među njima na skali od 1 do 5. S obzirom na to da se fizikalno boje razlikuju samo po valnoj duljini, mogli bismo očekivati da će jedna dimenzija biti dovoljna za opis procjena sličnosti jer će se boje koje su bliže po valnoj duljini procjenjivati kao sličnije. Međutim, Ekman je pokazao da izmjerene procjene sličnosti bolje opisuje prostor s dvije dimenzije koji možemo vidjeti na slici 3.4. Slika pokazuje da su se boje poredale kao na potkovi pri čemu jedan kraj potkove čine crvene boje, a drugi plave i ljubičaste boje. Dakle, subjektivno se ispitanicima čini da je crvena boja sličnija ljubičastoj nego zelenoj boji iako je crvena boja svojom valnom duljinom bliža zelenoj nego ljubičastoj i plavoj boji. Ovaj je nalaz u skladu s drugim spoznajama koje pokazuju da postoje dvije odvojene dimenzije doživljaja boje od kojih jedna obuhvaća variranje između crvene i zelene, a druga između plave i žute boje o čemu ćemo više govoriti u 10. poglavlju. Također, treba napomenuti da je Ekman održavao intenzitet svjetla konstantnim tako da u njegovu istraživanju nije došla do izražaja i treća dimenzija koja se odnosi na variranje između crnog i bijelog.

3.4. Globalni pristup za direktno određivanje psihofizičkog odnosa

Zagrebački eksperimentalni psiholozi predvođeni Zoranom Bujasom koristili su se globalnim psihofizičkim pristupom (Bujas, 1983; Bujas i suradnici, 1999) koji je opisan i u Rohaček (1984). Kod ove metode direktne se procjene daju ne za pojedine intenzitete već za doživljeni porast cijelog niza intenziteta podražaja (globalni doživljaj). Ispitaniku se zadaje više rastućih serija podražaja. No progresija intenziteta podražaja kod svake od prezentirane serije nije ista, već se postupno „ubrzava“ tako da se objektivni eksponent koji opisuje tu progresiju postupno povećava od serije do serije. Dakle, prvo se zadaje objektivno decelerirana serija, primjerice s eksponentom 0.5, postupno se povećava u linearnu progresiju i na kraju u akceleriranu progresiju podražaja, npr. do eksponenata 5.0. Zadatak je ispitanika opažati sve podražaje jedne serije nakon čega

daje procjenu je li doživljena progresija intenziteta podražaja bila decelerirana (u početku brža pa postupno sve sporija), linearna (sve vrijeme podjednaka progresija) ili akcelerirana (u početku sporija pa postupno sve brža progresija). Na temelju ispitanikovih procjena se statistički odredi onaj eksponent objektivne progresije m koju je ispitanik najviše doživio kao linearnu. Na temelju tog eksponenta lako se izračuna eksponent psihofizičkog odnosa kao recipročna vrijednost ($n = 1/m$). Na primjer, ako bi svjetlosni intenzitet koji bi rastao akceleriranom progresijom s objektivnim eksponentom $m = 3.0$ ispitanik doživio kao linearan porast, to bi značilo da funkcija psihofizičkog odnosa tog ispitanika ima eksponent $n = 0.33$.

3.5. Primjene direktne psihofizike u drugim područjima

Metode direktne psihofizike upotrebljavaju se i u mjerenju drugih doživljaja, a ne samo osjeta. Procjena veličine korisna je pri mjerenju emocionalnih stanja. Naime, za iskazivanje intenzivnih emocija kao što je strah nije dovoljno koristiti se Likertovom skalom[6] koja ima ograničeni raspon od 1 do 5 ili od 1 do 7 jer takvi doživljaju mogu varirati kroz mnogo veći raspon. Stoga je bolje prepustiti ispitanicima da iskažu intenzitet emocija na numeričkim vrijednostima koje sami odaberu. Mjerenje stresa metodom procjene veličine pokazalo je pozitivnu korelaciju s fiziološkim indikatorima stresa kao što je razina adrenalina u krvi. Slično tomu, procjena veličine može se upotrijebiti u terapiji fobija koje se uspješno tretiraju tehnikama bihevioralne modifikacije kao što je sustavna desenzitizacija. U ovoj tehnici od pacijenta se traži da zamisli scene kojima se postupno približava objektu ili situaciji koja izaziva fobiju. Na primjer, ako se osoba boji letenja avionom, najprije se zatraži da zamisli scenu u kojoj se nalazi u avionu na tlu, a zatim scenu u kojoj se nalazi u avionu koji leti. Pri tome od njega se traži i da brojčano procjenjuje veličinu doživljenog straha. Procjena veličine straha ovdje se upotrebljava kako bi se pratilo postupno smanjenje straha izazvanog zamišljanjem scena kako terapija napreduje (Gescheider, 1997).

[6] Likertova skala je psihometrijska skala koja se često koristi u istraživačkim upitnicima pomoću koje ispitanici procjenjuju svoj stupanj slaganja ili neslaganja s određenom tvrdnjom. Nazvana je prema američkom psihologu Rensisu Likertu (1903. – 1981.) koji ju je razvio. Uočite da i procjene ispitanika na standardiziranim brojčanim skalama poput Likertove predstavljaju oblik direktnih procjena veličina.

3.6. Individualne razlike, utjecaj konteksta i razina adaptacije

Mnogobrojna istraživanja korištenjem metoda direktne psihofizike pokazala su da postoji veliki varijabilitet među ispitanicima u izmjerenim eksponentima Stevensove psihofizičke funkcije unutar istog osjetnog modaliteta. Stoga se postavlja pitanje kolika je pouzdanost subjektivnih procjena na kojima te metode počivaju. Interindividualni varijabilitet ima dvije komponente. Jedna se odnosi na varijacije same osjetljivosti, a druga se komponenta odnosi na način odgovaranja ispitanika, odnosno njegova specifičnog korištenja brojevne skale. Smatra se da je osjetni varijabilitet mnogo manji od varijabiliteta odgovora. Stoga je potrebno razdvojiti psihofizičku funkciju od funkcije odgovora. Naime, psihofizička funkcija predstavlja preslikavanje intenziteta podražaja na osjetne veličine, dok funkcija odgovora predstavlja preslikavanje osjetnih veličina na brojčane odgovore ispitanika. Funkcija odgovora ne mora biti linearna i to stvara poteškoće u zaključivanju o izgledu psihofizičke funkcije što nas zapravo zanima (Gescheider, 1997).

Identificirano je više faktora koji mogu utjecati na procjenu ispitanika. Na procjenu intenziteta podražaja utječe podražajni kontekst kojeg čine drugi podražaji koji se prezentiraju zajedno s njim unutar istog bloka pokušaja. Podražaj će biti procijenjen kao veći nego što stvarno jest ako su ostali podražaji manjeg intenziteta ili obrnuto, bit će procijenjen manjim ako su ostali podražaji većeg intenziteta. Na primjer, zvuk glasnoće od 60 dB bit će procijenjen kao relativno glasniji ako se prezentira zajedno sa zvukovima od 30, 40 ili 50 dB. S druge strane, isti ćemo zvuk od 60 dB doživjeti relativno tišim ako se prezentira zajedno sa zvukovima od 70, 80 ili 90 dB. Dakle, kontekst djeluje u smjeru kontrasta, odnosno gura procjenu osjetne veličine istog podražaja u smjeru obrnutom od intenziteta ostalih podražaja. Drugi oblik kontekstnog utjecaja su serijski efekti (engl. *sequential effects*) koji se odnose na neposredni utjecaj podražaja koji je prethodno prezentiran. Serijski efekti obično idu u smjeru asimilacije (suprotno od kontrasta), što znači da ako je u prethodnom pokušaju prezentan podražaj većeg intenziteta, ispitanik će sljedeći podražaj procjenjivati malo većim nego u situaciji kada mu prethodi podražaj manjeg intenziteta. Serijski efekti mogu dovesti do velikih varijacija u procjenama intenziteta istog podražaja pri čemu omjer može ići do 2 : 1 između najveće i najmanje procjene. Još jedan aspekt utjecaja konteksta je raspon intenziteta podražaja koji se upotrebljava u istraživanju. Što je veći raspon intenziteta koji se primjenjuje, eksponent psihofizičke funkcije bit će manji. Razlog tomu je što ispitanici imaju tendenciju koristiti se istim rasponom osjetnih veličina koji raspoređuju na ra-

zličite raspone intenziteta podražaja. Stoga će nagib psihofizičke funkcije biti sve manji kako povećavamo raspon vrijednosti intenziteta podražaja (Gescheider, 1997).

Utjecaj konteksta na subjektivne procjene intenziteta podražaja dobro objašnjava **teorija razine adaptacije** prema kojoj se opažač koristi referentnim okvirom za procjenu novog podražaja (Helson, 1964). Referentni okvir je zapravo trenutačna razina adaptacije osjetnog sustava koja ovisi o intenzitetima svih podražaja kojima je opažač trenutačno izložen kao i o intenzitetima onih podražaja koji su neposredno prethodili podražaju koji se procjenjuje. Razina adaptacije određuje koji će intenzitet podražaja ispitanik doživjeti kao srednju vrijednost. Na osnovi postavljene srednje vrijednosti ili razine adaptacije slijedi da će se oni podražaji čiji su intenziteti iznad razine adaptacije doživljavati većima, a oni podražaji čiji su intenziteti ispod razine adaptacije doživljavat će se manjima. Ako se vratimo primjeru iz prethodnog odlomka, zvuk od 60 dB procjenjivat će se većim ako se prezentira u skupu podražaja kojeg čine zvukovi od 30, 40 i 50 dB zato što će u tom slučaju razina adaptacije biti oko 45 dB (aritmetička sredina svih podražaja). Međutim, isti zvuk od 60 dB procjenjivat će se kao manji ako se prezentira u skupu podražaja koji uključuje zvukove od 70, 80 i 90 dB jer će u ovom slučaju razina adaptacije biti oko 75 dB. Dakle, ključna spoznaja koja proizlazi iz teorije razine adaptacije je da su osjetni doživljaju relativni i da se procjene osjetne veličine rade u odnosu na promjenjivu referentu točku koja ovisi o ukupnom skupu podražaja koji se ispituje kao i o nedavnoj povijesti prezentacije podražaja. Više informacija o ulozi konteksta u psihofizici kao i drugim područjima psihologije mogu se pronaći u Kolesarić i sur. (2021).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Detaljnije informacije o teorijskim osnovama kao i metodama direktne psihofizike mogu se naći u Gescheider (1997) i Corso (1967). Ova knjiga opisuje i druge metode za konstrukciju skala kao što su intervalne i kategorijalne skale. Cjeloviti prikaz rezultata direktne psihofizike nalazi se u Stevens (1975).

Pojmovnik

Adaptacija
Smanjenje ili povećanje osjetljivosti osjetnog sustava kao posljedica izloženosti podražajima određenog intenziteta. Intenzivni podražaji smanjuju osjetljivost, a podražaji slabog intenziteta je povećavaju. Adaptacija utječe na doživljavanje podražaja i time na rezultate psihofizičkog mjerenja.
Vidjeti i: razina adaptacije, Helsonova teorija adaptacije

Direktna psihofizika
Grana psihofizike koja se temelji na direktnom skaliranju osjetnih doživljaja. Razvijene su metode za konstrukciju psihofizičke skale bez potrebe za mjerenjem apsolutnog i diferencijalnog praga.
Vidjeti i: Stevensov zakon

Eksponent psihofizičke funkcije
Parametar n u Stevensovu zakonu koji određuje oblik psihofizičke funkcije. Vrijednost eksponenta ovisi o osjetnom modalitetu i kontekstu podraživanja. Ako je $n = 1$, odnos je linearan; ako je $n < 1$, funkcija je konkavna; ako je $n > 1$, funkcija je konveksna.
Vidjeti i: Stevensov zakon, psihofizička funkcija

Helsonova teorija adaptacije
Prema ovoj teoriji ljudi procjenjuju podražaje u odnosu na trenutačnu razinu adaptacije koja služi kao referentni okvir. Razina adaptacije ovisi o intenzitetima svih podražaja kojima je opažač izložen kao i o intenzitetima onih podražaja koji su neposredno prethodili podražaju koji se procjenjuje.
Vidjeti i: razina adaptacije, adaptacija

Log-log prikaz
Grafički prikaz u kojem su i osjetna veličina i intenzitet podražaja prikazani na logaritamskoj skali. Upotrebljava se za provjeru linearnog oblika Stevensove funkcije i za lakše određivanje eksponenta psihofizičke funkcije.
Vidjeti i: Stevensov zakon, psihofizička funkcija

Metoda unakrsnog uparivanja modaliteta
Metoda direktne psihofizike u kojoj se osjeti iz različitih modaliteta (npr. svjetlost i snaga stiska šake) međusobno uspoređuju kako bi se odredila njihova relativna veličina. Time se izbjegava numeričko procjenjivanje te se provjerava valjanost psihofizičkih skala konstruiranih direktnim metodama.
Vidjeti i: Stevensov zakon, metoda procjena veličina, metoda produkcije veličine

Metoda procjene omjera
Umjesto podešavanja podražaja kao kod metode produkcije omjera, od ispitanika se traži da procijeni omjer između osjetnih veličina izazvanih s dva različita podražaja.
Vidjeti i: metoda produkcije omjera, metoda procjene veličine

Metoda procjene veličine
Prezentiraju se podražaji različitih intenziteta i od ispitanika se traži da napravi direktnu numeričku procjenu osjetne veličine koju kod njega izazivaju podražaji koji se prezentiraju slučajnim redoslijedom. Moguće je koristiti se određenim standardnim podražajem kao referentnom točkom ili ne.
Vidjeti i: metoda produkcije veličine

Metoda produkcije omjera
Od ispitanika se traži da podesi intenzitet varijabilnog podražaja tako da doživljeni osjet bude u unaprijed određenom omjeru (npr. 1 : 2, 1 : 3, 1 : 4) u odnosu na osjet izazvan standardnim podražajem. Ista procedura primjenjuje se za različite intenzitete standardnog podražaja kako bi se konstruirala skala.
Vidjeti i: metoda produkcije veličine

Metoda produkcije veličine
Ova metoda slijedi postupak koji je obrnut od metode procjene veličine. Od ispitanika se traži da podesi intenzitet podražaja tako da odgovara numeričkoj veličini koju odredi eksperimentator.
Vidjeti i: metoda procjene veličine, Stevens

Osjetna veličina (veličina osjeta)
Subjektivno iskustvo intenziteta podražaja. Predmet je mjerenja u direktnoj psihofizici i sastavni dio Stevensova zakona.
Vidjeti i: metoda procjene veličine, Stevensov zakon

Psihofizička funkcija
U direktnoj psihofizici matematički opis psihofizičkog odnosa koji je definiran potencijalnom funkcijom.
Vidjeti i: Stevensov zakon, psihofizički odnos

Psihofizički odnos
U direktnoj psihofizici kvantitativni odnos između intenziteta podražaja i osjetne veličine izmjerene direktnim metodama. Opisuje ga Stevensov zakon, odnosno potencijalna funkcija.
Vidjeti i: Stevensov zakon, psihofizička funkcija

Skaliranje
Postupak kvantificiranja osjetnih doživljaja u odnosu na fizičke karakteristike podražaja kojim se izrađuju psihofizičke skale.
Vidjeti i: psihofizička funkcija, metoda procjene veličine

Stevensov zakon (zakon potencije)
Psihofizički zakon prema kojem osjetna veličina raste proporcionalno s potencijalnom funkcijom intenziteta podražaja. Stevensov zakon odnosi se na protetičke, ali ne i na metatetičke kontinuume.
Vidjeti i: eksponent psihofizičke funkcije, psihofizička funkcija

Multidimenzionalno (višedimenzionalno) skaliranje
Statistički postupak kojim se analiziraju i vizualiziraju procjene sličnosti (ili razlika) doživljaja izazvanih različitim podražajima. Postupkom se određuje minimalan broj dimenzija po kojima procjene variraju.
Vidjeti i: metatetički kontinuum, procjena sličnosti

LITERATURA

BORG, I. i GROENEN, P. (2005). *Modern multidimensional scaling: Theory and applications* (2. izdanje). Springer.

BUJAS, Z. (1983). Direktno određivanje psihofizičke funkcije na osnovi zamjedbe općeg toka porasta intenziteta podražaja. *Primijenjena psihologija, 4*, 11–18.

BUJAS, Z., AJDUKOVIĆ, D., SZABO, S., MAYER, D. i MATUTINOVIĆ, Ž. (1999). Perception of the form of stimulus increment as a method in assessment of the psychophysical relationship. *Perceptual and Motor Skills, 89*(2), 509–531. https://doi.org/10.2466/pms.1999.89.2.509

CORSO, J. F. (1967). *The experimental psychology of sensory behavior*. Holt, Rinehart and Winston.

EKMAN, G. (1954). Dimensions of color vision. *Journal of Psychology, 38*, 467–474. https://doi.org/10.1080/00223980.1954.9712953

HELSON, H. (1964). *Adaptation-level theory: An experimental and systematic approach to behavior*. Harper and Row.

KOLESARIĆ, V., IVANEC, D. i DOMIJAN, D. (2021). *Kontekst u psihologiji: Konceptualni, teorijski i istraživački aspekti*. Novi redak.

ROHAČEK, A. (1984). *Uvod u psihofiziku*. Odsjek za psihologiju, Filozofski fakultet u Zagrebu.

STEVENS, S. S. (1957). On the psychophysical law. *Psychological Review, 64*(3), 153–181. https://doi.org/10.1037/h0046162

STEVENS, S. S. (1958). Problems and methods of psychophysics. *Psychological Bulletin, 55*(4), 177–196. https://doi.org/10.1037/h0044251

STEVENS, S. S. (1961). To honor Fechner and repeal his law. *Science, 133*, 80–86. https://doi.org/10.1126/science.133.3446.80

STEVENS, S. S. (1975). *Psychophysics: Introduction to its perceptual, neural, and social prospects*. John Wiley & Sons.

4.
Teorija detekcije signala

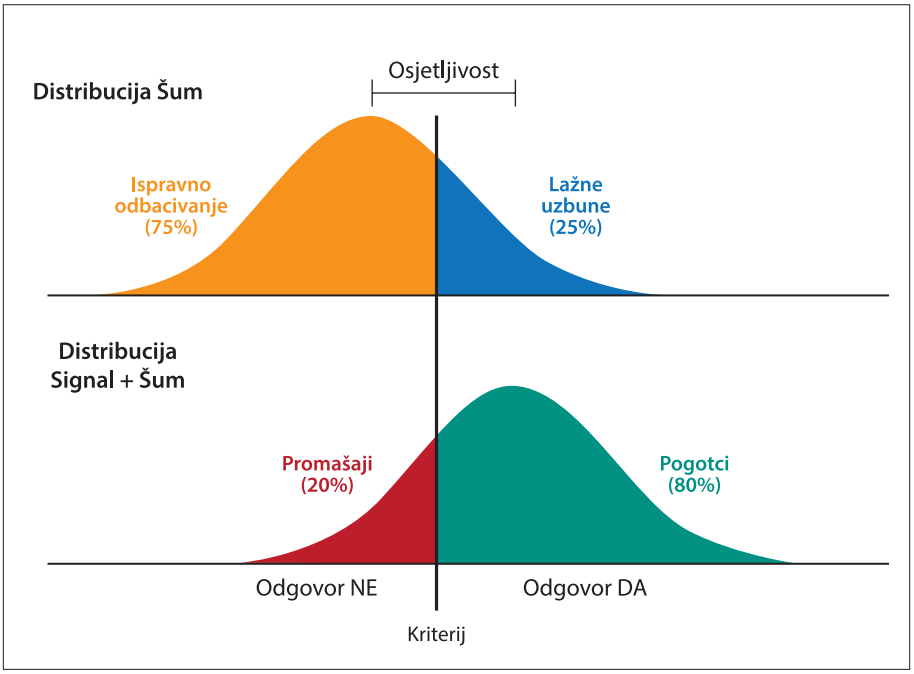
U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što je to teorija detekcije signala (TDS)
- kakav je utjecaj šuma na detekciju signala
- kako osjetljivost i kriterij za odgovor formiraju odgovore
- o varijablama koje utječu na osjetljivost i kriterij
- što je i kako izgleda ROC krivulja
- koje se metode upotrebljavaju u TDS-u

Teorija detekcije signala (TDS) je opći teorijski okvir za analizu donošenja odluka u uvjetima nesigurnosti ili neodređenosti (Wickers, 2002). Proizašla je iz istraživanja detekcije signala kod elektroničkih uređaja kao što su radari. **Signal** je specifična vrsta podražaja koji nosi određeno značenje za primatelja signala. Svaka detekcija signala u tehnološkom sustavu ili podražaja u živom organizmu pod utjecajem je pozadinskog **šuma** koji otežava donošenje odluke je li signal prisutan ili nije (Swets i sur., 1961; Tanner i Swets, 1954; Swets, 1964). Dakle, otežavajuća okolnost je da je šum uvijek prisutan samo što njegova razina varira po slučaju od trenutka do trenutka. Šum može biti eksternalni ili internalni. Eksternalni (ili vanjski) šum ima izvor izvan osjetnog organa i predstavlja obilježje podražaja (npr. slabo osvjetljenje, kratko vrijeme podraživanja). Internalni (ili unutarnji) šum odnosi se na spontanu aktivnost živčanog sustava koja postoji čak i kada neuroni nisu direktno podraženi. Opažač koji želi detektirati signal mora razlikovati dvije situacije: signal i odsustvo signala. Međutim, s obzirom na to da je šum uvijek prisutan, te su dvije situacije zapravo signal + šum i samo šum. U zadatku detekcije signala ispitanik mora naj-

prije napraviti osjetno opažanje (uzorkovati veličinu osjetnog opažanja), a zatim donijeti odluku je li signal bio prisutan ili ne u tom opažanju. Dakle, ispitanik mora odlučiti je li opažanje posljedica signala koji je dodan pozadinskom šumu ili je posljedica samog šuma. Kada je intenzitet podražaja nizak i sličan intenzitetu šuma, postaje teško razlikovati signal od šuma te se javljaju greške u detekciji.

Ispitanik odabire jednu vrijednost veličine osjetnog opažanja koja se naziva točka odluke ili **kriterij**. Dakle, kriterij je točka na kontinuumu osjetnih opažanja u kojoj ispitanik razdvaja signal od šuma. Veličina osjetnog opažanja koja je intenzitetom ispod kriterija predstavlja odsustvo signala, odnosno šum, a ako je iznad kriterija predstavlja signal. Problem je što signal i šum nije lako razdvojiti budući da intenzitet šuma (a s njime i intenzitet signala) oscilira u vremenu. Katkad je šum toliko intenzivan da sam prelazi granicu kriterija. Isto tako, katkad je signal toliko slab da pada ispod granice kriterija. Ako zadatak detekcije ponovimo puno puta osjetna opažanja će kreirati dvije distribucije, jednu za situaciju kada je prisutan samo šum i drugu kada je prisutan i signal i šum. Pretpostavka TDS-a je da su distribucije šum i signal + šum normalne (Ga-



Slika 4.1. Osnovni elementi teorije detekcije signala. Na apscisi se nalazi veličina osjetnog opažanja, a na ordinati je vjerojatnost pojavljivanja.

ussove[7]) distribucije i da imaju jednaku standardnu devijaciju kao što je prikazano na slici 4.1. Dakle, distribucija šum nastaje zbog slučajnih varijacija osjetnog opažanja oko nule kada signala nema. S druge strane, distribucija signal + šum ista je kao distribucija šuma, samo što je pomaknuta udesno, prema većim vrijednostima, za konstantnu vrijednost koja odgovara intenzitetu signala.

Ponovimo, uz obraćanje pažnje na sliku 4.1., sve vrijednosti osjetnog opažanja koje su jednake ili veće od kriterija, ispitanik bira kao signal, odnosno daje odgovor DA, a sve vrijednosti manje od kriterija tretira kao šum i daje odgovor NE. Na slici je kriterij prikazan kao vertikalna linija koja dijeli distribucije šum i signal + šum na dva dijela. S druge strane, osjetljivost je prikazana kao horizontalna razlika između aritmetičkih sredina distribucija šum i signal + šum. **Osjetljivost** se definira kao sposobnost razlikovanja signala od šuma odnosno distribucije šum od distribucije signal + šum. Što su ove dvije distribucije razmaknutije jedan od druge to je osjetljivost veća. Međutim, s obzirom na to da se distribucije šum i signal + šum međusobno preklapaju, moguće su greške pri donošenju odluke je li podražaj prezentiran ili ne. U nekim pokušajima ispitanik će odgovoriti da je osjetio podražaj iako podražaja nije bilo, a isto tako moguće je da ispitanik kaže da nije osjetio podražaj iako je on bio prezentiran. Tablica 4.1. prikazuje sve četiri moguće kombinacije podražaja i odgovora ispitanika.

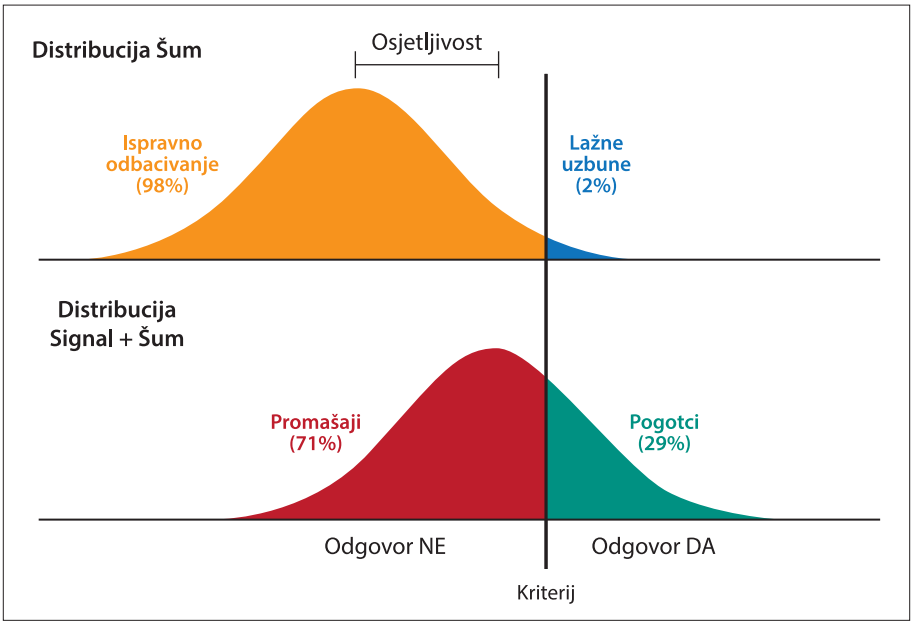
Tablica 4.1. Prikaz mogućih ishoda detekcije signala s obzirom na to je li signal prisutan ili ne i je li ispitanik detektirao postojanje signala ili ne

	Odgovor ispitanika	
Signal (podražaj)	DA	NE
DA	**Pogodak (+)**	**Promašaj (-)**
NE	**Lažna uzbuna (-)**	**Ispravno odbacivanje (+)**

4.1. Variranje kriterija

Točka odluke, odnosno kriterij nije fiksna vrijednost nego se može pomicati prema većim ili manjim vrijednostima osjetnog opažanja. Što je kriterij postavljen k većim vrijednostima (strogi ili **konzervativni kriterij**), to znači da će ispitanik često davati

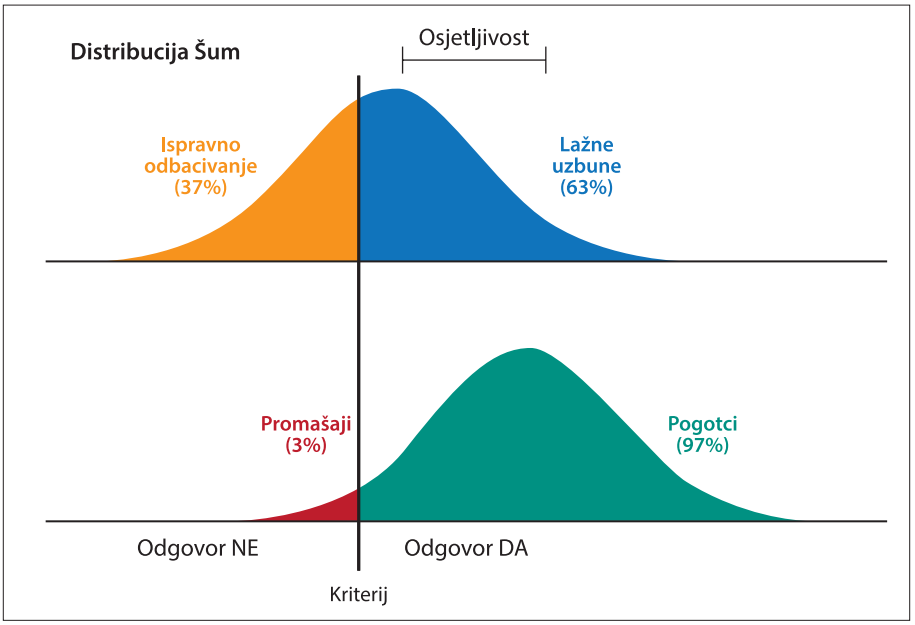
[7] Johann Carl Friedrich Gauss (1777. – 1855.) bio je njemački matematičar, astronom i fizičar koji je bio izvanredno produktivan te je zaslužan za brojna otkrića raznim disciplinama matematike i prirodnih znanosti. Među njima, za teoriju vjerojatnosti i statistiku, kao i za opis raznih psiholoških pojava, najvažnija je normalna distribucija ili zvonolika krivulja (engl. *normal distribution*; *bell-curve*) koja je poznata i kao Gaussova distribucija.



Slika 4.2. Konzervativni kriterij. U situaciji kada je ispitanik motiviran da daje NE odgovore, kriterij se pomiče udesno što će dovesti do toga da će biti manje lažnih uzbuna, ali i manje pogodaka nego na prethodnoj slici (slika 4.1.). Pri tome je osjetljivost ostala ista kao i na prethodnoj slici.

NE i rijetko davati DA odgovore kao što pokazuje slika 4.2. Drugim riječima, ispitanik će tek osjetna opažanja velikog intenziteta proglasiti signalom. Zbog toga će proporcije pogodaka i lažnih uzbuna biti manje u odnosu na neutralnu situaciju kada ispitanik nije posebno motiviran ni za davanje DA ni NE odgovora kao što pokazuje prethodna slika 4.1. S druge strane, kriterij se može pomaknuti i prema manjim vrijednostima osjetnog opažanja (blagi ili **liberalni kriterij**). U tom slučaju ispitanik će češće davati DA, a rjeđe NE odgovore odnosno već i osjetna opažanja malog intenziteta proglasit će signalom. Zbog toga će rasti proporcija pogodaka i proporcija lažnih uzbuna iako je osjetljivost u oba slučaja ostala ista (slika 4.3.). Možemo reći da kriterij varira među ispitanicima, ali i unutar istog ispitanika ovisno o njegovoj motivaciji i očekivanjima.

Temeljna pretpostavka teorije detekcije signala je da su osjetljivost i kriterij nezavisni jedno od drugog zato što je osjetljivost povezana s obilježjima osjetnog sustava, odnosno njegovom sposobnosti da razlikuje signal od šuma. S druge strane, kriterij je povezan s osobinama, očekivanjima i motivacijom ispitanika, odnosno njegovom trajnom ili situacijskom sklonosti da daje odgovore DA ili NE. Neke varijable kao što je intenzitet



Slika 4.3. Liberalni kriterij. U situaciji kada je ispitanik motiviran da daje DA odgovore, kriterij se pomiče ulijevo što će dovesti do toga da će biti više pogodaka, ali i više lažnih uzbuna nego na prethodnim dvjema slikama. Pri tome je osjetljivost ostala ista kao i na prethodnim slikama.

podražaja ili vrijeme trajanja podražaja utjecat će na osjetljivost, ali neće imati nikakav učinak na kriterij. S druge strane, varijable kao što su vjerojatnost pojavljivanja signala i motivacija potaknuta nagrađivanjem ili kažnjavanjem određenih tipova odgovora utjecat će na kriterij, ali neće utjecati na osjetljivost. Na primjer, vjerojatnost pojavljivanja signala utječe na očekivanja o pojavljivanju signala koja onda oblikuju kriterij. Kada je vjerojatnost pojavljivanja podražaja vrlo mala, npr. oko 10 %, ispitanik će biti skloniji davati NE odgovor jer u situacijama kada nije siguran, vjerojatnije je da signala nije bilo. Zbog toga će proporcija pogodaka, ali i lažnih uzbuna biti mala, što znači da je ispitanik primijenio konzervativni kriterij. S druge strane, ako je vjerojatnost pojavljivanja signala jako velika, recimo 90 %, ispitanik će zbog očekivanja biti skloniji davati DA odgovor, što će povećati proporciju pogodaka, ali i lažnih uzbuna, što znači da je primijenio liberalni kriterij.

Motivacijom ispitanika možemo manipulirati koristeći se tzv. **matricom isplate** (engl. *payoff matrix*). Ispitaniku se u uputi kaže da će za točne odgovore dobiti određeni broj bodova, a za greške izgubiti bodove. Cilj je na kraju prikupiti što više bodova. Pri

tome moguće je varirati veličinu nagrade ili kazne za pojedine vrste odgovora kako bi se ispitanika motiviralo da daje više DA ili više NE odgovora i da na taj način pomiče svoj kriterij prema liberalnijem ili konzervativnijem. U tablici 4.2. prikazani su primjeri različitih matrica isplate. Međutim, ključno je da ovakve manipulacije motivacijom neće utjecati na osjetljivost ispitanika.

Tablica 4.2. Primjeri matrica isplate koje motiviraju ispitanike da zauzmu različite kriterije

Neutralni kriterij			**Konzervativni kriterij**			**Liberalni kriterij**		
	Odgovor			Odgovor			Odgovor	
Signal	DA	NE	Signal	DA	NE	Signal	DA	NE
DA	+50	-50	DA	+5	-5	DA	**+100**	-5
NE	-50	+50	NE	-5	**+100**	NE	-5	+5

Činjenica da varijable kao što su vjerojatnost pojavljivanja podražaja ili motivacija ispitanika utječu na detekciju podražaja ima važne posljedice za teorijski status apsolutnog praga. Naime, prema TDS-u koncept apsolutnog praga kao neke fiksne vrijednosti koja određuje osjetne kapacitete, kako je definiran u klasičnoj psihofizici, zapravo ne postoji i ne može ga se izmjeriti metodama klasične psihofizike. Naime, različita očekivanja ispitanika o vjerojatnosti pojavljivanja podražaja proizvest će različite psihofizičke funkcije i posljedično različite procjene vrijednosti apsolutnog praga za iste intenzitete podražaja. Sličan koncept apsolutnom pragu u TDS-u je kriterij ali on je fleksibilan i pod utjecajem je varijabli koje nisu povezane s osjetljivošću (Gescheider, 1997).

4.2. Kvantificiranje osjetljivosti i kriterija

Osjetljivost *d'* se definira kao razlika između aritmetičkih sredina distribucija šum + signal i šum podijeljena sa standardnom devijacijom distribucije šuma:

$$d' = \frac{M_{SN} - M_N}{SD_N}$$

gdje je M_{SN} aritmetička sredina distribucije signal + šum, M_N je aritmetička sredina distribucije šum, a SD_N je standardna devijacija distribucije šum. Osjetljivost se izraču-

nava iz proporcija pogodaka i lažnih uzbuna koje se pretvore u z-vrijednosti na sljedeći način

$$1.0 - p\,(FA) \rightarrow Z_N$$

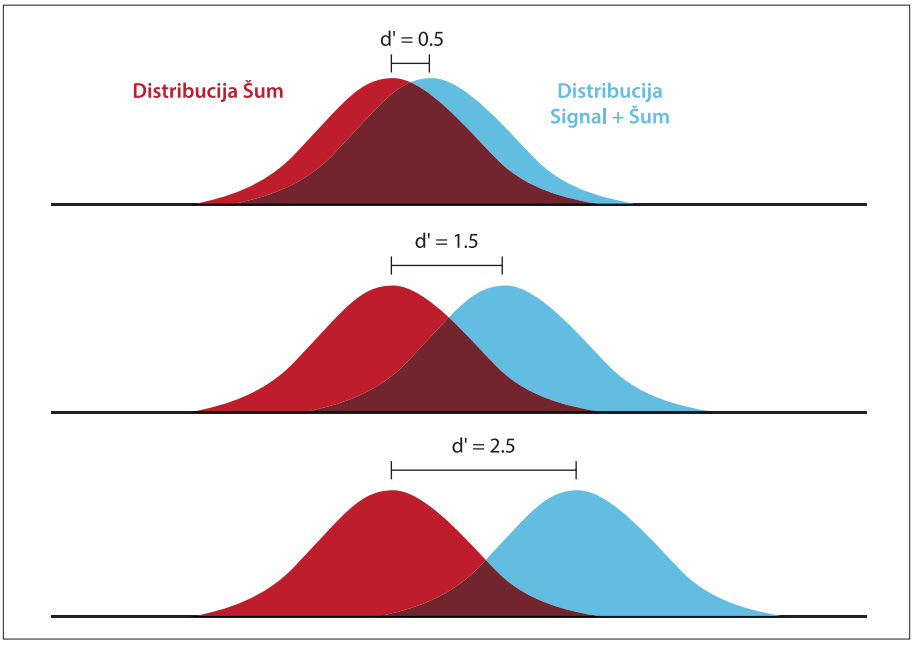
i

$$1.0 - p\,(H) \rightarrow Z_{SN}$$

gdje je *p(FA)* proporcija lažnih uzbuna, *p(H)* proporcija pogodaka, Z_N je z-vrijednost distribucije šum u točki kriterija i Z_{SN} je z-vrijednost distribucije signal + šum u točki kriterija. Stoga se *d'* može izračunati kao

$$d' = Z_N - Z_{SN}$$

d' predstavlja mjeru čiste osjetljivosti koja nije kontaminirana pristranostima ispitanika, odnosno strategijama odgovaranja. Na slici 4.4. prikazana su tri primjera *d'* s



Slika 4.4. Ilustracija triju razina osjetljivosti (*d'*). Kriterij nije prikazan

odgovarajućim preklapanjima distribucija šum i signal + šum. Pri tome treba imati na umu da u svim trima primjerima kriterij može biti isti.

β **kriterij (beta kriterij)** se izračunava kao omjer

$$\beta = \frac{O_{SN}}{O_N}$$

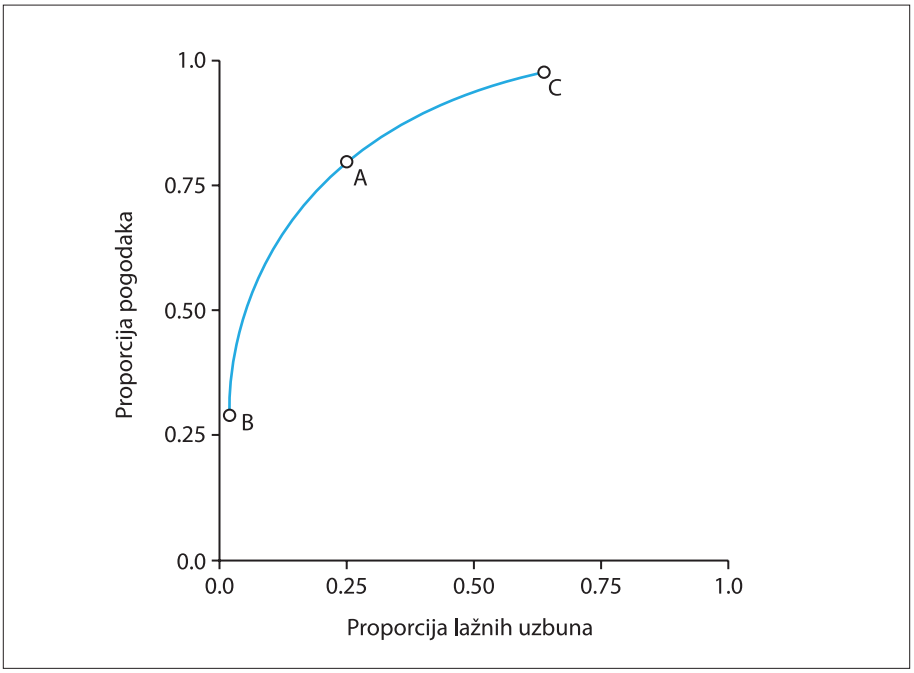
gdje je O_{SN} visina ordinate u točki kriterija na distribuciji signal + šum, a O_N je visina ordinate u točki kriterija na distribuciji šuma. Manje vrijednosti β predstavljaju liberalniji kriterij gdje će ispitanik biti sklon davati DA odgovor. S druge strane, veće vrijednosti β označavaju konzervativni kriterij gdje će ispitanik rjeđe davati DA odgovor. Empirijske su provjere pokazale da β kriterij nije statistički nezavisan od d', te stoga ne predstavlja dobru mjeru pristranosti (sklonosti) ispitanika. Zbog toga je predložena druga **mjera kriterija c** koja se računa iz z-vrijednosti distribucija šum i signal + šum u točki kriterija

$$c = \frac{Z_{SN} + Z_N}{2}.$$

Pozitivne vrijednosti c predstavljaju konzervativni kriterij a negativne vrijednosti predstavljaju liberalni kriterij. Detaljnije informacije o funkcijama koje su potrebne za izračun svih opisanih parametara i kako su one implementirane u različitim računalnim programima može se naći u Prilozima u poglavlju 21.3.

4.3. ROC krivulja

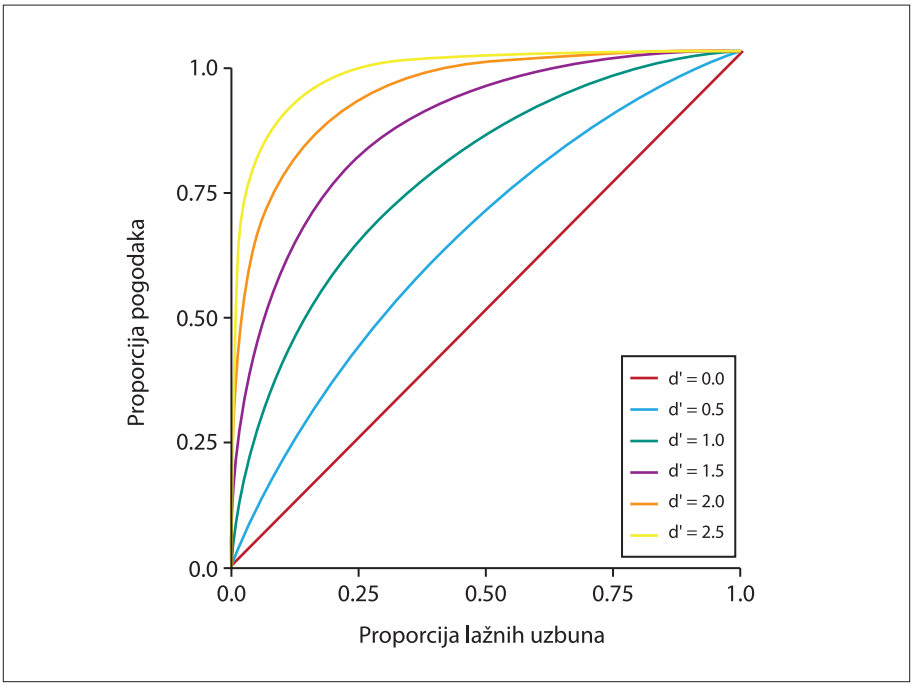
Rezultati mjerenja osjetljivosti mogu se prikazati na grafičkom prikazu koji se naziva **ROC krivulja** (engl. *receiver operating characteristic curve*) što u prijevodu znači krivulja primateljeve operativne karakteristike (Swets, 1973, 1986). Ova krivulja prikazuje odnos između proporcija pogodaka i proporcija lažnih uzbuna za isti intenzitet podražaja (isti d') i različite kriterije. Na grafu su obično na apscisi dane proporcije lažnih uzbuna, a na ordinati proporcije pogodaka. Slika 4.5. prikazuje ROC krivulju hipotetskog mjerenja u kojem je osjetljivost bila $d' = 1.5$ dok je kriterij varirao između uravnoteženog (A), konzervativnog (B) i liberalnog (C). Na slici 4.5. možemo vidjeti da liberalni kriterij povećava proporciju pogodaka ali i lažnih uzbuna dok konzervativni kriterij sma-



Slika 4.5. Primjer ROC krivulje s trima različitim osobnim kriterijima koji su označeni kao A (uravnoteženo odgovaranje bez pristranosti prema DA ili NE odgovoru), B (sklonost davanju NE odgovora) i C (sklonost davanju DA odgovora). Točka A predstavlja podatke koji su prikazani na slici 4.1., dok točke B i C predstavljaju podatke prikazane na slikama 4.2., odnosno 4.3.

njuje proporciju lažnih uzbuna ali i proporciju pogodaka u odnosu na neutralni kriterij u kojem ispitanik nije posebno motiviran niti davati DA niti davati NE odgovore. U ovom primjeru promjene u kriteriju inducirane su pomoću matrice isplate koje utječu na motivaciju za davanje DA ili NE odgovora, kao što smo to opisali u poglavlju 4.1. ROC krivulju možemo kreirati i tako da, umjesto motivacije ispitanika, variramo vjerojatnost pojavljivanja podražaja. U istraživanju izmjerimo proporcije pogodaka i lažnih uzbuna za različite vjerojatnosti pojavljivanja podražaja (uz isti intenzitet podražaja) kao što su 10 %, 30 %, 50 %, 70 % i 90 % i podatke prikažemo na grafu sličnom onome na slici 4.5. ROC krivulja dobro ilustrira kako varijable koje nemaju nikakve veze s osjetljivošću kao što su motivacija ispitanika ili vjerojatnost pojavljivanja podražaja mogu utjecati na rezultate psihofizičkog mjerenja.

Različite ROC krivulje možemo prikazati na istom grafu kako bismo usporedili osjetljivost različitih ispitanika. Na primjer, slika 4.6. prikazuje rezultate šest hipotetskih



Slika 4.6. Šest ROC krivulja koje pokazuju različite razine osjetljivosti od potpunog izostanka osjetljivosti ($d' = 0$) do odlične osjetljivosti ($d' = 2.5$)

ispitanika čiji *d'* varira od 0 do 2.5. Na slici možemo vidjeti da što je krivulja više iskrivljena prema gornjem lijevom kutu, proporcija pogodaka se povećava za jednaku proporciju lažnih uzbuna što ukazuje na bolju sposobnost razlikovanja signala od šuma. S druge strane, što je osjetljivost ispitanika manja, to se ROC krivulja približava dijagonali na grafu. U situaciji kada ispitanik uopće ne razlikuje signal od šuma (*d'* = 0) ROC krivulja je ravna dijagonalna linija odnosno ispitanik pokazuje istu proporciju pogodaka i lažnih uzbuna. Naravno, slika 4.6. može ilustrirati i osjetljivost istog ispitanika kojeg se testira u šest različitih eksperimentalnih uvjeta u kojima se varira intenzitet signala u odnosu na intenzitet šuma što će također dovesti do promjene u *d'*. Dakle, ROC krivulje nam pružaju grafičku usporedbu osjetljivosti između ispitanika za isti intenzitet podražaja ili usporedbu između osjetljivosti na podražaje različitog intenziteta kod istog ispitanika. Pri tome, treba imati na umu da su ROC krivulje na slici 4.6. izračunate iz normalne distribucije sustavnim variranjem proporcija lažnih uzbuna u vrlo malim koracima (posebno za svaku od razina osjetljivosti). U praksi, ROC krivulje se sastoje od samo nekoliko točaka u kojima se varira kriterij kao što je prikazano na prethodnoj slici 4.5.

4.4. Metode teorije detekcije signala

Osnovna novost metoda TDS-a u odnosu na klasičnu psihofiziku je uvođenje praznih podražajnih intervala. Naime, u metodama klasične psihofizike podražaj je prezentiran u svakom pokušaju i nije problematična činjenica da ispitanik to i *zna*, čak i kada ga ne može detektirati. U načelu, ispitanik bi mogao u svakom pokušaju odgovoriti DA i ne bi pogriješio, iako zapravo nije sposoban detektirati podražaj vrlo malog intenziteta. Drugim riječima, metode klasične psihofizike poklanjaju potpuno povjerenje ispitaniku da točno zna odrediti kada je podražaj detektirao. Problem je što su, u zadacima detekcije, intenziteti podražaja vrlo mali te ispitanici često nisu potpuno sigurni doživljavaju li podražaj ili ne. Stoga ispitanici spontano primjenjuju određenu strategiju odgovaranja (npr. kažu DA i onda kada nisu posve sigurni), koja je u TDS-u definirana kao kriterij. Da bi se razdvojio utjecaj kriterija od mjerenja čiste osjetljivosti koja nije kontaminirana strategijom odgovaranja, u TDS-u su razvijene nove metode u kojim se osim pokušaja koji sadrže podražaje, prezentiraju i pokušaji koji ne sadrže podražaje. Prvi se nazivaju **puni podražajni intervali** i oni prema TDS teoriji sadrže signal i šum, dok se drugi nazivaju **prazni podražajni intervali** koji sadrže samo šum. Upravo prazni intervali omogućuju da se procijene sklonosti ispitanika, odnosno njegova strategija odgovaranja. Omjer punih i praznih podražajnih intervala može varirati. U nastavku ćemo opisati sljedeće metode TDS-a (Gescheider, 1997):

- **Metoda prisilnog izbora**
- **DA-NE metoda**
- **Metoda isto-različito**
- **Metoda stupnjevanja sigurnosti**

4.4.1. Metoda prisilnog izbora

Ovo je najbolja metoda za određivanje ispitanikove osjetljivosti koja neće biti kontaminirana promjenama u kriteriju. U svakom pokušaju kreira se više podražajnih intervala od kojih je jedan pun, a ostali su prazni. Najčešće se upotrebljavaju 2 ili 4 ili 6 intervala pa se po tome metoda označava kao 2AFC, 4AFC ili 6AFC pri čemu broj na početku označava broj alternativa koje se nude, a kratica AFC dolazi iz engleskog jezika i znači *alternative forced choice*. Prema tome, 2AFC označava metodu prisilnog izbora s dvije alternative. Jedna od dviju alternativa predstavlja puni, a druga prazni interval.

Kod 4AFC imamo jedan puni i tri prazna intervala. Kod svih varijacija ove metode alternative se mogu prezentirati simultano ili sukcesivno pri čemu se pozicija punog intervala bira po slučaju.

Primjerice, simultana je prezentacija moguća kod vidnog modaliteta, a sukcesivna je uobičajena kod slušnog modaliteta. Kod vidne prezentacije, ekran podijelimo u 2, 4 ili 6 polja. Kod slušne prezentacije pokušaji su podijeljeni u sukcesivne vremenske intervale. Zadatak ispitanika je da odredi u kojemu se podražajnom intervalu pojavio signal. Ovdje je važno istaknuti da ispitanik nema mogućnost dati odgovor ne znam ili nisam siguran. Dakle, prisiljen je dati neki odgovor. Ako nije siguran u svoj odgovor, u uputi mu se kaže da jednostavno pogađa. Zato se metoda i zove *metoda prisilnog izbora*. Osnovna pretpostavka ovakvog pristupa je da će ispitanik uvijek odabrati onaj podražajni interval koji ima najveće osjetno opažanje.

4.4.2. DA-NE metoda

Kod ove se metode prezentira dugačka serija podražajnih intervala (i punih i praznih), obično više od 300, a zadatak ispitanika je da u svakom pokušaju odredi je li signal bio prisutan ili ne. Proporcija intervala u kojim će biti prezentiran signal unaprijed je određena. Ispitaniku se unaprijed u uputi kaže kolika je vjerojatnost pojavljivanja signala te koliki su dobici ili gubici povezani s ishodima (kolika je nagrada za pogodak i ispravno odbacivanje i kazna za lažne uzbune i promašaje). U mnogim pokusima, odredi se trajanje podražajnog intervala unutar kojeg treba reagirati. Podražajni interval označen je svjetlom ili zvukom ili nekim drugim znakom koji predstavlja vrijeme kada je moguća pojava signala. Na primjer, u istraživanju zvučne detekcije, svjetlo u trajanju od jedne sekunde prezentira se svakih pet sekundi. Zadatak je ispitanika da odredi je li zvuk bio prezentiran dok je svjetlo bilo upaljeno. Pri tome kreira se više blokova pokušaja. Unutar istog bloka vjerojatnost pojavljivanja podražaja je ista. Međutim, u različitim blokovima možemo varirati vjerojatnost pojavljivanja signala ili nagrade i kazne kako bismo dobili podatke o istoj osjetljivosti za različite kriterije. Na taj način možemo dobiti dovoljno podataka za kreiranje ROC krivulje.

4.4.3. Metoda isto-različito

U svakom pokušaju prezentiraju se dva podražaja, a zadatak ispitanika je da odredi jesu li oni jednaki ili ne. U ovoj vrsti istraživanja moguće su četiri kombinacije podra-

žaja. Ako podražaje označimo s A i B, moguće kombinacije parova su AA, BB, AB i BA pri čemu je točan odgovor „isto“ za prva dva para, a odgovor „različito“ za zadnja dva para. Prednost ove metode je da ispitanik ne mora biti sposoban verbalno opisati niti biti svjestan po čemu se podražaji zapravo razlikuju. Dovoljno je da odgovori čine li se njemu istim ili različitim. Ovo je posebno važno kada su podražaji složeni i nije lako odrediti koje su relevantne dimenzije po kojima bi se podražaji mogli razlikovati kao što je to slučaj kod govornih zvukova.

4.4.4. Metoda stupnjevanja sigurnosti

Nakon što ispitanik da odgovor o tome je li osjetio signal ili ne, pita ga se da procijeni koliko je siguran u svoj odgovor. Procjena se daje na skali od 1 do 5 pri čemu 1 znači „potpuno sam siguran da nisam osjetio signal“, 2 znači „prilično sam siguran da nisam osjetio signal“, 3 znači „nisam siguran je li signal bio prisutan ili ne“, 4 znači „prilično sam siguran da sam osjetio signal“ i 5 znači „potpuno sam siguran da sam osjetio signal“. Pretpostavka je da za svaki odgovor ispitanik kreira poseban kriterij (u ovom primjeru kriterije C_1, C_2, C_3 i C_4) kojim razdvaja odgovore 1 od 2, 2 od 3, 3 od 4 i 4 od 5. Dakle, odgovor 1 ispitanik daje kada je veličina osjetnog opažanja manja od C_1, odgovor 2 daje kada je veličina osjetnog opažanja veća od C_1, ali manja od C_2. Odgovor 3 ispitanik daje kada je veličina osjetnog opažanja veća od C_2, ali manja od C_3, odgovor 4 se daje kada je veličina osjetnog opažanja veća od C_3, ali manja od C_4 i na kraju daje odgovor 5 kada je osjetno opažanje veće od C_4. Za svaki stupanj sigurnosti izmjeri se proporcija odgovora u situaciji kada je signal prisutan (distribucija signal + šum) i kada nije (distribucija šum). Ovi se podaci zatim pretvaraju u četiri binarne odluke (između odgovora 1 i 2, 2 i 3 itd.), odnosno u proporcije pogodaka i lažnih uzbuna za svaku odluku iz kojih se lociraju četiri kriterija koristeći se prethodno opisanim postupcima TDS-a. Ova metoda vrlo je ekonomična jer se unutar jednog bloka pokušaja s fiksiranom vjerojatnošću pojavljivanja signala i matricom isplate mogu dobiti podaci dovoljni za kreiranje ROC krivulje jer imamo podatke za četiri različita kriterija. Metoda je detaljnije opisana i ilustrirana s numeričkim primjerom u Gescheider (1997, str. 149–153).

4.5. Primjene teorije detekcije signala u drugim područjima

TDS se može primijeniti u bilo kojem području u kojem je potrebno donijeti binarnu odluku na osnovi kontinuiranih varijabli. Takav slučaj imamo u medicinskoj dijagnostici gdje liječnik mora donijeti odluku je li osoba zdrava ili bolesna na osnovi rezultata različitih dijagnostičkih pretraga (Swets, 1996; Swets i Pickett, 1982; Swets i sur., 1979). Na primjer, radiolog mora odlučiti boluje li osoba od plućne tuberkuloze na osnovi rendgenske snimke. U tom slučaju možemo reći da je prisutnost bolesti signal, a odsustvo bolesti je šum. S obzirom na to da snimke mogu sadržavati šum, odnosno strukture za koje nije lako reći predstavljaju li bolest ili ne, distribucija šum i distribucija signal + šum preklapaju se te liječnik mora postaviti kriterij za odluku. Pri tome može zauzeti različiti kriterij što može imati za posljedicu pogreške u dijagnozi. Ako liječnik zauzme liberalan (nizak) kriterij, imat će više pogodaka (ispravna dijagnoza da je osoba bolesna), ali i lažnih uzbuna (osoba je dijagnosticirana kao bolesna iako je zdrava), što znači da će nepotrebno poslati na liječenje i zdrave ljude. S druge strane, ako zauzme konzervativan (visok) kriterij, imat će više ispravnih odbacivanja (osoba je dijagnosticirana kao zdrava kada je doista zdrava), ali i promašaja (osoba je dijagnosticirana kao zdrava iako je zapravo bolesna), što znači da često neće poslati na liječenje ljude koji su doista bolesni i treba im medicinska skrb.

Stoga je važno pitanje kako postaviti kriterij, a da se smanje negativne posljedice pogrešnih dijagnoza. Odgovor na ovo pitanje ovisi o tome kakav je odnos koristi od ispravnih dijagnoza i šteta ili cijena od pogrešnih dijagnoza i kolika je vjerojatnost javljanja bolesti u populaciji. Za istu vjerojatnost bolesti kriterij treba postaviti više konzervativno ako je riječ o bolesti koja zahtijeva visokorizičnu operaciju s malim šansama za izlječenje. U tom slučaju cijena lažnih uzbuna mnogo je veća nego korist od pogodaka. S druge strane, kriterij treba postaviti više liberalno kada je cijena lažnih uzbuna mala (uzimanje lijeka zbog pogrešno dijagnosticirane bakterijske infekcije) ili kada je korist od pogodaka velika (uzimanje lijeka kako bi se spriječio razvoj teške bolesti). Nadalje, za fiksni odnos šteta i koristi kriterij treba postaviti liberalnije kada je riječ o rijetkim bolestima, a konzervativnije kada je riječ o čestim bolestima (Swets, 1992).

Treba naglasiti da bez obzira na to kako postavimo kriterij, grešaka u dijagnostici uvijek će biti jer nema postupka koji može u potpunosti razdvojiti distribucije šum i signal + šum. Međutim, TDS nam pruža način kako da odredimo koji dijagnostički postupak bolje razlikuje zdrave od bolesnih ljudi. Na primjer, u jednom istraživanju korištene su ROC krivulje kako bi se ispitala sposobnost dijagnosticiranja ozljeda glave

na osnovi snimki dobivenih kompjuteriziranom tomografijom (CT) i radionuklearnim (RN) pregledom. Snimke pacijenata – za koje se unaprijed znalo imaju li ili nemaju ozljedu glave – dane su grupi od šest radiologa specijaliziranih za CT i šest radiologa specijaliziranih za RN kako bi postavili dijagnozu. Rezultati su pokazali da je dijagnoza na osnovi CT snimki pokazala veću točnost razlikovanja zdravih od bolesnih, tj. veći *d'* kroz različite odnose proporcija pogodaka i lažnih uzbuna (Swets i sur., 1979; Swets i Pickett, 1982). Zanimljivo, *d'* se može povećati treningom liječnika, i to vrijedi za različite vrste dijagnoza.

TDS se primjenjuje i u području istraživanja pamćenja. U zadatku prepoznavanja, ispitanicima se najprije prezentira skup podražaja kao što su riječi ili slike, a u drugom dijelu istraživanja prezentira se nova serija podražaja od kojih su neki bili prezentirani u prvom dijelu, a neki nisu. Zadatak je ispitanika da odredi jesu li podražaji iz drugog dijela istraživanja novi ili stari, tj. već viđeni. Razlikovanje staro-novo od ispitanika zahtijeva da donesu binarnu odluku na osnovi kontinuirane varijable koju možemo nazvati „snaga pamćenja" na sličan način kao što u psihofizici mora donijeti odluku je li osjetio podražaj ili ne na osnovi osjetne veličine. Na taj je način moguće razlikovati situaciju pogodak kada je ispitanik prepoznao kao stari podražaj onaj koji je doista prethodno prezentiran od lažne uzbune kada ispitanik kaže da je riječ o starom podražaju iako on nije prethodno prezentiran. Drugim riječima, moguće je razdvojiti sposobnost razlikovanja starih od novih podražaja na osnovi snage pamćenja od strategija i pristranosti ispitanika (Donaldson, 1996; Kellen i sur., 2021; Wixted, 2007).

Stoga u ispitivanju prepoznavanja možemo primijeniti metode TDS-a kako bismo ispitali utječe li zapravo neka varijabla, za koju pretpostavljamo da utječe na pamćenje, na sposobnost prepoznavanja ili na kriterij odlučivanja. Na primjer, pokazalo se da konzumacija marihuane prije prezentacije liste riječi smanjuje sposobnost razlikovanja starih od novih riječi, ali isto tako pomiče i kriterij prema liberalnom odgovaranju pa ispitanici rade više lažnih uzbuna. Dakle, marihuana ima dvostruki negativan učinak jer smanjuje sposobnost prepoznavanja, a istovremeno čini ljude manje opreznim pri izvještavanju o onome što oni misle da su prethodno doživjeli (Abel, 1971). S druge strane, ljudi koji pate od depresije pokazuju sklonost konzervativnom kriteriju na testovima prepoznavanja (Miller i Lewis, 1977).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Swets (1996) je objavio knjigu u kojoj su sabrani njegovi najvažniji radovi o primjeni TDS-a u psihologiji s posebnim osvrtom na kreiranje ROC krivulje. Knjiga pruža detaljan uvid u primjene ROC krivulja u medicinskoj dijagnostici, ali i u drugim područjima kao što su istraživanja prediktivne valjanosti testova sposobnosti, analize pristranosti odgovora u anketama, analize metoda za dohvaćanje informacija kao i interpretacija znakova opasnosti kod sistemskih operatera. Teorijske i matematičke osnove kao i metode TDS-a i njegove primjene u psihofizici opisane su u Wickens (2002) i Macmillan i Creelman (2005). Naravno, dobar uvod predstavljaju i Gescheider (1997) i Corso (1967). Povijesni pregled razvoja TDS-a kao i njegovu važnost za psihologiju opisao je Wixted (2020). TDS se kao teorijski okvir i dalje razvija i povezuje s drugim važnim konstruktima. Primjerice, Lynn i Barrett (2014) su pokazale kako se TDS može povezati s ekonomskim konceptom korisnosti (engl. *utility*) i tako kreirale model optimalnog donošenja odluka. Feldman (2021) je pokazao kako povezati TDS s teorijom informacija koju ćemo opisati u idućem poglavlju.

Pojmovnik

Beta kriterij (β kriterij)
Mjera kriterija koja se računa kao omjer visina ordinata u točki kriterija na distribucijama šum i signal + šum. Veće vrijednosti označavaju konzervativniji kriterij.
Vidjeti i: C, kriterij

C
Mjera kriterija koja se računa kao aritmetička sredina z-vrijednosti distribucija šum i signal + šum u točki kriterija. Za razliku od β kriterija, *C* je nepristrana mjera jer je nezavisna od *d'* te se preporučuje njezino korištenje kao mjere kriterija.
Vidjeti i: beta kriterij, kriterij

d'
Mjera osjetljivosti koja je definirana kao sposobnost razlikovanja distribucija šum i signal + šum. Izračunava se kao razlika između aritmetičkih sredina distribucija šum + signal i šum podijeljena sa standardnom devijacijom distribucije šuma.
Vidjeti i: osjetljivost, beta kriterij, C kriterij, ROC krivulja

DA-NE metoda
Zadatak ispitanika je da u svakom pokušaju odredi je li signal bio prisutan ili ne, odnosno da odgovori DA ili NE. Ispitaniku se unaprijed u uputi kaže kolika je vjerojatnost pojavljivanja signala te koliki su dobici ili gubici povezani s ishodima, tj. kolika je nagrada za pogodak i ispravno odbacivanje i kazna za lažne uzbune i promašaje.
Vidjeti i: puni podražajni interval, prazni podražajni interval, ROC krivulja

Distribucija signal + šum
Normalna distribucija veličine osjetnog opažanja koju proizvode zajedno signal i pozadinski *šum*. Distribucija signal + šum pomaknuta je udesno za veličinu intenziteta signala u odnosu na distribuciju šum.
Vidjeti i: šum, signal, osjetljivost d'

Distribucija šum
Normalna distribucija veličine osjetnog opažanja koju proizvodi šum.
Vidjeti i: signal + šum, kriterij, osjetljivost d'

Ispravno odbacivanje
Točan odgovor NE kada signal nije prisutan.
Vidjeti i: lažna uzbuna, pogodak, promašaj

Kriterij
Granica ili točka odluke na kontinuumu osjetnih opažanja iznad koje ispitanik

bira odgovor DA (signal je prisutan), a ispod koje bira odgovor NE (signal nije prisutan). Kriterij varira ovisno o motivaciji, očekivanjima i sklonostima ispitanika kao i o vjerojatnosti pojavljivanja podražaja.
Vidjeti i: beta kriterij, C kriterij, kriterij liberalni, kriterij konzervativni

Kriterij liberalni
Strategija odgovaranja u kojoj ispitanik češće daje odgovor DA i odabire kriterij na manjoj vrijednosti osjetne veličine.
Vidjeti i: kriterij, kriterij konzervativni, ROC krivulja

Kriterij konzervativni
Strategija odgovaranja u kojoj ispitanik rjeđe daje odgovor DA i odabire kriterij na većoj vrijednosti osjetne veličine.
Vidjeti i: kriterij, kriterij liberalni, ROC krivulja

Lažna uzbuna
Pogrešan odgovor DA kada signal nije prisutan. Jedan od dvaju oblika grešaka koji je važan za izračunavanje mjera osjetljivosti i kriterija kao i za izradu ROC krivulja.
Vidjeti i: pogodak, promašaj, ROC krivulja

Matrica isplate
Sustav nagrađivanja i/ili kažnjavanja za različite odgovore (*pogodak*, *lažna uzbuna*, *promašaj*, *ispravno odbacivanje*) kojim se kontrolira motivacija ispitanika i utječe na kriterij.
Vidjeti i: kriterij, motivacija, ROC krivulja

Metoda isto-različito
U svakom pokušaju prezentiraju se dva podražaja, a zadatak ispitanika je da odredi jesu li oni jednaki ili ne. U ovoj vrsti istraživanja moguće su četiri kombinacije podražaja. Ako podražaje označimo s A i B, moguće kombinacije parova su AA, BB, AB i BA pri čemu je točan odgovor „isto“ za prva dva para, a odgovor „različito“ za zadnja dva para. Prednost ove metode je da ispitanik ne mora biti sposoban verbalno opisati niti biti svjestan po čemu se podražaji zapravo razlikuju. Dovoljno je da odgovori čine li se njemu istim ili različitim.
Vidjeti i: detekcija, diskriminacija, signal

Metoda prisilnog izbora
Ovo je najbolja metoda za određivanje ispitanikove osjetljivosti koja neće biti kontaminirana promjenama u osobnom kriteriju. U svakom pokušaju kreira se više podražajnih intervala od kojih je jedan pun, a ostali su prazni. Najčešće se upotrebljavaju 2 ili 4 ili 6 intervala pa se po tome metoda označava kao 2AFC, 4AFC ili 6AFC pri čemu

broj na početku označava broj alternativa koje se nude, a kratica AFC dolazi iz engleskog jezika i znači *alternative forced choice*. Prema tome, 2AFC označava metodu prisilnog izbora s dvije alternative. Jedna od dviju alternativa predstavlja puni, a drugi prazni interval. Kod 4AFC imamo jedan puni i tri prazna intervala. Kod svih varijacija ove metode alternative se mogu prezentirati simultano ili sukcesivno pri čemu se pozicija punog intervala bira po slučaju.
Vidjeti i: AFC, detekcija

Osjetljivost
Sposobnost osjetnog sustava da razlikuje signal od šuma. Osjetljivost će biti veća što je veća razlika između aritmetičkih sredina distribucije signal + šum i distribucije šum.
Vidjeti i: d', teorija detekcije signala, kriterij

Pogodak
Točan odgovor DA kada je signal prisutan.
Vidjeti i: promašaj, lažna uzbuna, ispravno odbacivanje

Prazan podražajni interval
Pokušaj u kojem nije prezentiran signal, sadrži samo šum.
Vidjeti i: puni podražajni interval, DA-NE metoda

Promašaj
Pogrešan odgovor NE kada je signal prisutan.
Vidjeti i: lažna uzbuna, pogodak, ROC krivulja

Pun podražajni interval
Pokušaj u kojem je signal prisutan uz šum.
Vidjeti i: prazni podražajni interval, DA-NE metoda, detekcija

ROC krivulja
Grafički prikaz koji prikazuje odnos između proporcija lažnih uzbuna i pogodaka za različite kriterije, pri istoj razini osjetljivosti.
Vidjeti i: osjetljivost d', kriterij, matrična isplata

Signal
Podražaj koji nosi značenje za opažača i koji mora razlikovati od šuma.
Vidjeti i: šum, detekcija

Šum
Pozadinska nasumična energija koja može biti vanjska (okolinska) ili unutrašnja (spontana živčana aktivnost).
Vidjeti i: signal, distribucija šuma

Teorija detekcije signala (TDS)
Grana psihofizike koja razdvaja osjetnu sposobnost detekcije podražaja od kriterija odlučivanja. Pored relevantnog

podražaja, za detekciju (signala) uzima u obzir i prisutnost šuma (nasumične energije) koja ometa detekciju. Važan doprinos za psihofiziku je u tome što se prepoznaje da karakteristike ispitanika mogu utjecati na ishod psihofizičkog mjerenja. Međutim, njihov se utjecaj može kvantificirati i razdvojiti od ispitivanja osjetljivosti.

Vidjeti i: detekcija, signal

LITERATURA

ABEL, E. L. (1971). Marihuana and memory: acquisition or retrieval? *Science*, *173*(4001), 1038–1040. https://doi.org/10.1126/science.173.4001.1038

CORSO, J. F. (1967). *The experimental psychology of sensory behavior*. Holt, Rinehart and Winston.

DONALDSON, W. (1996). The role of decision processes in remembering and knowing. *Memory & Cognition*, *24*(4), 523–533. https://doi.org/10.3758/bf03200940

FELDMAN, J. (2021). Information-theoretic signal detection theory. *Psychological Review, 128*(5), 976–987. https://doi.org/10.1037/rev0000300

GESCHEIDER, G. A. (1997). *Psychophysics: The fundamentals* (3. izdanje). Psychology Press.

KELLEN, D., WINIGER, S., DUNN, J. C. i SINGMANN, H. (2021). Testing the foundations of signal detection theory in recognition memory. *Psychological Review*, *128*(6), 1022–1050. https://doi.org/10.1037/rev0000288

LYNN, S. K., i BARRETT, L. F. (2014). "Utilizing" signal detection theory. *Psychological Science, 25*(9), 1663–1673. https://doi.org/10.1177/0956797614541991

MACMILLAN, N. A. i CREELMAN, C. D. (2005). *Detection theory: A user guide* (2. izdanje). Erlbaum.

MILLER, E. i LEWIS, P. (1977). Recognition memory in elderly patients with depression and dementia: A signal detection analysis. *Journal of Abnormal Psychology*, *86*(1), 84–86. https://doi.org/10.1037//0021-843x.86.1.84

SWETS, J. A. (1964). *Signal detection and recognition by human observers; contemporary readings*. (J. A. Swets, Ed.). Wiley.

SWETS, J. A. (1973). The relative operating characteristic in psychology. *Science, 182*(4116), 990–1000. https://doi.org/10.1126/science.182.4116.990

SWETS, J. A. (1986). Form of empirical ROCs in discrimination and diagnostic tasks: Implications for theory and measurement of performance. *Psychological Bulletin, 99*(2), 181–198. https://doi.org/10.1037/0033-2909.99.2.181

SWETS, J. A. (1992). The science of choosing the right decision threshold in high-stakes diagnostics. *American Psychologist, 47*(4), 522–532. https://doi.org/10.1037/0003-066X.47.4.522

SWETS, J. A. (1996). *Signal detection theory and ROC analysis in psychology and diagnostics. Collected Papers*. Psychology Press.

SWETS, J. H., i PICKETT, R. M. (1982). *Evaluation of diagnostic systems: Methods from signal detection theory.* Academic Press.

SWETS, J. A., PICKETT, R. M., WHITEHEAD, S. F., GETTY, D. J., SCHNUR, J. A., SWETS, J. B. i FREEMAN, B. A. (1979). Assessment of diagnostic technologies. *Science*, *205*(4408), 753–759. https://doi.org/10.1126/science.462188

SWETS, J. A., TANNER, W. P., Jr., i BIRDSALL, T. G. (1961). Decision processes in perception. *Psychological Review, 68*(5), 301–340. https://doi.org/10.1037/h0040547

TANNER, W. P., Jr., i SWETS, J. A. (1954). A decision-making theory of visual detection. *Psychological Review, 61*(6), 401–409. https://doi.org/10.1037/h0058700

WICKENS, T. D. (2002). *Elementary signal detection theory*. Oxford University Press. Wixted, J. T. (2007). Dual-process theory and signal-detection theory of recognition memory. *Psychological Review*, *114*(1), 152–176. https://doi.org/10.1037/0033-295X.114.1.152

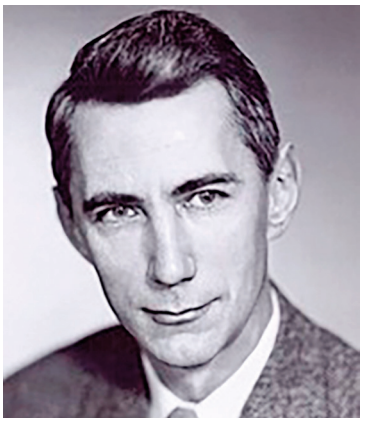
WIXTED, J. T. (2020). The forgotten history of signal detection theory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 46*(2), 201–233. https://doi.org/10.1037/xlm0000732

5.

Teorija informacija i informacijska psihofizika

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što je informacija i kako se može izmjeriti
- što je komunikacijski kanal
- o šumu u komunikacijskom kanalu
- kako se provodi zadatak apsolutne identifikacije
- što je matrica konfuzije
- što je Hickov zakon



Claude Elwood Shannon
Slika je preuzeta s en.wikipedia.org. Izvor slike je Tekniska Museet of Sweden (Item 43069), a objavljuje se u skladu s CC-BY-2.0 licencom.

Sredinom 20. stoljeća došlo je do značajne promjene u teorijskoj paradigmi u psihologiji koja je nastala pod utjecajem teorije informacija. Bihevioristička paradigma koja se svodila na ulančavanje podražaja i reakcija polako se iscrpila, a paralelno s nastankom i razvojem nove teorije informacija počelo se i ljudske osjetne i kognitivne sustave promatrati kao komunikacijske kanale u kojima se prenosi i procesira informacija. Rani značajni doprinos takvom gledištu bio je i nastanak i razvoj nove discipline – **kibernetike** čiji je utemeljitelj bio američki matematičar i računalni znanstvenik Norbert

Wiener (1894. – 1964.) i njegova istraživačka grupa (Wiener, 1948). Kibernetika je interdisciplinarno proučavanje složenih sustava (živih i neživih) u kojima se postiže kontrola i upravljanje akcijama sustava zahvaljujući procesima povratne sprege (engl. *feedback*) i rekurzije tako da se efekti akcija sustava vraćaju kao ulaz u taj sustav i time utječe na sljedeće akcije.

Ljudski um počinje se promatrati kao procesor informacija, tj. kao apstraktni uređaj koji informaciju prima, prenosi, pohranjuje, doziva, transformira, i koji pokreće akcije i ponašanje na temelju obrađenih informacija. Taj se pokret u psihologiji u početku nazivao **pristup ljudskog procesiranja informacija** (engl. *human information processing – HIP*), koji je pod utjecajem rada britanskog matematičara i računalnog znanstvenika Alana Turinga (1912. – 1954.) evoluirao u kompjutacijsku[8] metaforu uma (engl. *computational metaphor of mind*) po kojoj su procesi uma usporedivi s procesima u računalu, a nešto poslije u **kompjutacijsku teoriju uma** (engl. *computational theory of mind*) ili kompjutacionizam po kojoj su ljudski um i kognicija oblik kompjutacije. Kompjutacija je manipulacija simbola ili mentalnih reprezentacija u fizikalnom sustavu i u čijoj je osnovi obrada informacija. Taj je pristup danas dominantan dio kognitivne psihologije, grane psihologije koja se, među ostalim, bavi i zakonitostima procesiranja informacija. Za Turingov utjecaj na te pristupe preporučuje se pogledati njegov rad (Turing, 1950) *Computing machinery and intelligence* u kojem, među ostalim, predviđa pojavu i osobine umjetne inteligencije.

U psihofizici su također nastupile promjene pod utjecajem teorije informacija. Psihofizičare je osim apsolutne i diferencijalne osjetljivosti počelo sve više zanimati koliku količinu informacija ljudski osjetni sustav može prenijeti. Dakako, teško je odrediti koliku ukupnu količinu informacija procesira ljudski mozak. Možemo samo pretpostaviti da je riječ o velikim količinama. No ako se ulazna informacija ograniči na jednu dimenziju osjetnog modaliteta (npr. glasnoća zvuka), a sve se druge dimenzije drže konstantnima, onda metoda istraživanja postaje jednostavnija i svodi se na osnovnu formulu za količinu informacija iz broja podražajnih alternativa. Svodi se na pitanje identifikacije pojedinih zvukova i glavni istraživački problem informacijske psihofizike je problem identifikacije podražaja.

[8] Engleski termin *computation* prevodimo kao ´kompjutacija´, iako se doslovno može prevesti i kao ´računanje´. Razlog tomu je što želimo izbjeći konfuziju koja bi mogla nastati ako bi se kompjutacija (manipulacija simbola) doslovno shvatila kao puko računanje brojeva. Za kratki uvod u kompjutacijsku teoriju uma na hrvatskom jeziku, kao i moguću kritiku tog pristupa pogledati radove Valerjev (1999) i Mudri i Valerjev (2026).

5.1. Entropija

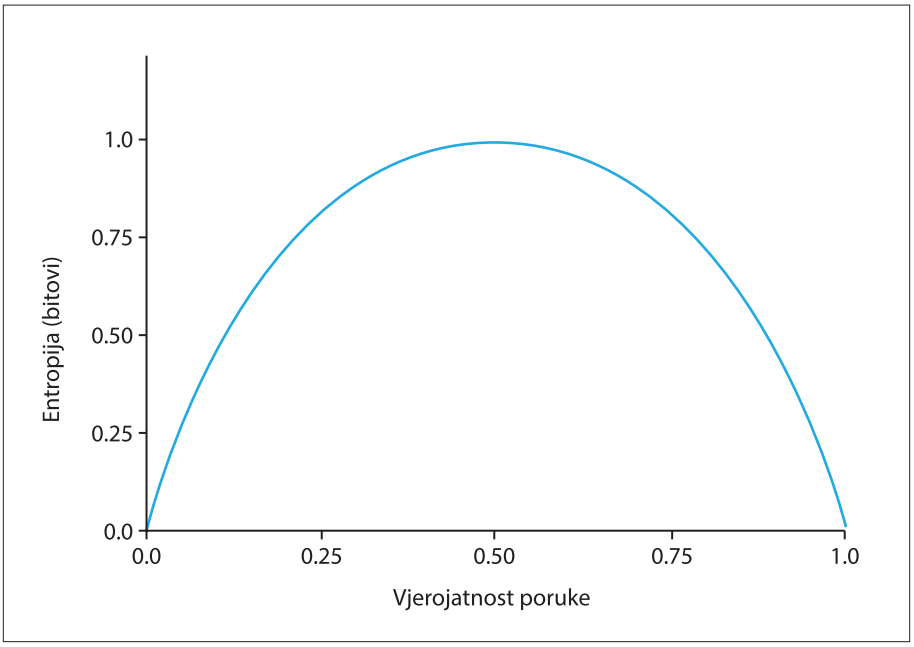
Problem s kojim su se suočili komunikacijski stručnjaci je kako operacionalno definirati pojam informacija kako bismo je mogli mjeriti. Problem je riješio američki matematičar Claude Shannon 1948. godine, kada je objavio rad i knjigu *A mathematical theory of comunication* (Shannon, 1948, Shannon i Weaver, 1949). Krenuo je od jednostavnog pokusa s bacanjem novčića. Prije nego što bacimo novčić, ne znamo koji će ishod uslijediti. Novčić ima dvije strane i, ako je simetričan, vjerojatnost da će pasti „pismo" ili „glava" je 50 % odnosno 1/2. Dakle, prije nego što bacimo novčić, ne znamo hoće li pasti na pismo ili glavu. Ovu nesigurnost u vezi s pojavom nekog događaja nazivamo **entropija**. Nakon što novčić bacimo i vidimo rezultat, nestaje nesigurnost koja je postojala prije bacanja. Drugim riječima, doznali smo **informaciju** tako što smo reducirali entropiju. U ovom jednostavnom slučaju količina prenesene informacije jednaka je entropiji koja je postojala prije prijenosa. Poslije ćemo vidjeti da to ne mora uvijek biti tako i da je moguće da se dio informacija putem izgubi, ali o tome će više riječi biti kada uvedemo pojmove komunikacijski kanal i šum u komunikacijskom kanalu (Norwich, 1993).

Sada razmotrimo drugi primjer s bacanjem kockice. Kockica ima šest strana i na svakoj je strani drugi broj. Opet, prije bacanja kockice ne znamo što će se dogoditi, ali možemo izračunati vjerojatnost svakog od mogućih događaja. S obzirom na to da kockica ima šest strana, vjerojatnost da padne bilo koji broj je 1/6. Kao što vidimo, ovdje je početna nesigurnost, odnosno entropija veća jer imamo više mogućih događaja. Nakon bacanja kockice, opet smo reducirali entropiju. Pri tome smo doznali više informacija nego u slučaju kada smo bacali novčić jer je početna nesigurnost u slučaju bacanja kockice veća (imamo veći broj događaja). Na ovaj način koncept entropije zahvaća intuitivnu predodžbu da je količina prenesene informacije povezana s brojem opcija koje imamo na raspolaganju prije prijenosa i vjerojatnosti njihova pojavljivanja.

Matematički, entropija se definira kao

$$H = -\sum_{i=1}^{N} p_i \log_2 p_i$$

gdje je H entropija, N je broj događaja, p je vjerojatnost pojavljivanja događaja, i je indeks koji označava svaki pojedini događaj, 1, 2, …, N. Kao što znamo, baza je lo-



Slika 5.1. Odnos entropije (u bitovima) i vjerojatnosti pojavljivanja biranog događaja kao što je bacanje novčića

garitma arbitrarna, odnosno uvijek je moguće prebaciti vrijednost u neku drugu bazu. Međutim, u informatici je uvriježeno koristiti se binarnim kodom s dva stanja ili vrijednosti (uključen-isključen ili 0-1) pa otuda imamo logaritam po bazi 2 kao osnovu za izračun entropije koji nam daje **bit** (engl. *binary unit*) kao mjernu jedinicu za količinu prenesene informacije (Norwich, 1993).

Kako bismo stekli određenu intuiciju o tome kako entropija varira u funkciji vjerojatnosti pojavljivanja događaja, slika 5.1. pokazuje odnos između entropije i vjerojatnosti događaja za binarne događaje (događaje s dva ishoda kao što je bacanje novčića). Kao što vidimo, entropija je najveća kada su oba događaja jednako vjerojatna. Ako je jedan događaj vjerojatniji, recimo javlja se u 80 % slučajeva, a drugi događaj u 20 %, entropija je manja jer ipak imamo neko predznanje o ovim događajima pa opažanje samog događaja nije toliko informativno. Na krajnostima, entropija je 0 zato što smo potpuno, tj. 100 % sigurni da će se jedan događaj javiti, a drugi neće, pa nema nikakve prenesene informacije.

Količina prenesene informacije definira se kao razlika između entropije prije slanja poruke i rezidualne entropije nakon slanja poruke

$$I = H_{prije} - H_{poslije}$$

Ako rezidualne entropije nema, odnosno ako smo reducirali neizvjesnost na nulu, količina prenesene informacije može se prikazati kao

$$I = H_{prije}$$

što znači da je prenesena sva informacija koja je bila poslana.

Ako su svi događaji jednako vjerojatni, jednadžba za entropiju može se pojednostaviti na

$$H = \log_2 N$$

gdje je N broj mogućih opcija ili ishoda. U ovom slučaju, izračun entropije je jednostavniji pa ga možemo ilustrirati na našim primjerima s početka ovog poglavlja. U primjeru s bacanjem novčića također imamo jednako vjerojatne događaje (pismo ili glava) pa možemo računati entropiju i količinu prenesene informacije pomoću pojednostavljene jednadžbe. Prije bacanje novčića imamo dvije moguće opcije ili dva ishoda ($N = 2$), a nakon što novčić padne na pismo reducirali smo neizvjesnost na jedan ishod ($N = 1$), pa je stoga količina prenesene informacije jednaka

$$I = \log_2 2 - \log_2 1 = 1 - 0 = 1 \text{ bit.}$$

U drugom primjeru s bacanjem kockice, prije bacanja imamo šest mogućih opcija ($N = 6$) i ako opazimo da je kockica pala, recimo, na broj 4, opet smo reducirali neizvjesnost na jednu opciju. Stoga je u ovom slučaju količina prenesene informacije

$$I = \log_2 6 - \log_2 1 = 2.58 - 0 = 2.58 \text{ bita.}$$

Ovdje možemo malo i zakomplicirati situaciju pa pretpostaviti da nam je netko prenio samo informaciju da je kockica pala na paran broj, ali nam nije rekao koji je to točno broj bio. Ovdje neizvjesnost nakon prenošenja informacija nije reducirana na minimum, tj. na jednu opciju, nego imamo tri moguće preostale opcije jer imamo tri parna broja u rasponu od 1 do 6, pa je stoga količina prenesene informacije

$$I = \log_2 6 - \log_2 3 = 2.58 - 1.58 = 1 \text{ bit.}$$

Dakle, ako doznamo da je pao paran broj, doznali smo manju količinu informacija (1 bit) nego ako doznamo da je pao broj 4 (2.58 bita).

U informatici se bitovi grupiraju u bajtove kao više jedinice prijenosa informacija. Jedan bajt ima osam bitova, a veće količine prenesenih informacija mogu se izražavati u kilobajtima (kB), megabajtima (MG), gigabajtima (GB) i terabajtima (TB). Zašto je odabrano baš 8 bitova za jedan bajt? U počecima informatike pokazalo se da je to dovoljno da se predstave u binarnom kodu (s nulama i jedinicama) sva slova engleskog jezika, brojevi, interpunkcijski znakovi i drugi grafički simboli. Na primjer, u ASCII (akronim od engleske fraze *American Standard Code for Information Interchange*) kodu slova se kodiraju na sljedeći način:

A	=	0	1	0	0	0	0	0	1
B	=	0	1	0	0	0	0	1	0
C	=	0	1	0	0	0	0	1	1
D	=	0	1	0	0	0	1	0	0

⋮

Ako želimo poslati poruku PAS, u ASCII kodu to će izgledati ovako:

01010000	01000001	01010011
= P	= A	= S

Dakle, u ovom su primjeru tri bajta su dovoljna za binarnu reprezentaciju riječi PAS. ASCII kod može predstaviti 256 različita znaka jer se sastoji od 8 bitova ($256 = 2^8$). Prijenos jednog bajta informacija možemo prikazati u tablici 5.1. gdje vidimo kako se postupno, korak po korak, smanjuje entropija i broj mogućih poruka koje se mogu poslati nakon što prenesemo jedan bit informacija. U prvom koraku, entropija je 8 bita jer su sva polja u bajtu prazna, odnosno ne znamo koje će poruke biti poslane, a # označava prazno polje (osim što unaprijed znamo da na svakom polju mogu biti samo 0 ili 1). Nakon što u drugom koraku primimo informaciju da je na prvom polju 0, smanjili smo entropiju za 1 i prepolovili broj poruka koje se nakon toga mogu poslati. U trećem koraku doznali smo da je u drugom polju 1 pa smo time

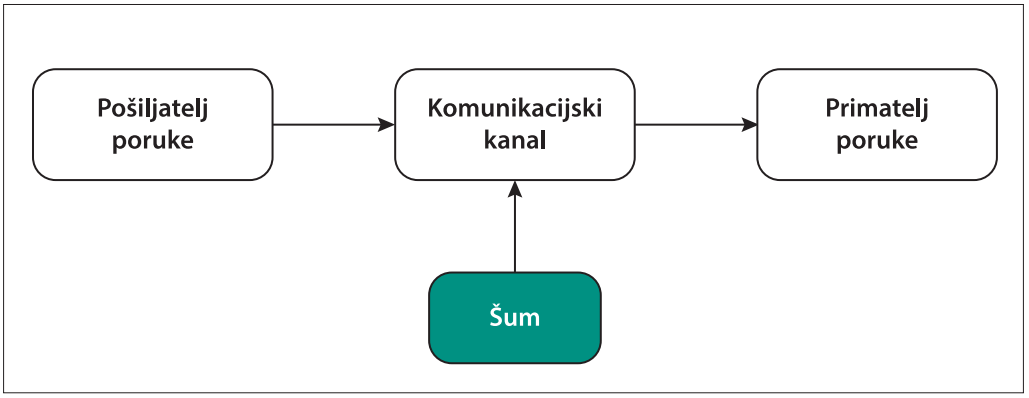
reducirali entropiju za još jedan bit i dalje prepolovili broj preostalih poruka koje se mogu poslati i tako dalje sve dok ne dođemo do zadnjeg polja i time reduciramo entropiju na 0.

Tablica 5.1. Primjer postupnog prijenosa jednog bajta (8 bitova) informacija

Redni broj	Bajt	Broj mogućih poruka (N)	Entropija u bitovima
1.	########	256	8
2.	0#######	128	7
3.	01######	64	6
4.	010#####	32	5
5.	0100####	16	4
6.	01001###	8	3
7.	010010##	4	2
8.	0100100#	2	1
9.	01001001	1	0

5.2. Komunikacijski kanal

Informacija se prenosi putem **komunikacijskog kanala**. Komunikacijski kanal je sredstvo za prijenos informacija između pošiljatelja koji **kodira** informaciju u oblik koji je pogodan za prijenos i primatelja koji kodiranu informaciju mora dekodirati. Komunikacijski kanal apstraktan je teorijski konstrukt koji se u praksi može odnositi na telefonsku žicu, telegrafski i optički kabel, bežični prijenos i drugo. Osnovno obi-



Slika 5.2. Komunikacijski kanal sa šumom

ležje svakog komunikacijskog kanala je da ima svoj kapacitet, odnosno propusnost. Na kapacitet kanala utječe prisutnost **šuma** koja ometa prijenos informacija (slika 5.2.). Što je veća količina šuma u kanalu, veća je i vjerojatnost da će doći do grešaka u prijenosu. Zbog toga će količina informacija koju je primio primatelj biti manja od ukupne informacije koju je poslao pošiljatelj. Teorija informacija omogućava da se kvantificira gubitak informacija zbog šuma.

Za psihologiju je važno da gornji opis komunikacijskog kanala sliči opisu osjetnog sustava. Svaki osjetni organ kodira informaciju iz okoline u živčane impulse koji se putem aksona, odnosno živčanih vlakana prenose u korteks koji te signale dekodira. Dakle, unutar organizma, osjetni organ je pošiljatelj, a mozak je primatelj informacija, dok su aksoni komunikacijski kanal. Ako postavimo komunikacijski kanal još šire, onda je početak komunikacijskog kanala izvor podražaja koji kroz jedan medij stiže do osjetnog organa gdje se fizikalna energija pretvara u živčanu aktivnost koja se dalje prenosi do odgovarajućih područja u korteksu. Zbog toga se postavlja pitanje može li nam teorija informacija omogućiti dublji uvid u osjetne kapacitete, slično kao što je i teorija detekcije signala doprinijela psihofizici s razlikovanjem osjetljivosti od osobnog kriterija.

5.2.1. Komunikacijski kanal bez šuma

Najprije ćemo razmotriti idealnu situaciju u kojoj nema šuma u komunikacijskom kanalu, a u sljedećem ćemo poglavlju razmotriti kako šum ometa prijenos informacija. U psihologiji možemo izračunati količinu prenesene informacije tako što tražimo od ispitanika da identificiraju podražaje koji variraju na određenoj dimenziji. S tim ciljem upotrebljava se **zadatak apsolutne identifikacije**. Pretpostavimo da se ispitanicima prezentiraju linije različitih duljina, a njihov je zadatak da svaki podražaj ispravno označe, odnosno imenuju kolika je duljina linije. Pri tome ispitanicima se unaprijed kaže koje su moguće opcije, odnosno kolike su duljine pojedinih linija kojim će se koristiti u istraživanju. Na primjer, recimo da imamo 100 pokušaja od čega 25 puta prezentiramo liniju dužine 10 cm, 25 puta prezentiramo liniju dužine 20 cm, 25 puta prezentiramo liniju dužine 30 cm i 25 puta prezentiramo liniju duljine 40 cm. Podražaji se po slučaju prezentiraju i bilježimo odgovor ispitanika. Rezultati ovakvog pokusa dani su u **matrici konfuzije** koja prikazuje frekvencije pojavljivanja svih podražaja i odgovora ispitanika. Na osnovi podataka iz matrice konfuzije moguće je izračunati sve vjerojatnosti koje su dalje potrebne za izračun entropije. Matrica

konfuzije dana je u tablici 5.2. Kategorije podražaja označene su s *xj*, a ispitanikov je odgovor označen s *yk*.

Tablica 5.2. Hipotetska matrica konfuzije u lakšem zadatku apsolutne identifikacije u kojem nema grešaka u prijenosu informacija

	Kategorije odgovora, y_k				
Kategorije podražaja, x_j	**y_1 = 10 cm**	**y_2 = 20 cm**	**y_3 = 30 cm**	**y_4 = 40 cm**	**Ukupno**
x_1 = 10 cm	25	0	0	0	25
x_2 = 20 cm	0	25	0	0	25
x_3 = 30 cm	0	0	25	0	25
x_4 = 40 cm	0	0	0	25	25
Ukupno	25	25	25	25	100

U ovom slučaju ispitanik je svaki put ispravno kategorizirao liniju duljine 10 cm. Isto vrijedi za sve ostale duljine linije. Dakle, nije bilo grešaka u prijenosu informacija. To odmah vidimo i po tome što su svi elementi izvan dijagonale na matrici konfuzije jednaki 0. Iz toga možemo zaključiti da nije bilo grešaka u prijenosu informacija i da je primatelj primio poruku točno onako kako ju je pošiljatelj poslao. (U ovom slučaju eksperimentator je pošiljatelj poruke, a ispitanik je primatelj.) Konkretnije, kada nema grešaka, odnosno gubitaka u prijenosu, količina prenesene informacije jednaka je entropiji pošiljatelja:

Prenesena informacija = entropija pošiljatelja = entropija primatelja

Dakle, dovoljno je izračunati entropiju pošiljatelja kako bismo izračunali količinu prenesene informacije. U našem primjeru sva četiri podražaja su jednako vjerojatna (25 %), tako da možemo upotrijebiti jednadžbu $\log_2 N$ kako bismo odredili da je entropija jednaka $\log_2 4 = 2$ bita. Međutim, u mnogim slučajevima prijenos informacija neće biti savršen i pojavit će se pogreške što nas dovodi do razmatranja komunikacijskog kanala sa šumom.

5.2.2. Komunikacijski kanal sa šumom

Kada je prisutan šum u komunikacijskom kanalu, dio informacije će se izgubiti. Drugim riječima, entropija primatelja bit će manja nego entropija pošiljatelja. Pogledajmo

primjer sa zadatkom apsolutne identifikacije. Pretpostavimo da se sada kao podražajima koristimo linijama duljine 20, 23, 26 i 29 cm. Ovaj je zadatak teži i ako pogledamo hipotetsku matricu konfuzije u tablici 5.3., vidjet ćemo da ispitanik katkad griješi u identifikaciji.

Tablica 5.3. Hipotetska matrica konfuzije u težem zadatku apsolutne identifikacije u kojem dolazi do grešaka u prijenosu informacija

Kategorije podražaja, x_j	**Kategorije odgovora, y_k**				**Ukupno**
	y_1 = 20 cm	**y_2 = 24 cm**	**y_3 = 28 cm**	**y_4 = 32 cm**	
x_1 = 20 cm	18	5	2	0	25
x_2 = 24 cm	6	14	3	2	25
x_3 = 28 cm	1	6	15	3	25
x_4 = 32 cm	0	3	4	18	25
Ukupno	25	28	24	23	100

U ovom slučaju, kada je ispitaniku prezentirana linija dužine 20 cm, 18 puta je ispravno kategorizirao liniju kao dužine 20 cm, ali je isto tako pet puta tu liniju označio kao da ima 24 cm i dva puta kao da ima 28 cm. Dakle, došlo je do grešaka u prijenosu. Isto vrijedi i za sve ostale linije gdje sve vrijednosti veće od 0 izvan glavne dijagonale upućuju na grešku u identifikaciji podražaja. Dakle, sada se susrećemo s komunikacijskim kanalom u kojem ima šuma. U ovom slučaju vrijedi:

Prenesena informacija = entropija pošiljatelja – ekvivokacija

pri čemu **ekvivokacija** predstavlja gubitak informacija zbog grešaka u prijenosu. Za izračun ekvivokacije upotrebljava se složenija formula koja uključuje zajedničke vjerojatnosti i uvjetne vjerojatnosti između skupa poslanih poruka (x_j) i skupa primljenih poruka (y_k). Cijeli je postupak izračuna ekvivokacije opisan u Norwich (1993). Ono što možemo zaključiti bez direktnog računanja ekvivokacije je da će količina prenese informacije biti manja od 2 bita. Na kraju možemo spomenuti i drugu krajnost, a to je situacija u kojoj je šum toliko velik da su se sve informacije izgubile u prijenosu te ispitanik odgovara po slučaju. To se može dogoditi ako je zadatak apsolutne identifikacije pretežak kao kad bismo tražili da se identificiraju duljine od 20, 21, 22 i 23 cm. Ako ispitanik ne može ispravno identificirati ni jedan podražaj, tada će njegova matrica konfuzije izgledati otprilike kao tablica 5.4.

Tablica 5.4. Hipotetska matrica konfuzije u najtežem zadatku apsolutne identifikacije u kojem je šum toliko velik da nema nikakvog prijenosa informacija

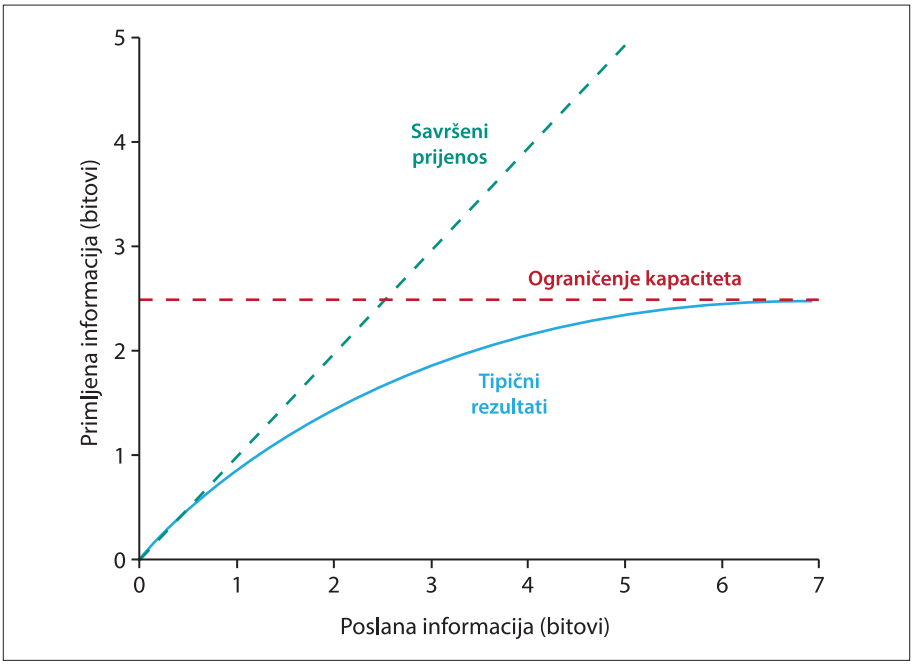
Kategorije podražaja, x_j	Kategorije odgovora, y_k				Ukupno
	y_1 = 20 cm	y_2 = 21 cm	y_3 = 22 cm	y_4 = 23 cm	
x_1 = 20 cm	7	6	6	6	25
x_2 = 21 cm	7	5	6	7	25
x_3 = 22 cm	6	7	8	4	25
x_4 = 23 cm	5	8	5	7	25
Ukupno	25	26	25	24	100

5.3. Koliko bitova podražajnih informacija može prenijeti pojedini osjetni sustav?

Broj podražaja iz jedne osjetne dimenzije koje ispitanik može točno razlikovati je iznenađujuće malen. Kod identifikacije tonova koji variraju samo po frekvenciji, Pollack (1952) je otkrio da je to samo pet tonova, što je ekvivalentno 2.3 bita informacija. Garner (1953) je došao do sličnog rezultata za razlikovanje intenziteta tonova gdje je kapacitet oko 2.1 bita. Eriksen i Hake (1955) su mjerili nekoliko vidnih dimenzija i našli su da je prijenos informacija ograničen na 2.34 bita za intenzitet svijetla, 2.84 za veličinu podražaja i 3.08 bita za valnu duljinu. Fulgosi i sur. (1987) su pokazali da je apsolutna identifikacija težina utega ograničena na 1.91 bit. Ukupno, čini se da je broj podražaja koji se mogu točno identificirati u jednoj dimenziji otprilike 7 ± 2, ovisno o kojoj je dimenziji riječ (Miller, 1956). Ovo ograničenje zove se **kapacitet osjetnog kanala**. Ovdje je važno primijetiti da iako možemo povećavati količinu dostupnih informacija tako da povećavamo entropiju pošiljatelja, osjetni kanal u određenom trenutku doseže svoju granicu identifikacije i ne može dalje prenositi informacije. Slika 5.2. prikazuje tipično ograničenje kapaciteta osjetnog kanala koji opaža u zadatku apsolutne identifikacije, a za usporedbu prikazan je i teoretski savršeni prijenos kada ne bi bilo šuma.

Dvije su teorije pokušale objasniti zašto je kapacitet osjetnih kanala tako malen. Prema jednoj teoriji, kapacitet je određen ograničenjima kognitivnih procesa kod primatelja i njegove sposobnosti generiranja odgovora. Drugo objašnjenje je da je kapacitet određen obilježjima osjetnih neurona i stoga je kapacitet fiksan, tj. nepromjenjiv (Norwich, 1993).

Postoji i interakcija među osjetnim dimenzijama koja može povećati kapacitet prijenosa informacija. Pollack (1953) je otkrio da kada je varirao samo visinu zvuka, prijenos



Slika 5.3. Ilustracija ograničenja kapaciteta osjetnog kanala. Savršeni prijenos označava situaciju u kojoj je količina primljenih informacija jednaka količini poslanih informacija. U psihofizičkim istraživanjima pokazalo se da količina primljenih informacija doseže ograničenje.

informacija kretao se oko 1.80 bita. Kada je varirao samo intenzitet zvuka, prijenos informacija bio je oko 1.70 bita. Međutim, kada se zajedno variraju frekvencija i intenzitet zvuka simultano, prijenos informacija bio je mnogo veći, oko 3.10 bita. Ovaj je rezultat mnogo veći nego što je dobiveno za bilo koju dimenziju odvojeno, ali je malo manji od 3.50 bita koliko bismo očekivali kada bi se obje dimenzije samo zbrojile. Važna spoznaja je da što je više dimenzija po kojima podražaj varira, to je veća sposobnost identifikacije i time je veća sposobnost za prijenos informacija. Najveći kapacitet kod multidimenzionalne identifikacije izmjerili su Anderson i Fitts (1958). Oni su pažljivo odabrali optimalne dimenzije i izmjerili su prijenos od 17 bita, što znači da su ispitanici mogli identificirati 1 podražaj u skupu oko 131 000 opcija. Takav je broj bliži svakodnevnim situacijama gdje prepoznajemo jedan objekt ili pojam u velikoj količini informacija kojima smo izloženi, ali se pri tome služimo velikim brojem dimenzija na temelju kojih je moguće razlikovati podražaje. Čini se da neki načini kombiniranja osjetnih dimenzija povećavaju sposobnost razlikovanja podražaja tako što se podražaji

jasnije ističu. Spoznaja o važnosti kombinacija dimenzija dovela je moderne istraživače do toga da manji naglasak stave na količinu prenesenih informacija, a više se usmjere na kvalitetu, odnosno vrstu informacija i istražuju druga obilježja procesiranja informacija.

5.4. Hickov zakon

Osim pitanja mjerenja ograničenog kapaciteta za prijenos informacija, važno je pitanje i kako količina informacija utječe na brzinu njihove obrade. Britanski eksperimentalni psiholog William Edmund Hick (1912. – 1974.) bio je značajan istraživač u području ergonomije. Za svoj je poznati rad (Hick, 1952) proveo istraživanje s mjerenjem izbornog vremena reakcije na jednostavni podražaj paljenja jedne od deset lampica. Pri tome ispitanik je morao odgovoriti pritiskom na jednu od deset tipki. U različitim blokovima pokušaja broj kombinacija lampica i tipki je varirao od dvije do deset. Dakle, u jednom bloku palile su se samo dvije lampice i bila su moguća samo dva odgovora, u drugom bloku palile su se tri lampice i ispitanik je odgovarao s tri tipke i tako dalje do deset. Za ilustraciju eksperimenta u kojem se može mijenjati broj lampica na koje ispitanik treba reagirati pri čemu se mjeri vrijeme izborne reakcije pogledajte sliku 6.2. u sljedećem poglavlju. Hick je uočio pravilnost da vrijeme reakcije raste proporcionalno s logaritmom broja alternativa podražaja i odgovora koje ispitanik ima na raspolaganju. Ova pravilnost naziva se **Hickov zakon** i može se prikazati kao

$$VR = a + b \log_2 N$$

gdje je VR vrijeme reakcije, a je odsječak na ordinati, b je nagib pravca, a N je broj alternativa između kojih ispitanik bira. Dakle, Hickov zakon kaže da je vrijeme reakcije proporcionalno entropiji ili neizvjesnosti povezanoj s brojem alternativa između kojih se mora birati. Međutim, ova jednadžba implicira da je vrijeme jednostavne reakcije 0 jer kada imamo samo jedan podražaj, $\log_2 1 = 0$. Stoga je Hick predložio drugu verziju zakona koja kaže

$$VR = a + b \log_2 (N + 1)$$

Prema Hicku, ova verzija zakona bolje prianja uz empirijske podatke. Naime, za ispitivanje Hickova zakona koristimo se istom metodom kao što smo opisali kod Fechnerova zakona. Izmjerene podatke prikazujemo na grafu na kojem je apscisa dana na

logaritamskoj skali te provjeravamo u kojoj smo se mjeri približili pravcu i kakav je njegov nagib. Hyman (1953) je proveo eksperimente koristeći se vokalnim odgovorima u rasponu od dva do osam i dobio slične rezultate kao i Hick te se ponekad u literaturi ova pravilnost još naziva i Hick-Hymanov zakon.

Hick je objasnio ovu pojavu hipotezom da ispitanici sekvencijalno obrađuju informacije tako da rade niz binarnih odluka dok ne dođu do točnog odgovora. Na primjer, ako biraju između osam alternativa, najprije smanje broj alternativa za pola, odnosno na četiri alternative, zatim u drugom koraku ponovno prepolove broj alternativa na dva i na kraju u trećem koraku donesu odluku koja je od dviju preostalih alternativa točna. Ovaj je proces sličan smanjivanju broja mogućih poruka pri prijenosu bajta informacija prikazanog u tablici 5.1. Ako biramo između četiriju alternativa, onda je dovoljno napraviti dva koraka. U prvom koraku donesemo odluku kojom prepolovimo broj alternativa na dva, a u drugom koraku odlučimo koja je od dviju preostalih alternativa točna. Stoga će izbor između četiriju alternativa biti brži nego izbor između osam alternativa. Ako pak biramo samo između dviju alternativa, treba nam samo jedak korak da dođemo do točnog odgovora te će izbor između dviju alternativa biti brži nego izbor između četiriju alternativa.

Iako, na prvi pogled, pruža snažnu potvrdu za koncepte teorije informacija, kasnija istraživanja Hickova zakona pokazala su složeniju sliku (Proctor i Schneider, 2018). Naime, u nekim istraživanjima nije dobiven porast vremena reakcije u funkciji porasta broja alternativa. To se događa kada postoji visoka kompatibilnost između podražaja i odgovora. Na primjer, Hickov zakon ne vrijedi kada ispitanik odgovora pomicanjem igraće palice tako da pokaže u kojem se dijelu prostora nalazi podražaj (Dassonville i sur. 1999). Nadalje, Hickov se zakon ne javlja ako ispitanik daje odgovor pomicanjem očiju prema podražaju, iako se porast vremena reakcije u funkciji broja alternativa javlja kada ispitanik mora napraviti obrnuti pokret oka, tj. pokret kojim se odmiče od podražaja (Kveraga i sur., 2002).

Istraživanja s velikim brojem alternativa (mnogo većim od deset) pokazala su nekonzistentne rezultate i čini se da pojavljivanje Hickova zakona bitno ovisi o vrsti zadatka i podražaja koji se upotrebljavaju. U takvim istraživanjima, podražaji mogu biti riječi ili besmisleni slogovi koje ispitanik mora pročitati ili se riječi moraju klasificirati prema određenom pravilu. Također, podražaji mogu biti i nizovi brojeva na koje ispitanik mora odgovoriti pritiskom tipki koje odgovaraju prikazanim brojevima kao u istraživanju Hilgendorfa (1966). Na te se načine izbjegava ograničenje do deset alternativa koje je prisutno u onim istraživanjima koja su se koristila odgovaranjem prstima ruke. Op-

ćenito, možemo reći da se Hickov zakon neće pojaviti kada se upotrebljavaju smislene riječi ili verzije zadatka koje bitno odstupaju od originalnog Hickova istraživanja. Vježba, također, utječe na brzinu reakcije tako da intenzivni trening smanjuje nagib pravca Hickova zakona. Na primjer, u studiji koju je proveo Hale (1968) ispitanici su uvježbavali zadatak s 2, 4 i 8 alternativa kroz pet blokova s 1000 pokušaja po bloku. U prvom bloku razlika u vremenu reakcije između 8. i 2. alternative je bila oko 500 ms, dok se u posljednjem, petom bloku razlika smanjila na oko 300 ms. Na kraju treba spomenuti da se Hickov zakon može objasniti i modernijim modelima vremena reakcije koji se zasnivaju na akumulaciji dokaza i koji ne uključuju sekvencijalno binarno odlučivanje kao što je to predložio Hick o čemu ćemo govoriti u idućem poglavlju.

Usprkos navedenim manjkavostima, Hickov zakon ima važne praktične primjene u psihologiji individualnih razlika kao i u ergonomiji i primijenjenom dizajnu. Istraživanja individualnih razlika pokazuju da je nagib pravca Hickova zakona u negativnoj korelaciji s rezultatima na testovima opće inteligencije kao što su to Ravenove progresivne matrice. To upućuje na zaključak da Hickov zakon može biti mjera efikasnosti procesiranja informacija jer ispitanici koji brže procesiraju alternative (imaju plići nagib pravca u funkciji broja alternativa) pokazuju i više rezultate na testovima inteligencije (Jensen, 2006). Međutim, treba imati na umu da ova korelacija nije velika (oko -.30) i da druge varijable, kao što je brzina procesiranja u kratkoročnom pamćenju, imaju veću korelaciju s općom inteligencijom. Hickov zakon našao je primjenu i u dizajnu. Primjerice, kod dizajna padajućih izbornika za računalne programe imamo dvije opcije: a) kreirati dublje stablo izbornika s manje opcija na svakom izborniku ili b) kreirati pliće stablo izbornika s više opcija na svakom izborniku. Landauer i Nachbar (1985) su pokazali da se vrijeme traženja ciljnog podražaja na izborniku može opisati logaritmom broja alternativa ponuđenih po izborniku što sugerira da je bolji dublji dizajn s manje alternativa po izborniku jer ćemo tako brže doći do tražene opcije. To znači da nam Hickov zakon pruža opću smjernicu kako dizajnirati hijerarhijski strukturirane izbornike.

5.5. Kritika informacijske psihofizike

Teorija informacija uspješno je primijenjena u mnogim područjima znanosti kao što su fizika, biologija, statistika. Međutim, primjena u psihologiji naišla je na brojne teškoće tako da se nakon početnog entuzijazma u 50-im i 60-im godinama prošlog stoljeća

danas malo tko bavi tim područjem. Prema Luceu (2003), glavni razlog tomu je što u teoriji informacija elementi koji čine poruku nemaju unutrašnju strukturu, nego se uz njih veže samo vjerojatnost pojavljivanja svakog elementa. Drugim riječima, elementi koji se prenose komunikacijskim kanalom su zamjenjivi, a zamjena ne bi trebala dovesti do promjene u prijenosu informacija. Umjesto 0 i 1 mogu se slati poruke koje se sastoje od 1 i 2 ili A i B ili bilo koje druge kombinacije simbola, a poruke bi opet imale istu entropiju (ako su vjerojatnosti ostale iste). S druge strane, podražaji u psihologiji imaju unutrašnju strukturu jer ih ispitanik percipira kao manje ili više slične. Ispitanik će u zadatku apsolutne identifikacije više griješiti među podražajima koji su sličniji po intenzitetu, a manje s podražajima koji su udaljeni po intenzitetu. Nadalje, teorija informacija pretpostavlja vrlo dugačke nizove poruka koje se šalju komunikacijskim kanalom, dok u psihologijskom eksperimentu možemo napraviti samo mali broj mjerenja različitih intenziteta podražaja. Zbog toga se procjene kapaciteta osjetnih kanala nisu pokazale pouzdane i jako variraju ovisno o različitim varijablama kao što smo vidjeli u poglavlju 5.3. Međutim, to ne znači da teorija informacija nije imala važan utjecaj na psihologiju. Teorija informacija inspirirala je brojne modele u okviru pristupa koji se označava kao ljudska obrada informacija kao što smo naveli na početku ovog poglavlja. Međutim, takvi su se modeli više usmjerili na kompleksne kognitivne i neuronske mehanizme koji se nalaze u podlozi obrade informacija, a ne toliko na samo mjerenje količine prenesene informacije (Gallistel i King, 2009). Ovaj teorijski pristup i danas ima važnu ulogu u kognitivnoj psihologiji.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Norwich (1993) pruža detaljan uvod u teoriju informacija i njezine primjene u proučavanju percepcije. U knjizi je također prikazano kako teorija informacija može obuhvatiti i Fechnerov i Stevensov psihofizički zakon kao posebne slučajeve jedinstvene matematičke formule zasnovane na entropiji. S druge strane, Gallistel i King (2009) su napravili pristupačan uvod u teoriju informacija, ali s naglaskom na primjenu u modeliranju kognitivnih procesa kao i neuronskih mehanizama koji su im u podlozi. Proctor i Schneider (2018) su napravili cjeloviti pregled istraživanja o Hickovu zakonu kao i različitim varijablama koje utječu na njega. Također su prikazali područja primjene Hickova zakona kao što je dizajniranje interaktivnih sučelja.

Pojmovnik

Bajt
Složena jedinica za količinu prenesene informacije koja se sastoji od 8 bitova.
Vidjeti i: bit

Bit
Osnovna jedinica za količinu prenesene informacije (engl. *binary digit*). Izvedena je iz binarnog sustava tako da predstavlja odluku između dviju jednako vjerojatnih mogućnosti (npr. 0 ili 1).
Vidjeti i: entropija, bajt

Ekvivokacija
Gubitak informacija tijekom prijenosa u komunikacijskom kanalu zbog šuma. Predstavlja razliku između entropije pošiljatelja i entropije primatelja.
Vidjeti i: entropija, komunikacijski kanal

Entropija
Mjera nesigurnosti ili neizvjesnosti povezane s pojavom događaja. Definira se kao negativna suma umnožaka vjerojatnosti i logaritma po bazi dva od vjerojatnosti događaja. Veća entropija znači više mogućih ishoda i veću količinu prenesene informacije (u slučaju redukcije neizvjesnosti).
Vidjeti i: bit, informacija

Hickov zakon
Psihofizički zakon prema kojem izborno vrijeme reakcije raste proporcionalno s logaritmom broja alternativa između kojih se bira (odnosno s entropijom izbora).
Vidjeti i: entropija, informacija

Informacija
Redukcija neizvjesnosti (entropije) koja nastaje nakon primanja poruke. Mjeri se u bitovima i računa se kao razlika entropije prije i nakon prijenosa poruke.
Vidjeti i: entropija, komunikacijski kanal

Informacijska psihofizika
Grana psihofizike koja se temelji na teoriji informacija i istražuje sposobnost osjetnih sustava za prijenos informacija.
Vidjeti i: komunikacijski kanal, entropija

Kapacitet osjetnog kanala
Maksimalna količina informacija koju osjetni sustav može prenijeti. Mjeri se u bitovima po dimenziji podražaja. Osnovna spoznaja informacijske psihofizike je da je kapacitet osjetnih kanala ograničen.
Vidjeti i: informacijska psihofizika

Kodiranje
Pretvaranje informacije u oblik prikladan za prijenos kroz komunikacijski kanal.
Vidjeti i: komunikacijski kanal

Komunikacijski kanal
Sredstvo za prijenos informacija između pošiljatelja koji kodira informaciju u oblik koji je pogodan za prijenos i primatelja koji kodiranu informaciju mora dekodirati. To je apstraktan teorijski konstrukt koji se u praksi može odnositi na telefonsku žicu, telegrafski i optički kabel, bežični prijenos i drugo.
Vidjeti i: šum, kapacitet osjetnog kanala

Matrica konfuzije
Matrica koja prikazuje frekvencije pojavljivanja svih podražaja i odgovora ispitanika u zadatku apsolutne identifikacije. Na osnovi nje se izračunava količina prenesene informacije.
Vidjeti i: zadatak apsolutne identifikacije, komunikacijski kanal

Metoda identifikacije podražaja
Vidjeti: zadatak apsolutne identifikacije

Modeli ljudske obrade informacija
U kognitivnoj psihologiji, modeli koji su inspirirani teorijom informacija, a koji objašnjavaju kognitivne procese putem primanja, prijenosa, kodiranja, pohranjivanja i obrade informacija.
Vidjeti i: Hickov zakon

Šum
Smetnje u komunikacijskom kanalu koje otežavaju prijenos informacije. Dovodi do grešaka u prijenosu i time smanjenja količine prenesene informacije.
Vidjeti i: komunikacijski kanal, ekvivokacija

Zadatak apsolutne identifikacije
Zadatak u kojem ispitanik mora imenovati podražaje koji variraju po jednoj dimenziji (npr. duljina linije, frekvencija tona), bez mogućnosti usporedbe s drugim podražajima. Cilj je ispitati koliko različitih podražaja osoba može točno identificirati.
Vidjeti i: matrica konfuzije, komunikacijski kanal

LITERATURA

ANDERSON, N. S. i FITTS, P. M. (1958). Amount of information gained during brief exposures of numerals and colors. *Journal of Experimental Psychology, 56*(4), 362–369. https://doi.org/10.1037/h0040769

DASSONVILLE, P., LEWIS, S. M., FOSTER, H. E. i ASHE, J. (1999). Choice and stimulus-response compatibility affect duration of response selection. *Cognitive Brain Research, 7*(3), 235–240. https://doi.org/10.1016/s0926-6410(98)00027-5

ERIKSEN, C. W. i HAKE, H. W. (1955). Absolute judgments as a function of stimulus range and number of stimulus and response categories. *Journal of Experimental Psychology, 49*(5), 323–332. https://doi.org/10.1037/h0044211

FULGOSI, A., BEZINOVIĆ, P., MIMICA, I. i TAKŠIĆ, V. (1987). Channel capacity in the magnitude estimation of weight. *Perception & Psychophysics, 42*(4), 328–332. https://doi.org/10.3758/bf03203087

GALLISTEL, C. R., i KING, A. P. (2009). *Memory and computational brain: Why cognitive science will transform neuroscience*. Wiley.

GARNER, W. R. (1953). An informational analysis of absolute judgments of loudness. *Journal of Experimental Psychology, 46*(5), 373–380. https://doi.org/10.1037/h0063212

HALE, D. (1968). The relation of correct and error responses in a serial choice reaction task. *Psychonomic Science, 13*(6), 299–300. https://doi.org/10.3758/BF03342595

HICK, W. E. (1952). On the rate of gain of information. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 4*, 11–26. https://doi.org/10.1080/17470215208416600

HILGENDORF, L. (1966). Information input and response time. *Ergonomics, 9*(1), 31–37. https://doi.org/10.1080/00140136608964339

HYMAN, R. (1953). Stimulus information as a determinant of reaction time. *Journal of Experimental Psychology, 45*(3), 188–196. https://doi.org/10.1037/h0056940

JENSEN, A. R. (2006). *Clocking the mind: Mental chronometry and individual differences*. Elsevier.

KVERAGA, K., BOUCHER, L. i HUGHES, H. C. (2002). Saccades operate in violation of Hick's law. *Experimental Brain Research, 146*(3), 307–314. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1168-8

LANDAUER, T. K. i NACHBAR, D. W. (1985). Selection from alphabetic and numeric menu trees using a touch screen: Breadth, depth, and width. *ACM SIGCHI Bulletin, 16*(4), 73–78. https://doi.org/10.1145/317456.317470

LUCE, R. D. (2003). Whatever happened to information theory in psychology? *Review of General Psychology, 7*(2), 183–188. https://doi.org/10.1037/1089-2680.7.2.183

MILLER, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review, 63*(2), 81–97. https://doi.org/10.1037/h0043158

MUDRI, N. i VALERJEV, P. (2026). Evaluacija postkognitivističke kritike kompjutacijsko-reprezentacijskog shvaćanja uma: teorija dinamičkih sustava u kognitivnoj znanosti. Prolegomena 25(1), 311-337. https://doi.org/10.26362/20260113

NORWICH, K. H. (1993). *Information, sensation, and perception*. Academic Press.

POLLACK, I. (1952). The information of elementary auditory displays. *Journal of the Acoustical Society of America, 24*, 745–749. https://doi.org/10.1121/1.1906969

POLLACK, I. (1953). The information of elementary auditory displays II. *Journal of the Acoustical Society of America, 25*, 765–769. https://doi.org/10.1121/1.1907173

PROCTOR, R. W. i SCHNEIDER, D. W. (2018). Hick's law for choice reaction time: A review. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 71*(6), 1281–1299. https://doi.org/10.1080/17470218.2017.1322622

SHANNON, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal, 27*(3), 379–423. https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x

SHANNON, C. E. i WEAVER, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press.

TURING, A. M. (1950). Computing machinery and intelligence. *Mind, 59*, 433–460. https://doi.org/10.1093/mind/LIX.236.433

VALERJEV, P. (1999). Kakvi su ljudi kompjutori: neka otvorena pitanja kompjutacijskog pristupa u suvremenoj kognitivnoj znanosti. *Suvremena psihologija 2*(1-2), 127–152.

WIENER, N. (1948). *Cybernetics: Or control and communication in the animal and the machine*. MIT Press.

6.
Mentalna kronometrija

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što je vrijeme reakcije i kako se mjeri
- o metodi oduzimanja i metodi aditivnih faktora
- koji faktori utječu na vrijeme reakcije
- što je to trgovina između brzine i točnosti
- o modelima vremena reakcije
- o tipovima zadataka u kojima se upotrebljava vrijeme reakcije

Mentalna kronometrija je skup metoda za ispitivanje brzine mentalnih procesa. Cilj je ispitati kako se brzina procesiranja informacija mijenja u funkciji složenosti zadataka koje ispitanik rješava. Upotrebljavaju se relativno jednostavni zadaci koji se brzo rješavaju, tj. odgovori su tipično kraći od sekunde. Striktno gledajući, mentalna kronometrija nije dio psihofizike te se ovo poglavlje može promatrati kao samostalna cjelina koja se može i preskočiti ako se želi nastavu ograničiti samo na psihofiziku u klasičnom smislu. Međutim, s obzirom na to da je danas mjerenje vremena reakcije vrlo popularan pristup istraživanju i osjeta, i percepcije, i kognitivnih procesa, smatrali smo potrebnim upoznati studente i s ovom metodologijom.



Hermann von Helmholtz
Slika je preuzeta s en.wikipedia.org i dostupna je u javnoj domeni.

Također, postoje poveznice između mentalne kronometrije i psihofizike kao što su to Pieronov i Hickov zakon koje opravdavaju uvrštavanje mentalne kronometrije u cjelinu o psihofizici.

6.1. Povijest mentalne kronometrije

Do sredine 19. stoljeća smatralo se da su misli trenutačne, odnosno beskonačno brze, te stoga nema smisla pokušavati mjeriti njihovu brzinu. Međutim, Helmholtzova istraživanja brzine provođenja akcijskog potencijala kroz akson pokazala su da ipak postoje fizička ograničenja u neuronskim procesima koji se nalaze u podlozi misli. Helmholtz je prislonio elektrodu uz živac koji provodi akcijske potencijale do mišića žabe. Pri tome je varirao udaljenost na kojoj je postavio elektrodu od mišića te je mjerio razliku u vremenu između trenutka kada je elektroda registrirala potencijal do trenutka kada je počela kontrakcija mišića. Njegova su mjerenja pokazala brzinu provođenja u rasponu od 25 do 43 m/s. Danas znamo da brzina provođenja akcijskog potencijala jako varira ovisno o tome je li akson mijeliniziran ili ne i o tome koliki je dijametar aksona te se izmjerene brzine kreću u rasponu od 0.5 do 90 m/s. Otprilike u isto vrijeme astronomi su se suočili s problemom velikih interindividualnih razlika među opažačima u bilježenju točnog trenutka određenih astronomskih pojava. Drugim riječima, različiti astronomi zabilježili su ponešto različita vremena istog događaja što je upućivalo na razlike u njihovoj brzini detekcije istog svjetlosnog podražaja. Kako bi riješio ovaj problem, Bessel je uveo osobnu jednadžbu kojom je nastojao korigirati uočena odstupanja (Jensen, 2006; Meyer i sur., 1988).

6.2. Osnovni elementi mjerenja vremena reakcije

Vrijeme reakcije (VR) je vrijeme proteklo od prezentacije podražaja do davanja odgovora ispitanika. Odgovor može biti pritisak prstom na tipku, nogom na pedalu ili verbalni odgovor koji se snima mikrofonom. Najčešće se upotrebljava pritisak prstom na tipke posebnog uređaja za bilježenje odgovora i mjerenje vremena (engl. *response box*). Zadatak ispitanika može biti da reagira jednim odgovorom (pritiskom na jednu tipku) kada se pojavi podražaj. Ovaj zadatak u kojem imamo samo jedan podražaj i jedan je mogući odgovor naziva se **jednostavno vrijeme reakcije**. Ako zadatak uključuje

više različitih podražaja i ispitanik mora birati između više različitih odgovora (koji se obično nalaze na različitim tipkama), tada govorimo o **izbornom vremenu reakcije** (Jensen, 2006; Meyer i sur., 1988).

Svrha mjerenja vremena reakcije nije samo odrediti kolika je brzina odgovora u pojedinom zadatku, nego se iz razlika u vremenima odgovora u različitim zadacima ili različitim eksperimentalnim uvjetima donose indirektni zaključci o obilježjima kognitivnih procesa. Npr., u psiholingvistici se često upotrebljava zadatak leksičke odluke. Ispitanicima se u svakom pokušaju prezentira niz slova koji može biti smislena riječ ili besmisleni niz (STOLICA nasuprot TOLSICA). Zadatak ispitanika je da odgovori pritiskom na jednu tipku koja je označena s Da ako je podražaj riječ ili drugu tipku koja je označena s Ne ako niz slova nije smislena riječ. Nadalje, smislene riječi variraju po frekventnosti pa su tako neke riječi visokofrekventne (često se javljaju u svakodnevnom govoru i pismu), dok su druge riječi niskofrekventne (rijetko se pojavljuju u svakodnevnom govoru i pismu). Ako su riječi izjednačene po drugim relevantnim aspektima kao što su broj slova i slogova, glavni kronometrijski nalaz je da je vrijeme leksičke odluke brže za visokofrekventne nego za niskofrekventne riječi što nam pruža uvid u način kako je organizirano dugoročno pamćenje za riječi (tzv. mentalni leksikon).

Fiksacijska točka ili fiksacijski križić je oznaka na ekranu koja upozorava ispitanika, prije nego što će se pojaviti, gdje će se točno pojaviti podražaj na koji treba reagirati. Najčešće je to znak + ili × ili * koji omogućuje kontrolu ispitanikove pažnje kako vrijeme reakcije ne bi uključivalo i vrijeme traženja podražaja. **Predperiod** je vrijeme između pojave fiksacijske točke i pojave podražaja. U nekim istraživanjima trajanje predperioda varira se od pokušaja do pokušaja kako bi se spriječila anticipacijska reakcija ispitanika. Naime, ispitanik može naučiti koliko je vrijeme trajanja predperioda i tada više ne reagira na pojavu podražaja nego na predperiod čime se VR umjetno smanjuje. Kada se uzastopno prezentiraju dva podražaja, može se varirati **međupodražajni interval** (engl. *inter-stimulus interval – ISI*). To je vremenski razmak između kraja prezentacije prvog podražaja i početka prezentacije drugog podražaja. ISI je varijabla kojom se često manipulira u kronometrijskim istraživanjima. Primjerice, pretpostavimo da prezentiramo pripremni podražaj koji bi trebao olakšati prepoznavanje ciljnog podražaja. Pri tome ISI variramo između 50, 100 i 200 ms i na kraju dobivamo da se ciljni podražaji brže prepoznaju kad je ISI 100 ms u odnosu na 50 i 200 ms.

S druge strane, kada se usporedno prezentiraju dva podražaja, može se kreirati **asinkronija početka podražaja** (engl. *stimulus onset asinchrony – SOA*). To je razlika u vremenu početka prezentacije jednog podražaja u odnosu na početak prezentacije drugog

podražaja. Dakle, prezentacija prvog podražaja još nije završila kad je počela prezentacija drugog podražaja. SOA se upotrebljava za ispitivanje procesa vremenskog grupiranja i razdvajanja podražaja (Jensen, 2006; Meyer i sur., 1988).

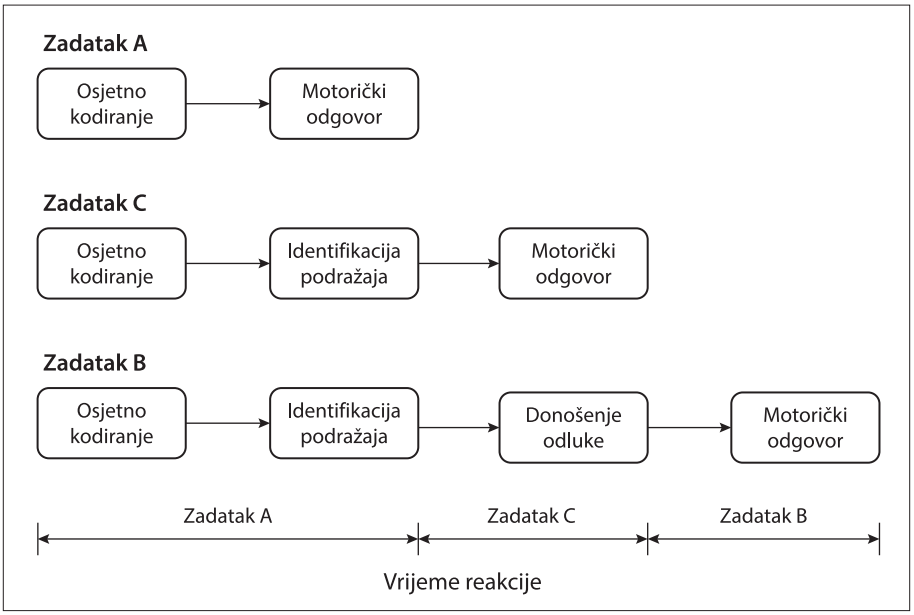
6.3. Metode mentalne kronometrije

6.3.1. Metoda oduzimanja



Franciscus Cornelius Donders
Slika je preuzeta s en.wikipedia.org i dostupna je u javnoj domeni.

Nizozemski fiziolog i oftalmolog Franciscus Cornelius Donders (1818. – 1889.) prvi je osmislio metodu kako izmjeriti trajanje mentalnih procesa na osnovi razlika u vremenu reakcije na različite zadatke (Donders, 1868/1969). Uveo je tri vrste zadataka koje je označio slovima (slika 6.1.). **Zadatak A** je jednostavni VR gdje se prezentira samo jedan podražaj i postoji samo jedan odgovor. Zadatak A uključuje samo dva mentalna procesa, a to su **osjetno kodiranje** i **motorički odgovor**. **Zadatak B** je izborni VR gdje imamo više podražaja i više mogućih odgovora (vidjeti sliku 6.2.). Na primjer, podražaji su brojevi 1, 2, 3 i 4, a ispitanik mora odgovoriti koji je podražaj prezentiran pritiskom na jednu od četiriju tipki koje su označene kao i podražaji. U ovom slučaju, ispitanik mora identificirati o kojem je podražaju riječ i zatim odabrati odgovarajući motorički odgovor, odnosno mora donijeti odluku koji je odgovor ispravan. Iz toga proizlazi da zadatak B, osim osjetnog kodiranja i motoričkog odgovora, uključuje još dva mentalna procesa, a to su **identifikacija ili diskriminacija podražaja** i **donošenje odluke** o odgovoru. **Zadatak C** je diskriminativni VR, poznat i kao idi/ne idi zadatak (engl. *go/no-go*). Zadatak je ispitanika reagiranje samo kada se prezentira jedan određeni podražaj, a da ostale podražaje ignorira, odnosno da na njih ne reagira. Na primjer, podražaji su brojevi 1, 2, 3 i 4, a ispitanik mora odgovoriti samo kada se prezentira broj 3 i mora se suzdržati od odgovora kada se prezentiraju ostala slova. Dakle, u ovom zadatku imamo više podražaja, ali daje se samo jedan odgovor. U izvođenje zadatka C uključeno je osjetno kodiranje, diskriminacija podražaja i motorički odgovor, ali nema donošenja odluke jer imamo samo jedan odgovor (Meyer i sur., 1988).



Slika 6.1. Zadaci korišteni u metodi oduzimanja i mentalni procesi koji su u njih uključeni. Vrijeme reakcije raste kako se povećava broj mentalnih procesa koji su uključeni u obavljanje zadatka.

Donders je pretpostavio da se **mentalni procesi odvijaju serijski**. To znači da senzorno kodiranje rezultate svoje obrade prosljeđuje procesu identifikacije. Rezultati se identifikacije prosljeđuju procesu donošenja odluka, a rezultati se donošenja odluke prosljeđuju motoričkom odgovoru. Na taj način mentalni procesi formiraju lanac ili seriju kao što vidimo na slici 6.1. Što je zadatak koji ispitanik rješava složeniji, to će se uključiti više procesa u seriju i time će vrijeme reakcije biti duže. Ova se pretpostavka još naziva i čisto umetanje (engl. *pure insertion*) u smislu da se mentalni proces umetne u seriju drugih procesa. Nadalje, Donders je pretpostavio da se **mentalni procesi odvijaju u diskretnim fazama**. To znači da se u svakom trenutku odvija samo jedan mentalni proces koji ima jasno odvojene vremenske granice u odnosu na druge procese. Npr., identifikacija podražaja ne može započeti prije nego što je senzorno kodiranje završilo. Donošenje odluke ne može započeti prije nego što je identifikacija završila itd. Svaki mentalni proces ima određeno vrijeme trajanja koje se jednostavno nadodaje ukupnom vremenu reakcije. Dakle, možemo reći da postoje diskretni **stadiji mentalne obrade informacija** od kojih svaki nezavisno doprinosi vremenu reakcije.

Na osnovi navedenih pretpostavki, moguće je izračunati vrijeme trajanja procesa diskriminacije podražaja i vremena donošenja odluke. Naime, zadatak B složeniji je od zadatka A jer uključuje proces diskriminacije podražaja i donošenja odluke kojih kod zadatka A nema. Ovi se procesi jednostavno umeću u seriju procesa koje treba obaviti i zbog toga produžuju ukupno vrijeme reakcije. Kod zadatka C javlja se proces identifikacije, ali nema procesa donošenja odluke. Naravno, i u ovom zadatku uključeno je vrijeme potrebno za osjetno kodiranje i motorički odgovor. Zbog toga će vrijeme reakcije za obavljanje zadatka C biti duže nego kod zadatka A, ali kraće nego kod zadatka B, odnosno vrijedi relacija: $VR_B > VR_C > VR_A$. Iz ovih razmatranja proizlazi da je vrijeme potrebno za donošenje odluke (engl. *decision time*) razlika između vremena reakcije u



Slika 6.2. Eksperiment s izbornim vremenom reakcije u Laboratoriju za eksperimentalnu psihologiju na zadarskom Odjelu za psihologiju. Na slici je analogni uređaj za mjerenje vremena reakcije (engl. *response box*) pomoću kojeg se mjeri izborno vrijeme reakcije (Dondersov zadatak B) na svjetlosne podražaje. U ovom se eksperimentu može upotrijebiti maksimalno osam različitih podražaja (osam lampica) i zadatak ispitanice je da što brže pritisne pripadajuću tipku uz lampicu koja je zasvijetlila. Pri ispravnom se pritisku zaustavlja vrijeme na elektroničkom kronometru koji odbrojava milisekunde i s kojim je prikazani uređaj povezan. Zabilježeno vrijeme predstavlja izborno vrijeme reakcije. Dok se priprema za odgovor i očekuje podražaj, ispitanica drži prst na središnjoj tipki. Vrijeme otpuštanja središnje tipke također se može bilježiti i time se dobiva dodatni uvid u vrijeme odlučivanja i vrijeme za početak pokreta, u odnosu na vrijeme pokretanja ruke. Uređaj ovog tipa može se upotrijebiti i za demonstraciju Hickova zakona koji je opisan u prethodnom poglavlju. Ovakvi analogni uređaji, koji su spojeni na posebni kronometar s kojeg se vremena ručno bilježe, danas se rijetko upotrebljavaju. Zamijenila su ih računala s posebno prilagođenim uređajima s tipkama za odgovore i s ekranom na kojima se prezentiraju podražaji.

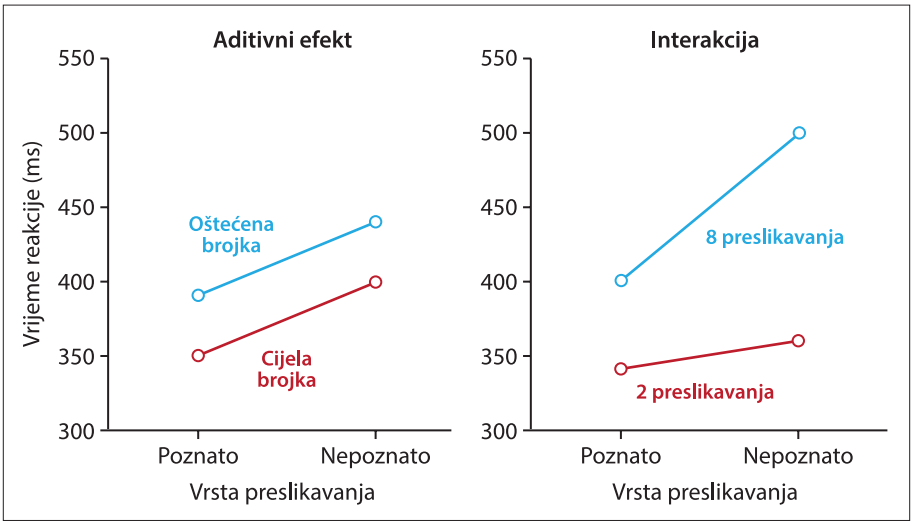
zadatku B i vremena reakcije u zadatku C: $\mathbf{VR_B - VR_C}$. S druge strane, vrijeme potrebno za identifikaciju podražaja (engl. *discrimination time*) je razlika između vremena reakcije u zadatku C i vremena reakcije u zadatku A: $\mathbf{VR_C - VR_A}$.

Krajem 19. stoljeća metoda oduzimanja bila je popularna s obzirom na to da je obećavala objektivno istraživanje mentalnih procesa. Zanimljivo je da je većina istraživanja u prvom laboratoriju za eksperimentalnu psihologiju na Sveučilištu u Leipzigu koji je 1879. osnovao njemački (i prvi) eksperimentalni psiholog Wilhelm Wundt (1832. – 1920.) uključivala upravo metodu oduzimanja i mjerenje vremena reakcije. Međutim, ubrzo su se počeli pojavljivati problemi. Pokazalo se da metoda proizvodi nekonzistentne rezultate jer su se jako razlikovala vremena trajanja istog mentalnog procesa izmjerena u različitim laboratorijima na različitim ispitanicima. Oswald Külpe (1893/1909) je napisao detaljnu kritiku metode te je zaključio da problemi proizlaze iz toga što je pretpostavka o čistom umetanju mentalnih procesa pogrešna. Naime, kada zadatak učinimo složenijim tako da se uključi novi mentalni proces, to ne znači da će se vrijeme reakcije produžiti za neku točno određenu veličinu. Stoga se metodom oduzimanja ne može mjeriti trajanje mentalnih procesa.

6.3.2. Metoda aditivnih faktora

Saul Sternberg (1969, 1998) je razvio metodu aditivnih faktora s ciljem nadilaženja problema s kojima se suočila metoda oduzimanja. On zadržava hipotezu o stadijima mentalne obrade, odnosno hipotezu da se mentalni procesi odvijaju serijski u diskretnim fazama. Međutim, on odustaje od ideje da se može točno izmjeriti vrijeme trajanja pojedinog mentalnog procesa, odnosno odustaje od problematične pretpostavke o čistom umetanju. Umjesto toga, predlaže da stadije mentalne obrade proučavamo indirektno tako da otkrijemo nezavisne varijable ili faktore koji utječu na iste ili različite stadije mentalnog procesa. Metoda aditivnih faktora zasniva se na statističkom zaključivanju, a ne na računanju razlika u vremenima obavljanja različitih zadataka. Polazna točka je faktorski ili složeni eksperimentalni nacrt i analiza varijance (ANOVA). U faktorskom eksperimentu uvode se dvije ili više nezavisnih varijabli ili faktori kojima se manipulira kako bi se ispitao njihov utjecaj na vrijeme reakcije. ANOVA je statistički postupak koji razlaže varijabilitet opažen u istraživanju na komponente koje se mogu pripisati zasebnom djelovanju faktora (glavni efekt faktora), interakciji među faktorima i greški mjerenja.

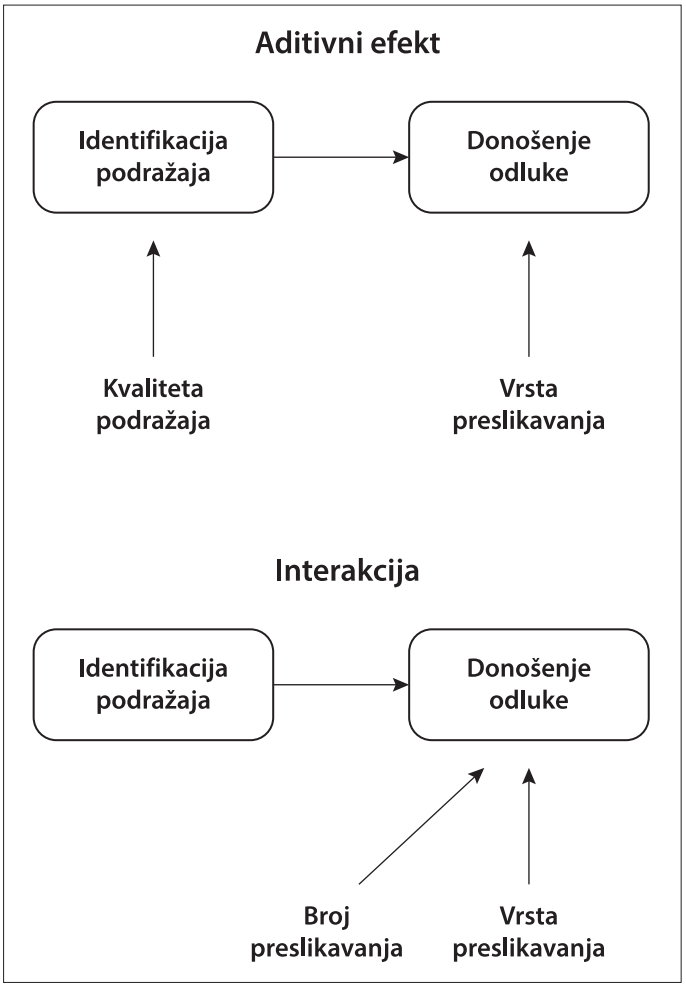
Sternberg (1969, 1998) je predložio dva pravila za zaključivanje o stadijima mentalne obrade na osnovi statističkog utjecaja faktora na vrijeme reakcije. Prvo, ako dva faktora



Slika 6.3. Rezultati hipotetskog eksperimenta mjerenja vremena reakcije u kojem se pojavio aditivni efekt između kvalitete podražaja (cijela brojka ili oštećena brojka) i vrste preslikavanja (poznato ili nepoznato) te drugog eksperimenta u kojem se pojavila interakcija između vrste preslikavanja (poznato ili nepoznato) i broja preslikavanja (2 ili 8)

utječu na različite stadije mentalne obrade, njihovo će se djelovanje očitovati kao glavni (aditivni) efekti u VR-u, odnosno varijable će imati statistički značajan glavni efekt u VR-u, ali neće biti interakcije među njima. To je posljedica činjenice da svaki od faktora djeluje na različiti stadij obrade koji čine seriju pa se njihovi učinci zbrajaju u vremenu reakcije. Drugo, ako dva faktora utječu na isti stadij mentalne obrade, njihovo će se djelovanje očitovati kao interakcija u VR-u. To je posljedica činjenice da se njihovi utjecaji mogu poništavati ili pojačavati te će njihov ukupan učinak na VR biti manji ili veći nego što bi proizveli u slučaju da utječu na različite stadije.

Kao primjer, pretpostavimo da u eksperimentu zajedno variramo kvalitetu podražaja i vrstu preslikavanja između podražaja i odgovora. Kao podražaje upotrebljavamo brojke, a zadatak ispitanika je odgovoriti što brže i točnije može pritiskom na označenu tipku kada se pojavi odgovarajuća brojka prema pravilima koja ćemo opisati poslije. Pri tome brojke se prikazuju ili cijele ili djelomično obrisane, odnosno oštećene kako bi se otežao proces identifikacije. Također, variramo preslikavanje između podražaja i odgovora na način da zadatak može biti pritisnuti tipku koja je označena kao 2 kada se prikaže brojka 2 što možemo označiti kao poznato preslikavanje. S druge strane, zadatak možemo i otežati tako da tražimo od ispitanika da pritisne tipku 6 kada se pojavi brojka 4, a tipku



Slika 6.4. Interpretacija rezultata eksperimenata s prethodne slike u skladu s metodom aditivnih faktora. Radi jednostavnosti ovdje su prikazana samo dva stadija mentalne obrade (identifikacija i donošenje odluke), ali se podrazumijeva da su u vrijeme reakcije uključeni i osjetno kodiranje i motorički odgovor.

4 kada se pojavi brojka 6. U ovom slučaju riječ je o nepoznatom preslikavanju između podražaja i odgovora. Dakle, u eksperimentu istovremeno variramo kvalitetu podražaja (cijeli ili oštećeni) i vrstu preslikavanja između podražaja i odgovora (poznato ili nepoznato). Ove dvije varijable neće proizvesti interakciju u vremenu reakcije jer kvaliteta podražaja djeluje na identifikaciju podražaja, dok će vrsta preslikavanja utjecati na donošenje odluke. Naime, smanjena kvaliteta podražaja, tako da ga djelomično oštetimo, produžit će vrijeme reakcije u odnosu na cijele podražaje, ali to će produženje biti podjednako i za poznato za nepoznato preslikavanje. Isto tako, nepoznato preslikavanje produžuje vrijeme reakcije u odnosu na poznato preslikavanje, ali to će produženje biti

podjednako veliko i za cijele i za oštećene brojke. Dakle, učinak ovih dvaju faktora na vrijeme reakcije se zbraja i manifestirat će se kao glavni ili aditivni efekti u ANOVI kao što možemo vidjeti na slici 6.3. Karakteristično za aditivne efekte je da se manifestiraju kao paralelni pravci na grafu.

S druge strane, pretpostavimo da unutar istog eksperimenta variramo vrstu preslikavanja između podražaja i odgovora i broj takvih preslikavanja. Vrstu preslikavanja opisali smo u prethodnom paragrafu, a pretpostavimo da broj preslikavanja može biti ili 2 ili 8. Dakle, u skupu podražaja mogu biti ili samo dvije brojke ili osam brojki. Pri tome za obje razine faktora broja preslikavanja možemo kreirati poznato i nepoznato preslikavanje kako bismo imali potpuno križanje između svih nivoa faktora uključenih u eksperiment. U ovom slučaju, obje varijable djeluju na isti stadij mentalne obrade, tj. na donošenje odluke (slika 6.4.). Naime, nepoznato preslikavanje otežava donošenje odluke jer je potrebno napraviti dodatno mentalno procesiranje kako bi se ispitanik prisjetio pravila po kojem se preslikavaju podražaji i odgovori. Međutim, u slučaju poznatog preslikavanja, razlika u težini zadatka između 2. i 8. preslikavanja neće biti prevelika. S druge strane, kod nepoznatog preslikavanja, ako imamo 8 preslikavanja zadatak će biti mnogo teži nego kada postoje samo 2 preslikavanja. Stoga će se u ovom eksperimentu pojaviti interakcija kao što možemo vidjeti na slici 6.3. Za razumijevanje ove slike ključno je usmjeriti pažnju na vertikalne usporedbe, tj. na činjenicu da je kod poznatog preslikavanja, razlika između 2. i 8. preslikavanja manja nego ista usporedba u uvjetu nepoznatog preslikavanja. Drugim riječima, pravci na grafu neće biti paralelni kao kod aditivnih efekata.

6.4. Faktori koji utječu na vrijeme reakcije

Na jednostavni VR utječe pripremljenost ispitanika, odnosno njegovo očekivanje da će uskoro uslijediti prezentacija podražaja. Stoga se u istraživanjima upotrebljava fiksacijska točka ili znak upozorenja koji usmjerava pažnju ispitanika na nadolazeći podražaj (Jensen, 2006; Meyer i sur. 1988). Pri tome važnu ulogu ima predperiod koji može biti nepromjenjiv tijekom cijelog bloka pokušaja ili može varirati od pokušaja do pokušaja unutar istog bloka. Ako je predperiod nepromjenjiv, jednostavni VR je najkraći za vrlo kratke predperiode (300 ms) i postupno se povećava kako se predperiod produžuje. Kod varijabilnih predperioda koji se prezentiraju slučajnim redoslijedom, jednostavni VR je duži za predperiode koji su kraći od prosječnog predperioda unutar bloka pokušaja. S

druge strane, za predperiode koji su duži od prosjeka, jednostavni VR je katkad kraći, ali katkad pokazuje i tendenciju porasta u odnosu na prosječni predperiod (Welford, 1980). Drugi aspekt pripremljenosti je mišićna napetost koja je povezana s općom pobuđenosti korteksa. Pri tome postoji optimalna razina mišićne napetosti i kortikalne pobuđenosti koja će dovesti do najbrže reakcije. Preniska razina pobuđenosti usporava prijenos informacija o podražaju, dok previsoka pobuđenost unosi previše šuma i time otežava detekciju podražaja.

Modalitet osjeta također utječe na jednostavni VR. Kod podražaja srednjeg intenziteta, jednostavni VR je oko 140 ms za slušne podražaje, oko 180 ms za vidne podražaje te oko 150 ms za dodir. Jednostavni VR mjeren je i kod drugih osjeta kao što su okus, bol i kinestezija gdje su izmjerene vrijednosti iznad 300 ms. Različiti VR-ovi vjerojatno reflektiraju različite brzine fizikalnih i kemijskih procesa koji se nalaze u podlozi detekcije podražaja u osjetilima. Primjerice, pretpostavlja se da je sporija reakcija na svjetlo u odnosu na zvuk ili dodir posljedica činjenice da se detekcija svjetla oslanja na složene biokemijske procese u retini (8. poglavlje) koji zahtijevaju više vremena nego mehanička transdukcija u unutrašnjem uhu (11. poglavlje) ili na koži (14. poglavlje). Nadalje, različiti osjetni sustavi imaju različitu brzinu kojom reagiraju na promjene kao što je prezentacija novog podražaja što također utječe na opažene razlike u brzini reagiranja (Welford, 1980).

Jednostavni VR smanjuje se povećanjem intenziteta podražaja, do određene granice, odnosno platoa, nakon čega intenzitet više nema utjecaja na VR. Ovaj odnos opisuje **Pieronov zakon**[9]:

$$VR = a + \frac{b}{I^n}$$

gdje su a i b konstante, I je intenzitet podražaja, a n je eksponent koji se mijenja ovisno o osjetnom modalitetu i uvjetima prezentacije podražaja. Nadalje, jednostavni VR kraći je ako se vidni (ili slušni) podražaj prezentira u oba oka (uha) nego ako se prezentira samo u jedno oko (uho). I površina podražaja kao i trajanje podražaja imaju mali utjecaj na VR pri čemu je VR kraći za veće površine i za dužu prezentaciju podražaja sugerirajući da i kod VR-a dolazi do prostorne i vremenske sumacije slično kao i kod

[9] Louis Charles Henri Piéron (1881. – 1964.) bio je francuski psiholog i smatra se jednim od utemeljitelja znanstvene psihologije u Francuskoj. Otkrio je i opisao zakon koji se po njemu zove.

detekcije podražaja što smo opisali u prvom poglavlju. Međutim, treba imati na umu da su ovo mali efekti koji se javljaju unutar uskog raspona vrijednosti trajanja i veličine podražaja (Welford, 1980).

Kod izbornog vremena reakcije važan je faktor broj podražaja i odgovora, odnosno broj alternativa između kojih se bira. Odnos između broja alternativa i vremena reakcije opisuje **Hickov zakon** koji smo predstavili u prethodnom poglavlju. Ovdje ćemo samo podsjetiti da prema Hickovu zakonu izborno vrijeme reakcije raste linearno s količinom prenesene informacije, odnosno s entropijom. Vježba, odnosno ponovljeno izlaganje istim podražajima smanjuje izborni VR, ali nema znatan utjecaj na jednostavni VR. Utjecaj vježbe na izborni VR može se opisati kao padajuća funkcija logaritma ($\log_{10}$) od broja pokušaja. Na primjer, kod izbornog VR-a s dvije alternative, ako je u prvom pokušaju izmjeren VR od 725 ms, kod desetog pokušaja VR će se smanjiti na 626 ms, kod stotog pokušaja na 527 ms, a kod tisućitog pokušaja na 428 ms. Dakle, vježba najbrže djeluje na VR na početku mjerenja, unutar prvih deset pokušaja, a zatim njezin utjecaj usporava tako da je potrebno sve više povećavati broj pokušaja da bi se smanjilo VR. Također, efekt je vježbe veći što je veći broj alternativa između kojih se bira.

Kod izbornog VR-a javljaju se i **serijski efekti**, što znači da odgovor na prethodnom pokušaju može utjecati na odgovor u sljedećem pokušaju. Na primjer, ako ispitanik pogriješi na prethodnom pokušaju, pokušat će biti oprezniji na sljedećem kako ne bi opet pogriješio, ali time će produljiti VR. Nasuprot tomu, ako se zareda jedan za drugim niz pokušaja koji zahtijevaju isti odgovor, VR će se umjetno skratiti zbog ponavljanja. Rješenje za kontrolu serijskih efekata je da se podražaji prezentiraju slučajnim rasporedom za svakog ispitanika. Uz pretpostavku da se upotrebljava velik broj pokušaja, slučajni raspored prezentacije podražaja osigurat će poništavanje serijskih efekata. Zanimljivo je i da neke varijable, za koje bismo očekivali da će imati veliki utjecaj na VR, zapravo imaju vrlo mali utjecaj ili uopće ne utječu na VR. Takvi su faktori motivacija ispitanika, korištenje matrice isplate, odnosno nagrađivanja ili kažnjavanja određenog odgovora i davanje povratnih informacija o točnosti izvedbe (Jensen, 2006).

Na kraju spomenimo i važna obilježja VR-a kao varijable koja ga čine atraktivnim za znanstvena istraživanja. Naime, VR je omjerna mjerna skala jer ima apsolutnu nulu i ekvidistantne jedinice. Međutim, na razini pojedinca rezultati pokazuju pozitivno asimetričnu distribuciju. Razlog asimetriji je taj što VR ne može biti manji od 0, ali može, u nekim, rijetkim pokušajima, biti jako dug zbog trenutačne nepažnje ili distrakcije ispitanika. Ovakvi će odstupajući rezultati (engl. *outliers*) povećati desni rep distribucije

VR-a. Predloženo je nekoliko procedura kojima se nastoji smanjiti utjecaj odstupajućih rezultata (Ratcliff, 1993). Prvo, podaci se mogu transformirati koristeći se nelinearnim funkcijama kao što je logaritam ili drugi korijen koje će smanjiti desni rep distribucije VR-a. Druga mogućnost je da se odstupajući podaci izbace iz analize prema odgovarajućem kriteriju. Primjerice, pravilo može biti da izbacimo podatke koji odstupaju više od tri standardne devijacije od aritmetičke sredine grupe ispitanika. Treća je mogućnost da se, bez izbacivanja podataka, za sažimanje podataka po ispitanicima upotrebljava medijan vremena reakcije, a ne aritmetička sredina jer odstupajući podaci ne utječu toliko na medijan koliko na aritmetičku sredinu.

6.5. Trgovina između brzine i točnosti

U kronometrijskim istraživanjima ispitanici se mogu koristiti dvjema strategijama: truditi se biti što brži i pri tome zanemariti točnost ili truditi se biti što točniji i zanemariti brzinu odgovaranja. Iako se u uputama prije provođenja istraživanja ispitanicima naglasi da se trude odgovarati što brže i što točnije mogu, u stvarnosti je teško zadovoljiti oba zahtjeva istovremeno. Ova se pojava naziva **trgovina između brzine i točnosti** (engl. *speed-accuracy trade-off*) i predstavlja prijetnju za internalnu valjanost kronometrijskih istraživanja (Welford, 1980). Naime, pri ispitivanju utjecaja neke nezavisne varijable, ispitanici mogu promijeniti strategiju odgovaranja u situaciji promjene nivoa nezavisne varijable. Dakle, promjene u vremenu reakcije ne možemo više pripisati djelovanju nezavisne varijable, nego djelovanju trgovine između brzine i točnosti. Kako bi se uvjerili da nije došlo do ove pojave, istraživači moraju zajedno analizirati i brzinu i točnost odgovora na svim razinama nezavisne varijable. Moguća su tri scenarija:

1. Točnost je podjednaka na svim razinama nezavisne varijable (NV). Tada razlike opažane u vremenu reakcije možemo pripisati djelovanju nezavisne varijable.
2. Točnost je veća u onim razinama NV-a u kojima ispitanici pokazuju i brže reagiranje (kraći VR). I u ovom slučaju nije došlo do trgovine između brzine i točnosti, odnosno razlike među razinama NV-a možemo pripisati djelovanju NV-a.
3. Problematičan je slučaj kada je točnost veća u onim razinama NV-a u kojima je VR duži, odnosno ispitanici su sporiji u odgovaranju. U tom slučaju ne možemo promjene u VR-u pripisati samo djelovanju NV-a, nego je možda došlo do promjene u strategiji odgovaranja ispitanika.

6.6. Modeli vremena reakcije

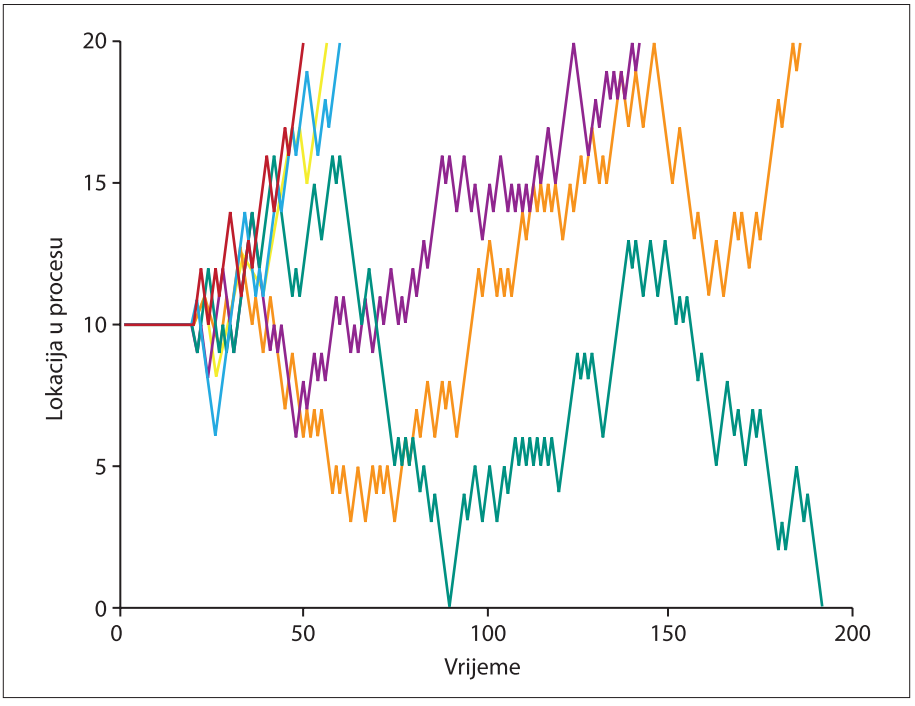
I metoda oduzimanja i metoda aditivnih faktora zasnivaju se na ideji o serijskoj, diskretnoj obradi informacija. Međutim, suvremene spoznaje o anatomiji i fiziologiji živčanog sustava pokazuju da je mozak paralelan, interaktivan uređaj za obradu informacija. Na osnovi toga, McCelland (1979) je predložio model prema kojem se obrada informacija odvija paralelno i dolazi do kontinuiranog „prelijevanja" informacija između različitih faza. Drugim riječima, nema jasnih temporalnih granica među fazama mentalne obrade. Zato je ovaj model nazvao **model kaskade**. To znači da identifikacija podražaja može započeti prije nego što je osjetno kodiranje završilo, donošenje odluke može započeti prije nego što su osjetno kodiranje i identifikacija završili itd. Pokazao je da se rezultati mnogih kronometrijskih istraživanja mogu simulirati njegovim modelom kaskade, što znači da je teško razlučiti je li izmjereno vrijeme reakcije posljedica djelovanja paralelnih ili serijskih procesa. Stoga je McClelland svojim modelom otvorio pitanja koja su i dalje neriješena (Meyer i sur., 1988):

- Odvijaju li se mentalni procesi serijski ili paralelno?
- Odvijaju li se mentalni procesi u diskretnim fazama ili kontinuirano?

Moderni se pristupi modeliranju VR-a fokusiraju na razumijevanje procesa donošenja odluka kod izbornog VR-a i njegova razlikovanja od ostalih procesa. Većina se modela zasniva na ideji serijskog uzorkovanja informacija (engl. *sequential sampling*), odnosno akumulaciji dokaza za svaku od opcija između kojih se bira (engl. *evidence accumulation*). Razvijeno je više modela serijskog uzorkovanja od kojih ćemo detaljnije prikazati **model difuzije** (Ratcliff, 2023; Ratcliff i McKoon, 2008). Prema modelu difuzije, ispitanik uzorkuje informacije iz okoline koje se uzimaju kao dokazi za jednu od alternativa za odgovor. Dokazi se akumuliraju tijekom vremena dok se ne dostigne prag za jedan od odgovora i taj je odgovor odabran za izvođenje. Vrijeme od početka akumulacije dokaza do dostizanja praga za jednu od alternativa naziva se vrijeme odluke (engl. *decision time*) koje se može statistički odvojiti od vremena potrebnog za izvođenje ostalih procesa kao što su osjetno kodiranje i motorički odgovor (engl. *non-decision time*). Pri tome akumulacija dokaza je pod stalnim utjecajem šuma, što znači da će ponekad akumulacija dokaza prevagnuti prema pogrešnom odgovoru.

Kako model difuzije akumulira dokaze i donosi odluku, možemo vidjeti na slici 6.5. Model difuzije zasniva se na statističkom (Wienerovu) procesu koji ima početnu točku

koja je u ovom primjeru 10 i dvije granice, odnosno pragove za dva suprotna odgovora koji se nalaze na 0 i 20. Pri tome arbitrarno možemo odrediti da je 20 granica za točan, a 0 za netočan odgovor. Dakle, kada proces difuzije prijeđe jednu granicu, generira se odgovarajući odgovor. U svakom trenutku dokazi za jednu od alternativa se akumuliraju kao mali skokovi prema gore ili dolje. Hoće li proces biti više sklon skoknuti prema gore ili dolje, određeno je parametrom koji se naziva brzina zanošenja (engl. *drift rate*) koji definira vjerojatnost skoka prema točnom odgovoru u rasponu od 50 % do 100 %. Brzina zanošenja određena je kvalitetom informacija koje se akumuliraju, a kvalitetu pak određuje težina zadatka. Na primjer, ako u zadatku prepoznavanja slova zamaglimo slova tako da ih je teže identificirati, time smo smanjili kvalitetu informacija koje se akumuliraju i ispitaniku će trebati više vremena za identifikaciju slova. Dakle, što je kvaliteta informacija manja, to će i vjerojatnost skokova prema jednoj alternativi biti



Slika 6.5. Model difuzije. Šest različitih putanja statističkog procesa koji akumulira dokaze za jedan od dvaju mogućih odgovora koji su predstavljeni kao granice ili pragovi procesa na 0 i 20. Početna je točka postavljena na 10, što znači da je proces nepristran, odnosno jednako udaljen od dvaju odgovora, ali može biti i pristran te može započeti bliže jednom od odgovora.

manja (bliža 50 %), pa će posljedično i vrijeme reakcije biti duže. Na slici 6.5. također vidimo da je proces u svakom pokušaju prešao nešto drukčiji put, jer bira svaki sljedeći korak po slučaju, i time je stvorio varijabilitet u vremenu reakcije. Proces je u jednom pokušaju napravio i pogrešku. Naime, dolazak procesa do 0 je pogrešan jer smo prethodno odredili da je 0 granica za netočan odgovor.

6.7. Primjeri kronometrijskih zadataka

U ovom poglavlju ukratko ćemo predstaviti nekoliko zadataka koji se zasnivaju na mjerenju vremena reakcije. Ovo nije cjeloviti popis svih mogućih kronometrijskih zadataka jer je njih mnogo, već služi kao ilustracija na koje je sve različite načine moguće upotrijebiti vrijeme reakcije za ispitivanje perceptivnih i kognitivnih procesa.

6.7.1. Eriksenov zadatak

Američki kognitivni psiholozi Barbara A. Eriksen i Charles W. Eriksen su dizajnirali zadatak (Eriksen i Eriksen, 1974) kojim se ispituje kontrola odgovora. Zadatak se sastoji od identifikacije ciljnih slova i njihova raspoređivanja u dvije kategorije koje su povezane s dvama mogućim odgovorima. Kao ciljni podražaji korištena su slova H, K, S i C. U svakom pokušaju prezentira se jedno slovo, a zadatak je ispitanika da odgovori pomicanjem male poluge u lijevu stranu ako je riječ o slovu H ili K ili u desnu stranu ako je riječ o slovima S i C. U dijelu pokušaja slova se prezentiraju samostalno, ali u dijelu pokušaja slova su okružena drugim slovima iz podražajnog skupa, i to po tri sa svake strane. Pri tome moguće su tri eksperimentalne situacije. Slovo može biti okruženo istim slovom (HHHHHHH), ili drugim slovom iz iste kategorije odgovora (KKKHKKK), ili slovom iz suprotne kategorije odgovora (SSSSHSSS ili CCCHCCC). Okolna slova služe kao pobočnici (engl. *flankers*) koji potencijalno mogu ometati identifikaciju ciljnog podražaja u sredini. Stoga se ovaj zadatak još naziva i zadatak pobočnika (engl. *Eriksen flanker task*). Rezultati su pokazali da nema razlike u VR-u i točnosti između prezentacije identičnog pobočnika i pobočnika koji pripada istoj kategoriji odgovora. S druge strane, pobočnici koji pripadaju suprotnoj kategoriji odgovora usporavaju odgovor i povećavaju broj grešaka u odnosu na pobočnike iz iste kategorije odgovora. Ovaj efekt objašnjava se nadmetanjem među suprotnim odgovorima jer pobočnici, iako su potpuno nevažni za zadatak, ipak se identificiraju do razine da mogu aktivirati pripre-

mu svojeg odgovora i na taj način ometati pripremu i izvođenje suprotnog odgovora, tj. onog odgovora koji je povezan s ciljnim podražajem.

6.7.2. Simonov zadatak

U jednoj varijanti Simonova zadatka[10] slušni se podražaji prezentiraju u lijevo ili desno uho. Ispitanici odgovaraju tako da u jednom bloku pokušaja pomiču polugu u lijevu stranu, a u drugom bloku pokušaja pomiču polugu u desnu stranu. Simon (1969) je pokazao da su ispitanici brže pomicali polugu ulijevo kada je podražaj prezentiran u lijevo nego u desno uho i obratno, brže su pomicali polugu udesno kada je podražaj prezentiran u desno nego u lijevo uho. Slično tomu, Craft i Simon (1970) su pokazali da ispitanici brže odgovaraju lijevom rukom kada je podražaj bio prezentiran u lijevom vidnom polju u odnosu na prezentaciju u desnom vidnom polju i obrnuto. Pri tome kojom rukom treba odgovoriti, određuje boja točke koja je prezentirana u oko. U obama opisanim istraživanjima riječ je o primjerima kompatibilnosti između podražaja i odgovora gdje se VR skraćuje zbog slaganja mentalnih reprezentacija podražaja i odgovora. Drugim riječima, brže ćemo reagirati ako se odgovara u smjeru gdje se nalazi podražaj.

6.7.3. Stroopov zadatak

Slično nadmetanje između dvaju suprotnih odgovora kao kod Eriksenova zadatka prisutno je i kod Stroopova zadatka[11] gdje ispitanik mora imenovati boju kojom je napisana riječ za boju (Stroop, 1935). U slučaju kada je riječ za boju nesukladna boji u kojoj je prikazana, ispitanicima je teško imenovati boju, odnosno imenovanje je sporije i s više grešaka nego u kontrolnom zadatku u kojem se imenuje boja besmislenih riječi ili skupa znakova. Stroopov se eksperiment sastojao od triju uvjeta:

- Sukladan uvjet u kojem se imenuje boja riječi koja označava upravo tu boju (npr. **CRVENO**, **PLAVO**, **ZELENO**)

[10] J. Richard Simon (1929. – 2017.) bio je američki eksperimentalni psiholog koji je otkrio i opisao efekt koji je kasnije nazvan Simonov efekt i koji se demonstrira u zadatku također nazvanom prema njemu.

[11] John Ridley Stroop (1897. – 1973.) bio je američki eksperimentalni psiholog značajan zbog svojih istraživanja interferencije u kogniciji među kojima se najviše ističe upotreba zadatka kojeg je razvio i koji nosi njegovo ime.

- Nesukladan uvjet u kojem se imenuje boja riječi koja označava neku drugu boju (npr. **CRVENO**, **PLAVO**, **ZELENO**)
- Kontrolni uvjet u kojem se imenuje boja skupa znakova koji nemaju značenje (npr. ###, ***, **$$$**)

U sukladnom uvjetu ispitanici su nešto brži nego u kontrolnom (za 20-ak ms). Ovo ubrzanje u procesiranju iste boje i riječi za boju naziva se Stroopova facilitacija. S druge strane, nesukladni uvjet dovodi do Stroopove interferencije, odnosno do usporenja u reagiranju u odnosu na kontrolni uvjet koje može biti i veće od 100 ms.

Zanimljivo je da značenje riječi ometa imenovanje boja, ali nema obrnutog utjecaja, odnosno boje ne ometaju čitanje riječi. Postoje i druge verzije Stroopova zadatka kao što je određivanje lokacije riječi kao što su LIJEVO, DESNO, GORE ili DOLJE koje mogu biti prezentirane lijevo, desno, gore ili dolje. Primjerice, riječ LIJEVO prezentira se u lijevi (sukladni uvjet) ili u desni dio vidnog polja (nesukladni uvjet). Ispitanicima je teže odrediti da se riječ LIJEVO nalazi desno nego kada se nalazi lijevo od fiksacijske točke. Isto tako, imenovanje objekta na osnovi crteža otežano je kada se u sredini crteža nalazi riječ koja označava neki drugi objekt. Nadalje, u numeričkom zadatku ispitanici moraju odrediti koliko je brojeva prezentirano na ekranu. U nesukladnom uvjetu prezentira se npr. 444 ili 2222. U ovom slučaju značenje pojedinih brojki ometa određivanje njihove brojnosti (MacLeod, 1991).

6.7.4. Zadatak vidnog pretraživanja

U svakodnevnom životu često se nalazimo u situaciji kada moramo pronaći neki važan predmet zbog čega sustavno pretražujemo cijelu okolinu. U laboratoriju se takve situacije ispituju u zadacima u kojim se od ispitanika traži da pronađu ciljni podražaj pri čemu je on okružen mnoštvom drugih podražaja koji ometaju pretragu (Wolfe, 2020). Zato takve podražaje nazivamo distraktori. Pri tome se ispituje brzina i točnost pronalaženja ciljnog podražaja. U polovici pokušaja ciljni podražaj je prisutan, a u polovici nije kako bi se kontroliralo slučajno pogađanje ispitanika. Ciljni podražaj može biti definiran jednim obilježjem (npr. pronađite crveni objekt među zelenim distraktorima) ili kombinacijom dvaju obilježja (npr. pronađite crvenu vertikalnu liniju među distraktorima koji mogu biti zelene vertikalne i horizontalne linije ili crvene horizontalne linije). Glavna varijabla kojom se manipulira je broj distraktora i na osnovi toga se konstruira funkcija pretraživanja posebno za pokušaje u kojima je ciljni

podražaj prisutan i posebno za pokušaje u kojima nije prisutan. Tipični su rezultati da vrijeme pretraživanja bitno ovisi o težini zadatka. U zadatku pretraživanja jednog obilježja brzina je pretraživanja neovisna o broju distraktora, odnosno funkcija pretraživanja je ravna crta paralelna s apscisom. Drugim riječima, pretraživanje je brzo, automatsko i bez napora te se može reći da ciljni podražaj iskače među distraktorima. S druge strane, u zadatku pretraživanja gdje je ciljni podražaj definiran kombinacijom dvaju obilježja, brzina pretraživanja ovisi o broju distraktora na način da funkcija pretraživanja raste linearno s brojem distraktora. U ovom slučaju, pretraživanje je sporo, serijsko i zahtijeva napor.

6.7.5. Zadatak uspoređivanja slova

Cilj ovog zadatka je ispitivanje vremena potrebnog za doziv dobro naučenoga verbalnog koda iz dugoročnog pamćenja. Upotrebljavaju se dvije verzije zadatka u kojem se slova uspoređuju po sličnosti, a ispitanik daje binarni odgovor isto/različito (Posner i Mitchell, 1967). U prvoj verziji, slova se uspoređuju po fizičkoj sličnosti, a zanemaruje se njihovo značenje. U ovom slučaju, parovi istih podražaja su AA, BB, aa i bb, a parovi različitih podražaja su Aa, Bb, AB i, ab. U drugoj verziji zadatka, slova se uspoređuju po njihovu imenu pri čemu se zanemaruju njihova fizička obilježja pa su u ovom slučaju parovi istih podražaja AA, BB, Aa i Bb, dok su parovi različitih podražaja AB, ab, Ab i aB. Logika ovog zadatka je u tome što uspoređivanje po fizičkoj sličnosti ne zahtijeva doziv informacija iz dugoročnog pamćenja, a usporedba po imenu zahtijeva. Stoga se oduzimanjem vremena potrebnog za rješavanje zadatka usporedba po imenu i zadatka fizičke usporedbe može dobiti vrijeme potrebno za doziv verbalnog materijala iz dugoročnog pamćenja.

6.7.6. Zadatak pretraživanja radnog pamćenja

Cilj ovog zadatka je ispitivanje brzine traženja informacija u radnom pamćenju. Ispitaniku se serijski prezentira niz simbola, kao što su npr. brojke ili slova. Ovaj se skup obično naziva pozitivni skup. Nakon kratkog intervala od 2 sekunde nakon prezentacije zadnjeg podražaja ispitaniku se prezentira jedan simbol i traži se da odredi je li taj simbol bio prethodno prikazan u pozitivnom skupu ili ne. Pri tome veličina pozitivnog skupa varira od pokušaja do pokušaja. Zanimljivo je da vrijeme odgovora raste linearno u funkciji broja podražaja u pozitivnom skupu, i to i za odgovor DA kada je traženi

simbol prisutan u pozitivnom skupu i za odgovor NE kada traženog simbola nema u pozitivnom skupu (Sternberg, 1966, 1969). Ovo je neočekivan nalaz kada je u pitanju odgovor DA jer bismo očekivali da pretraživanje stane kada se pronađe traženi simbol. Ovakvi rezultati sugeriraju da se radno pamćenje pretražuje sustavno, odnosno prolazi se kroz cijeli skup koji se održava u radnom pamćenju bez obzira na to što se traženi simbol možda nalazi na početku liste. Isti efekt javlja se i za brojke, slova i druge simbole. Poslije su se studije koristile simultanom prezentacijom pozitivnog skupa u trajanju od 2 do 3 s. Međutim, i u ovom obliku prezentacije vrijeme odgovora raste linearno s povećanjem pozitivnog skupa i za odgovor DA i za odgovor NE, i to bez obzira na položaj simbola unutar skupa.

6.7.7. Zadatak leksičke odluke

Ovaj smo zadatak već sreli na početku poglavlja. Cilj zadatka leksičke odluke je ispitati brzinu vidnog prepoznavanja riječi (Rubenstein i sur., 1970). Ispitaniku se prezentira niz slova koja mogu tvoriti smislenu riječ ili pseudoriječ koja nema značenje u ispitivanom jeziku. Zadatak ispitanika je odrediti je li prezentirani niz slova smislena riječ ili ne. Pseudoriječi se kreiraju tako da budu izgovorljive, odnosno da budu slične pravim riječima kako bi se zadatak učinio težim. Iako zadatak ne zahtijeva duboku razinu procesiranja lingvističkih informacija, ipak se pokazalo da mnoge varijable utječu na brzinu njegova rješavanja. Na primjer, što je frekventnost riječi veća, to je i vrijeme leksičke odluke kraće. Frekventnost riječi definira se kao broj pojavljivanja dane riječi na milijun riječi unutar korpusa tekstova određenog jezika. Također, homonimi se brže prepoznaju od riječi koje to nisu. Homonimi su riječi koje se isto izgovaraju i pišu, ali imaju različito značenje, kao npr. riječ LUK koja može označavati povrće ili oružje. Nadalje, valencija riječi utječe na brzinu leksičke odluke pri čemu se brže prepoznaju pozitivne riječi od negativnih ili neutralnih. Pretpostavlja se da ovakvi efekti nastaju zbog toga što prepoznavanje riječi aktivira mentalni leksikon, a obilježja njegove organizacije dolaze do izražaja pri rješavanju zadatka leksičke odluke.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Više informacija o povijesti mentalne kronometrije, Dondersovoj metodi oduzimanja kao i glavnim otvorenim pitanjima može se pronaći u Meyer i sur. (1988). Welford (1980) donosi detaljan pregled eksperimentalnih istraživanja varijabli koje utječu na jednostavno i izborno vrijeme reakcije. Jensen (2006) je napravio pregled istraživanja individualnih razlika u vremenu reakcije uključujući povezanost s inteligencijom i dobi. Metoda aditivnih faktora je detaljno opisana u Sternberg (1998). Forstmann i sur. (2016) i Smith i Ratcliff (2023) opisuju model difuzije kao i njegove primjene u analizi kronometrijskih podataka u psihologiji i neuroznanosti. Pored modela difuzije, postoje i drugi modeli izbornog vremena reakcije koji se zasnivaju na nešto drukčijim mehanizmima, a koji su opširnije opisani u Donkin i Brown (2018) i Heathcote i Matzke (2022). Neuronske osnove vremena reakcije i perceptivnog donošenja odluka opisane su u Schall (2001) i Smith i Ratcliff (2004). Schall (2019) uspoređuje novije neuroznanstvene nalaze s predikcijama modela serijskog uzorkovanja.

Pojmovnik

Asinkronija početka podražaja (SOA)
Kada se usporedno prezentiraju dva podražaja, asinkronija početka podražaja je razlika u vremenu početka prezentacije jednog podražaja u odnosu na početak prezentacije drugog podražaja. SOA se upotrebljava za ispitivanje procesa vremenskog grupiranja i razdvajanja podražaja.
Vidjeti i: međupodražajni interval

Donošenje odluke
Mentalni proces izbora odgovora između više mogućih opcija na osnovi identifikacije podražaja. U Dondersovoj metodi vrijeme donošenja odluke računa se kao razlika između vremena reakcije u zadatku B (izborno vrijeme reakcije) i zadatku C (idi/ne idi).
Vidjeti i: identifikacija podražaja

Fiksacijska točka ili križić
Znak upozorenja (npr. + ili ×) koji pomaže usmjeriti pažnju ispitanika na lokaciju nadolazećeg podražaja kako *vrijeme reakcije* ne bi uključivalo i vrijeme orijentacije ispitanika na podražaj, odnosno vrijeme pretraživanja gdje je podražaj.
Vidjeti i: predperiod, vrijeme reakcije

Hickov zakon
Psihofizički zakon prema kojem izborno vrijeme reakcije raste proporcionalno s logaritmom broja alternativa između kojih se bira.
Vidjeti i: izborno vrijeme reakcije

Identifikacija podražaja
Mentalni proces prepoznavanja i kategorizacije podražaja koji prethodi donošenju odluke o odgovoru. U Dondersovoj metodi računa se kao razlika između vremena reakcije na zadatku C (idi/ne idi zadatak) i zadatku A (jednostavno vrijeme reakcije).
Vidjeti i: donošenje odluke, metoda oduzimanja

Idi/ne idi zadatak (engl. *Go/No-go task*)
Zadatak u kojem se traži odgovor samo na jedan podražaj, ali se prezentira više različitih podražaja tako da ispitanik mora uključiti proces identifikacije podražaja, ali ne i proces donošenja odluke. U Dondersovoj metodi ovakav zadatak naziva se zadatak C.
Vidjeti i: diskriminativno vrijeme reakcije

Izborno vrijeme reakcije
Vrijeme reakcije u zadatku u kojem postoji više podražaja i više odgovora tako da ispitanik mora uključiti i proces iden-

tifikacije podražaja i proces donošenja odluke. U Dondersovoj metodi ovakav zadatak naziva se zadatak B.
Vidjeti i: Hickov zakon, metoda oduzimanja

Jednostavno vrijeme reakcije
Vrijeme reakcije u zadatku u kojem postoji samo jedan podražaj i jedan odgovor. U Dondersovoj metodi ovakav zadatak naziva se zadatak A.
Vidjeti i: metoda oduzimanja

Međupodražajni interval (ISI)
Kada se uzastopno prezentiraju dva podražaja, međupodražajni interval je vremenski razmak između kraja prezentacije prvog podražaja i početka prezentacije drugog podražaja. ISI je varijabla kojom se često manipulira u kronometrijskim istraživanjima.
Vidjeti i: asinkronija početka podražaja

Mentalna kronometrija
Znanstvena disciplina koja se bavi istraživanjem trajanja mentalnih procesa. Glavna varijabla koja se mjeri je vrijeme reakcije, odnosno vrijeme potrebno da se odgovori na postavljeni zadatak.
Vidjeti i: vrijeme reakcije, metoda aditivnih faktora, metoda oduzimanja

Metoda aditivnih faktora
Metoda za indirektno istraživanje stadija mentalne obrade putem pronalaženja različitih varijabli ili faktora koje utječu na iste ili različite stadije mentalnog procesa. Zasniva se na statističkom zaključivanju (glavni efekti i interakcija u faktorskom nacrtu), a ne na računanju razlika u vremenima obavljanja različitih zadataka. Ako dvije varijable utječu na isti stadij mentalne obrade, pojavit će se interakcija među njima u vremenu reakcije. S druge strane, ako dvije varijable utječu na različite stadije mentalne obrade, one će pokazati aditivni efekt u vremenu reakcije.
Vidjeti i: stadij mentalne obrade, vrijeme reakcije, metoda oduzimanja, model kaskade

Metoda oduzimanja
Dondersova metoda za određivanje trajanja pojedinih mentalnih procesa kao što su identifikacija podražaja ili donošenje odluka usporedbom vremena reakcije u zadacima različite složenosti.
Vidjeti i: vrijeme reakcije, donošenje odluke

Model difuzije
Moderni pristup modeliranju vremena reakcije koji se fokusira na razumijevanje procesa donošenja odluka kod izbornog vremena reakcije i njegova razlikovanja od ostalih procesa. Zasniva se na ideji serijskog uzorkovanja informacija, odnosno akumulaciji dokaza za svaku od opcija između kojih se bira.
Vidjeti i: donošenje odluke

Model kaskade
Model mentalne obrade informacija koji pretpostavlja paralelno, preklapajuće odvijanje mentalnih procesa, suprotno od serijskih diskretnih stadija u metodi oduzimanja i metodi aditivnih faktora.
Vidjeti i: metoda oduzimanja, stadij mentalne obrade

Motorički odgovor
Reakcija ispitanika na podražaj koja može biti u obliku pritiska na tipku (rukom) ili na pedalu (nogom) ili u obliku verbalnog odgovora koji se snima.
Vidjeti i: vrijeme reakcije

Osjetno kodiranje
Početni stadij mentalne obrade tijekom kojeg se podražaj pretvara u živčane impulse.
Vidjeti i: metoda oduzimanja, stadij mentalne obrade, identifikacija podražaja

Pieronov zakon
Psihofizički zakon prema kojem je jednostavno vrijeme reakcije obrnuto proporcionalno potencijalnoj funkciji intenziteta podražaja. Drugim riječima, što je intenzitet podražaja veći, to će jednostavno vrijeme reakcije biti kraće.
Vidjeti i: jednostavno vrijeme reakcije

Predperiod
Vrijeme između prezentacije fiksacijske točke i podražaja.
Vidjeti i: fiksacijska točka

Stadij mentalne obrade
Diskretna faza mentalne obrade (npr. osjetno kodiranje, identifikacija podražaja, donošenje odluke, motorički odgovor). Ima jasno odvojen početak i kraj koji se ne preklapaju s drugim stadijima.
Vidjeti i: metoda oduzimanja, metoda aditivnih faktora

Trgovina između brzine i točnosti
Kada se ispitanik trudi odgovarati što brže, napravit će više grešaka, a ako se trudi biti što točniji, bit će i sporiji, odnosno njegovo vrijeme reakcije će biti duže. Ove dvije strategije odgovaranja treba uzeti u obzir pri interpretaciji rezultata s vremenom reakcije.
Vidjeti i: vrijeme reakcije

Vrijeme reakcije (VR)
Vrijeme proteklo između početka prezentacije podražaja i davanja odgovora. Osnovna mjera u mentalnoj kronometriji. U složenijim se kognitivnim zadacima upotrebljava i termin vrijeme odgovora.
Vidjeti i: jednostavno vrijeme reakcije, izborno vrijeme reakcije

LITERATURA

CRAFT, J. L. i SIMON, J. R. (1970). Processing symbolic information from a visual display: Interference from an irrelevant directional cue. *Journal of Experimental Psychology, 83*(3), 415–420. https://doi.org/10.1037/h0028843

DONDERS, F. C. (1969). On the speed of mental processes. *Acta Psychologica, 30*, 412–431. https://doi.org/10.1016/0001-6918(69)90065-1 (Engleski prijevod originalnog članka koji je objavljen 1868. godine.)

DONKIN, C. i BROWN, S. D. (2018). Response times and decision-making. U E.-J. Wagenmakers (Ur.), *Stevens' handbook of experimental psychology and cognitive neuroscience: Vol. 5. Methodology* (4. izdanje, str. 349–382). Wiley.

ERIKSEN, B. A. i ERIKSEN, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics, 16*(1), 143–149. https://doi.org/10.3758/BF03203267

FORSTMANN, B. U., RATCLIFF, R. i WAGENMAKERS, E. J. (2016). Sequential sampling models in cognitive neuroscience: Advantages, applications, and extensions. *Annual Review of Psychology, 67*, 641–666. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-122414-033645

HEATHCOTE, A. i MATZKE, D. (2022). Winner takes all! what are race models, and why and how should psychologists use them? *Current Directions in Psychological Science, 31*(5) 383–394. https://doi.org/10.1177/09637214221095852

JENSEN, A. R. (2006). *Clocking the mind: Mental chronometry and individual differences*. Elsevier.

KÜLPE, O. (1909). *Outlines of psychology: Based upon the results of experimental investigation* (3. izdanje). Macmillan. (Engleski prijevod originalnog rada koji je objavljen 1893. godine.)

MACLEOD, C. M. (1991). Half a century of research on the Stroop effect: An integrative review. *Psychological Bulletin, 109*(2), 163–203. https://doi.org/10.1037/0033-2909.109.2.163

McCLELLAND, J. L. (1979). On the time relations of mental processes: An examination of systems of processes in cascade. *Psychological Review, 86*, 287–330. https://doi.org/10.1037/0033-295X.86.4.287

MEYER, D. E., OSMAN, A. M., IRWIN, D. E. i YANTIS, S. (1988). Modern mental chronometry. *Biological Psychology, 26*(1-3), 3–67. https://doi.org/10.1016/0301-0511(88)90013-0

POSNER, M. I. i MITCHELL, R. F. (1967). Chronometric analysis of classification. *Psychological Review, 74*(5), 392–409. https://doi.org/10.1037/h0024913

RATCLIFF, R. (1993). Methods for dealing with reaction time outliers. *Psychological Bulletin, 114*(3), 510–532. https://doi.org/10.1037/0033-2909.114.3.510

RATCLIFF, R. i McKOON, G. (2008). The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks. *Neural Computation, 20*(4), 873–922. https://doi.org/10.1162/neco.2008.12-06-420

RUBENSTEIN, H., GARFIELD, L. i MILLIKAN, J. A. (1970). Homographic entries in the internal lexicon. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior, 9*(5), 487–494. https://doi.org/10.1016/s0022-5371(70)80091-3

SCHALL, J. D. (2019). Accumulators, neurons, and response time. *Trends in Neurosciences, 42*(12), 848–860. https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.10.001

SIMON, J. R. (1969). Reactions toward the source of stimulation. *Journal of Experimental Psychology, 81*(1), 174–176. https://doi.org/10.1037/h0027448

SMITH, P. L. i RATCLIFF, R. (2004). Psychology and neurobiology of simple decisions. *Trends in Neurosciences, 27*(3), 161–168. https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.01.006

SMITH, P. L. i RATCLIFF, R. (2023). An introduction to the diffusion model of decision making. U B. U. Forstmann i B. M. Turner (Ur.) *An introduction to model-based cognitive neuroscience* (str. 49–70). Springer.

STERNBERG, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science, 153*(3736), 652–654. https://doi.org/10.1126/science.153.3736.652

STERNBERG, S. (1969). Memory scanning: Mental processes revealed by reaction-time experiments. *American Scientist, 57*, 421–457.

STERNBERG, S. (1998). Discovering mental processing stages: The method of additive factors. U D. Scarborough i S. Sternberg (Ur.) *An invitation to cognitive science. Vol. 4: Methods, models and conceptual issues* (str. 703–863). MIT Press.

STROOP, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology, 18*, 643–662. https://doi.org/10.1037/h0054651

WELFORD, A. T. (1980). *Reaction times*. Academic Press.

WOLFE, J. M. (2020). Visual search: How do we find what we are looking for? *Annual Review of Vision Science, 6*, 539–562. https://doi.org/10.1146/annurev-vision-091718-015048

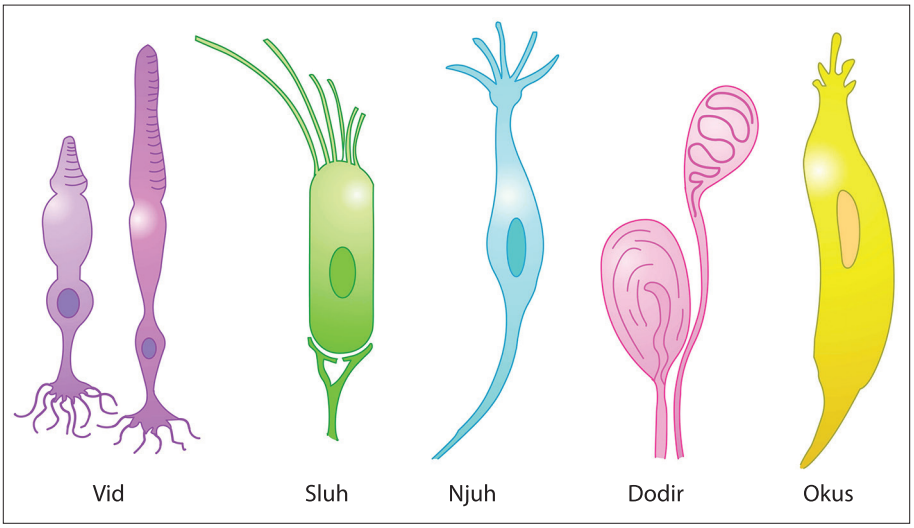
OSJETI

2

7.
Uvod u osjete

Prema *Psihologijskom rječniku*, **osjeti** su elementarni doživljaji izazvani neposrednim djelovanjem fizikalno-kemijskih procesa na osjetne organe (Petz i sur., 2005). **Osjetni organ ili osjetilo** je specijaliziran za pretvaranje podražaja iz okoline ili iz unutrašnjosti organizma u živčane impulse. **Modalitet osjeta** se odnosi na vrstu doživljaja koju stvara osjet. Na primjer, viđenje je potpuno različit doživljaj od slušanja. Osjetni modaliteti su: vid, sluh, njuh, okus, bol, dodir, vibracija, toplina, hladnoća, kinestezija/propriocepcija i vestibularni osjet. Osjeti se razlikuju i po kvaliteti, odnosno specifičnom subjektivnom doživljaju koji je povezan s određenim osjetom unutar istog modaliteta. U filozofiji se upotrebljava pojam **kvalija** (engl. *qualia*) kako bi se označio ovaj specifičan aspekt doživljaja. Kod vida su različite boje kao što su crvena, zelena ili plava primjeri osjetnih kvaliteta koje nastaju djelovanjem elektromagnetskog zračenja različitih valnih duljina na receptore smještene na retini u oku. Kod okusa su doživljaj slatkog, slanog, gorkog ili kiselog primjeri okusnih kvaliteta koji su nastali djelovanjem kemijskih svojstava različitih molekula na receptore smještene na jeziku. Kod sluha, isti ton odsviran na različitim glazbenim instrumentima proizvest će različite osjetne kvalitete (timbar) jer svaki instrument proizvodi drukčiju kombinaciju viših harmonika uz istu temeljnu frekvenciju.

U svakom osjetnom organu nalaze se **receptori**. To su posebne stanice koje mogu pretvoriti određeni oblik fizikalne energije (svjetlosnu, mehaničku, toplinsku) u živčane impulse koji se anatomskim putovima prenose do kore velikog mozga (slika 7.1.). One su jednim dijelom specijalizirane za detekciju upravo određenog oblika energije i zbog toga imaju specifičan oblik kojim se razlikuju od svih drugih stanica. Drugim dijelom receptori funkcioniraju kao i sve ostale živčane stanice jer imaju jezgru, citoplazmu i ekscitabilnu membranu. Uobičajeno, receptore dijelimo, s obzirom na osjetni modalitet, na fotoreceptore, slušne receptore, kemoreceptore, mehanoreceptore, termoreceptore i nociceptore. Ovdje također moramo napraviti terminološko razgraničenje jer se pojam receptor upotrebljava i kao oznaka za proteinske molekule koje su smještene na mem-



Slika 7.1. Shematski prikaz različitih osjetnih receptora. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

brani receptora (ili bilo koje živčane stanice). Kako bismo ove receptore razlikovali od osjetnih receptora, nazivamo ih membranski receptori.

Kao što smo prethodno spomenuli, receptori pretvaraju okolinsku energiju u električnu struju, odnosno živčane impulse jer su oni jedini „jezik" ili kod koji mozak razumije. Živčani impulsi ili akcijski potencijali imaju uvijek istu amplitudu tako da sami ne mogu prenijeti informaciju o intenzitetu podražaja. Stoga je potrebno sumiranje većeg broja impulsa. Preciznije, frekvencija okidanja impulsa (broj impulsa u jedinici vremena) može prenijeti informaciju o intenzitetu podražaja. Što je receptor primio veću količinu energije, to će češće odašiljati impulse što će neuroni u mozgu dekodirati kao veći intenzitet podražaja. Naravno, frekvencija okidanja impulsa ne može biti beskonačno velika zbog fizioloških ograničenja neurona te je obično gornja granica aktivnosti oko 200 Hz. Iznimka su neuroni u slušnom sustavu koji se mogu aktivirati do oko 1000 Hz.

Važno obilježje receptora kao i svih neurona u živčanom sustavu je da je njihova aktivnost opterećena određenom količinom šuma. Naime akcijski potencijali ne prenose se u preciznim vremenskim intervalima, nego postoji određeni varijabilitet u okidanju akcijskih potencijala. Također, receptori i neuroni pokazuju spontanu aktivnost, tj. odašilju impulse i kad nisu detektirali energiju podražaja. Na taj način otežava se detekcija i diskriminacija podražaja jer isti intenzitet podražaja može u različitim trenucima izazvati različitu razinu aktivacije istih neurona. Isto tako, spontana neuronska aktivnost

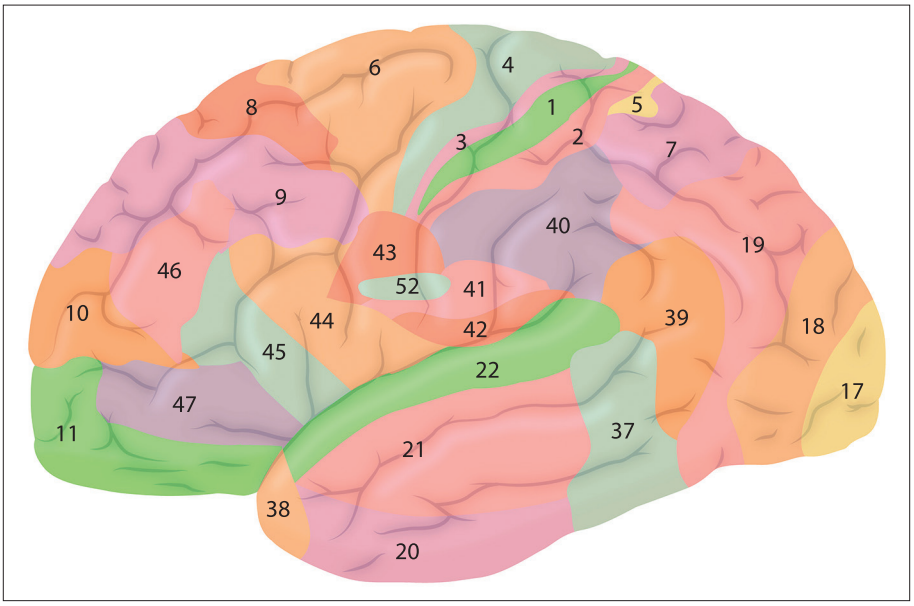
se lako može zamijeniti s prisutnošću podražaja malog intenziteta. Dakle, **cerebralni korteks** (kora velikog mozga)[12] mora pronaći način kako razlikovati signal od šuma, a to nam je već dobro poznata tema iz 4. poglavlja kada smo govorili o teoriji detekcije signala. Ovdje nam spoznaje o tome kako funkcioniraju neuroni, odnosno „šum" u njihovu radu pomaže objasniti zašto su nam, na subjektivnoj razini, zadaci detekcije i diskriminacije podražaja tako teški i zašto radimo greške.

Akcijski potencijali prenose se od receptora u osjetnom organu do kore velikog mozga anatomskim putovima, odnosno spletovima aksona koji tvore spinalne i kranijalne živce. Na tom putu dolazi do premošćivanja tako da receptori ne projiciraju izravno u korteks, nego je između njih obično nekoliko supkortikalnih anatomskih struktura koje posreduju u prijenosu impulsa. Jedna takva struktura je **moždano deblo** koje sadrži jezgre kao što su kohlearna jezgra i superiorna olivarna jezgra koje su dio slušnog sustava. Druga važna struktura je **talamus**, skupina jezgara smještenih iznad moždanog debla. Neuroni iz talamusa projiciraju prema korteksu tako da je za većinu osjeta talamus zadnja točka osjetnog puta prije nego što impulsi stignu u korteks. Istaknuto obilježje ljudskog tijela je podjela na lijevu i desnu stranu. Isto tako, veliki je mozak podijeljen na lijevu i desnu hemisferu. Stoga je važan odgovor na pitanje zadržavaju li osjetni putovi istu stranu (projiciraju ipsilateralno) ili mijenjaju stranu (projiciraju kontralateralno) na putu do korteksa.

Dijelovi korteksa koji su specijalizirani za primanje i obradu impulsa iz osjetnih organa također su integralni dio osjeta. Korteks se na osnovi citoarhitektonskih obilježja može podijeliti na 52 područja poznata kao **Brodmannova polja** ili **područja**[13] (njem. *Brodmann-Areal*) od kojih su neka usko povezana s osjetima (slika 7.2.). Primjerice, Brodmannova polja 17, 18 i 19 povezana su s vidom, dok su polja 1, 2, 3A i 3B povezana s tjelesnim osjetima (dodir, bol, temperatura). Pri tome ona Brodmannova polja koja primaju direktne projekcije iz talamusa nazivamo primarna osjetna područja, dok su ostala sekundarna jer predstavljaju daljnju elaboraciju impulsa koji dolaze iz primarnih osjetnih područja. Kod vida, primarno vidno područje je Brodmannovo polje 17,

[12] S obzirom na to da ćemo se ovim pojmom često koristiti u sljedećim poglavljima, upotrebljavat ćemo skraćeni izraz „korteks" uvijek podrazumijevajući da je riječ o cerebralnom korteksu, odnosno kori velikog mozga. Ovo ne bi trebalo stvoriti nesporazum jer se u knjizi nećemo baviti bubregom koji ima svoju koru kao ni drvećem, a ni korteksom malog mozga.

[13] Brodmannovo polje i Brodmannovo područje dva su termina od kojih su oba u upotrebi. Precizniji prijevod s njem. *Areal* ili engl. *area* bilo bi „područje". No s obzirom na to da se termin „polje" već donekle uvriježio u medicinskoj literaturi, odlučili smo se u nastavku knjige koristiti tim terminom.



Slika 7.2. Shematski prikaz Brodmannovih polja u korteksu gledanih postranično. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

dok je kod tjelesnih osjeta primarno somatosenzorno područje Brodmannovo polje 3B. Iznimka od ove pravilnosti je njuh kod kojeg projekcije iz supkortikalnih struktura zaobilaze talamus i idu direktno u veći broj kortikalnih područja koja se zajedno nazivanju primarni njušni korteks. Dakle, primarni njušni korteks nije jedna jasno definirana anatomska cjelina, odnosno nije jedno Brodmannovo polje kao kod drugih osjeta.

Temeljni zadatak **osjetne neuroznanosti** je povezati fizikalno-kemijska obilježja okoline s neuronskom aktivnošću receptora u osjetnim organima te osjetnih neurona u anatomskim putovima i u korteksu. Osnovna pretpostavka je da je aktivnost pojedinog neurona povezana s osjetom kao subjektivnim doživljajem. Kao što ćemo vidjeti u sljedećim poglavljima, ostvaren je veliki napredak u razumijevanju neuronskih osnova osjeta. Stoga smo pri predstavljanju svakoga osjetnog sustava usvojili strukturu koja uključuje pet sastavnica:

1. **opis podražaja** koji uključuje fizikalna ili kemijska svojstva podražaja iz okoline koji mogu djelovati na receptorski dio odgovarajućeg osjetnog organa
2. **opis osjetnog organa** s posebnim naglaskom na receptore i nastanak živčanih impulsa

3. **opis anatomskih putova** koji provode živčane impulse od osjetila do osjetnih područja u korteksu
4. **opis kortikalnih područja** bitnih za odgovarajući osjetni modalitet te
5. **opis osjetnih doživljaja**.

Poznavanje svih pet sastavnica nužno je za razumijevanje odgovarajućeg osjetnog sustava. Kako vidimo, prva sastavnica tiče se fizike ili kemije, sastavnice 2.-4. neuroznanosti i neuropsihologije, a sastavnica 5. psihologije i psihofizike. Za 2., 3. i 4. sastavnicu, u Prilozima (poglavlje 22.) nalazi se poseban podsjetnik iz neuroznanosti u kojem su izdvojene fiziološke i anatomske spoznaje relevantne za sve osjete, ali koje bi previše opteretile tekst kad bi se ponavljale u opisu svakog osjeta. U petoj sastavnici, koja uvijek čini zadnji dio opisa svakog osjeta, vraćamo se pitanjima s početka knjige, odnosno pitanjima detekcije, diskriminacije i identifikacije podražaja, pa i onom najsloženijem pitanju kvalije. Vidjet ćemo da je u nekim domenama otkrivena visoka razina suglasja između načina kako neuroni reagiraju na podražaj i našeg subjektivnog doživljaja. Međutim, u drugim domenama nema takvog jednostavnog slaganja između neuronske i psihološke razine te su brojna pitanja još uvijek ostala otvorena. Drugim riječima, u mnogim je slučajevima naš subjektivni doživljaj kompleksniji od onoga što trenutačno znamo o neuronima koji su uključeni u njegov nastanak. Pitanje neuronskih osnova svijesti je fascinantna tema o kojoj više možete pročitati u Šimić i Tkalčić (2024).

U sljedećih sedam poglavlja detaljno ćemo opisati osjete počevši od vida, sluha i kemijskih osjeta, pa do kožnih i tjelesnih osjeta. Predstavit ćemo njihove anatomske, fiziološke i psihofizičke aspekte kao i fizikalna i kemijska obilježja podražaja koji ih izazivaju. Započet ćemo s vidom o kojem imamo najviše informacija, tako da su vidu posvećena čak tri sljedeća poglavlja.

Pojmovnik

Brodmannova polja
(Brodmannova područja)
Citoarhitektonski različita područja korteksa. Identificirao ih je njemački anatom Korbinian Brodmann početkom 20. stoljeća te se po njemu i nazivaju. Mnoga su važna za proučavanje osjeta kao što je to Brodmannovo polje 17 za vid ili polje 3B za tjelesne osjete.
Vidjeti i: cerebralni korteks

Cerebralni korteks
Kora velikog mozga debljine 2 do 4 mm koja čini ukupno 40 % možđane mase. Strukturno se može podijeliti horizontalno u šest slojeva stanica i vertikalno u stupce. Površinu korteksa obilježavaju nabori koji se nazivaju vijuge i usjeci među vijugama koji se nazivaju brazde.
Vidjeti i: talamus, modalitet osjeta, Brodmannova polja

Kvalija (engl. *qualia*)
Filozofski pojam koji označava subjektivni svjesni doživljaj kao što je npr. plava boja neba ili slatki okus čokolade. Pitanje je kakvo je to iskustvo i koja su obilježja mentalnog stanja koje odgovara plavoj boji ili okusu slatkog.
Vidjeti i: kvaliteta osjeta, osjet

Kvaliteta osjeta
Različiti subjektivni doživljaji unutar istog osjetnog modaliteta (npr. crvena, plava, zelena i žuta boja; slatki, slani, gorki i kiseli okus). Usko povezana s pojmom kvalija, ali razlika je u tome što je kvaliteta osjeta samo oznaka za postojanje različitih kategorija doživljaja unutar istog modaliteta, dok se kvalija odnosi na dublje pitanje o samoj prirodi takvih doživljaja.
Vidjeti i: kvalija, osjet

Modalitet osjeta
Vrsta osjeta koji se doživljava, poput vida, sluha ili mirisa. Svaki modalitet ima svoje specifične receptore.
Vidjeti i: osjetilo, *osjet*

Osjet
Elementarni doživljaj izazvan neposrednim djelovanjem podražaja na osjetilo.
Vidjeti i: modalitet osjeta, osjetilo

Osjetilo
Osjetni organ koji je specijaliziran za pretvaranje energije iz okoline (fizički podražaj) u živčane impulse koji se prenose prema korteksu (npr. oko, uho, koža).
Vidjeti i: receptori, modalitet osjeta

Osjetna neuroznanost
Grana neuroznanosti koja proučava aktivnost receptora u osjetnim organima i osjetnih neurona u anatomskim putovima i u korteksu. Osnovna pretpostavka takvih istraživanja je da je aktivnost pojedinog neurona povezana s osjetom kao subjektivnim doživljajem.
Vidjeti i: osjet, osjetilo, receptori, talamus, cerebralni korteks, kvaliteta osjeta

Osjetljivost
Sposobnost osjetnog sustava da detektira ili razlikuje podražaje.
Vidjeti i: osjet, osjetilo

Receptori
Specijalizirane stanice koje primaju podražaje i pretvaraju ih u živčane impulse.
Vidjeti i: osjetilo, modalitet osjeta

Talamus
Supkortikalna skupina jezgara koje prenose impulse s osjetnih organa prema korteksu. Svaka je jezgra specijalizirana za jedan osjet.
Vidjeti i: osjetilo, cerebralni korteks

LITERATURA

PETZ, B. i sur. (2005). *Psihologijski rječnik* (2. izdanje). Naklada Slap.
ŠIMIĆ, G. i TKALČIĆ, M. (2024). *Uvod u neuroznanost svijesti*. Ljevak.

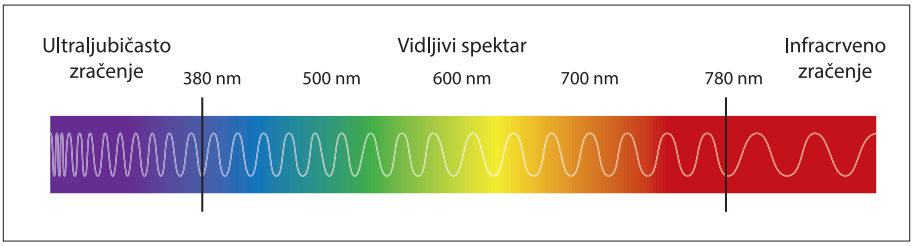
8.
Vid: Svjetlost i oko

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što je svjetlost i koja su njezina obilježja
- kako izmjeriti količinu svjetlosti i kako se ona ponaša u interakciji s okolinom
- kako je građeno oko
- kako se oko pomiče i kako se formira slika u oku
- kako oko detektira svjetlost putem fotoreceptora u retini
- što je receptivno polje stanice i kakva receptivna polja postoje u retini

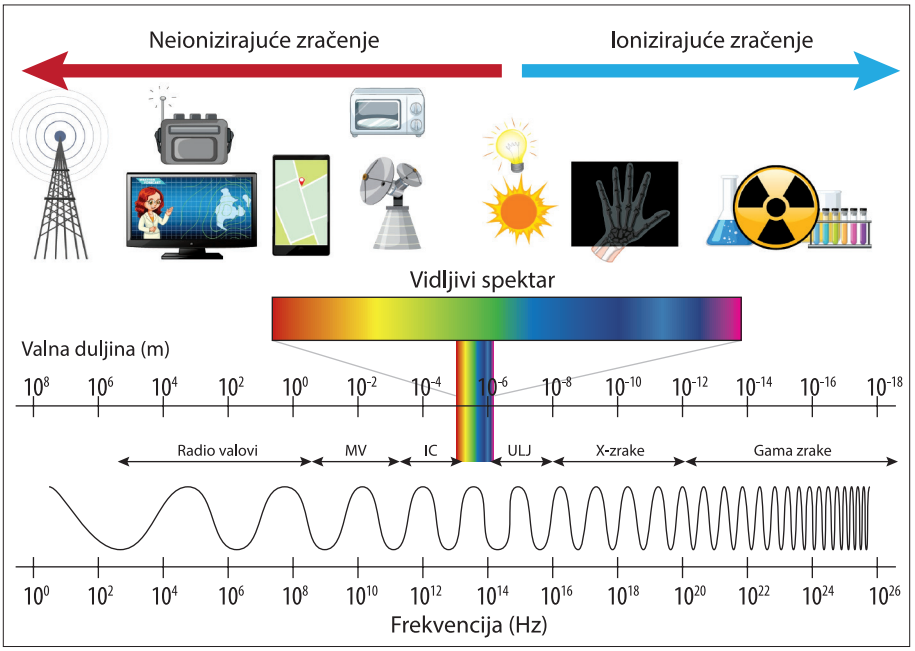
8.1. Svjetlost

Adekvatni podražaj za ljudski vid je **svjetlost (vidljivi spektar)**, a to je uzak pojas elektromagnetskog (EM) zračenja u rasponu od oko 380 do oko 780 nanometara nm valne duljine (slika 8.1.). Nanometar je vrlo sićušna udaljenost od 10^{-9} m, tj. milijarditi dio metra. Navedeni raspon ne treba shvaćati kao fiksan, nego kao prosječne vrijednosti pri čemu donja granica vidljivosti varira od 360 do 400 nm, a gornja od 750 do 830 nm ovisno o količini energije koju svjetlost nosi kao i o karakteristikama ispitanika kao što je njihova dob (Sliney, 2016). Naime, što smo stariji, raspon vidljivog spektra se smanjuje. Slični se rasponi vidljivog spektra javljaju kod većine životinja, ali postoje i zanimljiva odstupanja. Kod nekih insekata poput pčela vidljivi spektar obuhvaća i nešto kraće valne duljine koje zalaze u područje ultraljubičastog zračenja, a kod nekih gmazova, poput zmija, osjetljivost se proteže prema dužim valim duljinama koje obuhvaćaju dio infracrvenog zračenja.



Slika 8.1. Vidljivi spektar. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

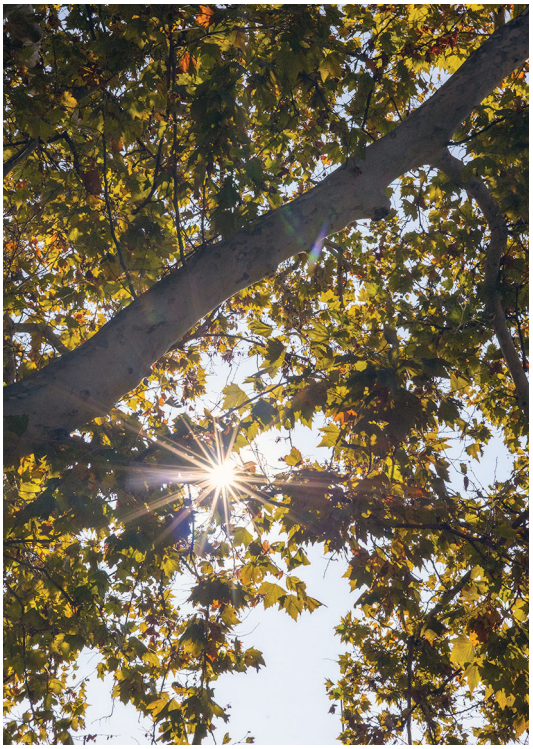
Cjelokupni spektar EM zračenja je vrlo širok i proteže se od valova s vrlo kratkim valnim duljinama poput gama-zračenja (10^{-11} m), preko rendgenskog zračenja (X zračenje), ultraljubičastog zračenja, vidljivog spektra, infracrvenog zračenja, mikrovalova i širokih zona radiovalova koji zahvaćaju valne duljine od više centimetara do nekoliko kilometara (slika 8.2.). Zračenja koja imaju kraće valne duljine od vidljive svjetlosti nose veću količinu energije i mogu biti opasna za ljudsko zdravlje. Taj dio spektra još se



Slika 8.2. Spektar EM zračenja uključuje uski pojas koji vidimo kao svjetlost (vidljivi spektar). MV – mikrovalovi, IC – infracrveno zračenje, ULJ – ultraljubičasto zračenje. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

naziva i ionizirajuće zračenje. Srećom, atmosfera Zemlje uglavnom je neprozirna za veći dio visokoenergetskog ionizirajućeg zračenja koje stiže sa Sunca i drugih astronomskih objekata.

Postavlja se pitanje zašto je ljudski vid evoluirao tako da vidimo samo navedeni uski raspon EM valova. Sunčevo zračenje (slika 8.3.) odašilje cijeli EM spektar oko sebe, pa tako i prema Zemlji. Zašto ne vidimo, na primjer, rendgensko zračenje ili radiovalove? Odgovor je da nam vidljivi spektar EM zračenja pruža najviše informacija o okolini. Kao prvo, atmosfera je uglavnom neprozirna za kraće valne duljine od vidljivog spektra, pa bi slike u takvom vidu bile prilično tamne. S druge strane, valne duljine duže od vidljivog spektra ne ulaze u interakciju s objektima, već ih zaobilaze, kao što je to slučaj s radiovalovima. Dakle, vidljivi spektar predstavlja optimalno rješenje za vid jer ima dovoljno kratke valne duljine da ulazi u interakciju s površinama objekata oko nas (ono što vidimo je reflektirana svjetlost s površina), i to u mediju u kojem se takvo zračenje rasprostire bez prevelike interferencije. Također, u našoj okolini nema ometajućih izvora koji isijavaju zračenje u vidljivom dijelu spektra.



Slika 8.3. Sunce je najveći izvor svjetlosti na našem planetu Zemlji, tako da rotacija planeta utječe na dvije kvalitativno potpuno različite situacije osvjetljenja (dan i noć) čija izmjena utječe na dnevne cikluse gotovo svih živih organizama.

Druge dvije važne karakteristike svjetlosti su velika brzina i pravocrtno gibanje u prostoru. Svjetlost se kreće u vakuumu najvećom mogućom brzinom u prirodi od gotovo 300 000 km/s. To znači da sve događaje u okolini koje možemo opaziti, opažamo praktički trenutačno. To je vrlo važno za naš doživljaj stvarnosti i za koordinaciju gibanja u okolini. Za sve svakodnevne situacije gdje se opažaju udaljenosti od nekoliko centimetara do nekoliko desetaka kilometara, kašnjenje svjetlosti toliko je maleno da je potpuno zanemarivo. Ipak, ako se zamislimo nad time, uvidjet ćemo da zapravo nikada ne opažamo točnu sadašnjost, nego detektiramo svjetlost s malim kašnjenjem, odnosno kao da gledamo u neposrednu prošlost. Ta razlika opažanja od prave sadašnjosti postaje mnogo više izražena kod astronomskih promatranja. Astronomske udaljenosti toliko su velike da čak i svjetlosti trebaju veliki vremenski intervali da prevali svemirska prostranstva. Sunce je udaljeno oko osam svjetlosnih minuta, što znači da ako bi se Sunce ovog trenutka ugasilo, mi bismo to vidjeli tek za osam minuta jer toliko svjetlosti treba da stigne od Sunca do Zemlje. Još zanimljivije, galaktika Andromeda vidljiva je golim okom na noćnom nebu i poznata je kao mala maglica M31 (Messier 31) u zviježđu Andromeda. To je najudaljeniji objekt koji se može vidjeti očima, bez pomoći teleskopa. Udaljenost Andromede od Zemlje je približno 2.5 milijuna svjetlosnih godina što je udaljenost koju svjetlost prevali u 2.5 milijuna godina. Danas kad promatramo Andromedu, mi zapravo vidimo kako je izgledala prije 2.5 milijuna godina.

Svjetlosne se zrake prostiru pravocrtno kroz prostor (osim kada prelaze iz medija jedne gustoće u medij druge gustoće pri čemu se lome). Pravocrtno gibanje svjetlosti važno je za vid jer nam omogućuje precizno određivanje položaja objekta u prostoru. Također, pravocrtno gibanje čuva geometrijska obilježja objekta čija se slika projicira u oko što je nužan preduvjet za prepoznavanje objekta. Kad bi svjetlosne zrake neprestano vijugale, slika objekta koja bi stigla u oko bila bi deformirana i time neprepoznatljiva.

8.1.1. Dvojna priroda svjetla

Fizičari su otkrili da se svjetlost istovremeno ponaša kao val i kao čestica. Na valnu prirodu svjetlosti upućuje pokus britanskog polimata Thomasa Younga (1773. – 1829.) s dvostrukim prorezom koji je proveo 1801. Ako se između izvora svjetlosti i neprozirnog zaslona postavi pregrada koja na sebi ima dva uska proreza, na zaslonu će se pojaviti difrakcijski uzorak što je posljedica interferencije valova. Naime, nakon prolaska kroz proreze, valovi svjetlosti iz dvaju se izvora međusobno zbrajaju i pojačavaju amplitude na brjegovima i poništavaju i smanjuju amplitude na dolovima zbog čega na zaslonu

nastaje karakterističan uzorak svijetlih i tamnih područja. Svjetlost se također kao i svi valovi lomi kada prelazi iz jednog medija u drugi i možemo je opisati frekvencijom i valnom duljinom. Jedina razlika u odnosu na sve druge valove je što se svjetlost širi i kroz vakuum, odnosno prazan prostor, što znači da joj ne treba poseban medij za širenje kao što npr. zvuk treba zrak kroz koji se može širiti.

Na čestičnu prirodu svjetlosti upućuje fotoelektrični efekt koji je eksperimentalno otkrio njemački fizičar Phillip Lenard (1862. – 1947.). To je pojava da svjetlost proizvodi električnu struju kada pogodi površinu metala. Na osnovi fotoelektričnog efekta rade, primjerice, solarne elektrane. Ovaj se efekt ne može objasniti valnom teorijom jer ona predviđa da će povećanje intenziteta svjetla dovesti do povećanja kinetičke energije oslobođenih elektrona. Umjesto toga, povećava se broj elektrona, ali njihova kinetička energija ostaje ista. Njemački teorijski fizičar Max Planck (1858. – 1947.) 1900. godine je predložio da se EM zračenje sastoji od toka diskretnih paketa energije koje je nazvao kvanti. Svaki kvant nosi količinu energije koja je određena umnoškom frekvencije zračenja i Planckove konstante. Naime, kvanti vibriraju određenom frekvencijom, pa zbog toga imaju i obilježje valova. Ukupnu količinu energije zračenja možemo odrediti tako da izmjerimo broj kvanata na svakoj od frekvencija od kojih se zračenje sastoji.

Polazeći od Planckove hipoteze o kvantima, teorijski fizičar Albert Einstein (1879. – 1955.) 1905. godine je objasnio fotoelektrični efekt kao posljedicu interakcije kvanata svjetlosti i elektrona pri čemu, pri apsorpciji, kvanti predaju svu svoju energiju elektronima. Kada se poveća intenzitet svjetla, zapravo se u svjetlosnom toku poveća broj kvanta, pa se zbog toga poveća i broj elektrona koji su ih apsorbirali, odnosno preuzeli njihovu energiju. Čestice ili kvanti svjetlosti nazvani su **fotoni**. Teorijski radovi Plancka i Einsteina postavili su temelje za kvantnu mehaniku prema kojoj se sva materija može promatrati i kao val i kao čestica (Mather, 2022; Sliney, 2016).

8.1.2. Mjerenje količine svjetla

Za psihofizička mjerenja osjetljivosti važno je točno opisati podražaj, a tome služe odgovarajući mjerni instrumenti i jedinice. U fizici postoje dva sustava za mjerenje intenziteta svjetla, a to su radiometrijski i fotometrijski sustav. Radiometrija je općenitiji sustav koji se bavi mjerenjem svojstava svih elektromagnetskih valova. Mjerenja se rade elektroničkim instrumentima koji se nazivaju radiometrima. Primjenjuju se u radioastronomiji, medicinskoj dijagnostici i slično. Drugi, specifičniji sustav je fotometrija koja se bavi mjerenjem svojstava vidljive svjetlosti. Stoga je fotometrija bolje prilagođen sustav

za mjerenje karakteristika podražaja koje ljudsko oko može detektirati. U radiometrijskom sustavu količina svjetla izražava se u jedinicama energije koje proizlaze iz broja fotona koju emitira izvor svjetlosti. Na primjer, ukupna količina energije koju emitira izvor svjetla mjeri se u vatima (W). Pri tome 1 W čini 10^{18} fotona valne duljine od 555 nm. Ovakve mjerne jedinice nisu prikladne za ispitivanje vidljivog spektra jer je njegov raspon vrlo mali pa radiometrijske jedinice ne mogu dobro zahvatiti male razlike u količini svjetla koje su relevantne za ljude. Stoga je razvijen poseban sustav koji preciznije opisuje svjetlo kao podražaj u psihofizičkom istraživanju i koji se naziva fotometrijski sustav. Kako bismo olakšali snalaženje, tablica 8.1. daje usporedni prikaz radiometrijskih i fotometrijskih mjernih jedinica i njihova značenja (Mather, 2022; Sliney, 2016).

Tablica 8.1. Radiometrijske i fotometrijske jedinice za mjerenje količine svjetla (*adaptirano prema Mather (2022)*)

Mjera	Radiometrijski pojam	Radiometrijska jedinica	Fotometrijski pojam	Fotometrijska jedinica
Ukupna količina emitirane energije	Radijacijska energija ili tok	Vat (W)	Svjetlosni tok ili svjetlosna snaga	Lumen (lm)
Energija iz točkastog izvora	Radijacijski intenzitet	Vati po steradijanu* (W/sr)	Intenzitet svjetla točke (svjetlosni tok)	Kandela (cd) ili lumeni po steradijanu (lm/sr)
Energija iz većeg izvora	Radijacija	Vati po kvadratnom metru po steradijanu ($W/m^2 \cdot sr$)	Intenzitet svjetla površine** (svjetljivost, svjetloća ili luminacija)	Kandela po kvadratnom metru (cd/m^2) (nit) ili lumeni po kvadratnom metru po steradijanu ($lm/m^2 \cdot sr$)
Energija primljena na površinu	Iradijacija	Vati po kvadratnom metru (W/m^2)	Osvjetljenje ili iluminacija	Luks ili lumeni po kvadratnom metru (lm/m^2)

* Steradijan (sr) je trodimenzionalni prostorni kut čiji se vrh nalazi u središtu kugle, a na plohi kugle omeđuje površinu jednaku kvadratu polumjera kugle. Analogan je dvodimenzionalnom radijanu kod kojeg luk nad kutom odgovara polumjeru kruga.

** S obzirom na to da je teško naći adekvatan hrvatski prijevod engleskih pojmova *luminous intensity* i *luminance* odlučili smo se prvi prevesti kao intenzitet svjetla točke, a drugi kao intenzitet svjetla površine. S obzirom na to da se u najvećoj mjeri vid oslanja na svjetlo koje dolazi s površina, skraćenim pojmom „intenzitet svjetla" koristit ćemo se kao istoznačnicom za intenzitet svjetla površine.

Kandela (cd) je osnovna jedinica SI sustava kojom se izražava intenzitet svjetla koji zrači točkasti izvor (engl. *luminous intensity*). Ova mjera izražava svjetlosnu snagu po prostornom kutu za izvor svjetla koji on emitira u određenom smjeru. Kandela je definirana svjetlosnom jakošću izvora, koji u određenom smjeru zrači monokromatsko

zračenje frekvencije 540 THz (555 nm) i kojem je jakost zračenja u tom smjeru 1/683 W/sr. Veličina od 1 cd otprilike odgovara svjetlosnom intenzitetu koji emitira obična svijeća u jednom smjeru (otuda i dolazi naziv). Obična staromodna žarulja snage od 25 W emitira oko 135 cd.

Lumen (lm) je izvedena SI jedinica kojom se mjeri svjetlosni tok (engl. *luminous flux*), odnosno radijacijska energija u radiometrijskom sustavu. Jedan se lumen definira kao onaj svjetlosni tok koji točkasti izvor jakosti jedne kandele emitira u prostorni kut od jednog steradijana. Formula glasi (1 lm = 1 cd · sr). Kao primjer navedimo da štedna LED žarulja od 7 W snage može emitirati svjetlosni tok od 470 lm.

Kandela po kvadratnom metru (cd/m^2) mjerna je jedinica kojom se izražava intenzitet svjetla koji prolazi kroz jedinicu površine (engl. *luminance*). Ova je jedinica nekad bila poznata i pod imenom nit (nt). Ovo je mjerna jedinica koja se najčešće upotrebljava u psihofizici, a možemo je izmjeriti **fotometrom**. U nekim slučajevima cd/m^2 nije dovoljno precizna mjera te se upotrebljava i **troland** (Td) kao posebna mjerna jedinica za veličinu retinalnog intenziteta svjetla. Drugim riječima, troland korigira mjeru intenziteta svjetla za veličinu zjenice kroz koju svjetlost prolazi. Jedan troland definira se kao retinalno osvjetljenje koje bi odgovaralo gledanju intenziteta svjetla od 1 cd/m^2 kroz zjenicu površine 1 mm^2.

Luks (lx) je izvedena SI jedinica kojom se izražava osvjetljenje ili iluminacija (engl. *illuminance*). Luks se izražava kao omjer svjetlosnog toka (lm) i osvjetljenje površine (m^2). Primjerice, za oblačnog dana ili pod studijskom rasvjetom osvjetljenje je oko 1000 lx, za sunčanog dana oko 10000-25000 lx, u tipičnom uredu je oko 320-500 lx, u dnevnoj sobi oko 50 lx, a u noći pod punim Mjesecom 0.27-1.0 lx.

Na kraju spomenimo da izmjereni intenzitet svjetla ovisi o tome mjerimo li ga direktno s izvora svjetlosti (Sunce, žarulja, ekran monitora, televizor, bioluminiscencija) ili kao reflektiranu svjetlost s različitih površina (zid, stol, papir, cvijet ili bilo koji drugi predmet koji nije izvor svjetlosti). Također, važna je veličina površine koja emitira svjetlo, udaljenost površine od fotometra kao i kut pod kojim svjetlost dolazi do fotometra.

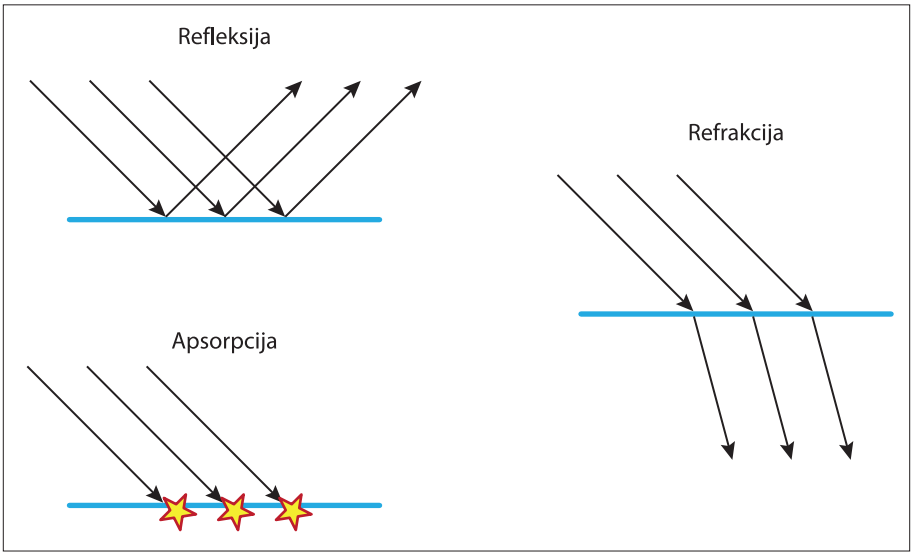
8.1.3. Interakcije svjetla s okolinom

Kada svjetlo, šireći se kroz medij (npr. zrak) dođe do granice s drugim medijem (npr. staklo ili zid), moguće su tri vrste interakcija s tim medijem: apsorpcija, refleksija i transmisija (slika 8.4.). **Apsorpcija** znači da su molekule medija upile fotone i pretvorile ih u toplinsku energiju. Crne površine upijaju više svjetla nego bijele površine i zbog toga

se brže i snažnije zagrijavaju. U fizici je poznat i pojam apsolutnog crnog tijela. To je teorijski konstrukt koji označava tijelo koje apsorbira svu svjetlost koja padne na njega (ali i emitira zračenje koje je u skladu s njegovom temperaturom). Apsorpcija je važna i za fotoreceptore u oku jer oni moraju apsorbirati fotone i pretvoriti ih u električne impulse kako bi uopće mogao započeti vid.

Refleksija (zrcaljenje) se odnosi na vraćanje zraka svjetlosti natrag u prostor iz kojeg su došle. Postoje dvije vrste refleksije: točkasta (engl. *specular*) i difuzna refleksija. Točkasta refleksija odvija se kod vrlo glatkih površina kao što su zrcala ili stakla gdje se zrake svjetlosti odbijaju pravilno prema predvidljivom kutu refleksije. S druge strane, difuzna se refleksija odvija kod neravnih, hrapavih površina kod kojih se zrake odbijaju u različitim i nepredvidljivim smjerovima. Refleksija je važna za vid jer okolinu u kojoj živimo uglavnom čine površine koje reflektiraju svjetlost, dok izvori svjetlosti čine manji dio okoline.

Transmisija se odnosi na prolaz svjetla kroz medij pri čemu dolazi do promjene smjera kretanja zraka ili **refrakcije svjetlosti (loma svjetlosti)**. Svaki medij ima **indeks refraktivnosti** koji označava veličinu promjene smjera svjetlosnih zraka. Najmanji indeks refraktivnosti je 1, što znači potpuno odsustvo refrakcije, a što je indeks veći od 1, to će lom svjetlosti biti veći. Na primjer, zrak ima indeks refraktivnosti blizu 1. S druge strane, voda ima indeks refraktivnosti od 1.33, a staklo 1.5, što znači da u vodi i staklu dolazi do jačeg loma svjetlosti nego u zraku. Važno je naglasiti da do refrakcije dolazi



Slika 8.4. Tri načina interakcije svjetlosti s okolinom

samo ako zrake svjetlosti prilaze mediju pod kosim, a ne pravim kutom. Refrakcija je također važna za vid jer leća pomoću refrakcije fokusira sliku na stražnju stranu oka.

Kao što smo prethodno spomenuli, površine reflektiraju svjetlost natrag u prostor, ali različite površine reflektiraju različitu proporciju svjetlosti u odnosu na ukupnu količinu svjetla koja ih obasjava. To se naziva **refleksivnost** površina koja je poznata i kao **albedo**. Refleksivnost se izračunava kao omjer iradijacije koja napušta površinu i iradijacije koju površina prima. Ako ovaj omjer pomnožimo sa 100, albedo se može izraziti kao postotak (%). Primjerice, albedo svježeg snijega je 80 %, a novog asfalta 4 %.

8.2. Oko

8.2.1. Smještaj i zaštita očiju

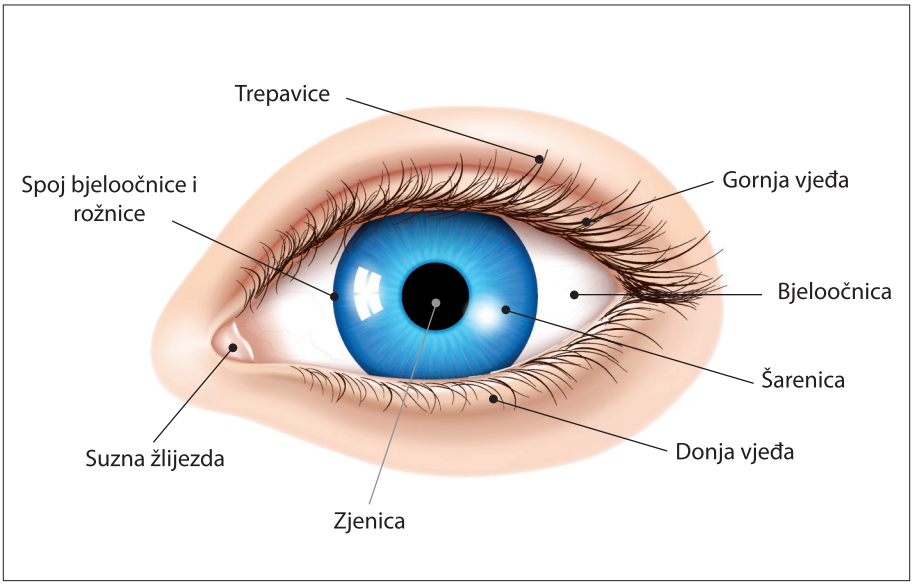
Oči su kod svih životinjskih vrsta smještene na glavi. Međutim, smještaj može varirati te razlikujemo dva osnovna tjelesna plana koja su se profilirala zbog evolucijske adaptacije. To su frontalni i lateralni smještaj očiju. Oba imaju svoje prednosti i nedostatke. **Frontalni smještaj** znači da su oči smještene na prednjoj strani glave, a kod ljudi možemo reći da su smještene na licu. Ovaj smještaj omogućuje da se vidna polja lijevog i desnog oka većim dijelom preklapaju što osigurava odličan stereoskopski vid, odnosno trodimenzionalni vid koji omogućuje dobru procjenu udaljenosti objekata od opažača. Nedostatak frontalnog smještaja je relativno malo vidno polje koje iznosi oko 180°. Životinjske vrste koje imaju ovaj smještaj u pravilu su predatori kao što su vukovi, mačke, sove i ljudi jer je za njih važno da vrlo precizno procijene udaljenost od plijena i procijene pravi trenutak za kretanje u akciju.

Lateralni smještaj znači da su oči smještene postranično na bočnim dijelovima glave. Ovakav smještaj omogućuje vrlo široko vidno polje, gotovo 360° ili oko cijele glave pa se još naziva i panoramski vid. Zahvaljujući panoramskom vidu, životinja može uočiti opasnost koja se približava s leđa. Nedostatak panoramskog vida je odsustvo stereoskopskog vida i posljedično smanjena sposobnost procjene udaljenosti u prostoru zbog premalog preklapanja vidnih polja lijevog i desnog oka. Ovaj smještaj tipičan je za vrste koje su plijen kao što su zečevi, patke, golubovi, ali i goveda, konji i zebre.

Oko je vrlo osjetljiv organ i često su ozljede oka ireverzibilne. Oštećenje oka ima za posljedicu smanjenu sposobnost snalaženja u okolini, a time i vjerojatnost preživljavanja. Stoga se evolucijom razvio dizajn glave u kojem su oči dobro zaštićene, a da isto-

vremeno mogu prikupiti što više relevantnih informacija. Naime, sa svih strana, osim prednje, oči štiti lubanjska kost jer su oči smještene u udubine u lubanji koje se nazivaju orbita. Pri tome oko ne dodiruje direktno kosti, nego se između oka i lubanje nalazi talog orbitalne masti koji sprječava trenje i omogućava glatko kretanje oka.

Zrakom stalno lebdi prašina i druge čestice koje mogu izazvati upalu kad slete na oko. Stoga s prednje strane oko štite gornja i donja vjeđa (kožni kapci), koje trepću frekvencijom od otprilike jednom svake četiri sekunde pri čemu se oko vlaži i odstranjuju se nečistoće s površine oka (slika 8.5.). Frekvencija treptanja može se povećati zbog nadraženosti oka ili emocionalnog stresa. S druge strane, tijekom koncentracije i čitanja (primjerice s računalnog ekrana) frekvencija opada i to može uzrokovati umor i suhoću očiju. Vjeđe stezanjem mogu kontrolirati i količinu svjetlosti koja stiže u oko, te se zbog umora sklapaju što je priprema za san. U funkciji zaštite očiju su i trepavice na vjeđama i suze koje se luče iz suznih žlijezda (engl. *lacrimal glands*). Suze vlaže rožnicu, čiste je i štite jer sadrže antibakterijsku tvar. Pored ovlaživanja i zaštite očiju, suze također naglašavaju izražavanje emocija te se manifestiraju pri plakanju i kod drugih intenzivnih emocionalnih iskustava. Konačno, treba spomenuti i obrve koje također štite oko od tvari koje se slijevaju niz čelo poput znoja. I obrve također imaju ulogu u socijalnoj komunikaciji jer naglašavaju izraze lica.



Slika 8.5. Pogled na oko izvana. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

8.2.2. Pokreti očiju

Ljudsko oko zahvaća relativno malo vidno polje, pogotovo kada se uzme u obzir da vid ima visoku oštrinu samo u središtu vidnog polja, dok na periferiji oštrina znatno opada. Stoga oči moraju neprestano pretraživati vidno polje kako bi mogle doći do novih informacija iz okoline. Pored toga, ako se u vidnom polju pojavi objekt koji se giba i koji je privukao našu pažnju, oči moraju biti sposobne pratiti taj objekt. Stoga oči moraju biti vrlo fleksibilne i pokretne.

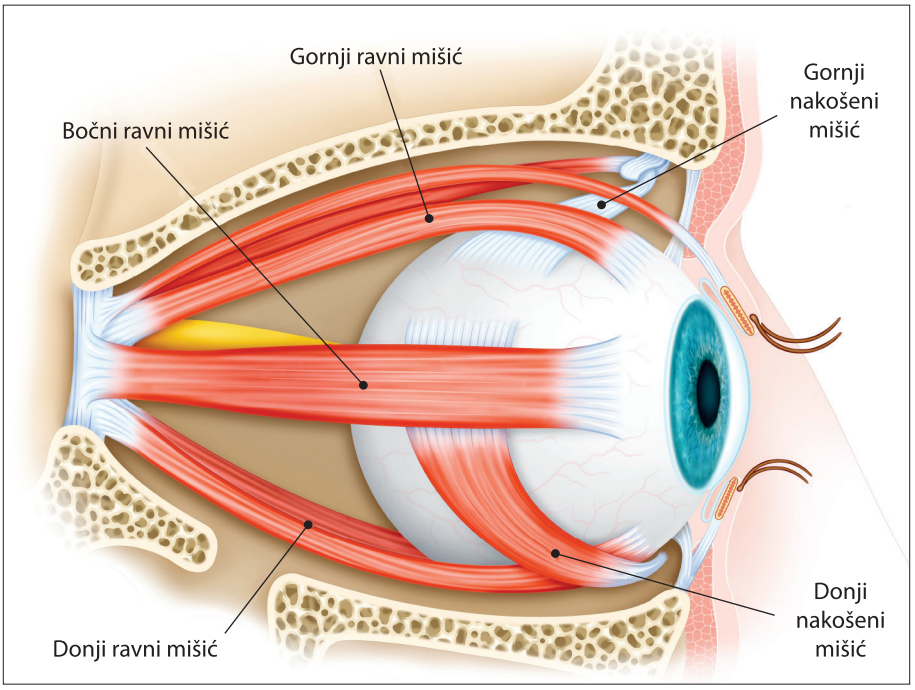
Oko se pokreće putem kontrakcije i relaksacije tri para **ekstraokularnih mišića** od kojih su dva para ravnih (gornji-donji i središnji-bočni) i jedan par nakošenih mišića (slika 8.6.). Mišići su uvijek organizirani u antagonističkim parovima tako da kada se jedan mišić kontrahira, a njegov parni mišić relaksira, dolazi do pokreta u smjeru kontrahiranog mišića. Na primjer, kada se gornji (superiorni) ravni mišić kontrahira, a donji (inferiorni) relaksira, dolazi do pokreta oka prema gore. Obrnuto, ako se donji ravni mišić kontrahira, a gornji relaksira, dolazi do pokreta oka prema dolje. Na isti su način organizirani središnji (medijalni) i bočni (lateralni) ravni mišić pri čemu kontrakcija središnjeg mišića dovodi do pokreta oka prema nosu, a kontrakcija bočnog mišića dovodi do pokreta oka od nosa u stranu. Postoji još i par nakošenih mišića (gornji i donji ili superiorni i inferiorni) koji dovode do lateralnih rotirajućih pokreta oka poznatih pod nazivima intorzija (oko rotira tako da se vrh oka pomiče prema nosu) i ekstorzija (vrh oka se odmiče od nosa). Ekstraokularne mišiće inervira treći kranijalni živac koji se zove okulomotorički živac (CN III; lat. *nervus oculomotorius*).

Pokrete oka možemo podijeliti na sedam kategorija:

- **Sakadički pokreti ili sakade** su brzi skokoviti voljni pokreti od jedne do druge fiksacije. Za planiranje i izvršavanje jedne sakade potrebno je između 150 do 200 ms. Pojam „sakada“ dolazi iz francuskog jezika (fr. *saccadé*) gdje znači ‘trzaj’. Sakadama se svojevoljno koristimo, primjerice, pri čitanju ili pri pretraživanju vidnog polja.
- **Glatko praćenje** (engl. *smooth pursuit*) su voljni pokreti kojima se netremice prati objekt koji se kreće u vidnom polju.
- **Vergentni pokreti** (engl. *vergence*) se dijele na konvergentne u kojima se točka sjecišta očnih osi približava opažaču i divergentne u kojima se točka sjecišta očnih osi udaljava od opažača. Kod vergentnih pokreta oči prelaze iste udaljenosti, ali

u suprotnim smjerovima (zato se još zovu i disjunktivni pokreti). Suprotnost od vergentnih pokreta su konjunktivni pokreti kod kojih oči prelaze istu udaljenost u istom smjeru. U konjunktivne pokrete spadaju sakade i glatko praćenje.

- **Mikrosakade** su kratki skokoviti nesvjesni pokreti kojima oko nastoji korigirati greške tijekom fiksacije. Naime, oko ima tendenciju „otklizati" od točke u koju fiksiramo pogled i mikrosakade ga vraćaju na ciljanu lokaciju. Dakle, mikrosakade nisu male sakade nego posebna vrsta pokreta koja povećava preciznost fiksacija između dviju sakada.
- **Vestibularni pokreti** održavaju pogled fiksiran na statičan objekt u okolini dok se glava ili tijelo rotira. To su nesvjesni pokreti izazvani aktivacijom vestibularnog sustava. U takve pokrete spadaju lateralni kružni pokreti koji uključuju intorziju i ekstorziju i proizlaze iz kontrakcije nakošenih mišića.
- **Optokinetički pokreti** također su nesvjesni pokreti izazvani uniformnim kretanjem velikog dijela vidne scene. Riječ je o nizu izmjena sakada i glatkog praćenja.



Slika 8.6. Očni mišići. Bočni pogled na desno oko tako da se središnji ravni mišić ne vidi jer se nalazi na suprotnoj strani od bočnog ravnog mišića. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

Primjerice, kad gledamo okolinu dok se vozimo u autu ili vlaku, najprije fiksiramo pogled na jednu točku i zatim je pratimo neko vrijeme dok nova sakada ne pomakne fokus na neku drugu točku koju zatim pratimo određeno vrijeme.

- **Fiziološki nistagmus** vrlo su kratki nesvjesni pokreti, poput trzaja, koji nastaju zbog tremora u ekstraokularnim mišićima. Tremor u mišićima je stalno prisutan te osigurava da slika na retinu uvijek pada na drugo, malo pomaknuto mjesto i time sprječava potpunu adaptaciju fotoreceptora.

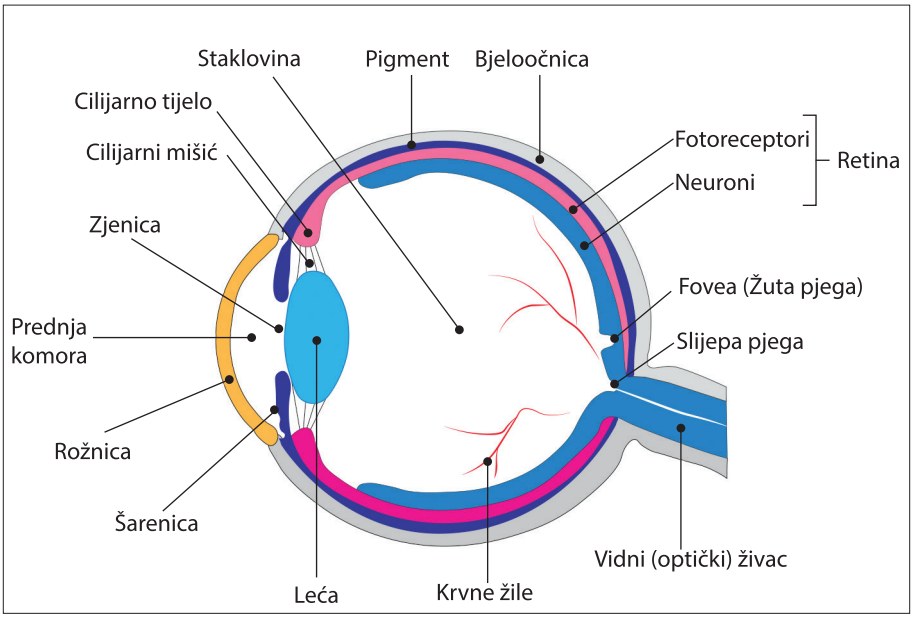
8.2.3. Građa oka

Oko se sastoji od triju ovojnica unutar kojih su smještene dvije komore, šarenica, zjenica i leća (slika 8.7.). Ovojnice su:

- vanjska: bjeloočnica i rožnica – vlaknasti sloj
- srednja: žilnica – vaskularni sloj
- unutrašnja: retina ili mrežnica – sloj s receptorskim stanicama.

Bjeloočnica (lat. *sclera*) je snažna elastična membrana koja je pod stalnim unutrašnjim tlakom koji osigurava stalan oblik oka. **Rožnica** (lat. *cornea*) je smještena s prednje strane, izbočena je i prozirna, a sastavljena je od rožnatog materijala. To su vlakna koja su vrlo uredno poredana te je stoga rožnica prozirna. Izbočenost rožnice omogućava lom svjetlosti koji je nužan za vid. Rožnica nema svoj krvožilni sustav, već se opskrba i njega stanica rožnice odvijaju kroz očnu vodicu. **Žilnica** ili koroid (lat. *choroidea*) je srednja ovojnica oka koju čini splet krvnih žila koje opskrbljuju unutrašnjost oka kisikom i hranjivim tvarima.

U unutrašnjoj ovojnici, pored fotoreceptora o kojima će više riječi biti u poglavlju 8.3., nalazi se i **pigmentirani epitel** (koroidni omotač). Pigment crne boje (melanin) apsorbira najveći dio svjetla koje je ušlo u unutrašnjost oka i na taj način sprječava reflektiranje svjetla unutar oka i time povećava oštrinu vida. Zbog melanina unutrašnjost oka izgleda kao tamna komora koja se inače upotrebljava kod svih optičkih instrumenata i uređaja, poput fotoaparata i teleskopa, za reduciranje refleksije svjetla. Umjesto melanina, noćne životinje poput mačaka, pasa i sova imaju u unutrašnjoj ovojnici reflektirajući sloj (lat. *tapetum lucidum*) koji povećava reflektiranje svjetla u oku. Na taj način svjetlost dva put prolazi kroz retinu što znatno povećava osjetljivost vida noću.



Slika 8.7. Građa oka. Poprečni presjek kroz oko na kojem vidimo dvije komore, tri ovojnice i vidni (optički) živac. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

Unutrašnjost oka čine dvije komore. Manja **prednja komora** koja je ispunjena očnom vodicom (engl. *aqueous humour*), bistrom tekućinom sličnom likvoru. Nalazi se u malom prostoru između rožnice i leće. Ova se tekućina luči iz žlijezde koja se nalazi u ciljanom tijelu – zadebljanju srednjeg sloja oka koji se veže na leću. Lučenje očne vodice stvara očni tlak koji daje stalan oblik i rožnici i cijelom oku. Oko mora imati stalan oblik kako bi se mogla formirati stabilna slika na retini u unutrašnjosti oka. Očna se vodica redovito izmjenjuje, no ako drenaža nije efikasna, može se pojaviti povećani očni tlak. Taj se poremećaj naziva **glaukom** koji, ako se ne tretira pravovremeno, može oštetiti fotoreceptore te dovesti do sljepoće.

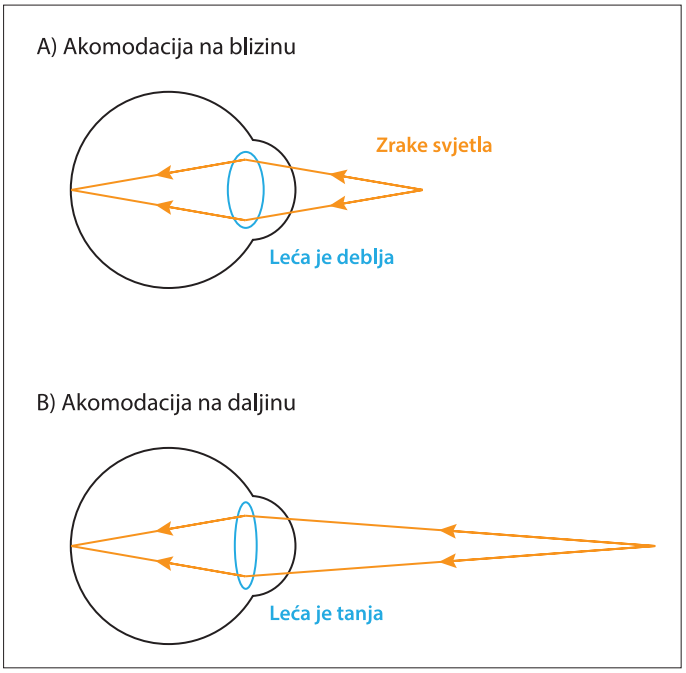
Veća komora zauzima najveći dio volumena oka. Ona je ispunjena želatinoznom tvari koja se naziva staklovina (engl. *vitreous humour*). To je viskozna prozirna tvar poput bjelanjka. Ona se sporije obnavlja od očne vodice te stoga katkad nije savršeno prozirna, već u njoj mogu plutati sitne čestice biološkog materijala, tzv. plutači (engl. *floaters*). Zbog toga katkad, kada gledamo vedro nebo bez oblaka, možemo vidjeti sjene ili mrljice kako plutaju u vidnom polju. Ono što zapravo vidimo su plutači u staklovini vlastitog oka.

Šarenica (lat. *iris*) je obojena membrana koja izrasta iz cilijarnog tijela (lat. *corpus ciliare*) i čija je funkcija kontrola količine svjetla koje ulazi u oko. Šarenica je najistaknutiji dio oka koji mu daje boju. Boja šarenice ovisi o količini pigmenta, a određena je naslijeđem. Šarenica se sastoji od dvaju mišića koji svojim pokretima kontroliraju širinu zjenice. Šarenica funkcionira poput zavjese na prozoru. Kada je količina svjetla prevelika, šarenica se „navlači" i time smanjuje zjenicu.

Zjenica (lat. *pupila*) je kružni otvor smješten na sredini šarenice. Može se raširiti ili suziti u rasponu od 2 do 8 mm ovisno o količini svjetla. Kada smo izloženi velikoj količini svjetla kao za sunčanog dana, zjenica se sužava kako bi manje svjetla ušlo u oko i kako bi se unutrašnjost oka zaštitila od pretjeranog svjetla. S druge strane, u uvjetima slabog osvjetljenja, kao u sumrak, zjenica se širi kako bi više svjetla ušlo u oko i olakšalo detekciju. Ovaj proces širenja ili sužavanja zjenice naziva se optički refleks. Širina zjenice ovisi i o aktivaciji simpatikusa koji je povezan s uzbuđenjem, strahom ili seksualnim interesom. Širina zjenice također doprinosi efektu koji se zove **dubina vidnog polja**. To je raspon udaljenosti objekta od opažača unutar kojeg je objekt na retinalnoj slici izoštren. Dubina vidnog polja veća je kod uže zjenice i smanjuje se kako se zjenica širi. Pri tome objekti koji se nalaze ispred i iza tog raspona ostaju zamućeni.

Leća se nalazi odmah iza zjenice, oblika je tablete i velika je oko 9 mm u promjeru. Nije potpuno prozirna nego blago žućkasta. Sa starenjem leća može postati još više žuta i može izgubiti prozirnost što je stanje koje se zove mrena ili katarakta. Sastoji su od triju slojeva: vanjske elastične kapsule koja čini membranu leće, sloja epitela i vlakana leće koja ispunjavaju unutrašnjost leće. Rožnica i leća zajedno doprinose lomu svjetlosti u oku kako bi slika projicirana na retinu bila oštra. Rožnica doprinosi ovoj pojavi više nego leća. Međutim, lom koji čini leća je podesiv. Leća se zahvaljujući elastičnom vanjskom sloju te cilijarnim mišićima može zadebljati ili stanjiti te na taj način mijenjati svoj oblik i ukupnu količinu loma svjetlosti. **Akomodacija leće** je proces promjene oblika leće s ciljem izoštravanja slike objekta na retini (slika 8.8.). Kada se leća zadeblja, zrake svjetlosti lome se pod većim kutom te će bliži objekt biti jasno projiciran na stražnju stranu oka. Kada se leća stanji, zrake svjetlosti lome se pod manjim kutom pa će udaljeniji objekt biti jasno projiciran na stražnju stranu oka. Na taj način, moguće je objekte na različitim udaljenostima od opažača dovesti u fokus na mrežnici.

Postavlja se pitanje zašto je potrebno mijenjati količinu loma svjetlosti kako bi se izoštrila slika različito udaljenih objekata. Odgovor leži u činjenici da je svjetlost divergentna, što znači da se svjetlosne zrake iz jedne točke šire u svim smjerovima. Ako smo



Slika 8.8. Akomodacija leće. A) kada je leća zadebljana, bliža se točka vidi jasno na retini. B) kada je leća stanjena, udaljenija se točka jasno vidi na retini.

na većoj udaljenosti od objekta, zrake svjetlosti koje stižu u oko su gotovo paralelne te će lom koji je potreban za fokusiranje tih zraka na retinu biti mali. U toj je situaciji stanjena leća optimalna za fokusiranje svjetlosnih zraka na retinu. No ako promatramo neki vrlo blizak objekt, recimo slova dok čitamo, stupanj divergencije reflektiranih svjetlosnih zraka je znatno veći pa je potreban i veći lom svjetlosti kako bi se takve zrake opet okupile u istu točku na retini. Stoga se leća mora ispupčiti i zadebljati da bi povećala stupanj loma svjetla i dovela do oštre slike. Ovaj princip izoštravanja slike vrijedi jednako za sve optičke uređaje poput fotoaparata, videokamera ili teleskopa, pa tako i za leće u oku.

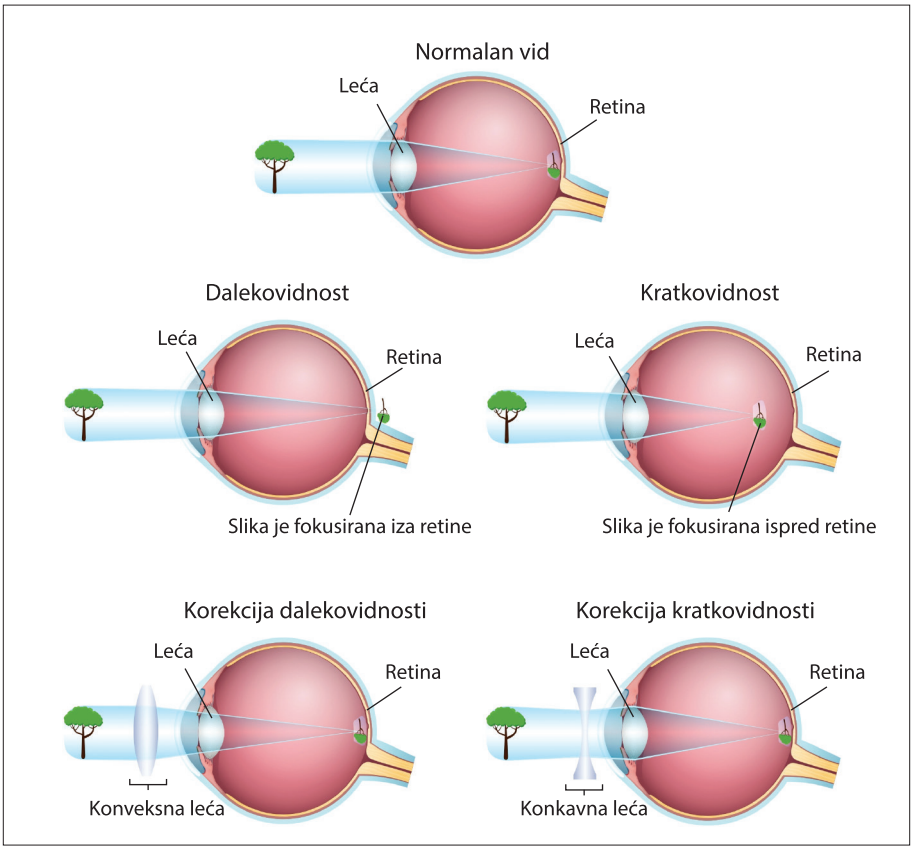
8.2.4. Formiranje slike u oku

Oko prima zrake svjetla koje se reflektiraju od površina u okolini i fokusira ih na retinu kako bi se na njoj formirala slika. Oštrina slike na retini ovisi o dvama faktorima, i to su refraktivna snaga rožnice i leće (stupanj savijanja svjetlosti) te oblik, odnosno duljina očne jabučice. Svjetlo se najprije lomi na rožnici, a zatim na leći koja svojom akomodacijom može dodatno izoštriti sliku. Međutim, rožnica odrađuje veći dio loma

svjetlosti. Do tog loma dolazi zato što rožnica sadrži vodenastu tekućinu koja, zbog gustoće veće od zraka, usporava zrake svjetlosti koje dolaze zrakom. Pritom se mijenja smjer zraka svjetlosti na način da one konvergiraju prema jednoj točki koja se naziva žarište (ili fokus). Udaljenost od rožnice do žarišta naziva se žarišna udaljenost. Što je rožnica više zakrivljena, to će žarišna udaljenost biti manja. Recipročna vrijednost žarišne udaljenosti izražene u metrima predstavlja refraktivnu snagu i naziva se **dioptrija**. Rožnica ima refraktivnu snagu od 43 dioptrije, ali leća dodatno lomi svjetlo tako da oko ima ukupnu refraktivnu snagu od oko 60 dioptrija što odgovara udaljenosti od 0.017 m ili 1.7 cm. Tolika je otprilike i udaljenost između leće i retine, što znači da će slika na retini biti oštra. Međutim, ponekad se može dogoditi da refraktivna snaga rožnice nije usklađena s položajem retine, odnosno duljinom očne jabučice. Stoga možemo razlikovati tri situacije (slika 8.9.):

- **Normalno oko (emetropija)** – očna je jabučica odgovarajuće duljine s obzirom na refraktivnu snagu rožnice. U ovom slučaju, retinalna je slika oštra.
- **Kratkovidnost (miopija)** – žarište pada ispred retine zato što je očna jabučica preduga ili rožnica prejako lomi svjetlo, a posljedica je mutna retinalna slika.
- **Dalekovidnost (hiperopija)** – žarište pada iza retine zato što je očna jabučica prekratka ili rožnica preslabo lomi svjetlo, a posljedica je mutna retinalna slika.

Kod kratkovidnosti i dalekovidnosti leća pokušava neprestanom akomodacijom kompenzirati neusklađenost refraktivne snage rožnice i položaja retine i time izoštriti sliku što dovodi do stalnog mišićnog napora, naprezanje očiju, a ponekad i glavobolje i mučnine. Oftalmolozi ove refraktivne greške mjere i iskazuju u relativnim dioptrijama koje pokazuju odstupanja položaja žarišta od položaja retine. Kratkovidnost je označena s negativnim, a dalekovidnost s pozitivnim vrijednostima. Na primjer, relativna dioptrija od -2.7 znači da je žarište pomaknuto za 2.7 dioptrije ispred retine, a dioptrija od +2.7 znači da je žarište pomaknuto za 2.7 dioptrije iza retine. Kratkovidnost se ispravlja postavljanjem konkavne leće, a dalekovidnost se ispravlja postavljanjem konveksne leće ispred oka. To se može napraviti pomoću naočala koje mijenjaju refraktivnu snagu rožnice za nekoliko dioptrija. Također, postoji **prezbiopija** (tzv. staračka dalekovidnost) koja nastaje zbog gubitka elastičnosti kapsule leće (skleroza leće) koja nastaje starenjem. **Astigmatizam** se odnosi na deformiranu rožnicu što također utječe na neispravno fokusiranje slike. Korigira se posebnim lećama (cilindrima) koje nadomještaju iskrivljenost rožnice.



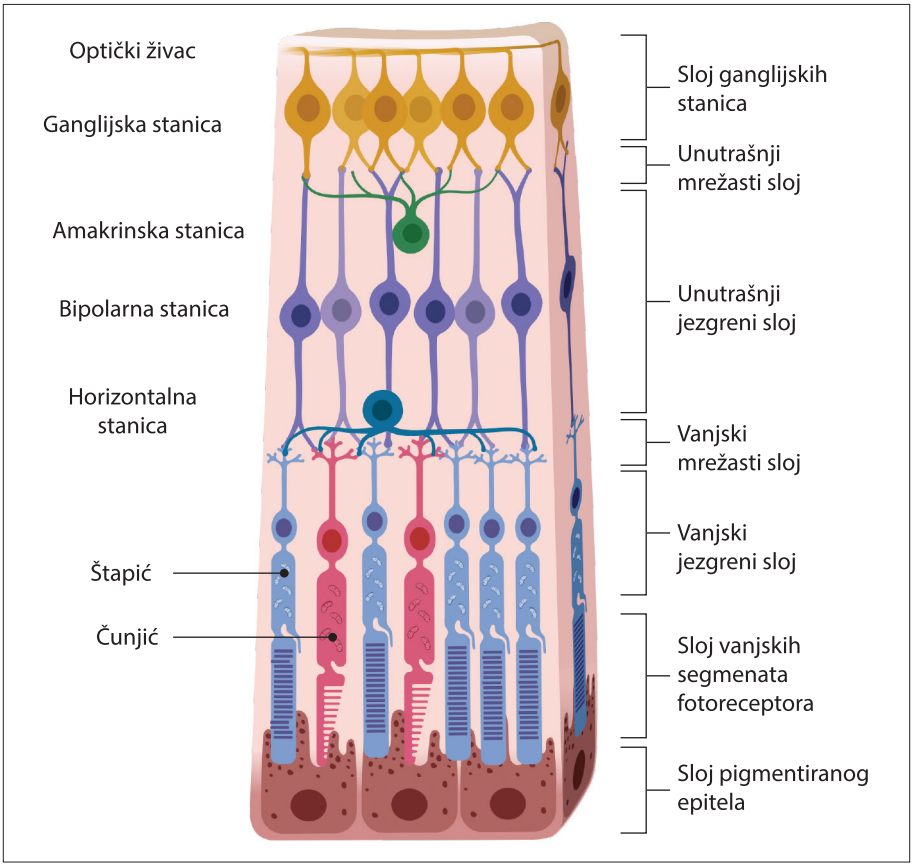
Slika 8.9. Formiranje slike u oku. Gornji red: kod normalnog oka slika pada točno na retinu. Srednji red: kod dalekovidnosti slika pada iza retine, a kod kratkovidnosti ispred retine. Donji red: dalekovidnost se korigira pomoću konveksne leće, a kratkovidnost pomoću konkavne leće. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

8.3. Retina

Retina je organizirana u slojevima koji su položeni jedan na drugi (slika 8.10.). Krećući se od vanjske ovojnice prema unutrašnjosti oka imamo (Dowling, 2012; Wässle, 2004):

- **Sloj pigmentiranog epitela** koji apsorbira dio svjetla i sprječava njegovo raspršenje unutar oka. Također, pomaže u održavanju fotoreceptora.

- **Sloj vanjskih segmenata fotoreceptora** u kojima se odvija apsorpcija svjetla jer sadrži fotoosjetljive pigmente. Vanjski segmenti usađeni su u pigmentirani epitel.
- **Vanjski jezgreni sloj** (engl. *outer nuclear layer*) čine tijela fotoreceptora: čunjića i štapića.
- **Vanjski mrežasti sloj** (engl. *outer plexiform layer*) je splet izdanaka i sinapsi kojima su povezani fotoreceptori s bipolarnim i horizontalnim stanicama.
- **Unutrašnji jezgreni sloj** (engl. *inner nuclear layer*) sadrži tijela bipolarnih, horizontalnih i amakrinskih stanica.

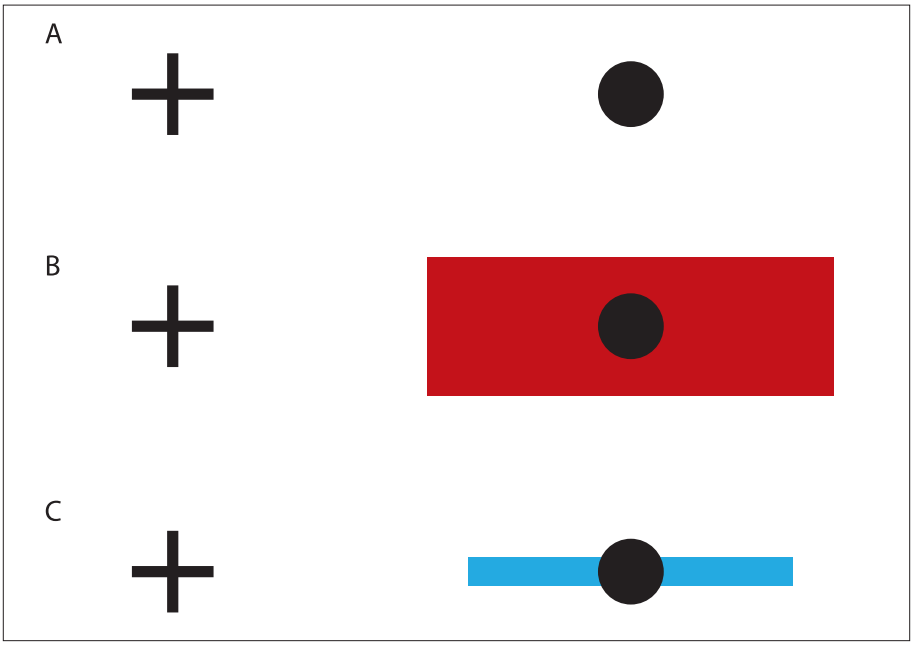


Slika 8.10. Struktura retine. Slojevi retine označeni su s desne strane, a nazivi stanica koji se nalaze u pojedinim slojevima prikazani su lijevo. Treba napomenuti da svjetlo pada odozgo, od sloja ganglijskih stanica prema dolje, što znači da se mora „probijati" kroz sve slojeve kako bi došlo do fotoreceptora. Slika je kreirana pomoću bioRendera. Domijan, D. (2025) https://BioRender.com/x64h411.

- **Unutrašnji mrežasti sloj** (engl. *inner plexiform layer*) je splet izdanaka i sinapsi kojima su povezane bipolarne, amakrinske i ganglijske stanice
- **Sloj ganglijskih stanica** čiji aksoni formiraju vidni ili optički živac (CN II; lat. *nervus opticus*). Ovo su jedine stanice u retini koje generiraju akcijske potencijale i čiji aksoni napuštaju oko.

Retina je na većem dijelu svoje površine uniformna, osim što se izdvajaju dvije strukture (pogledajmo ponovno sliku 8.7.). Jedna je **žuta pjega** (lat. *macula lutea*) unutar koje se nalazi udubina promjera oko 1.2 mm koja se naziva **fovea** (lat. *fovea centralis* što u prijevodu znači „središnja jama"). Ovdje se žuta boja ističe jer preostali dio retine izgleda crno zbog melanina. Fovea se nalazi točno nasuprot leći te slika koju projicira leća na retinu ima najveću oštrinu upravo u fovei. Fovea je dobila ime po tome što su na tom mjestu stanice iz drugih slojeva retine razmaknute u stranu kako bi omogućile svjetlu nesmetan prolazak do vanjskih segmenata fotoreceptora. Inače, neobičnost i nesavršenost dizajna retine koja proizlazi iz postupnoga evolucijskog razvoja oka je što su vanjski segmenti fotoreceptora zapravo najudaljeniji sloj retine od zjenice i leće (osim pigmentiranog epitela). Stoga drugi slojevi koji su ispred fotoreceptora bacaju sjenu na njih i time otežavaju detekciju svjetla. Srećom, drugi su slojevi retine djelomično prozirni što umanjuje ovaj problem, ali za potpuno jasan vid potrebno ih je i razmaknuti kao što je to slučaj u fovei. To je jedan od razloga zašto je vid izvan fovee manje oštar (Dowling, 2012).

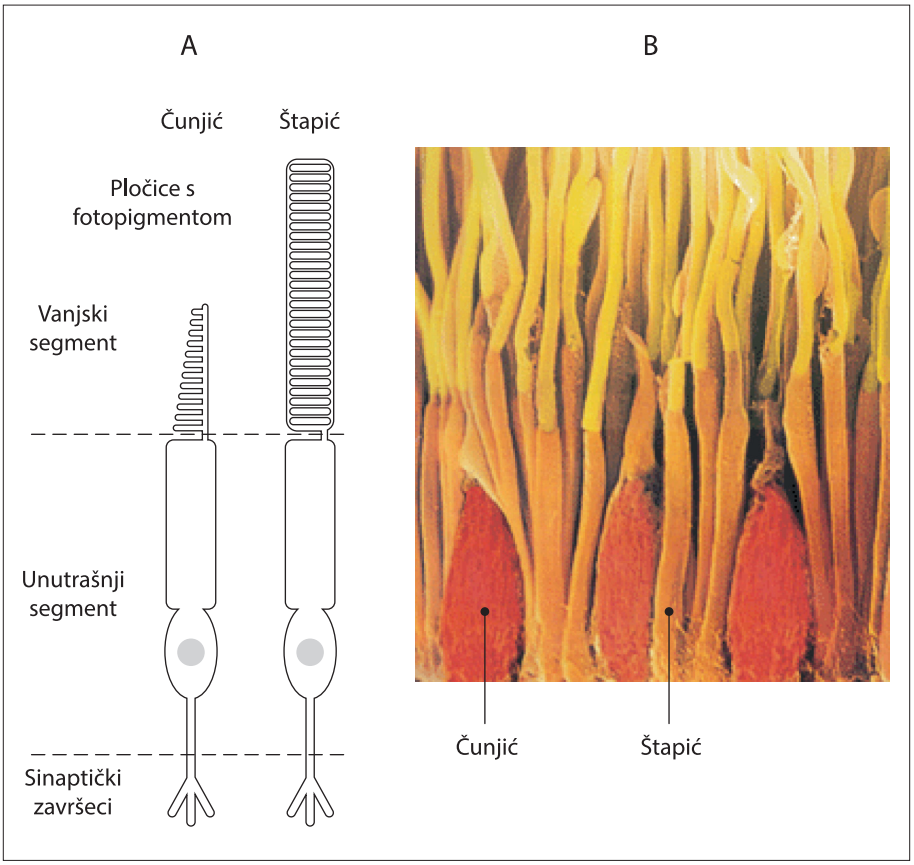
Druga struktura koja se ističe je područje gdje nema fotoreceptora. Ono je smješteno postranično i naziva se **slijepa pjega** ili **optički disk**. Na tom mjestu aksoni ganglijskih stanica izlaze iz oka i formiraju vidni ili optički živac (CN II; lat. *nervus opticus*). Slijepu pjegu možemo demonstrirati na slici 8.11.A. Zanimljivo pitanje je zašto slijepu pjegu svjesno ne vidimo kao rupu u vidnom polju. Razlog je fenomen perceptivnog popunjavanja (engl. *filling-in*) koje se odvija u vidnom korteksu. Naime, vidni korteks može reprezentaciju boje ili teksture iz okoline slijepe pjege „preliti" u njezino područje i na taj je način prekriti ili ispuniti. Ovaj proces možemo demonstrirati na slici 8.11.B gdje smo oko crne točke dodali crvenu površinu. Ako slijedimo istu uputu s ciljem da crna točka nestane iz vidnog polja, ono što ćemo vidjeti je uniformna crvena površina, što znači da je crvena boja ispunila prostor koji je prethodno zauzimala crna točka. Nadalje, u primjeru 8.11.C plava linija čija je širina manja od crne točke također ispunjava prostor crne točke, ali pravilno, tako da se čini da se linija nastavlja tako da je crna točka djelomično ispunjena plavom, a djelomično bijelom bojom što upućuje na složenost ovog procesa (Dowling, 2012).



Slika 8.11. Tri verzije demonstracije slijepe pjege. U svim trima slučajevima treba najprije zaklopiti lijevo oko i desnim okom fokusirati pogled na križić lijevo. Zatim treba pomicati glavu naprijed ili natrag do trenutka kad crna točka potpuno nestane. A) klasična demonstracija s bijelom podlogom; B) demonstracija s crvenom podlogom koja jasnije upućuje na proces perceptivnog popunjavanja; C) demonstracija s plavim pravokutnikom koji pokazuje da se kod slijepe pjege perceptivno popunjava ne samo boja nego i oblik.

8.3.1. Fotoreceptori

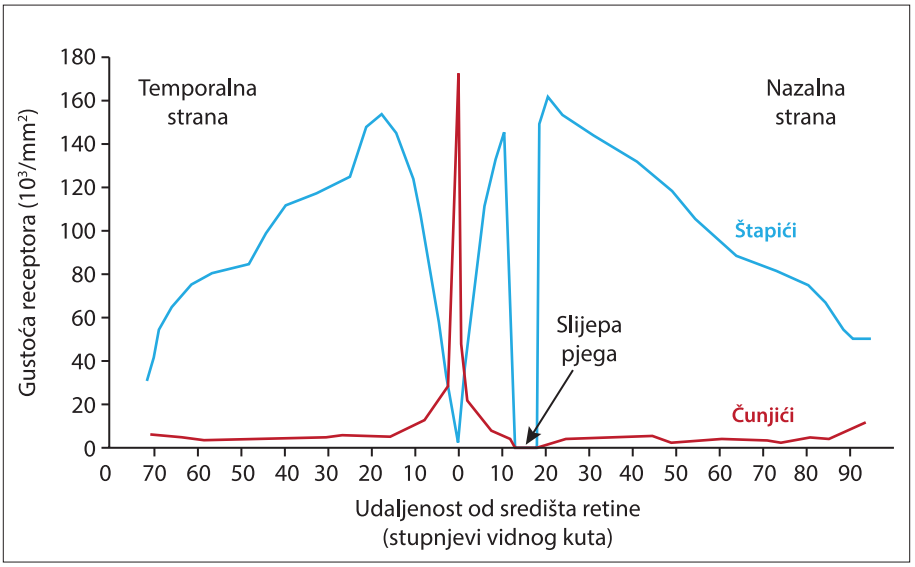
Fotoreceptor se sastoji od vanjskog segmenta, unutrašnjeg segmenta i sinaptičkih završetaka (slika 8.12.). U unutrašnjem segmentu nalazi se tijelo stanice s jezgrom te kad ga promatramo zajedno sa sinaptičkim završecima, donekle sliči drugim neuronima. Međutim, vanjski segment čini fotoreceptore bitno drukčijima od svih ostalih neurona. U vanjskom segmentu nalaze se membranske pločice koje sadrže fotopigment koji apsorbira svjetlo. **Štapići** imaju dugačak cilindričan vanjski segment u kojem je smješten veliki broj pločica. S druge strane, **čunjići** imaju kraći vanjski segment u kojem se nalazi manji broj pločica koje variraju po dužini. Zbog toga su štapići mnogo osjetljiviji na svjetlo od čunjića. Procjenjuje se da je dovoljan jedan foton za aktivaciju štapića, dok je potrebno između 30 do 100 fotona za aktivaciju čunjića. U retini jednog ljudskog



Slika 8.12. Struktura čunjića i štapića. A) shematski prikaz na kojem su označeni vanjski i unutrašnji segment i sinaptički završeci; B) fotografija čunjića i štapića snimljena elektronskim mikroskopom. Fotografija je preuzeta s Webvision (https://webvision.pitt.edu/) uz dopuštenje autora u skladu s International CC BY-NC 4.0 licencom.

oka ima prosječno 92 milijuna štapića pri čemu se njihov raspon kreće od 78 do 107 milijuna, i 4.6 milijuna čunjića s rasponom od 4 do 5.3 milijuna (Curcio i sur., 1990). Dakle, čunjića je gotovo 20 puta manje nego štapića.

Čunjići i štapići nisu jednako raspoređeni na retini, a njihov specifičan prostorni raspored naziva se **retinalni mozaik** koji ima heksagonalni oblik kao pčelinje saće. Čunjići su gusto raspoređeni u fovei, a njihov broj naglo opada kako se pomičemo prema periferiji. S druge strane, štapića uopće nema u fovei. Njihov broj naglo se povećava kako se odmičemo od središta i doseže svoj maksimum na oko 20° vidnog kuta od središta nakon čega postupno opada kako zalazimo dalje na periferiju retine (Osterberg, 1935).



Slika 8.13. Gustoća čunjića i štapića na različitim udaljenostima od središta retine. Adaptirano prema Osterberg (1935).

S obzirom na njihov položaj na retini, čunjići više doprinose **središnjem (centralnom) vidu** koji ima veću oštrinu, odnosno sposobnost razlikovanja vidnih detalja, dok štapići u većoj mjeri doprinose **perifernom vidu** koji nema veliku prostornu preciznost kao središnji vid. Na slici 8.13. vidi se gustoća čunjića i štapića na površini retine.

Njemački je anatom Max Johann Sigismund Schultze (1825. – 1874.), proučavajući odnos čunjića i štapića kod različitih životinjskih vrsta, uočio da one vrste koje su aktivne samo danju poput golubova i vjeverica imaju u svojoj retini samo čunjiće. Općenito, visok udio čunjića imaju dnevne ptice, te neki gmazovi poput kornjača i guštera. Vrste koje su aktivne samo noću poput sova, oposuma, nekih vrsta šišmiša i dubinskih riba imaju samo štapiće, a vrste koje su aktivne i danju i noću poput majmuna i ljudi imaju u svojoj retini i čunjiće i štapiće. Na osnovi je takvih zapažanja Schultze (1866) predložio **teoriju dvostrukog vida** prema kojoj:

- Čunjići su odgovorni za vid pri dnevnom osvjetljenju (**fotopični ili dnevni vid**, intenzitet svjetla je od 10 cd/m^2 do 10^5 cd/m^2), kada je razlikovanje boja i detalja odlično, posebno u središtu vidnog polja. U ovim uvjetima, kod štapića se javlja saturacija, odnosno dostižu maksimalnu razinu aktivacije i ne mogu razlikovati intenzitete svjetla.

- Štapići su odgovorni za vid pri noćnom osvjetljenju (**skotopični ili noćni vid**, intenzitet svjetla je od 10^{-3} cd/m^2 do 10^{-5} cd/m^2), kada je razlikovanje boja i detalja slabo, ali je veća sposobnost detekcije malih količina svjetla posebno na periferiji vidnog polja. U ovim uvjetima čunjići nisu aktivni jer svjetlo ne može prijeći njihov prag za aktivaciju.

U uvjetima koji su između dnevnog i noćnog osvjetljenja kao što je sumrak ili rano ujutro aktivirat će se i čunjići i štapići, a to nazivamo **mezopični vid** (intenzitet svjetla je između 10^{-3} cd/m^2 i 10 cd/m^2). U ovim uvjetima svjetlo je dovoljno jako da prijeđe prag za aktivaciju čunjića, ali nije dovoljno jako da izazove saturaciju štapića (Stockman i Sharpe, 2006).

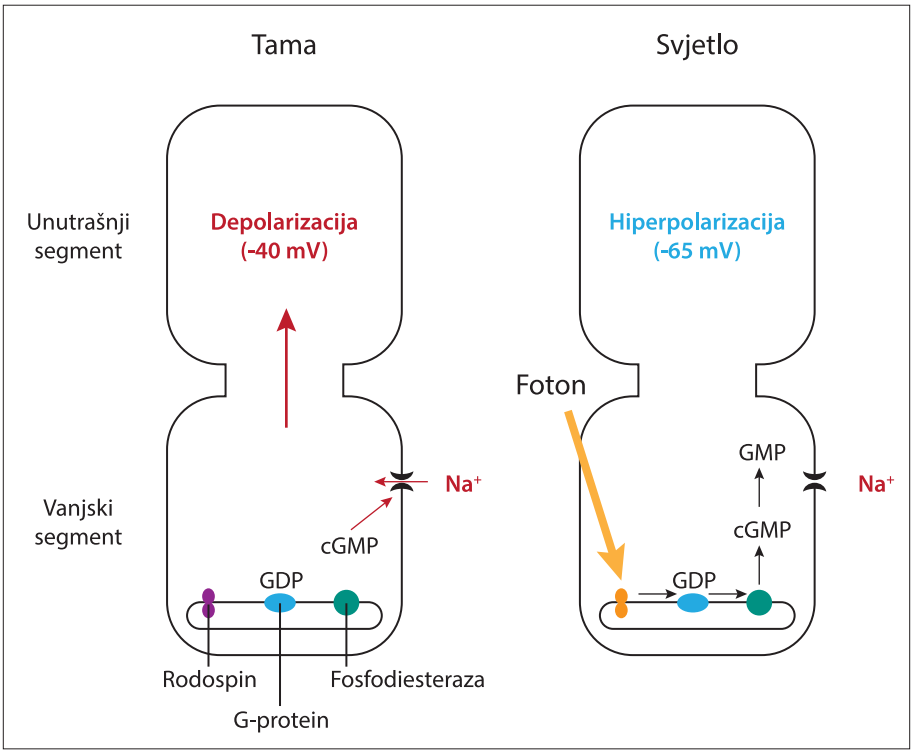
U svakom se fotoreceptoru nalazi fotopigment. Kod štapića to je **rodopsin** koji se još naziva i vidni purpur jer je ljubičaste boje. Rodopsin se sastoji od dvaju dijelova:

- **retinal** je mala organska molekula dobivena iz vitamina A
- **opsin** je receptorski protein sastavljen od 7 trans-membranskih alfa zavojnica.

U mraku, fotoreceptor je blago depolariziran do razine od -40 mV. To je posljedica ulaska iona natrija u fotoreceptor putem posebnih ionskih kanala koji se održavaju otvorenima djelovanjem cikličkog gvanozin monofosfata (cGMP). Kada rodopsin apsorbira foton svjetla, dolazi do **izomerizacije** njegova retinala. To je proces promjene oblika retinala koji aktivira opsin. Aktivacija opsina još se naziva i izbjeljivanje jer kada je u mraku, opsin je ljubičast, a izlaganjem svjetlu požuti. Opsin dalje pokreće aktivaciju drugih molekula uključujući G protein i enzim fosfodiesterazu koji rezultiraju smanjivanjem količine cGMP-a u citoplazmi i posljedično zatvaranjem natrijevih kanala (slika 8.14.). Zbog toga se smanjuje ukupna količina pozitivnog naboja u stanici te se **fotoreceptor hiperpolarizira**, tj. njegov membranski potencijal postaje još negativniji (-65 mV) nego što je u bio u mraku. Dakle, detekcija svjetla ne povećava aktivaciju fotoreceptora (ne povećava pozitivnost električnog naboja), kako bismo očekivali, nego je smanjuje (Burns i Pugh, 2014; Schnapf i Baylor, 1987). Time na receptorima nastaju postupni (graduirani) potencijali koji stvaraju neku vrstu „inverzne slike" kod koje je aktivnost veća što je svjetlost slabija i obrnuto, poput negativa fotografskog filma. Slika se iz opisanog negativa „ispravlja" kroz aktivnost bipolarnih i ganglijskih stanica koje pokazuju uključene (engl. *on*) i isključene (engl. *off*) električne potencijale kao reakciju na svjetlo što ćemo detaljnije opisati u poglavljima 8.3.2. i 8.3.3.

Za cijeli proces fotoelektričnog prijenosa (engl. *fototransduction*) potrebno je između 200 i 300 ms (Abbas i sur., 2022). Također, potrebno je određeno vrijeme da se rodopsin oporavi adaptacijom u mraku i vrati u prvotno stanje kako bi bio sposoban ponovno apsorbirati foton, a i proces adaptacije na tamu zahtijeva određeno vrijeme. Slični procesi odvijaju se i u čunjićima, samo što je fotoelektrični prijenos kod čunjića brži i traje oko 30 ms (Abbas i sur., 2022). Također, adaptacija na tamu je brža kod čunjića nego štapića. Važna razlika u odnosu na štapiće je da se čunjići dijele u tri kategorije koje imaju različite fotopigmente koji im osiguravaju osjetljivost na različite valne duljine.

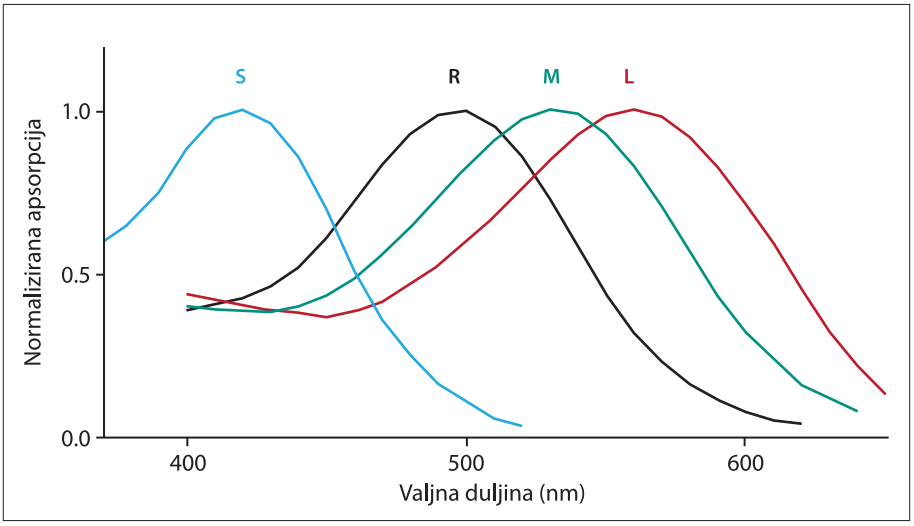
Kako pigmenti u fotoreceptorima apsorbiraju svjetlo različitih valnih duljina? Na ovo pitanje možemo odgovoriti tako da sustavno mjerimo količinu apsorbiranog svjetla (pomoću mikrospektrofotometra) u funkciji promjena u valnoj duljini (slika 8.15.). Na taj način dobivamo apsorpcijski spektar fotoreceptora (Bowmaker i Dartnall, 1980; Dartnall i sur., 1983). Svi štapići imaju isti oblik apsorpcijskog spektra i pokazuju naj-



Slika 8.14. Apsorpcija fotona svjetla u štapiću. Lijevo je prikaz depolarizacije u mraku, a desno hiperpolarizacije koja nastaje kada rodopsin apsorbira foton

veću osjetljivost na svjetlo od oko 500 nm. S druge strane, čunjići pokazuju tri različite vrste krivulja apsorpcijskog spektra koje sugeriraju selektivno reagiranje na različitim dijelovima vidljivog spektra. To su: S (engl. *short*) čunjići, koji su osjetljivi za kratke valne duljine (najveća osjetljivost na oko 430 nm) i najviše doprinose percepciji plave boje; M (engl. *medium*) čunjići, koji su osjetljivi za srednje valne duljine (najveća osjetljivost na oko 530 nm) i najviše doprinose percepciji zelene boje i L (engl. *long*) čunjići, koji su osjetljivi za duže valne duljine (najveća osjetljivost na oko 560 nm) i najviše doprinose percepciji crvene boje. Iako je vrh osjetljivosti L čunjića zapravo u žuto-narančastom dijelu spektra, jedino L čunjići obuhvaćaju crveni dio spektra. Zanimljivo je da L čunjića ima najviše, M nešto manje, a S čunjića najmanje (manje od 5 %) pri čemu postoje velike interindividualne razlike u njihovim proporcijama. Također, čunjići nisu raspoređeni pravilno tako da se redom izmjenjuju sve tri vrste čunjića, nego njihov raspored izgleda kao da su slučajno razbacani na retinalnom mozaiku tako da se mogu uočiti područja grupiranja istih čunjića (Roorda i sur., 2001).

Krivulje apsorpcijskog spektra čunjića imaju oblik široke zvonaste krivulje i međusobno se prilično preklapaju (slika 8.15.). To znači da npr. L čunjići, iako preferiraju crvenu boju, mogu reagirati i na zelenu i plavu svjetlost. Ovu pojavu opisuje **načelo univarijantnosti**



Slika 8.15. Krivulje apsorpcijskog spektra fotoreceptora. L, M, i S oznake su za odgovarajuću vrstu čunjića, a R je štapić. Na apscisi je valna duljina u nanometrima, a na ordinati količina apsorbiranog svjetla normalizirana na raspon od 0 do 1. Podaci su preuzeti iz Dartnall i sur. (1983).

prema kojemu raspad fotopigmenta signalizira da je foton apsorbiran, ali ne pruža nikakvu informaciju o energetskom nivou fotona, tj. njegovoj valnoj duljini (Gegenfurtner i Kiepers, 2003). Vjerojatnost apsorpcije fotona zajednička je funkcija valne duljine svjetla (veća je vjerojatnost apsorpcije fotona s valnom duljinom bližom najvećoj osjetljivosti čunjića) i intenziteta svjetla (veća je vjerojatnost apsorpcije fotona ako je prisutno više fotona), ali čunjić ne može ove dvije varijable razlikovati. Dakle, pojedini čunjić ne može prenijeti informaciju o valnoj duljini svjetlosnog podražaja, jer se s promjenom valne duljine mijenja vjerojatnost da će foton biti apsorbiran, a ne nužno i električna reakcija čunjića. Na primjer, L čunjić je najosjetljiviji na fotone valne duljine 560 nm. Nadalje, pretpostavimo da je 1000 takvih fotona proizvelo određenu električnu reakciju čunjića. Ali istu reakciju moglo je izazvati i 2000 fotona s valnim duljinama od 617 ili 503 nm, ili 4000 fotona s valnim duljinama od 638 ili 472 nm. Iz ovoga slijedi da je pogrešno čunjiće nazivati receptorima za boju. Drugim riječima, za razlikovanje boja potrebna je interakcija, odnosno usporedba aktivnosti **barem dvaju čunjića različite vrste**.

Tablica 8.2. rezimira glavna obilježja čunjića i štapića koja smo prethodno opisali. Različita anatomska i fiziološka obilježja imaju važne posljedice za vidnu osjetljivost, a o tome će više riječi biti u poglavlju Psihofizika vida.

Tablica 8.2. Obilježja čunjića i štapića

Obilježje	Čunjići	Štapići
prosječan broj	4.6 milijuna	92 milijuna
raspon	4-5.3 milijuna	78-107 milijuna
smještaj	fovea	periferija
apsolutna osjetljivost	niska	visoka
oštrina vida	visoka	niska
reakcija na svjetlo	brza	spora
adaptacija na tamu	brza	spora
razlikovanje valnih duljina	da	ne
Optimalna valna duljina	430, 530 i 560 nm	500 nm

8.3.2. Bipolarne i horizontalne stanice

Fotoreceptori stvaraju postupne promjene u membranskom potencijalu (engl. *graded potentials*) koji se putem ekscitacijskih sinapsi prenose na **bipolarne** i **horizontalne stanice**. Bipolarne stanice šalju slične postupne potencijale do ganglijskih stanica, dok ho-

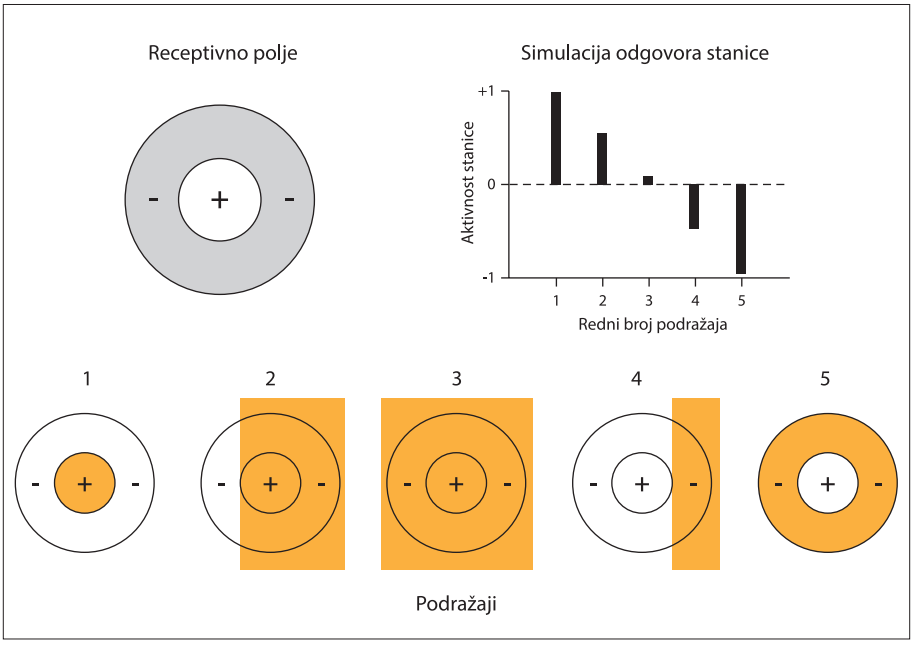
rizontalne stanice prenose postupne potencijale lateralno prema susjednim bipolarnim stanicama. Zanimljivo je da, za razliku od fotoreceptora, koji se uvijek depolariziraju kada se smanji intenzitet svjetla, a hiperpolariziraju kada se poveća intenzitet svjetla, bipolarne stanice možemo podijeliti u dvije skupine: one koje smanjuju aktivaciju na prisutnost svjetla (tj. hiperpolariziraju se kao i fotoreceptori) ili možemo reći da se gase na svjetlo, pa se zato nazivaju **isključeno-stanice** (engl. *OFF cells*) i drugi tip koje povećavaju svoju aktivaciju na svjetlo (depolariziraju se) ili možemo reći da se pale na svjetlo pa se zato nazivaju **uključeno-stanice** (engl. *ON cells*). Čunjići i štapići formiraju sinapse s različitim bipolarnim stanicama. Neki su čunjići povezani samo s uključeno, a drugi samo s isključeno bipolarnim stanicama. S druge strane, štapići su povezani samo s isključeno bipolarnim stanicama (Dowling, 2012).

Osim direktne veze, fotoreceptori i bipolarne stanice su povezani i indirektno preko horizontalnih stanica. Indirektna veza ima uvijek inhibicijski učinak za razliku od direktne ekscitacijske veze između fotoreceptora i bipolarne stanice. Inhibicijski učinak horizontalne stanice je ograničen na bipolarne stanice koje se nalaze u njezinu najbližem susjedstvu te se zato naziva **lateralna inhibicija**. Ovo je važan mehanizam koji se javlja ne samo u retini nego i u talamusu i vidnom korteksu i pomoću kojeg se mogu objasniti mnoge pojave u vidnoj percepciji uključujući različite vrste perceptivnih iluzija. Lateralna inhibicija doprinosi formiranju receptivnog polja stanice. **Receptivno polje** bipolarne stanice sastoji se od prostorno ograničenog skupa fotoreceptora koji mogu aktivirati stanicu, odnosno skupa fotoreceptora s kojima je ta stanica povezana sinapsama. Receptivno polje možemo definirati i kao ograničeno područje vidnog polja iz kojeg svjetlo može ekscitirati ili inhibirati promatranu stanicu (Spillmann, 2014).

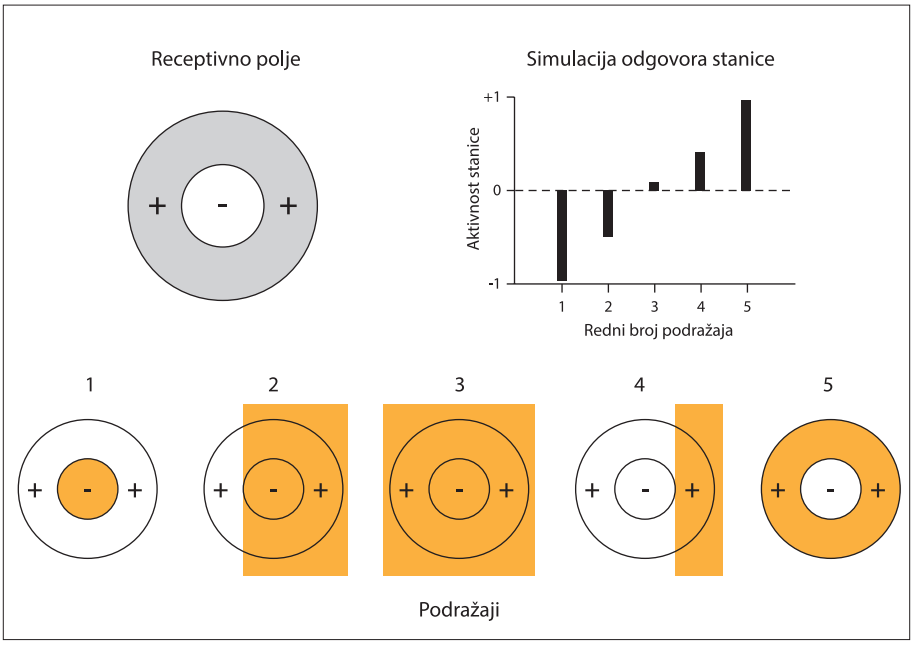
Receptivno polje bipolarne stanice je kružnog oblika, a sastoji od dvaju odvojenih područja: kružnog središta i okoline koja poput prstena okružuje središte. Središte i okolina uvijek imaju suprotan (antagonistički) efekt na aktivaciju stanice. Dakle, ako je u središtu ekscitacija (direktan put), u okolini će biti inhibicija (indirektan put) i obratno. Na primjer, uključeno-stanica prima najveću ekscitaciju u središtu receptivnog polja, ali s udaljavanjem od središta ekscitacija brzo opada i nadjačava je lateralna inhibicija iz okoline pa je ova vrsta receptivnog polja nazvana **uključeno-središte** (engl. *ON-center*). S druge strane, isključeno-stanica je najjače inhibirana u središtu receptivnog polja, a s udaljavanjem od središta inhibicija prelazi u ekscitaciju iz okoline pa je ova vrsta receptivnog polja nazvana **isključeno-središte** (engl. *OFF-center*) (Dowling, 2012).

Slike 8.16. i 8.17. ilustriraju kako bipolarne stanice reagiraju na svjetlosne podražaje različita prostornog rasporeda. Slika 8.16. pokazuje da je optimalan podražaj za aktiva-

ciju uključeno-središte stanice svijetla točka na tamnoj pozadini projicirana u središte receptivnog polja, a optimalan podražaj za inhibiciju stanice je svijetli prsten s tamnom sredinom koji se projicira na okolinu receptivnog polja. Obrnuto vrijedi za isključeno-središte stanice koje su inhibirane svijetlom točkom u središtu, a ekscitirane svijetlim prstenom koji se projicira na okolinu receptivnog polja (slika 8.17.). Važno je istaknuti da obje vrste stanica slabo reagiraju na uniformno podraživanje cjelokupnog receptivnog polja. Iz svega navedenog može se zaključiti da bipolarne stanice kodiraju **razliku u intenzitetu svjetla (kontrast)** koje pada na središte i okolinu receptivnog polja. Razlika nosi korisniju informaciju vidnom sustavu nego apsolutni intenzitet svjetla koji pada na određenu točku. Naime, nagle prostorne promjene u intenzitetu svjetla često odgovaraju rubovima objekta (granica između objekta i njegove pozadine) u vidnom polju što predstavlja osnovu za njihovo razlikovanje i prepoznavanje.



Slika 8.16. Ilustracija receptivnog polja uključeno-središte stanice. Bijeli krug u sredini označava ekscitacijsko središte receptivnog polja, a sivi prsten oko njega je inhibicijska okolina (gore lijevo). Žuta boja u donjem redu označava svjetlo koje obasjava pojedini dio receptivnog polja. Promatramo aktivnost, odnosno reakciju stanice (gore desno) kroz pet različitih situacija (donji red). Kada točka svjetla padne točno u središte receptivnog polja (1), stanica se maksimalno aktivira. Nasuprot tomu, kada svjetlo u obliku prstena padne točno u okolinu receptivnog polja, stanica će biti maksimalno inhibirana (5).



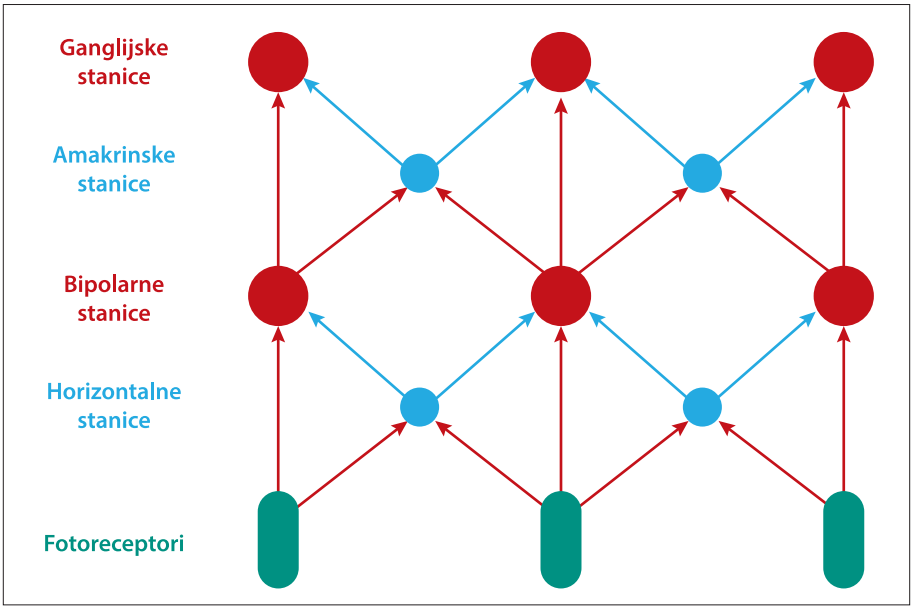
Slika 8.17. Ilustracija receptivnog polja isključeno-središte stanice. Oznake su iste kao i na prethodnoj slici pri čemu žuta boja označava svjetlo koje obasjava pojedini dio receptivnog polja kroz pet različitih situacija (donji red). Vidimo da je stanica maksimalno inhibirana kada svjetlo padne u središte (1), ali je maksimalno ekscitirana kada svjetlo u obliku prstena padne u okolinu receptivnog polja (5).

8.3.3. Ganglijske i amakrinske stanice

Bipolarne stanice šalju postupne potencijale prema **ganglijskim** i **amakrinskim stanicama**. Ganglijske su stanice jedine stanice u retini koje generiraju akcijske potencijale i putem svojih aksona šalju ih izvan retine prema stanicama smještenima u talamusu u **lateralnoj genikulatnoj jezgri** (engl. *LGN – lateral geniculate nucleus*; na hrvatskom se ponekad naziva i lateralno koljenasto tijelo). Ganglijske su stanice ekscitacijske i imaju sličnu strukturu receptivnog polja kao i bipolarne stanice, što znači da i ganglijske stanice možemo podijeliti na uključeno-središte i isključeno-središte stanice. Pri tome uključeno-središte bipolarne stanice šalju ekscitacijske potencijale samo u uključeno-središte ganglijske stanice, dok isključeno-središte bipolarne stanice šalju ekscitacijske potencijale samo u isključeno-središte ganglijske stanice. Dakle, uključeno- i isključeno-središte stanice formiraju odvojene paralelne reprezentacije kontrasta u vidnom polju.

Amakrinske su stanice inhibicijske i posreduju lateralnu inhibiciju među ganglijskim stanicama, odnosno čine zonu „isključeno“ njihova receptivnog polja. Osim toga, amakrinske su stanice povezane i s bipolarnim stanicama kao što su i međusobno povezane, što znači da sudjeluju i u drugim složenijim neuronskim procesima. Na primjer, jedna skupina amakrinskih stanica prima aktivaciju samo od „isključeno-središte“ bipolarnih stanica povezanih sa štapićima.

Promatrajući dizajn retine, možemo uočiti pravilnost da ekscitacijske sinapse vertikalno povezuju stanice iz različitih slojeva retine, dok inhibicijske sinapse lateralno povezuju stanice u istom ili bliskom sloju kao što možemo vidjeti na slici 8.18. Pri tome se ističu dvije neuronske mreže, jednu formiraju fotoreceptori, horizontalne i bipolarne stanice, a drugu formiraju bipolarne, amakrinske i ganglijske stanice. Ove su dvije mreže strukturno slične zbog čega bipolarne i ganglijske stanice imaju slična receptivna polja (Dowling, 2012). Stoga se postavlja pitanje zašto ganglijske stanice ponavljaju posao koji su bipolarne već odradile. Kao odgovor na to pitanje, treba imati na umu da su receptivna polja ganglijskih stanca nešto veća od bipolarnih, što znači da ganglijske stanice integriraju vidne informacije s veće površine. Stupanj prostorne integracije vid-



Slika 8.18. Lateralna inhibicija u retini. Horizontalne stanice primaju aktivaciju od fotoreceptora i lateralno inhibiraju bipolarne stance, a amakrinske stanice primaju aktivaciju od bipolarnih stanica i lateralno inhibiraju ganglijske stanice.

nih informacija možemo ilustrirati činjenicom da na retini imamo skoro 100 milijuna fotoreceptora, dok je ganglijskih stanica samo oko milijun i pol. Nadalje, ganglijske stanice pokazuju nove i složenije oblike reagiranja na podražaj što ćemo opisati u sljedećim pasusima.

Ganglijske stanice možemo podijeliti u tri grupe koje imaju različita anatomska i funkcionalna obilježja. S obzirom na njihov izgled, stanice se mogu podijeliti na patuljaste (engl. *midget*), suncobran (engl. *parasol*) i dvoslojne (engl. *bistratified*) stanice. Međutim, s obzirom na to da te iste stanice dijele funkcionalna obilježja sa sličnim stanicama u talamusu i vidnom korteksu s kojima čine cjelinu, možemo ih označiti kao:

- parvo (patuljaste)
- magno (suncobran) i
- konio (dvoslojne) stanice.

Parvo stanice (ili P-stanice od lat. *parvus*: 'mali') postojano reagiraju na vidni podražaj, odnosno ostaju aktivne toliko dugo koliko je podražaj prisutan u receptivnom polju stanice i ne reagiraju na brze promjene u podražaju (niska vremenska preciznost). Također, osjetljive su na velike kontraste, valne duljine i imaju malo središte receptivnog polja (visoka prostorna preciznost), iz čega proizlazi da posreduju u percepciji boje i oblika (DeYoe i Van Essen, 1988; Livingstone i Hubel, 1988).

Magno stanice (ili M-stanice od lat. *magnus*: 'veliki') prolazno reagiraju, tj. reagiraju samo kada podražaj uđe ili izađe iz receptivnog polja, a dok podražaj kontinuirano stoji u receptivnom polju, one ne reagiraju (visoka vremenska preciznost), što upućuje na njihovu ulogu u percepciji gibanja. Također, magno stanice osjetljive su na male kontraste, ne reagiraju na razlike u valnoj duljini, brzo prenose impulse duž aksona i imaju 2 do 3 puta veće središte receptivnog polja od parvo stanica, što znači da imaju manju prostornu preciznost od parvo stanica (DeYoe i Van Essen, 1988; Livingstone i Hubel, 1988).

Konio stanice (ili K-stanice od grč. *κονίς (konis)*: 'prah', 'prašina') dobile su ime jer čine sloj naizgled malih i „poput praha" stanica. K-stanice su heterogena skupina od kojih neke svojim obilježjima sliče parvo, a druge magno stanicama. Primjerice, neke konio stanice imaju receptivna polja velika kao i magno stanice, dok druge imaju mala receptivna polja slična parvo stanicama. Neke konio stanice pokazuju visoku prostornu, a druge vremensku preciznost. Pretpostavlja se da konio stanice doprinose kontroli gibanja očiju kao i percepcije svjetline i boje (Hendry i Reid, 2000). Važno je istaknuti

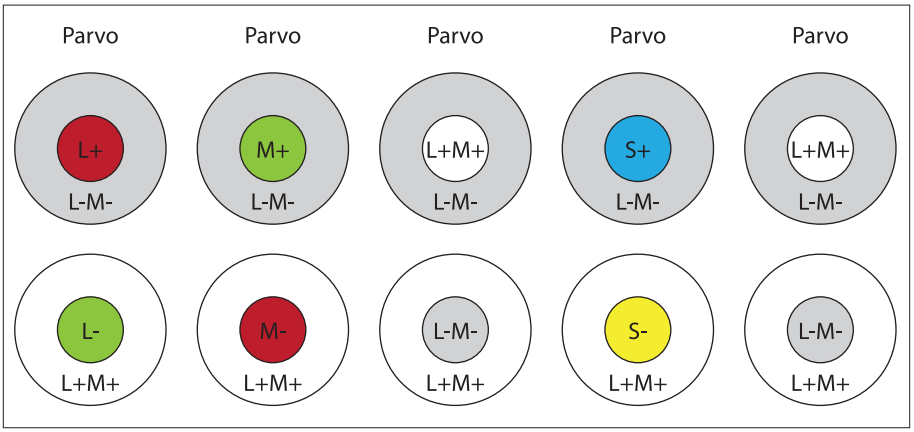
da i parvo i magno i konio stanice mogu biti ili uključeno-središte ili isključeno-središte stanice. Dakle, podjela na parvo, magno i konio stanice je ortogonalna na prethodno opisanu podjelu između uključeno- i isključeno-središte stanica, kao što možemo vidjeti na slici 8.19. u sljedećem poglavlju.

8.3.4. Kako se kombiniraju potencijali iz različitih čunjića?

Postupni potencijali iz različitih čunjića mogu se međusobno zbrojiti (ekscitacija) ili oduzeti (inhibicija). Najprije razmotrimo zbrajanje potencijala. Pri tome treba imati na umu strukturu receptivnog polja. Dakle, posebno se zbrajaju čunjići koji projiciraju u središte, a posebno se zbrajaju oni koji projiciraju u okolinu receptivnog polja. Razlika između njih daje informaciju o kontrastu između centra i okoline receptivnog polja, ali ne daje nikakvu informaciju o boji, odnosno sve dok postoji kontrast, ove stanice reagiraju na svjetlo različitih valnih duljina po čemu su i dobile ime **širokopojasne stanice** (engl. *broad-band cells*) i važne su za percepciju svjetline i oblika. Sve magno i mali postotak parvo (oko 10 %) ganglijskih stanica spadaju u stanice širokog spektra (Dacey, 2000; Gegenfurtner i Kiepers, 2003).

Kod većine parvo stanica, postupni potencijali iz L i M čunjića se međusobno oduzimaju (slika 8.19.), tako da npr. stanica u središte svojeg receptivnog polja prima samo potencijale iz L čunjića, a u okolinu svojeg receptivnog polja prima zbrojene potencijale iz L i M čunjića (Dacey, 2000). Takva stanica reagira na duge valne duljine, dok ostaje neaktivna na srednje i kratke valne duljine. Odnosno, javlja se specifično reagiranje na svjetlo određene valne duljine. Predznak aktivacije ovisi o tome šalju li L čunjići ekscitacijske ili inhibicijske potencijale. Moguće su obje vrste kako je to već opisano kod bipolarnih stanica. Također, postoje stanice koje u središte primaju potencijale samo iz M čunjića, a u okolinu zbrojene potencijale L i M čunjića (slika 8.19.). Sve ove ganglijske stanice nazivaju se **stanice suparničkih boja** (engl. *color-opponent cells*) zbog antagonizma potencijala iz L i M čunjića koji predstavlja osnovu za razlikovanje između crvene i zelene boje kao i za suparničke interakcije među njima. Preciznije, ove se stanice nazivaju **jednostruko suparničke stanice** (engl. *single-opponent cells*), kako bi ih se razlikovalo od **dvostruko suparničkih stanica** (engl. *double-opponent cells*) koje se javljaju u vidnom korteksu.

Postupni potencijali iz S čunjića se obrađuju zasebno, i to u konio stanicama koje također dolaze u dvije varijante ovisno o tome šalju li S čunjići ekscitaciju ili inhibiciju u središte receptivnog polja. Okolina receptivnog polja prima zbrojene potencijale iz L i



Slika 8.19. Vrste ganglijskih stanica s obzirom na različite kombinacije potencijala iz čunjića. Okolina uvijek prima zbrojenu aktivaciju L i M čunjića te vjerojatno i S čunjića. Stoga je okolina označena akromatskim bojama pri čemu bijelo označava ekscitaciju, a sivo inhibiciju.

M čunjića, što znači da konio stanice predstavljaju neuronsku osnovu razlikovanja plave i žute boje (Dacey, 2000). Slika 8.19. prikazuje sve vrste receptivnih polja ganglijskih stanica s obzirom na način kombiniranja potencijala iz različitih čunjića.

Sumirajmo na kraju što sve rade ganglijske stanice (tablica 8.3.). Prvo, s obzirom na to da pokazuju antagonizam između središta i okoline receptivnog polja, ganglijske su stanice osjetljive na promjenu u intenzitetu svjetla koja dopire do središta i okoline. Dakle, ganglijske stanice izvode **prostorno filtriranje** jer selektivno naglašavaju jednu vrstu vidnih informacija (rubove), a zanemaruju ili potiskuju drugu kao što su uniformne površine s istim intenzitetom svjetla. Drugo, kada uzmemo u obzir i selektivno kombiniranje signala iz različitih čunjića ganglijske stanice izvode i **kromatsko filtriranje** jer naglašavaju ili potiskuju signale iz različitih čunjića. Treće, spomenuli smo da magno stanice reagiraju na brze promjene u svojemu receptivnom polju, dok su s druge strane parvo stanice osjetljive samo na postupne promjene podražaja. Stoga možemo reći da ganglijske stanice izvode i **temporalno filtriranje** (Mather, 2022).

Tablica 8.3. Obilježja parvo, magno i konio stanica

	Parvo (patuljaste)	**Magno (suncobran)**	**Konio (dvoslojne)**
Postotak	70-80 %	8-10 %	manje od 10 %
Veličina receptivnog polja	mala	velika	mala/velika
Reakcija na podražaj	postojana	privremena	
Prostorna preciznost	velika	mala	velika/mala
Vremenska preciznost	mala	velika	velika/mala
Osjetljivost na valne duljine	da	ne	da

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Detaljnije informacije o optici, prirodi svjetlosti kao i fotometriji mogu se pronaći u Mather (2022). Građa retine i njezine funkcionalne značajke kao i varijacije među različitim životinjskim vrstama detaljno su opisane u Dowling (2012). Fizikalne karakteristike vidnih podražaja kao i opis strukture i organizacije retine, te nastanak signala u retini su detaljno opisani u Buser i Imbert (1992). Treba imati na umu da je retina mnogo složenija struktura nego što smo mogli opisati u ovom poglavlju. Naime, dosad je identificirano više od 60 različitih vrsta stanica koje su uključene u barem 12 paralelnih informacijskih tokova, a više o tome možete pročitati u Masland (2001, 2012). Nadalje, Field i Chichilnisky (2007) i Wässle (2004) pružaju pregled spoznaja o tome kako neuronski krugovi u retini filtriraju i obrađuju signale iz fotoreceptora te kako i kakva se generira „slika“ koju retina šalje u mozak. Detaljnije informacije o kodiranju boje u retini mogu se naći u Dacey (2000) i Gengenfurtner i Kiper (2003). Povijesni pregled razvoja koncepta receptivnog polja stanice s opisom najvažnijih istraživanja i teorijskih modela dao je Spillmann (2014). Mrežna stranica *Webvision* pruža mnoštvo podataka i ilustracija o građi oka, retine kao i o biokemijskim procesima u fotoreceptorima (Kolb i sur., 1995).

Pojmovnik

Akomodacija leće
Proces promjene debljine leće kako bi se osiguralo jasno fokusiranje objekata na različitim udaljenostima.
Vidjeti i: cilijarni mišić, dalekovidnost

Amakrinske stanice
Inhibicijske stanice u retini koje su lateralno povezane s ganglijskim stanicama i formiraju isključenu komponentu njihova receptivnog polja.
Vidjeti i: ganglijske stanice, bipolarne stanice

Apsorpcija svjetla
Upijanje fotona svjetla kada udare u molekule medija pri čemu se pretvaraju u toplinsku energiju. Crne površine upijaju više svjetla nego bijele površine i zbog toga se brže i snažnije zagrijavaju.
Vidjeti i: svjetlost, foton

Bipolarne stanice
Ekscitacijske stanice u retini koje primaju postupne potencijale od fotoreceptora i prosljeđuju ih do ganglijskih i amakrinskih stanica. S obzirom na strukturu receptivnog polja, dijele se na uključeno-središte ili isključeno-središte stanice.
Vidjeti i: ganglijske stanice, horizontalne stanice, receptivno polje

Bjeloočnica
Snažna elastična membrana koja čini stražnji dio vanjske ovojnice oka. Pod stalnim je unutrašnjim tlakom koji osigurava stalni oblik oka.
Vidjeti i: rožnica, žilnica

Cilijarni mišić
Mišić koji kontrolira zakrivljenost leće i time kontrolira njezinu akomodaciju.
Vidjeti i: akomodacija leće, leća

Čunjići
Vrsta fotoreceptora u retini koja je aktivna pri dnevnom osvjetljenju (fotopični vid). Doprinose percepciji boje i oblika.
Vidjeti i: štapići, fovea

Dalekovidnost (hiperopija)
Refrakcijska pogreška oka kod koje žarište pada iza retine zato što je očna jabučica prekratka ili rožnica preslabo lomi svjetlo, a posljedica je mutna retinalna slika.
Vidjeti i: akomodacija, dioptrija

Dioptrija
Mjerna jedinica za refraktivnu snagu oka (rožnice i leće). Definira se kao recipročna vrijednost žarišne duljine izražene u metrima.
Vidjeti i: akomodacija, leća

Ekstraokularni mišići
Mišići koji pomiču očnu jabučicu u svim smjerovima i time kontroliraju gibanje oka.
Vidjeti i: frontalni smještaj očiju

Normalno oko
(emetropija)
Očna jabučica je odgovarajuće duljine s obzirom na refraktivnu snagu rožnice i leće te je retinalna slika oštra.
Vidjeti i: akomodacija, dalekovidnost, kratkovidnost

Foton
Čestica svjetlosti, bez mase i električnog naboja. Foton prenosi energiju ovisno o frekvenciji svjetlosti i igra ključnu ulogu u nastanku vida jer aktivira fotoreceptore u retini oka.
Vidjeti i: svjetlost

Fotopični vid
(dnevni vid)
Vid pri dnevnom osvjetljenju u kojem dominira aktivnost čunjića.
Vidjeti i: čunjići, skotopični vid

Fotopigment
Molekula smještena u vanjskom segmentu fotoreceptora koja apsorpcijom fotona svjetlosti pokreće biokemijske procese koji rezultiraju hiperpolarizacijom fotoreceptora.
Vidjeti i: fotoreceptor, čunjići, štapići

Fotoreceptor
Specijalizirana stanica u retini koja pretvara svjetlosne podražaje u električne impulse. Fotoreceptori se dijele na štapiće i čunjiće.
Vidjeti i: čunjići, štapići

Fovea
Udubina u retini koja se nalazi točno nasuprot leći, te stoga leća upravo na foveu projicira sliku najveće oštrine. U fovei se nalazi visoka koncentracija čunjića te je ona odgovorna za središnji vid.
Vidjeti i: čunjići, retina

Ganglijske stanice
Ekscitacijske stanice u retini čiji aksoni formiraju vidni živac. S obzirom na funkcionalne značajke, dijele se na parvo, magno i konio stanice. Pri tome njihovo receptivno polje može biti ili uključeno-središte ili isključeno-središte.
Vidjeti i: parvo stanice, magno stanice, konio stanice, receptivno polje

Glatko praćenje
Vrsta voljnih pokreta oka kojima se netremice prati objekt koji se kreće u vidnom polju.
Vidjeti i: ekstraokularni mišići

Glaukom
Poremećaj kojeg karakterizira povišeni očni tlak koji može dovesti do oštećenja retine i optičkog živca te posljedično do gubitka vida.
Vidjeti i: prednja komora, akomodacija

Horizontalne stanice
Inhibicijske stanice u retini koje su lateralno povezane s bipolarnim stanicama i formiraju isključenu komponentu njihova receptivnog polja.
Vidjeti i: receptivno polje, bipolarne stanice

Isključeno-središte stanice (isključen-centar stanice)
Vrsta receptivnog polja kod kojeg se aktivnost stanice smanjuje kada svjetlost padne u središte, a povećava kada padne u okolinu.
Vidjeti i: uključeno-središte stanice, receptivno polje

Kandela (cd)
Osnovna jedinica SI sustava za mjerenje intenziteta svjetla. Jedna kandela približno odgovara svjetlosnoj snazi jedne obične svijeće.
Vidjeti i: svjetlost

Konio stanice
Heterogena skupina ganglijskih stanica od kojih neke svojim obilježjima sliče parvo, a druge magno stanicama. Doprinose kontroli gibanja očiju kao i percepciji svjetline i boje.
Vidjeti i: magno stanice, parvo stanice

Kratkovidnost (miopija)
Refrakcijska pogreška oka kod koje žarište pada ispred retine zato što je očna jabučica preduga ili rožnica prejako lomi svjetlo, a posljedica je mutna retinalna slika.
Vidjeti i: dioptrija

Lateralna inhibicija
Anatomska struktura u kojoj se inhibitorne veze šire postranično. Lateralnu inhibiciju u retini posreduju horizontalne stanice prema bipolarnim stanicama i amakrinske stanice prema ganglijskim stanicama.
Vidjeti i: receptivno polje stanice

Leća
Optički element oka. Smještena je iza šarenice i fokusira svjetlosne zrake na retinu.
Vidjeti i: akomodacija leće, cilijarni mišić

Magno stanice
Vrsta ganglijskih stanica koje prolazno reagiraju na podražaj, osjetljive su na niske kontraste, ne reagiraju na razlike u valnoj duljini, brzo prenose impulse duž aksona i imaju 2 do 3 puta veće središte receptivnog polja od parvo stanica. Posreduju u percepciji gibanja.
Vidjeti i: parvo stanice, štapići

Mezopični vid
Vid pri srednjem osvjetljenju, kao u zoru ili sumrak, kada su aktivni i čunjići i štapići.
Vidjeti i: fotopični vid, skotopični vid

Načelo univarijantnosti
Načelo prema kojem raspad fotopigmenta u čunjiću signalizira da je foton apsorbiran, ali ne pruža nikakvu informaciju o energetskom nivou fotona, tj. njegovoj valnoj duljini.
Vidjeti i: čunjići

Oko
Osjetilo vida koje se sastoji od triju ovojnica unutar kojih su smještene dvije komore, šarenica, zjenica i leća.
Vidjeti i: bjeloočnica, rožnica, prednja komora, staklasta komora, leća, šarenica, retina

Okulomotorički živac
(CN III; lat. *nervus oculomotorius*)
Treći kranijalni živac koji inervira većinu mišića odgovornih za pokrete oka.
Vidjeti i: konvergencija, očna jabučica

Parvo stanice
Vrsta ganglijskih stanica koje postojano reagiraju na vidni podražaj, ne reagiraju na brze promjene u podražaju, osjetljive su na velike kontraste, valne duljine i imaju malo središte receptivnog polja. Posreduju u percepciji boje i oblika.
Vidjeti i: magno stanice, konio stanice

Periferni vid
Opažanje prostora izvan linije pogleda. Preciznije, opažanje cijelog prostora izvan središnje površine vidnog polja promjera 8° vidnog kuta koja okružuje liniju pogleda. Ponekad se naziva i indirektni ili postranični vid. Karakteriziraju ga manja oštrina vida i slabije razlikovanje boja od središnjeg vida, ali zato veća apsolutna osjetljivost na svjetlo.
Vidjeti i: štapići, retina

Pigmentirani epitel
Dio retine u kojem se nalazi pigment crne boje (melanin) koji apsorbira najveći dio svjetla koje je ušlo u unutrašnjost oka i na taj način sprječava reflektiranje svjetla unutar oka i time povećava oštrinu vida. Zbog melanina unutrašnjost oka izgleda kao tamna komora koja se inače upotrebljava kod svih optičkih instrumenata i uređaja, poput fotoaparata i teleskopa, za reduciranje refleksije svjetla.
Vidjeti i: fotopični vid, skotopični vid

Prednja komora
Prostor između rožnice i šarenice ispunjen očnom vodicom, bistrom tekućinom sličnom likvoru.
Vidjeti i: staklasta komora, rožnica

Prezbiopija
(staračka dalekovidnost)
Smanjena sposobnost akomodacije leće koja se javlja starenjem. Nastaje zbog gubitka elastičnosti leće.
Vidjeti i: akomodacija leće, dalekovidnost

Receptivno polje stanice
Ograničeno područje vidnog polja iz kojeg svjetlo može ekscitirati ili inhibirati promatranu stanicu.
Vidjeti i: lateralna inhibicija, bipolarne stanice, ganglijske stanice

Refleksija svjetla (zrcaljenje)
Vraćanje zraka svjetlosti natrag u prostor iz kojeg su došle. Postoje dvije vrste refleksije: točkasta i difuzna refleksija.
Vidjeti i: apsorpcija svjetla, refrakcija

Refrakcija svjetla
(lom svjetla)
Promjena smjera gibanja svjetlosti (ili lom svjetlosti) pri prelasku iz jednog medija u drugi. Do refrakcije dolazi pri ulasku svjetla u oko, što omogućuje fokusiranje slike na mrežnicu.
Vidjeti i: rožnica, leća

Retina (mrežnica)
Unutrašnja ovojnica oka koja sadrži fotoreceptore (štapiće i čunjiće) i osigurava prijenos svjetlosne energije u živčane impulse.
Vidjeti i: čunjići, štapići

Rožnica (kornea)
Prozirni, prednji dio vanjske ovojnice oka koji prelama svjetlost i osigurava glavninu optičke snage oka.
Vidjeti i: refrakcija svjetla, dioptrija

Sakadički pokreti oka (sakade)
Brzi skokoviti voljni pokreti oka od jedne do druge fiksacije. Za planiranje i obavljanje jedne sakade potrebno je između 150 do 200 ms. Pojam „sakada“ dolazi iz francuskog jezika gdje znači ‘trzaj’. Sakadama se svojevoljno koristimo, primjerice, pri čitanju ili pri pretraživanju vidnog polja.
Vidjeti i: ekstraokularni mišići

Skotopični vid (noćni vid)
Vid pri slabom osvjetljenju, u kojem dominira aktivnost štapića.
Vidjeti i: noćni vid, štapići

Središnji (centralni) vid
Opažanje prostora u liniji pogleda, odnosno vid koji obuhvaća kružnu površinu u središnjem dijelu vidnog polja, promjera 5° vidnog kuta, koja okružuje liniju pogleda. S ove površine svjetlo pada direktno na foveu. Stoga se još naziva i fovealni vid. Karakteriziraju ga veća oštrina vida i bolje razlikovanje boja od perifernog vida, ali zato manja apsolutna osjetljivost na svjetlo. Odmah do središnjeg vida je parafovealni vid. To je prsten vidnog polja koji obuhvaća površinu promjera između 5° i 8° vidnog kuta.
Vidjeti i: periferni vid

Stanice suparničkih boja
Ganglijske stanice u retini koje su osjetljive na svjetlo određene valne duljine. Osjetljivost ovisi o tome koji čunjići ša-

lju ekscitacijske, a koji inhibicijske potencijale.
Vidjeti i: čunjići, fotopigment

Slijepa pjega (optički disk)
Mjesto na mrežnici gdje vidni živac napušta oko. Ovdje nema fotoreceptora, te se stoga ne može detektirati svjetlo.
Vidjeti i: retina

Staklasta komora
Unutrašnji dio oka između leće i mrežnice ispunjen staklovinom, prozirnom viskoznom tekućinom, koja održava oblik oka i omogućava prolaz svjetlosti.
Vidjeti i: prednja komora, retina

Svjetlost
Spektar elektromagnetskog zračenja koje ljudsko oko može detektirati. Svjetlost čine valne duljine u rasponu od 380 do 750 nanometara. Svjetlost se istovremeno ponaša i kao val i kao čestica.
Vidjeti i: foton

Šarenica
Kružni pigmentirani dio oka koji okružuje zjenicu. Kontrolira veličinu zjenice i tako regulira količinu svjetlosti koja ulazi u oko.
Vidjeti i: zjenica, akomodacija

Širokopojasne stanice
Ganglijske stanice u retini koje reagiraju na široki raspon valnih duljina svjetlosti, odnosno nemaju specifičnu osjetljivost na boju, zato što zbrajaju potencijale iz različitih čunjića.
Vidjeti i: štapići, magno stanice

Štapići
Vrsta fotoreceptora u retini koja je aktivna pri slabom, noćnom osvjetljenju (skotopični ili noćni vid).
Vidjeti i: čunjići, retina

Teorija dvostrukog vida
Čunjići su odgovorni za vid pri dnevnom osvjetljenju (fotopični ili dnevni vid), a štapići su odgovorni za vid pri noćnom osvjetljenju (skotopični ili noćni vid).
Vidjeti i: skotopični vid, fotopični vid

Uključeno-središte stanice (uključen-centar stanice)
Vrsta receptivnog polja kod kojeg se aktivnost stanice povećava kada svjetlost padne u središte, a smanjuje kada padne u okolinu.
Vidjeti i: isključeno-središte stanice, receptivno polje

Vergentni pokreti oka
Vrsta pokreta oka koji se dijele na konvergentne u kojima se točka sjecišta očnih osi približava opažaču i divergentne u kojima se točka sjecišta očnih osi udaljava od opažača. Kod vergentnih pokreta, oči prelaze istu udaljenosti, ali u

suprotnim smjerovima (zato se još zovu i disjunktivni pokreti).
Vidjeti i:ekstraokularni mišići

Vidni/optički živac
(CN II; lat. *nervus opticus*)
Drugi kranijalni živac koji prenosi impulse iz ganglijskih stanica u retini do korteksa.
Vidjeti i: mrežnica, optički disk

Zjenica
Otvor u središtu šarenice kroz koji svjetlost ulazi u oko.
Vidjeti i: šarenica, akomodacija

Žilnica
Srednja ovojnica oka sastavljena od spleta krvnih žila koje opskrbljuju retinu i druge unutrašnje dijelove oka kisikom i energijom.
Vidjeti i: bjeloočnica, retina

Žuta pjega (lat. *macula lutea*)
Struktura žute boje na retini unutar koje je smještena fovea. Katkad se naziva i makula.
Vidjeti i: fovea

LITERATURA

BURNS, M. E. i PUGH, E. N. (2014). Visual transduction by rod and cone photoreceptors. U J. S. Werner i L. M. Chalupa (Ur.), *The new visual neurosciences* (str. 7–18). MIT Press.

ABBAS, F., HANNEKEN, A. M. i VINBERG, F. (2022). Speed of the human phototransduction. *Investiagitve Ophthalmology and Visual Science,* 63(7), 738 – F0390.

BOWMAKER, J. K. i DARTNALL, H. J. (1980). Visual pigments of rods and cones in a human retina. *Journal of Physiology, 298*, 501–511. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1980.sp013097

BUSER, P. i IMBERT, M. (1992). *Vision*. The MIT Press.

CURCIO, C. A., SLOAN, K. R., KALINA, R. E. i HENDRICKSON, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology, 292*(4), 497–523. https://doi.org/10.1002/cne.902920402

DACEY, D. M. (2000). Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Review of Neuroscience, 23*, 743–775. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.743

DARTNALL, H. J., BOWMAKER, J. K. i MOLLON, J. D. (1983). Human visual pigments: microspectrophotometric results from the eyes of seven persons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 220*(1218), 115–130. https://doi.org/10.1098/rspb.1983.0091

DeYOE, E. A., i Van ESSEN, D. C. (1988). Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neurosciences, 11*(5), 219–226. https://doi.org/10.1016/0166-2236(88)90130-0

DOWLING, J. E. (2012). *The retina: An approachable part of the brain*. Revidirano izdanje. Harvard University Press.

FIELD, G. D. i CHICHILNISKY, E. J. (2007). Information processing in the primate retina: circuitry and coding. *Annual Review of Neuroscience, 30*, 1–30. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.30.051606.094252

GEGENFURTNER, K. R. i KIPER, D. C. (2003). Color vision. *Annual Review of Neuroscience, 26*, 181–206. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.26.041002.131116

HENDRY, S. H. i REID, R. C. (2000). The koniocellular pathway in primate vision. *Annual Review of Neuroscience, 23*, 127–153. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.127

KOLB, H., FERNANDEZ, E., JONES, B., i NELSON, R. (Eds.). (1995). *Webvision: The Organization of the Retina and Visual System*. University of Utah Health Sciences Center. https://www.webvision.pitt.edu/

LIVINGSTONE, M. S. i HUBEL, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and perception. *Science, 240*, 740–749. https://doi.org/10.1126/science.3283936

MASLAND, R. H. (2001). The fundamental plan of the retina. *Nature Neuroscience, 4*(9), 877–886. https://doi.org/10.1038/nn0901-877

MASLAND, R. H. (2012). The neuronal organization of the retina. *Neuron, 76*(2), 266–280. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.10.002

MATHER, G. (2022). *Foundations of sensation and perception* (4. izdanje). Routledge.

OSTERBERG, G. (1935). Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmologica, 13*, 6–97. https://ci.nii.ac.jp/naid/10027204701

ROORDA, A., METHA, A. B., LENNIE, P. i WILLIAMS, D. R. (2001). Packing arrangement of the three cone classes in primate retina. *Vision Research, 41*(10-11), 1291–1306. https://doi.org/10.1016/s0042-6989(01)00043-8

SCHNAPF, J. L. i BAYLOR, D. A. (1987). How photoreceptor cells respond to light. *Scientific American, 256*, 40–47. https://doi.org/10.1038/scientificamerican0487-40

SCHULTZE, M. (1866). Zur anatomie und physiologie der retina. *Archiv für mikroskopische Anatomie, 2*, 175–286. https://doi.org/10.1007/BF02962033

SLINEY, D. H. (2016). What is light? The visible spectrum and beyond. *Eye*, *30*(2), 222–229. https://doi.org/10.1038/eye.2015.252

SPILLMANN, L. (2014). Receptive fields of visual neurons: The early years. *Perception, 43*(11), 1145–1176. https://doi.org/10.1068/p7721

STOCKMAN, A. i SHARPE, L. T. (2006). Into the twilight zone: the complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic & Physiological Optics, 26*(3), 225–239. https://doi.org/10.1111/j.1475-1313.2006.00325.x

WÄSSLE, H. (2004). Parallel processing in the mammalian retina. *Nature Reviews Neuroscience, 5*(10), 747–757. https://doi.org/10.1038/nrn1497

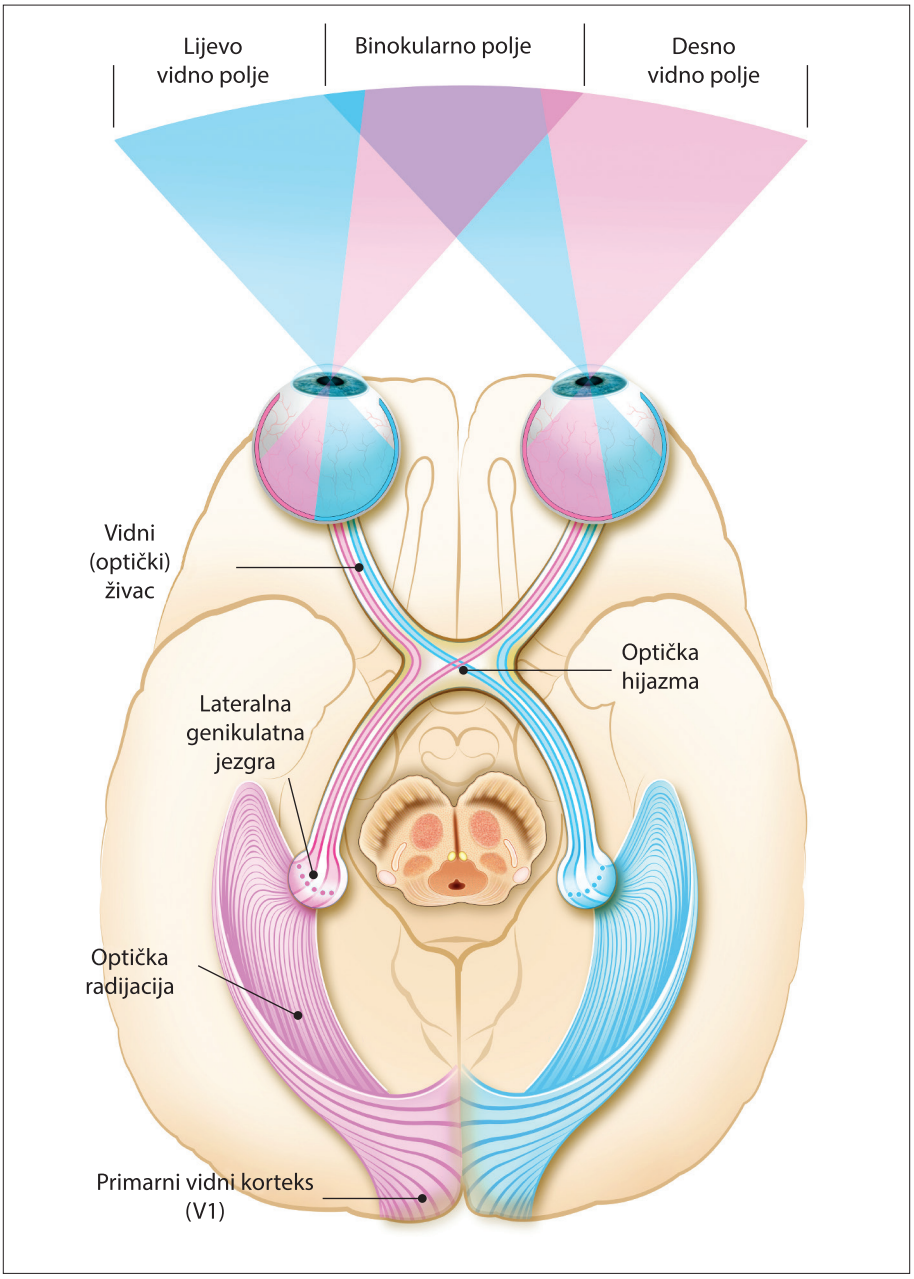
9.
Vid: Vidni putovi i korteks

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- što su tektopulvinarni i genikulostrijarni vidni put
- kakva je struktura i funkcija lateralne genikulatne jezgre
- kakva je struktura i funkcija primarnog vidnog područja
- što su jednostavne, složene i hipersložene stanice
- kako se vidne informacije elaboriraju u ekstrastrijarnim područjima
- što su ventralni i dorzalni tokovi i koja su njihova obilježja

9.1. Vidni putovi

Na mjestu optičkog diska (poznat i kao slijepa pjega) na retini snop aksona ganglijskih stanica izlazi iz oka i tvori **vidni živac** (CN II, lat. *nervus opticus*). Vidni živci iz oba oka križaju se u **optičkoj hijazmi**. To je struktura koja je smještena na donjem dijelu velikog mozga odmah ispod hipotalamusa. U njoj nema tijela neurona, nego se samo aksoni ganglijskih stanica iz retine djelomično križaju i prelaze u suprotnu hemisferu velikog mozga (vidjeti sliku 9.1.). Kod nekih životinjskih vrsta križanje je potpuno tako da cijeli vidni živac projicira prema suprotnoj hemisferi. Međutim, kod primata se razvio složeniji, djelomični način križanja. Kako bismo opisali ovo djelomično križanje, potrebno je uvesti pojmove kojima ćemo označiti lokacije na retini. S obzirom na relativni položaj oka u odnosu na nos i sljepoočnicu, lokacije na retini možemo označiti kao **nazalne** (bliže nosu) ili **temporalne** (bliže sljepoočnici). Temporalni dio retine projicira aksone **ipsilateralno** (istom stranom), a nazalni dio projicira **kontralateralno**

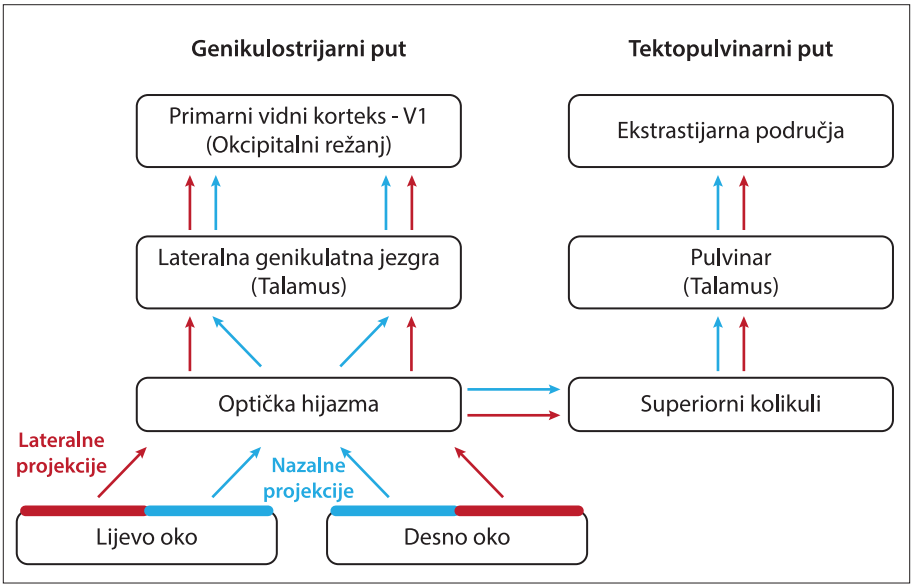


Slika 9.1. Djelomično križanje aksona optičkog živca u optičkoj hijazmi prikazano je zajedno s genikulostrijarnim putom. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

(prelazi na drugu stranu). Na taj način temporalni dio retine lijevog oka i nazalni dio retine desnog oka projicira sliku u lijevu hemisferu (ljubičaste linije). S druge strane, nazalni dio retine lijevog oka i temporalni dio retine desnog oka projicira sliku u desnu hemisferu (plave linije). Na taj način, lijevo **vidno polje** oba oka projicira u područje V1 u desnoj hemisferi mozga, a desno vidno polje oba oka u ekvivalentno područje V1 u lijevoj hemisferi mozga.

Nakon optičke hijazme aksoni ganglijskih stanica razdvajaju se u dva smjera koji čine dva odvojena vidna puta: **tektopulvinarni put** i **genikulostrijarni put**.

Tektopulvinarni put je evolucijski stariji put kojim manji dio ganglijskih stanica (oko 10 %) projicira prema **superiornim kolikulima** u srednjem mozgu (dvije gornje kvržice u tektumu). Iz superiornih kolikula aksoni dalje projiciraju u **pulvinar** (jezgra u talamusu) te otuda dolazi i ime ovog puta. Neuroni iz superiornih kolikula i pulvinara kontroliraju pokrete oka putem kranijalnih živaca. Na taj način usmjeravaju vidnu prostornu pažnju. Posebno su osjetljivi na pojavu novih podražaja koji se gibaju u perifernom vidu. S obzirom na to da primaju signale uglavnom od magno stanica, neuroni u superiornim kolikulima i pulvinaru nisu osjetljivi na boju i nemaju prostornu preciznost. Oni pružaju samo grubu reprezentaciju prostora i signaliziraju prisustvo potencijalno važnih podražaja na periferiji vidnog polja na koje bi trebalo obratiti pažnju. Ispod



Slika 9.2. Shematski prikaz genikulostrijarnog i tektopulvinarnog puta

superiornih kolikula nalaze se inferiorni kolikuli koji su dio slušnog puta. Zanimljivo je da superiorni kolikuli sadrže i multisenzorne stanice koje primaju vidne i slušne signale iz istog dijela prostora, pa čak i somatosenzorne signale (Wallace, 2003), te na taj način doprinose multimodalnoj integraciji.

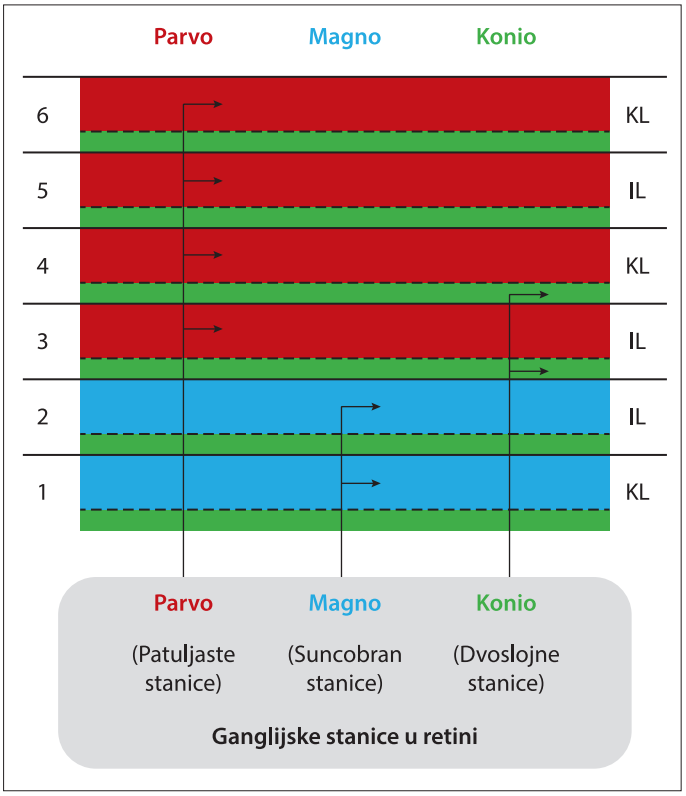
Kod životinjskih vrsta koje nemaju razvijenu koru velikog mozga, kao što su ribe ili vodozemci, tektopulvinarni put ujedno je i jedini vidni put. Međutim, kod vrsta koje imaju razvijeniji korteks, pulvinar projicira prema mnogim njegovim područjima kao što i mnoga kortikalna područja projiciraju natrag prema pulvinaru. Pretpostavlja se da je tektopulvinarni put odgovoran za rezidualne vidne sposobnosti kod ljudi koji pate od **kortikalne sljepoće** koja nastaje zbog ozljede primarnog vidnog korteksa. Naime, kod njih se javlja **slijepi vid** (engl. *blindsight*), a to je sposobnost detektiranja i lokaliziranja jednostavnih vidnih podražaja iako oni tvrde da svjesno ne mogu vidjeti ništa. Stoga se pretpostavlja da pulvinar zaobilazi V1 i projicira direktno u V2 i druga ekstrastrijarna područja zbog čega nastaje slijepi vid (Leopold, 2012).

Genikulostrijarni put čini najveći dio retinalnih projekcija prema **lateralnoj genikulatnoj jezgri ili LGN-u**. Genikulatne stanice projiciraju dalje prema primarnom vidnom korteksu koji se još naziva strijarni korteks pa otuda dolazi ime ovog puta. Projekcije od LGN-a do vidnog korteksa čine veliki snop aksona koji se naziva optička radijacija (engl. *optic radiation*). Zanimljivo je i da vidni korteks projicira natrag prema LGN-u. Štoviše, povratne veze iz vidnog korteksa čine oko 80 % svih sinapsi na LGN-u što upućuje na važnost silaznih (engl. *top-down*) procesa u regulaciji aktivnosti LGN-a. Stanice u LGN-u imaju iste funkcionalne značajke kao i ganglijske stanice u retini. To znači da imaju uključeno-središte ili isključeno-središte receptivna polja, te se mogu dalje podijeliti na parvo, magno i konio stanice. Drugim riječima, sve što smo opisali za ganglijske stanice može se poopćiti i na genikulatne stanice.

LGN je jedna od jezgara talamusa. Sastoji se od šest slojeva pri čemu se četiri gornja (dorzalna) sloja sastoje od **parvo stanica**, a dva donja (ventralna) sloja od **magno stanica**. Također, svaki sloj ima tanki podsloj sa svoje donje strane u kojem su smještene **konio stanice**. Svaki sloj dobiva aksonske projekcije samo iz jednog oka tako da u LGN-u nema binokularnih interakcija (Kaplan, 2014). Slojevi koji dobivaju aksonske projekcije iz lijevog i desnog oka su izmjenično raspoređeni kao što pokazuje slika 9.3. Također, u LGN-u nema križanja između parvo, magno i konio stanica tako da parvo ganglijske stanice projiciraju samo prema parvo genikulatnim stanicama, a isto vrijedi i za magno i konio stanice. Drugim riječima, parvo magno i konio stanice iz retine i LGN-a formiraju paralelne i odvojene putove koji prenose do vidnog korteksa informa-

cije o različitim aspektima podražaja koji se dalje elaboriraju u vidnom korteksu (Nassi i Callaway, 2009). Na taj način posreduju u percepciji boje (parvo i konio), oblika (parvo) i gibanja (magno). Drugim riječima, stanice u LGN-u imaju slične vrste receptivnih polja i uključene su u slične oblike prostornog, vremenskog i kromatskog filtriranja vidnih informacija kao što smo opisali u prethodnom poglavlju za ganglijske stanice.

Na prvi pogled, možemo reći da LGN ima relejnu funkciju jer posreduje u prijenosu impulsa iz retine prema korteksu. Međutim, tek manji dio projekcija prema LGN-u stiže iz retine (oko 10 %), a mnogo veći dio iz V1 područja korteksa, što upućuje na zaključak da je uloga LGN-a u obradi vidnih informacija složenija od pasivnog prijenosa impulsa prema korteksu. Problem je što se o ulozi povratnih veza prema LGN-u mnogo manje zna od njegove relejne funkcije. LGN je također dio široko distribuirana moždanog sustava nazvanog retikulni aktivacijski sustav (RAS) koji zauzima središnji dio tegmentuma u moždanom deblu i kontrolira budnost organizma.

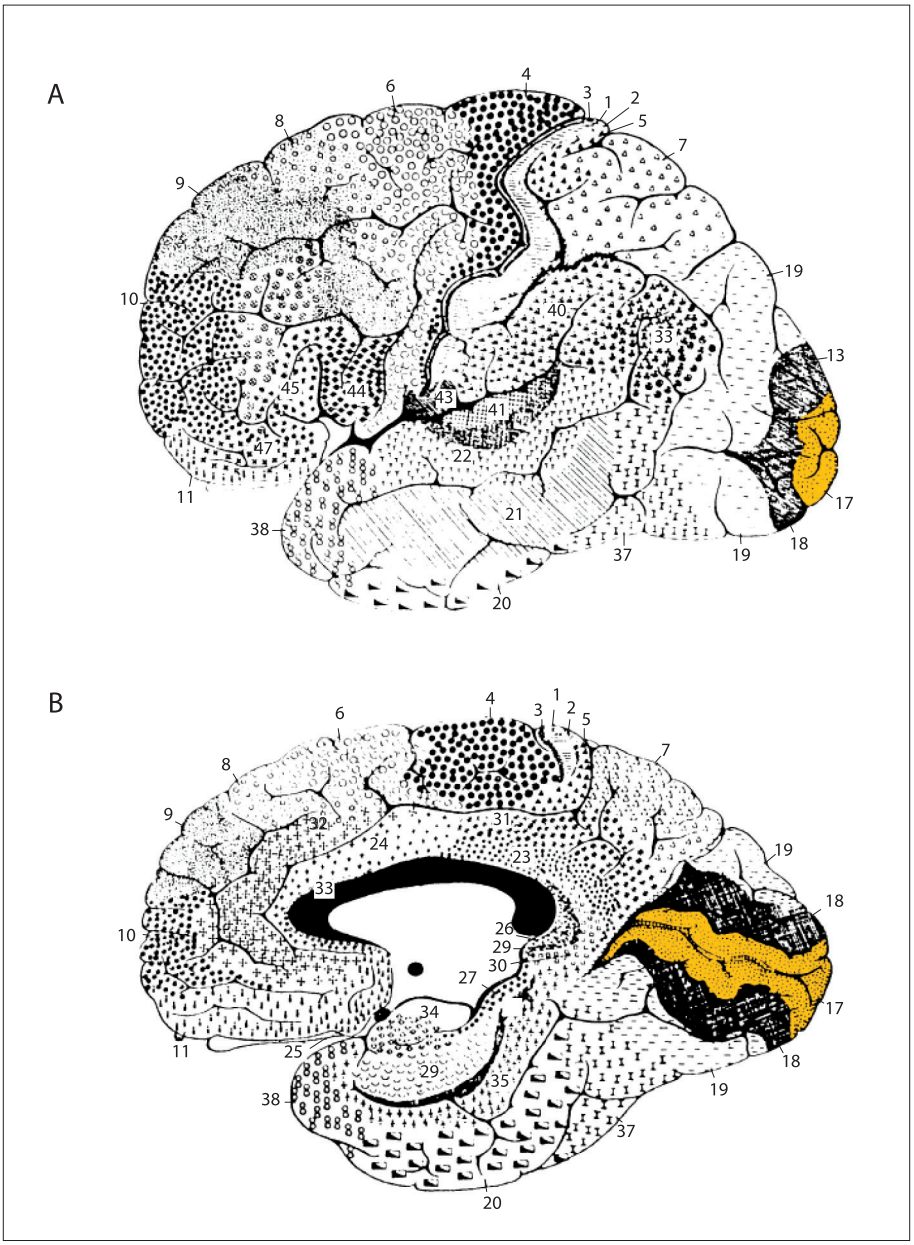


Slika 9.3. Slojevi lateralne genikulatne jezgre (LGN-a). KL – kontralateralne projekcije, IL – ipsilateralne projekcije

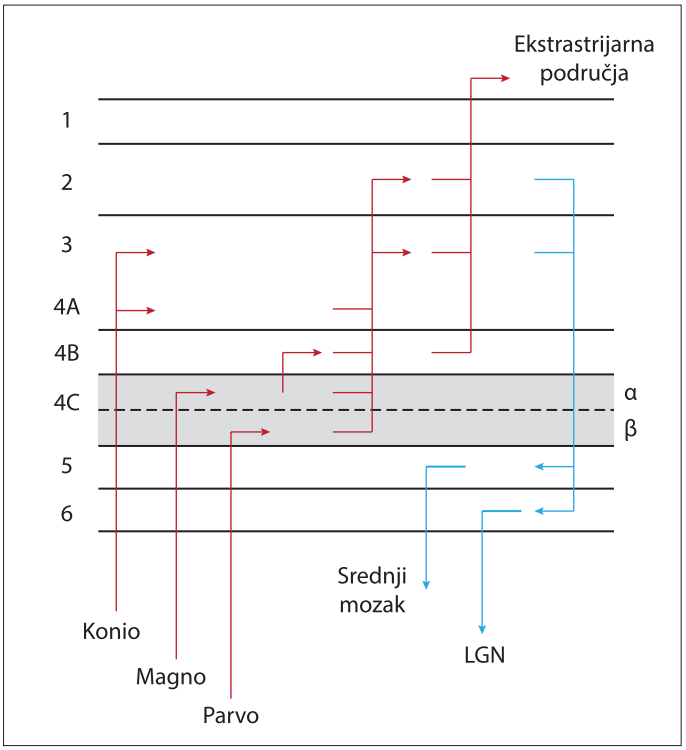
9.2. Primarno vidno područje (V1)

Vidni korteks je zajednički naziv za veliku grupu kortikalnih područja koja su uključena u obradu vidnih informacija. Ona su smještena u okcipitalnom režnju te u dijelovima temporalnog i parijetalnog režnja. Procjenjuje se da vidnih područja ima više od trideset, a mi ćemo u ovom poglavlju opisati funkcionalne značajke nekoliko najvećih. **Primarno vidno područje (V1)** još se naziva i strijarni korteks i Brodmannovo polje 17. Naziv strijarni korteks potječe od toga što pod mikroskopom izgleda kao da je prošaran tamnim i svijetlim prugama, odnosno strijama. Svijetle pruge zapravo su aksoni genikulatnih neurona koji putem optičke radijacije ulaze u V1. V1 je smješten na stražnjoj strani korteksa u okcipitalnom režnju i jednim je dijelom zavučeno prema unutrašnjoj strani hemisfera pa se na lateralnom prikazu ne vidi najbolje (slika 9.4.). V1 je najveće područje u korteksu i kod makaki majmuna zauzima oko 13 % njegove površine (Sincich i Horton, 2005). Bojenjem V1 s ciljem otkrivanja prisutnosti mitohondrijskog enzima povezanog sa staničnim metabolizmom (citokromatska oksidaza – CO), otkrivene su posebne strukture nalik na mjehuriće u 2. i 3. sloju po čemu su i nazvane **CO mjehurići** (engl. *blobs*). Okolna područja koja su ostala slabije obojena nazvana su **međumjehurići** (engl. *interblobs*) (Livingstone i Hubel, 1988).

Korteks se općenito može podijeliti na šest slojeva koji su označeni rednim brojevima pri čemu je prvi onaj na samoj površini koji je ujedno i najbliži moždanoj ovojnici, a šesti je najdublji i graniči s bijelom tvari (slika 9.5.). Specifičnost je V1 da su neki njegovi slojevi jako zadebljani u odnosu na druge dijelove korteksa. Tako se, na primjer, 4. sloj dijeli na tri podsloja označena kao 4A, 4B i 4C. Aksoni stanica iz LGN-a ulaze u V1 u sloju 4C. On se dalje dijeli na dva odvojena sloja 4Cα i 4Cβ. Magno stanice projiciraju aksone samo u 4Cα, odakle projekcije idu prema 4B koji pak dalje projicira direktno u vidna područja V2 i V5 (poznato i kao MT područje). Parvo stanice projiciraju aksone samo u 4Cβ odakle dolazi do račvanja projekcija u mjehuriće i međumjehuriće u 2. i 3. sloju. Iz 2. i 3. sloja projekcije idu prema 5. i 6. sloju kao i prema V2 području (Nassi i Callaway, 2009). Iznimka su konio stanice koje zaobilaze sloj 4C i direktno projiciraju u područje mjehurića u 3. sloju kao i u sloj 4A (Chatterjee i Callaway, 2003). Slojevi 5 i 6 su izlazni slojevi koji dalje projiciraju prema supkortikalnim strukturama kao što su LGN, pulvinar i superiorni kolikuli u srednjem mozgu.



Slika 9.4. Položaj primarnog vidnog korteksa (žuta boja) u okcipitalnom režnju. A) položaj kada gledamo mozak bočno izvana; B) položaj na sagitalnom presjeku. Brojevi označavaju Brodmannova polja. Slika je preuzeta i adaptirana s en.wikipedia.org i nalazi se u javnoj domeni.



Slika 9.5. Slojevi V1 s najvažnijim aksonskim projekcijama

Uzlazne projekcije označene su crvenom, a silazne (povratne) plavom bojom.

Neurofiziolozi David H. Hubel i Thorsten N. Wiesel (1968, 1977) su proveli detaljna istraživanja V1 snimanjem aktivnosti pojedinih neurona u mozgu mačaka, a poslije i makaki majmuna. Otkrili su da i u V1 postoje uključeno-središte i isključeno-središte stanice. Ove stanice imaju iste karakteristike kao i genikulatne i ganglijske stanice. Stoga je razumljivo da je najveći broj ovih stanica smješten upravo u sloju 4C gdje ulaze aksoni iz LGN-a. Međutim, u drugim slojevima V1 otkrili su i stanice s potpuno novim vrstama receptivnih polja koja su označili kao:

- **jednostavna**
- **složena**
- **hipersložena**.

Nove tri vrste receptivnih polja obilježavaju osjetljivost na izduljene podražaje. Ove stanice reagiraju na podražaje koji su izduženi u smjeru preferirane orijentacije recep-

tivnog polja kao što su rubovi, linije ili rešetke. Njihova receptivna polja su veća i izduženija (imaju oblik elipse) od uključeno-središte i isključeno-središte stanica. Možemo reći da ove stanice funkcioniraju kao **detektori obilježja** jer su osjetljive za specifično obilježje podražaja. Za otkriće ovih stanica Hubel i Wiesel su 1981. godine dobili Nobelovu nagradu za fiziologiju i medicinu.

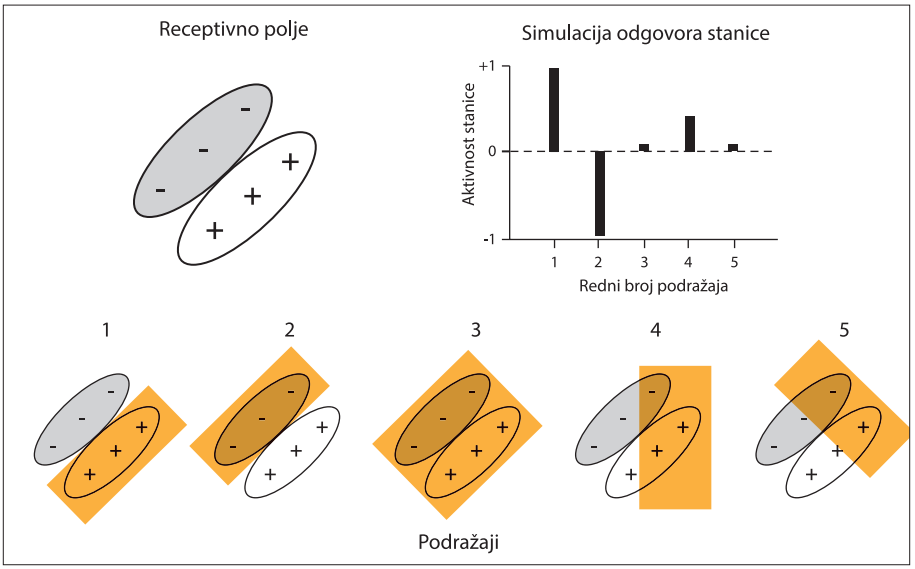
9.2.1. Jednostavne stanice

Jednostavne stanice su uglavnom smještene u sloju 4B, ali ih ima i u ulaznom sloju 4C i 6 u V1. Receptivno polje jednostavne stanice ima sljedeća obilježja:

1. odvojeno i izduženo ekscitacijsko i inhibicijsko područje unutar receptivnog polja
2. zbrajanje signala unutar ekscitacijskog i inhibicijskog područja, tako da podražaj koji pokriva cijelo ekscitacijsko područje izaziva snažniju reakciju nego podražaj koji pokriva samo dio ekscitacijskog područja.
3. antagonizam između ekscitacijskog i inhibicijskog područja, tako da podražaj koji pokriva oba područja izaziva slabiju ili nikakvu reakciju u odnosu na podražaj koji pokriva samo ekscitacijsko područje.

Kako bismo lakše razumjeli kako jednostavne stanice reagiraju na različite podražaje, slika 9.6. ilustrira njezino izduženo eliptično receptivno polje zajedno sa simulacijom neuronske aktivnosti kao odgovor na pet različitih konfiguracija svjetla i tame. Na slici je svjetlo predstavljeno žutom bojom, a pozadina je bijela. Dakle, žuto predstavlja objekt ili dio vidnog polja u kojem je veći intenzitet svjetla, a bijelo je pozadina ili područje manjeg intenziteta svjetla. Zbog razlike u intenzitetu svjetla nastaje rub između objekta i pozadine. U ovom primjeru, preferirana orijentacija receptivnog polja je 45°. Ako rub podražaja padne točno na razmeđu između ekscitacijskog i inhibicijskog područja, tako da podražaj osvijetli ekscitacijsko područje (podražaj 1), stanica će se maksimalno aktivirati kao što možemo vidjeti na grafu gore desno. Za maksimalnu aktivaciju važno je da svjetlo prekrije cijelo ekscitacijsko područje, ali i da ne zalazi u inhibicijsko područje.

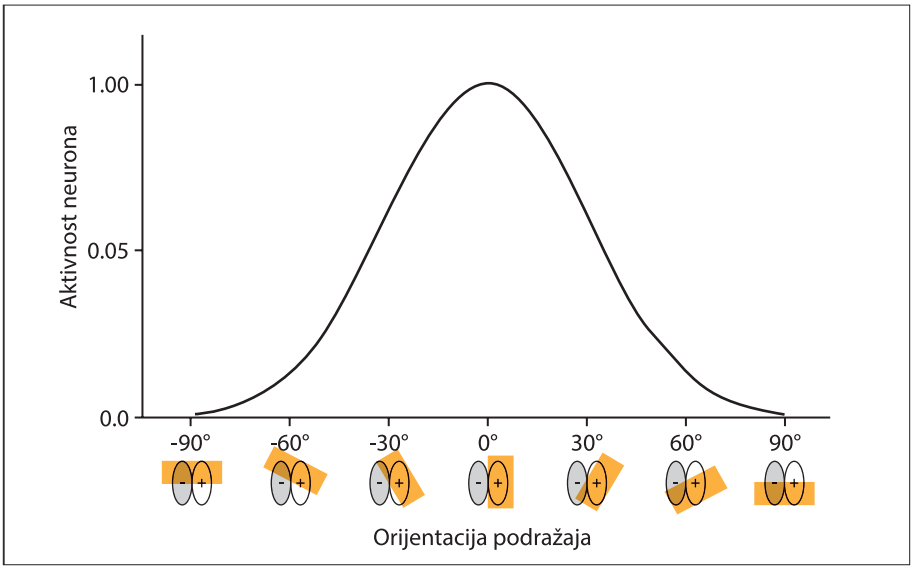
Ako se odnos svjetla i tame obrne, a rub podražaja ostane na istom mjestu kao na podražaju 2, stanica će biti maksimalno inhibirana zato što sad svjetlo pada točno na inhibicijsko područje, a nema aktivacije ekscitacijskog područja. Dakle, jednostavna stanica je, osim za orijentaciju ruba, osjetljiva i za polaritet ruba jer svjetlo mora u što



Slika 9.6. Receptivno polje jednostavne stanice i ilustracija odgovora stanice na pet podražaja prikazanih u donjem redu

većoj mjeri pokriti ekscitacijsko područje, a zaobići inhibicijsko područje. Ako svjetlo prekrije cijelo receptivno polje kao u podražaju 3, stanica se neće aktivirati jer će se ekscitacija i inhibicija međusobno poništiti. Ako orijentacija ruba podražaja ne prati preferiranu orijentaciju stance, ona će se slabije aktivirati jer je svjetlo djelomično palo na ekscitacijsko područje, ali je zahvatilo i dio inhibicijskog područja što će dodatno umanjiti aktivnost stanice. Na kraju, ako je rub podražaja orijentiran okomito na orijentaciju receptivnog polja, stanica se opet neće aktivirati kao i kod podražaja 3. Razlog je to što su i ekscitacijsko i inhibicijsko područje jednako prekriveni svjetlom. Dakle, ekscitacija i inhibicija će se međusobno poništiti kao i u podražaju 3.

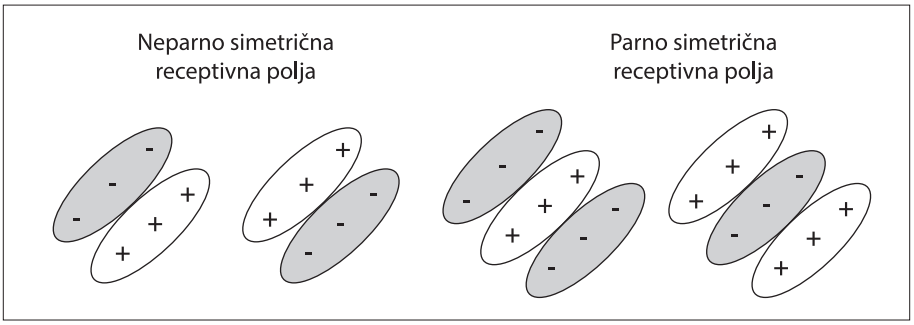
Kada usporedimo podražaje 1, 4 i 5 na slici 9.6., vidimo da rotiranje ruba izduženog svjetlosnog podražaja oko središta receptivnog polja postupno mijenja aktivnost stanice od maksimuma do minimuma. Hubel i Wiesel napravili su mjerenja aktivnosti jednostavne stanice u kojima su sustavno mijenjali orijentaciju ruba. Na taj su način dobili **krivulju podešenosti** stanice. Na slici 9.7. primjer je krivulje podešenosti za jednostavnu stanicu koja je osjetljiva na vertikalnu orijentaciju ruba. Dakle, stanica pokazuje najveću aktivaciju kada se vertikalni rub podražaja nađe u njezinu receptivnom polju. Ako rub rotiramo u smjeru kazaljke na satu, aktivnost stanice postupno se smanjuje sve dok ne dođemo do horizontalnog ruba na koji stanica skoro uopće ne reagira. Isto se



Slika 9.7. Krivulja podešenosti jednostavne stanice koja je najosjetljivija za vertikalni rub. Žuta boja predstavlja podražaj, odnosno rub koji se rotira oko svoje osi

smanjenje može uočiti i ako rotiramo rub u smjeru obrnutom od kazaljke na satu, što znači da je krivulja podešenosti simetrična i ima oblik Gaussove krivulje. Pri tome aritmetička sredina krivulje pokazuje gdje je najveća osjetljivost stanice (na kontinuumu orijentacija), odnosno na koju je orijentaciju ona podešena, a širina krivulje pokazuje preciznost te podešenosti. Krivulja podešenosti može se izmjeriti i za druge vrste receptivnih polja, i kod vida (podešenost za valne duljine, smjer gibanja) i kod svih drugih osjetnih modaliteta (podešenost za visine tonova, mjesta na koži). Stoga Gaussova krivulja predstavlja opći model kako osjetni neuroni detektiraju obilježja.

Jednostavna stanica prikazana na slici 9.6. ima tzv. **neparno simetrično receptivno polje** koje se sastoji od jednog ekscitacijskog i jednog inhibicijskog područja koja su položena paralelno jedno uz drugo uzduž preferirane osi. Međutim, otkrivene su i stanice s drukčijim prostornim rasporedom ekscitacijskih i inhibicijskih područja koje nazivamo **parno simetrična receptivna polja**. Kod ove vrste stanica, jedno ekscitacijsko područje u sredini je s boka okruženo s parom inhibicijskih područja ili je jedno inhibicijsko područje u sredini okruženo s boka s dva ekscitacijska područja. Ovakav raspored ekscitacijskih i inhibicijskih područja omogućava detekciju tankih linija. S druge strane, neparno simetrična receptivna polja su prilagođena za detekciju rubova. Obje vrste receptivnih poja možemo vidjeti na slici 9.8.



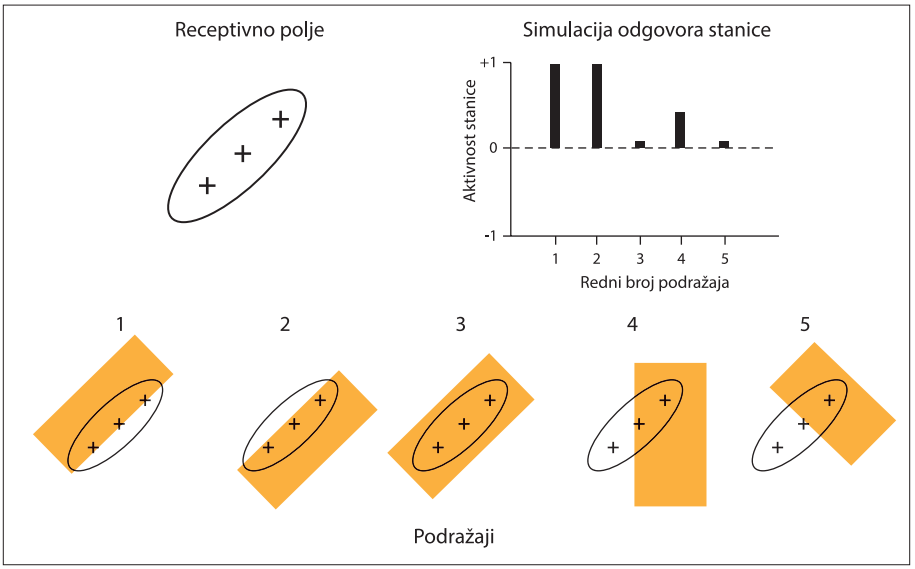
Slika 9.8. Neparno i parno simetrična receptivna polja jednostavnih stanica. Znak plus označava ekscitacijsko područje, a znak minus označava inhibicijsko područje receptivnog polja. Neparno simetrična receptivna polja prilagođena su za detekciju rubova, a parno simetrična za detekciju tankih linija.

9.2.2. Složene stanice

Složene stanice najzastupljenije su i čine dvije trećine svih stanica u V1. Smještene su u površinskim slojevima V1 (2. i 3. sloj), ali i u dubinskim slojevima (5. i 6. sloj) te imaju veća receptivna polja od jednostavnih stanica. Također, nalazimo ih i u V2 kao i u drugim ekstrastrijarnim područjima. Receptivno polje složene stanice ima sljedeća glavna obilježja:

1. Nema izdvojenog ekscitacijskog i inhibicijskog područja u receptivnom polju.
2. Najjača je reakcija na duguljasti pravokutni podražaj (linija, rešetka) koji je širine jedne trećine do jedne polovine širine cijelog receptivnog polja (pod širinom receptivnog polja podrazumijevamo dimenziju koja je povezana s kraćom osi elipse, dok dimenziju povezanu s dužom osi elipse smatramo dužinom receptivnog polja), a podražaj koji pokriva cijelo receptivno polje ne izaziva nikakvu reakciju slično kao i kod jednostavnih stanica.
3. optimalan podražaj može biti smješten bilo gdje unutar receptivnog polja i uvijek će izazvati sličnu reakciju.

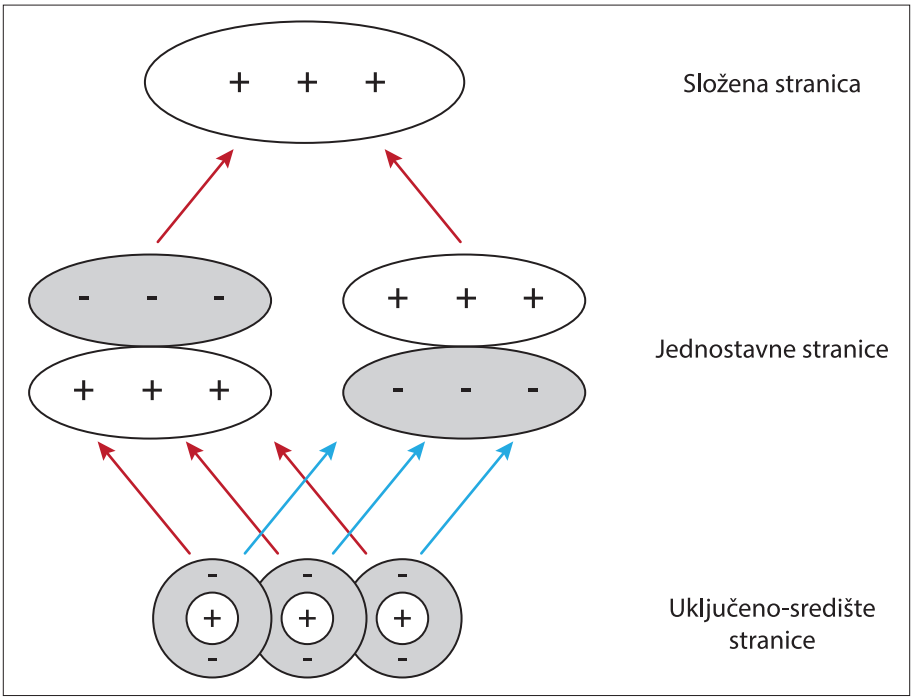
Slika 9.9. prikazuje ilustraciju receptivnog polja složene stanice koja ima samo ekscitacijsku komponentu. Također, prikazana je simulacija njezina odgovora na pet različitih podražaja koje smo već susreli na slici 9.6. Bitna je razlika, u odnosu na jednostavnu stanicu, da kod složene stanice nema razlike između podražaja 1 i 2, što znači da nema osjetljivost na polaritet ruba. Drugim riječima, kod složene je stanice svejedno s koje



Slika 9.9. Receptivno polje složene stanice i ilustracija odgovora stanice na pet podražaja prikazanih u donjem redu

se strane nalazi svijetla i tamna strana ruba. Važno je samo da rub ima odgovarajuću orijentaciju. U svim ostalim promatranim situacijama, reakcija složene stanice je slična jednostavnoj stanici.

Na osnovi položaja stanica u slojevima korteksa, Hubel i Wiesel (1968, 1977) predložili su **hijerarhijski model** nastanka receptivnog polja jednostavne i složene stanice. U prvom koraku, jednostavna stanica zbraja ulazne signale iz više genikulatnih stanica s koncentričnim receptivnim poljima, ali koje su položene duž preferirane osi receptivnog polja jednostavne stanice. Na slici 9.10. vidimo ilustraciju u kojoj je jednostavna stanica osjetljiva na horizontalni rub jer zbraja aktivnost genikulatnih stanica koje su položene duž horizontalne osi. Preciznije, jedna grupa genikulatnih stanica šalje signale u ekscitacijsko, a druga susjedna grupa (nije prikazana) u inhibicijsko područje receptivnog polja. Naravno, ekscitacijske i inhibicijske projekcije iz istih grupa genikulatnih stanica mogu se zamijeniti tako da nastane receptivno polje sa suprotnim polaritetom. Naime, pretpostavlja se da svaka jednostavna stanica ima svoj par s istom osjetljivošću za orijentaciju, ali sa suprotnim polaritetom. U drugom koraku, složena stanica zbraja ulazne signale iz više jednostavnih stanica s istom preferiranom orijentacijom ruba, ali sa suprotnim polaritetima ruba. Na taj način složena stanica gubi osjetljivost na polaritet, no zadržava osjetljivost na orijentaciju ruba.



Slika 9.10. Hijerarhijski model nastanka receptivnih polja jednostavnih i složenih stanica

9.2.3. Hipersložene stanice

Hipersložene stanice slične su složenim stanicama po načinu reakcije na podražaje, ali imaju još jedno svojstvo, a to je da su podešene i za duljinu ruba ili linije. Dakle, ako je linija duža od optimalne duljine, stanica će pokazivati slabiju aktivnost. Ova pojava nazvana je **stopiranje na krajevima** (engl. *end-stopping*). Dakle, optimalni podražaj za ovu vrstu stanica je rub ili linija točno određene orijentacije, ali i duljine. Pretpostavlja se da hipersložene stanice doprinose detekciji zakrivljenih rubova i kutova. Dakle, pokazuju pojačanu aktivaciju upravo na mjestima gdje se jednostavne i složene stanice slabije aktiviraju zbog izduženosti njihova receptivnog polja. Na taj način, hipersložene stanice nadopunjuju kortikalnu reprezentaciju rubova i linija koji zajedno predstavljaju temelj za percepciju oblika (Dobbins i sur., 1987).

Hubel i Wiesel su pretpostavili da hipersložene stanice primaju ulazne signale iz složenih stanica te da bi se one trebale nalaziti na vrhu hijerarhije prikazane na slici 9.9. (iznad složenih stanica). Međutim, drugi su istraživači pokazali da i neke jednostavne

stanice također pokazuju stopiranje na krajevima, pa nije jasno jesu li hipersložene stanice doista posebna vrsta stanica ili je to samo jedno svojstvo koje pokazuju neke jednostavne i neke složene stanice (Dobbins i sur., 1987). Pri tome stanice koje pokazuju stopiranje na krajevima pokazuju i podešenost za stupanj zakrivljenosti ruba, a ne samo podešenost za duljinu ruba. Prema modelu koji su predložili Dobbins i sur. (1989), stopiranje na krajevima proizlazi iz kombinirane aktivnosti više jednostavnih (ili složenih) stanica. Pri tome u modelu se razlikuje središnja ekscitacijska zona koja definira podešenost za orijentaciju i dvije inhibicijske zone od kojih je svaka položena na jednom kraju ekscitacijske zone, odnosno preferirane osi receptivnog polja. Inhibicijske zone spjrečavaju stanicu da se aktivira na izduženi ravni rub. Iz toga proizlazi da je upravo osjetljivost na zakrivljenost ruba ono što razlikuje hipersložene stanice od jednostavnih i složenih stanica koje nemaju to svojstvo i koje mogu detektirati samo ravne rubove. Dakle, prema ovom modelu, hipersložene stanice predstavljaju paralelni tok procesiranja rubova i linija koji je smješten pored hijerarhije prikazane na slici 9.10., a ne iznad nje. Obilježja svih vrsta receptivnih polja koja su otkrili Hubel i Wiesel možemo sažeti u tablici 9.1.

Tablica 9.1. Obilježja receptivnih polja jednostavnih, složenih i hipersloženih stanica

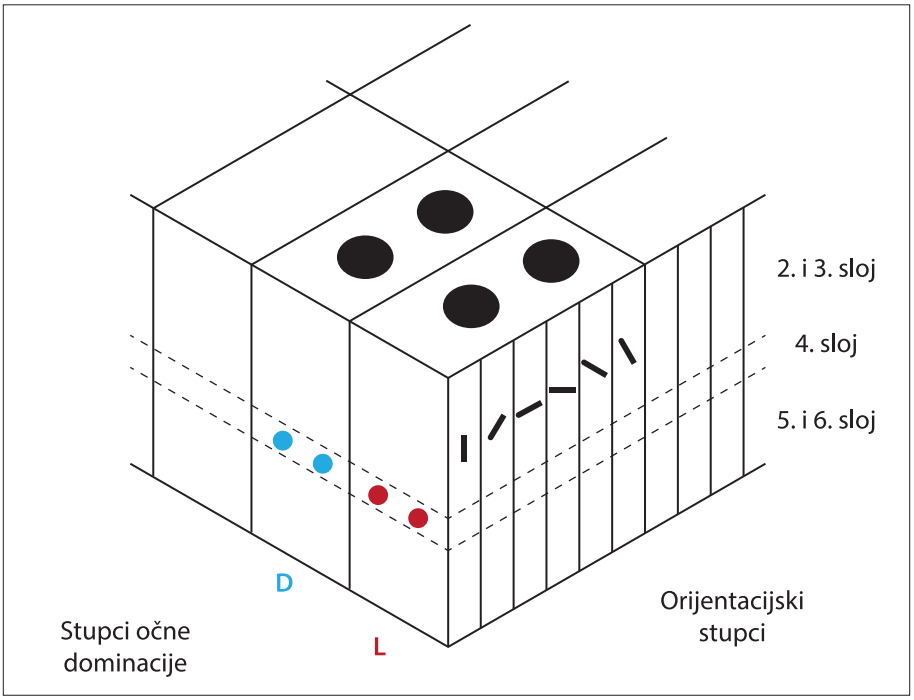
	Jednostavna stanica	**Složena stanica**	**Hipersložena stanica**
Orijentacija ruba ili linije	da	da	da
Tolerancija za položaj ruba ili linije	ne	da	da
Osjetljivost na polaritet ruba	da	ne	ne
Duljina ruba ili linije (stopiranje na krajevima)	ne	ne	da
Osjetljivost na zakrivljene rubove i kutove	ne	ne	da

9.2.4. Stupčana (kolumnarna) organizacija vidnog korteksa

Hubel i Wiesel (1968, 1977) su uočili pravilnosti u rasporedu stanica s orijentacijskom osjetljivošću u primarnom vidnom korteksu. Stanice koje reagiraju na istu orijentaciju pokazuju tendenciju da se grupiraju u istom kortikalnom stupcu (grupiranje stanica okomito s obzirom na površinu korteksa). U susjedstvu stupca s određenom preferiranom orijentacijom nalaze se stupci sa sličnom preferiranom orijentacijom, dok se stupci s vrlo različitim preferiranim orijentacijama nalaze udaljeni jedni od drugih. Krećući se površinom korteksa u jednom smjeru, može se primijetiti postupni pomak

u preferiranoj orijentaciji kao kad se okreću kazaljke na satu. Ovi stupci nazivaju se i **orijentacijski stupci** (engl. *orientation columns*).

Pored orijentacijskih stupaca, postoje i **stupci očne dominacije** (engl. *ocular dominance columns*). Naime, u 4. sloju svaka stanica dobiva signale samo iz jednog oka. Stanice koje preferiraju isto oko organizirane su u stupac, a krećući se površinom V1, uočava se izmjenjivanje stupaca osjetljivih za lijevo i desno oko (Hubel i Wiesel, 1977). Važno je napomenuti da su stupci očne dominacije ograničeni samo na 4. sloj jer složene stanice u 2. i 3. sloju integriraju signale iz oba oka. Postupno se pomičući, stupci pokrivaju svih 360° specifične orijentacije. Jedan takav potpuni skup orijentiranih stupaca (koji uključuje podešenost za sve moguće orijentacije) i stupaca očne dominacije naziva se **hiperstupac** (engl. *hypercolumn*) i prikazan je slici 9.11. Pri tome treba imati na umu da jedan hiperstupac pokriva samo mali dio vidnog polja, tako da je za reprezentaciju cijelog vidnog polja potrebno mnogo hiperstupaca koji se prostiru jedan pored drugog



Slika 9.11. Hiperstupac se sastoji od kompletnog skupa orijentacijskih stupaca u 2. i 3. sloju (označenih različitom orijentacijom linije) i stupaca očne dominacije u 4. sloju koji su označeni slovima (L – lijevo oko, D – desno oko). Velike crne točke predstavljaju CO mjehuriće, a oko njih su CO međumjehurići.

duž cijele površine V1 područja. Hiperstupci koji se nalaze jedan blizu drugog dobivaju impulse iz susjednih područja na retini. To se naziva **retinotopna organizacija ili retinotopija**. Pri tome u V1 je fovea preciznije reprezentirana od periferije retine jer jednostavne stanice koje primaju signale iz fovealnog područja imaju manja receptivna polja (veća prostorna preciznost), a kako se pomičemo prema periferiji retine, tako se povećavaju i receptivna polja jednostavnih stanica u V1. Ova pravilnost naziva se **kortikalni faktor povećanja** (engl. *cortical magnification factor*) zbog kojeg je središte vidnog polja (koje zahvaća fovea i područje oko nje) više zastupljeno na površini V1 nego periferija vidnog polja.

9.2.5. Osjetljivost na dubinu i smjer gibanja

Kao što smo prethodno spomenuli, složene stanice integriraju signale iz oba oka, što znači da imaju **binokularna receptivna polja**, odnosno imaju dva receptivna polja, po jedno za svaku retinu. Pri tome položaj receptivnih polja u obje retine je isti ili vrlo sličan, što znači da oba receptivna polja gledaju u istu točku u prostoru. Binokularna integracija važna je za percepciju dubine jer doprinosi rekonstrukciji udaljenosti s koje se gleda objekt u vidnom polju. Neke složene stanice reagiraju samo na statične podražaje, a druge reagiraju na dinamičke podražaje, tj. pokazuju **osjetljivost na smjer gibanja ruba** (engl. *directional selectivity*). Preciznije, ove stanice pokazuju podešenost za gibanje ruba u jednom smjeru koji je okomit na preferiranu os orijentacije ruba, ali ne reagiraju na gibanje istog ruba u suprotnom smjeru. Također, pokazuju postupno slabljenje aktivacije kako se smjer gibanja ruba postupno odmiče od onog preferiranog. Ovakva podešenost važna je za percepciju gibanja (Hubel i Wiesel, 1968, 1977).

9.2.6. Osjetljivost na boje

Livingstone i Hubel (1988) su predložili funkcionalnu podjelu između CO mjehurića i međumjehurića. Prema njihovu modelu, složene su stanice smještene u CO međumjehurićima i ne pokazuju osjetljivost na valne duljine pa se klasificiraju kao **stanice širokog spektra**. S druge strane, u CO mjehurićima se nalaze stanice s koncentričnim receptivnim poljima slično kao i stanice u LGN-u. Mnoge od tih stanica pokazuju osjetljivost na valne duljine te ih možemo klasificirati kao **jednostruko suparničke stanice** jer kombiniraju signale iz čunjića slično kao i parvo i konio stanice

u LGN-u. Međutim, novija istraživanja pokazuju da ova podjela nije tako striktna jer u CO međumjehurićima ima mnogo stanica koje su osjetljive i za valne duljine (Garg i sur., 2019), kao što i neke stanice u CO mjehurićima pokazuju osjetljivost na orijentaciju ruba (Chatterjee i sur., 2021).

Osim jednostruko suparničkih stanica, u CO mjehurićima su otkrivene i nove i složenije vrste receptivnih polja koje su nazvane **dvostruko suparničke stanice** jer i u svojem središtu i u okolini primaju ekscitaciju iz jedne, a inhibiciju iz druge vrste čunjića, pri čemu ista vrsta čunjića uvijek ima obrnuti utjecaj na središte i okolinu. Na primjer, ako je središte L+M-, onda će okolina biti L-M+. Neke od tih stanica ne pokazuju suparništvo među signalima iz čunjića u okolini svojega receptivnog polja, a neke u okolini primaju signale samo iz jedne vrste čunjića (Horwitz, 2020). Zanimljivo, neke dvostruko suparničke stanice pokazuju i osjetljivost na orijentaciju obojenog ruba pri čemu dio stanica reagira na crveno-zeleni, a drugi dio na plavo-žuti kontrast na rubu te bi mogle biti osnova za integraciju boje i oblika (Johnson i sur., 2008). Modernim tehnikama optičkog oslikavanja aktivnosti mozga otkriveno je da se stanice koje integriraju osjetljivost na boje i oblike grupiraju u posebne poddomene unutar CO mjehurića (Chatterjee i sur., 2021). Iz ovoga možemo zaključiti da u V1 reprezentacija boje i oblika nije strogo odvojena kao što su to predložili Livingstone i Hubel.

Zanimljivo je pitanje zašto u V1 ne postoji podešenost za boje slično kao što postoji podešenost za orijentaciju ruba ili smjer gibanja ruba o kojima smo govorili u prethodnim poglavljima. Jednostruko i dvostruko suparničke stanice ne pokazuju podešenost za boju jer samo zbrajaju i oduzimaju signale iz različitih čunjića. Podešenost za boju podrazumijeva nelinearnu transformaciju u kojoj bi stanica pokazala najjaču aktivaciju na jednu valnu duljinu i postupno sve slabiju aktivnost kako se valna duljina udaljava od preferirane. Dakle, takva bi stanica pokazala zvonastu krivulju podešenosti sličnu kao na slici 9.7., samo što umjesto orijentacija ruba na apscisi možemo zamisliti valne duljine. Iako neke stanice u V1 pokazuju nelinearan odgovor za signale iz čunjića, čini se da je potrebno više neuronskih resursa kako bi nastala prava podešenost za boju te se ona javlja tek u višim kortikalnim područjima koja primaju signale iz V1 kao što su V4 i IT (Bohon i sur., 2016; Conway, 2009). Pri tome stanice podešene za boju pokazuju isto svojstvo grupiranja u stupce unutar V4 kao što smo vidjeli kod orijentacijskih stupaca u V1. Dakle, stanice podešene za crvenu boju su grupirane u susjedne stupce, blizu njih se nalaze stupci s neuronima podešenim za narančastu boju i tako dalje, dok su stupci sa stanicama podešenim za plavu boju udaljeni od njih (Conway i Tsao, 2009).

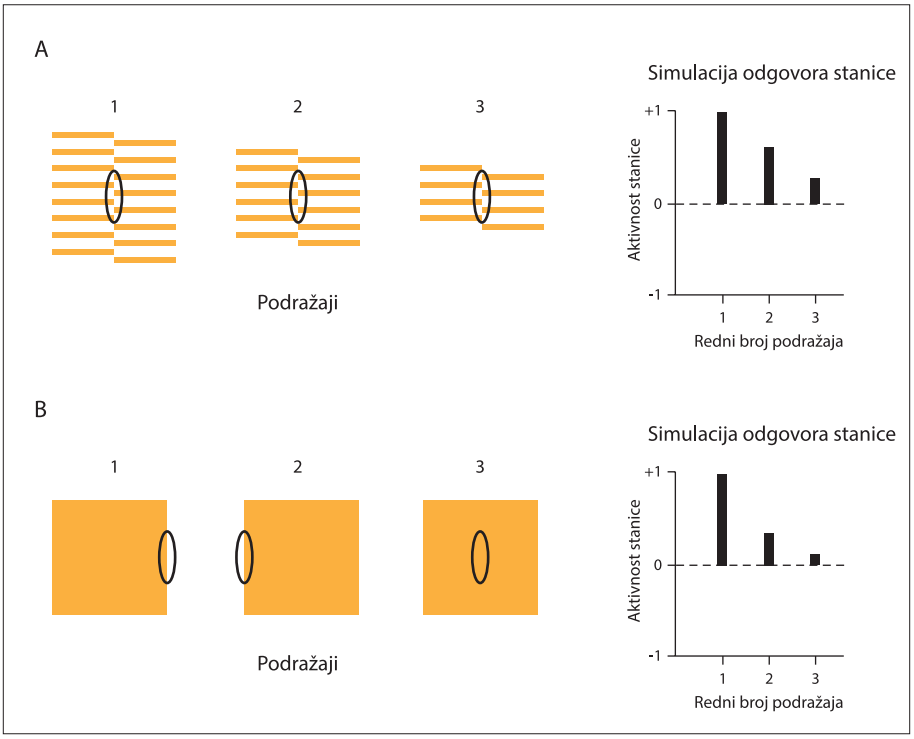
9.3. Sekundarno vidno područje (V2)

Sekundarno vidno područje (V2) ili Brodmannovo polje 18 susjedno je području V1. To je drugo po veličini kortikalno područje i kod makaki majmuna zauzima 10 % površine korteksa (Sincich i Horton, 2005). CO bojenje je pokazalo da je V2 područje organizirano u obliku **traka** (engl. *stripes*). Pri tome se razlikuju debele (engl. *thick*), tanke (engl. *thin*) i blijede (engl. *pale*) trake. Za razliku od V1, u V2 području ne postoji organizacija stanica u hiperstupce. Umjesto toga, stanice s istim funkcionalnim značajkama grupiraju se unutar traka. Na primjer, stanice u tankim trakama pokazuju osjetljivost na valne duljine, stanice u debelim trakama pokazuju osjetljivost na gibanje orijentiranog ruba. Također, pokazuju osjetljivost na retinalni disparitet što je osnova za percepciju dubine. Stanice u području blijedih CO traka pokazuju osjetljivost na orijentaciju statičnih rubova, a pokazuju i stopiranje na rubovima slično kao i stanice u CO međumjehurićima u V1. Pored ovih fizioloških nalaza, uzorak anatomskih veza između V1 i V2 upućuje na zaključak da su debele, tanke i blijede trake nastavak funkcionalne organizacije započete u V1, tj. predstavljaju daljnju elaboraciju informacija o gibanju, dubini, boji i orijentaciji (DeYoe i Van Essen, 1988; Lennie, 1998; Livingstone i Hubel, 1988). Iz V2 neuroni projiciraju dalje prema više ekstrastrijarnih područja koja sadrže stanice s još složenijim receptivnim poljima kojima reprezentiraju različite nove aspekte podražaja koji nisu obuhvaćeni stanicama u V1 ili V2.

Kao primjer povećanja složenosti receptivnih polja u V2 opisat ćemo **stanice za iluzorne rubove** (von der Heydt i sur., 1984). Ove stanice posjeduju podešenost za orijentaciju ruba sličnu kao i složene stanice u V1, ali se aktiviraju kad u receptivnom polju nema realnog ruba, nego je rub impliciran inducirajućim elementima kao što je prikazano na slici 9.12.A. To je, dakle, iluzija u kojoj vidimo rub kojeg zapravo nema. Stoga možemo reći da stanice za iluzorne rubove predstavljaju neuronsku osnovu za doživljaj ove iluzije. Pri tome je reakcija stanice na iluzornu konturu nešto slabija od reakcije iste stanice na realni rub. Na taj način ove stanice donekle razlikuju iluzorne od realnih rubova. Detaljna analiza sustavnim variranjem podražaja pokazala je da aktivnost ovih stanica korelira s percepcijom. Na primjer, aktivnost stanice postaje sve veća što je prisutno više inducirajućih elemenata koji sudjeluju u generiranju iluzornog ruba, a to se paralelno manifestira kao snažniji subjektivni doživljaj iluzornog ruba kao što vidimo na slici 9.12.A (von der Heydt, 2014).

Drugi primjer elaboracije i usložnjavanja receptivnih polja u V2 su stanice osjetljive za relaciju lik-pozadina (Zhou i sur. 2000). One pokazuju istu orijentacijsku osjetljivost kao i složene stanice u V1, ali posjeduju još jedno bitno obilježje, a to je da njihova reakcija na

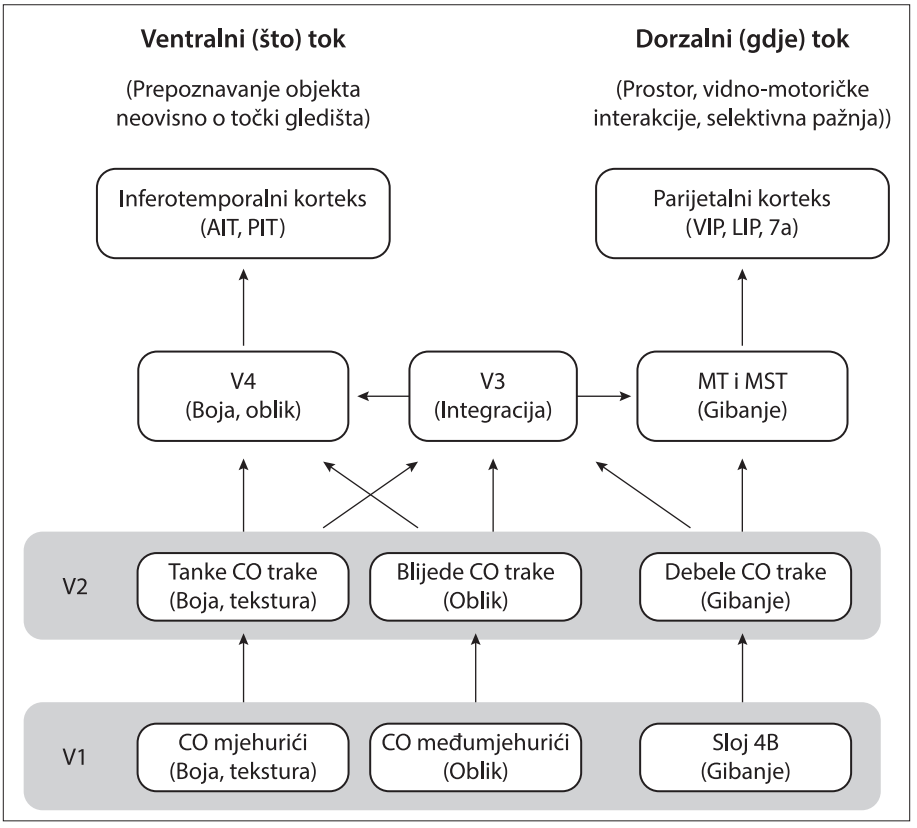
podražaj ovisi o tome s koje se strane ruba nalazi lik, a s koje pozadina. Stoga su takve stanice nazvane **stanice za vlasništvo ruba** (engl. *border ownership cells*). Ilustracija kako stanica za vlasništvo ruba razlikuje lik od pozadine prikazana je na slici 9.12.B. U ovom primjeru prikazana je stanica podešena za vertikalnu orijentaciju ruba, što znači da se aktivira kada se u njezinu receptivnom polju nađe vertikalni rub. Međutim, isti rub može pripadati liku koji se nalazi lijevo (podražaj 1) ili desno (podražaj 2) od ruba. Ova stanica reagira pojačano samo kada se lik nalazi lijevo od ruba, ali ne i desno od ruba iako unutar receptivnog polja, koje je označeno elipsom, prima isti podražaj jer je riječ o identičnom rubu. Dakle, stanica je osjetljiva ne samo za vertikalni rub, kao što bi bile složene stanice u V1, nego i za širi kontekst u kojem se taj rub nalazi (von der Heydt, 2014). Detaljniji pregled istraživanja utjecaja šireg vidnog okruženja na receptivno polje stanice može se pronaći u Spillmann i sur. (2015).



Slika 9.12. Složeniji oblici osjetljivosti za orijentirane rubove u V2. A) osjetljivost na iluzorne konture. Stanica je osjetljiva na vertikalnu iluzornu konturu koju generiraju krajevi realnih horizontalnih linija. Aktivnost stanice povećava se u funkciji dužine iluzorne konture. B) osjetljivost na vlasništvo ruba. Stanica je osjetljiva na vertikalni rub, ali samo ako rub pripada objektu koji je smješten lijevo od ruba.

9.4. Ventralni i dorzalni tok

Nakon V1 i V2 obrada vidnih informacija nastavlja se u drugim područjima kao što su V3, V4, V5 i mnoga druga koja se prostiru od okcipitalnog prema temporalnom i parijetalnom režnju i koja zajednički nazivamo ekstrastrijarna područja. Svako od tih područja predstavlja nastavak funkcionalne specijalizacije započete u V1 i V2. Na primjer, reprezentacija boja započeta u CO mjehurićima u V1 i tankim CO trakama u V2 nastavlja se u V4 i dalje prema donjim dijelovima temporalnog režnja. Dakle, krećući se od V1 prema temporalnom režnju, možemo pratiti **ventralni tok** (engl. *ventral stream*) vidnih informacija povezanih s bojom i oblikom. Na isti način možemo pratiti paralelni **dorzalni tok** (engl. *dorsal stream*) povezan s percepcijom gibanja i prostora koji započi-



Slika 9.13. Kortikalna područja uključena u ventralni i dorzalni tok prikazana su uz njihove pretpostavljene perceptivne funkcije

nje u sloju 4B u V1, nastavlja se u debelim CO trakama u V2, a zatim u području V5 (MT) i dalje u parijetalnom režnju (slika 9.13.).

Ungerleider i Mishkin (1982) su predložili podjelu vidnih tokova na osnovi analize neuropsiholoških nalaza o selektivnim lezijama određenih vidnih područja. Naime, uočili su da lezije u temporalnim (ventralnim) područjima dovode do teškoća u prepoznavanju objekata (vidne agnozije). S druge strane, lezije u parijetalnim (dorzalnim) područjima ne izazivaju smetnje u prepoznavanju, ali dovode do problema s praćenjem objekata u prostoru, selektivnom pažnjom, orijentacijom i motoričkom kontrolom. Stoga su ventralni tok nazvali **„što" tok**, a dorzalni je **„gdje" tok** jer ventralna područja sudjeluju u identifikaciji onoga što se nalazi u vidnom polju, a dorzalna područja sudjeluju u reprezentaciji prostora, odnosno u kodiranju gdje se nalaze objekti u vidnom polju. Sličnu podjelu predložili su i Goodale i Milner (1992) koji smatraju da se ventralni tok može nazvati **„tok za percepciju"**, a dorzalni tok je **„tok za akciju"**. Slika 9.14. prikazuje opći smjer kretanja tokova kroz korteks.

Na prvi pogled čini se da su ventralni i dorzalni tok u korteksu samo nastavak i daljnja elaboracija parvo, magno i konio putova iz retine i LGN-a. Naime, svojim su obilježjima parvo i konio put usko povezani s ventralnim tokom, jer obrađuje informacije o boji i obliku objekata uz veću oštrinu vida, što je važno za njihovo prepoznavanje. S druge strane, magno put usko je povezan s dorzalnim putom, jer obrađuje informacije o gibanju i dubini uz veću osjetljivost na slabe kontraste, što je važno za određivanje položaja objekata u vidnom polju. Međutim, parvo, konio i magno putove ne možemo jednostavno preslikati na ventralni i dorzalni put u korteksu, zato što postoji određena razina miješanja signala i interakcije među putovima u V1, tako da magno put projicira i u ventralna područja kao što i parvo put projicira u dorzalna područja (Kaplan, 2014; Sincich i Horton, 2005).

9.4.1. Ventralni tok

Ventralni tok čine CO mjehurići i međumjehurići u V1 koja se dalje nastavljaju u CO tankim i blijedim trakama u V2. Iz V2 ventralni tok nastavlja dalje prema V4, te posteriornom (PIT) i anteriornom (AIT) dijelu inferotemporalnog korteksa koji obuhvaća donji dio temporalnog režnja (Slika 9.13.). U skladu s njegovom ulogom u prepoznavanju objekata, neuroni u ventralnom toku pokazuju osjetljivost na oblik, boju i teksturu podražaja. Kako se pomičemo od V1 do IT područja, receptivna polja neurona postaju sve veća i pokazuju osjetljivost na sve složenija obilježja pri čemu se

postupno gubi retinotopna organizacija. U V1 području tipična veličina receptivnog polja je manja od 1° vidnog kuta, dok u IT području neuroni imaju velika receptivna polja koja obuhvaćaju gotovo cijelo vidno polje. Nadalje, povećava se i složenost optimalnog podražaja za neuron. U V1 to su jednostavne linije i rubovi. Međutim, u V2 i V4 javljaju se neuroni osjetljivi za složenije kombinacije linija kao što su različiti kutovi, T- i Y-spojnice kao i zakrivljene linije. Također, javljaju se neuroni osjetljivi za specifične kombinacije podražajnih dimenzija kao što su veličina, širina, retinalni disparitet i boja. Na kraju ventralnog puta, u IT području pojavljuju se neuroni osjetljivi za specifične objekte i lica (Bell i sur., 2014).

Važno svojstvo neurona u IT području je da reagiraju istim intenzitetom na isti složeni podražaj bez obzira na to gdje se on nalazi u vidnom polju. Pored toga, pokazuju i konstantnost s obzirom na promjenu udaljenosti podražaja od opažača. Stoga se može zaključiti da IT neuroni postižu konstantnost percepcije oblika jer kodiraju intrinzična svojstva oblika koja ostaju nepromijenjena s obzirom na promjene u veličini retinalne slike ili translaciji u vidnom polju. Drugim riječima, aktivnost IT neurona neovisna je o specifičnom kutu pod kojim se gleda podražaj. Nadalje, IT neuroni reagiraju na isti način bez obzira na to je li optimalni podražaj definiran razlikama u intenzitetu svjetla, gibanjem ili teksturom što upućuje na visoku razinu apstraktnosti njihova odgovora na podražaj. Također, IT neuroni su aktivni kada podražaj treba zadržati u radnom pamćenju i kada se osjetne informacije uspoređuju i povezuju s prethodnim očekivanjima o nadolazećem podražaju.

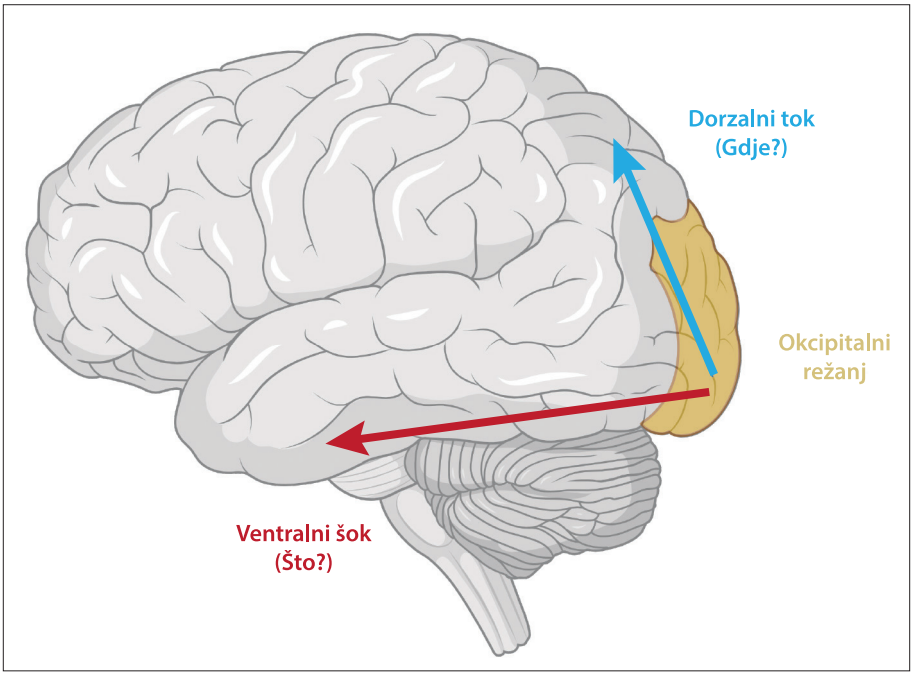
Određeni broj stanica u IT području pokazuje selektivnost za lica. Ove stanice reagiraju specifično na lica jer podjednako reagiraju na realna lica kao i na crteže lica. S druge strane, ti neuroni ne pokazuju nikakvu aktivnost ako se elementi crteža lica razmjeste po slučaju ili ako se prezentiraju drugi kompleksni objekti ili uzorci tekstura. Stanice pokazuju slabiju aktivnost ako crtežu lica nedostaje neki važan element kao što su oči ili usta. Drugi pak neuroni pokazuju osjetljivost na komponente lica kao što su oči ili razmak između očiju ili visina čela. Na kraju treba spomenuti da su mnogi neuroni osjetljivi za lica također osjetljivi i za važne socijalne znakove kao što su facijalne ekspresije i smjer pogleda (Bell i sur., 2014).

9.4.2. Dorzalni tok

Najistaknutije obilježje neurona u dorzalnom toku je osjetljivost na smjer gibanja. To znači da neuron reagira pojačanom aktivnošću kada se orijentirani rub giba u određe-

nom smjeru i ne reagira ako se isti rub giba u suprotnom smjeru. Osjetljivost na smjer gibanja javlja se u V1 u slojevima 4Cα i 4B. U području V2 neuroni osjetljivi za smjer gibanja grupirani su u debelim CO trakama. U području V3 oko 40 % neurona osjetljivo je za smjer gibanja. Mnogi od njih pokazuju osjetljivost na složeno gibanje koji se sastoji od više komponenti. Zanimljivo je da dio neurona u V3 pokazuje i osjetljivost na boje. Pri tome se populacije osjetljive na gibanje i na boje znatno preklapaju što upućuje na interakciju između vidnih tokova u V3 (Bell i sur., 2014).

Neuronska obrada gibanja još je izraženija u medijalnom temporalnom (MT) ili V5 korteksu gdje većina neurona pokazuje osjetljivost na neki aspekt percepcije gibanja. Pored uobičajene osjetljivosti na smjer gibanja u jednom pravcu, oko trećine neurona u MT-u pokazuje osjetljivost na smjer gibanja složenih struktura kao što su rešetke koje nastaju kombiniranjem gibanja lokalnih elemenata u različitim smjerovima (slično kao i u V3). Takvi neuroni integriraju lokalne informacije o smjeru gibanja različitih elemenata kako bi otkrili globalni smjer gibanja cijelog objekta. Neuroni u MT-u organizirani su u stupce. Unutar jednog stupca neuroni reagiraju na isti smjer gibanja. Na



Slika 9.14. Bočni pogled na ventralni i dorzalni tok. Kreirano pomoću bioRendera. Domijan, D. (2025) https://BioRender.com/u86a491

taj način, MT sadrži potpunu reprezentaciju svih smjerova gibanja u svim dijelovima vidnog polja. Pored toga, postoje i stanice osjetljive na brzinu gibanja objekta koja se kodira neovisno o smjeru njegova gibanja.

MT neuroni projiciraju prema susjednom medijalnom superiornom temporalnom (MST) području. MST se može podijeliti u dvije cjeline: dorzalnu (MSTd) i lateralnu (MSTl). Neuroni u MSTd-u imaju velika receptivna polja i reagiraju na gibanje cijelog vidnog polja što sugerira da su oni uključeni u procesiranje optičkog toka, odnosno percepciju gibanja opažača kroz prostor pri čemu integriraju i signale o gibanju oka i glave. S druge strane, MSTl neuroni su uključeni u segmentaciju objekata koji se gibaju u odnosu na njihovu okolinu. Receptivna polja ovih neurona imaju snažnu antagonističku okolinu, što znači da će neuron slabo reagirati ako se i objekt i njegova okolina gibaju u istom smjeru. Međutim, neuron će snažno reagirati kada se objekt giba u suprotnom smjeru od svoje okoline.

Dorzalni se put dalje nastavlja kroz posteriorni parijetalni korteks gdje se nalazi veći broj područja, kao što su, primjerice, lateralno (LIP) i ventralno (VIP) intraparijetalno područje kao i područje 7a (slika 9.13.). Ova su područja uključena u brojne funkcije koje su povezane s vidnom kontrolom izvođenja radnji kao što su reprezentacija prostora, usmjeravanje pažnje, prostorno radno pamćenje i donošenje perceptivnih odluka. Neuroni u ovim područjima pokazuju osjetljivost sličnu kao i u prethodnim područjima dorzalnog puta, što znači da reagiraju na složeno gibanje i/ili na optički tok (Bell i sur., 2014).

9.4.3. Zaključno o kortikalnim vidnim tokovima

Prikazani tokovi upućuju na dvije značajke organizacije vidnih područja: **paralelnost i hijerarhijske razine**. Informacije o različitim aspektima percepcije analiziraju se paralelno u posebnim strukturama. S druge strane, isti se put sastoji od niza područja koja su serijski ili hijerarhijski organizirana. Drugim riječima, rezultati obrade u jednom području šalju se na daljnju obradu u viša područja koja imaju još složenija receptivna polja i mogu ekstrahirati još više vidnih informacija. Na taj način mozak se koristi podjelom rada među neuronima kao strategijom kako bi se uspješno nosio sa složenošću podražaja koji nas okružuju. Kako se penjemo opisanim tokovima prema vrhu hijerarhije, dolazimo do kodiranja sve složenijih aspekata vidnih podražaja kao što je konstantnost svjetline, boje i oblika, odnosno invarijantnost s obzirom na uvjete pod kojima se promatra objekt u okolini (Nassi i Callaway, 2009).

Međutim, treba imati na umu da je podjela na ventralni i dorzalni tok samo pojednostavljeni prikaz neuronskih procesa koji se odvijaju u ekstrastrijarnim područjima. Novija istraživanja sugeriraju da postoji visoka razina preklapanja među tokovima, s obzirom na vrste obilježja koja kodiraju, tako da je ideja o strogo odvojenim paralelnim tokovima vjerojatno pogrešna. Na primjer, funkcionalnim oslikavanjem mozga otkriveno je da dorzalni tok sadrži iste informacije o oblicima i apstraktnim kategorijama objekata koje se mogu naći u ventralnom toku (Jeong i Xu, 2016). Isto tako, reprezentacije prostornih obilježja objekata kao što su položaj, veličina i orijentacija mogu se pronaći i u ventralnom, a ne samo dorzalnom toku (Hong i sur., 2016). Stoga neki autori dvoje je li uopće podjela na ventralni i dorzalni tok korisna ili je treba zamijeniti drugim konceptima (de Haan i Cowey, 2011; Pelekanos i sur., 2016). Drugi autori predlažu finiju podjelu tokova u smislu da se ventralni tok može dalje razdvojiti na dva toka s ventralnom i lateralnom komponentom od kojih prva sudjeluje u prepoznavanju radnji, a druga u prepoznavanju objekata (Wurm i Caramazza, 2022). I dorzalni se tok može dalje podijeliti na dvije komponente tako da, u detaljnijem prikazu, zapravo imamo četiri toka vidnih informacija (Rolls, 2024).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Kako je došlo do epohalnog otkrića jednostavnih i složenih stanica u primarnom vidnom korteksu, pristupačno je opisao Hubel (1988). Neuronske osnove vida uključujući retinalne mehanizme, supkortikalne strukture, vidne putove, primarni vidni korteks, ekstrastrijarna područja te poveznice s različitim aspektima percepcije, pažnje i prepoznavanja temeljito su prikazane u knjizi koju su uredili Werner i Chalupa (2014). Detaljni prikaz mehanizama u superiornim kolikulima, lateralnoj genikulatnoj jezgri i vidnim područjima mozga prikazan je i u Buser i Imbert (1992). Više informacija o organizaciji vidnog korteksa u paralelne tokove može se pronaći u Sincich i Horton (2005), Nassi i Callaway (2009) i Bell i sur. (2014). Sumarni podaci o vrstama neurona, njihovu broju i rasporedu po slojevima korteksa kao i o njihovoj međusobnoj povezanosti s područjima V1, V2 i V5 prikazani su u Vanni i sur. (2020). Pitanje podjele na ventralni i dorzalni tok i dalje je aktivno područje istraživanja, a najnovije hipoteze o preciznijoj organizaciji vidnih tokova mogu se pronaći u Rolls (2024).

Pojmovnik

Detektor obilježja
Neuron koji selektivno reagira na jedno specifično obilježje podražaja. Možemo reći da je neuron podešen da detektira obilježje, a primjeri obilježja su orijentacija ruba, gibanje ruba, zakrivljenost ruba, kut koji dva ruba zatvaraju.
Vidjeti i: jednostavne stanice, složene stanice, hipersložene stanice

Dorzalni tok
Kortikalni tok vidne obrade koji se iz stražnjih okcipitalnih područja (V1 i V2) proteže prema parijetalnom režnju i sudjeluje u reprezentaciji prostorne lokacije i gibanja objekata (tzv. „gdje" tok).
Vidjeti i: MT područje, smjer gibanja

Genikulostrijarni put
Primarni vidni put koji vodi od retine do LGN-a, a zatim do primarnog vidnog korteksa (V1); odgovoran za veći dio svjesne vidne percepcije.
Vidjeti i: lateralna genikulatna jezgra (LGN), V1

Hijerarhija u vidnom sustavu
Načelo funkcionalne organizacije vidnih područja u kojoj informacije prolaze kroz sukcesivne razine vidne obrade – od jednostavnih do složenih značajki, na primjer, od V1 preko V2 i V4 do inferotemporalnog korteksa.
Vidjeti i: vidni korteks, ventralni put

Hiperstupac
Organizacijska jedinica u V1 koja uključuje potpuni skup orijentacijskih stupaca i stupaca očne dominacije. Pri tome pokriva jedan mali dio vidnog polja.
Vidjeti i: orijentacijski stupci, stupci očne dominacije

Hipersložene stanice
Stanice u V1 koje, osim podešenosti za orijentaciju ruba sličnu složenim stanicama, pokazuju i stopiranje na krajevima.
Vidjeti i: složene stanice, stopiranje na krajevima

Inferotemporalni korteks (IT)
Završno područje ventralnog puta, odgovorno za prepoznavanje složenih podražaja kao što su objekti i lica. Neuroni u IT-u pokazuju nepromjenjivost odgovora s obzirom na veličinu, lokaciju i oblik.
Vidjeti i: ventralni put

Jednostavne stanice
Stanice u V1 s jasno izdvojenim ekscitacijskim i inhibicijskim zonama koje su osjetljive za rubove ili linije specifične orijentacije.
Vidjeti i: složene stanice, receptivno polje

Kortikalna sljepoća
Gubitak svjesnog vida zbog lezije V1 područja, uz očuvanu funkciju oka i supkortikalnih struktura.
Vidjeti i: slijepi vid, V1

Lateralna genikulatna jezgra (LGN)
Jezgra u talamusu koja prima impulse iz retine i prenosi ih u V1. Sastoji se od šest slojeva u kojima su smještene parvo, magno i konio stanice koje imaju slična obilježja kao i istoimene stanice u retini.
Vidjeti i: genikulostrijarni put, magno put, parvo put

Krivulja podešenosti
Grafički prikaz kako se reakcija neurona mijenja sustavnim promjenama fizičkog obilježja podražaja (npr. orijentacija ruba ili smjer gibanja ruba). Na taj način ispituje se osjetljivost ili podešenost neurona za neko obilježje.
Vidjeti i: detektor obilježja, jednostavne stanice

Mjehurići (CO mjehurići)
Anatomske strukture u slojevima 2 i 3 V1 područja koje sadrže neurone osjetljive na boje i svjetline. Javljaju se pri bojenju V1 područja s citokromatskom oksidazom (CO).
Vidjeti i: međumjehurići, parvo put

Međumjehurići (engl. *interblobs*)
Anatomske strukture u V1 koje okružuju CO mjehuriće i sadrže neurone osjetljive na orijentaciju ruba, ali ne i za boju.
Vidjeti i: mjehurići

Nazalna retina
Dio retine smješten bliže nosu čija vlakna prelaze na suprotnu stranu u optičkoj hijazmi i tako doprinose kontralateralnoj projekciji vidnog polja.
Vidjeti i: *optička hijazma, temporalna retina, vidno polje*

Neparno simetrične jednostavne stanice
Jednostavne stanice koje imaju jedno ekscitacijsko i jedno inhibicijsko područje koja su paralelno položena jedno pored drugog. Ovakav raspored omogućava detekciju orijentiranih rubova.
Vidjeti i: jednostavne stanice, parno simetrične jednostavne stanice

Optička hijazma
Struktura smještena na donjem dijelu mozga, ispod hipotalamusa gdje se križaju vidni živci iz oba oka. Vlakna iz unutarnjih (nazalnih) dijelova mrežnice prelaze na suprotnu stranu (kontrala-

teralno), dok vlakna iz vanjskih (temporalnih) dijelova ostaju na istoj strani (ipsilateralno). Ova organizacija omogućuje da informacije iz lijevog vidnog polja oba oka odlaze u desnu hemisferu, i obrnuto.
Vidjeti i: vidno polje, retina, vidni put

Orijentacijski stupci
Organizacijska jedinica u V1 u kojoj su unutar jednog stupca grupirani neuroni podešeni za istu orijentaciju ruba. Susjedni su stupci podešeni za slične orijentacije.
Vidjeti i: hiperstupac

Osjetljivost (podešenost) za boju
U V1 ne postoji podešenost za boju na način kako postoji podešenost za orijentaciju ruba. Podešenost za boju se javlja tek u V4 i IT-u. S aspekta obrade boja, u V1 postoje jednostruko suparničke stanice slične onima u retini i LGN-u. Također, postoje dvostruko suparničke stanice koje su važne za detekciju kromatskih kontrasta.
Vidjeti i: detektor obilježja, krivulja podešenosti

Osjetljivost (podešenost) za dubinu
Složene stanice integriraju signale iz oba oka, što znači da imaju binokularna receptivna polja, odnosno imaju dva receptivna polja, po jedno za svaku retinu. Binokularna integracija važna je za percepciju dubine jer doprinosi rekonstrukciji udaljenosti s koje se gleda objekt u vidnom polju.
Vidjeti i: detektor obilježja, krivulja podešenosti

Osjetljivost (podešenost) za orijentaciju ruba
Svojstvo nekih neurona u V1 i drugim vidnim područjima da selektivno reagiraju na rub ili liniju određene orijentacije. Ovo je svojstvo važno za percepciju oblika.
Vidjeti i: jednostavne stanice, složene stanice, hipersložene stanice, detektor obilježja, krivulja podešenosti

Osjetljivost (podešenost) za smjer gibanja ruba
Svojstvo nekih neurona u V1 i drugim vidnim područjima da selektivno reagiraju na smjer gibanja ruba. Ovo je svojstvo važno za percepciju gibanja.
Vidjeti i: detektor obilježja, krivulja podešenosti

Paralelnost u vidnom sustavu
Načelo funkcionalne organizacije vidnih područja prema kojem se različite vrste vidnih informacija (boja, oblik, pokret) obrađuju istovremeno, ali u odvojenim putovima.
Vidjeti i: *ventralni put, dorzalni put,*

Parno simetrične jednostavne stanice
Jednostavne stanice koje imaju jedno ekscitacijsko područje u sredini koje je s boka okruženo s parom inhibicijskih područja ili jedno inhibicijsko područje u sredini koje je okruženo s dva ekscitacijska područja. Ovakav raspored omogućava detekciju tankih linija.
Vidjeti i: jednostavne stanice, neparno simetrične jednostavne stanice

Primarno vidno područje
Vidjeti: V1

Pulvinar
Jezgra u talamusu prema kojoj projiciraju superiorni kolikuli. Dio je tektopulvinarnog puta koji je važan za usmjeravanje pažnje i orijentaciju u prostoru.
Vidjeti i: tektopulvinarni put

Retinotopna organizacija
Način organizacije vidnih područja korteksa u kojem susjedne regije mrežnice projiciraju na susjedna područja u korteksu. Na taj način formira se prostorna mapa koja čuva prostorne odnose od oka do mozga.
Vidjeti i: vidni korteks, optička hijazma

Slijepi vid (engl. *blindsight*)
Pojava da osoba s oštećenjem primarnog vidnog korteksa (V1), iako svjesno ne percipira podražaj, ipak može nesvjesno detektirati i lokalizirati jednostavne vidne podražaje.
Vidjeti i: kortikalna sljepoća, tektopulvinarni put

Složene stanice
Stanice u V1 koje reagiraju na orijentirane rubove i pokret, ali bez jasno razgraničenih ekscitacijskih i inhibicijskih zona.
Vidjeti i: jednostavne stanice, hipersložene stanice

Stopiranje na krajevima
Svojstvo nekih stanica podešenih za orijentaciju ruba da istovremeno pokazuju i podešenost za duljinu ruba. Doprinosi detekciji zakrivljenih rubova i kutova.
Vidjeti i: *hipersložene stanice, osjetljivost za orijentaciju ruba, vidni korteks*

Stupci očne dominacije
Organizacijska jedinica u V1 u kojoj su unutar jednog stupca grupirani neuroni koji preferiraju impulse iz jednog oka više nego iz drugog. Stoga razlikujemo stupce dominacije lijevog i desnog oka.
Vidjeti i: hiperstupac

Strijarni korteks
Vidjeti: V1

Superiorni kolikuli
Strukture u srednjem mozgu koje primaju impulse iz retine, koordiniraju pokrete očiju i orijentaciju pažnje.
Vidjeti i: tektopulvinarni put

Tektopulvinarni put
Evolucijski stariji vidni put koji prenosi impulse od retine preko superiornih kolikula i pulvinara do viših vidnih područja. Važan je za orijentaciju u prostoru i nesvjesni vid.
Vidjeti i: slijepi vid

Temporalna retina
Dio retine smješten bliže sljepoočnici čija vlakna prolaze istom stranom kroz optičku hijazmu i tako doprinose ipsilateralnoj projekciji vidnog polja.
Vidjeti i: nazalna retina, optička hijazma, vidno polje

V1
Primarno vidno područje ili Brodmannovo polje 17; mjesto na kojem počinje kortikalna obrade impulsa iz LGN-a. U V1 se javljaju novi oblici osjetljivosti kojih nema u retini ili LGN-u kao što je osjetljivost na orijentaciju ruba, smjer gibanja ruba ili na binokularnu integraciju.
Vidjeti i: V2

V2
Sekundarno vidno područje ili Brodmannovo polje 18 koje slijedi primarni vidni korteks (V1) u hijerarhiji obrade vidnih informacija. U V2 području dolazi do daljnje elaboracije i integracije informacija o rubovima, gibanju, bojama i dubini.
Vidjeti i: V1, ventralni tok, dorzalni tok

V3
Vidno područje koje integrira informacije iz V1 i V2 i uključeno je u obradu oblika, gibanja i dubine.
Vidjeti i: V1, V2, ventralni tok, dorzalni tok

V4
Vidno područje uključeno u ventralni tok, specijalizirano za percepciju boje i oblika.
Vidjeti i: ventralni tok

V5 (MT)
Vidno područje uključeno u dorzalni tok, specijalizirano za percepciju gibanja.
Vidjeti i: dorzalni tok

Ventralni tok
Kortikalni vidni put koji vodi od primarnog vidnog korteksa prema temporalnom režnju i sudjeluje u prepoznavanju oblika, boja i objekata – odgovara na pitanje „što“.
Vidjeti i: dorzalni tok, vidni korteks, paralelnost u vidnom sustavu

Vidni korteks
Vidni korteks zajednički je naziv za veliku grupu kortikalnih područja koja su uključena u obradu vidnih informacija. Ona su smještena u okcipitalnom režnju te u dijelovima temporalnog i parijetalnog režnja. Procjenjuje se da vidnih područja ima više od trideset među koje spadaju V1, V2, V3, V4, V5 (MT), MST, AIT, PIT, VIP, LIP, 7a.
Vidjeti i: dorzalni tok, ventralni tok, V1, V2, V3, V4

Vidno polje
Dio okoline koji zahvaćamo vidom. Dijelimo ga na lijevo i desno vidno polje jer svako oko zahvaća nešto drukčiji dio prostora. Binokularno polje je onaj dio vidnog polja koji zajedno zahvaćaju i lijevo i desno oko.
Vidjeti i: genikulostrijarni put, nazalna retina, temporalna retina

LITERATURA

BARLOW, H. B. (2009). Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology? *Perception, 38*(6), 795–798. https://doi.org/10.1068/pmkbar

BEAR, M. R., CONNORS, B. i PARADISO, M. A. (2025). *Neuroscience: Exploring the brain* (5. izdanje). Jones & Bartlett Learning.

BELL, A. H., PASTERNAK, T. i UNGERLEIDER, L. G. (2014). Ventral and dorsal cortical processing streams. U J. S. Werner i L. M. Chalupa (Ur.), *The new visual neurosciences* (str. 227–242). MIT Press.

BOHON, K. S., HERMANN, K. L., HANSEN, T. i CONWAY, B. R. (2016). Representation of perceptual color space in macaque posterior inferior temporal cortex (the V4 Complex). *eNeuro, 3*(4), ENEURO.0039-16.2016. https://doi.org/10.1523/ENEURO.0039-16.2016

BUSER, P. i IMBERT, M. (1992). *Vision*. The MIT Press.

CHATTERJEE, S. i CALLAWAY, E. M. (2003). Parallel colour-opponent pathways to primary visual cortex. *Nature, 426*(6967), 668–671. https://doi.org/10.1038/nature02167

CHATTERJEE, S., OHKI, K. i REID, R. (2021). Chromatic micromaps in primary visual cortex. *Nature Communications, 12*(1), 2315. https://doi.org/10.1038/s41467-021-22488-3

CONWAY, B. R. (2009). Color vision, cones, and color-coding in the cortex. *Neuroscientist, 15*(3), 274–290. https://doi.org/10.1177/1073858408331369

CONWAY, B. R. i TSAO, D. Y. (2009). Color-tuned neurons are spatially clustered according to color preference within alert macaque posterior inferior temporal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106*(42), 18034–18039. https://doi.org/10.1073/pnas.0810943106

DE HAAN, E. H. i COWEY, A. (2011). On the usefulness of 'what' and 'where' pathways in vision. *Trends in Cognitive Sciences, 15*(10), 460–466. https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.08.005

DOBBINS, A., ZUCKER, S. W. i CYNADER, M. S. (1987). Endstopped neurons in the visual cortex as a substrate for calculating curvature. *Nature, 329*(6138), 438–441. https://doi.org/10.1038/329438a0

DOBBINS, A., ZUCKER, S. W. i CYNADER, M. S. (1989). Endstopping and curvature. *Vision Research, 29*(10), 1371–1387. https://doi.org/10.1016/0042-6989(89)90193-4

GARG, A. K., LI, P., RASHID, M. S. i CALLAWAY, E. M. (2019). Color and orientation are jointly coded and spatially organized in primate primary visual cortex. *Science, 364*(6447), 1275–1279. https://doi.org/10.1126/science.aaw5868

GOODALE, M. A. i MILNER, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences, 15*(1), 20–25. https://doi.org/10.1016/0166-2236(92)90344-8

HONG, H., YAMINS, D. L., MAJAJ, N. J. i DiCARLO, J. J. (2016). Explicit information for category-orthogonal object properties increases along the ventral stream. *Nature Neuroscience, 19*(4), 613–622. https://doi.org/10.1038/nn.4247

HORWITZ, G. D. (2020). Signals related to color in the early visual cortex. *Annual Review of Vision Science, 6*, 287–311. https://doi.org/10.1146/annurev-vision-121219-081801

HUBEL, D. (1988). *Eye, brain, and vision*. W. H. Freeman.

HUBEL, D. H. i WIESEL, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology, 195*, 215–243. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1968.sp008455

HUBEL, D. H. i WIESEL, T. N. (1977). Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London (B), 198*, 1–59. https://doi.org/10.1098/rspb.1977.0085

JEONG, S. K. i XU, Y. (2016). Behaviorally relevant abstract object identity representation in the human parietal cortex. *Journal of Neuroscience, 36*(5), 1607–1619. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1016-15.2016

JOHNSON, E. N., HAWKEN, M. J. i SHAPLEY, R. (2008). The orientation selectivity of color-responsive neurons in macaque V1. *Journal of Neuroscience, 28*(32), 8096–8106. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1404-08.2008

KAPLAN, E. (2014). The M, P, and K pathways of the primate visual system revisited. U J. S. Werner i L. M. Chalupa (Ur.), *The new visual neurosciences* (str. 215–226). MIT Press.

LENNIE, P. (1998). Single units and visual cortical organization. *Perception, 27*, 889–935. https://doi.org/10.1068/p270889

LEOPOLD, D. A. (2012). Primary visual cortex: awareness and blindsight. *Annual Review of Neuroscience, 35*, 91–109. https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150356

LIVINGSTONE, M. S. i HUBEL, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and perception. *Science, 240*, 740–749. https://doi.org/10.1126/science.3283936

NASSI, J. J. i CALLAWAY, E. M. (2009). Parallel processing strategies of the primate visual system. *Nature Reviews Neuroscience*, (10), 360–372. https://doi.org/10.1038/nrn2619

PELEKANOS, V., MUR, M. i STORRS, K. R. (2016). Extracting object identity: Ventral or dorsal visual stream? *Journal of Neuroscience, 36*(24), 6368–6370. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1102-16.2016.

ROLLS, E. T. (2024). Two what, two where, visual cortical streams in humans. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 160*, 105650. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2024.105650

SHAPLEY, R. i ENROTH-CUGELL, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. *Progress in Retinal Research, 3*, 263–346. https://doi.org/10.1016/0278-4327(84)90011-7

SINCICH, L. C. i HORTON, J. C. (2005). The circuitry of V1 and V2: Integration of color, form, and motion. *Annual Review of Neuroscience, 28*, 303–326. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135731

SPILLMANN, L., DRESP-LANGLEY, B. i TSENG, C. H. (2015). Beyond the classical receptive field: The effect of contextual stimuli. *Journal of vision, 15*(9), 7. https://doi.org/10.1167/15.9.7

UNGERLEIDER, L.G. i MISHKIN, M. (1982). Two cortical visual systems. U D. J. Ingle, M. A. Goodale, R. W. J. Mansfield (Ur.), *Analysis of visual behavior* (str. 549–586). MIT Press.

WALLACE, M. T. (2004). The development of multisensory processes. *Cognitive Processing 5*, 69–83. https://doi.org/10.1007/s10339-004-0017-z

VANNI, S., HOKKANEN, H., WERNER, F. i ANGELUCCI, A. (2020). Anatomy and physiology of macaque visual cortical areas V1, V2, and V5/MT: Bases for biologically realistic models. *Cerebral Cortex, 30*(6), 3483–3517. https://doi.org/10.1093/cercor/bhz322

VALERJEV, P. (2020). Prostorni vid i mozak. U N. Šimić, P. Valerjev i M. Nikolić Ivanišević, (Ur.). *Mozak i um: od električnih potencijala do svjesnog bića* (str. 133–167). Morepress Books.

VON DER HEYDT, R. (2014). Image-parsing mechanisms of the visual cortex. U J. S. Werner i L. M. Chalupa (Ur.), *The new visual neurosciences* (str. 665–678). MIT Press.

von der HEYDT, R., PETERHANS, E. i BAUMGARTNER, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science, 224*, 1260–1262. https://doi.org/10.1126/science.6539501

WERNER, J. S. i CHALUPA, L. M. (2014). *The new visual neurosciences*. MIT Press.

Wurm, M. F. i Caramazza, A. (2022). Two 'what' pathways for action and object recognition. *Trends in Cognitive Sciences, 26*(2), 103–116. https://doi.org/10.1016/j.tics.2021.10.003

ZHOU, H., FRIEDMAN, H. S. i von der HEYDT, R. (2000). Coding of border ownership in monkey visual cortex. *Journal of Neuroscience, 20*, 6594–6611. https://doi.org/10.1523/jneurosci.20-17-06594.2000

10.
Vid: Psihofizika vida

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- kolika je apsolutna osjetljivost vida
- o čemu sve ovisi apsolutna osjetljivost
- što je oštrina vida i kako se mjeri
- što je Vernierova oštrina, a što hiperoštrina
- koji faktori utječu na oštrinu vida
- što je to naknadni efekt boja.

10.1. Apsolutna vidna osjetljivost

S aspekta psihofizike postavlja se pitanje kolika je **apsolutna osjetljivost** ljudskog vida. Na ovo pitanje nije lako dati precizan odgovor jer postoje brojne varijable koje utječu na detekciju svjetla u retini kao što su adaptacija oka na tamu ili svjetlo, mjesto na retini koje se podražuje, valna duljina svjetla, veličina podražaja i vrijeme trajanja podražaja. Prvo mjerenje apsolutnog praga za vid u kontroliranim uvjetima proveli su američki fiziolog Selig Hecht (1892. – 1947.) i njegovi suradnici (Hecht i sur., 1942). Ispitanici su prije mjerenja proveli 30 minuta u mraku kako bi im se oči potpuno adaptirale na tamu. Podražaj je bio mala točkica svjetla promjera 10' vidnog kuta koja je bljesnula vrlo kratko 1 ms. Podražaj je prezentiran periferno 20° vidnog kuta od središta retine jer je to mjesto najveće gustoće štapića i time najveće vidne osjetljivosti. Odabrana je valna duljina od 510 nm jer su štapići najosjetljiviji upravo na tu valnu duljinu. Intenzitet svjetla mjeren je pomoću tanke metalne pločice koja je postavljena na rožnicu oka, a mjerenja su trajala nekoliko mjeseci.

Hecht i sur. (1942) su definirali apsolutni prag kao onaj intenzitet svjetla koji su ispitanici detektirali u 60 % slučajeva. Na osnovi toga izmjerili su da je dovoljno između 54 i 148 fotona da izazovu osjet vida. Međutim, to je količina svjetla koja dospije do rožnice u trenutku detekcije, a nas bi više zanimalo koliko se štapića mora aktivirati na retini. Hecht i sur. (1942) stoga su napravili procjenu s obzirom na to koliko se svjetla izgubi na putu od rožnice do retine. Uzeli su u obzir da rožnica sama reflektira 4 % svjetla, a od preostalog svjetla koje uđe u oko, otprilike se 50 % apsorbira u očnoj vodici, leći i staklovini. Od svjetla koje dospije do retine, štapići apsorbiraju samo 20 %, dok preostali dio apsorbiraju druge stanice u retini i kapilare. Na osnovi navedenih podataka došli su do procjene da je potrebno između 5 i 14 fotona da izazovu najslabiji osjet vida. Međutim, točkica svjetla koja je služila kao podražaj je pokrivala površinu promjera 10' vidnog kuta, što znači da je paralelno aktivirala više štapića. Stoga su Hecht i sur. zaključili da je dovoljan jedan foton da aktivira štapić, ali je potrebna zajednička aktivacija od 5 do 14 štapića da izazovu osjet vida. Kasnija direktna elektrofiziološka mjerenja aktivnosti štapića potvrdila su pretpostavku da je dovoljan jedan foton za aktivaciju jednog štapića. Možemo reći da je apsolutna osjetljivost vida vrlo blizu fizičke granice koja je određena prirodom svjetla.

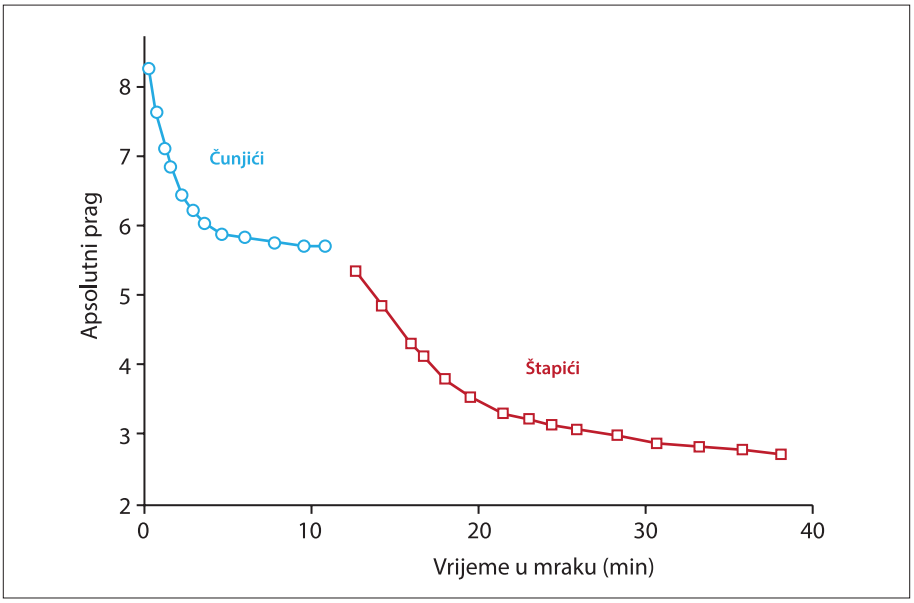
10.1.1. Adaptacija na svjetlo i tamu

Ambijentalno osvjetljenje može dramatično varirati, pa će stoga isti predmet, primjerice bijeli papir, emitirati intenzitet svjetla od $3 \cdot 10^{-2}$ cd/m^2 po noći na mjesečini, a $3 \cdot 10^{4}$ cd/m^2 po danu na Sunčevu svjetlu, što predstavlja dinamički raspon od 10^{6} cd/m^2 ili 6 jedinica na logaritamskoj skali što je red veličine jednog milijuna. Kada uzmemo u obzir i varijacije u pozadinskom svjetlu, dinamički raspon, intenzitet, ta svjetla protežu se čak do 10^{10} cd/m^2 (Shapley i Enroth-Cugell, 1984) što je red veličine od 10 milijardi. Gotovo je nevjerojatno da vid može funkcionirati na tolikome širokom rasponu osjetljivosti. No zbog toga vid se mora neprestano prilagođavati promjenama u uvjetima osvjetljenja. Jedan aspekt prilagodbe osvjetljenju je promjena veličine zjenice koja time regulira količinu svjetla koja ulazi u retinu. Međutim, ovaj je mehanizam ograničen jer može promijeniti količinu svjetla samo za 10 puta, odnosno za jednu jedinicu na logaritamskoj skali (Barlow, 1972). Drugi aspekt prilagodbe je adaptacija koja se odvija u fotoreceptorima, ali i u neuronskim krugovima u retini.
Adaptacija na svjetlo je promjena apsolutne osjetljivosti (apsolutnog praga) koja prati promjenu u prosječnom intenzitetu svjetla u okolini. Dakle, apsolutni se prag

povećava kada se povećava i osvjetljenje ili se smanjuje kada se smanjuje osvjetljenje. Na taj način retina postaje osjetljiva na kontraste, odnosno razlike u intenzitetu svjetla, a gubi osjetljivost na apsolutni intenzitet svjetla koji dolazi s površina (Shapley i Enroth-Cugell, 1984). Adaptacija na svjetlo je relativno brz proces koji je dovršen unutar 10-15 sekundi što je u skladu s iskustvom da izlazak iz mračne prostorije direktno na Sunčevu svjetlost ne predstavlja problem (Hayhoe i sur., 1992). Adaptaciji na svjetlo doprinose čunjići u fotopičnim uvjetima, a štapići u skotopičnim uvjetima osvjetljenja. Pri tome važnu ulogu ima kalcij jer smanjuje električnu reakciju fotoreceptora (hiperpolarizaciju) na svjetlo (Baer i sur., 2025).

Adaptacija na tamu je povećanje apsolutne osjetljivosti zbog boravka u mraku. Ovaj je proces mnogo sporiji od adaptacije na svjetlo i ima složeniju dinamiku kao što nam sugerira i iskustvo ulaska u mračnu prostoriju nakon boravka na dnevnoj svjetlosti. Hecht i sur. (1937) su tražili od ispitanika da provedu period od 40 minuta u potpunom mraku tijekom kojeg su mjerili apsolutni prag za detekciju svjetla u više vremenskih točaka. Podražaj je bio mali svijetli križić koji je kratko prezentiran u dio retine gdje ima i čunjića i štapića. Rezultati su pokazali da se tijekom promatranog vremena apsolutni prag smanjio za gotovo 100 000 puta, odnosno za 5 jedinica na logaritamskoj skali. Drugi važan nalaz je da je krivulja adaptacije na tamu izlomljena i sastoji se od dviju komponenti. Prvi dio krivulje predstavlja brzu adaptaciju u prvih 5-10 minuta, ali koja dostiže plato koji ne predstavlja najmanji mogući prag. Nakon toga nastavlja se spora adaptacija za koju treba oko 40 minuta potpunog mraka kada se dostižu najmanje vrijednosti apsolutnog praga.

Brzoj komponenti adaptacije na tamu doprinose čunjići koji imaju više apsolutne pragove za detekciju svjetla i čiji se pigmenti brže obnavljaju u tami. Tijekom ove faze adaptacije štapići još ne doprinose detekciji svjetla jer su njihovi apsolutni pragovi previsoki. S druge strane, sporoj komponenti adaptacije na tamu doprinose štapići koji imaju mnogo manje apsolutne pragove (veću osjetljivost), ali čiji se pigment, rodopsin, sporije obnavlja u tami. Podršku za ovu hipotezu daje istraživanje Hechta i Mandelbauma (1938) koji su mjerili adaptaciju na tamu s ispitanicima koji su prethodno bili dva mjeseca na prehrani bez vitamina A koji je važan za sintezu rodopsina. Dobili su krivulju adaptacije na tamu koja je bila slična krivulji brze komponente adaptacije, ali nije bilo spore komponente adaptacije. To se može interpretirati kao posljedica neaktivnosti štapića jer nisu mogli sintetizirati rodopsin. Osjetljivost štapića se oporavila nakon što su se ispitanici vratili normalnoj prehrani. Međutim, obnavljanje rodopsina u štapićima nije jedini proces koji doprinosi sporoj komponenti adaptacije na tamu. Naime, za



Slika 10.1. Adaptacija na tamu s dvije vremenske komponente. Za bržu komponentu odgovorni su čunjići (plava krivulja), a za sporiju komponentu štapići (crvena krivulja). Na ordinati je prikazan logaritam intenziteta svjetla (izmjeren u pikolambertima; 1 lambert = 3183 cd/m^2) koji odgovara apsolutnom pragu, a na apscisi je vrijeme provedeno u mraku prije testiranja. Slika je kreirana prema podacima iz Hecht i sur. (1937).

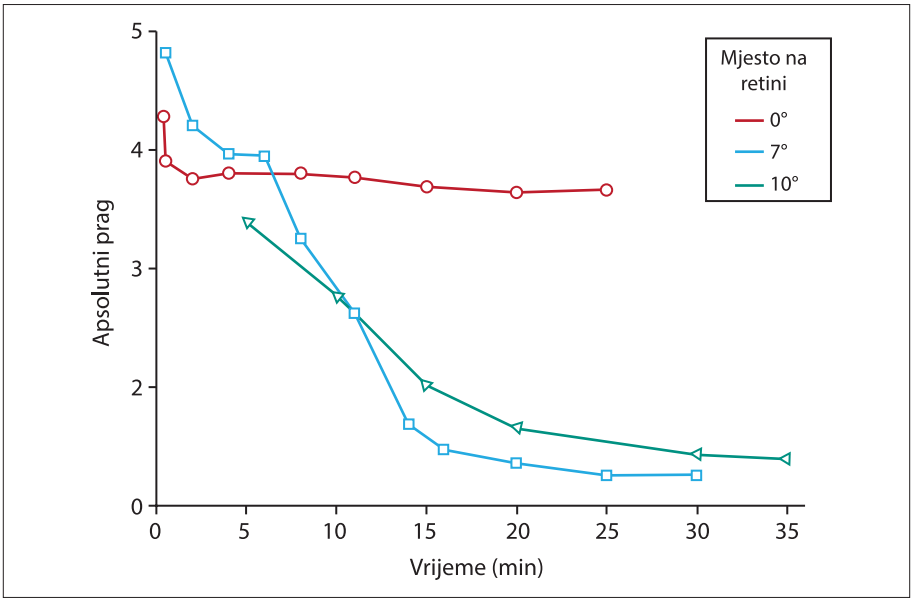
obnavljanje rodopsina potrebno je oko 15 minuta, dok za potpunu adaptaciju na tamu treba do 40 minuta. Stoga se pretpostavlja da i neuronski krugovi u retini igraju ulogu u adaptaciji na tamu (Barlow, 1972).

10.1.2. Mjesto na retini

Kao što smo opisali u 8. poglavlju, prostorni raspored čunjića i štapića varira s obzirom na udaljenost od središta retine. Stoga razlikujemo središnji i periferni vid. **Središnji (centralni) vid** odnosi se na onaj dio vidnog polja koji se nalazi neposredno oko linije pogleda. Preciznije, obuhvaća kružnu površinu u središnjem dijelu vidnog polja, promjera 5° vidnog kuta, koja okružuje liniju pogleda. S ove površine svjetlo pada direktno na foveu. Stoga se još naziva i fovealni vid. Karakteriziraju ga veća oštrina vida i bolje razlikovanje boja od perifernog vida, ali zato manja apsolutna osjetljivost na svjetlo zato što u fovei dominiraju čunjići. Odmah do središnjeg vida je **parafovealni vid**. To je prsten vidnog polja koji obuhvaća površinu promjera između 5° i 8° vidnog

kuta i predstavlja prijelaz između područja retine gdje dominiraju čunjići i područja gdje dominiraju štapići. **Periferni vid** odnosi se na preostali dio vidnog polja koji je udaljeniji od linije pogleda, odnosno koji se nalazi izvan središnje površine promjera 8° vidnog kuta koja okružuje liniju pogleda. Ponekad se naziva i indirektni ili postranični vid. Karakteriziraju ga manja oštrina vida i slabije razlikovanje boja od središnjeg vida, ali zato veća apsolutna osjetljivost na svjetlo jer izvan fovee dominiraju štapići.

Razlike u distribuciji čunjića i štapića preslikavaju se i na promjene u dinamici adaptacije na tamu. Pirenne (1962) je prezentirao podražaje točno u središte retine (0° vidnog kuta) gdje dominiraju čunjići (središnji vid), na 7° vidnog kuta od središta gdje se nalaze i čunjići i štapići (parafovealni vid), te na 10° vidnog kuta od središta gdje dominiraju štapići (periferni vid). Otkrio je da je adaptacija u samom središtu brza (traje kraće od 5 minuta), a apsolutni je prag visok što odgovara brzoj komponenti krivulje koju su dobili Hecht i sur. (1937). Na 7° vidnog kuta od središta, adaptacija je bila sporija i dosegnula je plato tek za 25 minuta. Pri tome je krivulja adaptacije imala izlomljeni izgled

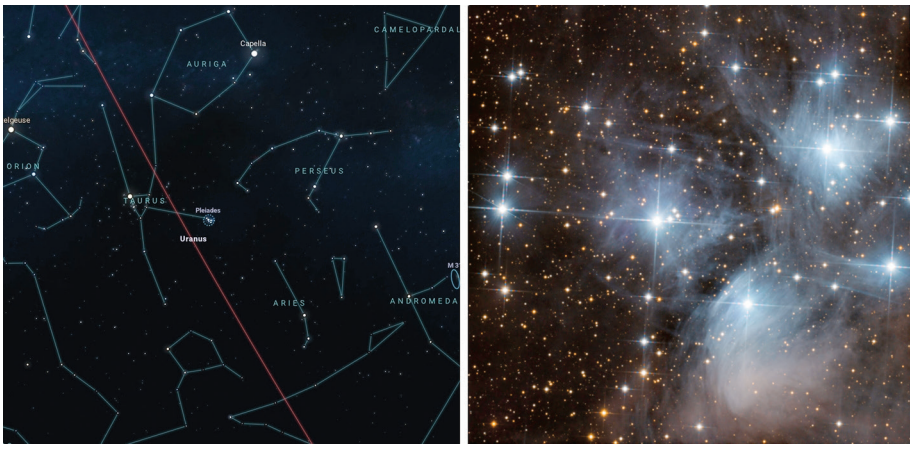


Slika 10.2. Adaptacija na tamu na različitim mjestima na retini. Na ordinati je prikazan logaritam intenziteta svjetla koji odgovara apsolutnom pragu (izmjeren u pikolambertima), a na apscisi je vrijeme provedeno u mraku prije testiranja. Brojevi u legendi označavaju stupnjeve vidnog kuta od središta retine. Slika je kreirana prema podacima iz Pirenne (1962). Krivulja je za 7° pomaknuta na ordinati kako bi se olakšala usporedba s drugim krivuljama.

s dvije komponente slično kao što su dobili i Hecht i sur. (1937), a apsolutni je prag bio znatno manji nego u središtu retine. Na 10° vidnog kuta od središta retine, adaptacija je bila još sporija i dosegnula je plato tek za 35 minuta. Krivulja adaptacije imala je oblik sličan dugoj komponenti adaptacije Hechta i sur. (1937), a apsolutni prag bio je još manji nego na 7° vidnog kuta.

U rezultatima koje je dobio Pirenne (1962) možemo uočiti pravilnost prema kojoj se povećava gustoća štapića s udaljavanjem od središta retine, te tako raste i apsolutna osjetljivost i vrijeme potrebno za adaptaciju na tamu. Gustoća štapića je najveća na 20° vidnog kuta od središta retine, što znači da će podražaj koji padne upravo na taj dio retine biti najlakše detektirati. Drugim riječima, slabo vidljivi objekt u mraku lakše ćemo uočiti ako gledamo malo pored njega, a ne direktno u njega. Stoga su i Hecht i sur. (1942) u svojem istraživanju svjetlo prezentirali upravo na mjestu najveće gustoće štapića i posljedično najveće osjetljivosti skotopičnog vida.

Zanimljiva demonstracija utjecaja retinalnog mjesta na osjetljivost je gledanje u konfiguraciju zvijezda Plejade ili Vlašiće na noćnom nebu. Plejade su otvoreni zvjezdani skup u sazviježđu Bika koji se može vidjeti na zimskom noćnom nebu u blizini zenita (slika 10.3.). Sastoji se od većeg broja zvijezda od kojih je sedam plavih divova jasno vidljivo u dobrim



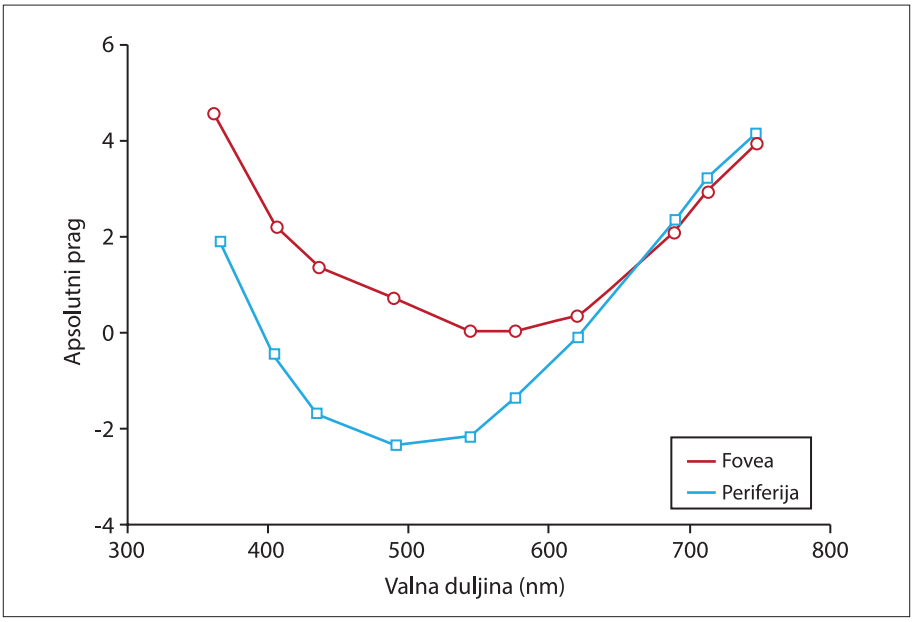
Slika 10.3. Otvoreni zvjezdani skup Plejade u sazviježđu Bika zaokružen je u sredini lijeve slike. Ovisno o uvjetima opažanja, skup se može činiti samo kao maglica ili se u njemu mogu vidjeti i pojedine zvijezde. Lakše ih je opaziti ako se gleda pored skupa, a ne direktno u njega. Lijeva slika je mapa s Plejadama u sredini kreirana pomoću Stellarium Web stranice. Valerjev, P. (2026). https://stellarium-web.org/. Desna fotografija prikazuje povećani zvjezdani skup snimljen kroz teleskop. Fotografija je objavljena uz dopuštenje autora Mateja Kusa iz Akademskoga astronomskog društva Rijeka.

atmosferskim prilikama. Međutim, ako ih gledamo iz grada, gdje imamo lošije uvjete za promatranje zbog ometajućih izvora svjetla, pojedine su zvijezde iz tog skupa na pragu vidljivosti, dok je sam skup još uvijek vidljiv kao maglica. U ovim uvjetima, kada gledamo direktno u Plejade, vidjet ćemo samo maglicu. Međutim, ako pogled skrenemo pored maglice, uspjet ćemo u njoj vidjeti i pojedine zvijezde. Dakle, u noćnim uvjetima, gledanjem pored mete možemo lakše vidjeti slabo osvjetljene objekte nego gledanjem direktno u njih.

10.1.3. Valna duljina

Valna duljina također utječe na detekciju svjetla kao što pokazuje istraživanje američkog fiziologa Georgea Walda (1906. – 1997.) u kojem je mjerio apsolutni prag u funkciji variranja valne duljine u uvjetima fotopičnog i skotopičnog osvjetljenja (Wald, 1945). Krivulja apsolutnog praga pokazuje da je skotopični vid najosjetljiviji za valne duljine oko 500 nm, dok je fotopični vid najosjetljiviji za valne duljine oko 560 nm. Osjetljivost je najslabija na krajevima intervala vidljivog spektra, dakle za valne duljine od 400 nm i manje, kao i za valne duljine od 700 nm i više. Kombinirajući rezultate istraživanja iz različitih laboratorija, Međunarodna komisija za osvjetljenje CIE (fra. *Commission internationale de l'éclairage*) kreirala je krivulje spektralne efikasnosti koje prikazuju kako se relativna osjetljivost mijenja u funkciji valne duljine (Mather, 2022). Za skotopičan vid krivulja spektralne efikasnosti dostiže najveću vrijednost na 507 nm, a za fotopičan vid na 555 nm. S obzirom na to da su svoje istraživanje provodili u skotopičnim uvjetima, sada možemo razumjeti zašto su Hecht i sur. (1942) odabrali svjetlo valne duljine od 510 nm, što je vrlo blizu procjeni najveće osjetljivosti skotopičnog vida na 507 nm prema CIE-u.

Ovdje treba napomenuti da krivulje spektralne efikasnosti nisu isto što i krivulje apsorpcijskog spektra o kojima smo govorili u poglavlju 8. Naime, krivulje spektralne efikasnosti prikazuju subjektivnu osjetljivost mjerenu pomoću apsolutnih pragova. S druge strane, krivulje apsorpcijskog spektra dobivene su direktnim mjerenjem apsorpcije svjetla pojedinačnog fotoreceptora, dakle, predstavljaju mjeru biokemijskih procesa u receptorima. Ipak, treba primijetiti da postoji dobro poklapanje najveće osjetljivosti fotopičnog vida (507 nm) i osjetljivosti štapića (500 nm). Što se tiče fotopičnog vida, čini se da je on pod najvećim utjecajem L čunjića jer je njihova najveća osjetljivost na valnoj duljini od oko 560 nm, što je vrlo blizu vrijednosti od 555 nm koja predstavlja najveću osjetljivost fotopičnog vida. Ovakvo je poklapanje vjerojatno posljedica činjenice da su L čunjići najbrojniji u retini te oni dominiraju u generiranju odgovora ispitanika u psihofizičkom mjerenju.



Slika 10.4. Krivulja apsolutnog praga u funkciji valne duljine za fotopični i skotopični vid. Na ordinati je prikazan logaritam intenziteta svjetla koji odgovara apsolutnom pragu, a na apscisi su valne duljine. Podaci su preuzeti iz Wald (1945).

Različita spektralna osjetljivost skotopičnog i fotopičnog vida ima za posljedicu da će, u skotopičnim uvjetima, površina koja emitira svjetlo kraćih valnih duljina izgledati svjetlije, a u fotopičnim uvjetima površina će koja emitira svjetlo dužih valnih duljina biti svjetlija. Pri postupnom prijelazu iz fotopičnog u skotopično osvjetljenje, dakle tijekom mezopičnog vida (vidjeti poglavlje 8.3.1), doći će i do promjene u percepciji svjetlina različitih boja. Ovaj je efekt poznat kao **Purkinjeov pomak**. Nazvan je prema Johannu Purkinjeu (1787. – 1869.), češkom fiziologu koji je, kako priča kaže, prvi uočio ovu pojavu promatrajući svoj vrt pri zalasku Sunca. Naime, Purkinje je primijetio da, na početku zalaska Sunca, crvene latice na cvijeću djeluju svjetlije od zelenih listova. Međutim, kada Sunce zađe i kada se toliko smrači da su boje jedva vidljive, zeleni listovi postaju svjetlijima od crvenih latica cvijeća. Ovaj pomak možemo objasniti postupnim slabljenjem aktivacije čunjića i pojačavanjem aktivacije štapića kako se količina osvjetljenja smanjuje.

Različita spektralna osjetljivost fotopičnog i skotopičnog vida ima i praktične primjene. Kao što smo vidjeli u 8. poglavlju, izlaganje svjetlu narušava osjetljivost štapića u većoj mjeri nego čunjića, odnosno štapićima treba mnogo više vremena da se oporave i ponovno sintetiziraju pigment. Stoga je za gledanje i rad po noći najbolje da se uopće ne

izlažemo dodatnim izvorima svjetlosti kako bismo u što većoj mjeri očuvali osjetljivost štapića i kako bi oni mogli pravovremeno reagirati u nepredviđenim situacijama. No što ako moramo potražiti neku informaciju na telefonu ili na mapi koju moramo osvijetliti džepnom lampom? Gledanjem u ekran telefona ili paljenjem lampe, znatno ćemo narušiti osjetljivost štapića nakon čega ćemo se ponovo morati adaptirati na tamu što je dugotrajan proces kao što pokazuje slika 10.1. Rješenje za ovaj problem je korištenje rasvjete dugih valnih duljina, odnosno crvene boje. Razlog tomu je što se gornja granica osjetljivost L čunjića proteže sve do 730 nm, dok štapići ne mogu detektirati valne duljine veće od 640 nm. Dakle, štapići nisu osjetljivi na crveni dio spektra pa je crveno svjetlo za njih isto što i odsustvo svjetla, tj. potpuni mrak. Drugim riječima, gledanje ekrana ili mape osvjetljene samo crvenom bojom posreduju isključivo čunjići, a ne i štapići, te se stoga osjetljivost štapića neće narušiti. U tu su svrhu kreirane posebne ploče s instrumentima i aplikacije za pametne telefone koje se koriste crvenom bojom za prikaz informacija. Takve se ploče i aplikacije upotrebljavaju u astronomskim promatranjima, noćnoj plovidbi, letu avionom, kontrolnim tornjevima i drugim oblicima rada noću.

10.1.4. Vremenska i prostorna sumacija

Hecht i sur. (1942) su se koristili vrlo malom točkom svjetla (10' vidnog kuta) koja je bila prezentirana iznimno kratko (1 ms). Razlog za ovako ekstremne prostorno-vremenske uvjete prezentacije podražaja je taj što su htjeli u najvećoj mogućoj mjeri smanjiti utjecaj vremenske i prostorne sumacije na detekciju svjetla. Naime, kao što smo već naveli u 1. poglavlju, vrijeme trajanja podražaja utječe na detekciju svjetla kako to opisuje **Blochov zakon**. Prema Blochovu zakonu, istu razinu detekcije svjetla možemo postići ako podražaj manjeg intenziteta prezentiramo duže vrijeme. Drugim riječima, slabljenje sposobnosti detekcije svjetla zbog smanjenog intenziteta podražaja možemo kompenzirati dužom prezentacijom podražaja. Pri tome podsjetimo da Blochov zakon vrijedi samo za intervale do 100 ms. Upravo zbog djelovanja Blochova zakona, Hecht i sur. (1942) su odabrali bljesak od 1 ms jer su željeli spriječiti da vremenska sumacija tijekom malo dužeg vremenskog intervala snizi izmjerenu vrijednost apsolutnog praga detekcije svjetla. Naravno, vremenska sumacija djeluje i za interval od 1 ms, ali je količina sumacije u tom intervalu dovoljno mala da je zanemariva.

Nadalje, kao što je navedeno u poglavlju 1.2, veličina podražaja također utječe na detekciju svjetla kako to opisuju **Riccov zakon** potpune sumacije i **Piperov zakon** djelomične sumacije. Podsjetimo se, potpuna sumacija vrijedi za vrlo male površine promjera

od 10' do 1° vidnog kuta, dok se djelomična sumacija javlja kod nešto većih površina do promjera od 8° vidnog kuta. Prema Riccovu zakonu, istu razinu detekcije svjetla možemo postići ako podražaju manjeg intenziteta povećamo površinu. Dakle, možemo kompenzirati smanjenje intenziteta svjetla s povećanjem površine podražaja. I ovdje su Hecht i sur. (1942) imali cilj smanjiti utjecaj prostorne sumacije na mjerenje apsolutnog praga. Stoga su odabrali podražaj koji svojom veličinom ulazi u domenu potpune sumacije i toliko je mali da je količina prostorne sumacije bila zanemariva.

10.1.5. Fosfeni

Kao što smo opisali u 8. poglavlju, standardni način da se izazove osjet vida je da svjetlost uđe u oko i aktivira receptore na retini. No postoje i situacije gdje je moguće izazvati vidne osjete poput bljeskova, točkica i linija bez direktnog svjetlosnog podraživanja oka. Zajednički naziv za takve fenomene je **fosfen** (grč. *φῶς (fos)*: 'svjetlo'+ *φαίνειν (fainein)*: 'pojaviti se'). Fosfeni mogu biti izazvani različitim nesvjetlosnim podraživanjem retine ili vidnog korteksa: mehaničkim, električnim, magnetskim ili kemijskim. Poznat nam je primjer mehaničkog podraživanja kad vidni doživljaji nastaju zbog pritiska ili trljanja zatvorenih očiju ili kad osoba „vidi zvijezde" nakon udarca u glavu. Magnetsko podraživanje promjenjivim magnetskim poljem pomoću transkranijalne magnetske stimulacije (TMS, vidjeti poglavlje 20.8.) može stvoriti fosfene (Kanai, 2008). U istraživačke svrhe najčešće se upotrebljavaju električno izazvani fosfeni kada se na glavu ispitanika (npr. na sljepoočnice) postave elektrode i puštaju se impulsi slabe električne struje kojoj se varira napon i frekvencija (Motokawa i Ebe, 1952; Kolesarić, 1981; Schwiedrzik, 2009). Drugi mogući uzroci nastanka fosfena su glasni zvukovi (vidjeti poglavlje 15. o integraciji osjeta), kihanje, kašalj, smijeh, osjetna deprivacija, niski krvni tlak, naglo ustajanje, psihodelične droge, neki lijekovi, radijacija i migrena (tzv. scintilirajući skotom).

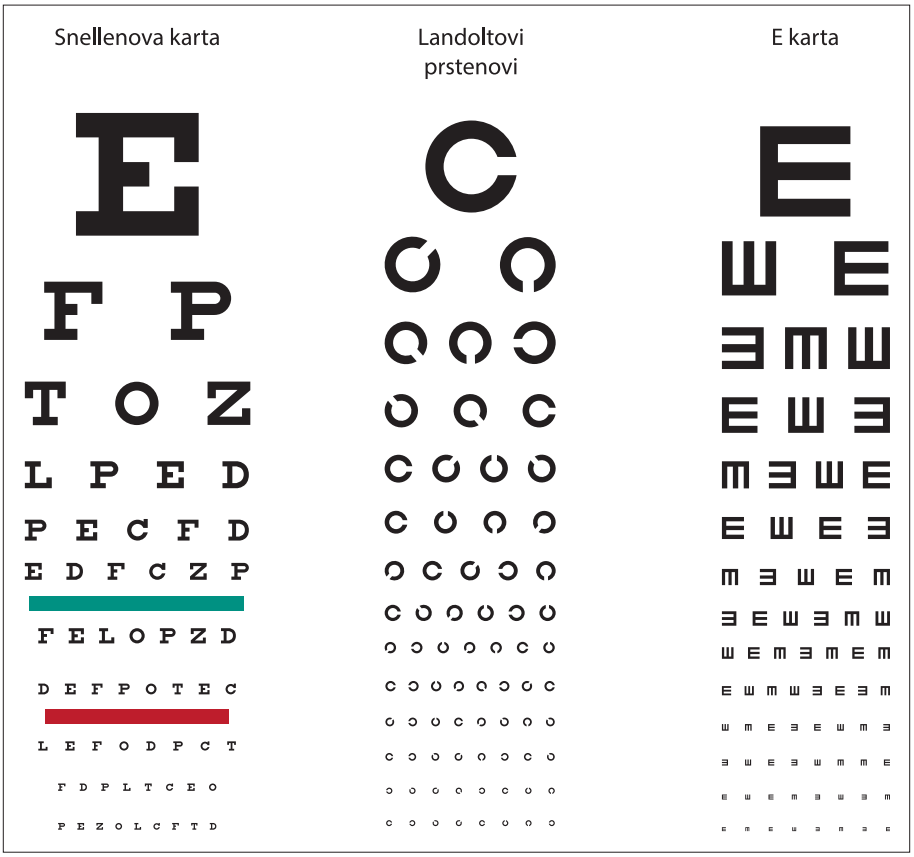
10.2. Oštrina vida

Oštrina vida je sposobnost vidnog sustava da razlikuje detalje u vidnom polju. Postoji više vrsta oštrine vida koje se dijele s obzirom na način ispitivanja i vrstu detalja koje treba razlikovati. Vjerojatno su svima dobro poznate **Snellenove karte** jer su najčešći način ispitivanja vidne oštrine pri posjetu oftalmologu. Nizozemski oftalmolog Herman Snellen (1834. – 1908.) je 1862. godine izradio kartu sa slovima različite veličine

koja se postupno smanjuju iz reda u red (slika 10.5.). Zadatak osobe je da pročita slova krećući se odozgo od najvećih slova prema dolje k sve manjim i manjim i time sve teže razlučivim slovima. Na osnovi toga oftalmolog određuje koja je najmanja veličina slova koju osoba može pročitati bez greške i bez pomoći optičkih pomagala. Prosječna oštrina vida se označava kao 6/6 pri čemu brojnik označava udaljenost od 6 m, a nazivnik označava udaljenost s koje osoba može razlikovati iste detalje koje može i osoba s prosječnom oštrinom vida. Na primjer, oštrina 6/3 znači da osoba može razlikovati detalje koje prosječna osoba može s 3 m. S druge strane, 6/9 označava da osoba može razlikovati detalje koje prosječna osoba može s 9 m. Jednostavan način da si predočimo razlike u oštrini vida je da Snellenov omjer izračunamo tako da 1 označava prosječnu oštrinu, brojevi veći od 1 označavaju natprosječnu, a brojevi manji od 1 ispodprosječnu oštrinu vida. U anglosaksonskoj literaturi moguće je naići i na podatak o oštrini vida od 20/20. To je zato što se u SAD-u i Velikoj Britaniji koriste stopama kao mjerom za duljinu, a 6 m je otprilike 20 stopa, pa se stoga prosječan vid označava s 20/20.

Problem sa Snellenovim kartama je što su primjenjive samo za osobe koje prepoznaju latinična slova. Dakle, ne mogu se upotrebljavati s djecom, nepismenim osobama i pripadnicima kultura s drugačijim pismom. Dodatni problem je što sva slova nisu jednako prepoznatljiva, odnosno neka su vizualno jednostavnija pa ih je lakše identificirati od drugih. Kako bi se riješili ovi problemi, kreirane su i druge karte. Na primjer, **E karta** sadrži samo slova E različitih veličina koja su rotirana u četiri smjera (slika 10.5.). Opažač mora odrediti u kojem smjeru pokazuju krakovi slova E. Drugo rješenje ponudio je švicarski oftalmolog Edmund Landolt (1846. – 1926.) koji je 1888. godine kreirao kartu koja je po njemu nazvana **Landoltovi prsteni**. Ova karta sadrži samo prstene s prekidima koji sliče slovu C pa se zbog toga katkad naziva i Landoltovi C (slika 10.5.). Prstenovi mogu biti prekinuti na jednoj od osam različitih pozicija. Zadatak opažača je da odredi gdje se nalazi prekid na prstenu.

Oštrina vida mjerena Snellenovim i E kartama kao i Landoltovim prstenima zasniva se na razlikovanju i prepoznavanju oblika, te se stoga još naziva i **oštrina prepoznavanja** (engl. *recogniton acuity*). Međutim, oštrinu vida moguće je definirati i kao sposobnost razlučivanja sitnih detalja, odnosno kao **minimalni kut razlučivosti** (engl. *minimal angle of resolution – MAR*) pa se ova vrsta oštrine još naziva i **oštrina razlučivosti** (engl. *resolution acuity*). Ona se mjeri pomoću rešetki različitih prostornih frekvencija. Rešetka je podražaj u kojem se periodično izmjenjuju svijetle i tamne linije pri čemu se varira razmak među linijama kako bi se dobile rešetke različite gustoće. Zadatak je ispitanika da odredi vidi li linije ili mu se one stapaju u jednoličnu površinu.



Slika 10.5. Različite metode za ispitivanje oštrine vida. Čita se odozgo prema dolje i traži se red s najmanjim znakovima koji se mogu pročitati. Slika je preuzeta i adaptirana uz dopuštenje autora s https://atlanticeyeinstitute.com/history-of-the-eye-chart/.

MAR se izražava u stupnjevima vidnog kuta, ali kako su detalji koje možemo razlikovati mnogo manji od jednog stupnja, primjerenije je kut prikazivati u minutama vidnog kuta. Prosječan minimalni kut razlučivosti je oko **1' vidnog kuta** što bi odgovaralo razlikovanju 2 mm gledana s udaljenosti od 6 m ili rezultatu 6/6 na Snellenovim kartama. MAR se može još i logaritmirati kako bi se dobila jedinica logMAR na kojoj je prosječna oštrina vida jednaka 0. Štoviše, moguće je pretvoriti MAR u Snellenov rezultat putem formule: $6 / (6 \cdot \text{MAR})$. Postoje i gotove tablice za prebacivanje rezultata iz jedne jedinice u drugu. Međutim, ipak se preporučuje mjeriti i iskazivati oštrinu vida pomoću MAR-a ili logMAR-a jer je to preciznija mjera u odnosu na Snellenov rezultat koji se bazira na vrlo ograničenom broju redaka. Pri tome treba imati na umu da što je MAR manji, to je

oštrina vida veća. Stoga se ponekad upotrebljava i inverzna vrijednost MAR-a, tj. 1/MAR kako bi veće jedinice na skali odgovarale većoj oštrini vida (Colenbrander, 2008).

Oštrina vida je od velike važnosti za dijagnosticiranje sljepoće. Naime, sljepoća nije binarna kategorija, nego postoje stupnjevi sljepoće na osnovi koje se određuju i stupnjevi invaliditeta. Prema međunarodnoj statističkoj klasifikaciji bolesti (engl. *International Classification of Diseases and Related Health Problems 10*th *Revision* – ICD-10) koju je priredila Svjetska zdravstvena organizacija razlikujemo šest kategorija oštećenja vida koja su prikazana u tablici 10.1. Pri tome treba napomenuti da navedene granice podrazumijevaju da je mjerenje napravljeno uz najbolju moguću korekciju vida. Također, oštrina se vida zasebno mjeri za svako oko, tako da je moguće da svako oko ima različitu kategoriju oštećenja. Svoju oštrinu vida možete ispitati *online* putem Freiburg baterije testova (FrACT) koja je dostupna na https://michaelbach.de/fract/, a izradio ju je Michael Bach (1996). Oštrina se vida u ovoj bateriji određuje pomoću PEST adaptivne metode (vidjeti poglavlje 2.5.) za određivanje praga, tako da je potreban relativno mali broj pokušaja za dobivanje pouzdanih rezultata (Bach, 2025). Međutim, treba imati na umu da ovo nisu klinički testovi za dijagnostiku oštećenja vida, nego služe u istraživačke svrhe kao i za ilustraciju različitih metoda ispitivanja oštrine vida.

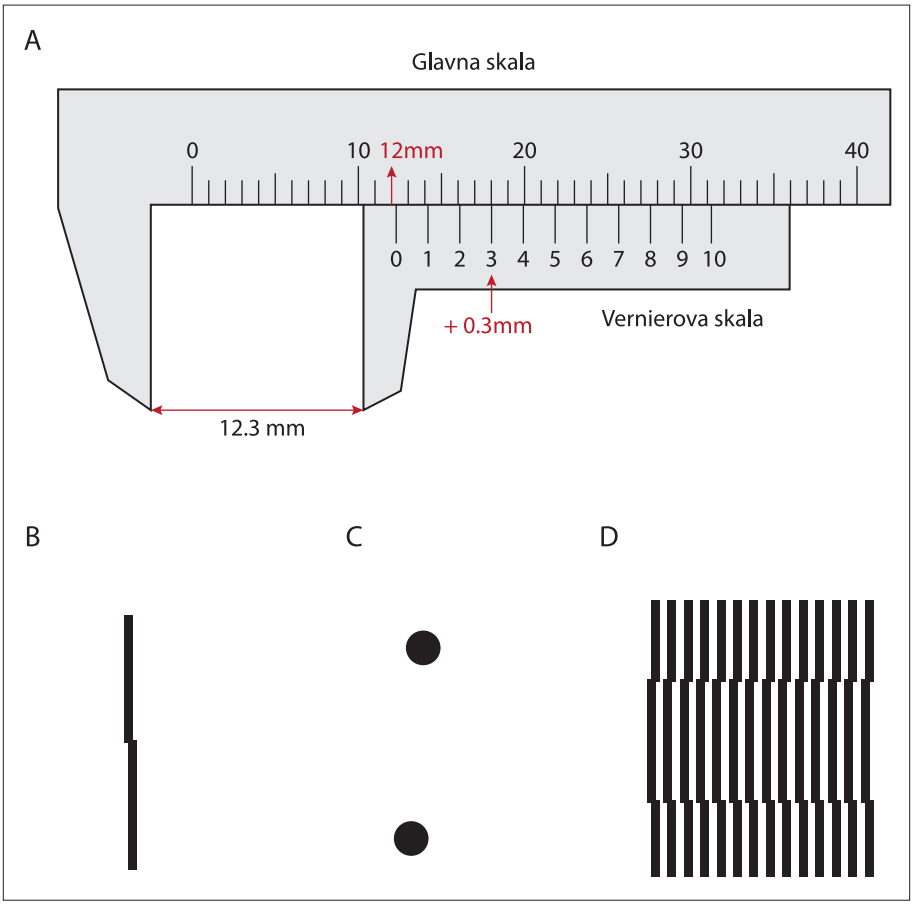
Tablica 10.1. Klasifikacija stupnjeva oštećenja vida s obzirom na oštrinu vida prema ICD-10

Kategorija	Opis	Oštrina vida
0	Blago oštećenje vida	≥ 6/18
1	Umjereno oštećenje vida	6/60 – 6/18
2	Ozbiljno oštećenje vida	3/60 – 6/60
3	Sljepoća	1/60 – 3/60
4	Sljepoća	Detekcija svjetla do 1/60*
5	Potpuna sljepoća	Nema detekcije svjetla

* Oštrina vida od 1/60 otprilike odgovara sposobnosti da se nabroje prsti na ruci s udaljenosti od jednog metra.

10.3. Vernierova oštrina i hiperoštrina

Francuski matematičar Pierre Vernier (1580. – 1637.) izumio je 1631. godine posebnu skalu koja omogućava vrlo precizno mjerenje dužina i promjera. Danas se ona naziva Vernierova skala, a možemo je vidjeti na instrumentima poput mikrometra. Riječ je o pomičnoj skali na kojoj se vrijednosti očitavaju tako da se traži ona crtica koja se najbolje poklapa s crticama na drugoj nepomičnoj skali (slika 10.6.). U psi-



Slika 10.6. A) Vernierova skala upotrebljava se na mjernim instrumentima za preciznije očitavanje vrijednosti na skali; B) Vernierov zadatak s izlomljenim linijama; C) Vernierov zadatak s točkama; D) Vernierov zadatak s rešetkom. Slika A preuzeta je iz Hu i suradnici (2021) uz dopuštenje autorice Jasleen Jolly.

hofizici, Vernierova skala poslužila je kao osnova za kreiranje **Vernierova zadatka** u kojem se traži od ispitanika da odredi je li gornja linija pomaknuta ulijevo ili udesno u odnosu na donju liniju (kada su linije položene vertikalno). Vernierov zadatak može se kreirati i s dvije točke ili s izlomljenom rešetkom kao što je prikazano na slici 10.6. (Hu i sur., 2021).

U Vernierovu zadatku prag za detekciju pomaka linija kreće se između 2" i 5" vidnog kuta što je mnogo veća oštrina od one koju pokazuju mjerenja oštrine razlučivosti koju smo opisali u prethodnom poglavlju gdje je prosječna razlučivost oko 1' vidnog kuta

(Westheimer, 1987). Ovako mali prag, odnosno visoka razlučivost naziva se **Vernierova oštrina**. Ona nadilazi fizička ograničenja određena prostornom preciznošću same retine jer su čunjići u fovei veliki 2.5 μm ili oko 30" vidnog kuta. Sposobnost razlikovanja detalja koji su manji od 30" vidnog kuta, odnosno koja nadilazi rezoluciju određenu veličinom čunjića naziva se **hiperoštrina**. Vernierova je oštrina, dakle, jedan primjer hiperoštrine. Postoje i drugi zadaci kod kojih se javlja hiperoštrina kao što su diskriminacija orijentacije linija, diskriminacija zakrivljenosti linija te uparivanje točaka iz lijevog i desnog oka kod binokularnog vida (Westheimer, 1981).

Kako možemo objasniti ovakvu iznimnu sposobnost razlikovanja detalja? Za Vernierovu oštrinu potrebna je integracija signala iz udaljenih lokacija, a takva izdužena receptivna polja imaju jednostavne stanice u V1 i ekstrastrijarnim područjima. Na primjer, razlomljena će linija u većoj mjeri aktivirati jednostavnu stanicu čija je preferirana orijentacija za nekoliko stupnjeva pomaknuta od vertikale nego stanicu koja je osjetljiva točno za vertikalnu liniju. Te male razlike u aktivaciji stanica s različitim preferiranim orijentacijama dovoljne su da V1 razlikuje razlomljenu od ravne linije (Wilson, 1986). Dakle, hiperoštrina je zapravo posljedica prostornog filtriranja koje rade stanice u vidnom korteksu. Potvrda za ovu hipotezu je nalaz da ispitanici koji imaju veću površinu V1 područja imaju i veću Vernierovu oštrinu (Duncan i Boynton, 2003). Također, pri rješavanju Vernierova zadatka, V1 pokazuje manje pragove za aktivaciju (veću osjetljivost) u odnosu na područja V4 i V5. S druge strane, nema razlike u osjetljivosti između V1, V4 i V5 kada se prezentira rešetka kojom se ispituje oštrina razlučivosti (Hou i sur., 2017).

Vernierova oštrina može se poboljšati do 40 % treningom, i to čak i bez davanja povratne informacije o uspješnosti na svakom pokušaju (McKee i Westheimer, 1978). Vernierova oštrina doprinosi prepoznavanju lica jer omogućava detekciju suptilnih promjena u položaju očiju i usta (Vesker i Wilson, 2013). Također, pomaže u prepoznavanju riječi i slova iako je ovaj efekt ograničen na kineska slova. Naime, Vernierova oštrina pozitivno je povezana s točnošću prepoznavanja kineskih slova (Tan i sur., 2018). S druge strane, ispitanici engleskoga govornog područja koji imaju disleksiju nemaju i slabiju Vernierovu oštrinu (Everatt i sur., 1999). Razlika između ovih rezultata vjerojatno je posljedica razlika u vidnoj složenosti kineskih slova u odnosu na latinicu. Vernierova oštrina može se upotrebljavati u oftalmologiji za dijagnostiku različitih bolesti oka kao što su staračka makularna degeneracija, glaukom i ambliopija (Hu i sur., 2021). Svoju Vernierovu oštrinu također možete izmjeriti putem Freiburg baterije testova.

10.4. Faktori koji utječu na oštrinu vida

Slično kao što smo vidjeli kod apsolutne osjetljivosti, tako ni oštrina vida nije jedna konstantna vrijednost, nego se mijenja ovisno o brojnim faktorima. Westheimer (1965) je napravio detaljan pregled svih faktora koji utječu na oštrinu vida od kojih ćemo navesti najvažnije:

- **Mjesto na retini**. Središnji vid ima veću oštrinu od perifernog jer su u fovei smješteni čunjići koji imaju manja receptivna polja od štapića, a što su manja receptivna polja fotoreceptora, to će sposobnost razlučivanja detalja biti veća.
- **Količina svjetlosti**. Što je veća količina svjetlosti koja obasjava podražaj, to će i oštrina vida biti veća. To proizlazi iz prethodne točke jer se čunjići aktiviraju u uvjetima dnevnog svjetla (fotopični vid). Međutim, ova pravilnost vrijedi do određene granice osvjetljenja nakon kojeg svjetlo postaje prejako, blješti i zasljepljuje oko i time smanjuje oštrinu vida.
- **Adaptacija na tamu**. Oštrina je vida veća ako smo prethodno adaptirani na tamu. Kratki bljesak svjetla privremeno narušava adaptaciju na tamu, a time i oštrinu vida.
- **Vremenska sumacija**. Slično kao kod Blochova zakona za apsolutnu osjetljivost, tako i u zadacima oštrine vida, postoji recipročan odnos između vremena trajanja i intenziteta podražaja. Detalje podražaja malog intenziteta lakše ćemo razlučiti ako je prezentiran duže vrijeme. Ova pravilnost vrijedi za vremenske intervale do 300 ms.
- **Binokularna sumacija**. Oštrina je vida veća kada gledamo s dva nego samo s jednim okom (Banton i Levi, 1991).

10.5. Osjetljivost na kontrast

10.5.1. Osjetljivost na prostorne kontraste

Kontrast je fizičko svojstvo podražaja koje označava veličinu promjene u intenzitetu svjetla s obzirom na prosječan intenzitet svjetla koju emitira podražaj. Kod jednostavnih podražaja, kao što su diskovi, prstenovi ili pravokutnici koji su smješteni na jednoličnoj pozadini, kontrast se može izraziti kao **Weberov kontrast** (C_w)

$$C_w = \frac{I_o - I_p}{I_p}$$

gdje je I_o intenzitet svjetla koji emitira objekt, a I_p je intenzitet svjetla koji emitira pozadina. S obzirom na to da nas u psihofizici često zanima najmanja razlika koju možemo doživjeti, u tom je slučaju razlika između intenziteta svjetla objekta i pozadine zapravo diferencijalni prag. Da se posjetimo iz klasične psihofizike, prema Weberovu zakonu, omjer između diferencijalnog praga i intenziteta standardnog podražaja je konstantan. Pri tome standardni podražaj koji služi za usporedbu je intenzitet svjetla pozadine. Dakle, osjetljivost na kontrast je posebna vrsta diferencijalne osjetljivosti, a Weberov kontrast nije ništa drugo nego dobro nam znani Weberov omjer izračunat specifično za intenzitete svjetla (Shapley i Enroth-Cugell, 1984).

U suvremenim istraživanjima, osjetljivost na kontrast se mjeri koristeći se **sinusoidnim** rešetkama, odnosno podražajima u kojima intenzitet svjetla pravilno, kao sinusoidni val, varira od tamnog do svijetlog duž prostorne dimenzije. Sinusoidna rešetka u potpunosti je određena s četiri varijable i sa svakom je moguće nezavisno manipulirati u istraživanju:

- Prostorna frekvencija: broj ciklusa izmjene intenziteta svjetla po stupnju vidnog kuta (kratica: cps)
- Kontrast: razlika između najsvjetlijeg i najtamnijeg djela rešetke
- Orijentacija rešetke: može varirati od 0° do 180°. Ako su postavljene vertikalno, orijentacija je 0°, dok horizontalno postavljene rešetke imaju orijentaciju od 90°.
- Fazni pomak: položaj ili pomak početka vala promatrane rešetke u odnosu na rešetku koja bi počela od neke fiksne točke. Jedan titraj vala rešetke ima 360° tako da fazni pomak rešetke može varirati od 0° do 360°. Kod 0° ili 360° faznog pomaka nema, val promatrane rešetke počinje istovjerno s fiksnom.

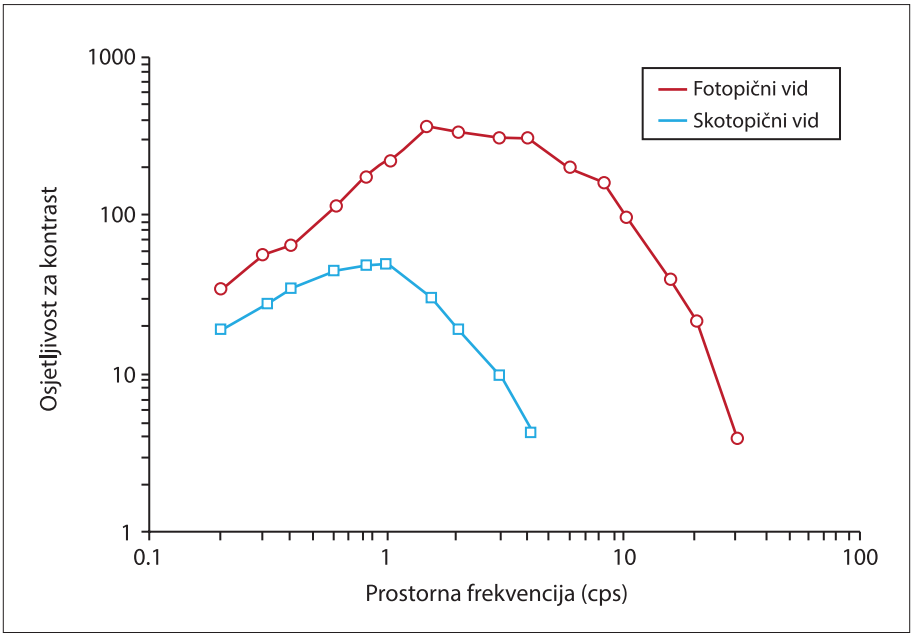
Kod periodičnih podražaja kao što su sinusoidne rešetke upotrebljava se drukčija definicija kontrasta koja se naziva **Michelsonov kontrast** (C_m), a koji se računa kao

$$C_m = \frac{I_{\max} - I_{\min}}{I_{\max} + I_{\min}}$$

gdje I_{max} označava najveći, a I_{min} najmanji intenzitet svjetla na rešetki (Shapley i Enroth-Cugell, 1984). Michelsonov kontrast izražava se u postocima gdje 100 % označava

najveći mogući kontrast, a može varirati sve do 0 %, što znači da zapravo nema kontrasta i podražaj je samo jednolična površina. Ovaj izračun za kontrast nazvan je prema američkom eksperimentalnom fizičaru Albertu A. Michelsonu (1852. – 1931.) koji je poznat i po preciznim mjerenjima brzine svjetlosti 1879. godine. Izračun kontrasta predložio je u svojoj knjizi iz optike (Michelson, 1927).

Campbell i Robson (1968) su pomoću sinusoidnih rešetki kreirali **funkciju osjetljivosti za kontrast** (engl. *contrast sensitivity function*) koja pokazuje kako se osjetljivost na kontrast mijenja u funkciji frekvencija rešetke. Preciznije, koristili su se metodom podešavanja kako bi pronašli najmanji kontrast, odnosno prag kod kojeg ispitanik još jedva vidi razliku između linija rešetke, dakle najmanji kontrast kod kojeg se rešetka još uvijek ne stapa u jednoličnu sivu površinu. Posebno su napravili mjerenja pri intenzitetu svjetla od 500 cd/m^2 (fotopični vid) i intenzitetu svjetla od 0.05 cd/m^2 (skotopični vid). Dobili su funkcije koje su prikazane na slici 10.7. Za fotopične uvjete, funkcija osjetljivosti za kontrast ima tri različite komponente. Ispitanici su pokazali najveću osjetljivost na frekvenciju od 3 cps, nešto manju osjetljivost na niske prostorne frekvencije i nagli pad osjetljivosti kod visokih prostornih frekvencija, tako da uopće nisu mogli



Slika 10.7. Funkcije osjetljivosti za kontraste u fotopičnim i skotopičnim uvjetima (Campbell i Robson, 1968). Obje su koordinate prikazane na logaritamskoj skali.

detektirati rešetke veće od 40 cps bez obzira na njihov kontrast. Za skotopične uvjete, funkcija osjetljivosti za kontrast je imala sličan izgled s tri odvojene komponente kao i u fotopičnim uvjetima, samo što je u ovom slučaju funkcija bila pomaknuta prema dolje i lijevo, što znači da je općenito osjetljivost na kontraste slabija. Također, najveća je osjetljivost bila na 1 cps, a ispitanici uopće nisu mogli detektirati rešetke s frekvencijama većim od 8 cps.

Na osnovi funkcije osjetljivosti za kontrast, Campbell i Robson (1968) su zaključili da u vidnom sustavu postoje različiti **kanali prostornih frekvencija**. To su psihofizički (komunikacijski) kanali koji prenose informacije o različitim prostornim aspektima okoline (Palmer, 1999). Kad opažamo slike na kojima su prikazani razni likovi, kanali visokih prostornih frekvencija obično prenose informaciju o rubovima, a kanali niskih prostornih frekvencija prenose informaciju o unutrašnjosti likova koje predstavljaju površine između rubova. Naime, kanali visokih prostornih frekvencija detektiraju nagle promjene intenziteta svjetla koje u okolini obično odgovaraju rubovima, tj. granicama između objekta i neposredne okoline. S druge strane, kanali niskih prostornih frekvencija detektiraju blage promjene intenziteta svjetla koje odgovaraju površinama objekta, odnosno prostoru između rubova. Neuronsku osnovu kanala prostornih frekvencija mogle bi činiti jednostavne stanice u V1 jer imaju odvojene ekscitacijske i inhibicijske komponente receptivnog polja, što znači da su prilagođene za detekciju promjena u intenzitetu svjetla. Nadalje, otkriveno je da se jednostavne stanice međusobno razlikuju po veličini svojega receptivnog polja. Stoga su one stanice s manjim receptivnom poljem pogodne za detekciju visokih prostornih frekvencija, dok su one s većim receptivnim poljem pogodne za detekciju nižih prostornih frekvencija. Na taj način dobivamo paralelnu reprezentaciju prostora s različitom razinom preciznosti, odnosno detalja koju sadrže.

10.5.2. Osjetljivost na kromatske kontraste

Umjesto akromatske varijacije od crnog do bijelog, sinusoidne rešetke mogu varirati i po valnoj duljini. Prva mjerenja funkcije osjetljivosti za kromatski kontrast pokazala su da je osjetljivost ograničena na niske prostorne frekvencije. Najveća osjetljivost je na 0.5 cps, a granica gdje se u potpunosti gubi osjetljivost je na oko 10 cps. Dakle, krivulja nije imala tri odvojene komponente kao akromatska funkcija opisana u prethodnom poglavlju. Umjesto toga osjetljivost je podjednaka za niske frekvencije, a zatim naglo pada kako se približavamo granici od 10 cps. Zanimljivo je da nije bilo razlike u osjetlji-

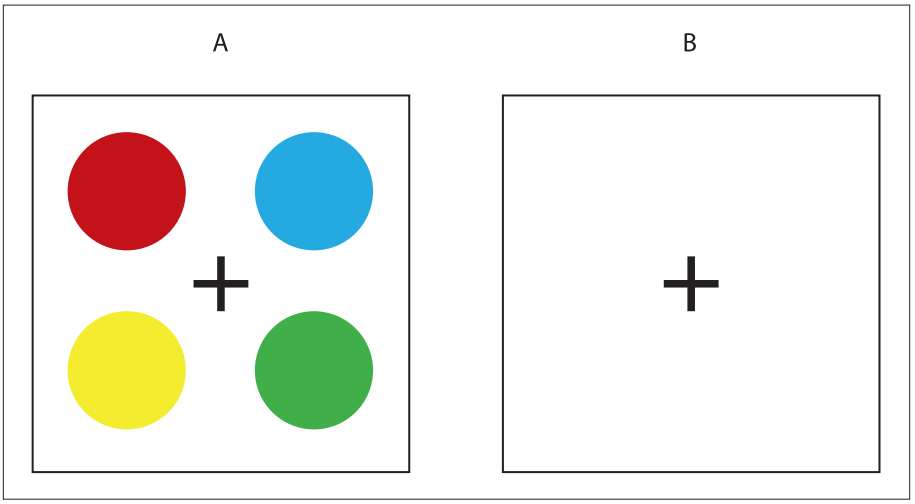
vosti između crveno-zelenog i plavo-žutog kontrasta (Mullen, 1985). Međutim, novija mjerenja na većem broju ispitanika pokazala su da ipak postoji razlika između crveno-zelenog i plavo-žutog kontrasta. Naime, osjetljivost na crveno-zeleni kontrast općenito je veća nego za plavo-žuti kontrast na svim testiranim frekvencijama. Također, granica osjetljivosti za crveno-zeleni kontrast je 15 cps, a za plavo-žuti kontrast 6 cps (Kim i sur., 2017). Ova je razlika razumljiva ako se sjetimo da u retini ima mnogo manje S čunjića nego L i M čunjića, što znači da je plava boja reprezentirana s manjom prostornom razlučivošću.

Istraživanja osjetljivosti za kromatski kontrast zasnivaju se na hipotezi o postojanju triju paralelnih **kromatskih kanala**. To su:

- **crveno-zeleni**
- **plavo-žuti**
- **crno-bijeli**.

Crveno-zeleni kanal uključuje suparničke interakcije između crvene i zelene boje koje možemo opaziti pri adaptaciji na crvenu ili zelenu boju. Na primjer, ako crvenu površinu neprekidno gledamo pola minute, a zatim okrenemo pogled na bijelu površinu, opazit ćemo da bijela boja postaje blago zelena. To je **naknadni efekt boje** (engl. *color aftereffect*) koji možemo demonstrirati pomoću slike 10.8. Neuronska osnova suparništva između crvene i zelene boje su parvo stanice u LGN-u koje kombiniraju signale sa suprotnim predznacima iz L i M čunjića. Objašnjenje naknadnog efekta boja polazi od toga da produženo izlaganje istom podražaju dovodi do povećanja praga (smanjenja osjetljivosti). Zbog toga duže izlaganje crvenoj boji dovodi do povećanja praga za parvo stanice koje kodiraju crvenu boju. Ako nakon izlaganja crvenoj boji prezentiramo bijelu boju koja u sebi sadrži podjednako i crvene i zelene boje (kao i svih drugih boja) doći će do neravnoteže u aktivaciji parvo stanica za crvenu i zelenu boju. Drugim riječima, parvo stanice za zelenu boju pokazat će veću aktivnost od stanica za crvenu jer je njihov prag aktivacije manji.

Slični suparnički procesi odvijaju se i u plavo-žutom kanalu kao što možemo demonstrirati na slici 10.8. Neuronska osnova plavo-žutog kanala su konio stanice koje kombiniraju signale iz S čunjića sa zbrojenom aktivacijom iz L i M čunjića. Plavo-žuti kanal zajedno s crveno-zelenim kanalom definira dvije kardinalne osi percepcije boja (Krauskopf, 1982). Dakle, adaptacija na crvenu boju će promijeniti odnos između percepcije crvene i zelene boje, ali neće imati utjecaj na percepciju plave i žute boje. Na isti način,



Slika 10.8. Demonstracija naknadnog efekta boja. Ako dovoljno dugo (oko 20 s) zadržimo pogled na križiću slike A i nakon toga preselimo pogled na križić slike B ukazat će nam se odgovarajući krugovi u kontrastnim bojama.

adaptacija na plavu boju će promijeniti odnos između percepcije plave i žute boje, ali neće imati utjecaj na percepciju crvene i zelene boje. Treći, crno-bijeli kanal osnova je za percepciju svjetline, tj. subjektivnog doživljaja intenziteta svjetla (akromatske boje). Crno-bijeli kanal zasniva se na aktivnosti stanica širokog spektra, odnosno stanica koje zbrajaju signale iz L i M čunjića.

10.5.3. Osjetljivost na vremenske kontraste

Osim prostornog kontrasta, moguće je ispitati i sposobnost vidnog sustava da razlikuje vremenske kontraste. To je posebno važno s obzirom na to da se naše oči stalno gibaju, a također se nalazimo u okruženju u kojem se objekti oko nas često gibaju. Osjetljivost na vremenske kontraste ispituje se tako da se prezentira svijetla točkica koja treperi ili bljeska, odnosno naizmjence se brzo pali i gasi ili oscilira u jačini (engl. *flicker*). Pri tome se može varirati frekvencija treperenja kako bi se pronašao najveći broj oscilacija svjetla u sekundi koje ispitanik i dalje prepoznaje kao treperenje, tj. razlikuje od statičnog svjetla. Naime, neke frekvencije treperenja su tako velike da ih uopće ne doživljavamo kao oscilacije u jačini svjetla, nego se one stope u doživljaj statičnog svjetla (engl. *flicker fusion*) koji se naziva i stapanje treperenja. Frekvencija na kojoj se to stapanje događa može varirati ovisno o brojnim faktorima i naziva se kritična frekvencija

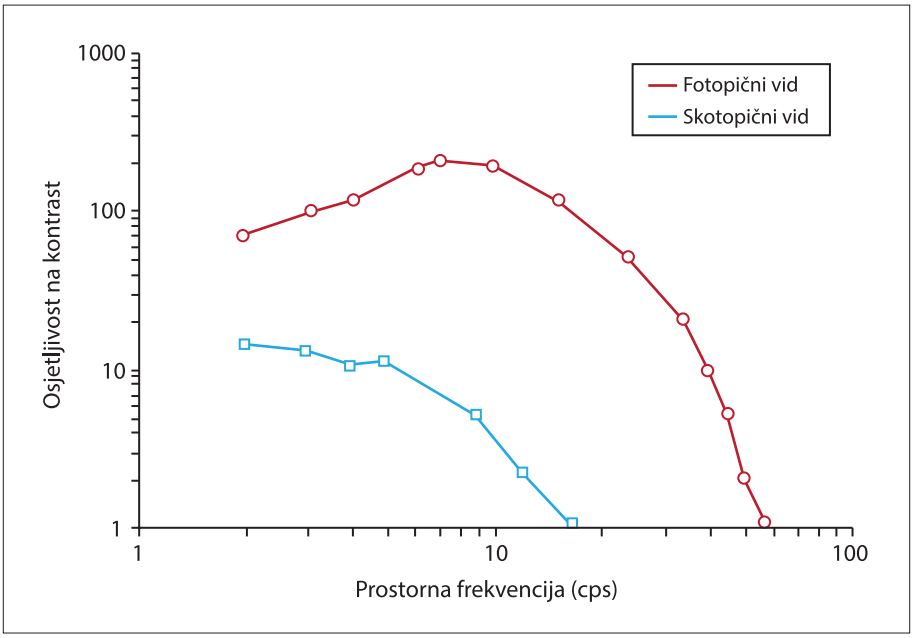


Slika 10.9. Analogni uređaj za mjerenje stapanja treperenja svjetla iz zadarskog Laboratorija za eksperimentalnu psihologiju. Ispitanica kroz vizir uređaja gleda u trepereći svijetli kružić (ili par kružića koji izmjenično osciliraju u jačini) i pri tome desnom rukom povećava ili smanjuje frekvenciju treperenja. Zadatak je da u svakom pokušaju podesi onu frekvenciju pri kojoj se trepereći kružić taman vidi kao statični svijetli kružić, tj. da treperenje više nije vidljivo. Metodološki gledano, riječ je o psihofizičkoj metodi podešavanja (poglavlje 2.4.). Eksperimentator bilježi podešene frekvencije i njihov prosjek predstavlja kritičnu frekvenciju fuzije za ispitanicu.

fuzije treperenja (engl. *critical flicker fusion frequency* – CFF), a demonstracija takvog mjerenja je prikazana na slici 10.9.

De Lange (1958) je kreirao funkciju osjetljivosti za vremenske kontraste, posebno za fotopične i skotopične uvjete gledanja. Otkrio je da je u fotopičnim uvjetima, osjetljivost najveća na 8 Hz (osam oscilacija u sekundi) i da brzo opada s povećanjem frekvencije treperenja do granice od 50 Hz nakon čega oscilacije svjetla više nisu vidljive. U skotopičnim uvjetima osjetljivost je općenito slabija nego u fotopičnim uvjetima. Najveća je osjetljivost na 2 Hz i postupno opada do granice od oko 12 Hz (vidjeti sliku 10.10.).

CFF se može upotrijebiti i kao indirektni pokazatelj psihofiziološkog stanja organizma. Na primjer, CFF je povezan s razinom moždane pobuđenosti pri čemu viši CFF upućuje na povišenu razinu pažnje i brže mentalno procesiranje (Mankowska i sur., 2021). Sniženi CFF pak povezan je s umorom što je demonstrirano kod ronioca (Seki i Hugon, 1976) kao i kod ljudi s oštećenjem mozga (Zlody, 1965). Također je otkrivena poveznica s korištenjem psihoaktivnih tvari kod kojih stimulansi, očekivano, povećavaju CFF, a sedativi smanjuju (Smith i Misiak, 1976).



Slika 10.10. Funkcije osjetljivosti za vremenske kontraste u fotopičnim i skotopičnim uvjetima (de Lange, 1958). Obje su koordinate prikazane na logaritamskoj skali.

10.5.4. Osjetljivost na prostorno-vremenske kontraste

Također, možemo kombinirati mjerenje osjetljivosti za prostorne i vremenske kontraste unutar istog eksperimenta te dobiti **funkciju osjetljivosti za prostorno-vremenske kontraste**. U ovom slučaju istovremeno se varira frekvencija titranja sinusoidne rešetke kao i njezina prostorna frekvencija. Pod frekvencijom titranja rešetke podrazumijeva se naizmjenična prezentacija dviju rešetki koje se nalaze u antifazi tako da se brijeg jedne rešetke poklapa s dolom druge. Robson (1966) je kreirajući funkcije osjetljivosti za prostorno-vremenske kontraste pokazao da postoji interakcija između prostorne i vremenske dimenzije podražaja. Naime, kod niskih vremenskih frekvencija (sporo treperenje), najveća je osjetljivost na srednje prostorne frekvencije, slično kao kod funkcija osjetljivosti na prostorne kontraste. Međutim, kod visokih vremenskih frekvencija (brzo treperenje) osjetljivost na prostorne frekvencije se pomiče prema nižim vrijednostima.

Ovakvi rezultati sugeriraju postojanje dvaju paralelnih psihofizičkih kanala koje možemo označiti kao **postojani** (engl. *sustained*) i **privremeni** (engl. *transient*) **kanal** (Tolhurst, 1973). Postojani kanal ima nisku vremensku, ali visoku prostornu osjetljivost

čime doprinosi percepciji oblika, dok privremeni kanal pokazuje obrnuti obrazac s visokom vremenskom i niskom prostornom osjetljivošću čime doprinosi percepciji gibanja. Navedene kanale možemo povezati s obilježjima parvo i magno stanica u retini i LGN-u s obzirom na to da znamo da parvo stanice reagiraju na podražaj postojano, a magno stanice privremeno. Dakle, podjela na parvo i magno put u retini i LGN-u mogla bi biti neuronska osnova različitih uzoraka osjetljivosti koji se dobivaju u psihofizičkim mjerenjima. Podršku ovoj ideji daje neurofiziološko istraživanje s majmunima u kojem se pokazalo da selektivno onesposobljavanje parvo stanica u retini dovodi do gubitka osjetljivosti za niske vremenske i visoke prostorne frekvencije, dok osjetljivost na visoke vremenske i niske prostorne frekvencije ostaje sačuvana (Merigan i Eskin, 1986).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Klasični eksperimenti o apsolutnoj osjetljivosti kao i faktorima koji utječu na nju prikazani su u Gescheider (1997) i Jameson i Hurvich (1972). Pregled metoda za ispitivanje oštrine vida i mjernih jedinica napravio je Colenbrander (2008), a dodatne informacije mogu se naći i na mrežnoj stranici Freiburg baterije testova za oštrinu vida. Vernierova oštrina kao i njezine korelacije s različitim oštećenjima vida detaljnije su prikazane u Hu i sur. (2021). Funkcije osjetljivosti za kontrast kao i teorijska podloga za korištenje sinusoidnih rešetki u vidnoj psihofizici prikazane su u De Valois i De Valois (1988). Buser i Imbert (1992) detaljno analiziraju probleme mjerenja apsolutne osjetljivosti kod vida, adaptacije na retini, oštrine, prostorne rezolucije i vremenskih efekata kod vida. Palmer (1999, str. 164) je kreirao sinusoidnu rešetku čija prostorna frekvencija opada duž apscise, a kontrast opada duž ordinate i na taj način direktno ilustrirao izgled funkcije osjetljivosti za kontrast. Također, pružio je uvod u teoriju psihofizičkih kanala i empirijskih nalaza koji je podržavaju. Detaljan pregled istraživanja o funkcijama osjetljivosti za različite vrste kontrasta napravio je i Mather (2022).

Pojmovnik

Adaptacija na svjetlost
Promjena apsolutne osjetljivosti (apsolutnog praga) koja prati promjenu u prosječnom intenzitetu svjetla u okolini. Apsolutni prag se povećava kada se povećava i osvjetljenje ili se smanjuje kada se smanji osvjetljenje. Na taj način retina postaje osjetljiva na kontraste, odnosno razlike u intenzitetu svjetla, a gubi osjetljivost na apsolutni intenzitet svjetla koji dolazi s površina.
Vidjeti i: adaptacija na tamu

Adaptacija na tamu
Povećanje apsolutne osjetljivosti zbog boravka u mraku. Ovaj je proces mnogo sporiji od adaptacije na svjetlo i ima složeniju dinamiku koju karakteriziraju dvije komponente, početna brza adaptacija kojoj doprinose čunjići i kasnija spora komponenta kojoj doprinose štapići.
Vidjeti i: adaptacija na svjetlost, apsolutna osjetljivost vida

Apsolutna osjetljivost vida
Hecht i sur. (1942) procijenili su da je dovoljan jedan foton da aktivira štapić, ali je potrebna zajednička aktivacija od 5 do 14 štapića da izazovu osjet vida. Možemo reći da je apsolutna osjetljivost vida vrlo blizu fizičke granice koja je određena prirodom svjetla.
Vidjeti i: adaptacija na tamu

Blochov zakon
Psihofizički zakon vremenske sumacije prema kojem je najkraće vrijeme potrebno da se izazove najslabiji osjet obrnuto proporcionalno intenzitetu podražaja. Drugim riječima, što je intenzitet podražaja manji, bit će potrebno duže vrijeme da se izazove osjet. Vrijedi unutar vremenskog intervala od oko 100 ms.
Vidjeti i: Piperov zakon, Riccov zakon

E karta
Standardizirani podražaj za mjerenje vidne oštrine. Sastoji se od velikog slova E okrenutog u različitim smjerovima; ispitanik pokazuje u kojem smjeru „ruke" slova E pokazuju.
Vidjeti i: Snellenova karta, Landoltovi prsteni

Funkcija osjetljivosti na kontrast
Pokazuje kako se osjetljivost na kontrast mijenja u funkciji frekvencije sinusoidne rešetke koja se upotrebljava kao podražaj. Postoje i funkcije osjetljivosti za kromatske, vremenske i prostorno-vremenske kontraste.
Vidjeti i: sinusoidna rešetka

Hiperoštrina
Sposobnost razlikovanja detalja koji su manji od 30" vidnog kuta, odnosno sposobnost koja nadilazi rezoluciju određenu veličinom čunjića. Vernierova oštrina jedan je primjer hiperoštrine.
Vidjeti i: Vernierova oštrina, oštrina vida

Kanali prostornih frekvencija
Psihofizički (komunikacijski) kanali koji prenose informacije o različitim prostornim aspektima okoline.

Kromatski kanali
Pretpostavlja se da postoje tri paralelna kromatska kanala: crveno-zeleni, plavo-žuti i crno-bijeli. Oni uključuju suparničke interakcije između boja koje možemo opaziti pri adaptaciji na boju i naknadnom efektu boje.
Vidjeti i: naknadni efekt boje

Landoltovi prsteni
Standardizirani podražaj za mjerenje oštrine vida. Sastoje se od krugova s otvorom u jednom od osam smjerova. Ispitanik identificira smjer otvora.
Vidjeti i: Snellenova karta, Vernierova oštrina

Michelsonov kontrast
Upotrebljava se za opis periodičnih podražaja kao što su sinusne rešetke, a računa se kao $(I_{max} - I_{min}) / (I_{max} + I_{min})$ gdje I_{max} označava najveći, a I_{min} najmanji intenzitet svjetla. Izražava se u postocima gdje 100 % označava najveći mogući kontrast, a može varirati sve do 0 %, što znači da zapravo nema kontrasta.
Vidjeti i: sinusoidna rešetka, funkcija osjetljivosti na kontrast

Minimalni kut razlučivosti (oštrina razlučivosti)
Sposobnost razlikovanja sitnih detalja. Mjeri se pomoću rešetki različitih prostornih frekvencija, a izražava se u minutama vidnog kuta. Prosječan minimalni kut razlučivosti je oko 1' vidnog kuta što bi odgovaralo razlikovanju 2 mm gledana s udaljenosti od 6 m ili rezultatu 6/6 na Snellenovim kartama.
Vidjeti i: oštrina vida

Naknadni efekt boje
Pojava da nakon adaptacije na jednu boju vidimo na bijeloj površini njezinu komplementarnu boju. Na primjer, ako neprekidno gledamo crvenu boju pola minute, a zatim usmjerimo pogled na bijelu površinu, opazit ćemo kako površina postaje blago zelena.
Vidjeti i: kromatski kanali

Oštrina prepoznavanja
Sposobnost razlikovanja i prepoznavanja oblika koja se mjeri putem Snellenovih i E karti kao i Landoltovim prstenima.
Vidjeti i: E karte, Landoltovi prsteni, Snellenove tablice

Oštrina vida
Sposobnost vidnog sustava da razlikuje detalje u vidnom polju. Postoji više vrsta oštrine vida koje se dijele s obzirom na način ispitivanja i vrstu detalja koje treba razlikovati. Na primjer, razlikujemo oštrinu prepoznavanja, oštrinu razlučivosti (minimalni kut razlučivosti) i hiperoštrinu.
Vidjeti i: hiperoštrina, Vernierova oštrina, oštrina prepoznavanja, minimalni kut razlučivosti

Periferni vid
Opažanje prostora izvan linije pogleda. Preciznije, opažanje cijelog prostora izvan središnje površine vidnog polja promjera 8° vidnog kuta koja okružuje liniju pogleda. Ponekad se naziva i indirektni ili postranični vid. Karakteriziraju ga manja oštrina vida i slabije razlikovanje boja od središnjeg vida, ali zato veća apsolutna osjetljivost na svjetlo.
Vidjeti i: središnji vid

Piperov zakon
Psihofizički zakon djelomične prostorne sumacije koji vrijedi za površine do 5.3 log min^2 što bi odgovaralo promjeru diska od 8° vidnog kuta. Prema ovom je zakonu intenzitet podražaja potrebnog da se izazove najslabiji osjet obrnuto proporcionalan drugom korijenu površine podražaja.
Vidjeti i: Riccov zakon

Purkinjeov pomak
Pojava promjene osjetljivosti na različite boje u prijelazu s fotopičnog na skotopični vid. Kraće valne duljine (plavozelena) postaju relativno svjetlije u sumraku u odnosu na dulje valne duljine (crveno).
Vidjeti i: mjesto na retini

Mjesto na retini
Osjetljivost i oštrina vida ovise o tome je li podražaj pao na foveu gdje prevladavaju čunjići ili na periferiju retine gdje prevladavaju štapići.
Vidjeti i: apsolutna osjetljivost vida

Postojani kanal
Psihofizički kanal koji ima nisku vremensku, ali visoku prostornu osjetljivost čime doprinosi percepciji oblika.
Vidjeti i: privremeni kanal

Privremeni kanal
Psihofizički kanal koji ima visoku vremensku, ali nisku prostornu osjetljivost čime doprinosi percepciji gibanja.
Vidjeti i: postojani kanal

Riccov zakon
Psihofizički zakon potpune prostorne sumacije prema kojem je intenzitet podražaja potrebnog da se izazove najslabiji osjet obrnuto proporcionalan površini podražaja. Drugim riječima, što je intenzitet podražaja manji, bit će potreb-

na veća površina da se izazove najslabiji osjet. Najveća površina za koju Riccov zakon još vrijedi naziva se Riccova površina. U samom središtu oka, Riccova površina iznosi oko 1.5 log min^2, a na udaljenosti od 20° od središta oka iznosi nešto više od 3.0 log min^2.
Vidjeti i: Piperov zakon, sumacija

Sinusoidna rešetka
Podražaj u kojem intenzitet svjetla pravilno, kao sinusoidni val, varira od tamnog do svijetlog duž prostora. Upotrebljava se kao podražaj za kreiranje funkcija osjetljivosti za kontrast.
Vidjeti i: funkcija osjetljivosti na kontrast

Snellenova karta
Standardizirani podražaj za testiranje vidne oštrine pomoću slova različitih veličina.
Vidjeti i: Landoltovi prstenovi, Vernierova oštrina

Središnji vid
Opažanje prostora u liniji pogleda, odnosno vid koji obuhvaća kružnu površinu u središnjem dijelu vidnog polja, promjera 5° vidnog kuta, koja okružuje liniju pogleda. S ove površine svjetlo pada direktno na foveu. Stoga se još naziva i fovealni vid. Karakteriziraju ga veća oštrina vida i bolje razlikovanje boja od perifernog vida, ali zato manja apsolutna osjetljivost na svjetlo. Odmah do središnjeg vida je parafovealni vid. To je prsten vidnog polja koji obuhvaća površinu promjera između 5° i 8° vidnog kuta.
Vidjeti i: periferni vid

Vernierova oštrina
Sposobnost detekcije pomaka linija koja se kreće između 2" i 5" vidnog kuta što je mnogo veća oštrina od one koju pokazuju mjerenja minimalnog kuta razlučivosti. To je primjer hiperoštrine.
Vidjeti i: hiperoštrina, minimalni kut razlučivosti

Weberov kontrast
Kontrast koji se računa kod jednostavnih podražaja kao što su diskovi, prstenovi ili pravokutnici koji su smješteni na jednoličnoj pozadini. Računa se kao razlika između intenziteta svjetla kojeg emitira objekt i intenziteta svjetla kojeg emitira pozadina podijeljena s intenzitetom svjetla pozadine.
Vidjeti i: Michaelsonov kontrast

LITERATURA

BACH, M. (1996). The Freiburg Visual Acuity test – automatic measurement of visual acuity. *Optometry and Vision Science, 73*(1), 49–53. https://doi.org/10.1097/00006324-199601000-00008

BACH, M. (2025). Freiburg vision test (FrACT): optimal number of trials? *Graefe's Archive for Clinical and Experimental Ophthalmology, 263*(2), 437–442. https://doi.org/10.1007/s00417-024-06638-z

BARLOW, H. B. (1972). Dark and light adaptation: Psychophysics. U D. Jameson i L. M. Hurvich (Ur.), *Handbook of sensory physiology, Vol. 4: Visual psychophysics* (str. 1–28). Springer.

BUSER, P. i IMBERT, M. (1992). *Vision*. The MIT Press.

CAMPBELL, F. W. i ROBSON, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology, 197*(3), 551–566. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1968.sp008574

COLENBRANDER, A. (2008). The historical evolution of visual acuity measurement. *Visual Impairment Research, 10*, 57–66. https://doi.org/10.1080/13882350802632401

DE LANGE, H. (1958). Research into the dynamic nature of the human fovea-cortex systems with intermittent and modulated light: I. Attenuation characteristics with white and colored light. *Journal of the Optical Society of America, 48*, 777–784. https://doi.org/10.1364/JOSA.48.000777

DE VALOIS, R. L. i DE VALOIS, K. K. (1988). *Spatial vision.* Oxford University Press.

DUNCAN, R. O. i BOYNTON, G. M. (2003). Cortical magnification within human primary visual cortex correlates with acuity thresholds. *Neuron, 38*(4), 659–671. https://doi.org/10.1016/s0896-6273(03)00265-4

EVERATT, J., BRADSHAW, M. F. i HIBBARD, P. B. (1999). Visual processing and dyslexia. *Perception, 28*(2), 243–254. https://doi.org/10.1068/p2743

HAYHOE, M. M., LEVIN, M. E. i KOSHEL, R. J. (1992). Subtractive processes in light adaptation. *Vision Research, 32*(2), 323–333. https://doi.org/10.1016/0042-6989(92)90142-6

HECHT, S., HAIG, C. i CHASE, A. M. (1937). The influence of light adaptation on subsequent dark adaptation of the eye. *Journal of General Physiology, 20*(6), 831–850. https://doi.org/10.1085/jgp.20.6.831

HECHT, S. i MANDELBAUM, J. (1938). Rod-cone dark adaptation and vitamin A. *Science, 88*(2279), 219–221. https://doi.org/10.1126/science.88.2279.219

HECHT, S., SHLAER, S. i PIRENNE, M. H. (1942). Energy, quanta, and vision. *Journal of General Physiology, 25*(6), 819–840. https://doi.org/10.1085/jgp.25.6.819

HOU, C., KIM, Y. J. i VERGHESE, P. (2017). Cortical sources of Vernier acuity in the human visual system: An EEG-source imaging study. *Journal of Vision, 17*(6), 2. https://doi.org/10.1167/17.6.2

HU, M. L., AYTON, L. N. i JOLLY, J. K. (2021). The clinical use of vernier acuity: Resolution of the visual cortex is more than meets the eye. *Frontiers in Neuroscience, 15*, 714843. https://doi.org/10.3389/fnins.2021.714843

JAMESON, D. i HURVICH, L. M. (1972), *Handbook of sensory physiology, Vol. 4: Visual psychophysics*. Springer.

KANAI, R., CHAIEB, L., ANTAL, A., WALSH, V. i PAULUS, W. (2008). Frequency-dependent electrical stimulation of the visual cortex. *Current biology : CB, 18*(23), 1839–1843. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.10.027

KOLESARIĆ, V. (1981). *Vidni osjeti izazvani električnim podraživanjem oka*. Društvo psihologa Hrvatske.

MANKOWSKA, N. D., MARCINKOWSKA, A. B., WASKOW, M., SHARMA, R. I., KOT, J. i WINKLEWSKI, P. J. (2021). Critical Flicker Fusion Frequency: A Narrative Review. Medicina (Kaunas, Lithuania), 57(10), 1096. https://doi.org/10.3390/medicina57101096

MATHER, G. (2022). *Foundations of sensation and perception* (4. izdanje). Routledge.

MERIGAN, W. H. i ESKIN, T. A. (1986). Spatio-temporal vision of macaques with severe loss of P beta retinal ganglion cells. *Vision Research, 26*(11), 1751–1761. https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90125-2

MOTOKAWA, K i EBE, M. (1952). Selective stimulation of color receptors with alternating currents. *Science, 116* (3004), 92–94. https://doi.org/10.1126/science.116.3004.92

McKEE, S. P. i WESTHEIMER, G. (1978). Improvement in vernier acuity with practice. *Perception & Psychophysics, 24*(3), 258–262. https://doi.org/10.3758/bf03206097

MICHELSON, A. A. (1927). *Studies in optics*. University of Chicago Press.
PALMER, S. E. (1999). *Vision science*. MIT Press.
PIRENNE, M. (1962). Dark-adaptation and night vision. U H. Davson (Ur.), *The eye*. Vol. 2 (str. 93–122). Academic Press.
ROBSON, J. G. (1966). Spatial and temporal contrast-sensitivity functions of the visual system. *Journal of the Optical Society of America, 56*(8), 1141–1142. https://doi.org/10.1364/JOSA.56.001141
SCHWIEDRZIK, C. M. (2009). Retina or visual cortex? The site of phosphene induction by transcranial alternating current stimulation. *Frontiers in Integrative Neuroscience, 3*, Article 6. https://doi.org/10.3389/neuro.07.006.2009
SEKI, K. i HUGON, M. (1976). Critical flicker frequency (CFF) and subjective fatigue during an oxyhelium saturation dive at 62 ATA. Undersea biomedical research*, 3*(3), 235–247.
SMITH, J. M. i MISIAK, H. (1976). Critical flicker frequency (CFF) and psychotropic drugs in normal human subjects – A review. *Psychopharmacology 47*, 175–182. https://doi.org/10.1007/BF00735818
TAN, Y., TONG, X., CHEN, W., WENG, X., HE, S. i ZHAO, J. (2018). Vernier but not grating acuity contributes to an early stage of visual word processing. *Neuroscience Bulletin, 34*(3), 517–526. https://doi.org/10.1007/s12264-018-0220-z
TOLHURST, D. J. (1973). Separate channels for the analysis of the shape and the movement of moving visual stimulus. *Journal of Physiology, 231*(3), 385–402. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1973.sp010239
VESKER, M. i WILSON, H. R. (2013). Face context advantage explained by vernier and separation discrimination acuity. *Frontiers in Psychology, 3*, 617. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00617
WALD, G. (1945). Human vision and the spectrum. *Science, 101*(2635), 653–658. https://doi.org/10.1126/science.101.2635.653
WESTHEIMER, G. (1965). Visual acuity. *Annual Review of Psychology, 16*, 359–380. https://doi.org/10.1146/annurev.ps.16.020165.002043
WESTHEIMER, G. (1981). Visual hyperacuity. U H. Autrum, E. R. Perl, R. F. Schmidt i D. Ottoson (Ur.), *Progress in Sensory Physiology* (str. 1–30). Springer. http://doi.org/10.1007/978-3-642-66744-2_1
WESTHEIMER, G. (1987). Visual acuity and hyperacuity: resolution, localization, form. *American Journal of Optometry and Physiological Optics, 64*(8), 567–574. https://doi.org/10.1097/00006324-198708000-00002

WILSON, H. R. (1986). Responses of spatial mechanisms can explain hyperacuity. *Vision Research, 26*(3), 453–469. https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90188-4

ZLODY, R. L. (1965). The relationship between critical flicker frequency (CFF) and several intellectual measures. *American Journal of Psychology, 78*(4), 596–602.

11.
Sluh: Zvuk i slušni sustav

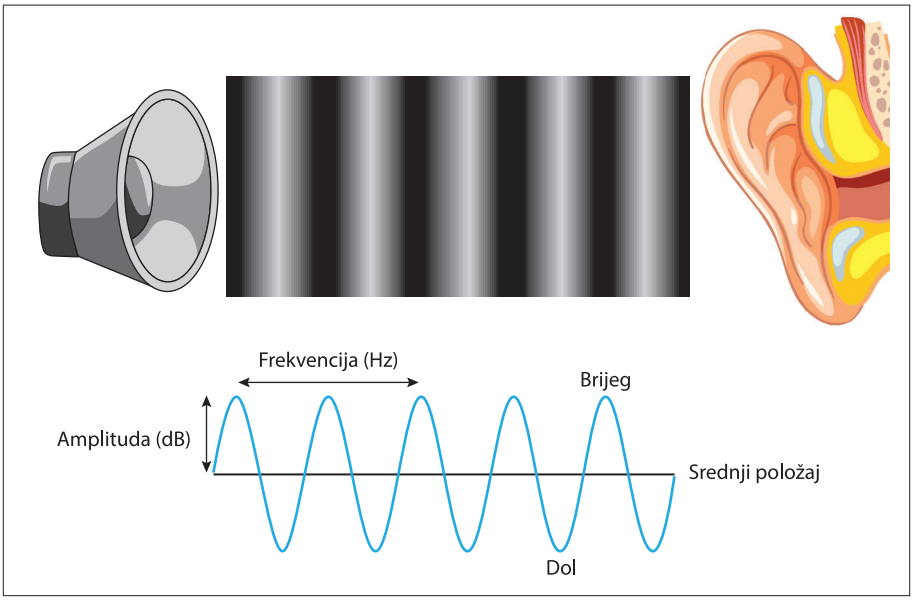
U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o fizikalnim obilježjima jednostavnih i složenih zvukova
- kako je građeno vanjsko, srednje i unutarnje uho
- što je pužnica i kako ona pretvara mehaničke titraje u živčane impulse
- kako neuroni slušnog sustava kodiraju intenzitet i frekvenciju zvuka
- o slušnim putovima i organizaciji slušnog korteksa

11.1. Zvuk

11.1.1. Fizikalna obilježja zvuka

Zvuk je mehanička vibracija koja se širi u obliku vala kroz odgovarajući medij. Medij širenja zvuka može bit plin, tekućina ili čvrsto tijelo. Preduvjet za širenje zvučnog vala su elastične veze među molekulama medija. Primjerice, zvuk se širi kroz zrak, vodu, pa čak i kroz čvrste tvari kao što je drvo, beton ili čelik. Brzina širenja zvučnih valova ovisi o gustoći medija kao i o tlaku i temperaturi. Primjerice, pri tlaku uz razinu mora i temperaturi od 20° C, brzina zvuka u zraku je oko 343 m/s. Za usporedbu, brzina zvuka u vodi je oko 1482 m/s, a u čeliku oko 5960 m/s. Zvuk se kroz medij prostire longitudinalnim valovima, što znači da se molekule gibaju naprijed-natrag u smjeru kretanja zvučnog vala. Nasuprot tomu, valovi na moru su transverzalni valovi jer se molekule morske vode gibaju okomito na smjer kretanja vala. Grana fizike koja proučava svojstva zvuka naziva se **akustika**.



Slika 11.1. Ilustracija jednostavnog zvučnog vala i fizikalnih varijabli koje ga određuju. U gornjem dijelu slike, zvučnik periodično tlači molekule zraka zbog čega nastaju valovi koji se dalje šire prostorom. Tamna područja odgovaraju zgušnjavanju, a svijetla područja razrjeđivanju zraka. U donjem dijelu slike prikazan je sinusni val koji oscilira oko srednjeg položaja.

Zvučni val se širi kroz prostor tako da molekule koje se gibaju naprijed-nazad stvaraju privremena područja s većom i manjom gustoćom. Na primjer, kada udarimo olovkom o stol, molekule zraka između olovke i stola se privremeno zgusnu, a zatim razrijede i taj uzorak zgušnjavanja i razrjeđivanja se dalje širi prostorom kao val. Vibracije molekula zraka šire se pravocrtno u svim smjerovima, a sam zvučni val iz točkastog izvora ima kružni oblik. Promjene tlaka zraka u funkciji vremena za jednostavni zvučni val mogu se opisati sinusnom funkcijom kao što možemo vidjeti na slici 11.1. Sinusne zvučne valove nazivamo još i **čisti tonovi**, a mogu se proizvesti zvučnom viljuškom (slika 11.2.). Čisti tonovi u potpunosti su određeni s tri fizikalne veličine:

- **Frekvencija** (f) je broj titraja ili oscilacija u jedinici vremena, odnosno broj punih ciklusa koje val opiše oko točke ravnoteže. Mjeri se u hercima (Hz) koji označavaju broj titraja u jednoj sekundi. Druga mjera koja se može upotrijebiti je **valna duljina** (λ). To je udaljenost koju val prijeđe u jednom titraju i izražava se u metrima (m). Frekvencija i valna duljina su obrnuto proporcionalne, što znači da što

je veća frekvencija, to je kraća valna duljina. Umnožak valne duljine i frekvencije je brzina vala (v) što možemo iskazati formulom: $v = \lambda \cdot f$.

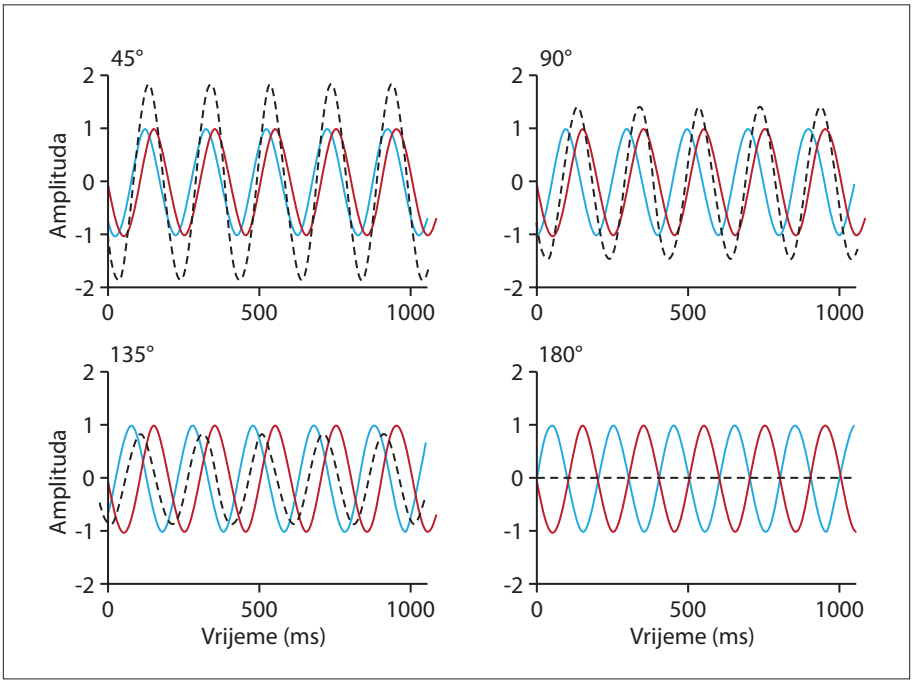
- **Amplituda** je veličina zračnog tlaka, odnosno udaljenost između brijega (ili dola) vala i njegova srednjeg položaja. Mjeri se u decibelima (dB) koji izražavaju promjene u zračnom tlaku na logaritamskoj skali jer je raspon amplituda u prirodi jako velik. Formula za izračun decibela je $dB = 20 \cdot \log10(P/P_0)$, gdje je P zvučni tlak, a P_0 je referentni tlak koji iznosi 0.0002 dina/cm^2. Referentni je tlak najmanji zvučni tlak koji ljudi mogu detektirati kao zvuk na frekvenciji od 1000 Hz. U tablici 11.1. možemo vidjeti kakav je odnos tlaka zraka i intenziteta, odnosno amplitude vala za različite izvore zvuka.
- **Faza** je početni položaj vala u odnosu na referentnu točku. Mjeri se u stupnjevima (°). Cijeli titraj ili ciklus vala tvori 360°. Fazni pomak je pomak u titraju dva vala. Ako dva identična vala imaju pomak u fazi 0° ili 360°, onda se oni savršeno poklapaju i zbrajaju im se amplitude. Ako dva identična vala imaju pomak u fazi 180°, onda se nalaze u kontrafazi i dva se vala na taj način međusobno poništavaju. Mogući su i svi ostali pomaci u fazi unutar jednog ciklusa (slika 11.3.).



Slika 11.2. Zvučna viljuška je sredstvo kojim se proizvodi čisti ton određene frekvencije. Svaka zvučna viljuška na slici, ako je lagano udarimo prikazanim drvenim batićem, može proizvesti čisti ton od 440 Hz. One su frekvencijski usklađene. Stoga, ako viljuške postavimo dovoljno blizu, ona koja proizvodi čisti ton može zbog rezonancije prenijeti svoje vibracije na drugu koja će i sama početi vibrirati.

Tablica 11.1. Odnos tlaka zraka i amplitude izražene u decibelima za različite izvore zvuka

Tlak zraka (dina/cm^2)	Amplituda vala (dB)	Izvor zvuka
2000	140	Polijetanje aviona na mlazni pogon
200	120	Grmljavina, bučni *rock* koncert
20	100	Intenzivan automobilski promet, pneumatska bušilica
2	80	Sušilica za kosu, usisavač
0.2	60	Normalan razgovor
0.02	40	Tihi ured ili rezidencijalna četvrt
0.002	20	Šapat, šuštanje lišća
0.0002	0	Apsolutni prag



Slika 11.3. Fazni pomaci. Crvenom i plavom bojom označena su dva vala s frekvencijom od 5 Hz i amplitudom od 1 dB, a njihov fazni pomak u stupnjevima prikazan je iznad svakog grafa. Crna iscrtana linija predstavlja zbroj amplituda crvenog i plavog vala. Na slici vidimo da što se fazni pomak među valovima povećava, to se amplituda njihova zbroja smanjuje sve dok ne dosegne 0 kada je fazni pomak 180°. Tada kažemo da su valovi u antifazi.

Kao što ćemo detaljnije opisati u 12. poglavlju, frekvencija zvučnog vala je glavna, ali ne i jedina odrednica **visine zvuka**. Što je frekvencija veća, to ćemo zvuk doživjeti kao viši. Isto tako, amplituda vala je glavna, ali ne i jedina odrednica **glasnoće zvuka**. Što je amplituda vala veća, to ćemo zvuk percipirati kao glasniji. Fazni pomak bitan je pri određivanju učinka interakcije između dva vala. Ako je fazni pomak između dva vala 0°, to znači da se njihovi brjegovi i dolovi savršeno poklapaju te će se njihove energije zbrojiti i doći do povećanja amplitude zajedničkog vala. Ta se pojava naziva **rezonancija**. S druge strane, kada je fazni pomak valova 180°, to znači da se brijeg jednog vala poklapa s dolom drugog vala i obratno. U tom slučaju, doći će do interferencije, odnosno njihova međusobnog poništavanja. Koliki će točno biti stupanj zbrajanja ili oduzimanja energije valova, ovisi o veličini faznog pomaka (slika 11.3.).

11.1.2. Složeni zvuk i spektrogram

Prirodni su zvukovi mješavina valova različitih frekvencija, amplituda i faza te se njihova obilježja ne mogu analizirati tako da pratimo promjene amplitude vala kroz vrijeme jer će takav signal imati nepravilan izgled iz kojeg se ne mogu izvući korisne informacije. Stoga se složeni zvukovi reprezentiraju pomoću **spektrograma**. To je grafički prikaz na kojem se na apscisi nalazi vrijeme, na ordinati su frekvencije zvuka, a bojom ili svjetlinom je označena amplituda zvuka (slika 11.4.). Na spektrogramu možemo uočiti da se neke frekvencijske komponente ističu svojom višom amplitudom u odnosu na ostale frekvencije. Prateći položaj visokih amplituda na spektrogramu, možemo uočiti obilježja koja su karakteristična za pojedine vrste zvukova.

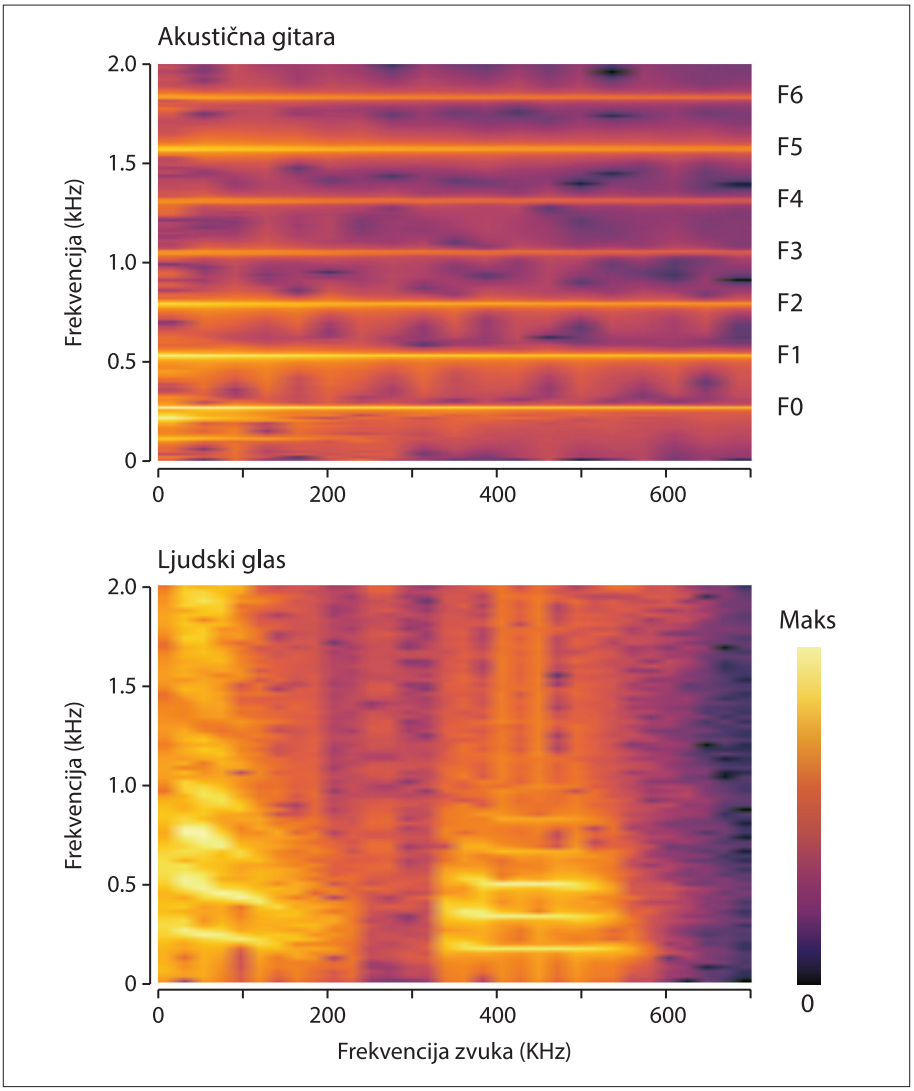
Kao i svi složeni periodični valovi, glazbeni se tonovi ističu **temeljnom** ili **fundamentalnom frekvencijom** (engl. *fundamental frequency*) koja je najniža u složenom valu i nizom harmonika (viših frekvencija) koji su na specifičan način raspoređeni na spektrogramu. Naime, **harmonici** (engl. *harmonic*) uvijek su cjelobrojni višekratnici temeljne frekvencije. Temeljna frekvencija doprinosi percepciji visine tona, a harmonici doprinose timbru ili boji tona. O subjektivnim dimenzijama zvuka bit će više riječi u idućem 12. poglavlju. Temeljna frekvencija često se označava kao F0, a harmonici se označavaju brojevima s obzirom na to koliko su puta viši od temeljne frekvencije. Na primjer, ako je temeljna frekvencija (F0) 130 Hz, onda je njezin prvi harmonik (F1) na 260 Hz, drugi je harmonik (F2) na 390 Hz i tako dalje (gornji dio slike 11.4.). Ljudi mogu razlikovati, odnosno percipirati kao odvojene tonove prvih pet do osam harmonika (Plomp, 1964). Važno obilježje glazbenog tona je da se njegova temeljna

frekvencija kao i svi harmonici ne mijenjaju tijekom vremena, samo se mijenja njihova amplituda. Stoga spektrogram glazbenih tonova izgleda kao niz horizontalnih linija koje su položene jedna iznad druge s pravilnim razmakom.

S druge strane, ljudski glas obilježavaju postupne promjene u dominantnim frekvencijama tijekom vremena. Zbog toga, spektrogram ljudskog glasa čine kombinacije kosih i ravnih linija koje izgledaju kao valovi. Glas nastaje vibracijom zraka koji prolazi kroz vokalni trakt koji sadrži glasnice smještene u grkljanu i dalje kroz grlo, usta i nos. Pri tome vokalni trakt djeluje kao rezonator koji pri izgovaranju pojačava određene frekvencije. Takve se frekvencije vide na spektrogramu kao linije visoke amplitude koje se nazivaju formanti. Oni se označavaju rednim brojevima počevši od onog s najmanjom frekvencijom. Kao što smo već istaknuli, formanti prolaze postupne promjene frekvencije unutar prvih 50 ms od početka izgovaranja glasa. Takve se promjene nazivaju tranzicije formanta, a ključne su za razlikovanje i prepoznavanje glasova (donji dio slike 11.4.).

Spektrogram se kreira pomoću **Fourierove analize**. To je matematički postupak koji omogućava razlaganje bilo kojeg složenog uzorka, bez obzira na to je li periodičan ili nije, na sinusne valove različitih frekvencija, amplituda i faza. Teoriju u pozadini ove analize razvio je u 18. stoljeću francuski matematičar Jean-Baptiste Joseph Fourier (1768. – 1830.). Fourierova analiza upotrebljava se za proučavanje mnogih pitanja u prirodnim znanostima i inženjerstvu. Primjerice, Fourierova analiza primjenjuje se u analizi prijenosa topline, vibracija, toka električne struje i optičkom oslikavanju. Pri proučavanju osjeta, Fourierova je analiza korisna jer omogućava precizan opis podražaja. Također, pruža nam dublji uvid u prirodu složenih zvukova kao što vidimo na spektrogramu. Rezultat Fourierove analize je informacija o amplitudi (ili kvadratu amplitude koji se naziva snaga) za svaku od promatranih frekvencija što se naziva Fourierov spektar. Fourierova analiza također izračunava fazni spektar koji sadrži informaciju o fazama sinusnih valova koji čine zvučni signal. Fourierov spektar i fazni spektar zajedno pružaju potpunu reprezentaciju analiziranog zvučnog signala.

S obzirom na to da se obilježja zvuka mijenjaju tijekom vremena, Fourierovu analizu potrebno je napraviti u različitim vremenskim točkama zvučnog signala. U tu svrhu, vrijeme se podijeli u niz malih intervala i za svaki se interval napravi Fourierova analiza. Drugim riječima, spektrogram je zapravo niz Fourierovih spektara izračunatih iz kratkih vremenskih intervala koji se uzastopno uzimaju iz zvučnog signala. Pri tome veličina vremenskog intervala određuje preciznost s kojom se mogu razlikovati frekvencije na spektrogramu. Primjerice, vremenski interval od 10 ms omogućava razlikovanje frekvencija koje su udaljene do 100 Hz. To znači da se frekvencije moraju razlikovati za barem 100 Hz kako bi se



Slika 11.4. Spektrogrami dvaju složenih zvukova. Gore je ton C4 odsviran na akustičnoj gitari, a dolje je ženski glas koji izgovara englesku frazu *thank you*. Vremenski raspon je 700 ms, a raspon frekvencija je od 1 Hz do 2000 Hz. Svijetla područja odgovaraju višim amplitudama, odnosno većoj snazi kao što to pokazuje skala dolje desno. Kod glazbenog tona jasno se izdvajaju horizontalne linije od kojih najniža predstavlja temeljnu frekvenciju koja je označena s F0, a ostale su linije harmonici koji su označeni s F1 do F6. Kod ljudskog glasa također vidimo svijetle linije, i to su također harmonici. Harmonici koji nastaju pri govoru i koji rezoniraju s dijelovima vokalnog trakta nazivaju se formanti.

vidjele kao odvojene linije na spektrogramu. Međutim, ako smanjimo vremenski interval, smanjit ćemo i preciznost razlikovanja frekvencija. Dakle, pri izradi spektrograma mora se napraviti kompromis između vremenske i frekvencijske preciznosti.

11.2. Građa uha

Uho možemo podijeliti u tri cjeline (slika 11.5.):

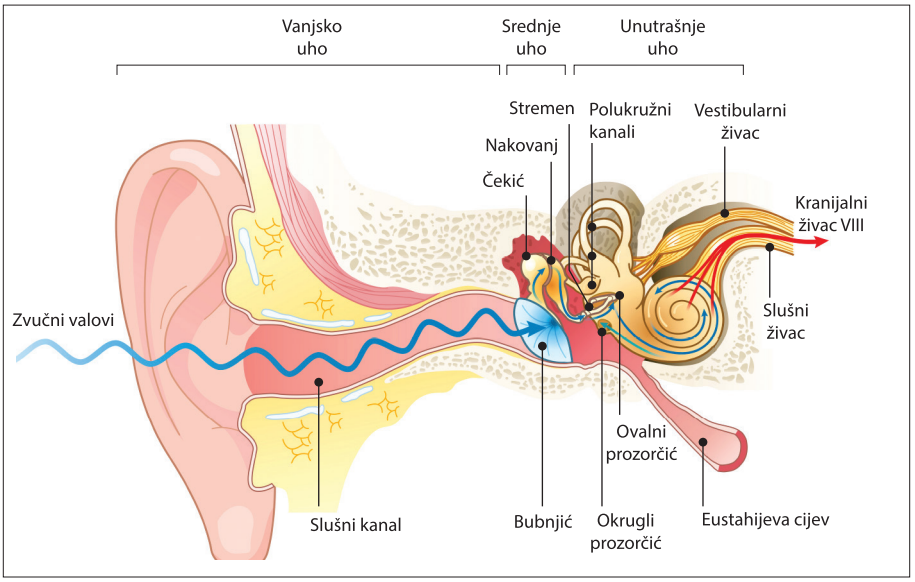
- **vanjsko uho**: ušna resica ili školjka, slušni (auditorni) kanal i bubnjić
- **srednje uho**: slušne košćice[14] i Eustahijeva cijev
- **unutrašnje uho**: pužnica (lat. *cohlea*).

Bubnjić ili timpanička membrana napeta je opna koja dijeli vanjsko od srednjeg uha. Bubnjić omogućava prenošenje vibracija koje dolaze zrakom kroz slušni kanal na čekić, tj. na prvu slušnu košćicu u srednjem uhu. Slušne košćice su:

- **čekić** (lat. *malleus*)
- **nakovanj** (lat. *incus*)
- **stremen** (lat. *stapes*).

Slušne košćice (korištenje deminutiva ovdje je potpuno opravdano jer je riječ o najmanjim kostima u ljudskom tijelu) međusobno su povezane tetivama u navedenom redoslijedu tako da se zvučna vibracija s bubnjića prenosi na čekić, s njega na nakovanj i konačno na stremen. Stremen prenosi vibracije na **ovalni prozorčić**. To je mala elastična membrana ovalnog oblika koja se nalazi na inače tvrdoj koštanoj pužnici. Na taj se način vibracije prenose u unutrašnjost pužnice koja je ispunjena tekućinom. Postavlja se pitanje koja je funkcija srednjeg uha? Čemu služi taj složeni sustav s tri sićušne košćice i zašto se zvuk direktno ne usmjeri u pužnicu? Problem je što zrak i voda pružaju različiti otpor prolasku mehaničkih titraja. Pri tome voda pruža veći otpor od zraka. Zbog toga se, pri prelasku iz rjeđeg zraka u gušći tekući medij pužnice, zvučni valovi prigušuju jer se znatan dio njihove energije reflektira.

[14] Košćice ili koščice? Dok oko tog izbora postoji rasprava, prihvatili smo sugestiju lektorice da koristimo „košćice" jer se lakše izgovara.



Slika 11.5. Građa uha s podjelom na vanjsko, srednje (čekić, nakovanj i stremen) i unutrašnje uho (pužnica i polukružni kanali). Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

Rješenje za ovaj problem su tri slušne koščice koje pojačavaju silu titranja na ovalnom prozorčiću. Prvi element povećanja sile je razlika u veličini između bubnjića i stremena. Naime, površina bubnjića je oko 55 mm^2, dok je površina kojom stremen dotiče ovalni prozorčić svega 3.2 mm^2. Zbog toga je sila po jedinci površine mnogo veća na podnožju stremena. Također, koščice djeluju kao poluge koje dodatno povećavaju silu za 1.3 puta. Ukupan učinak slušnih koščica je povećanje tlaka s vanjske strane ovalnog prozorčića za 33 dB čime se poništava otpor tekućine s unutrašnje strane ovalnog prozorčića. Dakle, slušne koščice djeluju kao mali stroj za izjednačavanje otpora kako bi omogućile neometan prijelaz zvučnih valova iz zraka u unutrašnjost pužnice.

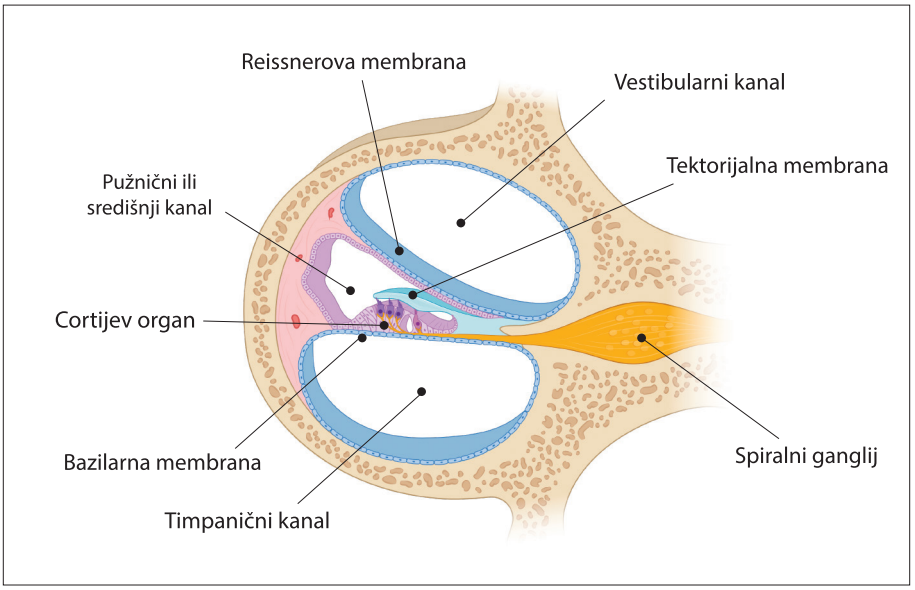
Druga važna funkcija srednjeg uha je zaštita od mogućeg oštećenja. Sićušni mišići u srednjem uhu *tensor tympani* i *stapedius* stežu se kod preintenzivnog zvuka i pri tome prigušuju titranje čekića i stremena. Na taj način stišavaju zvuk i do 20-30 dB. Ova se pojava naziva **akustični refleks**. Zanimljivo je da se akustični refleks redovito aktivira dok govorimo čime se smanjuje intenzitet vlastitog glasa. **Eustahijeva cijev**, nazvana po talijanskom anatomu iz 16. stoljeća Bartolomeu Eustahiju (1500./1510. – 1574.), povezuje srednje uho sa ždrijelom i omogućuje izjednačavanje zračnog tlaka s vanjske i unutrašnje strane bubnjića. U normalnim okolnostima zračni je tlak je podjednak s

obje strane bubnjića. Međutim, kada naglo promijenimo nadmorsku visinu, dolazi do znatne promjene u tlaku. Naime, vanjski tlak postaje niži od tlaka u srednjem uhu što dovodi do boli u bubnjićima i mogućeg oštećenja. Ovaj problem možemo jednostavno riješiti tako da otvorimo usta čime će zrak iz okoline proći kroz Eustahijevu cijev do srednjeg uha i time izjednačiti tlak s obje strane bubnjića. Ronjenje je drugi primjer kako se pomoću Eustahijeve cijevi izjednačavaju tlakovi na bubnjiću. Kada zaronimo na dah, pritisak u srednjem uhu je približno isti kao i na površini mora. No pritisak s vanjske strane bubnjića vrlo brzo raste kako zaranjamo sve dublje pod morem. Za svakih 10 m dubine vanjski se pritisak poveća za cijelu atmosferu, tj. cjelokupni atmosferski pritisak. Dakle, i u ovom slučaju stvara se velika razlika između vanjskog tlaka i tlaka u srednjem uhu što može dovesti do oštećenja bubnjića, a u ekstremnim uvjetima bubnjić može i puknuti. Ronioci stoga rukom začepe nos i pušu u njega kako bi kroz Eustahijevu cijev povećali unutarnji pritisak na bubnjić i tako izbjegli njegovo oštećenje.

11.3. Pužnica

Unutarnje uho još se naziva i **koštani labirint** koji čine pužnica i tri polukružna kanala. Polukružni kanali uključeni su u nastanak vestibularnog osjeta i o njima će biti više riječi u 14. poglavlju. **Pužnica (kohlea)** je spiralna struktura promjera 10 mm koja nalikuje na puževu kućicu pa je otuda i dobila ime. Kada bismo pužnicu odmotali i izravnali, bila bi dugačka oko 34 mm. Početni dio pužnice gdje se stremen naslanja na ovalni prozorčić nazivamo baza, a suprotan kraj zovemo vrh (engl. *apex*). Pužnica je ključna struktura za osjet sluha jer se u njoj mehanička energija titranja zvučnih valova pretvara u električne impulse koji se prenose dalje u mozak. Mnoga obilježja sluha mogu se direktno povezati s mehaničkim svojstvima pužnice kao što ćemo vidjeti u sljedećim poglavljima. Pužnicu možemo usporediti sa savijenom cijevi čijom se dužinom protežu tri odvojena kanala (slika 11.6.): vestibularni kanal (lat. *scala vestibuli*), timpanički kanal (lat. *scala tympani*) i pužnični (kohlearni ili središnji) kanal (lat. *scala media*).

Vestibularni kanal se proteže od **ovalnog prozorčića** na bazi pužnice do helikotreme koja se nalazi na njezinu vrhu. Helikotrema je mali otvor koji povezuje vestibularni i timpanički kanal. Vestibularni kanal najbliži je slušnim košćicama. Vestibularni i timpanički kanal ispunjeni su **perilimfom**, tekućinom koja je po svojem sastavu slična krvnoj plazmi. Udarac stremena u ovalni prozorčić se prenosi u vestibularni kanal kao vibracija koja prolazi cijelom njegovom dužinom. Zatim vibracija prolazi kroz helikotremu i prelazi u **timpa-**

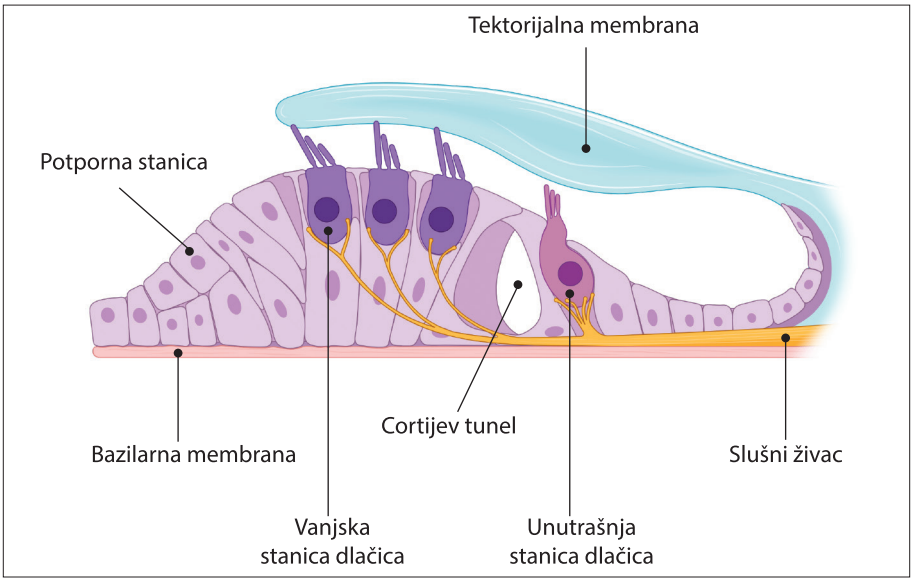


Slika 11.6. Poprečni presjek kroz pužnicu na kojem se vide vestibularni, pužnični i timpanični kanal kao i Reissnerova, tektorijalna i bazilarna membrana. Također vidimo spiralni ganglij. Slika je kreirana pomoću bioRendera. Domijan, D. (2025) https://BioRender.com/j98e526.

nički kanal. Vibracija se timpaničkim kanalom kreće od helikotreme prema bazi pužnice i na kraju dolazi do elastičnog **okruglog prozorčića** koji se napuhne od tlaka perilimfe. Kada se stremen povuče, okrugli se prozorčić ispuše i stvori novu vibraciju koja se vraća u suprotnom smjeru od okruglog prozorčića preko helikotreme do ovalnog prozorčića.

Pužnični kanal je stiješnjen između vestibularnog i timpaničkog kanala. On nema direktan kontakt s okolinom pužnice. Ispunjen je **endolimfom**, posebnom tekućinom koja ima pozitivniji naboj od perilimfe zbog veće koncentracije kalijevih iona koji su važni za stvaranje promjene u naboju u receptorima o čemu će biti više riječi poslije. Kanali u pužnici su međusobno odvojeni membranama koje uključuju **Reisnnerovu membranu**, koja dijeli vestibularni od središnjeg kanala i **bazilarnu membranu**, koja dijeli timpanički od središnjeg kanala.

Na bazilarnoj membrani, s donje strane središnjeg kanala, smješten je **Cortijev organ** koji možemo vidjeti na slici 11.7. Iznad Cortijeva organa nadvija se **tektorijalna membrana,** želatinozna struktura koja je jednim krajem pričvršćena uz Reisnnerovu membranu, a drugim je krajem povezana s vanjskim stanicama dlačicama. Cortijev organ ima istu ulogu kod sluha kao što ima retina kod vida. U Cortijevu organu su smješteni receptori



Slika 11.7. Cortijev organ s unutrašnjim i vanjskim stanicama dlačicama koje su smještene između bazilarne i tektorijalne membrane. Slika je kreirana pomoću bioRendera. Domijan, D. (2025) https://BioRender.com/a33n867.

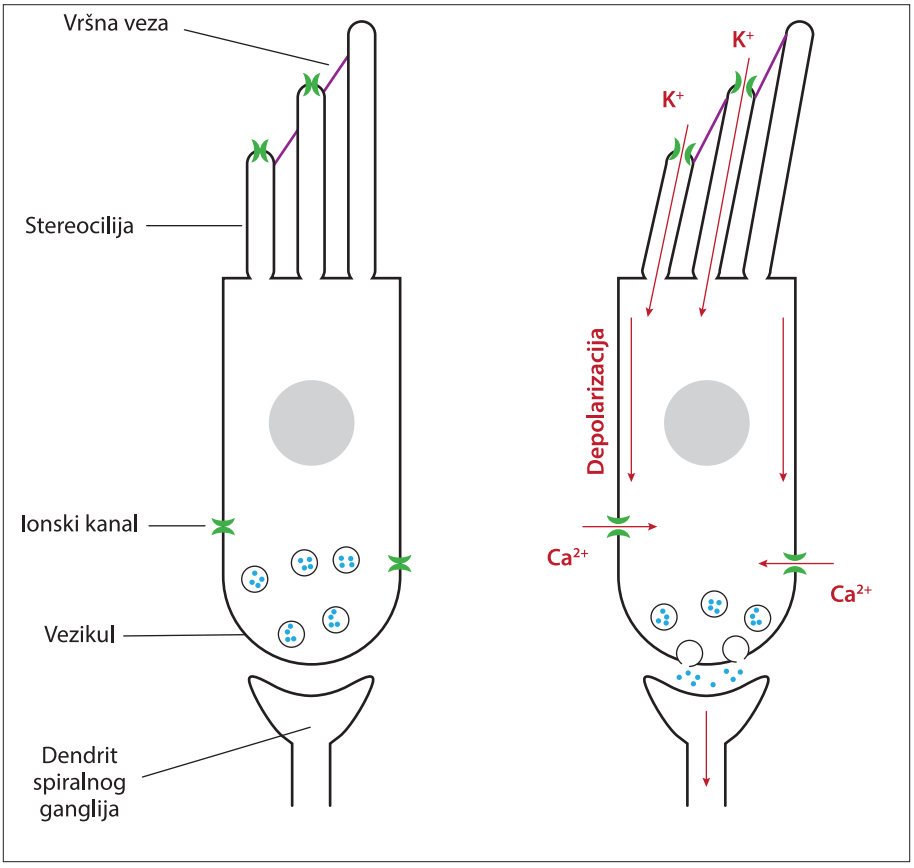
koji pretvaraju mehaničku energiju vibracije u električnu aktivnost neurona. Cortijev organ se sastoji od dviju skupina stanica. Te skupine uključuju 12 000 **vanjskih stanica dlačica** (engl. *outer hair cells – OHC*) raspoređenih u tri reda i 3500 **unutrašnjih stanica dlačica** (engl. *inner hair cells – IHC*) raspoređenih u jednom redu. Cortijev organ nazvan je prema talijanskom anatomu Alfonsu Giacomu Gaspareu Cortiju (1822. – 1876.) koji ga je otkrio, a Reisnnerova membrana prema baltičko-njemačkom anatomu Ernstu Reisnneru (1824. – 1878.) koji je proučavao formiranje labirinta u unutarnjem uhu.

11.3.1. Unutrašnje stanice dlačice

Na vrhovima stanica dlačica nalaze se male izrasline koje se zovu **stereocilije (trepavice)**. Stereocilije su raspoređene po visini tako da je svaka stereocilija okružena jednom većom i jednom manjom od sebe (osim onih koje se nalaze na kraju niza). Na vrhu svake stereocilije se nalaze **ionski kanali za kalij** (slika 11.8.). U stanju mirovanja, ionski je kanal zatvoren i kalij ne ulazi u stanicu. Vrh stereocilije povezan je tankim vlaknom koje se naziva **vršna veza** (engl. *tip link*) sa susjednom većom stereocilijom. Kada se stereocilije nagnu u stranu zbog prolaska zvučnog vala, veća stereocilija, putem vršne veze,

povuče manju stereociliju, zategne je i pri tome otvori ionske kanale na njoj. Tada ioni kalija ulaze u stanicu jer je koncentracija kalija veća u endolimfi nego u unutarstaničnoj tekućini (Kazmierczak i Müller, 2012).

Ulaskom kalija, dolazi do **depolarizacije unutrašnje stanice dlačice**. Depolarizacija se širi cijelom membranom stanice sve do njezina donjeg dijela. Pri dnu stanice dlačice nalaze se ionski kanali za **kalcij**. Depolarizacija stanice dovodi do otvaranja ionskih kanala za kalcij koji ulazi u stanicu i potiče lučenje neurotransmitera iz stanice dlačice koji prelaze sinaptičku pukotinu i aktiviraju dendrite neurona čija su tijela smještena u **spiralnom ganglij**u, masi sive tvari smještene neposredno pored pužnice. Oko 30 000 aksona stanica iz spiralnog ganglija formira **slušni (auditorni) živac** koji projicira prema jezgrama u moždanom deblu. Slušni živac poznat je i pod imenima auditorni, akustički ili kohlearni, i on



Slika 11.8. Depolarizacija stanice dlačice nastaje zbog savijanja njezinih stereocilija

svojim vlaknima čini polovicu vestibulokohlearnog živca, dok drugu polovicu čine vlakna koja stižu iz vestibularnog sustava. **Vestibulokohlearni živac** (CN VIII; lat. *nervus vestibulocochlearis*) je, dakle, puno ime za osmi kranijalni živac koji prenosi signale iz pužnice i iz vestibularnog organa. Većina (90-95 %) vlakana slušnog živca povezana je s unutarnjim stanicama dlačicama. Pri tome je svaka stanica dlačica povezana s 20-ak vlakana slušnog živca.

Nakon prolaska zvučnog vala, stereocilije se vraćaju u početni položaj. Pri tome se zatvaraju ionski kanali za kalij. Višak kalija izbacuje se iz stanice u izvanstanični prostor putem natrij-kalijeve pumpe te se stanica hiperpolarizira i vraća u ravnotežno stanje u kojem je bila prije dolaska vala. Također, zatvaraju se ionski kanali za kalcij te prestaje lučenje neurotransmitera. Zbog specifičnog rasporeda stereocilija, od manje prema većoj, depolarizaciju stanice dlačice može izazvati samo naginjanje stereocilija u jednu stranu, tj. prema najvećoj stereociliji, ali ne i naginjanje u suprotnu stranu. Zbog toga se depolarizacija javlja samo u trenucima dok se bazilarna membrana savija prema, odnosno približava tektorijalnoj membrani, ali ne i kada se odmiče od nje.

11.3.2. Vanjske stanice dlačice

Vanjske stanice dlačice aktiviraju se sličnim mehanizmom koji smo opisali u prethodnom poglavlju. Dakle, depolariziraju se zbog naginjanja njihovih stereocilija kada prolazi val uzduž bazilarne membrane. Međutim, postavlja se pitanje čemu služe vanjske stanice dlačice s obzirom na to da je njih daleko više od unutrašnjih stanica dlačica, a čini se da ne sudjeluju u pretvaranju zvučne energije u živčane impulse? Važna razlika je da vanjske stanice dlačice nisu slobodne poput unutarnjih, već su pričvršćene za tektorijalnu membranu te time čine mehaničku vezu između tektorijalne i bazilarne membrane. Vanjske stanice dlačice sadrže prestin, protein koji im omogućava da se stežu i rastežu kao mišići (Liberman i sur., 2002). Dakle, one mogu promijeniti svoju veličinu i time promijeniti i mehanička svojstva bazilarne membrane. Kada se stereocilije vanjske stanice dlačice nagnu zbog prolaska zvučnog vala dolazi do njezine depolarizacije. Ulazak pozitivnog naboja u stanicu pokreće stezanje proteina, pa time i cijele stanice. Smanjivanjem svoje veličine, vanjska stanica dlačica povećava silu koja djeluje na bazilarnu membranu, a time i pojačava njezinu reakciju na val koji upravo prolazi što za posljedicu ima i pojačano savijanje unutrašnjih stanica dlačica. Ovaj proces pozitivne povratne sprege između savijanja bazilarne membrane koje aktivira vanjske stanice dlačice koje onda dodatno pojačaju savijanje bazilarne membrane naziva se **aktivni proces**. Aktivni proces dalje moduliraju povratne projekcije iz moždanog debla o čemu ćemo govoriti u poglavlju 11.6. Aktivni proces doprinosi preciznijem lociranju

mjesta gdje se bazilarna membrana maksimalno savija i time povećava preciznost detekcije visine zvuka. Aktivni proces također pojačava zvukove malog intenziteta.

11.3.3. Otoakustične emisije

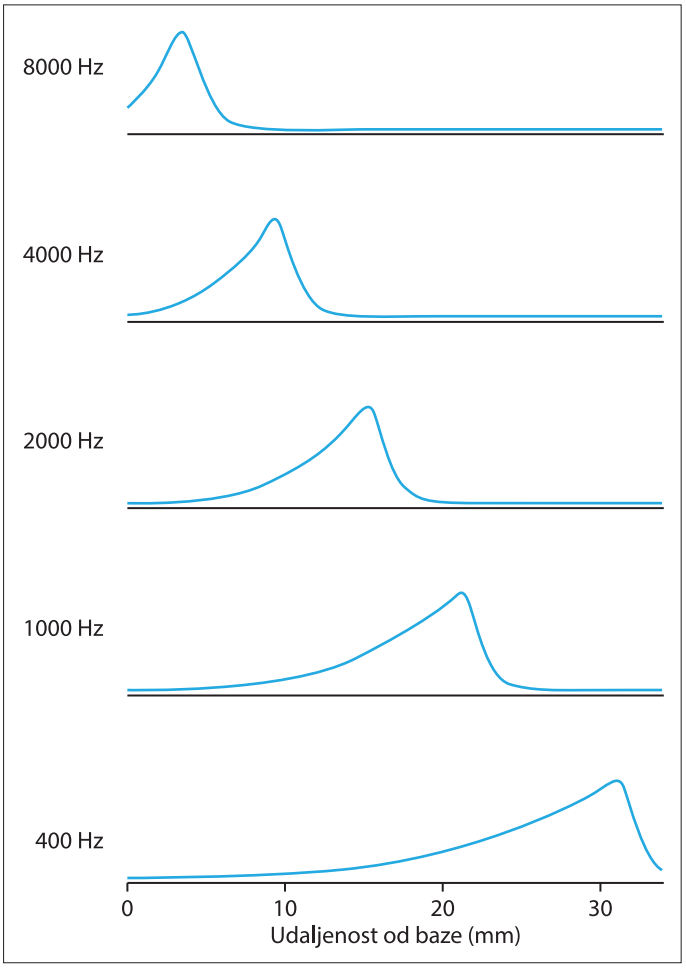
Neobično svojstvo pužnice je da i sama može proizvesti zvukove kada se podražuje kratkim podražajima kao što su klikovi (Kemp, 2002). Pužnični zvukovi mogu se detektirati pomoću vrlo osjetljivog mikrofona koji se postavi u slušni kanal. Zvukovi koje proizvodi pužnica nazivaju se **otoakustične emisije** ili pužnična jeka jer se javljaju 5 do 60 ms nakon podraživanja. Posebna su vrsta otoakustičnih emisija distorzijske emisije koje nastaju zbog nemogućnosti bazilarne membrane da precizno reagira na dva istovremeno prezentirana zvuka. Frekvencija distorzijske emisije može se predvidjeti jednostavnom formulom prema kojoj najprije udvostručimo frekvenciju nižeg zvuka i od toga oduzmemo frekvenciju višeg zvuka. Na primjer, ako se prezentiraju zvukovi visine 1000 i 1200 Hz distorzijska će emisija imati frekvenciju od 800 Hz. Otoakustične emisije mogu nastati i spontano bez vanjskog podražaja. Pretpostavlja se da vanjske stanice dlačice imaju ulogu u nastanku takvih spontanih emisija. Naime, zna se da aspirin smanjuje aktivnost vanjskih stanica dlačica, a istovremeno poništava i spontane otoakustične emisije, ali ne i distorzijske emisije. Dakle, točan uzrok otoakustičnih emisija nije još otkriven. Iako se ova pojava još ne razumije u potpunosti, otoakustične emisije znak su normalnog funkcioniranja pužnice te je njihov izostanak indikator poremećaja u pužnici. Stoga se one upotrebljavaju kao dijagnostičko sredstvo (Kemp, 2002).

11.4. Kodiranje frekvencije zvuka

11.4.1. Načelo mjesta

Kada bismo razmotali bazilarnu membranu, uočili bismo važnu pravilnost. Bazilarna membrana kod baze pužnice (blizu ovalnog prozorčića) jako je čvrsta i uska, a kako se krećemo prema helikotremi, postaje sve šira i mekša. Vibracije zvuka prolaze kroz bazilarnu membranu kao **putujući val**, tj. val koji prolazi cijelom njezinom duljinom od baze pužnice (odnosno ovalnog prozorčića) pa do vrha. Preciznije, putujući val, zbog različite čvrstoće bazilarne membrane, proizvodi maksimalnu amplitudu titraja, odnosno maksimalnu ekscitaciju na različitim mjestima uzduž bazilarne membrane ovisno o

frekvenciji zvuka (slika 11.9.). Na primjer, putujući val visoke frekvencije (male valne duljine) maksimalno savija bazilarnu membranu na njezinu početku, blizu ovalnog prozorčića. S druge strane, putujući val niske frekvencije prevalit će duži put kroz bazilarnu membranu dok ne dođe do mjesta gdje će je maksimalno savinuti. Dakle, krećući se postupno od stremena i ovalnog prozorčića do helikotreme, bazilarna membrana pokazuje sustavnu promjenu u svojoj podešenosti za frekvencije od najviših do najnižih koje možemo čuti (Békésy, 1960). Pri tome uočimo da je frekvencija kodirana logaritamski jer svaki put kada prepolovimo frekvenciju zvuka (krećući se odozgo prema dolje na slici 11.9.), vrh vala na bazilarnoj membrani se pomakne za otprilike isti korak udesno.



Slika 11.9. Načelo mjesta. Kako se frekvencija zvuka smanjuje, tako se mjesto maksimalne ekscitacije bazilarne membrane pomiče prema desno. Na apscisi je prikazana udaljenost od baze pužnice, odnosno od ovalnog prozorčića, a na ordinati je amplituda putujućeg vala.

Ovaj način kodiranja frekvencije zvuka se naziva **načelo mjesta** jer se frekvencija vibracije pretvara u prostornu reprezentaciju gdje mjesto na bazilarnoj membrani označava frekvenciju zvuka. Rana se verzija ovog načela pripisuje njemačkom fizičaru i fiziologu Hermannu Helmholtzu (1821. – 1894.). Prema ovom načelu, zvukove možemo razlikovati po visini mjestom gdje je njihova vibracija proizvela najveće savijanje bazilarne membrane. Kako smo prethodno opisali, savijanje bazilarne membrane na jednom mjestu dovodi do savijanja unutrašnje stanice dlačice koja se nalazi točno iznad tog mjesta. S obzirom na to da su raspoređene duž cijele bazilarne membrane, unutrašnje stanice dlačice mogu prenijeti informaciju o mjestu podraživanja drugim dijelovima slušnog sustava. Putujući val otkrio je mađarsko-američki biofizičar Georg von Békésy (1899. – 1972.) koji je za svoja istraživanja mehaničkih svojstava pužnice 1961. godine dobio Nobelovu nagradu za medicinu i fiziologiju.

Problem s načelom mjesta je da pužnica ne može dobro reprezentirati zvukove niskih frekvencija, manjih od 1000 Hz. Naime, na svojem kraju bazilarna membrana je vrlo široka i labava te se u tom dijelu putujući val raspršti i ne može proizvesti jednako snažno savijanje kao na njezinim početnim i srednjim segmentima. Na prvi pogled čini se da to nije veliki problem jer je riječ o relativno uskom pojasu frekvencija koje su na pužnici slabije zastupljene, u odnosu na ukupan raspon frekvencija koje čujemo. Međutim, mnogi zvukovi koji su ljudima važni kao što su govorni glasovi i glazbeni tonovi imaju važne frekvencijske komponente upravo u tom pojasu. Drugi je problem što, usprkos djelovanju aktivnog procesa, preciznost prostornog kodiranja visine zvuka nije velika. Naime, putujući val ostavlja svoj privremeni otisak na bazilarnoj membrani kao brežuljak ili izbočinu koja će aktivirati stanice dlačice na mjestu koje odgovara visini zvuka, ali i na više susjednih lokacija. Stoga se postavlja pitanje postoji li i drugi način reprezentacije visine zvukova. U sljedećem poglavlju razmotrit ćemo alternativni pristup koji se zasniva na vremenskoj, a ne prostornoj reprezentaciji visine zvuka.

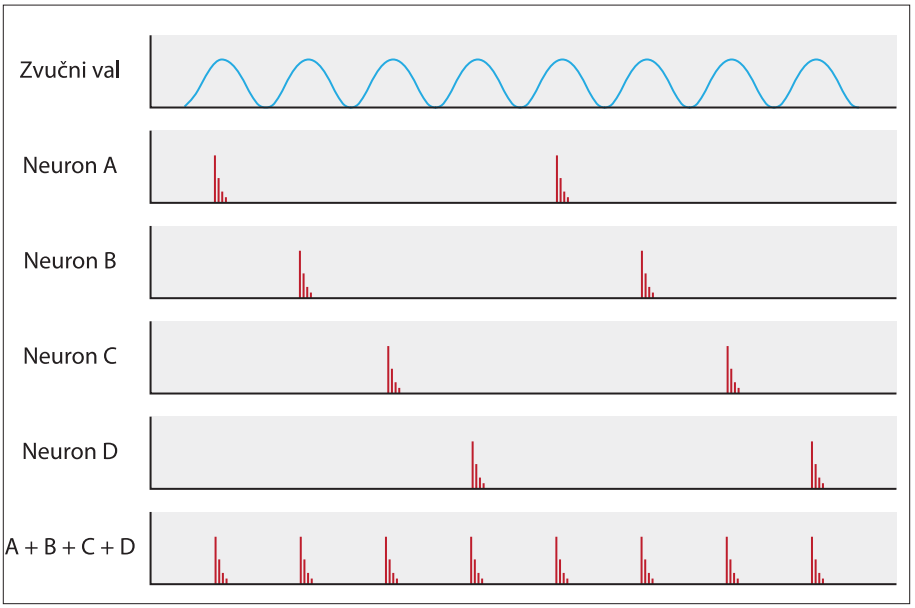
11.4.2. Načelo frekvencije

Drugi model reprezentacije visine zvuka naziva se **načelo frekvencije** prema kojem se frekvencija mehaničke vibracije zvuka u pužnici direktno pretvara u električnu aktivnost, odnosno u frekvenciju okidanja akcijskih potencijala u vlaknima akustičkog živca. Rana verzija ove ideje pripisuje se njemačkom znanstveniku Augustu Seebecku (1805. – 1849.). Prema načelu frekvencije, nije važno mjesto na bazilarnoj membrani, nego cijela bazilarna membrana vibrira istom frekvencijom kao i zvučni val pa se frekvencija vibracije pretvara

u aktivnost vlakana slušnog živca. Na primjer, zvuk od 250 Hz proizvest će 250 impulsa u sekundi, a zvuk od 500 Hz proizvest će 500 impulsa u sekundi u vlaknima slušnog živca. Problem s ovim mehanizmom je što neuroni imaju fiziološko ograničenje jer mogu okidati samo do 1000 impulsa u sekundi zbog toga što je njihov apsolutni refraktorni period 1 ms. Kao što znamo iz osnova neurofiziologije, apsolutni refraktorni period je vrijeme koje je potrebno membrani neurona da se oporavi od prethodnog impulsa i pripremi se za generiranje novog. Međutim, ljudi čuju zvukove mnogo viših frekvencija, sve do 20 000 Hz.

Kako bi riješili problem ograničenog raspona aktivacije neurona, američki eksperimentalni psiholozi Wever i Bray (1937) su predložili **načelo salve** (engl. *volley principle*), koje predstavlja proširenje načela frekvencije te se ponekad naziva i teorija salve kodiranja frekvencija (engl. *volley theory of frequency coding*). Prema načelu salve, frekvencija zvuka kodira se u vremenskom uzorku aktivacije grupe neurona koji odašilju impulse u različitim fazama vala. Drugim riječima, neuroni prate zvučni val tako da brzo jedan za drugim okidaju impulse poput topovskih salvi sa starih jedrenjaka (slika 11.10.). Na primjer, zvuk od 250 Hz pokreće salvu tako da se nakon aktivacije prvog neurona drugi neuron aktivira 4 ms kasnije, treći neuron 8 ms kasnije, četvrti neuron 12 ms kasnije i tako dalje. S druge strane, zvuk od 500 Hz pokrenuo bi salvu gdje se drugi neuron aktivira 2 ms kasnije, treći neuron 4 ms kasnije, četvrti neuron 8 ms kasnije u odnosu na prvi neuron. U ovom slučaju, za razlikovanje frekvencija dovoljno je pretpostaviti da postoje posebni neuroni koji sumiraju aktivnost cijele salve i koji su podešeni za različite vremenske intervale između elemenata salve. Načelo salve počiva na mehanizmu **faznog zaključavanja** (engl. *phase locking*) koji omogućava neuronima da se aktiviraju samo u određenoj fazi vala (Palmer i Russell, 1986; Rose i sur., 1967). Fazno zaključavanje posljedica je činjenice da se ekscitacija unutrašnjih stanica dlačica javlja samo kada se bazilarna membrana približava tektorijalnoj membrani, ali ne i kada se udaljava od nje, pa stoga samo pozitivni otkloni na bazilarnoj membrani generiraju neuronsku aktivnost u slušnom živcu kao što se vidi i na slici 11.10. (Brugge i sur., 1969).

Problem s načelom salve je što ne može reprezentirati frekvencije više od 4000-5000 Hz zato što fazno zaključavanje iznad 4000-5000 Hz postaje neprecizno (Palmer i Russell, 1986; Rose i sur., 1967). Međutim, upravo to ograničenje možda je indirektna podrška za načelo salve, jer razlikovanje zvukova po frekvencijama postaje slabije iznad 5000 Hz, o čemu ćemo više reći u poglavlju 12.2., a i glazbeni instrumenti proizvode tonove čije su temeljne frekvencije manje do 5000 Hz (McDermott, 2018). Također, fazno zaključavanje može reprezentirati i složene zvukove, kada se harmonici stope u jedan valni uzorak čija frekvencija odgovara temeljnoj frekvenciji zvuka (Javel, 1980).



Slika 11.10. Načelo salve. Svaki od neurona zasebno (označeni od A do D) reagira samo na jednoj fazi vala (fazno zaključavanje) i ne može reprezentirati frekvenciju vala. Međutim, neuron koji zbraja signale iz neurona A-D može reprezentirati frekvenciju vala uz uvjet da je osjetljiv na vremenske intervale dolaska njihovih impulsa. Na apscisi je prikazano vrijeme, a na ordinati je crvenim linijama označena veličina neuronske aktivnosti.

Dakle, ključno za ovaj mehanizam je da harmonici ostanu nerazriješeni na bazilarnoj membrani, odnosno da ih ona ne može reprezentirati kao odvojene valove. Međutim, bazilarna membrana ipak može reprezentirati kao odvojene valove nekoliko najnižih harmonika (između prvih pet do osam). Stoga se oni nazivaju razriješeni harmonici (engl. *resolved harmonics*) kako bi ih se razlikovalo od viših harmonika koji se nazivaju nerazriješeni harmonici (engl. *unresloved harmonics*) i koji se stapaju u jedan val. Kakve su teorijske implikacije istovremenog postojanja i razriješenih i nerazriješenih harmonika, razmotrit ćemo dalje u poglavlju 12.4.2., kada budemo govorili o reprezentaciji visine tona.

11.4.3. Zajedničko djelovanje načela mjesta i načela frekvencije

I Békésy i Wever su bili svjesni da jedno načelo neće biti dovoljno da se objasni detekcija zvukova na cijelom rasponu frekvencija. Stoga su obojica predložila kompro-

misne modele neuronskog kodiranja frekvencije zvuka, samo što se njihovi prijedlozi razlikuju s obzirom na to u kojem rasponu djeluje svako načelo. Békésy (1963) je predložio da načelo frekvencije samostalno određuje visinu zvuka samo unutar malog raspona između 20 i 50 Hz, u rasponu od 50 do 3000 Hz načelo frekvencije i načelo mjesta zajednički određuju visinu zvuka, a od 3000 pa do 20 000 djeluje samo načelo mjesta. S druge strane, Wever (1970) je predložio sljedeću podjelu:

- 20–500 Hz: djeluje samo načelo frekvencije
- 500–4000 Hz: zajednički djeluju i načelo frekvencije i načelo mjesta
- 4000–20 000 Hz: djeluje samo načelo mjesta.

S obzirom na to da su kasnija istraživanja pokazala da mehanizam salve može kodirati zvukove čak do 5000 Hz, vjerojatno je Békésy podcijenio doprinos načela frekvencije. Stoga ćemo Weverov prijedlog uzeti kao bliži stvarnom stanju.

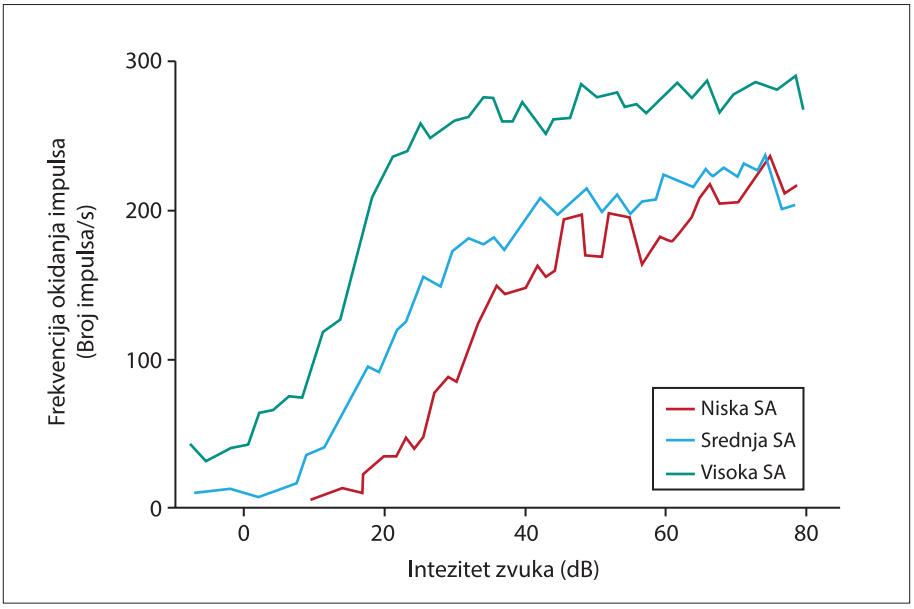
Simmons i sur. (1965) proveli su istraživanje koje daje podršku za hipotezu da načelo frekvencije i načelo mjesta zajedno doprinose kodiranju frekvencija zvuka, ali na različitim frekvencijskim rasponima. Oni su osobi koja je bila gluha na jedno uho implantirali elektrode u slušni živac gluhog uha. Elektrodama su mogli stimulirati različita vlakna u živcu koja odgovaraju različitim mjestima na pužnici, a također su varirali frekvenciju strujnih impulsa koje dobiva pojedino vlakno. Kada su mijenjali vlakno koje dobiva impuls, ispitanik je rekao da čuje zvukove različite visine što je u skladu s načelom mjesta. Međutim, kada su varirali frekvenciju strujnih impulsa koje dobiva isto vlakno u rasponu od 20 do 300 Hz, ispitanik je također doživio promjenu u doživljaju visine zvuka što je u skladu s načelom frekvencije. Ovakva istraživanja bila su važna za konstrukciju umjetnih pužnica kojima se gluhim i nagluhim osobama pomaže da djelomično vrate osjet sluha.

11.5. Kodiranje intenziteta zvuka

U slušnom živcu otkrivene su tri vrste vlakana koje prenose informaciju o intenzitetu zvuka (Liberman, 1978; prema Young, 2010). Sve vrste vlakana pokazuju povećanje neuronske aktivnosti (frekvencije okidanja impulsa) proporcionalno s povećanjem intenziteta zvuka (slika 11.11.). Jedina je razlika među njima što su osjetljive za različiti raspon intenziteta zvuka, tako da ih možemo podijeliti na:

- vlakna s visokom spontanom aktivnošću i niskim pragom za aktivaciju koja kodiraju zvukove malog intenziteta (od 0 do 30 dB)
- vlakna sa srednjom spontanom aktivnošću i srednjim pragom za aktivaciju (od 10 do 50 dB)
- vlakna s niskom spontanom aktivnošću i visokim pragom za aktivaciju koja kodiraju zvukove velikog intenziteta (od 20 dB do 80 dB).

Kao što vidimo, dinamički raspon svih vrsta vlakana je relativno mali, između 30 do 60 dB, što je mnogo manje od ukupnog dinamičkog raspona koji ljudi mogu čuti, a koji prelazi 100 dB. Razlog ograničenog dinamičkog raspona je što neuroni ne mogu povećavati svoju aktivnost unedogled, nego imaju gornju granicu aktivnosti (oko 250 impulsa u sekundi) nakon koje dolazi do zasićenja te ne mogu dalje pratiti porast u intenzitetu podražaja (Young, 2010). Stoga se slušni sustav koristi strategijom podjele poslova te jedna grupa neurona kodira raspon malih intenziteta, a druga grupa raspon velikih intenziteta zvuka. Dakle, potpuna informacija o intenzitetu zvuka može se dobiti tek ako zajedno promatramo aktivnost u svim vrstama vlakana i na taj način



Slika 11.11. Promjena neuronske aktivnosti u funkciji intenziteta zvuka za tri grupe stanica s različitim razinama spontane aktivnosti i pragova za aktivaciju. SA – spontana aktivnost.

nadiđemo ograničenja pojedinačnih vlakana. Pri tome treba imati na umu da je svaka unutrašnja stanica dlačica povezana s više vlakana tako da se na svakoj frekvenciji zvučnog vala može paralelno prenijeti i informacija o intenzitetu zvuka.

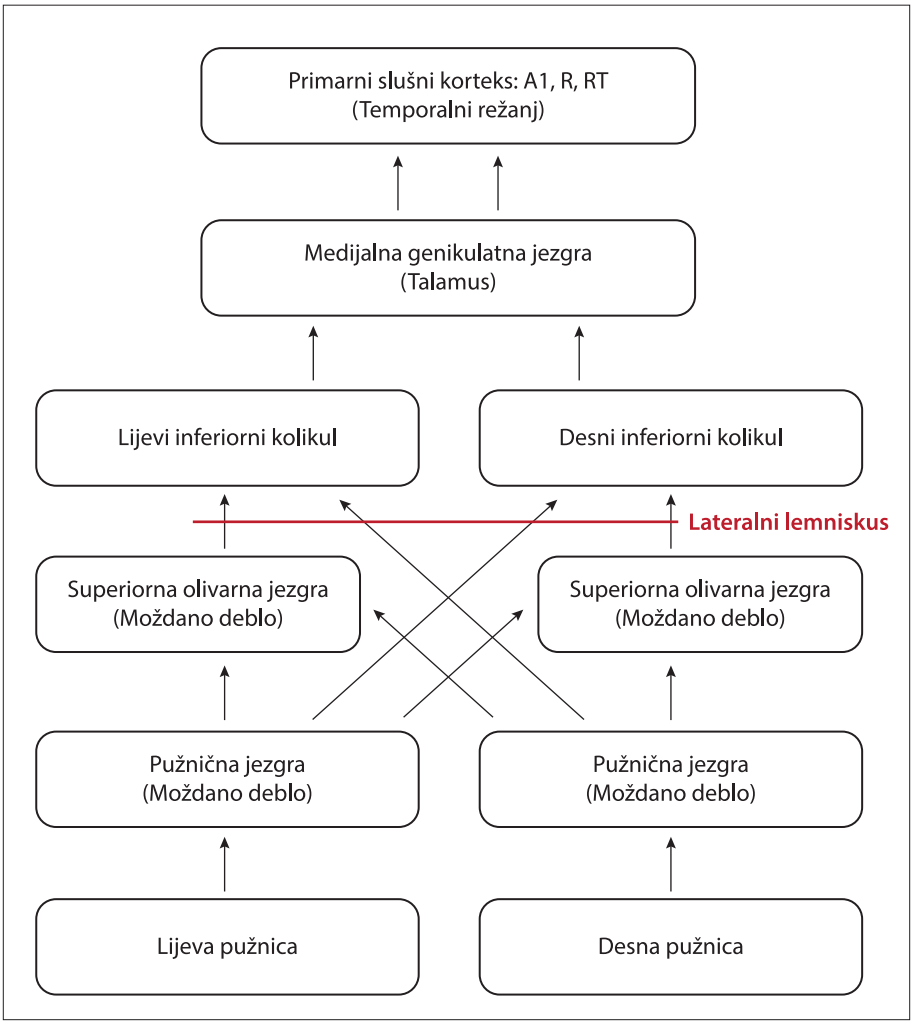
11.6. Slušni put

Od pužnice električna aktivnost se prenosi prema **spiralnom gangliju** koji je smješten odmah pored pužnice. Aksoni spiralnog ganglija tvore slušni (auditorni) živac (CN VIII; lat. *nervus cochlearis*) koji projicira prema **pužničnoj (kohlearnoj) jezgri** u moždanom deblu. Pužnična jezgra dijeli se na dorzalni (gornji) i ventralni (donji) dio. Ventralna pužnična jezgra projicira pola vlakana ipsilateralno, a pola kontralateralno prema **superiornim olivarnim jezgrama**[15] (lat. *oliva superior*; engl. *superior olivary complex* – *SOC*), koja je također smještena u moždanom deblu. Superiorna olivarna jezgra dalje projicira signale prema **inferiornim kolikulima** u tektumu (lat. *coliculi inferior*). Dorzalna pužnična jezgra projicira sva vlakna kontralateralno i direktno prema inferiornim kolikulima. Nadalje, inferiorni kolikuli projiciraju prema **medijalnoj genikulatnoj jezgri** (engl. *medial geniculate nucleus* – *MGN*) u talamusu koja dalje projicira prema **primarnom slušnom korteksu (A1)** smještenom u superiornom temporalnom režnju (slika 11.12.).

Pored aferentnih vlakana kojima projicira prema inferiornim kolikulima, superiorna olivarna jezgra također ima povratne veze prema pužnici. Preciznije, superiorne se olivarne jezgre dijele na medijalno i lateralno područje pri čemu lateralno područje projicira ipsilateralno prema unutrašnjim stanicama dlačicama, dok medijalno područje projicira kontralateralno prema vanjskim stanicama dlačicama. Ovaj složeni uzorak povratnih veza naziva se **ukršteni olivokohlearni snop**. Povratne veze iz medijalnog područja inhibiraju vanjske stanice dlačice pa time smanjuju reakciju bazilarne membrane na zvukove malog intenziteta i smanjuju preciznost kodiranja frekvencije zvuka. Pretpostavlja se da povratne veze iz medijalnog područja imaju i druge uloge kao što je bolje razlikovanje zvuka od pozadinskog šuma. Također, moguće je da imaju zaštitnu ulogu jer smanjuju odgovor bazilarne membrane na glasne zvukove (Guinan, 2006).

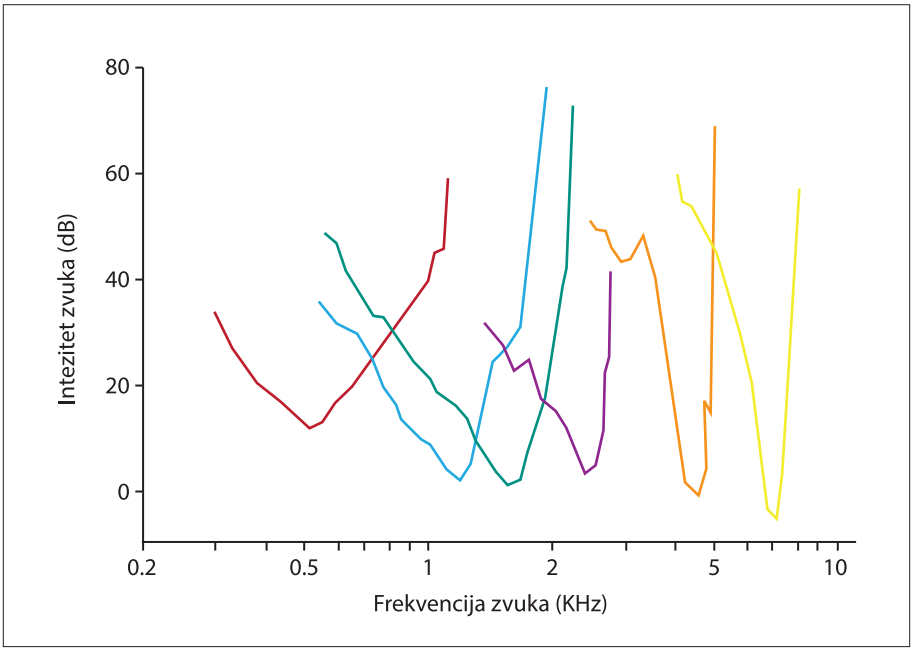
[15] U ranijim verzijama teksta razmatrali smo upotrebu termina „maslinaste jezgre" koji je zvučao zadovoljavajuće. No pokazao se problem s izvedenim terminima poput olivokohlearnog snopa. „Maslinopužnični snop" zvuči nezgrapno. Stoga smo na kraju odustali i vratili se terminu „olivarne jezgre".

U slušnom živcu koji čine aksoni stanica spiralnog ganglija pokazuju **podešenost na frekvenciju** te ih nazivamo **podešeni neuroni** (engl. *tuned neurons*). Podešenost na frekvenciju je određena mjestom na bazilarnoj membrani s kojeg dolaze ulazni impulsi za stanicu kako to opisuje načelo mjesta (Young, 2010). To znači da stanica ima smanjeni prag aktivacije na jednoj specifičnoj frekvenciji, nešto veći prag za susjedne frekvencije i uopće se ne aktivira na druge frekvencije koje su udaljene od one optimalne. Drugim riječima, stanice pokazuju **krivulje podešenosti** (engl. *tuning curves*) za frekvencije, a



Slika 11.12. Slušni put od pužnice do primarnog slušnog korteksa

primjere takvih krivulja možemo vidjeti na slici 11.13. za šest različitih stanica koje su izmjerili Miller i sur. (1997) u slušnom živcu mačke. Naime, ovakvi podaci ne postoje za ljude jer se ne može direktno mjeriti neuronska aktivnost slušnog živca kod ljudi. Krivulje podešenosti općenito su uže za niže frekvencije i postaju sve šire kako se povećava frekvencija zvuka što sugerira da su zvukovi niskih frekvencija preciznije reprezentirani od zvukova visokih frekvencija. Na prvi pogled, slika 11.13. sugerira obrnuti trend jer krivulje podešenosti za više frekvencije izgledaju uže nego one za niske frekvencije. Međutim, frekvencije su na apscisi prikazane na logaritamskoj skali, što znači da ista horizontalna udaljenost na desnoj strani grafa predstavlja mnogo veći skok u frekvencijama nego lijeva strana. Dio stanica u pužničnoj jezgri, inferiornim kolikulima i talamusu također pokazuje podešenost za frekvencije, ali u tim strukturama pojavljuje se i novi oblik osjetljivosti, a to je **podešenost za modulaciju amplitude**. Riječ je o sporijim promjenama amplitude na istoj frekvenciji zvuka koje se mogu pratiti kroz duži vremenski interval. Ponekad se nazivaju i omotnica zvuka (engl. *envelope*). Modulacije



Slika 11.13. Podešenost za frekvenciju u slušnom živcu (Miller i sur., 1997). Na ordinati je prikazan najmanji intenzitet zvuka koji je dovoljan da izazove aktivaciju stanice (prag za aktivaciju) za šest različitih neurona. Na apscisi, frekvencija zvuka prikazana je na logaritamskoj skali.

amplitude tipične su za prirodne zvukove kao što je govor i mogu doprinijeti njihovu razlikovanju i prepoznavanju (Joris i sur., 2004).

Možemo reći da stanice osjetljive na modulaciju amplitude imaju **spektralno-temporalna receptivna polja** jer su frekvencija i vrijeme dvije relevantne dimenzije po kojima ih razlikujemo. Svaka je takva stanica podešena na određeni uski pojas frekvencija i za specifičan uzorak modulacije amplitude na tim frekvencijama. Ovakva receptivna polja vizualiziramo pomoću spektrograma koji prati promjene u amplitudi na preferiranom pojasu frekvencija u vremenskom intervalu koji prethodi okidanju impulsa stanice (Depireux i sur., 2001). Uzmimo za primjer stanicu koja je osjetljiva na niske frekvencije i modulaciju amplitude u kojoj amplituda najprije opada, a zatim raste. Ovakva stanica aktivirat će se samo ako zvuk niske frekvencije pokaže upravo modulaciju za koju je ta stanica podešena. Ako pak prezentiramo zvuk iste frekvencije, ali pri tome njegova amplituda ostaje ista ili ima neki drugi uzorak modulacije kroz vrijeme (npr. amplituda najprije raste pa onda opada) ova se stanica neće aktivirati. Za cjelovitu reprezentaciju modulacija amplitude potreban je veliki skup stanica od kojih svaka kombinira podešenost za određeni frekvencijski raspon i podešenost za određeni uzorak modulacije amplitude.

Važno je istaknuti da spektralno-temporalna receptivna polja ne uključuju eksplicitnu reprezentaciju prostora kao što je to slučaj u retini i vidnim putovima. Drugim riječima, spektralno-temporalna receptivna polja nemaju središte i okolinu i antagonizam među njima kao što imaju uključeno-središte i isključeno-središte stanice u retini. Također, stanice koje su podešene za frekvenciju kao i one za modulaciju amplitude zvuka nemaju informaciju odakle je zvuk došao. To znači da one nisu raspoređene na nekoj 2D mapi koja bi upućivala na položaj izvora zvuka. Razlog tomu je načelo mjesta koje sugerira da se prostor prije svega upotrebljava za reprezentaciju različitih frekvencija pa se ne može istovremeno upotrijebiti i za druge informacije. Za lokalizaciju zvuka u prostoru zadužena je posebna skupina stanica smještenih u superiornoj olivarnoj jezgri o kojima će više riječi biti u poglavlju 12.4.

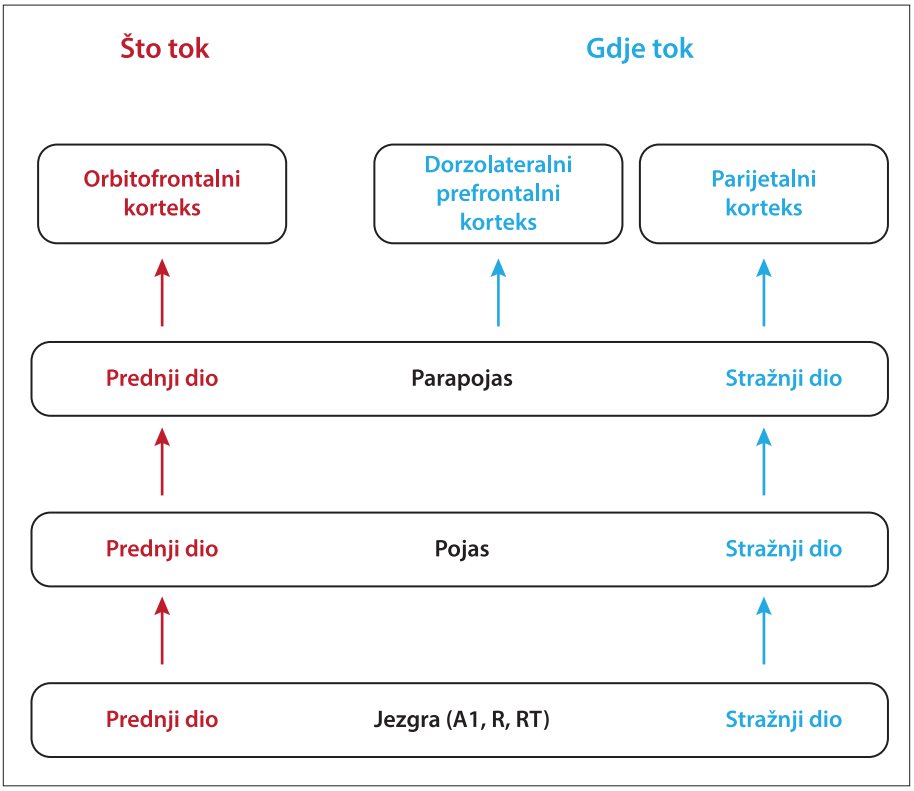
11.7. Slušni korteks

Stanice iz MGN-a projiciraju prema primarnom slušnom korteksu (A1) koji je smješten u Heschlovoj vijuzi (poznata i kao poprečna temporalna vijuga) u gornjem temporalnom ili sljepoočnom režnju (Brodmannovo polje 41). Nazvana je prema austrijskom anatomu Richardu Ladislausu Heschlu (1824. – 1881.) koji ju je prvi opisao. U

primarnom slušnom korteksu, stanice su također podešene za frekvencije i poredane su pravilno s obzirom na preferiranu frekvenciju u **tonotopnu mapu**. To znači da su u istom stupcu korteksa stanice podešene za istu frekvenciju, a susjedni su stupci podešeni za slične frekvencije. Kako se postupno pomičemo po površini korteksa, tako se postupno mijenja i preferirana frekvencija stupaca. Slične tonotopne mape postoje i u supkortikalnim strukturama slušnog puta koje smo opisali u prethodnom poglavlju.

Zanimljivo, u slušnom korteksu su otkrivene tri zasebne tonotopne mape od kojih svaka sadrži reprezentaciju cijelog frekvencijskog raspona. Označavaju se kao A1, R (rostralno polje) i RT (rostralno-temporalno polje). Zajedno se nazivaju **jezgra** jer predstavljaju prvi korak u kortikalnoj obradi zvuka. Razlog zašto slušni korteks zadržava tonotopnu organizaciju, i to čak tri odvojene tonotopne mape, nije posve jasan s obzirom na to da reprezentacija frekvencija nije glavni cilj slušnog sustava (McDermott, 2018). Jezgru kortikalnih područja okružuje skup područja koja se nazivaju **pojas** (Brodmannovo polje 42), a postranično od pojasa smješten je **parapojas** (Brodmannovo polje 22). Kako se pomičemo od jezgre preko pojasa do parapojasa, javljaju se stanice sa sve složenijim oblicima podešenosti, poput podešenosti na modulaciju amplitude, što upućuje na hijerarhijsku organizaciju obrade zvuka (Rauschecker i Scott, 2009). Slično kao i kod vida, takve stanice možemo nazvati detektorima obilježja koji analiziraju različite aspekte vokalizacije specifične za vrstu.

Drugo važno organizacijsko načelo slušnog korteksa je podjela na **„što“ i „gdje“ tok**, slično kao i u vidnom korteksu (slika 11.14.). Prednji (rostralni) dio pojasa projicira prema prednjem dijelu parapojasa koji pak projicira dalje prema orbitofrontalnom korteksu. „Što“ tok sudjeluje u prepoznavanju govora kod ljudi, odnosno različitih oblika vokalizacija koji su specifični za vrstu (npr. majmunsko glasanje). Na primjer, kod ljudi u parapojasu su otkriveni neuroni koji detektiraju fonetska obilježja govora (Mesgarani i sur., 2014). S druge strane, stražnji (kaudalni) dio pojasa projicira prema stražnjem dijelu parapojasa koji pak dalje projicira prema posteriornom parijetalnom korteksu i dorzolateralnom prefrontalnom korteksu. „Gdje“ tok sudjeluje u reprezentaciji prostora i gibanja na osnovi zvučnih znakova (Kaas i Hackett, 2000; Rauschecker i Scott, 2009). Pri tome treba imati na umu da ova podjela nije striktna i da postoji određeno preklapanje signala iz obaju tokova. Po analogiji s vidom, Rauschecker i Scott (2009) predlažu da se polja R i RT u jezgri mogu označiti kao sekundarno slušno područje ili A2. U pojasu se kao A4 može označiti prednje područje koje sudjeluje u „što“ toku, dok se kao A5 može označiti stražnje područje koje sudjeluje u „gdje“ toku, a srednje područje između njih kao A3 čija uloga nije sasvim jasna.



Slika 11.14. „Što" i „gdje" tok u slušnom korteksu

I u slušnom korteksu mnoge stanice imaju preferiranu frekvenciju, ali ne reagiraju na čiste tonove, nego na složenije zvukove koji sadrže više frekvencija. Također, imaju šire krivulje podešenosti od stanica u slušnom putu. Dio stanica pokazuje podešenost za modulacije amplitude koju smo opisali u prošlom poglavlju. Pored toga, javlja se i nova vrsta osjetljivosti, a to je **podešenost za spektralne modulacije**. Stanice koje su podešene za spektralne modulacije detektiraju postupne promjene u frekvenciji zvuka tijekom vremena (Barbour i Wang, 2003). Dakle, njihovo spektralno-temporalno receptivno polje ima točno određeni uzorak promjene u frekvenciji zvuka za koji su osjetljive, a različite su stanice osjetljive na različite uzorke spektralnih modulacija. Kao i modulacije amplitude, i spektralne su modulacije također obilježje prirodnih zvukova kao što je govor. Na primjer, spektralne su modulacije obilježje formanata koji nastaju zbog rezonancija u vokalnom traktu i koji su važni za razlikovanje i prepoznavanje glasova (McDermott, 2018).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje

O građi uha kao i o neuronskim osnovama sluha može se detaljnije doznati u udžbenicima iz neuroznanosti. Posebno informativan i obogaćen poučnim ilustracijama je Bear i sur. (2025). Neurofiziološka istraživanja sluha mnogo su opširnije opisana u Rees i Palmer (2010). Guinan i sur. (2012) napravili su pregled spoznaja o fiziologiji pužnice od revolucionarnih istraživanja Békésya do suvremenih istraživanja. Više o otoakustičnim emisijama nalazi se u preglednom radu Kempa (2002), istraživača koji je otkrio ovu pojavu. Novija istraživanja o različitim vrstama receptivnih polja u slušnom putu kao i o organizaciji slušnog korteksa pristupačno su opisana u McDermott (2018).

Pojmovnik

Akustični refleks
Zaštitni mehanizam srednjeg uha koji se aktivira pri jakim zvukovima, kontrakcijom mišića koji smanjuju pokretljivost slušnih koščica, čime se štiti pužnica od oštećenja.
Vidjeti i: slušne koščice

Aktivni proces
Mehanizam pojačavanja amplitude putujućeg vala na bazilarnoj membrani koji uključuje aktivnost vanjskih stanica dlačica kako bi se povećala preciznost kodiranja frekvencije vala.
Vidjeti i: vanjske stanice dlačice, bazilarna membrana

Amplituda
Veličina zračnog tlaka, odnosno udaljenost između brijega (ili dola) vala i njegova srednjeg položaja. Mjeri se u decibelima (dB) koji izražavaju promjene u zračnom tlaku na logaritamskoj skali jer je raspon amplituda u prirodi jako velik.
Vidjeti i: zvučni val, intenzitet zvuka, glasnoća

Bazilarna membrana
Membrana u pužnici koja odvaja timpanički od središnjeg (kohlearnog) kanala i podržava Cortijev organ. Njezino titranje omogućuje kodiranje visine zvuka.
Vidjeti i: Cortijev organ, putujući val

Bubnjić
Tanka membrana koja odvaja vanjsko od srednjeg uha. Vibrira kao odgovor na zvučne valove i prenosi ih na slušne koščice.
Vidjeti i: čekić

Čekić
Prva od triju slušnih koščica koja je spojena s bubnjićem. Prenosi vibracije na nakovanj.
Vidjeti i: nakovanj, slušne koščice

Cortijev organ
Struktura u pužničnom/kohlearnom kanalu koja sadrži vanjske i unutrašnje stanice dlačice. Pretvara mehaničku energiju valova u neuronsku aktivnost.
Vidjeti i: kohlearni kanal, bazilarna membrana

Endolimfa
Tekućina u pužničnom/kohlearnom kanalu koja sadrži visoku koncentraciju kalijevih iona važnih za depolarizaciju stanica dlačica.
Vidjeti i: kohlearni kanal, perilimfa

Eustahijeva cijev
Cjevasti kanal koji povezuje srednje uho s usnom šupljinom. Omogućava izjednačavanje tlaka zraka između srednjeg uha i vanjskog zraka koji sa suprotnih strana djeluju na bubnjić.
Vidjeti i: bubnjić

Faza
Početni položaj vala u odnosu na referentnu točku. Mjeri se u stupnjevima (°). Važna je za određivanje rezultata interakcije između dvaju valova.
Vidjeti i: zvučni val

Fazno zaključavanje
Živčani mehanizam u kojem živčane stanice ispaljuju impulse sinkronizirano s fazom zvučnog vala, posebno važan za kodiranje niskih frekvencija.
Vidjeti i: načelo frekvencije

Frekvencija (*f*)
Broj titraja ili oscilacija u jedinici vremena, odnosno broj punih ciklusa koje val opiše oko točke ravnoteže. Mjeri se u hercima (Hz) koji označavaju broj titraja u jednoj sekundi.
Vidjeti i: valna duljina, visina zvuka

„Gdje“ tok
Stražnji (kaudalni) dijelovi jezgre, pojasa i parapojasa koji sudjeluju u reprezentaciji prostora i gibanja na osnovi zvučnih znakova.
Vidjeti i: jezgra, pojas, parapojas

Helikotrema
Mali otvor na vrhu pužnice koji povezuje vestibularni i timpanički kanal i omogućuje prolaz vibracije perilimfom između kanala.
Vidjeti i: pužnica

Harmonici
Cjelobrojni višekratnici temeljne frekvencije koji utječu na boju zvuka (timbar).
Vidjeti i: temeljna frekvencija

Inferiorni kolikuli
Strukture u srednjem mozgu koje sudjeluju u obradi auditivnih informacija. Primaju ulaze iz različitih dijelova slušnog sustava, uključujući *pužničnu jezgru* i *superiorne olivarne jezgre*, te ih prosljeđuju prema *medijalnoj genikulatnoj jezgri* talamusa. Važni su za lokalizaciju izvora zvuka i refleksne reakcije na zvučne podražaje.
Vidjeti i: medijalna genikulatna jezgra, pužnična jezgra, lokalizacija zvuka

Intenzitet zvuka
Fizička mjera energije zvučnog vala definirana kao količina akustične energije koja prolazi kroz jedinicu površine u jedinici vremena. Izražava se u decibelima (dB) i određuje subjektivni doživljaj glasnoće. Veći intenzitet znači veći pritisak zvučnih valova na slušni sustav.
Vidjeti i: amplituda, zvučni val

Jezgra
Zajednički naziv za primarni slušni korteks (A1), rostralno (R) i rostralno-temporalno polje (RT). Svako od ovih područja sadrži tonotopnu mapu.
Vidjeti i: primarni slušni korteks, tonotopna mapa

Medijalna genikulatna jezgra (MGN)
Područje talamusa kroz koje prolazi većina slušnih informacija iz pužnice prije nego što dođu u primarni slušni korteks.
Vidjeti i: primarni slušni korteks, kohlearna jezgra

Načelo frekvencije
Načelo prema kojem se frekvencija zvuka kodira brzinom okidanja živčanih impulsa slušnih neurona.
Vidjeti i: fazno zaključavanje, načelo salve

Načelo mjesta
Načelo prema kojem se frekvencija zvuka kodira prema lokaciji na bazilarnoj membrani gdje putujući val dostiže svoj maksimum.
Vidjeti i: bazilarna membrana, tonotopna mapa

Načelo salve
Načelo prema kojem se frekvencija zvuka kodira u vremenskom uzorku aktivacije grupe neurona koji odašilju impulse u različitim fazama vala. Drugim riječima, neuroni prate zvučni val tako da brzo jedan za drugim okidaju impulse poput topovskih salvi sa starih jedrenjaka.
Vidjeti i: fazno zaključavanje, načelo frekvencije

Nakovanj
Druga od triju slušnih koščica koja prenosi vibracije s čekića na stremen.
Vidjeti i: čekić, stremen

Ovalni prozorčić
Elastična membrana na pužnici na koju stremen prenosi vibracije iz srednjeg uha.
Vidjeti i: stremen, pužnica

Parapojas
Skup područja u slušnom korteksu koji je smješten postranično od pojasa (Brodmannovo polje 22). Dijeli se na prednji (rostralni) i stražnji (kaudalni). Sadrži stanice sa složenijim oblicima podešenosti za zvučna obilježja, poput podešenosti na modulaciju amplitude i podešenosti za spektralne modulacije.
Vidjeti i: jezgra, pojas

Podešenost za frekvenciju
Svojstvo neurona u slušnom sustavu da najsnažnije reagira na određenu frekvenciju zvuka.
Vidjeti i: tonotopna mapa, podešenost za modulaciju amplitude, podešenost za spektralne modulacije

Podešenost za modulaciju amplitude
Osjetljivost nekih neurona u slušnom sustavu na sporije promjene amplitude na istoj frekvenciji zvuka koje se mogu pratiti kroz duži vremenski period.
Vidjeti i: podešenost za frekvenciju, podešenost za spektralne modulacije

Podešenost za spektralne modulacije
Osjetljivost neurona u slušnom korteksu na postupne promjene u frekvenciji zvuka tijekom vremena.
Vidjeti i: podešenst za frekvenciju, podešenost za modulaciju amplitude

Pojas
Skup područja u slušnom korteksu koji okružuju jezgru (Brodmannovo polje 42). Sadrži stanice sa složenijim oblicima podešenosti za zvučna obilježja, poput podešenosti na modulaciju amplitude i podešenosti za spektralne modulacije.
Vidjeti i: jezgra, parapojas

Primarni slušni (auditorni) korteks (A1)
Područje u temporalnom režnju korteksa koje prima živčane impulse iz medijalne genikulatne jezgre i sadrži tonotopnu mapu, odnosno uređenu prostornu reprezentaciju frekvencije zvuka.
Vidjeti i: tonotopna mapa, slušni živac

Putujući val
Val koji se širi duž bazilarne membrane kao posljedica djelovanja zvuka na bubnjić, odnosno udaranja stremena u ovalni prozorčić. Zbog mehaničkih svojstava bazilarne membrane, val dostiže maksimalnu amplitudu na različitim lokacijama ovisno o frekvenciji zvuka.
Vidjeti i: bazilarna membrana, tonotopna mapa

Pužnica
Spiralna struktura unutarnjeg uha koja sadrži tri kanala i Cortijev organ. U njoj se pretvaraju zvučne vibracije u živčane impulse.
Vidjeti i: kohlearni kanal

Pužnična (kohlearna) jezgra
Prva stanica slušnog puta koja je smještena u moždanom deblu i prima aksone slušnog živca.
Vidjeti i: slušni živac, superiorna olivarna jezgra

Reissnerova membrana
Tanka membrana koja odvaja kohlearni od vestibularnog kanala u pužnici. Važna za održavanje kemijske razlike između endolimfe i perilimfe.
Vidjeti i: pužnica

Rezonancija
Pojačanje amplitude vala kada se dva vala iste frekvencije i faze zbroje.
Vidjeti i: interferencija, faza

Slušne košćice
Tri male kosti u srednjem uhu koje su međusobno povezane tetivama i koje pojačavaju silu titranja na ovalnom prozorčiću.
Vidjeti i: čekić, nakovanj, stremen

Slušni (auditorni) receptori
Vidjeti i: unutarnje stanice dlačice

Spiralni ganglij
Nakupina živčanih stanica koja se nalazi uz pužnicu. Prima signale iz stanica dlačica i šalje ih u mozak putem slušnog živca.
Vidjeti i: slušni živac, Cortijev organ

Slušni (auditorni) živac (vestibulokohlearni živac; CN VIII; lat. *nervus vestibulocochlearis*)
Osmi kranijalni živac koji prenosi informacije iz pužnice u moždano deblo. Sastoji se od aksona neurona u spiralnom gangliju. Vestibulokohlearni živac ima dvije funkcije: slušnu i vestibularnu. U kontekstu slušnog sustava ovaj se živac naziva slušnim ili auditornim, dok se u općem kontekstu ili kontekstu vestibularnog sustava živac naziva vestibulokohlearnim.
Vidjeti i: spiralni ganglij, kohlearna jezgra

Središnji (kohlearni) kanal
Središnji dio pužnice ispunjen endolimfom. U njemu se nalazi Cortijev organ s receptorima sluha.
Vidjeti i: Cortijev organ

Srednje uho
Vidjeti i: Eustahijeva cijev, slušne koščice

Superiorna olivarna jezgra
Jedna od jezgri u moždanom deblu koja je dio slušnog puta. Uključena je u lokalizaciju zvuka.
Vidjeti i: ukršteni olivokohlearni snop

Stremen
Treća i najmanja slušna koščica koja prenosi vibracije s nakovnja na ovalni prozorčić.
Vidjeti i: nakovanj, ovalni prozorčić

„Što“ tok
Prednji (rostralni) dijelovi jezgre, pojasa i parapojasa koji sudjeluju u prepoznavanju govora kod ljudi, odnosno različitih oblika vokalizacija koji su specifični za vrstu (npr. majmunski pozivi).
Vidjeti i: jezgra, pojas, parapojas

Tektorijalna membrana
Membrana u pužničnom/kohlearnom kanalu koja se nadvija nad Cortijevim organom. U kontaktu je s vrhovima vanjskih stanica dlačica i sudjeluje u mehaničkom procesu pretvorbe zvuka.
Vidjeti i: Cortijev organ, vanjske stanice dlačice

Temeljna frekvencija (fundamentalna frekvencija)
Najniža frekvencija u spektru složenog zvuka koja određuje njegovu percipiranu visinu.
Vidjeti i: harmonici

Timpanički kanal
Donji kanal pužnice ispunjen perilimfom, povezan s vestibularnim kanalom preko helikotreme.
Vidjeti i: pužnica

Tonotopna mapa
Uređena prostorna reprezentacija frekvencije zvuka koja se javlja na bazilarnoj membrani, u slušnom putu kao i u jezgri. Bliska mjesta na mapi odgovaraju sličnim frekvencijama zvuka.
Vidjeti i: jezgra, primarni slušni korteks, bazilarna membrana

Ukršteni olivokohlearni snop
Složeni uzorak povratnih veza (eferentni put) u kojem lateralno područje superiorne olivarne jezgre projicira ipsilateralno prema unutrašnjim stanicama dlačicama, dok medijalno područje projicira kontralateralno prema vanjskim stanicama dlačicama.
Vidjeti i: superiorna olivarna jezgra, slušni živac

Unutarnje stanice dlačice
Slušne receptorske stanice u Cortijevu organu koje pretvaraju mehaničke vibracije u električne signale. Većina slušnih živčanih vlakana povezana je upravo s ovim stanicama.
Vidjeti i: Cortijev organ, slušni živac

Valna duljina (λ)
Udaljenost koju zvučni val prijeđe tijekom jednog ciklusa. Obrnuto proporcionalna frekvenciji.
Vidjeti i: frekvencija

Vanjske stanice dlačice
Stanice u Cortijevu organu koje pojačavaju vibracije bazilarne membrane svojim kontrakcijama i time povećavaju osjetljivost i selektivnost unutrašnjih stanica dlačica.
Vidjeti i: aktivni proces, bazilarna membrana

Vestibularni kanal
Gornji kanal pužnice ispunjen perilimfom. Povezan s ovalnim prozorčićem i prenosi vibracije prema helikotremi.
Vidjeti i: pužnica

Vršna veza
Tanka proteinska nit koja povezuje vrh jedne stereocilije s bočnom stranom susjedne, više stereocilije u stanici dlačica. Pomičući stereocilije, vršna veza mehanički otvara ionske kanale, čime započinje pretvorba mehaničke sile u električni signal.
Vidjeti i: unutrašnje stanice dlačice, slušni receptori

Zvučni val
Fizička oscilacija tlaka zraka (ili drugog medija) uzrokovana vibracijom izvora, koja se širi kroz prostor kao longitudinalni val. Zvučni val ima četiri osnovne karakteristike: *frekvenciju*, *amplitudu*, *fazu* i *valnu duljinu*.
Vidjeti i: amplituda, frekvencija, valna duljina, faza

LITERATURA

BARBOUR, D. L. i WANG, X. (2003). Contrast tuning in auditory cortex. *Science, 299*(5609), 1073–1075. https://doi.org/10.1126/science.1080425

BÉKÉSY, G. von (1960). *Experiments in hearing*. McGraw-Hill.

BÉKÉSY, G. von (1963). Hearing theories and complex sounds. *Journal of the Acoustical Society of America, 35*(4), 588–601. https://doi.org/10.1121/1.1918543

BRUGGE, J. F., ANDERSON, D. J., HIND, J. E. i ROSE, J. E. (1969). Time structure of discharges in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey in response to complex periodic sounds. *Journal of Neurophysiology, 32*(3), 386–401. https://doi.org/10.1152/jn.1969.32.3.386

DEPIREUX, D. A., SIMON, J. Z., KLEIN, D. J. i SHAMMA, S. A. (2001). Spectro-temporal response field characterization with dynamic ripples in ferret primary auditory cortex. *Journal of Neurophysiology, 85*(3), 1220–1234. https://doi.org/10.1152/jn.2001.85.3.1220

GUINAN, J. J., Jr (2006). Olivocochlear efferents: Anatomy, physiology, function, and the measurement of efferent effects in humans. *Ear and Hearing, 27*(6), 589–607. https://doi.org/10.1097/01.aud.0000240507.83072.e7

GUINAN, J. J., Jr, SALT, A. i CHEATHAM, M. A. (2012). Progress in cochlear physiology after Békésy. *Hearing Research, 293*(1-2), 12–20. https://doi.org/10.1016/j.heares.2012.05.005

JAVEL, E. (1980). Coding of AM tones in the chinchilla auditory nerve: implications for the pitch of complex tones. *Journal of the Acoustical Society of America, 68*(1), 133–146. https://doi.org/10.1121/1.384639

JORIS, P. X., SCHREINER, C. E. i REES, A. (2004). Neural processing of amplitude-modulated sounds. *Physiological Reviews, 84*(2), 541–577. http s://doi.org/10.1152/physrev.00029.2003

KAAS, J. H. i HACKETT, T. A. (2000). Subdivisions of auditory cortex and processing streams in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 97*, 11793–11799. https://doi.org/10.1073/pnas.97.22.11793

KAZMIERCZAK, P. i MÜLLER, U. (2012). Sensing sound: molecules that orchestrate mechanotransduction by hair cells. *Trends in Neurosciences, 35*(4), 220–229. https://doi.org/10.1016/j.tins.2011.10.007

KEMP, D. T. (2002). Otoacoustic emissions, their origin in cochlear function, and use. *British Medical Bulletin, 63*, 223–241. https://doi.org/10.1093/bmb/63.1.223

LIBERMAN, M. C., GAO, J., HE, D. Z., WU, X., JIA, S. i ZUO, J. (2002). Prestin is required for electromotility of the outer hair cell and for the cochlear amplifier. *Nature, 419*(6904), 300–304. https://doi.org/10.1038/nature01059

MESGARANI, N., CHEUNG, C., JOHNSON, K. i CHANG, E. F.(2014). Phonetic feature encoding in human superior temporal gyrus. *Science, 343*(6174), 1006–1010. https://doi.org/10.1126/science.1245994

MILLER, R. L., SCHILLING, J. R., FRANCK, K. R. i YOUNG, E. D. (1997). Effects of acoustic trauma on the representation of the vowel "eh" in cat auditory nerve fibers. *Journal of the Acoustical Society of America, 101*(6), 3602–3616. https://doi.org/10.1121/1.418321

PLOMP, R. (1964). The ear as a frequency analyzer. *Journal of the Acoustical Society of America, 36*(9), 1628–1636. https://doi.org/10.1121/1.1919256

RAUSCHECKER, J. P. i SCOTT, S. K. (2009). Maps and streams in the auditory cortex: nonhuman primates illuminate human speech processing. *Nature Neuroscience, 12*(6), 718–724. https://doi.org/10.1038/nn.2331

REES, A. i A. PALMER, R. (2010). *The Oxford handbook of auditory science: The auditory brain*. Oxford University Press

SIMMONS, F. B., EPLEY, J. M., LUMMIS, R. C., GUTTMAN, N., FRISHKOPF, L. M., HARMON, L. D. i ZWICKER, E. (1965). Auditory nerve: Electrical stimulation in man. *Science, 148*(3666), 104–106. https://doi.org/10.1126/science.148.3666.104

WEVER, E. G. (1970). *Theory of hearing*. Wiley.

WEVER, E. G. i BRAY, C. W. (1937). The perception of low tones and the resonance-volley theory. *Journal of Psychology: Interdisciplinary and Applied, 3*, 101–114. https://doi.org/10.1080/00223980.1937.9917483

YOUNG, E. D. (2010). Level and spectrum. U A. Rees & A. R. Palmer (Ur.), *The Oxford handbook of auditory science: The auditory brain* (str. 93–124). Oxford University Press.

12.
Sluh: Psihofizika sluha

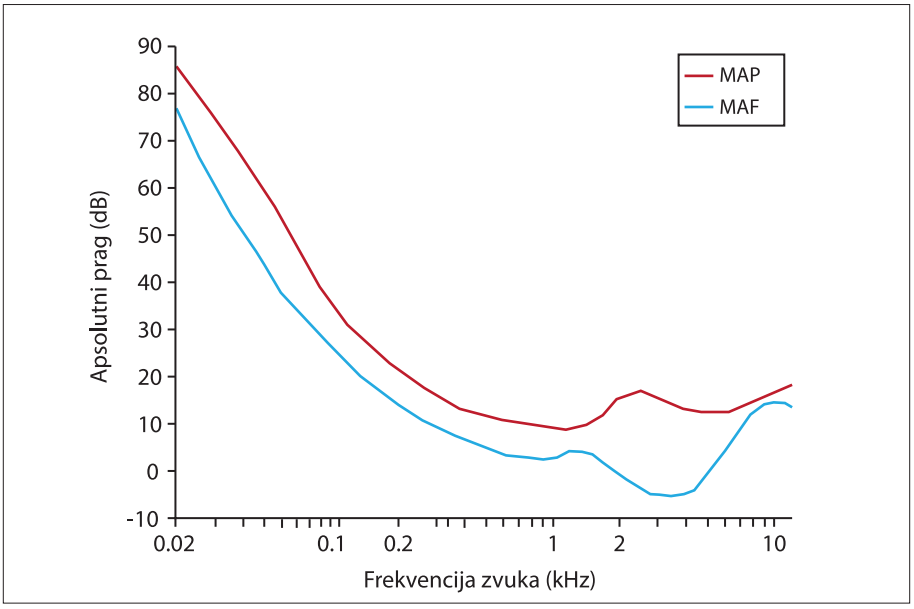
U ovom poglavlju naučit ćemo:

- kako se mjeri apsolutna i diferencijalna osjetljivost na zvukove
- što je slušno maskiranje i koja su njegova obilježja
- što sve određuje glasnoću zvuka
- što sve određuje visinu tona
- o subjektivnim doživljajima složenih zvukova
- kako slušni sustav određuje položaj izvora zvuka u prostoru

12.1. Apsolutna slušna osjetljivost

Pri mjerenju apsolutne slušne osjetljivosti (vidjeti 1. poglavlje) javlja se problem jer se fizikalni intenzitet zvuka, odnosno zračni tlak može mjeriti na dva različita načina koji daju i različite veličine apsolutnog praga. Prva metoda mjeri zračni tlak blizu bubnjića tako da se postavi mali mikrofon u slušni kanal, a zvuk se prezentira slušalicama. Pri tome važno je precizno odrediti udaljenost mikrofona od bubnjića jer i vrlo male razlike u udaljenosti dovode do velikih razlika u izmjerenim vrijednostima apsolutnog praga. Apsolutni prag izmjeren na ovaj način naziva se **minimalni čujni tlak** (engl. *minimum audible pressure* – MAP). Druga se metoda zasniva na prezentaciji zvuka putem zvučnika u velikoj prostoriji koja ne proizvodi jeku. Mjerenje zračnog tlaka provodi se točno na mjestu gdje je bila glava ispitanika nakon što se on udalji iz prostorije. Apsolutni prag izmjeren na ovaj način naziva se **minimalno čujno polje** (engl. *minimum audible field* – MAF).

Krivulje na slici 12.1. pokazuju kako se MAP i MAF mijenjaju u funkciji frekvencije čistog tona koji se prezentira dovoljno dugo (dulje od 200 ms) da se izbjegne utjecaj vremenske sumacije. Krivulje pokazuju prosječne rezultate velike grupe mladih ispitanika s normalnim sluhom. Međutim, postoje velike individualne razlike, tako da se pragovi koji su za 20 dB veći ili manji od prikazanih prosjeka također smatraju normalnim sluhom. Kao što možemo vidjeti na slici 12.1., minimalno čujno polje čine manje vrijednosti od minimalnog čujnog tlaka, a i njihove se krivulje ponešto razlikuju. MAF krivulja pokazuje dva odstupanja, odnosno nešto povećanu osjetljivost u rasponu od 3000 do 4000 Hz i nešto smanjenu osjetljivost u rasponu od 8000 do 9000 Hz. S druge strane, MAP krivulja pokazuje malo odstupanje za zvukove u rasponu od 2000 do 3000 Hz gdje je osjetljivost nešto manja. Na MAF utječu ušna školjka i slušni kanal koji djeluju kao rezonatori koji selektivno pojačavaju ili oslabljuju intenzitet zvuka na određenim pojasevima frekvencija. S druge strane, na MAP utječe fiziološki šum koji nastaje zbog protoka krvi u kapilarama i koji ostaje zarobljen u slušnom kanalu kada ga se zatvori slušalicama. Zbog fiziološkog šuma, MAP je za otprilike 5 do 10 dB povećan u odnosu na MAF za zvukove niskih frekvencija.



Slika 12.1. Apsolutni pragovi za zvuk mjereni kao MAP i MAF prikazani su kao funkcija frekvencije čistog tona. Apscisa je na logaritamskoj skali. Slika je kreirana prema podacima iz Moore (2013).

Kada promatramo MAP i MAF krivulje zajedno, možemo reći da je osjetljivost najveća u rasponu od 1000 do 5000 Hz. To možemo djelomično pripisati činjenici da je u tom rasponu frekvencija srednje uho najefikasnije u prijenosu zvučnih titraja. Također, slabijoj detekciji zvukova niskih frekvencija doprinose i mehanička svojstva pužnice o kojima smo govorili u prethodnom poglavlju. Kada se usmjerimo na granice, ljudi detektiraju zvukove u rasponu frekvencija od 20 do 20 000 Hz. Međutim, treba imati na umu da se ova procjena odnosi na djecu i mlade s normalnim sluhom. Kod odraslih ljudi pragovi za detekciju zvukova iznad 15 000 Hz postaju vrlo visoki. Kako starimo, tako sve više gubimo osjetljivost na visoke frekvencije. S druge strane, možemo detektirati i zvukove frekvencija nižih od 20 Hz, ali njih ne doživljavamo kao zvukove, tj. oni nemaju obilježje tonalnosti, nego ih doživljavamo kao osjet tlaka koji djeluje na bubnjić.

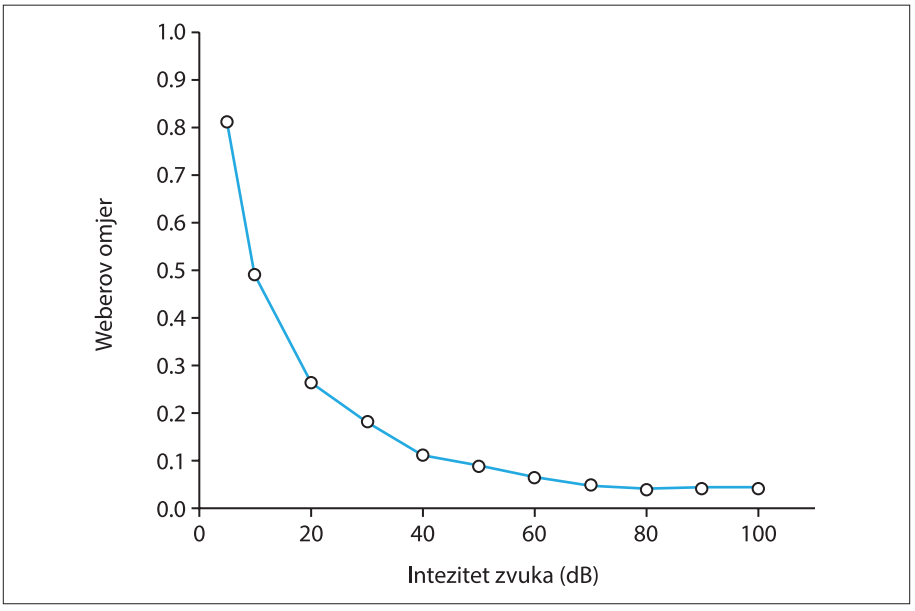
Postoji više tipova sumacija kod sluha koje doprinose povećanoj osjetljivosti i koje dijelimo na vremenski, binauralni i frekvencijski tip sumacija. Već smo u psihofizičkim poglavljima ove knjige objasnili da detekciji zvuka doprinosi i njegovo trajanje. Riječ je o vremenskoj sumaciji zvučnog podražaja. Za kratke vremenske intervale do 200 ms, otkriveno je pravilo da intenzitet podražaja potreban za detekciju zvuka raste ako se skraćuje trajanje njegove prezentacije. To se može opisati formulom $I \cdot t = c$, gdje je I intenzitet podražaja, t je vrijeme, a c je konstanta koja predstavlja apsolutni prag. Ova pravilnost slična je Blochovu zakonu kod vida koji smo opisali u 1. poglavlju. Međutim, pokazalo se da formula $(I - I_L) \cdot t = c$ bolje opisuje empirijske podatke. U ovoj jednadžbi I_L predstavlja apsolutni prag za zvuk dovoljno dugog trajanja (više od 500 ms) kod kojeg trajanje zvuka više ne igra ulogu u njegovoj detekciji. Dakle, relevantna varijabla je veličina za koju je intenzitet zvuka veći od apsolutnog praga (Garner i Miller, 1947). Pretpostavlja se da boljoj detekciji zvuka doprinosi vremenska sumacija, odnosno zbrajanje ukupne zvučne energije primljene unutar intervala u kojem čujemo zvuk. Međutim, druga hipoteza je da dulje izlaganje zvuku omogućava slušnom sustavu da ga više puta uzorkuje te tako lakše detektira jer ima na raspolaganju više pokušaja. Ova se hipoteza katkad naziva „višestruki pogledi“ (Viemeister i Wakefield, 1991).

Detekciji zvuka doprinosi i njegova prezentacija u oba uha (binauralno) u odnosu na prezentaciju samo u jedno uho (monauralno). Preciznije, binauralna prezentacija doprinosi binauralnoj sumaciji što smanjuje apsolutni prag što možemo vidjeti i na slici 12.1. na kojoj je MAP krivulja dobivena monauralnom, a MAF krivulja binauralnom prezentacijom zvuka. Također, podsjetimo da se MAP i MAF krivulje odnose na detekciju čistih tonova, odnosno zvukova koji imaju samo jednu frekvenciju. Međutim, i složenost zvuka utječe na njegovu detekciju. Gässler (1954) prvi je pokazao da sinusni

zvuk, koji je ispod apsolutnog praga ako se prezentira samostalno, možemo čuti ako ga se prezentira zajedno s drugim sinusnim valovima s pravilnim frekvencijskim razmacima. Pri tome što je pojas frekvencija zvuka širi, to je apsolutni prag manji (Spiegel, 1981). Ovaj nalaz sugerira da slušni sustav radi frekvencijsku sumaciju, odnosno zbraja zvučnu energiju valova na svim frekvencijama koje čine složeni zvuk kako bi smanjio prag i pospješio njegovu detekciju.

12.2. Diferencijalna slušna osjetljivost

Diferencijalna osjetljivost sluha ispituje se trima metodama: detekcijom modulacije, detekcijom porasta i diskriminacijom pulsnih podražaja. Kod detekcije modulacije, prezentiraju se dva zvuka od kojih se jednom modulira amplituda pravilnim sporim ritmom, a drugi ima konstantnu amplitudu. Zadatak ispitanika je da odredi koji zvuk sadrži modulaciju amplitude. Kod detekcije porasta prezentira se konstantni pozadinski zvuk na koji se u jednome podražajnom intervalu doda mali porast u intenzitetu. Zadatak ispitanika je da odredi u kojem se od dvaju mogućih podražajnih intervala pojavio

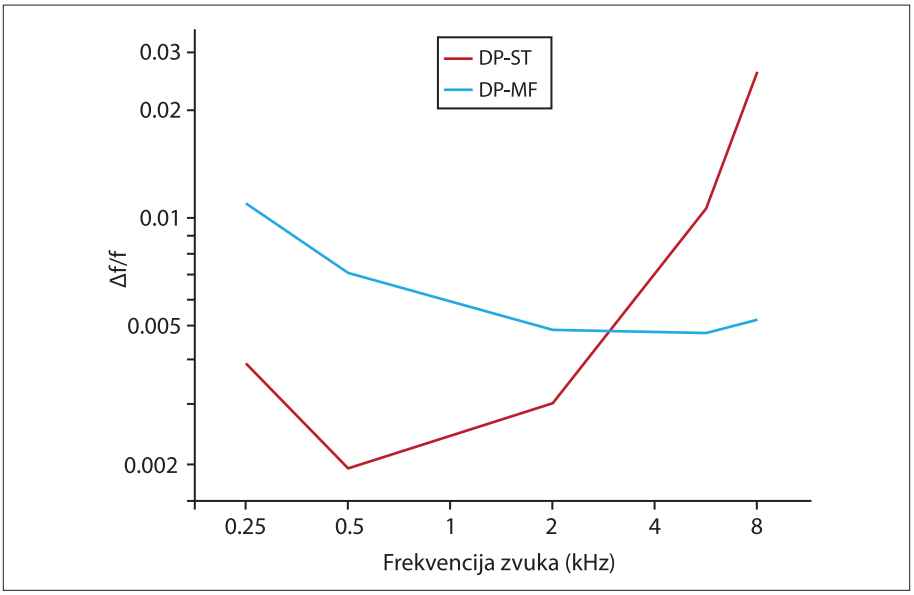


Slika 12.2. Diferencijalna osjetljivost na čisti ton od 4 kHz. Weberov omjer prikazan je u funkciji intenziteta zvuka. Slika je kreirana prema podacima iz Riesz (1928).

porast intenziteta. Kod diskriminacije pulsnih podražaja prezentiraju se jedan nakon drugog dva pulsa, a zadatak je ispitanika da odredi koji od pulseva je bio intenzivniji. Sve tri metode pokazuju slične trendove u rezultatima.

Neobično je da diferencijalna osjetljivost na čiste tonove odstupa od Weberova zakona. Naime, kada se grafički prikaže odnos između Weberova omjera i intenziteta standardnog zvuka, ne dobije se horizontalna linija. Kao i kod drugih osjetnih modaliteta, Weberov omjer opada kod malih intenziteta. Međutim, kod čistih tonova, Weberov omjer nastavlja opadati i za srednje i velike intenzitete kao što možemo vidjeti na slici 12.2. Isti trend javlja se za različite frekvencije zvuka (Riesz, 1928). Također, kasnija istraživanja su pokazala da Weberov omjer počinje i rasti kod vrlo velikih intenziteta, većih od 100 dB. Ova pojava replicirana je više puta i poznata je u literaturi kao „bliski promašaj Weberova zakona“ (engl. *near miss to Weber law*) (McGill i Goldberg, 1968). S druge strane, diferencijalna osjetljivost na širokopojasni šum slijedi Weberov zakon. Weberov omjer za širokopojasni šum kreće se u rasponu od 0.5 do 1 dB i to vrijedi u rasponu od 20 do 100 dB iznad apsolutnog praga. Za intenzitete zvuka manje od 20 dB, Weberov je omjer veći od 1 dB, a takvo odstupanje od Weberova zakona tipično je kao i za većinu osjetnih modaliteta.

Diferencijalna se osjetljivost ispituje i za složene zvukove koji nisu šum, nego se sastoje od sinusnih valova različitih frekvencija i iste amplitude. U ovom slučaju ispituje se sposobnost ispitanika da razlikuju male promjene intenziteta na jednoj od komponenti koje čine zvuk. Na primjer, pretpostavimo da se standardni zvuk sastoji od sinusnih valova frekvencija 250, 500, 1000, 2000 i 4000 Hz i svi imaju intenzitet od 60 dB. Kao varijabilni podražaj upotrebljava se zvuk koji ima sve iste frekvencijske komponente kao i standardni zvuk, ali valu od 1000 Hz pojača se intenzitet, recimo na 65 dB. Frekvencija kojoj se pojača intenzitet naziva se signal, a ostale se frekvencije nazivaju pozadina. Rezultati ovakvih istraživanja pokazuju da se diferencijalni prag za razlikovanje dvaju složenih zvukova smanjuje kada se poveća raspon frekvencija koje čine pozadinu i kada se poveća broj frekvencijskih komponenti unutar istog raspona. Također, veća je diferencijalna osjetljivost ako je signal u sredini frekvencijskog raspona, a ne na njegovu rubu te ako sve pozadinske komponentne imaju isti intenzitet (Green, 1988). Green i suradnici su predložili da slušni sustav otkriva male razlike u intenzitetu komponenti složenog zvuka tako da radi **analizu profila**, što znači da intenzitet signala uspoređuje s prosječnim intenzitetom pozadine. Što je više različitih frekvencija uključeno u izračun prosjeka intenziteta pozadine, to će prosjek biti preciznije izračunat i time će omogućiti lakše razlikovanje od signala.



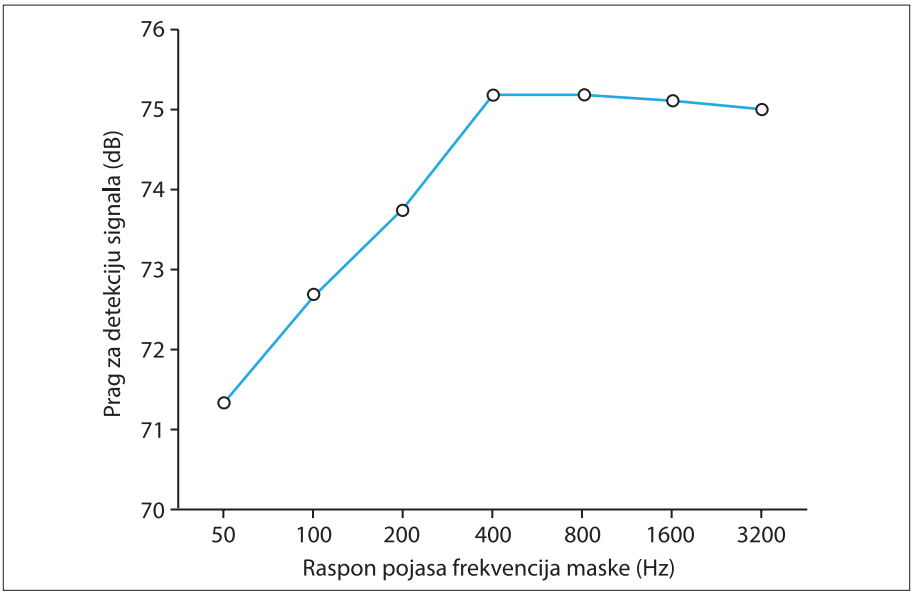
Slika 12.3. Diferencijalna osjetljivost na statične frekvencije i modulacije frekvencije je prikazana kao funkcija frekvencije standardnog podražaja. Ordinata je na logaritamskoj skali. DP-ST – diferencijalni prag za statične frekvencije, DP-MF – diferencijalni prag za modulacije frekvencije zvuka. Slika je kreirana prema podacima iz Sek i Moore (1995).

Diferencijalna se osjetljivost ispituje i za razlikovanje zvukova po frekvenciji, a intenzitet se održava konstantnim. Pri tome frekvencija zvuka može biti konstantna ili se frekvencija jednog od zvukova modulira sporim ritmom kako bi se specifično ispitala osjetljivost na modulacije frekvencije. Slika 12.3. prikazuje na ordinati diferencijalnu osjetljivost iskazanu kao omjer između diferencijalnog praga i frekvencije standardnog podražaja, a na apscisi je frekvencija standardnog podražaja. Kao što možemo vidjeti na slici, ljudi imaju iznimnu sposobnost razlikovanja i frekvencija i modulacija frekvencija. Primjerice, frekvenciju zvuka od 1000 Hz razlikujemo od 1002 ili 1003 Hz sa 75 % točnosti (prisjetimo se, 75 % točnosti je statistička definicija gornjega diferencijalnog praga). Diferencijalna osjetljivost na frekvencije je veća za niže frekvencije, na oko 500 Hz je oko 0.2 %, ali se postupno smanjuje kako se povećava frekvencija standardnog zvuka tako da je na frekvenciji od 8000 Hz slabija od 2 %. Što se tiče diferencijalne osjetljivosti za modulacije frekvencije, ona se kreće od 0.5 do 1 %, pri čemu je slabija za niže frekvencije i lagano se povećava s povećanjem frekvencije standardnog zvuka.

12.3. Slušno maskiranje

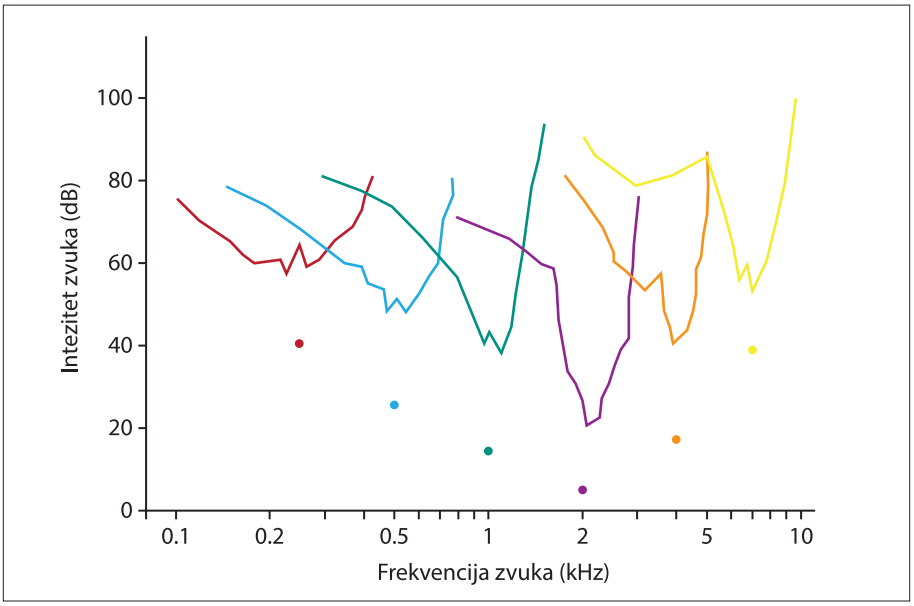
U svakodnevnom životu zvukovi se ne pojavljuju izolirano, nego obično više izvora zvuka istovremeno djeluje na pužnicu te tako zvukovi mogu utjecati jedan na drugi. Na primjer, kada slušamo radio u automobilu, glazba zasjenjuje zvuk motora. Kada razgovaramo mobitelom na užurbanoj ulici, buka koju proizvode automobili i drugi ljudi u blizini također otežava detekciju glasa koji dopire iz mobitela. Povećanje praga za detekciju zvuka zbog prisutnosti drugih zvukova naziva se **slušno maskiranje**. U laboratoriju se slušno maskiranje ispituje tako da se prezentira čisti ton koji nazivamo **ciljni ton** ili **meta** uz koji se dodaje drugi zvuk koji nazivamo **maskirni ton** ili **maska**. Kao maska se upotrebljava pojasni šum, tj. zvuk koji se sastoji od skupa valova čije se frekvencije nalaze unutar određenog raspona, a čije amplitude variraju po slučaju kroz vrijeme. Pojasni šum određen je središnjom frekvencijom (frekvencija koja se nalazi na sredini pojasa) i rasponom pojasa koji određuje njegove granice. Na primjer, pojasni šum koji ima središnju frekvenciju od 2000 Hz i raspon od 400 Hz sadrži u sebi sve frekvencije u rasponu od 1800 do 2200 Hz.

Američki fizičar i izumitelj prvih elektroničkih slušnih pomagala i prvoga stereofoničnog zvučnog zapisa, Harvey Fletcher (1884. – 1981.), istraživao je detekciju čistih tonova (Fletcher, 1940) kada se uz njih prezentira pojasni šum kao maska čija je središnja frekvencija jednaka čistom tonu. Pri tome je varirao raspon pojasnog šuma. Otkrio je da detekcija čistog tona postaje sve teža, odnosno prag za detekciju postaje sve veći kako se povećava raspon pojasnog šuma. Međutim, postoji granična vrijednost raspona pojasnog šuma nakon koje njegovo daljnje povećanje nema utjecaja na detekciju čistog tona (slika 12.4.). Ta granična vrijednost zove se **kritični pojas frekvencija** (engl. *critical bandwidth*). Fletcher (1940) je objasnio ovaj nalaz uz pretpostavku da se slušni sustav koristi skupom filtera ili detektora za frekvencije pri čemu je svaki filter podešen za jednu središnju frekvenciju i određeni raspon frekvencija oko nje. Filteri podešeni za različite središnje frekvencije se međusobno inhibiraju, ali doseg inhibicije je ograničen kritičnim pojasom frekvencija svakog filtera. Zbog toga maska utječe na detekciju zvuka samo ako njezine frekvencije ulaze unutar kritičnog pojasa frekvencija za koje je filter podešen. Primjerice, ako je filter podešen za zvuk od 2000 Hz, a njegov kritični pojas frekvencija iznosi 400 Hz, to znači da će maska od 2100 Hz inhibirati filter, ali maska od 2300 Hz neće jer izlazi izvan kritičnog pojasa tog filtera.



Slika 12.4. Kritični pojas frekvencija. Prag za detekciju čistog tona (signala) od 2000 Hz prikazan je u funkciji raspona pojasa frekvencija maske čija je središnja frekvencija 2000 Hz. U ovom primjeru kritični pojas je oko 400 Hz. Slika je kreirana prema podacima iz Fletcher (1940).

Kasnija istraživanja usmjerila su se na pitanje kako točno odgovor filtera za frekvencije varira s obzirom na središnju frekvenciju maske. U takvim istraživanjima pojas frekvencija maske se održava istim, ali se mijenja središnja frekvencija maske koja se sustavno približava prema ili udaljava od frekvencije ciljnog tona (Vogten, 1974). Intenzitet ciljnog tona se fiksira na malu vrijednost, a od ispitanika se traži da podesi intenzitet maske tako da ciljni ton bude jedva čujan. Isti postupak ponavlja se zatim na drugim frekvencijama ciljnog tona. Na taj način kreiraju se krivulje koje pokazuju da se efikasnost maske smanjuje kako se njezina frekvencija udaljava od frekvencije ciljnog zvuka (slika 12.5.). Takve krivulje još se nazivaju i **psihofizičke krivulje podešenosti** jer zapravo pokazuju podešenost filtera za frekvencije koje je predložio Fletcher (1940). Zanimljivo je da se psihofizičke krivulje podešenosti prilično dobro poklapaju s krivuljama podešenosti neurona u slušnom živcu o kojima smo govorili u poglavlju 11.7. (Miller i sur., 1997). Pri tome i ovdje treba imati na umu da je apscisa prikazana na logaritamskoj skali tako da su krivlje podešenosti uže za niske frekvencije, a šire za više frekvencije iako slika sugerira obratno. Drugim riječima, veća je diferencijalna osjetljivost i veća preciznost reprezentacije zvukova nižih frekvencija nego zvukova viših frekvencija.



Slika 12.5. Psihofizičke krivulje podešenosti dobivene pomoću slušnog maskiranja. Točke ispod krivulja označavaju frekvenciju i intenzitet čistog tona (signala) koji je prezentan zajedno s drugim čistim tonom, tj. maskom. Krivulje prikazuju najmanji intenzitet maske potreban da se detektira signal (prag za detekciju) u funkciji frekvencije maske. Apscisa je prikazana na logaritamskoj skali. Slika je kreirana prema podacima iz Vogten (1974).

U prethodno opisanim istraživanjima ciljni ton i maska bili su prezentirani istovremeno pa to zovemo **istovremeno maskiranje**. Međutim, i asinkrona prezentacija ciljnog tona i maske dovodi do maskiranja. Pri tome razlikujemo **maskiranje unaprijed** (engl. *forward masking*) gdje se najprije prezentira maska, a nakon kratkog međupodražajnog intervala (engl. *interstimulus interval* – ISI) uslijedi ciljni zvuk; i **maskiranje unatrag** (engl. *backward masking*) gdje se prvo prezentira ciljni ton, a nakon međupodražajnog intervala maska. Efekt maskiranja unaprijed se povećava s povećanjem intenziteta maske i njezina trajanja (do 50 ms), i sa smanjenjem međupodražajnog intervala. Maskiranje unaprijed je efikasnije kada su i maska i ciljni ton niskih frekvencija. Predloženo je nekoliko hipoteza zašto dolazi do maskiranja unaprijed. Primjerice, to bi mogla biti posljedica produžene reakcije bazilarne membrane, tj. njezina dodatnog savijanja, nakon što je maska prestala djelovati, a to se naziva „zvonjenje“ bazilarne membrane. Nadalje, maskiranje unaprijed može biti i posljedica kratkoročne adaptacije u slušnom živcu ili u slušnom korteksu, ili posljedica produžene aktivacije neurona u slušnom korteksu

nakon što je maska nestala (Moore, 2013). S druge strane, maskiranje unatrag se prije svega javlja kod vrlo kratkih zvukova kao što su klikovi, i to samo ako je međupodražajni interval kraći od 25 ms. Maskiranje unatrag se obično ne javlja kod dobro uvježbanih ispitanika, tako da je ovaj oblik maskiranja možda posljedica konfuzije, odnosno zamjene ciljnog tona za masku kod ispitanika koji nisu dovoljno uvježbani u zadatku detekcije zvuka u prisustvu maske (Moore, 2013).

Prethodno opisani oblici maskiranja mogu se pripisati procesima koji se odvijaju u pužnici i slušnom živcu jer je slušnom sustavu teško razlikovati neuronsku aktivnost koju proizvodi maska od aktivnosti koju zajedno proizvode ciljni zvuk i maska. Međutim, postoje i dodatni oblici maskiranja koji nadilaze procese na periferiji slušnog sustava. Jedan takav tip maskiranja naziva se **informacijsko maskiranje**. Primjerice, informacijsko se maskiranje javlja kada se obilježja maske nepredvidljivo mijenjaju tijekom mjerenja. Na primjer, Neff i Green (1987) su pokazali da je maskiranje tona od 1000 Hz znatno veće, odnosno prag za njegovu detekciju je veći nego što bi se očekivalo s obzirom na ukupnu zvučnu energiju maske, kada se spektralna kompozicija maske mijenja od pokušaja do pokušaja. Pri tome maska se sastojala od većeg broja sinusnih valova koji nisu bili harmonijski povezani. Pretpostavlja se da informacijsko maskiranje proizlazi iz nemogućnosti ispitanika da perceptivno razdvoji ciljni zvuk od maske ili da usmjeri pažnju na relevantna spektralna i vremenska obilježja zvuka. Podršku ovoj hipotezi pruža istraživanje koje je pokazalo da je informacijsko maskiranje manje kod glazbenika nego kod ispitanika bez glazbenog obrazovanja što može biti posljedica činjenice da glazbeno iskustvo pomaže glazbenicima da usmjere pažnju na relevantne aspekte zvuka i da zanemare slučajne spektralne varijacije maske (Oxenham i sur., 2003). Informacijsko maskiranje javlja se i kod glasova.

Drugi tip maskiranja koji nadilazi procese u perifernome slušnom sustavu je **središnje maskiranje** (engl. *central masking*) koje je istraživao i opisao Zwislocki (1972). Katkad se naziva i kontralateralno slušno maskiranje zbog toga što ono nastaje binauralno, kad maskirni ton koji se prezentira u jedno uho maskira ciljni koji se prezentira u drugo uho pri čemu treba paziti da maskirni ton ne podražuje i drugo uho pa se moraju upotrebljavati adekvatne slušalice. Da bi ovo maskiranje proizvelo mjerljive efekte, maskirni ton mora biti znatno glasniji od ciljnog, često za desetke dB iznad ciljnog tona. Kao efekt dobiva se pomak u pragu za detekciju ciljnog tona (engl. *threshold shift*) koji ovisi o brojnim faktorima koji utječu i na druge tipove slušnog maskiranja (npr. intenzitet, frekvencija i složenost maske, istovjetnost ili sličnost frekvencija ciljnog tona i maske). Zwislocki (1972) je dobio pomake u pragu između 3-18 dB, ovisno o intenzitetu ma-

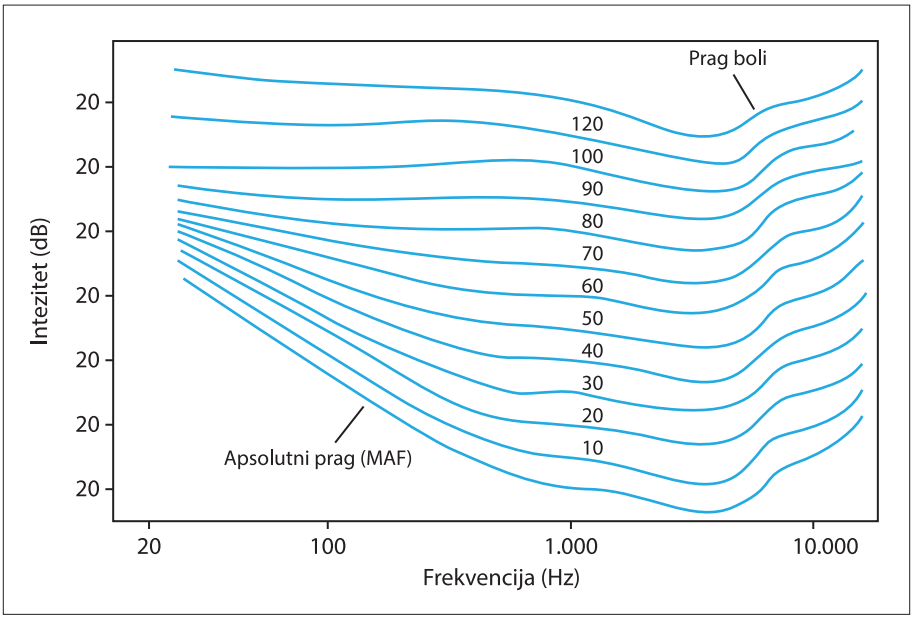
ske i pri korištenju čistih tonova za masku i ciljni ton. Slične su efekte replicirali Mills i suradnici (1996). Za ovaj tip maskiranja pretpostavlja se da se interferencija među signalima odvija u središnjim, a ne perifernim dijelovima slušnog sustava. Ovog smo maskiranja osobito svjesni kad moramo telefonski razgovarati u prisustvu velike buke. Neki tad začepe uho na kojem nije slušalica kako bi umanjili efekt maskiranja.

12.4. Subjektivne dimenzije zvuka

12.4.1. Glasnoća

Glasnoća se definira kao subjektivni doživljaj prema kojem se zvukovi mogu rangirati od tiših prema glasnijima. Najvažniji faktor koji utječe na doživljaj glasnoće zvuka je amplituda (intenzitet) zvuka. Stevens (1936), koristeći se metodama procjene i produkcije veličine (metode direktne psihofizike), konstruirao je psihofizičku skalu za mjerenje glasnoće zvuka koja se zove **son skala**. 1 son se definira se kao ona glasnoća koju proizvodi zvuk od 40 dB na visini od 1000 Hz. Odnos između glasnoće i intenziteta zvuka slijedi Stevensov zakon, odnosno potencijalnu funkciju s eksponentom n = 0.3. Pojednostavnjeno, to znači da je potrebno deset puta povećati intenzitet zvuka, odnosno povećati ga za 10 dB kako bismo doživjeli udvostručenje glasnoće. Dakle, ako je 40 dB glasnoća od 1 son onda 50 dB odgovara glasnoći od 2 sona i tako dalje. Međutim, ova relacija ne vrijedi za intenzitete ispod 40 dB gdje dolazi do bržih promjena u glasnoći s promjenama u intenzitetu zvuka nego što to predviđa Stevensov zakon. Metode direktne psihofizike su kritizirane s metodološkog aspekta jer su odgovori ispitanika često pristrani i pod utjecajem drugih ometajućih varijabli. Naime, na procjene glasnoće utječe raspon intenziteta podražaja koji je odabran, upute koje se daju ispitanicima, njihovo prethodno iskustvo, motivacija i pažnja. Stoga se pouzdane procjene glasnoće mogu dobiti tek kada se uprosječi veliki broj procjena na velikom uzorku ispitanika. Međutim, i tada se javljaju velike interindividualne razlike u procjenama (Moore, 2013).

Alternativni pristup mjerenju glasnoće koji se smatra manje problematičnim od metoda direktne psihofizike zasniva se na konstrukciji **krivulja jednake glasnoće** (engl. *equal loudness contours*). Povijesna zanimljivost je da su među prvima ovakve krivulje mjerili prije spomenuti Harvey Fletcher i njegovi suradnici (Fletcher i Munsen, 1933). Kod ove metode, ispitanik mora podesiti nivo glasnoće ciljnog zvuka tako da ga čuje jednako glasnim kao standardni zvuk visine 1000 Hz. Nivoi glasnoće standardnog



Slika 12.6. Krivulje jednake glasnoće (ilustracija inspirirana prema Suzuki i Takeshima, 2004). Frekvencija čistog tona prikazana je na logaritamskoj skali. MAF – minimalno čujno polje.

zvuka variraju od 10 do 100 dB u skokovima od 10 dB i označavaju se kao foni. Standardni i ciljni zvuk se prezentiraju binauralno jedan nakon drugog točno ispred ispitanika. Zatim se cijeli postupak ponovi na drugim frekvencijama standardnog zvuka kako bi se kreirala krivulja koja pokriva cijeli raspon frekvencija koje čujemo (Suzuki i Takeshima, 2004). Također, za usporedbu, na grafičkom prikazu krivulja jednake glasnoće doda se i krivulja minimalnog čujnog polja, odnosno krivulja apsolutnog praga. Na slici 12.6. vidimo da krivulje jednake glasnoće nisu ravne linije, nego slijede sličan uzorak kao krivulja minimalnog čujnog polja, pri čemu krivulje postaju ravnije kako intenzitet zvuka postaje veći. Na primjer, zvuk od 100 Hz ima apsolutni prag od 26 dB, dok zvuk od 1000 Hz ima apsolutni prag od 2 dB, što je razlika od 26 dB. Međutim, na krivulji od 100 fona razlika u glasnoći između zvuka od 100 i 1000 Hz mnogo je manja i iznosi samo 6 dB. Dakle, zvukove u srednjem rasponu od 1000 do 6000 Hz doživljavamo glasnije, ali se razlika u glasnoći u odnosu na niske i visoke frekvencije smanjuje kako se povećava intenzitet zvuka. Oblik krivulja jednake glasnoće ima važne posljedice za reprodukciju zvuka te se inženjeri za zvuk njima koriste kod dizajna pojačala za zvučnike.

Drugi važan prag koji se isto može prikazati na krivulji jednake glasnoće je prag boli. Naime, zvukovi vrlo visokog intenziteta postaju neugodni, izazivaju bol te mogu i oštetiti bubnjić. **Dinamički raspon** je raspon intenziteta zvuka između apsolutnog praga i praga boli. Najveći dinamički raspon je za podražaje između 1000 i 5000 Hz i iznosi oko 120 dB. Međutim, dinamički raspon neurona u slušnom živcu je između 30 i 60 dB te se postavlja pitanje kako slušni sustav nadilazi ograničenja pojedinačnih neurona. Kao što smo opisali u poglavlju 11.6., u slušnom su živcu otkriveni različiti tipovi neurona od kojih neki imaju niski prag za aktivaciju te pokrivaju raspon intenziteta od 0 do 30 dB, a na drugom kraju su neuroni koji imaju visoki prag za aktivaciju i time pokrivaju reprezentaciju zvukova intenziteta do 80 dB. Ipak, ni to nije dovoljno da se pokrije cijeli dinamički raspon intenziteta. Stoga modeli percepcije glasnoće zvuka pretpostavljaju da je glasnoća usko povezana s ukupnom količinom neuronske aktivnosti u slušnom živcu koju proizvodi zvuk, a ne s aktivacijom pojedinog neurona. Naime, zvuk proizvodi maksimalno savijanje na jednoj točki bazilarne membrane, ali do određenog savijanja, a time i aktivacije neurona, dolazi i na susjednim mjestima. Pri tome možemo pretpostaviti da će zvuk većeg intenziteta proizvesti širu distribuciju aktivacije na bazilarnoj membrani, pa posljedično i u slušnom živcu. Dakle, za reprezentaciju cijelog raspona intenziteta zvuka slušnom sustavu je dovoljno da sumira aktivaciju cijeloga slušnog živca, odnosno neurona podešenih za sve različite frekvencije (Moore, 2013).

Trajanje zvuka utječe na njegovu glasnoću. Za vrlo kratke intervale do 200 ms, za isti intenzitet zvuka, glasnoća raste proporcionalno s trajanjem, što upućuje na vremensku sumaciju slično kao što smo opisali kod mjerenja apsolutnog praga. S druge strane, produljeno izlaganje istom zvuku dovodi do **slušne adaptacije**, odnosno smanjenja njegove glasnoće. Adaptacija se javlja samo ako je intenzitet zvuka manji od 30 dB i izraženija je za zvukove visokih nego niskih frekvencija ili šuma. Adaptacija je slabija ako frekvencija zvuka oscilira, a može i potpuno nestati ako intenzitet zvuka oscilira tijekom vremena. Većina ljudi adaptira se na zvukove visoke frekvencije i malog intenziteta, tako da im se glasnoća zvuka prepolovi unutar prve minute izlaganja zvuku, ali postoje velike individualne razlike, pa neki ljudi kažu da nisu doživjeli nikakvu promjenu glasnoće, dok drugi kažu da zvuk više uopće ne čuju. Djeca do 16 godine pokazuju manju slušnu adaptaciju nego odrasli. Također, slušanje u slobodnom polju proizvodi manju adaptaciju nego slušanje preko slušalica. Slična je pojava **slušni zamor** koji se odnosi na smanjenje doživljaja glasnoće zbog produljenog izlaganja zvukovima visokog intenziteta. Na primjer, 20 minuta izlaganja zvuku od 115 dB dovodi do smanjenja percipirane glasnoće koje može trajati čak do 24 sata nakon prestanka zvuka. Neposredno

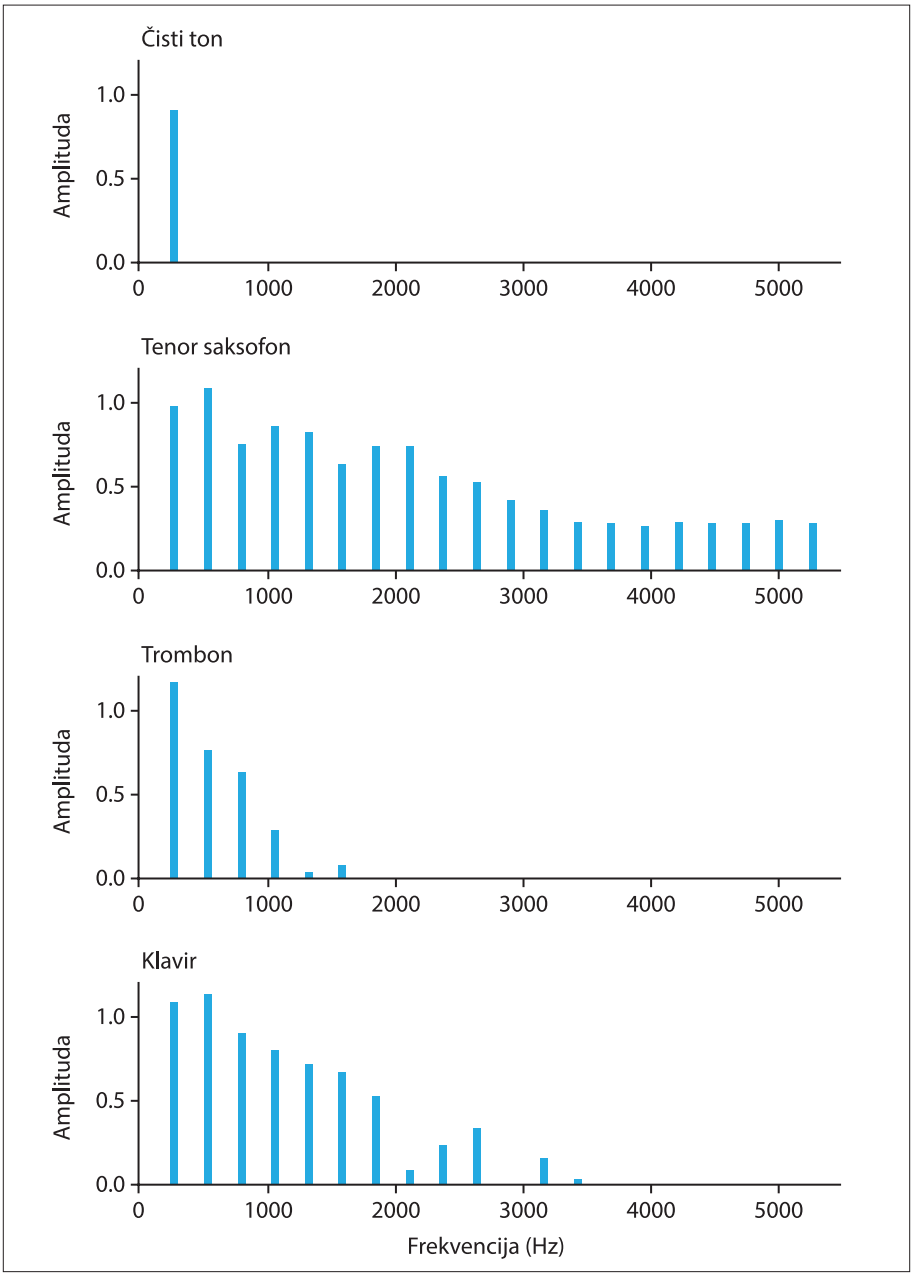
nakon izlaganja intenzivnom zvuku, smanjenje glasnoće iznosi čak 50 dB za zvuk od 3000 Hz, a nakon 24 sata smanjenje je oko 10 dB za istu frekvenciju.

Binauralna prezentacija čini zvuk skoro dvostruko glasnijim nego kada ga čujemo jednim uhom. Ovo možemo i sami iskusiti ako u blizini imamo izvor zvuka kao što je mobitel ili televizor. Probajmo slušati zvuk s oba uha, a zatim začepimo jedno uho te uočimo kako se glasnoća zvuka smanjila. Pri tome treba naglasiti da mehanizam koji se nalazi u podlozi binauralne sumacije nije isti kao i mehanizam vremenske sumacije jer se vremenska sumacija odvija već u pužnici i slušnom živcu, dok je za binauralnu sumaciju potrebna integracija signala iz oba uha što se odvija u superiornoj olivarnoj jezgri. Krivulje jednake glasnoće prikazane na slici 12.6. dobivene su za čiste tonove. Međutim, i složenost zvuka utječe na njegovu percipiranu glasnoću. Složeni zvuk koji se sastoji od uskog pojasa frekvencija oko središnje frekvencije ne razlikuje se po glasnoći od čistog tona iste frekvencije, ali kada se prijeđe kritični pojas frekvencija, daljnje povećanje broja frekvencija koje čine složeni zvuk ujedno povećava glasnoću tog zvuka. Na primjer, za zvuk od 1000 Hz kritični pojas frekvencija iznosi 160 Hz. Pri tome kod prezentacije ovakvih zvukova istraživači paze da se pri povećanju broja frekvencija ujedno smanji intenzitet svake komponente kako bi ukupan intenzitet zvuka ostao isti.

12.4.2. Visina tona

Visina tona (engl. *pitch*) definira se kao subjektivno obilježje slušnog doživljaja prema kojem se zvukovi mogu rangirati od nižih prema višima. Promjene u visini tona koje se događaju u vremenu stvaraju doživljaj melodije. Upravo zbog važnosti za percepciju glazbe, u ovom poglavlju fokusirat ćemo se samo na tonove, tj. zvukove koje proizvode glazbeni instrumenti. Najvažnija odrednica koja utječe na doživljaj visine čistog tona je frekvencija zvučnog vala, a kod složenih tonova to je njegova temeljna frekvencija. Pored toga, i intenzitet tona ima mali utjecaj na visinu tona jer se tonovi niži od 500 Hz čine još nižima s povećanjem intenziteta tona, a tonovi viši od 4 kHz čine se višima. Ovaj efekt naziva se **pomak u visini ovisno o intenzitetu** (engl. *level-dependent pitch shift*) i među prvima ga je opisao Stevens (1935). Novija istraživanja pokazuju da se efekt javlja samo kod čistih tonova nižih od 500 Hz (Zheng i Brette, 2017). Pri tome zanimljivo je da se isti pomak prema nižim percipiranim tonovima javlja i kod iskusnih glazbenika i kod ispitanika bez glazbenog iskustva.

Harmonici složenih tonova doprinose doživljaju koji nazivamo **timbar** koji se nekad u svakodnevnom govoru naziva i „boja zvuka“. Zahvaljujući timbru možemo razlikova-



Slika 12.7. Timbar složenog zvuka. Isti glazbeni ton C4 (poznat i kao srednji C), čija je temeljna frekvencija 263 Hz, odsviran na različitim instrumentima stvara različit uzorak amplituda na harmonicima

ti isti ton odsviran na različitim instrumentima jer oni proizvode različite amplitude na istim harmonicima (McAdams i Giordano, 2009). Na primjer, ton C4 ne zvuči jednako kada se prezentira kao čisti ton (pomoću zvučne viljuške[16]) ili kada se odsvira na saksofonu, trombonu ili klaviru (slika 12.7.).

Odnos između visine tona i frekvencije zvuka specificiraju dvije psihofizičke skale. Njemački fizičar i akustički inženjer Karl Eberhard Zwicker (1924. – 1990.) konstruirao je **skalu Barka** koja ima 24 jedinice od kojih svaka odgovara jednom kritičnom pojasu frekvencija (Zwicker, 1961). Odnos između Barka i frekvencija može se opisati formulom: 1 Bark = $[(26.81 \cdot f) / (1960 + f)] - 0.53$, gdje f označava frekvenciju (Traunmüller, 1990). Stevens i sur. (1937) su konstruirali skalu koju su nazvali **mel skala** (skraćeno od melodija). Jedinična vrijednost na mel skali je 1000 mela koja odgovara visini tona koji proizvodi zvuk od 1000 Hz intenziteta 40 dB. To znači da zvuk koji se čini dvostruko višim od jedinične vrijednosti ima visinu zvuka od 2000 mela, ali to nije zvuk od 2000 Hz jer odnos između mela i frekvencija nije linearan. Skale Barka i mela su povezane tako da 1 Bark odgovara visini tona od otprilike 100 mela. Ovim se skalama koriste inženjeri za zvuk i istraživači koji proučavaju govor (Moore, 2013).

U zapadnoj kulturi najčešće korištena skala za određivanje visine tona je glazbena ljestvica. Svaki ton na glazbenoj ljestvici koji je za jednu oktavu viši od drugog tona koji nosi istu oznaku ima dvostruko veću frekvenciju od nižeg tona. Na primjer, ton A3 ima frekvenciju od 220 Hz, dok ton A4 ima frekvenciju od 440 Hz. Na taj način postiže se ekvidistantnost logaritama frekvencija. Međutim, kada se uspoređuje glazbena ljestvica sa skalom mela, pokazuje se da nema dobrog slaganja među njima. Na primjer, udaljenost od jedne oktave između tonova C3 i C4 iznosi 167 mela, dok je ista udaljenost od jedne oktave između tonova C6 i C7 čak 508 mela. Iz toga proizlazi da je psihološka udaljenost među tonovima na višim oktavama veća nego na nižim. Stoga je razvijena revidirana verzija glazbene ljestvice koja se naziva skala jednakih temperamenata (Ward, 1970). Na toj skali, oktave su podijeljene u 12 standardnih intervala koji predstavljaju jednake logaritamske skokove između tonova. Intervali se nazivaju polutonovi (engl. *semitones*) koji se dalje mogu podijeliti na 100 centi. S obzirom na to da se svaka oktava sastoji od 1200 centi, visina bilo kojeg tona može se preciznije odrediti s obzirom na to kojoj oktavi ton pripada i koliko cenata je on udaljen od najnižeg tona te oktave.

Teorije o percepciji visine tona zasnivaju se na dvama načelima koja objašnjavaju kako pužnica kodira frekvenciju zvuka. Podsjetimo se iz poglavlja 11.4., to su načelo

[16] Zvučna viljuška (engl. *tuning fork*) služi za ugađanje glazbenih instrumenata pa se često naziva i glazbena viljuška.

mjesta i načelo salve (Oxenham, 2013). Prema **teoriji mjesta**, zvuk će proizvesti maksimalnu ekscitaciju na jednom mjestu duž bazilarne membrane te je percipirana visina tona određena time koliko je mjesto maksimalne ekscitacije udaljeno od baze pužnice (Helmholtz, 1885/1954). S druge strane, **teorija vremena** zasniva se na vremenskom kodu, odnosno na načelu salve (Schouten, 1940). Prema ovoj teoriji, visina tona određena je vremenskim intervalom između okidanja impulsa neurona koji čine salvu, odnosno koji pokazuju fazno zaključavanje na zvučni val. Obje teorije potrebne su za objašnjenje doživljaja visine čistog tona. Naime, diferencijalna je osjetljivost najveća na tonove niskih frekvencija (do 4000-5000 Hz), a to je upravo granica do koje djeluje načelo salve (Palmer i Russell, 1986; Rose i sur., 1967). Ujedno je to granica do koje slušatelji mogu prepoznati poznate melodije (Attneave i Olson, 1971) i uočiti suptilne promjene kod nepoznatih melodija (Oxenham i sur., 2011). Međutim, doživljaj visine tona moguć je i kod vrlo visokih frekvencija što upućuje na djelovanje načela mjesta (Moore, 1973).

Za objašnjenje percepcije visine složenih tonova potrebne su modifikacije ovih teorija koje ćemo opisati zajedno s istraživanjima koja su ih testirala. Posebno važna za testiranje teorija o visini tona je **iluzija nedostajuće temeljne frekvencije** (engl. *missing fundamental frequency illusion – MFF*). To je pojava da čujemo složeni ton kojem nedostaje temeljna frekvencija kao jednako visok kao i odgovarajući ton s temeljnom frekvencijom (Seebeck, 1841). Na primjer, kada se prezentira ton koji se sastoji samo od viših harmonika kao što su 1000 Hz, 1200 Hz i 1400 Hz, ovaj ćemo ton percipirati kao i ton koji ima temeljnu frekvenciju od 200 Hz iako ona zapravo nije prisutna. Ovakav ton naziva se **rezidualni (virtualni) ton**. Teorija mjesta može objasniti MFF iluziju, odnosno percepciju rezidualnog tona uz pretpostavku da na pužnici harmonici stvaraju distorziju koja oponaša temeljnu frekvenciju. Distorzije pužnice sreli smo u poglavlju 11.7., kada smo opisali otoakustične emisije. Ako se, međutim, kreira složeni ton bez temeljne frekvencije, ali je na njezinu mjestu dodan šum, ispitanici opet doživljavaju iluziju, tj. čuju rezidualni ton iako je mjesto temeljne frekvencije na bazilarnoj membrani maskirano šumom (Patterson, 1969). Dakle, iako se distorzije na pužnici doista pojavljuju, one nisu odgovorne za MFF iluziju.

Teorija vremena objašnjava MFF iluziju uz pretpostavku da slušni sustav ne reprezentira više harmonike (iznad osmog) odvojeno kao zasebne zvukove, nego ih stapa u jedan uzorak na kojem se pojavljuju **naglasci** (engl. *beats*). Frekvencija pojavljivanja naglasaka je povezana s temeljnom frekvencijom zvuka (Schouten, 1940). Naglasci se javljaju zato što viši harmonici nisu poravnani u fazi na početku zvuka, nego neki kreću

malo ranije, a drugi malo kasnije. Zbog pomaka u fazi dio energije viših harmonika se gubi, ali dio se i zbraja, zbog čega nastaju naglasci o čemu smo govorili u poglavlju 11.1. Frekvenciju naglasaka zatim mogu kodirati neuroni s faznim zaključavanjem kao što bi kodirali i čisti ton, tj. vremenskim uzorkom okidanja impulsa. S obzirom na to da uzorku naglasaka zajedno doprinose i temeljna frekvencija i harmonici, MFF iluzija je posljedica činjenice da je frekvencija naglaska slična i kada je temeljna frekvencija prisutna i kada nije.

Međutim, Plomp (1967) je kreirao složeni harmonični zvuk u kojem je prvih osam harmonika imalo jednu temeljnu frekvenciju, a harmonici iznad osmog su imali drugu temeljnu frekvenciju. Podsjetimo se iz poglavlja 11.4.2., prvih pet do osam harmonika se naziva razriješeni harmonici jer ih bazilarna membrana može reprezentirati kao odvojene zvukove, a harmonici viši od osmog se nazivaju nerazriješeni harmonici jer se oni stapaju u jedan valni uzorak. Ispitanici su u Plompovu istraživanju čuli rezidualni ton koji je visinom odgovarao frekvenciji razriješenih harmonika. Dakle, percipirana visina tona je u većoj mjeri određena razriješenim harmonicima što ne ide u prilog teoriji vremena jer bi po njoj nerazriješeni harmonici trebali dominirati u određivanju visine tona. Također, Oxenham i sur. (2011) su pokazali da se može percipirati visina tona čiji su svi razriješeni harmonici iznad 6 kHz što je iznad granice unutar koje djeluje načelo salve (Palmer i Russell, 1986; Rose i sur., 1967).

Nedostaci teorije mjesta i teorije vremena motivirali su razvoj novih teorija među kojima ćemo najprije opisati **teoriju uzorka** koju je predložio Goldstein (1973). Prema Goldsteinu, slušni sustav najprije odvojeno reprezentira individualne sinusne komponentne zvuka. To se odvija na bazilarnoj membrani gdje razriješeni harmonici stvaraju specifične uzorke ekscitacije. Zatim posebni analizator uzoraka pronalazi serije harmonijski povezanih frekvencija koje se poklapaju s opaženim razriješenim harmonicima. Na kraju, visina tona određuje se na osnovi temeljne frekvencije one harmonijske serije koja se najbolje poklapa s opaženim razriješenim harmonicima. S obzirom na to da se teorija zasniva na reprezentaciji razriješenih harmonika na bazilarnoj membrani, možemo je označiti kao moderniju verziju teorije mjesta ili kao **teoriju mjesta/uzorka** (Oxenham, 2013). Teorija uzorka objašnjava MFF iluziju zato što se visina tona zasniva na detekciji uzorka većeg broja harmonika koji su prisutni u zvuku pa nedostatak jedne frekvencije ne ometa detekciju. Osim toga, objašnjava i Plompov (1967) rezultat jer u rekonstrukciji temeljne frekvencije glavnu ulogu imaju razriješeni harmonici. Međutim, teorija uzorka ne može objasniti kako je moguće percipirati visinu rezidualnog tona, čak i kod zvuka koji ne sadrži razriješene, nego samo nerazriješene harmonike

(Houtsma i Smurzynski, 1990; Shackleton i Carlyon, 1994), ili kod zvuka koji se sastoji samo od šuma čija se amplituda mijenja tijekom vremena (Burns i Viemesiter, 1976). Ipak, treba naglasiti da je percepcija ovih tonova slaba i da oni ne osiguravaju točnu percepciju melodije (Oxenham, 2013).

Uzimajući u obzir ove nalaze, Moore (2013) je predložio teoriju visine tona koja u sebi uključuje i načelo salve i analizator uzoraka. Dakle, slično kao i kod čistih tonova, za cjelovito razumijevanje doživljaja visine složenih tonova potrebno je uzeti u obzir i elemente teorije mjesta/uzorka i teorije vremena. Na kraju istaknimo da je ovaj pregled teorija visine tona krajnje pojednostavljen s obzirom na to da zapravo postoji više različitih teorija mjesta/uzorka, više teorija vremena kao i više teorija koje kombiniraju elemente temporalnog koda i analizatora uzorka. Teorije se međusobno razlikuju s obzirom na specifične mehanizme koje predlažu, a više informacija o njihovoj relativnoj uspješnosti u objašnjavanju empirijskih nalaza može se pronaći u preglednim radovima Yost (2009) i Oxenham (2013) kao i u knjizi koju su uredili Plack i sur. (2005).

Tablica 12.1. Usporedba teorija o visini tona s obzirom na vrstu podražaja koju mogu ili ne mogu objasniti

Percepcija tona	Teorije mjesta/uzorka	Teorije vremena
Bez temeljne frekvencije	Da	Da
Dominacija razriješenih harmonika (Plomp, 1967)	Da	Ne
Samo s nerazriješenim harmonicima	Ne	Da

12.4.3. Drugi subjektivni doživljaji zvuka

U svakodnevnom kontekstu zvuk je složeni podražaj čija se svojstva te uvjeti prezentacije i slušanja mogu kombinirati na iznimno mnogo načina. Stoga ne iznenađuje da osim glasnoće, visine i timbra postoje i druge subjektivne dimenzije kojima se opisuje doživljaj zvuka. Pri simultanoj ili sukcesivnoj prezentaciji dvaju tonova možemo ih doživjeti kao **konsonantne** (skladne ili ugodne), ili pak **disonantne** (neskladne ili neugodne). Taj subjektivni dojam je povezan s odnosima temeljnih frekvencija prezentiranih tonova. Konsonanca se najčešće povezuje s jednostavnim omjerima, tj. s omjerima koji sadrže male cijele brojeve. Primjerice, kvinta je interval od pet stupnjeva na glazbenoj ljestvici (sedam polutonova), a karakterizira ga omjer frekvencija 3 : 2. Primjerice, interval među tonovima A4 i E5 tvori kvintu. E5 ima temeljnu frekvenciju

660 Hz, a A4 440 Hz pa je omjer među njima 3 : 2. Takvi pravilni omjeri omogućavaju poravnanja među harmonijskim komponentama dvaju tonova što stvara doživljaj sklada. Disonantni parovi tonova su karakterizirani složenim omjerom frekvencija i kod njih nema harmoničnog poravnanja. Primjerice, tonovi koji su udaljeni dva polutona (durska sekunda), poput tonova A4 (440 Hz) i B4 (449 Hz) tvore disonantni par.

Složeniji subjektivni doživljaji zvuka uključuju i volumen i gustoću zvuka. Volumen zvuka je doživljaj prostorne ispunjenosti zvukom i masivnosti zvučnog događaja, tj. doživljaj da zvuk ima tijelo ili prostornu veličinu (povezen je i s doživljajima punine, veličine i prostornosti zvuka). Dobrim dijelom, ali ne isključivo, volumen ovisi o intenzitetu (odnosno doživljenoj glasnoći) i stoga brojni glazbeni uređaji imaju upravljalo koje se odnosi na kontrolu „volumena". Volumen ovisi i o obilježjima prostora, spektralnim faktorima, i kompleksnosti izvora zvuka. Veća reverberacija (koja ovisi o prostoru) povećava percipiranu veličinu zvuka. Širina frekvencijskog spektra i veća zastupljenost niskih frekvencija također povećavaju subjektivni volumen i masivnost. Slično čini veća kompleksnost izvora zvuka koja se postiže bogatstvom harmonika i brojem izvora zvukova (npr. orkestar zvuči veće).

Gustoća zvuka je povezana sa subjektivnim doživljajem zbijenosti, zasićenosti ili debljine zvuka i povezana je s količinom zvučne energije po jedinici spektra ili vremena (povezana je sa spektralnom i vremenskom gustoćom te slušnom teksturom). U tom smislu zvuk će se činiti guščim ako istovremeno uključuje veći broj komponenti (veći broj izvora, instrumenata ili tonova, tj. ako je polifoničan), ako je spektralno zbijeniji (uključuje veći broj bliskih harmonika koji su dovoljno izraženi), ako je vremenski zbijeniji (ako se sastoji od više zvukova ili tonova prezentiranih u jedinici vremena i ako ima veću ritmičku složenost) i ako dolazi do perceptivnog stapanja više elemenata u jednu slušnu teksturu. Suprotno tomu, ako čujemo jasno odvojene izvore zvukova, percipirana gustoća će se umanjiti.

12.5. Lokalizacija zvuka u prostoru

Važno obilježje zvuka je i udaljenost i smjer iz kojeg dolazi. Sposobnost lokalizacije zvuka u prostoru važna je za preživljavanje jer omogućava da usmjerimo pažnju prema izvoru potencijalne opasnosti ili prema izvoru hrane koji direktno ne vidimo. Također, lokalizacija zvuka olakšava razlaganje mješavine složenih zvukova na odvojene izvore s obzirom na to odakle pojedini zvukovi dolaze (slika 12.8.). Za razliku od retine koja direktno kodira

vidni prostor, pužnica nema mogućnosti za takvu reprezentaciju, pa slušni sustav mora napraviti dodatne izračune kako bi mogao stvoriti reprezentaciju slušnog prostora.

Položaj izvora zvuka određuje se relativno s obzirom na glavu opažača pomoću dviju ravnina. To su horizontalna ravnina koja prolazi sredinom glave u razini ušiju (pomaci lijevo-desno) i medijalna (vertikalna) ravnina koja sagitalno prolazi kroz sredinu glave i koja je okomita na horizontalnu ravninu (pomaci gore-dolje). Na medijalnoj ravnini sve su točke jednako udaljene od lijevog i desnog uha. Položaj izvora zvuka u horizontalnoj ravnini određen je azimutom, tj. kutom koji zatvaraju linija od opažača do izvora zvuka i linija koja se proteže od opažača ravno naprijed. Na isti način definira se nagib (engl. *elevation*), tj. kut koji određuje položaj izvora zvuka u medijalnoj ravnini.

Sve točke na horizontalnoj ravnini imaju nagib 0° kao što i sve točke na medijalnoj ravnini imaju azimut 0°. Objekt koji se nalazi točno ispred opažača u razini njegovih ušiju ima azimut 0° i nagib 0°. Objekt koji se nalazi točno iznad opažača ima azimut 0° i nagib 90°, a objekt koji se nalazi horizontalno, ali bočno, tj. točno nasuprot lijevom uhu ima azimut 90° i nagib 0°. S aspekta psihofizike, važno pitanje je kolika je preciznost



Slika 12.8. Lokalizacija izvora zvuka u prostoru važna je pri percipiranju svih tipova zvukova pa tako i pri slušanju govora. Pojedini govor lakše se razumije u žamoru ako jasno odredimo smjer iz kojeg stiže. Na ovoj slici, zbog blizine i azimuta od 90°, smjer govornice vrlo se lako doživljava i zatvorenih očiju.

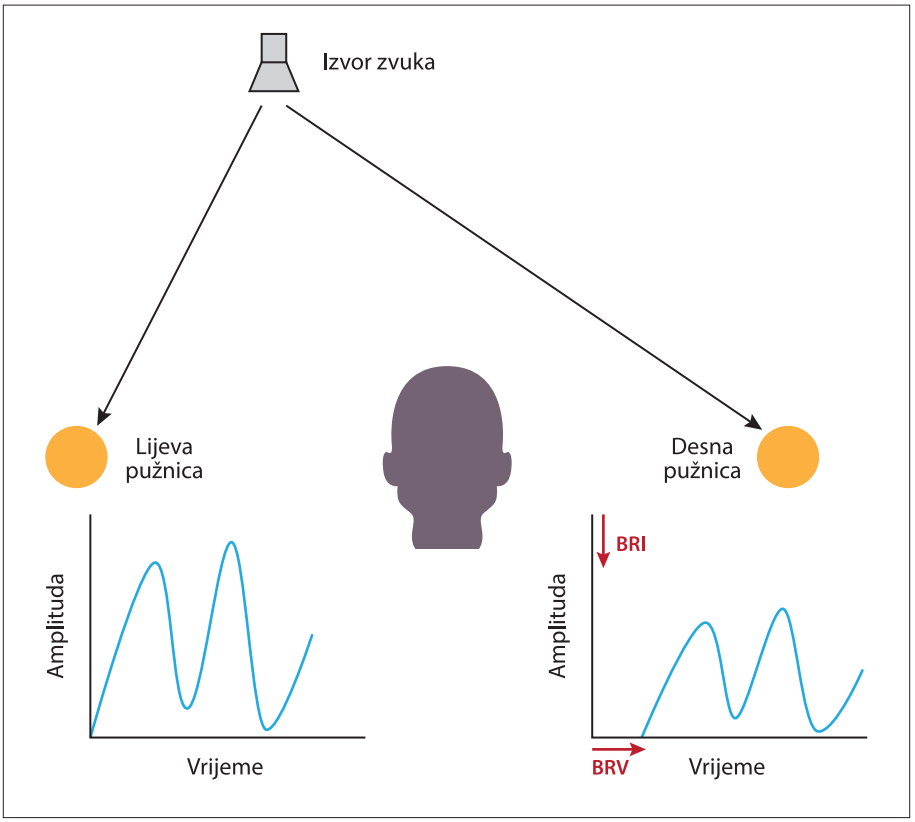
lokalizacije izvora zvuka. U tu se svrhu mjeri najmanji kutni pomak koji ispitanik može detektirati i koji se zove **minimalni čujni kut** (engl. *minimal audible angle* – MAA). MAA se posebno mjeri za horizontalnu i za medijalnu ravninu. U horizontalnoj ravnini, MAA za čiste tonove je najmanji pri azimutu od 0° i postupno se povećava kako se povećava i azimut. Pri tome MAA se mijenja i s obzirom na frekvenciju čistog tona jer je najmanji za zvukove do 1 kHz, a najveći je u rasponu od 1.5 do 2 kHz te oko 8 kHz, ali o tome više u idućem poglavlju.

12.5.1. Teorija dvostruke lokalizacije zvuka

Raspored ušiju na glavi daje dva znaka koji mogu poslužiti za lokalizaciju u horizontalnoj ravnini. Naime, uši su smještene na suprotnim stranama glave i međusobno razmaknute oko 14 cm. Zbog toga zvuk mora putovati nešto duže da dođe do uha koje je udaljenije od izvora zvuka i time se stvara **binauralna razlika u vremenu i fazi (BRV)** dolaska zvuka. Nadalje, zvuk mora zaobići glavu kako bi došao do uha koje je udaljenije od izvora zvuka. Drugim riječima, glava baca **slušnu sjenu** na udaljenije uho. Zbog toga je zvuk koji stiže do udaljenijeg uha nešto slabijeg intenziteta, odnosno izgubio je dio energije u odnosu na zvuk koji dolazi do bližeg uha, a to se naziva **binauralna razlika u intenzitetu zvuka (BRI)** (Blauert, 1997; Middlebrooks i Green, 1991). Ilustraciju razlika u zvuku koji doseže dva uha što onda čini znakove za lokalizaciju zvukova možemo vidjeti na slici 12.9.

Britanski fizičar Lord Rayleigh (1842. – 1919.) je predložio **teoriju dvostruke lokalizacije zvuka** (engl. *duplex theory*) prema kojoj slušni sustav istovremeno upotrebljava i BRV i BRI. BRI je efikasniji znak za lokalizaciju zvukova frekvencija viših od 2 kHz. Naime, BRI je veći i lakše ga je detektirati za zvukove viših frekvencija jer za njih glava predstavlja veću prepreku, odnosno apsorbira veću količinu njihove energije. S druge strane, BRV je efikasniji znak za lokalizaciju zvukova frekvencija nižih od 1.5 kHz. Naime, kod zvukova viših od 1.5 kHz, slušni sustav ne može razlikovati BRV od valne duljine samog vala. Podrška za ovu teoriju je činjenica da je lokalizacija zvuka najslabija u rasponu od 1.5 do 2 kHz. To je upravo granični raspon frekvencija između područja gdje je efikasan BRI i područja gdje je efikasan BRV. Međutim, treba naglasiti da teorija dvostruke lokalizacije dobro opisuje samo lokalizaciju čistih tonova, dok se kod složenih zvukova upotrebljavaju i drugi znakovi (Blauert, 1997; Middlebrooks i Green, 1991).

BRI i BRV ne daju nedvosmislenu informaciju o lokaciji svih točaka u prostoru. Naime, postoje odvojene točke koje proizvode isti BRI i BRV kao što su točke koje



Slika 12.9. Znakovi za lokalizaciju zvuka u prostoru. S obzirom na to da se izvor zvuka u ovom primjeru nalazi lijevo od opažača, zvuk stiže u desnu pužnicu s malim kašnjenjem i sa smanjenim intenzitetom u odnosu na lijevu pužnicu. BRV– binauralna razlika u vremenu, BRI – binauralna razlika u intenzitetu.

se nalaze ravno ispred i iza nas, odnosno točke s azimutom od 0° i 180°. Također, postoje **stošci konfuzije**, tj. skupovi točaka koje proizvode isti BRV, a nalaze se na zamišljenom plaštu stošca čiji se vrh nalazi u središtu glave. Rješenje za ovaj problem neodređenosti lokacija je pomicanje glave. Naime svaki položaj glave ima svoj stožac konfuzije te se pomicanjem glave smanjuje vjerojatnost greške u lokalizaciji. Također, slušni se sustav koristi vertikalnim znakovima za lokaciju koje ćemo opisati u sljedećem poglavlju.

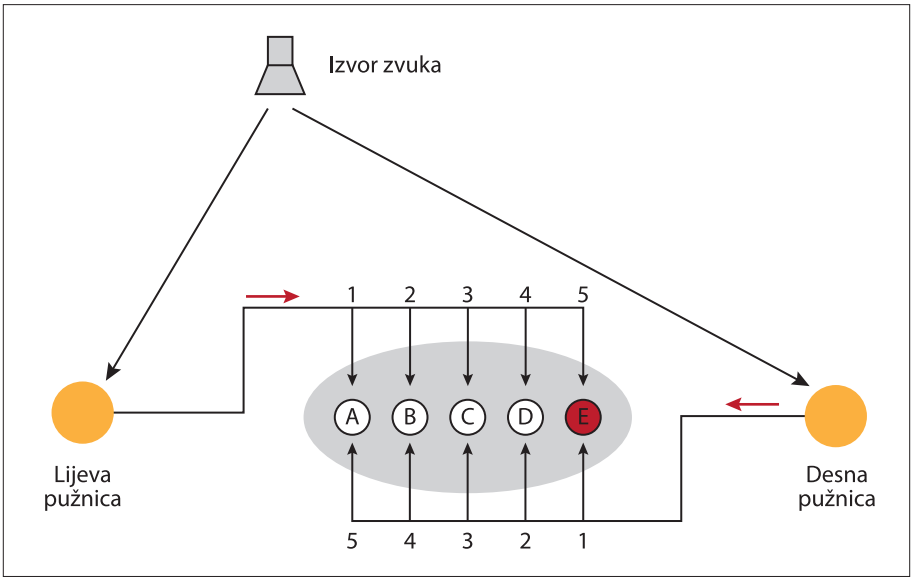
Neuronsku osnovu lokalizacije zvuka u horizontalnoj ravnini čine **binauralni neuroni**, tj. neuroni koji primaju električne impulse iz oba uha. Zanimljivo je da za razliku od vida gdje do binokularnih interakcija dolazi tek u primarnome vidnom korteksu, kod

sluha binauralne interakcije počinju već u moždanom deblu, tj. u superiornoj olivarnoj jezgri (SOC) gdje su identificirane dvije grupe binauralnih neurona:

- Neuroni za BRV smješteni su u medijalnom dijelu SOC-a.
- Neuroni za BRI smješteni su u lateralnom dijelu SOC-a.

Neuroni za BRV primaju ekscitacijske projekcije i iz ipsilateralne i iz kontralateralne pužnične jezgre. Oni imaju iznimnu vremensku osjetljivost jer mogu detektirati binauralnu razliku od 10 mikrosekundi. Jeffress (1948) je predložio **model detekcije koincidencije** kako neuroni mogu postati osjetljivi na BRV. Prema modelu, svaki neuron za BRV se aktivira kada istovremeno primi ekscitaciju iz dviju pužničnih jezgara. Pri tome ključnu ulogu imaju različite duljine aksona iz dviju pužničnih jezgara koje sustavno variraju među neuronima za BRV tako da kompenziraju male razlike u vremenu dolaska zvuka do oba uha.

Slika 12.10. pomaže nam predočiti kako ovaj proces detekcije koincidencije funkcionira. Razmotrimo pet neurona za BRV označenih slovima od A do E. Neuron A prima



Slika 12.10. Neuroni u medijalnoj superiornoj olivarnoj jezgri osjetljivi za binauralne razlike u vremenu (BRV). Slova označavaju neurone osjetljive na različite BRV-ove. Brojevi označavaju duljine aksona tako da 1 označava najkraći, a 5 najdulji akson koji projicira iz pužničnih jezgara.

kraći akson od lijeve i duži akson od desne pužnične jezgre. S druge strane, neuron E prima kraći akson od desne, a duži akson iz lijeve pužnične jezgre. Pretpostavimo da zvuk dolazi s lijeve strane tako da se neuronska aktivnost prije javlja u lijevoj nego desnoj pužničnoj jezgri. Posljedica toga je da će se impulsi iz obiju pužničnih jezgara sresti kod neurona E jer su duljine njegovih aksona podešene tako da kompenziraju upravo BRV koji proizvodi zvuk. Kada bi se izvor zvuka pomaknuo malo udesno, BRV bi se smanjio tako da bi se aktivirao neuron D i tako dalje. Dakle, kako se izvor zvuka pomiče slijeva nadesno, tako se aktivnost u SOC-u pomiče od neurona E prema neuronu A i na taj način signalizira promjenu u horizontalnom položaju izvora zvuka.

Empirijske provjere pokazale su da Jeffressov model detekcije koincidencije dobro objašnjava lokalizaciju zvuka kod ptica jer su u njihovu SOC-u otkriveni neuroni koji su precizno podešeni za određeni BRV kako to sugerira slika 12.10. S druge strane, kod sisavaca su otkriveni neuroni koji reagiraju na različite BRV-ove, odnosno nisu precizno podešeni za jedan BRV. Stoga se pretpostavlja da kod sisavaca slušni korteks računa razliku u ukupnoj aktivaciji lijevog i desnog SOC-a kao znak na lokalizaciju izvora zvuka. Naime, lijevi SOC će snažnije reagirati u situaciji kada impulsi prije dolaze iz lijeve nego desne pužnične jezgre, a desni će SOC snažnije reagirati kada impulsi prije dolaze iz desne nego lijeve pužnične jezgre. Stoga, što je veća razlika u aktivnosti dvaju SOC-eva, to znači da je izvor zvuka pomaknut više k onoj strani iz koje dolazi veća aktivnost (McAlpine i Grothe, 2003).

Neuroni za BRI koji su smješteni u lateralnom SOC-u primaju ekscitacijske projekcije iz ipsilateralne i inhibicijske projekcije iz kontralateralne pužnične jezgre. Na taj način oni računaju razliku u veličini neuronske aktivnosti dviju pužničnih jezgara koja je pak određena BRI-jem. Što je BRI veći, to će i aktivnost neurona za BRI biti veća i signalizirat će da je izvor zvuka bliži azimutu od 90° ili 270°, ovisno o tome promatramo li lijevi ili desni SOC. S druge strane, ako je azimut izvora zvuka 0° ili 180°, ekscitacija i inhibicija koje dolaze iz dviju pužničnih jezgara bit će podjednake te će se međusobno poništiti i neuroni za BRI se neće aktivirati.

12.5.2. Vertikalna ravnina

Za razliku od lokalizacije zvuka u horizontalnoj ravnini koja se oslanja na binauralne znakove koje smo opisali u prethodnom poglavlju, lokalizacija u vertikalnoj ravnini oslanja se na monauralne znakove koji su povezani s vanjskim uhom. Ako pobliže promotrimo ušnu školjku, vidjet ćemo da je ona asimetrično naborana i savijena. Upravo

takav specifičan oblik omogućava ušnoj školjki da djeluje kao akustični filter koji selektivno pojačava ili oslabljuje amplitude valova na različitim frekvencijama. Ovdje su važna dva obilježja ušne školjke. Prvo, njezina je veličina oko 6 cm, što znači da može utjecati samo na zvukove s frekvencijama višim od 6 kHz jer samo oni imaju dovoljno male valne duljine da ih ušna školjka zahvati. Drugo, ušna školjka unosi u nadolazeći zvučni val karakteristične brjegove i dolove koji se pomiču prema višim frekvencijama kako se izvor zvuka podiže u prostoru. Naravno, to je moguće detektirati samo kod zvukova koji se sastoje od širokog pojasa frekvencija, pri čemu ušna školjka ostavlja svoj „potpis" samo na pojasu visokih frekvencija. Podrška hipotezi da je ušna školjka važna za vertikalnu lokalizaciju je istraživanje u kojem su ispitanicima stavili gumene navlake na ušne školjke koje su prekrile njihove nabore i time ih neutralizirale. Zbog navlaka je lokalizacija izvora zvuka bila mnogo lošija, i to posebno za pojasni šum sa središnjim frekvencijama u rasponu od 8 do 10 kHz (Gardner i Gardner, 1973).

12.5.3. Efekt prvenstva

U tipičnoj okolini u kojoj se nalaze različiti predmeti i prepreke poput zidova i stropova, zvukovi se kreću u prostoru višestrukim putanjama. To znači da osim direktnog puta od izvora do slušatelja zvuk prolazi kroz višestruke refleksije od površina u okolini koje se nazivaju **reverberacije**. Specifične reverberacije postoje u manjim prostorijama, većim prostorijama, dvoranama, halama i stadionima. Reverberacije otežavaju određivanje stvarne lokacije izvora zvuka jer isti zvuk zapravo dolazi do slušatelja s raznih strana odbijajući se od mnogobrojnih čvrstih površina. Jakoj reverberaciji svjedočimo kad, na primjer, slušamo zvuk koji dolazi od udaljenog kraja betonskog hodnika ili stubišta, a umjerenoj kada slušamo predavanje u učionici. Zvuk glasa predavača ne stiže samo direktno iz smjera gdje se nalazi predavač, već se njegov glas reflektira od svih zidova pa stiže i iz smjerova bočno od nas, iznad nas i iza nas. Međutim, reverberacije ne predstavljaju prevelik problem jer se slušni sustav koristi direktnim zvukom, odnosno zvukom koji prvi stiže do opažača kao odrednicom za lokaciju, dok se reverberacije koje stižu s malim zakašnjenjem spajaju s direktnim zvukom i zanemaruju. Ova se pojava zove **efekt prvenstva**. Pretpostavlja se da je efekt prvenstva više kognitivni nego osjetni efekt jer na njega utječu očekivanja i prethodno znanje o izvorima zvukova i akustici prostorije.

Ilustracija efekta prvenstva je **iluzija jednog zvučnika**. Ako stanemo točno na pola puta između dvaju zvučnika stereouređaja, imat ćemo dojam da zvuk dolazi iz sredine

(a ako obratimo pažnju, možemo čuti doprinos svakog od dvaju zvučnika) kao što i očekujemo od stereoreprodukcije. Međutim, ako se primaknemo bliže jednom zvučniku, tako da je vremenska razlika između njih veća od 1 ms, pojavit će se efekt prvenstva, odnosno imat ćemo dojam kao da sav zvuk dolazi samo iz bližeg zvučnika, dok iz udaljenijeg zvučnika ne dolazi ništa.

12.5.4. Procjena udaljenosti od izvora zvuka

Osim lokacije, važno je dobro procijeniti i udaljenost od izvora zvuka. U tu svrhu, slušni sustav upotrebljava nekoliko znakova, kao što su promjene u intenzitetu i spektralnoj kompoziciji zvuka. Postoji fizikalna pravilnost (zakon inverznog kvadrata) koja kaže da intenzitet zvuka opada s kvadratom udaljenosti od izvora. To znači da će svako udvostručenje udaljenosti od izvora dovesti do četverostrukog smanjenja intenziteta zvuka. Dakle, udaljeniji se izvori zvuka čine tišima od bližih. Ovaj je znak koristan kada je prisutno više izvora zvuka i kada treba odrediti njihovu relativnu udaljenost (koji je izvor bliži). Međutim, kada opažač može hodati prema izvoru zvuka, može odrediti i njegovu apsolutnu udaljenost. S promjenom udaljenosti mijenja se i spektar složenog zvuka. Što je izvor zvuka udaljeniji, to će u njemu sve više prevladati niže frekvencijske komponente, a zvuk će postati dublji i mutniji. Razlog tomu je što molekule zraka u većoj mjeri apsorbiraju energiju viših frekvencijskih komponenti zvuka pa će one biti utišane s porastom udaljenosti. Pored toga, ako između nas i izvora zvuka postoje fizičke prepreke, one efikasnije zaustavljaju visoke frekvencije, dok ih niskofrekventni zvukovi zaobilaze. Međutim, ovaj je znak djelotvoran samo ako unaprijed poznajemo izvor zvuka kao i za određivanje relativne udaljenosti. Za nepoznati izvor zvuka ne možemo razlučiti utjecaj udaljenosti od intrinzičnih spektralnih svojstava zvuka kakva su na izvoru.

Promjene u intenzitetu i spektralnoj kompoziciji zvuka upotrebljavaju se za procjene udaljenosti od izvora zvuka koji se nalazi u slobodnom prostoru. U prostorijama koje stvaraju reverberacije znakovi za udaljenost su omjer intenziteta direktnog i reflektiranog zvuka kao i kašnjenje reflektiranog zvuka u odnosu na direktni zvuk. Pri tome treba imati na umu da, iako reflektirani zvuk ne percipiramo kao odvojeni zvuk nego ga stapamo s direktnim zvukom kao što smo naveli u prethodnom poglavlju, ipak se slušni sustav može koristiti informacijama koje nudi reflektirani zvuk. Na primjer, Békésy (1960) je pokazao da se sustavnim mijenjanjem intenziteta i kašnjenja reflektiranog zvuka u odnosnu na direktni zvuk stvara dojam kao da se izvor zvuka pomiče prema ili

od opažača. Ovi se znakovi mogu upotrijebiti i za apsolutnu i relativnu procjenu udaljenosti i efikasni su i za izvore zvuka koji nisu otprije poznati opažaču. Također, kod reflektiranog zvuka dolazi i do spektralnih promjena u odnosu na direktni zvuk, pa i to može poslužiti kao znak za procjenu udaljenosti.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Sve teme opisane u ovom poglavlju detaljnije su obrađene u Moore (2013) i Plack (2014), udžbenicima koji se smatraju klasikom za psihologiju sluha, te ih stoga preporučujemo za sve zainteresirane. Pored toga, ovi udžbenici opisuju i mnoge druge važne teme kao što su perceptivna organizacija zvuka, percepcija govora i glazbe kao i oštećenja sluha. Visina tona je temelj za percepciju glazbe, pa je ovoj temi posvećeno mnogo teorijskog i empirijskog rada, a dobar pregled tog područja je knjiga koju su uredili Plack i sur. (2005). O lokalizaciji zvuka može se više pročitati u Blauert (1997) i Middlebrooks i Green (1991).

Pojmovnik

Apsolutni prag sluha
Najmanji intenzitet zvučnog podražaja koji osoba može detektirati. Ovisi o frekvenciji zvuka, načinu prezentacije (slušalice ili zvučnici) i fiziološkim razlikama među ljudima.
Vidjeti i: minimalni čujni pritisak, monauralna prezentacija

Analiza profila
Strategija slušne diskriminacije temeljena na razlikama u intenzitetu pojedinih frekvencijskih komponenti složenog zvuka.
Vidjeti i: diferencijalna osjetljivost, složen zvuk

Azimut
Smjer iz kojeg zvuk dolazi izražen kao kut u horizontalnoj ravnini oko glave (0° – ispred, 180° – iza).
Vidjeti i: lokalizacija zvuka, minimalni čujni kut

Binauralna prezentacija
Prezentacija zvuka u oba uha istovremeno. Takva prezentacija omogućuje bolju detekciju i lokalizaciju zvuka.
Vidjeti i: monauralna prezentacija, lokalizacija zvuka

Binauralna razlika u intenzitetu (BRI)
Razlika u jačini zvuka koji dolazi u lijevo i desno uho, važna za lokalizaciju izvora visokofrekventnih zvukova.
Vidjeti i: dvostupanjska teorija lokalizacije zvuka, binauralni neuroni

Binauralna razlika u vremenu i fazi (BRV)
Razlika u vremenu i fazi dolaska zvuka do svakog uha, posebno važna za lokalizaciju niskofrekventnih zvukova.
Vidjeti i: dvostupanjska teorija lokalizacije zvuka, binauralni neuroni

Binauralni neuroni
Neuroni koji primaju impulse iz oba uha i omogućavaju usporedbu signala radi lokalizacije izvora zvuka.
Vidjeti i: superiorna olivarna jezgra, lokalizacija zvuka

Diferencijalna osjetljivost sluha
Sposobnost uočavanja razlika u intenzitetu, frekvenciji ili trajanju zvuka. Najveća je u srednjem frekvencijskom rasponu (1000–5000 Hz).
Vidjeti i: analiza profila

Dinamički raspon sluha
Raspon intenziteta između apsolutnog praga sluha i praga boli izazvane zvukom.

Najveći raspon je za zvukove između 1000 i 5000 Hz i iznosi više od 100 dB.
Vidjeti i: apsolutni prag sluha

Dvostupanjska teorija lokalizacije zvuka
Teorija prema kojoj se niskofrekventni zvukovi lokaliziraju putem binauralnih razlika u vremenu i fazi dolaska zvuka, a visokofrekventni putem binauralnih razlika u intenzitetu zvuka.
Vidjeti i: lokalizacija zvuka, binauralni neuroni

Efekt prvenstva
Perceptivna tendencija da se za lokalizaciju upotrebljava prvi zvuk koji stigne do slušatelja, dok se reflektirani (kasniji) zvukovi zanemaruju.
Vidjeti i: reverberacija, lokalizacija zvuka

Glasnoća zvuka
Subjektivni doživljaj intenziteta zvuka. Ovisi prije svega o amplitudi, ali i o frekvenciji, trajanju, složenosti zvuka i načinu prezentacije.
Vidjeti i: son skala, slušna adaptacija

Harmonici
Cjelobrojni višekratnici temeljne frekvencije koji zajedno tvore složene tonove i doprinose timbru zvuka.
Vidjeti i: temeljna frekvencija, timbar

Iluzija jednog zvučnika
Perceptivni doživljaj da zvuk dolazi iz jednog izvora (zvučnik) kada istovremeni zvukovi iz dvaju ili više izvora i stignu gotovo u isto vrijeme do slušatelja.
Vidjeti i: efekt prvenstva, binauralna prezentacija

Iluzija nedostajuće temeljne frekvencije
Perceptivni doživljaj kod kojeg slušatelj čuje temeljnu frekvenciju zvuka iako ona nije fizički prisutna, nego su prisutni samo harmonici.
Vidjeti i: harmonici, visina tona

Istovremeno maskiranje
Vrsta maskiranja gdje se ciljni ton i maska prezentiraju istovremeno, što otežava detekciju mete.
Vidjeti i: slušno maskiranje, informacijsko maskiranje

Kritični pojas frekvencija
Raspon frekvencija oko ciljnog tona unutar kojeg dodatni tonovi utječu na percepciju ciljnog tona.
Vidjeti i: vremenska sumacija, slušno maskiranje

Krivulje jednake glasnoće
Krivulje koje pokazuju nivoe glasnoće za različite frekvencije zvuka.
Vidjeti i: dinamički raspon sluha

Lokalizacija zvuka
Sposobnost određivanja smjera i udaljenosti izvora zvuka. Temelji se na binau-

ralnim razlikama u vremenu i intenzitetu zvuka.
Vidjeti i: dvostupanjska teorija lokalizacije zvuka, minimalni čujni kut

Maskiranje unatrag
Vrsta maskiranja gdje se maska pojavljuje kratko nakon ciljnog zvuka. Efekt se javlja samo ako je interval manji od 25 ms.
Vidjeti i: slušno maskiranje, maskiranje unaprijed

Maskiranje unaprijed
Vrsta maskiranja gdje se maska prezentira prije mete, s međupodražajnim intervalom do 300 ms.
Vidjeti i: slušno maskiranje, maskiranje unatrag

Mel skala
Psihofizička skala za mjerenje visine zvuka. Jedinica je mel, a 1000 mela odgovara tonu od 1000 Hz na 40 dB.
Vidjeti i: visina zvuka, frekvencija

Monauralna prezentacija
Prezentacija zvuka samo u jedno uho. Obično dovodi do lošije detekcije i lokalizacije zvuka u odnosu na binauralnu prezentaciju.
Vidjeti i: binauralna prezentacija, slušno maskiranje

Reverberacija
Višestruko odbijanje zvučnih valova od površina u okolini. Reverberacije otežavaju određivanje stvarne lokacije izvora zvuka jer isti zvuk zapravo dolazi do slušatelja s raznih strana odbijajući se od mnogobrojnih čvrstih površina.
Vidjeti i: efekt prvenstva, procjena udaljenosti zvuka

Složeni zvuk
Zvuk koji se sastoji od više frekvencijskih komponenti (harmonika). Većina prirodnih i govornih zvukova su složeni zvukovi.
Vidjeti i: harmonici, timbar

Slušna adaptacija
Smanjenje osjetljivosti sluha pri duljem izlaganju zvuku.
Vidjeti i: glasnoća zvuka, slušni zamor

Slušni zamor
Privremeno smanjenje osjetljivosti nakon izlaganja glasnim zvukovima.
Vidjeti i: slušna adaptacija

Slušna sjena
Fenomen smanjenja intenziteta zvuka koji dolazi do jednog uha zbog prepreke koju predstavlja glava. Najizraženija je kod visokofrekventnih zvukova, čije valne duljine ne mogu zaobići glavu, stvarajući razliku u intenzitetu između dva uha. Ova razlika je važan znak za lokalizaciju izvora zvuka.
Vidjeti i: binauralna razlika u intenzitetu, lokalizacija zvuka, dvostupanjska teorija lokalizacije zvuka

Slušno maskiranje
Povećanje praga za detekciju zvuka zbog prisutnosti drugih zvukova. U laboratoriju se slušno maskiranje ispituje tako da se prezentira čisti ton koji nazivamo ciljni ton ili meta uz koji se dodaje drugi zvuk koji nazivamo maska.
Vidjeti i: istovremeno maskiranje, maskiranje unaprijed, maskiranje unatrag

Son skala
Psihofizička skala za mjerenje glasnoće. Jedinica je son, a 1 son odgovara glasnoći zvuka od 1000 Hz pri 40 dB.
Vidjeti i: glasnoća zvuka

Teorija mjesta
Teorija o percepciji visine tona koja se zasniva na načelu mjesta odnosno prostornom kodu. Visina tona određena je mjestom maksimalne ekscitacije pužnice.
Vidjeti i: teorija vremena, teorija uzorka, visina tona

Teorija uzorka
Modernija verzija teorije mjesta koja se zasniva na reprezentaciji razriješenih harmonika na bazilarnoj membrani. Visina tona određena je temeljnom frekvencijom one harmonijske serije koja se najbolje poklapa s opaženim razriješenim harmonicima.
Vidjeti i: teorija mjesta, teorija vremena, visina tona

Teorija vremena
Teorija o percepciji visine tona koja se zasniva na načelu salve odnosno vremenskom kodu. Visina tona određena je vremenskim intervalom između okidanja impulsa neurona koji čine salvu.
Vidjeti i: teorija mjesta, teorija uzorka, visina tona

Timbar
Subjektivni doživljaj zvuka koji omogućuje razlikovanje dvaju zvukova iste visine i glasnoće, ali proizvedenih različitim izvorima (npr. violina i flauta). Određen je harmonicima odnosno spektralnim komponentama zvuka.
Vidjeti i: harmonici

Visina tona
Subjektivni doživljaj koliko je ton visok ili nizak. Primarno je određena frekvencijom čistog tona odnosno temeljnom frekvencijom kod složenog tona.
Vidjeti i: mel skala

Zvučna sjena
Smanjenje intenziteta zvuka na uhu udaljenijem od izvora, uzrokovano preprekama kao što je glava. Važno za lokalizaciju zvuka.
Vidjeti i: binauralna razlika u intenzitetu, lokalizacija zvuka

LITERATURA

ATTNEAVE, F. i OLSON, R. K. (1971). Pitch as a medium: a new approach to psychophysical scaling. *American Journal of Psychology, 84*(2), 147–166.

BLAUERT, J. (1997). *Spatial hearing: The psychophysics of human sound localization*. MIT Press.

BURNS, E. M. i VIEMEISTER, N. F. (1976). Nonspectral pitch. *Journal of the Acoustical Society of America, 60*(4), 863–869. https://doi.org/10.1121/1.381166

FLETCHER, H. (1940). Auditory patterns. *Review of Modern Physics, 12*, 47–65. https://doi.org/10.1103/RevModPhys.12.47

FLETCHER, H. i MUNSON, W. A. (1933). Loudness, its definition, measurement and calculation. Journal of the Acoustical Society of America*, 5*, 82–108. https://doi.org/10.1121/1.1915637

GARDNER, M. B. i GARDNER, R. S. (1973). Problem of localization in the median plane: Effect of pinnae cavity occlusion. *Journal of the Acoustical Society of America, 53*(2), 400–408. https://doi.org/10.1121/1.1913336

GARNER, W. R. i MILLER, G. A. (1947). The masked threshold of pure tones as a function of duration. *Journal of Experimental Psychology, 37*(4), 293–303. https://doi.org/10.1037/h0055734

GOLDSTEIN, J. L. (1973). An optimum processor theory for the central formation of the pitch of complex tones. *Journal of the Acoustical Society of America, 54*, 1496–1516. https://doi.org/10.1121/1.1914448

GREEN, D. M. (1988). *Profile analysis*. Oxford University Press.

HELMHOLTZ, H. L. F. (1885/1954). *On the sensations of tone*. Dover.

HOUTSMA, A. J. i SMURZYNSKI, J. (1990). Pitch identification and discrimination for complex tones with many harmonics. *Journal of the Acoustical Society of America, 87*(1), 304–310. https://doi.org/10.1121/1.399297

JEFFRESS, L. A. (1948). A place theory of sound localization. *Journal of Comparative and Physiological Psychology, 41*(1), 35–39. https://doi.org/10.1037/h0061495

McALPINE, D. i GROTHE, B. (2003). Sound localization and delay lines–do mammals fit the model? *Trends in Neurosciences, 26*(7), 347–350. https://doi.org/10.1016/S0166-2236(03)00140-1

McDERMOTT, J. H. (2018). Audition. U J. T. Serences, *Stevens handbook of experimental psychology, Vol. 2: Sensation, perception & attention*. 4. izdanje (63–119). Wiley.

McGILL, W. J. i GOLDBERG, J. P. (1968). Pure-tone intensity discrimination and energy detection. *Journal of the Acoustical Society of America, 44*(2), 576–581. https://doi.org/10.1121/1.1911123

MIDDLEBROOKS, J. C. i GREEN, D. M. (1991). Sound localization by human listeners. *Annual Review of Psychology, 42*, 135–159. https://doi.org/10.1146/annurev.ps.42.020191.001031

MILLS, J. H., DUBNO, J. R., & HE, N. (1996). Masking by ipsilateral and contralateral maskers. *The Journal of the Acoustical Society of America, 100*(5), 3336–3344. https://doi.org/10.1121/1.416974

MOORE, B. C. (1973). Frequency difference limens for short-duration tones. *Journal of the Acoustical Society of America, 54*(3), 610–619. https://doi.org/10.1121/1.1913640

MOORE, B. C. J. (2013). *An introduction to the psychology of hearing* (6. Izdanje). Brill.

OXENHAM, A. J. (2013). Revisiting place and temporal theories of pitch. *Acoustical Science and Technology, 34*(6), 388–396. https://doi.org/10.1250/ast.34.388

OXENHAM, A. J., MICHEYL, C., KEEBLER, M. V., LOPER, A. i SANTURETTE, S. (2011). Pitch perception beyond the traditional existence region of pitch. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108*(18), 7629–7634. https://doi.org/10.1073/pnas.1015291108

PALMER, A. R. i RUSSELL, I. J. (1986). Phase-locking in the cochlear nerve of the guinea-pig and its relation to the receptor potential of inner hair-cells. *Hearing Research, 24*(1), 1–15. https://doi.org/10.1016/0378-5955(86)90002-x

PATTERSON, R. D. (1969). Noise masking of a change in residue pitch. *Journal of the Acoustical Society of America, 45*(6), 1520–1524. https://doi.org/10.1121/1.1911632

PLACK, C. J. (2014). *The sense of hearing* (2. izdanje). Psychology Press.

PLACK, C. J., OXENHAM, A. J., POPPER, A. J., i FAY, R. R. (2005). *Pitch: Neural coding and perception*. Springer.

PLOMP, R. (1967). Pitch of complex tones. *Journal of the Acoustical Society of America, 41*(6), 1526–1533. https://doi.org/10.1121/1.1910515

RIESZ, R. R. (1928). Differential intensity sensitivity or the ear for pure tones. *Physical Review, 31*, 867–875. https://doi.org/10.1103/PhysRev.31.867

ROSE, J. E., BRUGGE, J. F., ANDERSON, D. J. i HIND, J. E. (1967). Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squ-

irrel monkey. *Journal of Neurophysiology, 30*(4), 769–793. https://doi.org/10.1152/jn.1967.30.4.769

SCHOUTEN, J. F. (1940). The residue and the mechanism of hearing. *Proceedings of the Koninklijke Akademie Van Wetenschappen, 43*, 991–999.

SEEBECK, A. (1841). Beobachtungen über einige bedingungen der entstehung von tönen [Observations on some conditions for the formation of tones]. *Annalen der Physik und Chemie, 53*, 417–436.

SEK, A. i MOORE, B. C. (1995). Frequency discrimination as a function of frequency, measured in several ways. *Journal of the Acoustical Society of America, 97*(4), 2479–2486. https://doi.org/10.1121/1.411968

SHACKLETON, T. M. i CARLYON, R. P. (1994). The role of resolved and unresolved harmonics in pitch perception and frequency modulation discrimination. *Journal of the Acoustical Society of America, 95*(6), 3529–3540. https://doi.org/10.1121/1.409970

STEVENS, S. S. (1935). The relation of pitch to intensity. *Journal of the Acoustical Society of America, 6*(3), 150–154. https://doi.org/10.1121/1.1915715

STEVENS, S. S. (1936). A scale for the measurement of a psychological magnitude: Loudness. *Psychological Review, 43*(5), 405–416. https://doi.org/10.1037/h0058773

STEVENS, S. S. (1957). On the psychophysical law. *Psychological Review, 64*(3), 153–181. https://doi.org/10.1037/h0046162

STEVENS, S. S., VOLKMANN, J. i NEWMAN, E. B. (1937). A scale for the measurement of the psychological magnitude: Pitch. *Journal of the Acoustical Society of America, 8*(3), 185–190. https://doi.org/10.1121/1.1915893

SUZUKI, Y., i TAKESHIMA, H. (2004). Equal-loudness-level contours for pure tones. *Journal of the Acoustical Society of America, 116*(2), 918–933. https://doi.org/10.1121/1.1763601

TRAUNMÜLLER, H. (1990). Analytical expressions for the tonotopic sensory scale. *Journal of the Acoustical Society of America, 88*(1), 97–100. https://doi.org/10.1121/1.399849

VIEMEISTER, N. F. i Wakefield, G. H. (1991). Temporal integration and multiple looks. *Journal of the Acoustical Society of America, 90*(2), 858–865. https://doi.org/10.1121/1.401953

VOGTEN, L. L. M. (1974). Pure-tone masking: A new result from a new method. U E. Zwicker i E. Terhardt (Ur.), *Facts and Models in Hearing* (str. 142–155). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65902-7_20

WARD, W. D. (1970). Musical perception. U J. V. Tobias (Ur.), *Foundations of modern auditory theory, Vol. 1* (str. 407–447). Academic Press.

YOST, W. A. (2009). Pitch perception. *Attention, Perception & Psychophysics, 71*(8), 1701–1715. https://doi.org/10.3758/APP.71.8.1701

ZHENG, Y. i BRETTE, R. (2017). On the relation between pitch and level. *Hearing Research, 348*, 63–69. https://doi.org/10.1016/j.heares.2017.02.014

ZWICKER, E. (1961). Subdivision of the audible frequency range into critical bands (Frequenzgruppen). *Journal of the Acoustical Society of America, 33*(2), 248. https://doi.org/10.1121/1.1908630

ZWISLOCKI, J. J. (1972). A theory of central auditory masking and its partial validation. *The Journal of the Acoustical Society of America, 52*(2B), 644–659. https://doi.org/10.1121/1.191315

13.
Kemijski osjeti

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- kako funkcionira okusni sustav uključujući okusne receptore, neuronske putove za okus i obilježja okusne osjetljivosti
- kako funkcionira njušni sustav uključujući njušne receptore, neuronske putove za njuh i obilježja njušne osjetljivosti
- što je to aroma i kakva je njezina uloga u doživljaju hrane
- kako somatosenzorni sustav doprinosi doživljaju hrane

Kod ljudi kemijski osjeti su okus, njuh i aroma. Druge životinjske vrste, kao što su kukci i neke vrste sisavaca, koriste se feromonskom komunikacijom u koju je uključen poseban kemijski osjet. Međutim, zasad nema potvrda da i ljudi mogu detektirati feromone te ćemo ovu temu ostaviti za posebno poglavlje o neobičnim osjetnim sustavima (vidjeti poglavlje 19.4). **Kemijska osjetila**, tj. jezik i unutrašnjost nosa sadrže receptore koji se nazivaju **kemoreceptori** i koji mogu detektirati prisutnost različitih molekula u hrani koju jedemo ili u okolnom zraku. Treba istaknuti da to nisu jedini kemoreceptori u tijelu jer postoje i posebni kemoreceptori koji reagiraju na promjene u razini kisika ili drugih metabolita u krvi, kao i kemoreceptori u želucu koji detektiraju prisutnost masnih kiselina i proteina. Međutim, nas prije svega zanimaju oni kemoreceptori koji stvaraju subjektivne doživljaje – okuse, mirise i arome. Evolucijski gledano, kemoreceptori su među najstarijim vrstama receptora s obzirom na to da određeni oblik kemoreceptora imaju čak i jednostanični organizmi na svojim membranama. Naime, život je započeo u praoceanu gdje je kemijska i mehanička interakcija membrane s molekulama u neposrednoj okolini najčešći oblik ko-

munikacije s tom okolinom. Izlaskom živih bića na kopno kemijski osjet razdvojio na okus i njuh, kako bi se moglo detektirati molekule i u tekućem i u plinovitom stanju. Možemo reći da i okus i njuh detektiraju bliske podražaje kao pri kušanju hrane, a njuh pored toga detektira i udaljene podražaje kao što je, na primjer, njušenje dima udaljene vatre. Kod ljudi kemijski osjeti su u velikoj mjeri povezani s kušanjem hrane i pića (Wolfe i sur., 2021).

Kemijski osjeti imaju nekoliko važnih funkcija. Prije svega ključni su za preživljavanje jer predstavljaju zadnju liniju obrane organizma prije nego što proguta potencijalno opasnu tvar. Naime, tvari neugodnog okusa i mirisa su u pravilu štetne, neprobavljive ili otrovne i bolje ih je izbjegavati. S druge strane, tvari ugodnog okusa i mirisa su u pravilu probavljive i hranjive. Dakako, postoje i brojne iznimke kao što je, primjerice, zeleno povrće koje je, iako gorkog okusa, zdravo za ljude i treba ga konzumirati. Kemijski osjeti usko su povezani s afektivnom evaluacijom hrane jer u mnogo većoj mjeri nego drugi osjeti izazivaju ugodu ili neugodu (hedonski odgovor). U skladu s time, ljudi su nadišli temeljnu funkciju preživljavanja i koriste se različitim osjetnim svojstvima hrane kako bi osigurali vlastitu ugodu i uživanje. Tako je došlo do razvoja kulinarstva, te industrijske proizvodnje hrane i pića. Međutim, povezivanje hrane s hedonskim odgovorom može dovesti i do razvoja nezdravih sklonosti kao što je pretjerivanje s konzumacijom slatkiša i grickalica. Nadalje, kemijski osjeti su usko povezani s učenjem i pamćenjem. Kroz mehanizam evaluativnog uvjetovanja učimo povezati vlastita iskustva s hranom te tako učimo koja je hrana poželjna, a koju treba izbjegavati. Primjerice, brzo naučimo izbjegavati hranu koja nam je prethodno izazvala mučninu (naučena okusna averzija). Važna uloga kemijskih osjeta u emocionalnom pamćenju ovjekovječena je na početku romana *Put k Swannu* francuskog romanopisca Marcela Prousta (1871. – 1922.) koji je prvi dio ciklusa *U potrazi za izgubljenim vremenom*, gdje miris i okus kolačića pokreću lavinu sjećanja iz djetinjstva. U romanu se spominje okus kolačića natopljenog u čaj iako je zapravo riječ o aromi, a to je vrsta njušnog doživljaja koji nastaje pri kušanja hrane.

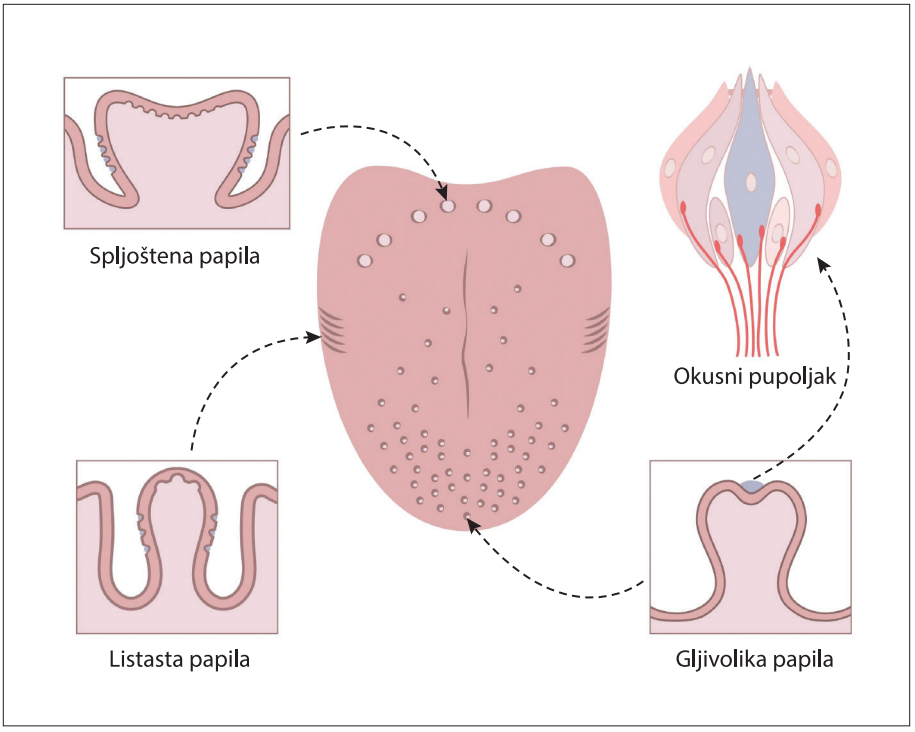
13.1. Okus

13.1.1. Okusni receptori i neuronski put za okus

Žvakanjem hrane u ustima otapaju se molekule u slini koje zatim ulaze u okusne pore na površini jezika. Pore su prazan prostor između **papila (bradavica)**, izbočina na jeziku i stražnjem dijelu nepca u kojima su smješteni **okusni pupoljci**, a to su grupe receptora za okus. Razlikujemo četiri vrste papila:

- **gljivolike (fungiformne)** papile smještene su na vrhu jezika i na stranama
- **listaste (folijske)** papile su nabori u stražnjemu bočnom dijelu jezika
- **spljoštene (cirkumvalatne)** papile velike su kružne strukture smještene u stražnjemu središnjem dijelu jezika
- **nitaste (filiformne)** su najmanje i najbrojnije papile koje nemaju okusne pupoljke pa ne sudjeluju u nastanku okusnog doživljaja. Smještene su u prednjem dijelu jezika. To su zapravo sitne iglice koje usitnjavaju hranu dok se hrana tare o jezik.

Okusni receptori imaju kratak životni vijek od nekoliko dana, i brzo se zamjenjuju novim stanicama. Stalno obnavljanje receptora omogućuje okusnom sustavu da se oporavi od ozljeda i da ostane funkcionalan i u starijoj dobi. Procjenjuje se da ljudi imaju između 2000 do 8000 pupoljaka, ali njihov broj opada s godinama. Na vrhu



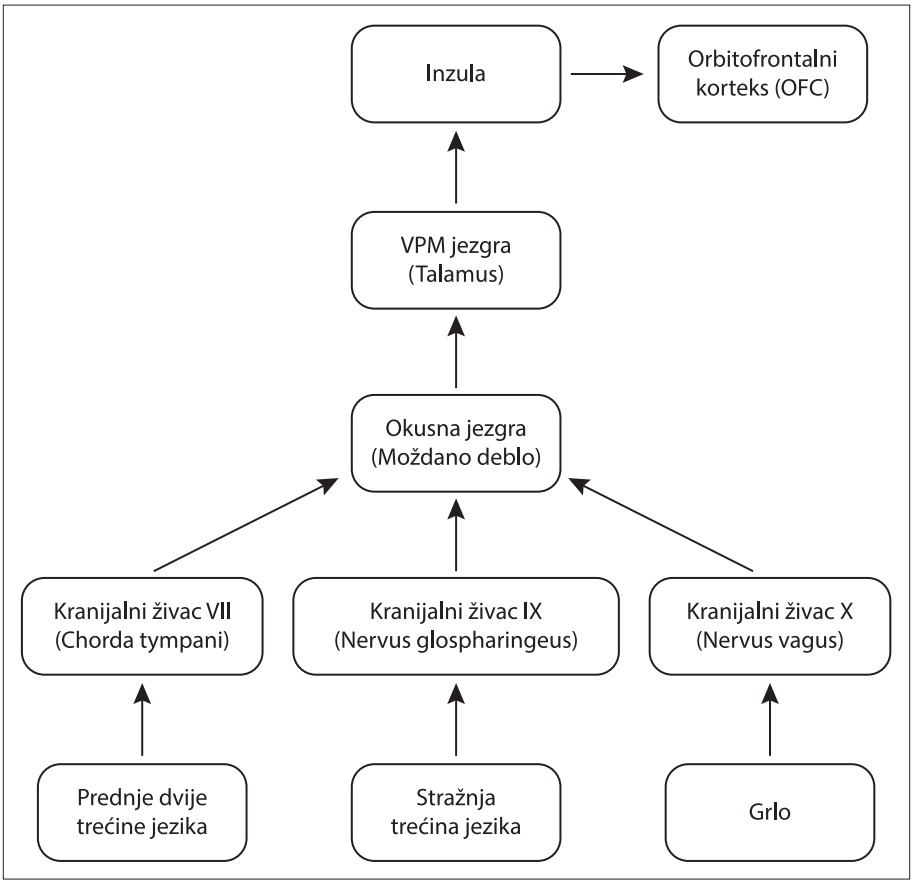
Slika 13.1. Papile i njihov tipičan smještaj na jeziku. Gore desno prikazan je okusni pupoljak. Nitaste papile nisu prikazane. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

receptora nalaze se izrasline koje zovemo **okusne trepavice (mikrovili)** koje vire u okusnu poru i na kojima se nalaze strukture na koje se vežu molekule. Okusni receptori dijele se u tri skupine. Receptori tipa I su najbrojniji, ali oni su potporne stance koje nemaju direktnu ulogu u detekciji okusa. Receptori tipa II imaju na svojim okusnim trepavicama membranske receptore povezane s G proteinom i posreduju u nastanku osjeta slatkog i gorkog. Receptori tipa II nisu sinapsama povezani s vlaknima njušnog živca, nego luče neurotransmiter adenozin trifosfat (ATP) u izvanstanični prostor. ATP se potom veže na okolna vlakna njušnog živca. Receptori tipa III posreduju okus kiselog i oni su sinapsama direktno povezani s aksonskim vlaknima (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021).

Za razliku od drugih osjeta kod kojih samo po jedan kranijalni živac prenosi impulse od osjetila do korteksa, kod okusa je situacija složenija jer čak tri kranijalna živca sudjeluju u prijenosu okusnih informacija iz jezika, a to su:

- korda timpani, bubnjička vrpca (lat. *chorda tympani*) – ogranak facijalnog živca (CN VII; lat. *nervus facialis*)
- glosofariengalni živac (CN IX; lat. *nervus glossopharyengeus*)
- vagusni živac (CN X; lat. *nervus vagus*).

Ova tri živca projiciraju prema **okusnoj jezgri** (engl. *gustatory nucleus*) koja pripada **solitarnim jezgrama** u moždanom deblu (engl. *solitary nucleus*). Stanice okusne jezgre projiciraju do **ventralne posteriorne medijalne (VPM)** jezgre smještene u stražnjem dijelu talamusa. Iz talamusa neuroni dalje projiciraju u **inzulu** ili inzularni korteks (Brodmannovo polje 36), koja se još naziva i **primarni okusni korteks**. Vlakna iz jezika projiciraju prema inzuli ipsilateralno. Važno pitanje kortikalne reprezentacije okusa je postoji li u inzuli topografska mapa koja bi odgovarala primarnim okusnim kvalitetama. Prvi pokušaji u kojima su istraživači podraživali jezik različitim otopinama i istovremeno snimali aktivnost neurona u inzuli nisu uspjeli pronaći takvu mapu. Novija istraživanja metodom optičkog oslikavanja otkrila su različite uzorke neuronske aktivacije koje izazivaju primarni okusi. Međutim, pri tome postoje velika preklapanja u neuronskoj aktivaciji te nema jasno odvojenih područja koja bi bila specijalizirana samo za jedan okus. Iz inzule neuroni projiciraju dalje u **orbitofrontalni korteks (OFC)**. Dio neurona u OFC-u je multimodalan, što znači da istovremeno reagiraju i na temperaturu, dodir, okus i miris. Iz toga možemo zaključiti da OFC integrira različite osjete, a također ih povezuje s ugodom i neugodom koju izaziva hrana, odnosno odgovoran

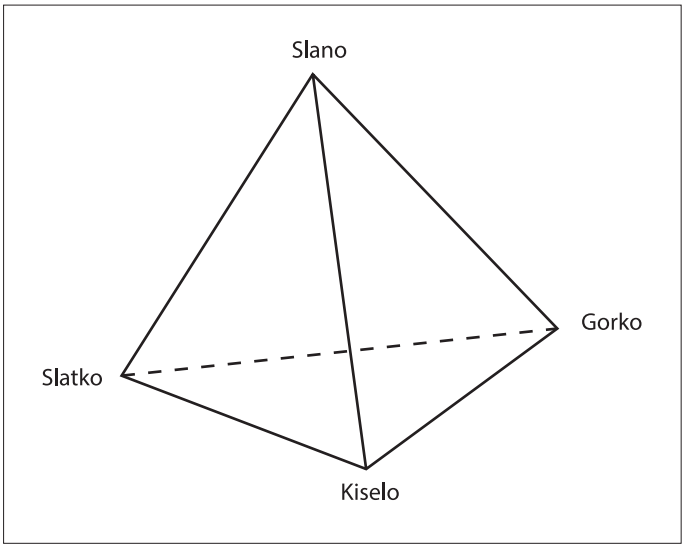


Slika 13.2. Anatomski put za okus

je za hedonski odgovor na hranu. Ponekad se naziva i sekundarni okusni i sekundarni njušni korteks (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021).

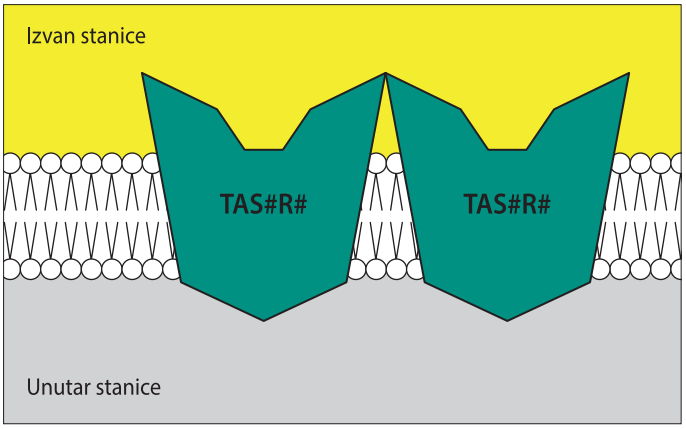
13.1.2. Primarne okusne kvalitete

Primarne okusne kvalitete su slatko, gorko, slano i kiselo. U skladu s tim subjektivnim zapažanjem, njemački psiholog Hans Henning (1885. – 1946.) je predložio geometrijski model okusnih kvaliteta (Henning, 1916) prema kojem su svi okusi smješteni unutar jednakostranične piramide koja se naziva **okusna piramida** (slika 13.3.). Pri tome su četiri primarna okusa smještena na vrhovima piramide, a mješavine okusa su točke unutar piramide. Schiffman i Erickson (1971) su testirali Henningov model putem multidi-



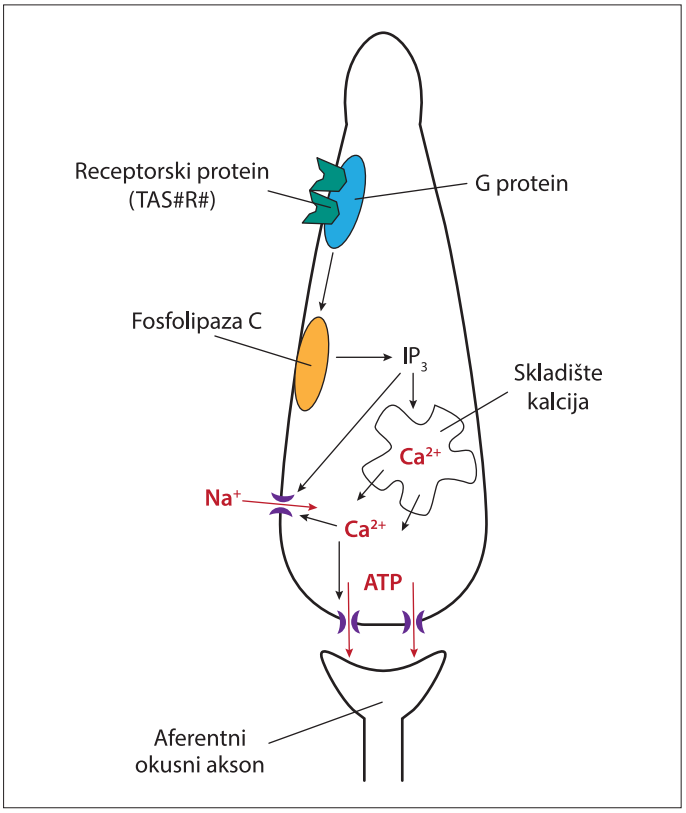
Slika 13.3. Henningova okusna piramida gdje su četiri primarna okusa smještena na kutovima.

menzionalnog skaliranja. Ovu psihofizičku metodu opisali smo detaljnije u 3. poglavlju. Ispitanicima se prezentiraju parovi podražaja, u ovom slučaju po dva okusa, i traži se od njih da procijene koliko se oni razlikuju. Isti se postupak ponavlja s velikim brojem parova kako bi se prikupila dovoljna količina podataka. Iz procjena o razlikama, statističkim postupkom se kreira prostor u kojem će slični doživljaji biti smješteni blizu, a doživljaji koji su bitno različiti bit će smješteni dalje jedan od drugog. Schiffman i Erickson (1971) su pokazali da Henningov model dobro opisuje subjektivne procjene razlika među okusima.



Slika 13.4. Heterodimer na membrani receptora. Ljestve nakon TAS označavaju je li riječ o osjetu slatkog (1) ili gorkog (2), a ljestve nakon R označavaju specifični receptor. Kod slatkog te oznake mogu biti 2 ili 3, a kod gorkog oznake idu od 1 do 25.

Slatko stvaraju šećeri kao što su glukoza, fruktoza ili saharoza. Glukoza je jednostavni šećer koji predstavlja glavni izvor energije za ljude i druge vrste. Međutim, glukoza se u prirodi nalazi u obliku složenije molekule saharoze. Identificirana su dva membranska receptora povezana s G proteinom koji detektiraju šećere, a koji su označeni kao TAS1R2 i TAS1R3. Pri tome TAS je skraćenica od engleske riječi *taste* (okus), 1 označava da je riječ o osjetu slatkog, a R je receptor. Broj na kraju služi za razlikovanje među receptorima. Ova dva membranska receptora su uvijek povezana u cjelinu koja se naziva **heterodimer** koji je prikazan na slici 13.4. Osim samih šećera, na heterodimer se mogu vezati i razne druge molekule kao što su saharin, aspartam ili ciklamat koje znamo kao umjetna sladila. Dakle, heterodimer mogu aktivirati različite molekule koje će dalje dovesti do aktivacije receptora koji je povezan samo s jednim živčanim vlaknom te ono može signalizirati korteksu samo to da je u ustima prisutno nešto slatko, ali ne i točno što je to.



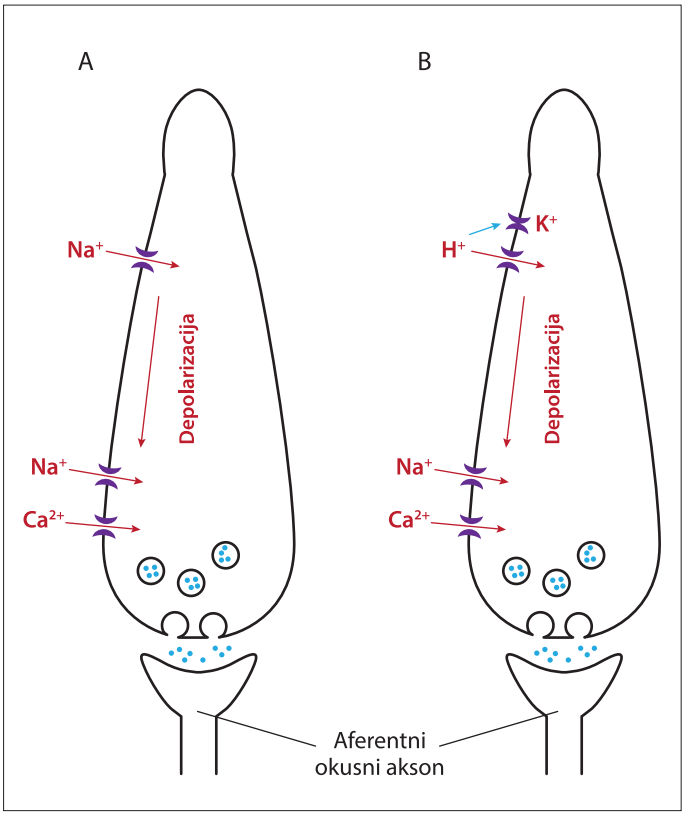
Slika 13.5. Okusni receptor za slatko ili gorko. Membranski receptor (heterodimer koji smo vidjeli na prethodnoj slici) povezan s G proteinom nalazi se na vrhu stanice. Njegova aktivacija pokreće niz biokemijskih procesa koji rezultiraju izlučivanjem ATP-a. ATP – adenozin trifosfat, IP3 – inositol trifosfat.

Gorko je osjet koji prije svega signalizira prisutnost otrova. Do sada je otkriveno 25 različitih membranskih receptora povezanih s G proteinom. Oni se označavaju kao TAS2R# pri čemu sve oznake imaju isto značenje koje smo naveli kod slatkog osim što 2 označava gorko, a # predstavlja broj kojim je označen receptor. Ovako veliki broj receptora posljedica je činjenice da je dosad otkriveno na tisuće gorkih molekula koje imaju različitu kemijsku strukturu. Mnoge od tih molekula proizvode biljke koje se time štite od toga da budu pojedene. Međutim, veliki broj receptora ne znači i da smo sposobni razlikovati specifične nijanse gorkog. Naime, slično kao i kod šećera, svi ti receptori zajedno aktiviraju samo nekoliko živčanih vlakana koja mogu signalizirati korteksu samo to da je nešto gorko prisutno u ustima, ali ne i točan identitet gorke molekule.

Slano stvaraju soli, odnosno molekule koje se pri otapanju u vodi dijele na dva iona: kation (pozitivno nabijeni ion) i anion (negativno nabijeni ion). Primjer je kuhinjska sol Na^+Cl^- kod koje je natrij kation, a klor je anion. Slanost određuje kation, a zanimljivo je da je kuhinjska sol ujedno i najslanija molekula od svih poznatih soli. Natrij je prisutan u ljudskom tijelu u velikim količinama jer je uključen u održavanje normalnog funkcioniranja živčanih stanica i mišića. Receptori za slano na svojoj membrani imaju ionske kanale za natrij te natrij iz sline može direktno ući u receptor i depolarizirati ga (slika 13.6.A).

Kiselo stvaraju kiseline, odnosno tvari koje se u vodi dijele na dva dijela od kojih je jedan dio uvijek ion vodika (H^+) i njegova količina u otopini određuje kiselost što se izražava pomoću pH vrijednosti. Receptori za kiselo imaju na svojoj membrani posebne protonske kanale kojima ioni vodika direktno ulaze u stanicu i depolariziraju je jer su pozitivno nabijeni (slika 13.6.B). Postoji i dodatni mehanizam koji omogućuje molekulama kiseline koje se nisu otopile u slini da uđu u receptor te da se raspadnu unutar njega. Na taj način stvara se dodatna količina iona vodika unutar receptora što pojačava osjet kiselog. Dakle, osjet kiselog je određen količinom iona vodika prisutnih u samom receptoru, a ne u slini. Time se objašnjava pojava da se neke organske kiseline doživljavaju kao kiselije nego što to sugerira njihova pH vrijednost.

Iz navedenih opisa možemo vidjeti da se osjeti kiselog i slanog zasnivaju na detekciji iona. Stoga je dovoljno da receptor ima na svojoj membrani odgovarajući ionski kanal kojim ioni vodika (kiselo) ili natrija (slano) direktno ulaze u receptor i time ga aktiviraju. S druge strane, osjet slatkog i gorkog se zasniva na detekciji složenijih molekula. Stoga receptori za slatko i gorko imaju na svojoj membrani poseban membranski receptor povezan s G proteinom. To su složene kemijske strukture koje rade na **načelu ključa i brave**. Molekula slatkog ili gorkog iz okoline je ključ koji otključava bravu,



Slika 13.6. Okusni receptor za A) slano i B) kiselo. A) na vrhu stanice se nalaze posebni ionski kanali za natrij koji depolariziraju stanicu što pak dovodi do otvaranja ionskih kanala za kalcij pri dnu stanice pri čemu kalcij potiče lučenje neurotransmitera. B) na vrhu stanice se nalaze protonski kanali (vrsta ionskog kanala za vodik) koji depolariziraju stanicu koja pak dovodi do otvaranja ionskih kanala za kalcij pri dnu stanice pri čemu kalcij potiče lučenje neurotransmitera.

odnosno membranski receptor. Otključavanje brave ovdje znači da se membranski receptor aktivira, odnosno pokreće niz biokemijskih procesa koji na kraju rezultiraju depolarizacijom receptora. Metafora ključa i brave sugerira da je svaki membranski receptor podešen tako da se aktivira samo na jednu molekulu, odnosno na njen prostorni raspored. Međutim, molekule sa sličnim prostornim rasporedom također se mogu vezati na membranski receptor i aktivirati ga. Na taj način možemo objasniti zašto postoje umjetna sladila. Takva su sladila molekule koje su okusom slatke, ali u sebi nemaju šećer. Ova bi spoznaja potencijalno mogla biti korisna u prevenciji pretilosti jer se umjetnim zaslađivačima unosi mnogo manje kilokalorija u organizam nego s prirodnim šećerima. Nažalost, epidemiološko istraživanje u SAD-u je pokazalo upravo obrnuti trend u kojem je postotak korištenja umjetnih zaslađivača bio pozitivno povezan s indeksom tjelesne mase na velikom uzorku žena od 50 do 69 godina (Stellman i Garfinkel, 1988). Davidson i Swithers (2004) su pretpostavili da je problem u tome što

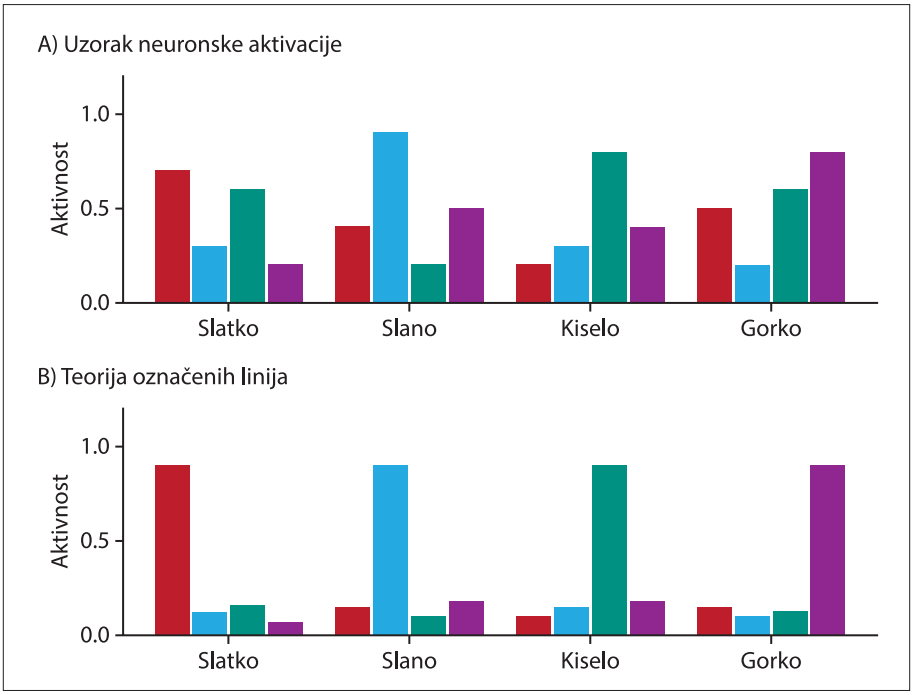
umjetni zaslađivači mogu zavarati osjetni sustav, ali ne i metabolizam te tijelo nakon njihove konzumacije registrira nedostatak energije što dovodi do pojačanog apetita i posljedično do debljanja.

Pitanje koje se često postavlja u vezi s primarnim okusima je postoje li i drugi primarni okusi osim četiriju navedenih. Jedan potencijalni primarni okus o kojem se mnogo raspravlja je **umami**. To je pojam koji dolazi od japanskog izraza za fino ili ukusno, a nastaje djelovanjem proteina iz mesa. Početkom 20. stoljeća japanski kemičari su sintetizirali molekulu mononatrijev glutamat (engl. *monosodium glutamate – MSG*) koja se poslije reklamirala kao pojačivač okusa koji aktivira upravo umami osjet (Wolfe i sur., 2021). Glutamat je važan ekscitacijski neurotransmiter u živčanom sustavu, no on je prisutan u cijelom tijelu. Glutamat se dobiva iz proteina. Poznato je da se proteini mogu rastaviti na aminokiseline, a među njima je i glutamatna kiselina koja se otapanjem u vodi oslobađa iona vodika i postaje glutamat. Dodavanje MSG-a u hranu bilo je popularno 60-ih godina prošlog stoljeća u SAD-u. Međutim, konzumacija velike količine MSG-a često je dovodila do obamrlosti, glavobolje, crvenila u licu, svrbeža i znojenja što je postalo poznato kao „sindrom kineskog restorana". Dakle, ne treba pretjerivati s unosom MSG-a. Zanimljivo je da je u okusnim pupoljcima miševa otkriven heterodimer TAS1R1/TAS1R3 koji se aktivira na glutamat, ali zasad nema izvještaja da takav heterodimer postoji i kod ljudi (Roper i Chaudhari, 2017).

Drugi potencijalni primarni okus je **masni okus**. Masna hrana je bogata energijom te bi se moglo očekivati da postoje receptori koji detektiraju njezinu prisutnost u hrani. Međutim, proteini i masti su prevelike molekule te ne mogu stati u neki od poznatih membranskih receptora povezanih s G proteinom. Dakle, ne mogu podražiti ni okusne ni njušne receptore. S druge strane, probavom u želucu proteini i masnoće se razgrađuju na manje dijelove koje bi mogli detektirati membranski receptori. Doista, u želucu su otkriveni receptori koji detektiraju prisutnost masnih kiselina. Ovi receptori imaju važnu ulogu u regulaciji probave i apetita, ali oni ne doprinose nastanku subjektivnog iskustva okusa te ih se stoga ne uzima u obzir kao podlogu za hipotetski okus masnog. Postoji drugi način kako ljudi postaju osjetljivi na osjetna obilježja proteina i masnoće, a to je putem učenja, odnosno stvaranja veza između osjetnih obilježja hrane koja sadrži proteine i masti i signala koji dolaze iz želuca tijekom probavljanja hrane (Wolfe i sur., 2021). Spomenimo i da masnoće doprinose subjektivnom doživljaju hrane, ali ne preko okusa, nego preko somatosenzornog sustava o čemu ćemo govoriti u poglavlju 13.4.

Sljedeće važno pitanje je kako se okusne kvalitete kodiraju u okusnim vlaknima. Predložene su dvije teorije. Prema **teoriji uzorka aktivnosti** (kroz vlakna) (engl. *across fiber*

pattern) kvaliteta okusa je kodirana relativnom veličinom neuronske aktivnosti u svim okusnim vlaknima (Erickson, 1982). Dakle, svaki okus stvara specifičnu kombinaciju aktivnosti okusnih vlakana koje korteks prepoznaje kao uzorak koji može razlikovati u odnosu na druge uzorke koje stvaraju drugi okusi. Za lakše razumijevanje ovog koncepta, slika 13.7.A prikazuje jednostavni primjer s četiri vlakna koja su označena različitim bojama i koja za tvar slatkog okusa daju odgovore jako, srednje, jako i srednje. Ista četiri vlakna za tvar slanog okusa daju odgovore slabo, jako, slabo, srednje. Na isti način uzorci za osjet gorkog i kiselog će se razlikovati od svih ostalih uzoraka. Pri tome imajmo na umu da je ovo samo pojednostavljena ilustracija i da je u stvarnosti broj vlakana i njihovih mogućih odgovora mnogo veći. Druga je **teorija označenih linija** (engl. *labeled lines*) prema kojoj, iako vlakna mogu reagirati na različite okuse, svako okusno vlakno snažno reagira samo na jedan okus, pa možemo reći da je vlakno označeno tim okusom, kao što možemo vidjeti na slici 13.7.B (Pfaffman, 1974). Također, možemo reći da je



Slika 13.7. Dvije teorije o kodiranju okusnih kvaliteta. Svaki stupac označen različitom bojom predstavlja jedno vlakno, a visina stupca predstavlja aktivnost vlakna. Dakle, promatramo aktivaciju grupe od četiri vlakna kada detektiraju molekule koje izazivaju četiri različita okusa.

svako vlakno podešeno za određeni okus slično kako su vlakna slušnog živca podešena za frekvenciju zvuka. Složeni okusi mogu se objasniti istovremenom aktivacijom više vlakana koja kodiraju različite okuse. Teorija označenih linija nije nekompatibilna s teorijom uzorka aktivnosti. Razlika je jedino u tome što teorija označenih linija pretpostavlja aktivaciju malog broja vlakana, dok prema teoriji uzorka aktivnosti dolazi do aktivacije više tisuća okusnih vlakana.

13.1.3. Psihofizika okusa

Kao što već dobro znamo, jedna od najvažnijih varijabli u psihofizici je intenzitet podražaja, a kod okusa to je **molarna koncentracija tvari** u otopini. Njome se iskazuje količina otopljene tvari u određenom volumenu otopine. Mol je osnovna jedinica SI sustava kojom se izražava količina tvari, odnosno broj atoma ili drugih istovjetnih struktura kao što su molekule ili ionski parovi. Pri tome 1 mol odgovara broju od $6.02 \cdot 10^{23}$ atoma. Dakle, intenzitet okusnog podražaja se izražava kao broj mola po litri otopine (mol/l). Na primjer, kada želimo mjeriti osjetnu veličinu slanog, moramo pripremiti veći broj različitih otopina kuhinjske soli (Na^+Cl^-) tako da svaka ima različitu molarnu koncentraciju soli. Zatim se ispitaniku stavljaju, jedna po jedna, kapljice na jezik kako bi mogao odrediti intenzitet slanog. Mjerenje osjetljivosti na okusne podražaje usložnjavaju brojni faktori koji mogu utjecati na rezultate. To su fiziološko stanje ispitanika (je li gladan ili žedan), prethodna adaptacija, područje jezika koje se podražuje, a također treba kontrolirati viskoznost i temperaturu otopine. Adaptacija kod okusa je brza, stoga da bi se izbjegao utjecaj adaptacije osjetljivosti, nakon svakog prezentiranog podražaja (tj. kapljice otopine), treba jezik isprati vodom i malo pričekati da se receptori oporave. Tijekom cijelog postupka, potrebno je uvijek podraživati istu odabranu lokaciju na jeziku jer osjetljivost na razne okuse varira kako se pomičemo po površini jezika. Temperatura različito utječe na osjetljivost pojedinih okusa. S hlađenjem otopine, percipirani intenziteti gorkog i slatkog postaju slabiji, dok takva promjena nema efekta na kiselo i slano (Green i Frankmann, 1987). S druge strane osjet slatkog u nekim situacijama postaje intenzivniji sa zagrijavanjem otopine (Calviño, 1986). Moderniji način kojim se bitno pojednostavljuje cijeli postupak prezentacije okusnih podražaja pomoću tehnologije virtualne stvarnosti je digitalna lizaljka (engl. *digital lollipop*). To je uređaj koji pomoću električnih impulsa inducira na jeziku primarne okusne kvalitete.

Mjerenja apsolutnog praga su pokazala da jezik nije jednako osjetljiv na sve okuse na cijeloj svojoj površini. Prednja strana jezika je najosjetljivija za slatko i slano, bočne

strane za kiselo, a stražnja strana i nepce za gorko. Međutim, ova istraživanja ne treba shvatiti kao argument da npr. prednja strana jezika ima samo receptore za slatko, bočne strane samo receptore za kiselo, a pozadina jezika samo za gorko. Ovakvo pogrešno razumijevanje podataka o apsolutnoj osjetljivosti dovelo je do kreiranja tzv. okusne mape na jeziku koju često možemo sresti na internetskim stranicama i u raznim publikacijama. Prema okusnoj mapi, jezik je podijeljen u četiri regije od kojih svaka odgovara jednom okusu. U stvarnosti takva mapa ne postoji jer u svim dijelovima jezika postoje sve vrste okusnih receptora samo što njihov broj varira, pa time i osjetljivost na pojedini okus kako se krećemo po površini jezika. Dakle, svi dijelovi jezika mogu registrirati sve okuse, ali s različitom osjetljivošću (Wolfe i sur., 2021).

Diferencijalna osjetljivost kod okusa je slaba jer su Weberovi omjeri za različite okuse prilično veliki. Primjerice, za slatko Weberov omjer se kreće u rasponu od 0.15 do 0.25, što znači da je potrebno za 15-25 % povećati udio šećera u otopini kako bismo osjetili razliku u slatkoći u odnosu na standard. Za druge okuse Weberovi omjeri još su i veći. Nadalje, sa starenjem diferencijalna osjetljivost opada pa se Weberovi omjeri povećavaju. Kod Stevensova zakona za okuse, eksponenti psihofizičke funkcije između intenziteta tvari i osjetnih veličina okusa su blizu 1: slano (sol) 0.91; gorko (kinin) 0.85; kiselo (hidroklorna kiselina) 0.99; slatko (šećer) 0.93. Pri tome treba istaknuti da postoje velike individualne razlike u doživljaju intenziteta okusa tako da neki ljudi, primjerice, istu koncentraciju šećera doživljavaju kao mnogo slađu od drugih te su nazvani **superkušači** (engl. *supertasters*). Zanimljivo je da superkušači imaju veći broj gljivolikih papila u odnosu na prosječnu osobu. Na neuronskoj razini, pretpostavlja se da se intenzitet okusa kodira ukupnom količinom živčane aktivnosti u okusnim vlaknima (Wolfe i sur., 2021).

Okusna adaptacija je pojava privremenog smanjenja osjetljivosti, odnosno povećanja praga za detekciju tvari zbog produženog podraživanja okusnog receptora istom tvari. Kod okusa adaptacija je brza i traje od 10 do 30 s ovisno o intenzitetu podražaja. Također, nakon prestanka podraživanja dolazi i do brzog obnavljanja osjetljivosti. Nakon samo 10 s osjetljivost se oporavi za 50 %, a nakon 2 minute dolazi do potpunog oporavka osjetljivosti na početnu razinu. Brza adaptacija objašnjava nam opažanje da neki ljudi neprestano sole hranu jer im se intenzitet doživljaja slanosti smanjuje protokom vremena. Adaptacija na jednu tvar može izazivati smanjenje osjetljivosti i za drugu sličnu tvar što se naziva **unakrsna adaptacija**. Na primjer, adaptacija na jednu sol smanjuje osjetljivost i za druge soli. Sličan se efekt javlja i kod kiselih tvari. Poseban oblik unakrsne adaptacije je **potencijacija** u kojoj adaptacija na jednu tvar povećava osjetljivost na drugu tvar. Na primjer, adaptacija na male količine soli pojačava okus

slatkog (Vandenbeuch i Kinnamon, 2020). Spomenimo na kraju i efekt **potiskivanja okusa**, a to je smanjeni doživljaj okusa jedne tvari koji se javlja zbog prisutnosti druge tvari koja inače izaziva sasvim drugi okus. Na primjer, dodavanjem šećera kava postaje manje gorka, a limunada manje kisela.

13.1.4. Odabir hrane, hedonski odgovor i individualne razlike

Neke životinjske vrste nemaju problem s izborom hrane jer su se adaptirale tako da jedu samo jednu vrstu hrane. Na primjer, pande jedu samo bambus, a koale eukaliptus. Međutim, ljudi su svejedi, a svi su svejedi suočeni s pitanjem kako, između mnoštva ponuđenih opcija, odabrati nutritivno vrijedne namirnice i izbjeći one štetne. Pri izboru nam pomažu emocije jer hranu evaluiramo na dimenziji ugodno-neugodno **(hedonski odgovor)**. Slatko je ugodno jer nas šećeri opskrbljuju energijom neophodnom za normalno funkcioniranje. Slano je također ugodno jer nas sol opskrbljuje natrijem. S druge strane, gorko i kiselo izazivaju neugodu jer otrovi i kiseline mogu naštetiti organizmu. Veze između okusa i emocija su urođene, odnosno predstavljaju evolucijsku adaptaciju, te se hedonski odgovor javlja automatski čime omogućava osobi da brzo donosi odluke o hrani i zadovoljava svoje nutritivne potrebe. U prilog urođenosti hedonskog odgovora na hranu govori i analiza facijalnih ekspresija novorođenčadi kada kušaju različitu hranu. Slatko gotovo uvijek izaziva smiješak, kiselo izaziva mrštenje, gorko izaziva pokrete nalik na pljuckanje, a ponekad i na povraćanje (Steiner, 1973). Hedonski odgovor na hranu se smanjuje samim činom hranjenja. Ova je pojava ograničena samo na onu hranu koju smo neposredno konzumirali i koja nam time postaje manje ugodna i ukusna. To se naziva **okusno-specifična sitost** (engl. *sensory-specific satiety*) koja nas potiče da potražimo novu hranu različitu od one koju smo već konzumirali.

Urođenu sklonost kao što je hedonski odgovor možemo modificirati učenjem. Ljudi mogu zavoljeti ili zamrziti hranu opažanjem posljedica njezine konzumacije. Ako su posljedice pozitivne, bit ćemo skloni odabrati istu hranu i u budućnosti. S druge strane, ako su posljedice negativne, izbjegavat ćemo tu hranu. Na primjer, izbjegavat ćemo hranu koja nam je prethodno izazvala mučninu. Ova se pojava zove **naučena okusna averzija**, a ponekad se naziva i Garcia efekt prema američkom psihologu Johnu Garciji (1917. – 2012.) koji je proučavao utjecaj ionizirajućeg zračenja na ponašanje miševa. Pri tome je otkrio da miševi izbjegavaju hranu koju su konzumirali prije nego što su bili izloženi snažnom zračenju. Dovoljno je bilo jedno izlaganje zračenju da izazove averziju koja je trajala dugo vremena nakon zračenja (Garcia i sur., 1955). To je važna spoznaja

jer drugi oblici učenja obično zahtijevaju mnogo pokušaja, odnosno mnogo ponavljanja prije nego što se uspostavi veza između podražaja i odgovora.

Povezivanje pozitivnih i negativnih emocija s neutralnim iskustvom naziva se **evaluativno kondicioniranje** i ono u velikoj mjeri objašnjava naše sklonosti određenoj vrsti hrane. Moderno industrijsko društvo stavlja pred nas novi izazov, a to je obilje hrane između koje moramo birati. Stoga hedonski odgovor kao i naučene veze nisu dovoljni da nas vode u donošenju ispravne odluke što jesti, a što izbjegavati. Šećer volimo jer nam pruža energiju, ali pretjerane količine šećera su štetne za zdravlje jer potiču nastanak pretilnosti koja je rizični faktor za nastanak kardiovaskularnih bolesti kao i niza drugih zdravstvenih problema. S druge strane, pored otrova, gorko je i lisnato povrće koje je pak korisno za našu probavu. Stoga pri izboru hrane moramo uključiti i procese svjesnoga racionalnog odlučivanja, a ne smijemo se samo prepustiti automatskim hedonskim odgovorima koje nam pružaju okusi (Wolfe i sur., 2021).

U prvoj polovici 20. stoljeća bila je popularna **teorija o specifičnim gladima** prema kojoj će nedostatak određenog nutrijenta dovesti do specifične gladi za namirnicama koje sadrže upravo taj nutrijent. Primjerice, ako nam nedostaje energije, osjetit ćemo glad za slatkim, a ako nam nedostaje natrij, osjetit ćemo glad za slanim namirnicama. Glavna hipoteza ove teorije je da će se specifična glad javiti i za druge nutrijente kao što su vitamini i minerali. Početnu podršku ovoj teoriji dalo je istraživanje Clare Davis (1928) koja je skupini djece od 6 do 11 mjeseci života omogućila da sami biraju hranu koju će jesti, odnosno djeca su uvijek imala ponuđen širok raspon namirnica. Davis je opazila da djeca biraju raznovrsne namirnice i da dobro napreduju iz čega je zaključila da njihovo tijelo samo donosi racionalne odluke o prehrani. Međutim, poslije je ovo istraživanje kritizirano zbog brojnih metodoloških nedostataka.

Jedan od glavnih kritičara teorije o specifičnim gladima je Paul Rozin koji je proveo niz istraživanja kojima je pokazao da zapravo ne postoje specifične gladi za nutrijentima. Primjerice, Rozin (1967) je proveo istraživanje na miševima kojima je davao hranu bez vitamina B1 (tiamin) nakon čega su se oni razboljeli. U drugom dijelu pokusa, miševi su dobili izbor nastaviti jesti istu hranu ili se prebaciti na novu. Svi su miševi izabrali novu hranu. Ali, Rozin je uveo kontrolni uvjet u kojem je i nova hrana bila bez vitamina B1, a miševi su svejedno birali tu hranu. Dakle, u drugom dijelu pokusa, miševi nisu birali hranu koja ima vitamin B1, nego su samo izbjegavali hranu koja im je prethodno izazvala bol. Iz toga možemo zaključiti da, osim za šećer i sol, drugih specifičnih gladi nema. Zašto je onda Clara Davis opazila naizgled racionalan izbor hrane kod djece? Objašnjenje je da u doba kada je ona provodila svoje istraživanje, a to je 1928. godina,

nije bilo mnogo slatkiša na raspolaganju, tako da su oni činili samo mali dio menija koji je ponuđen djeci, pa su zbog toga djeca u većoj mjeri birala voće i povrće. Također, djeca su birala raznovrsnu prehranu zbog okusno-specifične sitosti koja ih je poticala na promjenu prehrane, a ne zbog specifične gladi za nutrijentima.

Na izbor hrane utječu i velike individualne razlike u osjetljivosti koje su otkrivene za pojedine tvari poput vanilije ili kofeina. Posebno zanimljiv primjer individualnih razlika je feniltiokarbamid (PTC), tvar koju je 1931. godine sintetizirao kemičar Arthur Fox. Tijekom rada u laboratoriju slučajno je prolio malo PTC-a te je njegov kolega primijetio gorak okus u ustima dok on sam nije osjetio ništa. Daljnjim se istraživanjima pokazalo da oko dvije trećine ljudi doživljava PTC kao gorak, dok je za jednu trećinu to tvar bez okusa. Poslije je sintetiziran propiltioracil (PROP), tvar koja ima sličan efekt kao PTC, ali je sigurnija za upotrebu u istraživanjima. Sposobnost detekcije PTC-a/PROP-a kao gorkog je nasljedna, a otkriven je i gen za receptor za PTC/PROP. Osobe koje imaju jedan ili dva dominantna gena doživljavaju ove tvari kao gorke, dok ih osobe koje imaju dva recesivna gena ne mogu osjetiti. Manjoj grupi kušača PTC/PROP ostavlja jako gorak okus te ih možemo označiti kao superkušače za PROP/PTC. Superkušači za PTC/PROP su vrlo izbirljivi s hranom i izbjegavaju mnoge gorke namirnice, među ostalim i lisnato povrće. To ima negativne zdravstvene posljedice jer povećava vjerojatnost razvoja bolesti debelog crijeva. S pozitivne strane, superkušači u manjoj mjeri konzumiraju alkohol i duhan jer ih odbija gorčina u njima (Bartoshuk, 2018).

13.2. Njuh

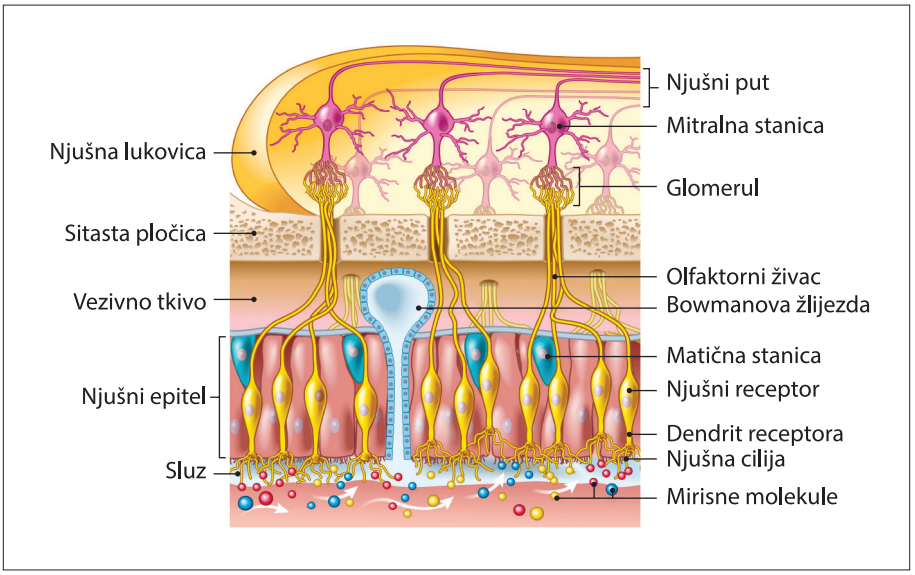
Njuh se dijeli na dvije komponente. **Ortonazalni njuh** je osjet koji nastaje udisanjem zraka iz okoline. S druge strane, **retronazalni njuh** je osjet koji nastaje oslobađanjem molekula tijekom žvakanja hrane u ustima. Retronazalni njuh još se naziva i **aroma** te ima važnu ulogu u doživljaju hrane i o tom ćemo aspektu njuha govoriti u sljedećem poglavlju. U ovom poglavlju posvetit ćemo se ortonazalnom njuhu, odnosno onom aspektu njuha koji konvencionalno povezujemo s njuhom. Zanimljivo je da je njuh jedini osjet koji nema specifični organ koji je evoluirao samo u svrhu tog osjeta. Naime, nos je dio većega organskog sustava za disanje i njegova primarna funkcija je filtriranje i zagrijavanje zraka prije nego što uđe u pluća. Usporedno su evoluirali i receptori koji detektiraju prisutnost različitih molekula koje lebde u zraku koji udišemo (Mainland, 2018; Wolfe i sur., 2021).

Adekvatni podražaji za njuh su molekule tvari koje se mogu raspršiti u zraku ili tvari koje se nalaze u plinovitom stanju. Drugo važno obilježje molekula mirisa je da su hidrofobne, a to znači da nisu topive u vodi. Međutim, samo plinovito stanje ne znači da ćemo osjetiti miris molekula jer plinovi kao što su metan ili ugljik monoksid nemaju miris. U prirodi, na otvorenom prostoru, njihova je koncentracija dovoljno mala da ne predstavlja opasnost za ljude. Zbog toga njušni sustav nije evolucijom razvio detektore za te plinove. Problem je što njihovim gomilanjem u zatvorenom prostoru oni postaju opasni za zdravlje jer mogu dovesti do trovanja i smrti. I drugi plinovi koji čine atmosferu kao što su dušik, kisik i vodik također nemaju miris. Glavna fizikalno-kemijska svojstva koja utječu na mirisnu kvalitetu jesu veličina i oblik molekula. Pod oblikom molekula misli se na to ima li molekula linearnu ili prstenastu strukturu. Pri tome treba naglasiti da je nemoguće iz ovih fizikalno-kemijskih svojstava predviđati kakav će miris imati pojedina molekula jer mirisne kvalitete ne slijede neku jednostavnu organizacijsku shemu koju smo vidjeli kod okusa. Također, treba imati na umu da neke mirise čini mješavina različitih molekula. Primjerice, prirodni miris ruže čini oko 1000 različitih spojeva. Zanimljivo je da je moguće kreirati jednu molekulu čiji miris oponaša miris ruže, odnosno oponaša djelovanje prije spomenute mješavine različitih molekula (Wolfe i sur., 2021).

13.2.1. Njušni receptori i njušni putovi

U gornjem dijelu nosnih putova smješten je **njušni epitel**, i to po jedan za svaku nosnicu. Njušni epitel ima sličnu ulogu kao retina kod vida ili pužnica kod sluha, tj. pretvara kemijska svojstva molekula koje udisanjem ulaze u nos u živčane impulse koji se šalju u korteks. Obje nosnice nisu jednako osjetljive jer ne primaju jednaku količinu zraka. To se naziva nosna dominantnost. Ona se mijenja između nosnica tijekom dana, ali ne može se predvidjeti kada će do promjene doći. Njušni epitel se sastoji od **njušnih receptora**, potpornih stanica i matičnih stanica iz kojih se razvijaju novi njušni receptori. Njušni receptori imaju kratak životni vijek, od 4 do 8 tjedana i zamjenjuju se novim receptorima nastalima iz matičnih stanica. Svaki receptor ima dendrit koji se proteže prema površini epitela (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021).

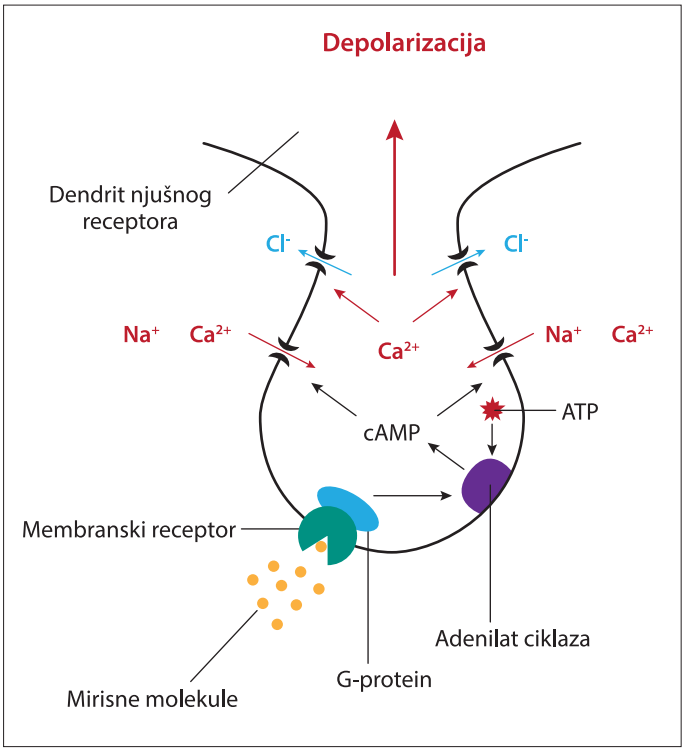
Na vrhu dendrita njušnog receptora strše **njušne cilije** koje su uronjene u sloj sluzi (engl. *mucus*) koju stvaraju Bowmanove žlijezde. U sluzi pluta olfaktorni vezujući protein (engl. *olfactory binding protein* – *OBP*). To je molekula koja se veže za hidrofobne mirisne molekule u zraku koje inače sluz ne bi prihvatila. OBP prenosi molekule



Slika 13.8. Njušni epitel, sitasta pločica i njušna lukovica (njušna kvržica). Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

uhvaćene u zraku od površine sluzi do dlačica njušnih receptora. Na njušnim cilijama se nalaze **membranski receptori povezani s G proteinom** koji dolaze u kontakt s mirisnom molekulom. G protein aktivira enzim (adenilat ciklaza) koji pokreće produkciju cikličnog adenozin monofosfata (cAMP-a). cAMP je molekula koja djeluje kao sekundarni glasnik u mnogim biološkim procesima, a posebno u unutarstaničnom prijenosu signala. U njušnim receptorima, cAMP dovodi do otvaranja ionskih kanala za natrij i kalcij. Natrij i kalcij ulaze u receptor što dovodi do depolarizacije receptora kao što je prikazano na slici 13.9.

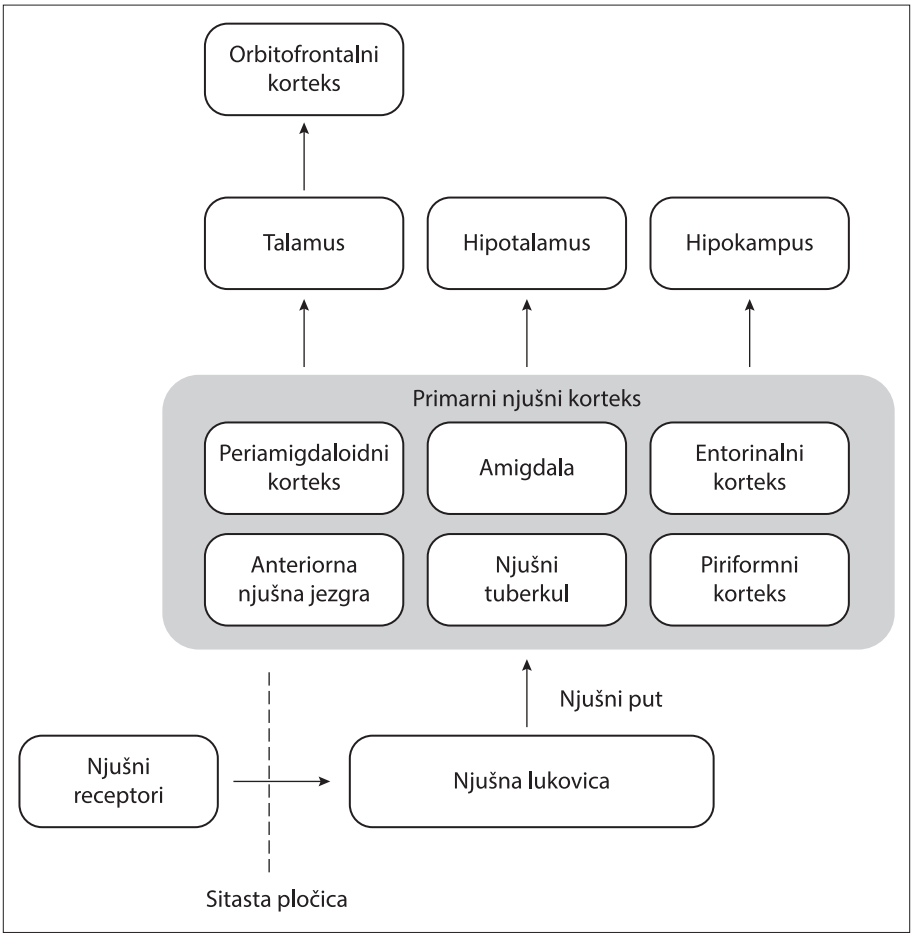
Zanimljivo je da ljudi imaju između 10 do 20 milijuna njušnih receptora, a svaki receptor ima 6 do 8 cilija. S druge strane, psi imaju sto puta više njušnih receptora, a svaki njihov receptor ima između 100 do 150 cilija. Kad se još uzme u obzir i veličina nosa kod ljudi, odnosno njuške kod psa, jasno je zašto je pseći njuh bolji od ljudskog. Pri tome, kad kažemo bolji njuh, ne mislimo da psi mogu razlikovati više različitih mirisa jer i ljudi mogu razlikovati jako velik broj mirisa, nego psi mogu isti miris detektirati u mnogo manjoj koncentraciji. Među psima s najosjetljivijim njuhom se ističe pasmina baset (engl. *Basset Hound*), koja ujedno ima i veliku njušku. Među najboljim „njuškalima" u životinjskom carstvu još se ističu svinje, lososi i posebno slonovi s obzirom da imaju najduži nos, odnosno surlu. Na primjer, svinje se kao i psi koriste za traženje tar-



Slika 13.9. Njušna cilija na kojoj se nalazi membranski receptor povezan s G proteinom. Kada se mirisna molekula veže s membranskim receptorom, njegova aktivacija pokreće biokemijske procese koji uključuju aktivaciju enzima adenil ciklaze koja potiče produkciju cikličnog adenozin monofosfata (cAMP). cAMP dalje otvara ionske kanale za natrij i kalcij što dovodi do depolarizacije koja se širi cilijom i dalje na dendrit njušnog receptora. Depolarizacija također otvara ionske kanale za klor zbog čega klor izlazi iz stanice, no kako je klor anion, njegov izlazak iz stanice doprinosi širenju depolarizacije prema dendritu.

tufa. S druge strane iznimne njušne sposobnosti slonova ilustrira nalaz da afrički slonovi mogu po mirisu razlikovati pripadnike dviju etničkih skupina ljudi. Naime, pripadnici naroda Masai, u sklopu svojih obreda, gađaju slonove kopljima te ih se slonovi boje. S druge strane, pripadnici naroda Kamba su zemljoradnici i nemaju takve obrede te ih slonovi ignoriraju. Dakle, kada mu se približava čovjek, slon može namirisati kojem plemenu on pripada i odlučiti hoće li ga ignorirati ili će pobjeći (Bates i sur., 2007).

Aksoni njušnih receptora formiraju prvi kranijalni živac poznat kao njušni ili olfaktorni živac (CN I; lat. *nervus olfactorius*) čije grane prolaze iz nosne šupljine u unutrašnjost lubanje kroz rupice u lubanji koje tvore **sitastu pločicu** (engl. *cribriform plate*). To je rupičasta struktura smještena s donje strane lubanje. S unutrašnje strane sitaste pločice nalazi se **njušna lukovica ili kvržica** (engl. *olfactory bulb*). Zapravo imamo dvije njušne lukovice po jednu za svaku nosnicu. One su smještene ispred i ispod glavne moždane mase. Na svakoj njušnoj lukovici možemo razlikovati tri sloja. Prvi sloj čine **glomeruli**, spletovi veza između aksona receptora i dendrita stanica njušne kvržice. Broj glomerula varira od vrste do vrste, a kod ljudi glomerula je oko 5500. Među glomerulima nalazi se



Slika 13.10. Anatomski put za njuh. Prema suvremenim pristupima, njušni korteks sastoji se od većeg broja područja od kojih su najvažnija prikazana unutar sivog pravokutnika.

i mješavina ekscitacijskih i inhibicijskih stanica koje se zovu međuglomerularne stanice (engl. *juxtaglomerular neurons*). Drugi sloj čine **čupave stanice** (engl. *tufted cells*). To su ekscitacijske stance koje reagiraju na manji broj mirisa nego neuroni u glomerulima, ali veći broj nego neuroni u trećem sloju. Treći je sloj smješten dublje u unutrašnjosti njušne kvržice i čine ga **mitralne i granularne stanice**. Mitralne stanice su ekscitacijske i reagiraju na manji broj mirisa nego čupave stanice. Granularne stanice su inhibicijske i integriraju signale iz čupavih i mitralnih stanica te predstavljaju osnovu za identifikaciju pojedinačnih mirisa. Ovdje možemo uočiti pravilnost da kako se krećemo od glomerula

preko čupavih i mitralnih do granularnih stanica, odgovor neurona postaje postupno sve specifičniji, odnosno sve se preciznije kodira miris (Bear i sur., 2025).

Iz njušne kvržice aksoni mitralnih i čupavih stanica formiraju **njušni put** (engl. *olfactory tract*) koji zaobilazi talamus i projicira ipsilateralno prema **primarnom njušnom korteksu** koji je smješten u donjem dijelu temporalnog režnja. Primarni njušni korteks nije jedinstveno područje, nego je u njega uključeno više anatomskih struktura kao što su anteriorna njušna jezgra, njušni tuberkul, piriformni korteks, periamigdaloidni korteks te dijelovi amigdala i entorinalnog korteksa. Navedene su strukture dio **limbičkog sustava** koji je uključen u mnoge aspekte emocija i pamćenja. Na taj način možemo objasniti usku vezu između njuha, emocija i učenja. Primarni njušni korteks dalje projicira prema hipokampusu, hipotalamusu i talamusu iz kojeg stanice dalje projiciraju prema orbitofrontalnom korteksu (Bear i sur., 2025).

13.2.2. Teorije o detekciji mirisa

Dvije glavne teorije objašnjavaju kako se detektiraju mirisi. Prva je **teorija oblika i uzorka** (engl. *shape-pattern theory*) koju je sredinom 20. stoljeća predložio britanski biokemičar John Amoore (1930. – 1998.). Prema ovoj, u osnovi stereokemijskoj teoriji, mirisne molekule imaju različite prostorne oblike kao što ih imaju i membranski receptori povezani s G proteinom. Dakle, kada se oblik mirisne molekule prostorno poklopi s oblikom membranskog receptora, doći će do njegove aktivacije (Amoore, 1964, 1967). Ovaj mehanizam sličan je načelu ključa i brave koji smo opisali u prethodnom poglavlju. Međutim, ista mirisna molekula može aktivirati više različnih membranskih receptora te tako stvoriti uzorak aktivacije na glomerulima u njušnoj kvržici. Isto tako, isti membranski receptor može se vezati na više različitih molekula koje će dovesti do njegove aktivacije. Pri tome će različite molekule dovesti do različite razine aktivacije membranskog receptora i dalje staničnog receptora i glomerula u njušnoj kvržici. Dakle, mirisi proizvode različite uzorke aktivacije receptora i oni predstavljaju neuronsku osnovu za razlikovanje i prepoznavanje mirisa.

S druge strane, prema **teoriji vibracije**, koju je predložio biofizičar Luca Turin i njegovi suradnici, svaka mirisna molekula ima jedinstvenu frekvenciju vibracije kao što je ima i svaki membranski receptor. Kada mirisna molekula dođe do membranskog receptora on će se aktivirati ako se njegova vibracijska energija poklapa s vibracijskom energijom mirisne molekule (Turin i sur., 2015). Pri tome molekule koje imaju sličnu frekvenciju vibracije doživjet ćemo kao slične mirise. Primjerice, svi citrusni mirisi ima-

ju sličnu frekvenciju vibracije. Problem za teoriju vibracije su stereoizomeri. To su dvije molekule koje se sastoje od istih atoma pri čemu je prostorni raspored atoma takav da tvori zrcalno-simetričnu sliku tih molekula. Prema teoriji vibracije, stereoizomeri bi morali imati isti miris. Međutim, stereoizomer L-karvon (lijevi) ima miris kima, dok D-karvon (desni) ima miris paprene metvice. Drugi problem za teoriju vibracije su specifične anosmije koje ćemo opisati u sljedećem poglavlju.

13.2.3. Anosmije

Anosmija ili „sljepoća za mirise" je potpuni gubitak sposobnosti za detekciju mirisa. Hiposmija je znatno smanjena osjetljivost na mirise, a parosmija je izvrnuti doživljaj mirisa kada nam tvari koje inače doživljavamo kao ugodne postaju čudne i neugodne. Postoji i **specifična anosmija** kod koje se gubi osjetljivost na jedan specifičan miris, dok je osjetljivost na druge mirise očuvana. Zanimljivo je da je do sada identificirano više od 70 različitih vrsta specifičnih anosmija. Neke od njih su učestale u populaciji kao što je, primjerice, nesposobnost detekcije androstenona, tvari koja se nalazi u znoju koji se luči ispod pazuha i koja kod većine ljudi koji ga mogu osjetiti ostavlja neugodan miris nalik na mokraću. Ova se anosmija javlja kod 20 do 40 % populacije. Druge specifične anosmije su mnogo rjeđe, kao na primjer nesposobnost detekcije neobičnog mirisa iz mokraće nakon konzumacije šparoga ili nesposobnost detekcije izovalerične kiseline koju ispuštaju nošene čarape. Specifične anosmije nastaju ili zbog nedostatka jednoga membranskog receptora ili zbog njegove deformacije i neodgovarajuće interakcije s mirisnom molekulom (Wolfe i sur., 2021).

Uzrok anosmije može biti upala gornjih dišnih putova ili polipi u nosu. Ovakva se stanja mogu liječiti te se nakon tretmana njuh vraća do normalne razine osjetljivosti. S druge strane, nagli trzaj glave, kao kod prometne nesreće ili u sportu, može presjeći aksone olfaktornog živca, s obzirom na to da oni prolaze kroz koštanu strukturu sitaste pločice, i time izazvati trajnu anosmiju. Anosmija može biti prvi znak pojave neurodegenerativnih bolesti, kao što su Parkinsonova ili Alzheimerova bolest, koji se javlja godinama prije drugih znakova bolesti (Ruan i sur., 2012). Stoga se preporučuje da posjete neurologa sve osobe starije od 40 godina koje se žale da više ne mogu prepoznati neke uobičajene mirise. Nagli gubitak njuha također je važan dijagnostički indikator za infekciju virusom COVID-19 (Eliezer i sur., 2020).

Do oštećenja njušne osjetljivosti mogu dovesti i tvari koje susrećemo u svakodnevnom životu kao što su lakovi za kosu, benzin, dugotrajna konzumacija alkohola ili razni

lijekovi kao što su antibiotici, antihistaminici, antidepresivi, a posebno lijekovi koji se upotrebljavaju u kemoterapiji. Onečišćenje zraka također doprinosi slabljenju njušne osjetljivosti jer ljudi koji žive u industrijaliziranim središtima općenito imaju slabiju njušnu osjetljivost od ljudi koji žive u ruralnim sredinama. Nadalje, njušna osjetljivost postupno slabi s godinama života pri čemu postoje velike individualne razlike u brzini kojom dolazi do slabljenja.

13.2.4. Primarne mirisne kvalitete

Iskustvo nam govori da možemo razlikovati veliki broj mirisa. Međutim, pitanje je mogu li se mirisi nekako grupirati, odnosno postoje li primarne mirisne kvalitete slično kao i kod okusa. Henning (1916) je prvi pokušao izdvojiti primarne mirisne kvalitete te je predložio geometrijski model sa šest primarnih mirisa: cvjetni, voćni, truležni, začinski, smolasti i zagorjeli. Prema Henningu, mirisi tvore **mirisnu prizmu** na kojoj šest kutova predstavlja primarne mirise, a svaki je drugi miris točka na površini ili u unutrašnjosti prizme u kojoj je zastupljenost pojedinoga primarnog mirisa u danom mirisu predstavljena s udaljenošću od toga primarnog mirisa. Problem je što se ovaj model ne poklapa s rezultatima multidimenzionalnog skaliranja subjektivnih procjena ispitanika (Schiffman, 1974). Polazeći od geometrijskih svojstava molekula, Amoore (1964) je predložio podjelu primarnih mirisa na 7 kategorija: znojni (*sweaty*), spermozni (*spermous*), riblji (*fishy*), sladni (*malty*), mokraćni (*urinous*), mošusni (*musky*) i kamforni (*camphoraceous*).

Najnoviji pokušaj određivanja primarnih mirisa napravili su Castro i sur. (2013) koji su na procjenama o sličnosti među mirisima primijenili jednu vrstu faktorske analize kako bi odredili perceptivno grupiranje mirisa. Njihovi rezultati pokazuju da se mirisi mogu grupirati u čak 10 kategorija: mirišljavi/ugodni (*fragrant*), drvenasti/smolasti (*woody/resinous*), kemijski (*chemical*), voćni/bez limuna (*fruity*), limunski (*lemony*), kiseli (*sour*), mentolni (*minty*), slatki (*sweet*), orašasti (*nutty*) i sumporni (*sulfurous*). Kao što vidimo, nema preklapanja među različitim pokušajima određivanja primarnih mirisa. Stoga možemo zaključiti da je broj primarnih mirisnih kvaliteta mnogo veći nego što je primarnih okusnih kvaliteta. U skladu s takvim zaključkom su i istraživanja specifičnih anosmija koja su pokazala da ih ima više od 70 različitih. Kao što smo već spomenuli, specifične anosmije nastaju zbog defekta na jednome membranskom receptoru. Stoga, primarnih mirisnih kvaliteta vjerojatno ima koliko ima i membranskih receptora.

Mapiranje ljudskog genoma je pokazalo da ljudi imaju skoro tisuću gena koji kontroliraju produkciju proteina za membranske receptore za njuh. Od toga je oko 400 gena funkcionalno, odnosno proizvode odgovarajuće proteine, dok su ostali pseudogeni koji sadrže kôd, ali ne proizvode proteine. Pri tome, svaki funkcionalni gen kontrolira produkciju jednog membranskog receptora. Među sisavcima broj gena za njušne membranske receptore varira od vrste do vrste kao što varira i broj funkcionalnih gena pa tako psi imaju ukupno oko 1100 gena od kojih su više od 800 funkcionalni geni. Najveći broj gena imaju slonovi s više od 4000 gena od kojih je otprilike polovica funkcionalno (Niimura i sur., 2014). Za svoja istraživanja genetske osnove membranskih receptora za njuh, molekularni biolozi Linda Buck i Richard Axel su 2004. godine dobili Nobelovu nagradu za medicinu i fiziologiju.

13.2.5. Psihofizika njuha

Detekcija mirisa ispituje se metodom stepeništa, adaptivnom metodom koju smo opisali u 2. poglavlju. Unaprijed se pripreme epruvete ili štapići s različitom koncentracijom mirisne tvari. Ispitaniku se prezentiraju podražaji poredani po koncentraciji od manje prema većoj (uzlazna serija) ili od veće prema manjoj (silazna serija), a ispitanik odgovara je li osjetio miris ili ne. Kada ispitanik promijeni svoj odgovor iz NE u DA, uzlazna serija se prekida i započinje silazna serija i obrnuto, kada promijeni odgovor iz DA u NE, silazna serija se prekida i započinje nova uzlazna serija. Ovaj se postupak ponavlja nekoliko puta kako bi se odredio apsolutni prag. Apsolutni pragovi ovise o svojstvima molekula pa je tako lakše detektirati molekule s dužim ugljičnim lancima (npr. vanilija), nego molekule s kraćim ugljičnim lancima (npr. aceton). Postoje i velike individualne razlike u njušnoj osjetljivosti pri čemu ljudi sa specifičnim anosmijama uopće ne mogu detektirani određeni miris. Međutim, apsolutna osjetljivost može se povećati iskustvom kao što pokazuju istraživanja s ponovljenim izlaganjem istom mirisu. Primjerice, ponovljeno izlaganje androstenonu omogućuje otprilike polovici ljudi koji imaju specifičnu anosmiju za ovaj miris da ga počnu detektirati. Povećanje osjetljivosti zbog repetitivnog izlaganja otkriveno je i za druge mirise kao što su benzaldehid i citralva.

Diferencijalna osjetljivost ispituje se posebnom metodom koja se naziva **zadatak trokuta**. Ispitaniku se prezentiraju tri mirisa od kojih su dva identična po intenzitetu, a treći je različit od njih. Zadatak ispitanika je da odredi koji se od triju mirisa ističe, odnosno koji odudara od ostalih. Pri tome redoslijed prezentacije podražaja varira kroz pokušaje i postupak se ponavlja više puta kako bi se dobile pouzdane procjene diferen-

cijalne osjetljivosti. Weberovi omjeri za različite mirise kreću se oko 0.05, što znači da ljudi mogu razlikovati promjene od 5 % u koncentraciji mirisne tvari u 50 % slučajeva. To znači da je diferencijalna osjetljivost njuha znatno veća od okusne i da je slična diferencijalnoj osjetljivosti vida ili sluha. Eksponenti Stevensove psihofizičke funkcije variraju, ovisno o kojem je mirisu riječ od 0.15 do 0.70. Pri tome veličina eksponenta ovisi o mjeri u kojoj je mirisna tvar topiva u vodi. Što je veći stupanj topivosti u vodi, to će miris imati veći eksponent psihofizičke funkcije. Procjene intenziteta mirisa ovise i o drugim faktorima. Na primjer, miris jagode čini se intenzivnijim ako se prezentira u tekućini crvene boje nego u prozirnoj tekućini.

S obzirom na to da postoji golem broj mirisa, ispitivanja njihove detekcije i diskriminacije ne pružaju cjelovit uvid u njušne sposobnosti. Stoga se kod njuha ispituje i sposobnost prepoznavanja. U tu svrhu upotrebljavaju se zadaci **relativne i apsolutne identifikacije**. U zadatku relativne identifikacije ispitaniku se prezentira miris, a on mora odabrati njegovo ime s ponuđene liste odgovora (zadatak višestrukog izbora). U zadatku apsolutne identifikacije ispitanik mora sam imenovati miris bez pomoći eksperimentatora. Zadaci identifikacije su teži nego zadatak detekcije ili diskriminacije, tako da je potrebna i do tri puta veća koncentracija mirisne tvari za uspješnu identifikaciju u odnosnu na diskriminaciju mirisa. Zadatak apsolutne identifikacije je posebno težak jer imamo relativno mali skup riječi kojima se koristimo za označavanje mirisa. Stoga nam se često događa da prepoznamo neki miris, ali ga ne možemo imenovati (Wolfe i sur., 2021).

Postoje velike individualne razlike u sposobnosti prepoznavanja mirisa. Žene su općenito bolje u prepoznavanju mirisa, i to u svim životnim dobima. Njušna osjetljivost kod žena povezana je s hormonalnim varijacijama tako da su žene najosjetljivije na mirise kada su u ovulaciji (Doty i Cameron, 2009). S druge strane, suprotno popularnim vjerovanjima, njušna osjetljivost se ne povećava tijekom trudnoće ili neposredno nakon poroda. Nešto manje spolne razlike otkrivene su i u zadacima detekcije i diskriminacije. Mogući anatomski razlog veće uspješnosti žena je to što žene imaju veći broj neurona u njušnoj kvržici. Na prepoznavanje mirisa utječe i dob ispitanika. Najuspješniji smo u identifikaciji mirisa od tinejdžerske dobi do 40-ih godina života nakon čega počinje postupno opadanje koje se ubrzava u 50-im godinama tako da do 65. godine oko polovice populacije ima narušenu sposobnost prepoznavanja mirisa. Do slabljenja njušne osjetljivosti sa starenjem dolazi zato što se postupno smanjuje broj njušnih receptora. Do njihova smanjenja dolazi zato što se stvaranje novih receptora usporava u odnosu na broj receptora koji odumiru (Doty i sur., 1984).

I kod njuha se javlja **adaptacija**, odnosno postupno smanjenje osjetljivosti na neki miris zbog duže izloženosti istom mirisu. Ovaj proces još se naziva i **samoadaptacija** kako bi ga se razlikovalo od unakrsne adaptacije koju ćemo opisati kasnije. Do adaptacije dolazi zbog procesa recikliranja membranskog receptora. Naime, kada se mirisna molekula veže na membranski receptor, on se povlači u unutrašnjost stanice i nije više dostupan za detekciju nove mirisne molekule. U unutrašnjosti stanice membranski receptor se odvaja od mirisne molekule i zatim se reciklira i vraća natrag na membranu stanice za što treba određeno vrijeme. Ovaj mehanizma svojstven je svim membranskim receptorima povezanima s G proteinom. Potrebno je između 15 do 20 minuta kontinuirane izloženosti mirisu kako bi njušni receptor prestao reagirati na podražaj iako u nekim slučajevima do adaptacije dolazi i za manje od minute. Oporavak od adaptacije je brz proces koji traje nekoliko minuta. Iz toga slijedi jednostavan trik kojim se možemo koristiti ako želimo duže vrijeme uživati u nekom ugodnom mirisu. Naime, potrebno je kratko prekidati podraživanje kako bi se receptori oporavili i kako bi bili ponovno spremni detektirati isti miris. Na vrijeme adaptacije utječe i intenzitet mirisa. Što je koncentracija mirisnih molekula veća, to će vrijeme adaptacije biti kraće.

Zbog adaptacije nismo osjetljivi na miris vlastitog tijela kao ni na zadah iz vlastitih usta. Naime, adaptacija omogućava njušnom sustavu da funkcionira kao detektor promjene u okolini i da filtrira stabilne pozadinske mirise. S druge strane, kako bismo pojačali detekciju novog mirisa, koristimo se **njuškanjem** (engl. *sniffing*), odnosno brzim kratkim udasima. Njuškanje omogućava njušnim receptorima da budu još osjetljiviji na nove mirise i da još smanje utjecaj poznatih mirisa. Na primjer, ako odjednom osjetimo miris paljevine u zraku, svjesnim njuškanjem radimo dodatnu analizu kako bismo potvrdili je li riječ o požaru i odakle on dolazi. Naime, za razliku od vida ili sluha, njušni sustav ne može napraviti prostornu reprezentaciju odakle je neki miris došao jer različiti mirisi ulaze u nos izmiješani. Stoga nam njuškanje pomaže razdvojiti nove i stare komponente njušne scene (Wolfe i sur., 2021).

Unakrsna adaptacija (engl. *cross-adaptation*) je pojava da izlaganjem jednom mirisu smanjujemo osjetljivost na druge mirise. Primjerice, nakon isprobavanja nekoliko različitih parfema u trgovini privremeno gubimo sposobnost razlikovanja svih parfema. Unakrsna adaptacija javlja se kod onih mirisa koji aktiviraju sličan skup membranskih receptora. Međutim, efekti unakrsne adaptacije nisu simetrični, tako da jedna tvar može imati snažniji učinak adaptacije od druge. Primjerice, prethodno udisanje pentanola (tvar koja se upotrebljava u nekim bojama) ima snažan unakrsni adaptacijski učinak na detekciju propanola (antiseptik), dok prethodno udisanje propanola ima samo mali

učinak na detekciju pentanola. U nekim slučajevima udisanje jednog mirisa može dovesti i do povećanja osjetljivosti na drugi miris. Učinak unakrsne adaptacije nestaje za nekoliko minuta.

13.3. Aroma

Kada žvačemo hranu u ustima, iz hrane se oslobađaju molekule hlapljivih tvari koje zrakom prolaze iz usta i grla u nosnu šupljinu i aktiviraju njušne receptore. Ovaj specifičan doživljaj naziva se **retronazalni njuh ili aroma** (Mainland, 2018). Riječ „retronazalni" proizlazi iz činjenice da se zrak kreće, kao i pri izdisanju, u suprotnom smjeru nego pri udisanju zraka iz okoline. Drugim riječima, zrak se kreće unatrag iz grla i ždrijela prema nosnoj šupljini. Ulogu arome u doživljaju hrane možemo ilustrirati tako da pri žvakanju zalogaja hrane začepimo nos. Primjerice, pretpostavimo da jedemo ukusni kolač od jagode i začepimo nos. Prvo ćemo primijetiti da više ne doživljavamo jagode i da je kolač postao mnogo manje ukusan nego prije, iako ćemo i dalje moći osjetiti da je sladak. Drugo zanimljivo opažanje je da će se kolač činiti manje sladak nego prije iako pri tome nismo blokirali jezik koji slobodno može detektirati količinu šećera u ustima. Sličan doživljaj iskusili smo i tijekom prehlade, kada nam se začepe dišni putovi i kada se čini kao da je hrana izgubila okus. Zapravo hrana nije izgubila okus nego aromu. Dakle, često griješimo i doživljaj arome pripisujemo okusu. Primjerice kaže se „okus jagode" iako takvo nešto ne postoji. Naime, jagoda može biti slatka ili gorka, ali ne postoji poseban okus jagode, nego postoji aroma jagode koju tvore hlapljive tvari koje jagoda ispušta i koju retronazalno detektira njuh kada ju jedemo (Wolfe i sur., 2021). Drugim riječima, pogrešno atribuiramo izvor podraživanja jer nam se čini kao da aroma dolazi iz usta iako zapravo dolazi iz nosa. Hlapljivih tvari koje čine aromu ima mnogo. Primjerice, pržena slanina sadrži oko 150 različitih hlapljivih spojeva među kojima su ugljikohidrati, aldehidi, ketoni, alkoholi i dušični spojevi koji svi zajedno tvore njenu specifičnu aromu (Timon i sur., 2004).

Okus i aroma se međusobno nadopunjuju i obogaćuju tako da aroma može pojačati okus hrane, ali i okusi mogu pojačati aromu. Ove se spoznaje koriste u prehrambenoj industriji kako bi se kreirali proizvodi sa željenim svojstvima (Mainland, 2018). Primjerice, proizvođači voćnih sokova dodaju šećer ne samo kako bi pojačali okus slatkog nego i kako bi pojačali voćnu aromu soka. S druge strane, otkriveno je mnogo hlapljivih spojeva koji pojačavaju okus slatkog. Primjerice, u jagodama je otkriveno tridesetak takvih spojeva. Njihovim dodavanjem u proizvode smanjuje se količina šećera i umjetnih

sladila koja je potrebna da se postigne ista razina slatkoće. Osim u jagodama, spojevi koji pojačavaju osjet slatkog otkriveni su i u rajčicama, narančama i breskvama. Jedina su iznimka borovnice kod kojih je osjet slatkoće primarno određen količinom šećera u njima. Ključna spoznaja da, osim šećera, i drugi spojevi pridonose osjetu slatkog proizašla je iz suradnje biologa i psihologa pri čemu biolozi rade detaljnu kemijsku analizu voća mjereći količinu šećera, kiselina i drugih spojeva, a psiholozi rade detaljnu psihofizičku analizu kako ispitanici doživljavaju različito voće koja uključuje procjene slatkoće i ugodnosti. Zatim se računaju korelacije između bioloških i psihofizičkih varijabli kako bi se odredilo postoji li među njima pozitivna ili negativna povezanost ili je uopće nema (Tieman i sur., 2012).

13.4. Doprinos somatosenzornog sustava doživljaju hrane

Kada opisujemo vlastiti doživljaj hrane koju smo konzumirali, često se koristimo i pridjevima kao što su kremasto, sočno, žilavo, vruće ili hladno, koji se ne odnose na okus ili aromu, nego na taktilne i temperaturne doživljaje koje posreduje somatosenzorni sustav. Naime, na jeziku, nepcu i grlu smješteni su i receptori za dodir, toplo, hladno i bol. Aksoni ovih receptora formiraju **trigeminalni živac** (CN V; lat. *nervus trigeminus*) koji prenosi impulse iz područja usta i grla do somatosenzornog korteksa. Somatosenzorni receptori u ustima i grlu odgovorni su za doživljaje kao što su peckanje i žarenje koji nastaju pri konzumaciji ljute hrane ili doživljaja hlađenja zbog konzumacije mentola iz paprene metvice. Ovi osjeti štite želudac od potencijalnih ozljeda. Primjerice, bol zbog opekline u ustima koje su uzrokovane kiselinom ili bol koja nastaje zbog prevruće hrane ili pića signaliziraju da hranu treba ispljunuti, a ne progutati. Isto tako, dodir nam pruža informacije o prirodi hrane i pića koje konzumiramo. Na primjer, hrana može biti kremasta, gusta, viskozna što sve upućuje na to da u njoj ima masnoće. Spomenimo i da je trigeminalni živac odgovoran za suzenje očiju kada režemo luk jer su njegovi receptori smješteni i oko očiju, a ne samo na jeziku ili u grlu (Bear i sur., 2025).

U ljutim papričicama nalazi se tvar koja se naziva kapsaicin, a koja aktivira TRPV1 ionske kanale na termoreceptorima u ustima. Ovi se kanali aktiviraju na bolno vruće podražaje, odnosno podražaje koji izazivaju opekline kao što će biti opisano u poglavlju 14.3. Dakle, kapsaicin, iako sam po sebi bezopasan, aktivira iste receptore koji signaliziraju žareću bol (Bear i sur., 2025). Stoga sve životinjske vrste, osim ljudi, izbjegavaju konzumaciju ljutih papričica. Naime, neki su ljudi naučili zatomiti neugodni aspekt

boli i uživati u ljutoj hrani. Ovdje je važno istaknuti dva aspekta prethodne rečenice. Kada kažemo „neki ljudi“, zapravo želimo reći da postoje velike individualne razlike u sklonostima prema ljutoj hrani. Ljudi koji imaju veći broj gljivolikih papila izbjegavat će ljutu hranu jer se u njima nalaze TRPV1 kanali, pa će kod njih doživljaj boli i žarenja biti snažniji. S druge strane, kod ljudi koji često konzumiraju ljutu hranu doći će do kronične desenzitizacije TRPV1 kanala, što znači da će slabije reagirati na kapsaicin te će oni lakše podnijeti konzumaciju veće količine ljute krane. Drugi je aspekt „naučili“, što znači da ne postoji neka genetska predispozicija prema ljutoj hrani, nego se ona razvija putem socijalnog učenja, odnosno oponašanja drugih ljudi (Rozin i Schiller, 1980). Štoviše, ljute čili papričice su bitna odrednica nekih nacionalnih kuhinja kao što je meksička ili tajlandska. Podrška ulozi socijalnog učenja je istraživanje s laboratorijskim miševima koje su istraživači uspjeli naučiti konzumirati ljutu hranu pomoću „demonstratora“ (Galef i Wigmore, 1983). Naime, na početku ovog pokusa miševi su izbjegavali zdjelice u kojima je bila hrana začinjena ljutim papričicama. Međutim, istraživači su izolirali jednog miša kojeg su označili kao demonstratora. On je imao poseban režim prehrane u kojem se postupno, u malim količinama, dodavala ljuta hrana kako bi se naviknuo na nju. Kada se demonstrator naviknuo jesti ljutu hranu, vraćen je u prostor gdje su boravili drugi miševi koji su ga počeli oponašati i jesti ljutu hranu.

Ljutina u papričicama je određena količinom kapsaicina u njima te se one mogu rangirati po ljutini, odnosno količini kapsaicina od blagih kao što je *jalapleño* pa do prilično ljutih kao što je *habanero*. Ljutina se ponekad izražava na Scovilleovoj skali koja predstavlja mjeru koliko puta moramo razrijediti suhu papričicu da bi prestala biti ljuta. Na primjer, ljutina *jalapleño* papričica se kreće od 3500 do 10 000 Scovilleovih jedinica, dok se ljutina *habanero* papričica kreće od 100 000 do 350 000 Scovilleovih jedinica. Za usporedbu, *tabasco* papričice od kojih se proizvodi popularan umak imaju 30 000 to 50 000 Scovilleovih jedinica. Neki uzgajivači su otišli i mnogo dalje. Tako, primjerice, „zloglasna“ *Carolina Reaper* papričica, trenutačno jedna od najljućih, ima apsurdnih 2.2 milijuna Scovilleovih jedinica. Što napraviti ako ste konzumirali veću količinu ljute hrane nego što vam prija? Prva stvar je da ne treba paničariti. Kapsaicin nije opasan i ne stvara opekline, nego samo podražuje receptore koji signaliziraju prisutnost opekline iako je zapravo nema. Stoga nije zapravo potrebno ništa učiniti, nego pričekati da se receptori adaptiraju i da se doživljaj peckanja i žarenja smanji. Ipak, ako se želimo riješiti tog neugodnog osjeta žarenja, savjet je da pojedemo nešto masno kao, primjerice, sladoled jer je kapsaicin topiv u masti te ćemo ga tako isprati iz usta. S druge strane, pijenje vode neće pomoći jer kapsaicin nije topiv u vodi.

Rezimirajmo na kraju svu složenost doživljaja hrane. Pretpostavimo da jedemo svježe pečenu pitu od jabuka. I prije nego što smo zagrizli prvi zalogaj, aktivira se ortonazalni njuh jer udišemo zrak u blizini pite u kojem se nalaze molekule koje su ishlapile iz pite te već njuhom možemo detektirati prisutnost jabuka ili cimeta u piti. Kada žvačemo pitu u ustima, aktiviraju se okusni receptori na jeziku te tako nastaje osjet slatkog, a ponekad i blago kiselog, ovisno o sorti jabuke koja je korištena za izradu pite. Pored toga, žvakanjem hrane oslobađaju se hlapljive molekule koje putem stražnjih prolaza dolaze iz usta u nosnu šupljinu i stvaraju aromu pite (retronazalni njuh) koju čine jabuka, cimet, ali i tijesto. Također, žvakanjem ćemo doživjeti i toplinu i mekoću pite, i to putem somatosenzornih receptora. Naravno, ako je pita prevruća, doživjet ćemo i bol. Urođena sklonost prema kojoj slatko izaziva ugodu, putem asocijativnog učenja se prenosi na sve ostale opisane doživljaje te tako nastaje ukupno pozitivno iskustvo konzumacije pite od jabuka.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Bear i sur. (2025) i Wolfe i sur. (2021) odlični su izvori za proširenje znanja o kemijskim osjetima, posebno o njihovim genetskim i neuroznanstvenim osnovama kao i o različitim aspektima subjektivnih doživljaja. Bartoshuk (2018) i Mainland (2018) nude detaljniji uvid u suvremena istraživanja o kemijskim osjetima.

Pojmovnik

Adaptacija na miris
Smanjenje osjetljivosti na njušne podražaje nakon dulje izloženosti istom mirisu.
Vidjeti i: njušni receptor

Adaptacija na okus
Smanjenje osjetljivosti na okusni podražaj nakon duljeg podraživanja istim okusom.
Vidjeti i: okusni pupoljci

Anosmija
Gubitak njušnog osjeta koji može biti djelomičan ili potpun. Može biti urođena, stečena traumom ili infekcijom. Može biti potpuna (opća anosmija) ili selektivna za određene mirise (specifična anosmija).
Vidjeti i: hiposmija, njušni epitel

Aroma
Osjet koji nastaje kada žvačemo hranu pri čemu se oslobađaju molekule hlapljivih tvari koje zrakom prolaze iz usta i grla u nosnu šupljinu i aktiviraju njušne receptore u nosu.
Vidjeti i: retronazalni njuh

Evaluativno kondicioniranje
Povezivanje pozitivnih i negativnih emocija s neutralnim iskustvom. Objašnjava naše sklonosti prema određenoj vrsti hrane.
Vidjeti i: hedonski odgovor

Facijalni živac
(CN VII; lat. *nervus facialis*)
Sedmi moždani živac odgovoran za motoričku inervaciju mišića lica, ali također sadrži osjetne i parasimpatičke komponente. Sudjeluje u prijenosu informacija o okusu iz prednje dvije trećine jezika te u kontroli žlijezda slinovnica i suznih žlijezda.
Vidjeti i: okusni put

Glomeruli
Prvi sloj u njušnoj lukovici koji čine spletovi sinaptičkih veza između aksona njušnih receptora i dendrita mitralnih stanica. Svaki glomerul prima impulse od receptora specifičnih za jedan tip molekula.
Vidjeti i: njušne lukovice

Glosofaringealni živac
(CN IX; lat. *nervus glossopharyngeus*)
Deveti kranijalni živac koji prenosi osjetne informacije iz stražnje trećine jezika (uključujući okusne podražaje), ždrijela i srednjeg uha, kao i parasimpatičke signale do žlijezda slinovnica. Također sudjeluje u kontroli gutanja i regulaciji krvnog tlaka kroz baroreceptore u karotidnim sinusima.
Vidjeti i: okusni put

Gljivolike (fungiformne) papile
Papile oblikom slične gljivama koje se nalaze pretežno na prednjem dijelu jezika.
Vidjeti i: okusne papile

Gorko
Primarni okus koji izazivaju uglavnom toksične tvari. Detektira se putem membranskih receptora povezanih s G proteinom. Do sada je identificirano 25 različitih receptora, a označavaju se kao TAS2R#.
Vidjeti i: heterodimer, okusni receptor, primarni okusi

Hedonski odgovor
Evaluacija hrane na dimenziji ugodno-neugodno.
Vidjeti i: evaluativno kondicioniranje

Heterodimer
Dva membranska receptora povezana u cjelinu. Osnova za detekciju slatkog i gorkog.
Vidjeti i: gorko, slatko

Kemijska osjetila
Skupina osjetila koja reagiraju na kemijska obilježja molekula, uključujući nos (osjet mirisa i arome), jezik (osjet okusa) i trigeminalni sustav (osjet na iritantne kemijske podražaje koji izazivaju osjete peckanja, hlapljivosti ili mentolnog efekta). Kod ljudi su kemijska osjetila u velikoj mjeri povezana s kušanjem hrane i pića.
Vidjeti i: njušni epitel, okusni receptori, trigeminalni živac

Kemoceptori
Receptori osjetljivi na kemijska obilježja molekula.
Vidjeti i: njušni receptor, okusni receptori

Kiselo
Primarni okus koji izazivaju kiseline, tvari koje se u vodi dijele na dva dijela od kojih je jedan dio uvijek ion vodika (H^+) i njegova količina u otopini određuje kiselost što se izražava pomoću pH vrijednosti. Detektira se putem protonskih kanala na membrani okusnog receptora putem kojih vodik ulazi u receptor i depolarizira ga.
Vidjeti i: okusni receptor, primarni okusi

Listaste (folijske) papile
Papile smještene na bočnim rubovima stražnjeg dijela jezika. Sadrže brojne okusne pupoljke. Njihova se funkcija s godinama može smanjiti.
Vidjeti i: papile

Masni osjet
Potencijalni kandidat za primarni okus s obzirom na to da je masna hrana bogata energijom. Međutim, masti su prevelike molekule da bi stale u neki od poznatih membranskih receptora povezanih s G proteinom.

Miris
Doživljaj izazivan kemijskim obilježjima molekula koje se raspršuju u zraku i vežu na receptore u njušnom epitelu.
Vidjeti i: njušni živac

Mirisna prizma
Henningov model na kojem šest kutova prizme predstavlja primarne mirise (cvjetni, voćni, začinski, smolasti, zagorjeli i truležni), a svaki drugi miris je točka na površini ili u unutrašnjosti prizme u kojoj je zastupljenost pojedinoga primarnog mirisa u danom mirisu predstavljena s udaljenošću od toga primarnog mirisa. Problem je što se model ne poklapa dobro s rezultatima multidimenzionalnog skaliranja subjektivnih procjena ispitanika.
Vidjeti i: miris

Molarna koncentracija tvari
Količina otopljene tvari u određenom volumenu otopine. Mjerna jedinica je broj mola po litri otopine (mol/l). Pri tome mol je osnovna jedinica SI sustava kojom se izražava količina tvari, odnosno broj atoma ili drugih istovjetnih struktura kao što su molekule ili ionski parovi, a 1 mol odgovara broju od $6.02 \cdot 10^{23}$ atoma.
Vidjeti i: okus

Naučena okusna averzija
Izbjegavanje hrane s kojom smo prethodno imali neugodna iskustva (npr. izazvala je mučninu). To je primjer evaluativnog kondicioniranja u kojem se negativna emocija povezuje s inače neutralnim podražajem.
Vidjeti i: specifična okusna zasićenost, evaluativno kondicioniranje

Nitaste (filiformne) papile
Najbrojnije okusne papile na ljudskom jeziku, koje nemaju *okusne pupoljke*, već služe za mehaničke funkcije poput doživljaja teksture hrane i pomicanja hrane po ustima. Imaju stožast oblik i raspoređene su po cijeloj površini jezika.
Vidjeti i: papile

Njuškanje
Brzi kratki udasi koji omogućavaju njušnim receptorima da budu osjetljiviji na nove mirise i da smanje utjecaj poznatih mirisa.

Njušna cilija
Izdanak dendrita njušnog receptora. Sadrži membranske receptore povezane s G proteinom koji se selektivno aktiviraju kada se na njih veže molekula mirisa. U njušnoj ciliji se pretvaraju kemijska svojstva molekula u električne impulse.
Vidjeti i: mirisni receptor

Njušni epitel
Tkivo smješteno u gornjem dijelu nosne šupljine koje sadrži njušne receptore, potporne stanice i matične stanice.
Vidjeti i: mirisni receptor

Njušna lukovica
Prva struktura u mozgu koja prima informacije iz njušnih receptora i prenosi ih dalje prema njušnom korteksu. Sastoji se od triju slojeva. U prvom se sloju nalaze glomeruli, u drugom su sloju čupave stanice, a u trećem su sloju mitralne i granularne stanice.
Vidjeti i: njušni živac

Njušni put
Anatomski put za njuh koji uključuje njušni epitel, njušnu lukovicu i primarni njušni korteks.
Vidjeti i: njušni epitel, primarni njušni korteks

Njušni receptor
Specijalizirana stanica smještena u njušnom epitelu koja detektira prisutnost molekula u zraku.
Vidjeti i: njušni epitel

Njušni (olfaktorni) živac (CN I; lat. *nervus olfactorius*)
Prvi kranijalni živac koji prenosi informacije iz njušnih receptora u njušnu kvržicu.
Vidjeti i: njušni epitel

Okus
Doživljaj izazivan kemijskim obilježjima molekula koje su topive u vodi i vežu se na okusne receptore na jeziku i ždrijelu.
Vidjeti i: slatko, gorko, slano, kiselo

Okusna pora
Prazan prostor između papila kroz koji okusne trepavice vire i dolaze u kontakt s otopljenim molekulama iz hrane.
Vidjeti i: okusni pupoljci, okusni receptori

Okusni put
Anatomski put kojim informacije o okusu putuju od okusnih pupoljaka u jeziku preko moždanog debla (jezgra solitarnog trakta) do talamusa i zatim do primarnog okusnog korteksa.
Vidjeti i: okus

Okusni receptor
Specijalizirana stanica smještena u okusnim pupoljcima koja detektira kemijske tvari otopljene u slini. Svaki je receptor osjetljiv na jedan od primarnih okusa.
Vidjeti i: primarni okusi

Okusna piramida
Henningov model okusa u kojem se četiri primarna okusa (slatko, slano, kiselo, gorko) nalaze na kutovima piramide. Model podržavaju nalazi multidimenzionalnog skaliranja subjektivnih procjena sličnosti među okusima.
Vidjeti i: primarni okusi

Okusni živci
Živci koji prenose informacije iz okusnih pupoljaka do mozga.
Vidjeti i: facijalni živac, glosofaringealni živac, trigeminalni živac

Primarni njušni korteks
To nije jedinstveno područje kao kod drugih osjeta, nego je u njega uključeno više anatomskih struktura kao što su anteriorna njušna jezgra, njušni tuberkul, piriformni korteks, periamigdaloidni korteks te dijelovi amigdala i entorinalnog korteksa.

Primarni okusni korteks
Brodmannovo polje 36 koje se još naziva i inzula ili inzularni korteks. Prima projekcije iz ventralne posteriorne medijalne jezgre smještene u stražnjem dijelu talamusa.

Potencijacija okusa
Pojava da adaptacija na jednu tvar povećava osjetljivost na drugu tvar. Na primjer, adaptacija na male količine soli pojačava okus slatkog.
Vidjeti i: potiskivanje okusa

Potiskivanje okusa
Pojava smanjenog doživljaja okusa jedne tvari koja se javlja zbog prisutnosti druge tvari koja inače izaziva sasvim drugi okus. Na primjer, dodavanjem šećera kava postaje manje gorka, a limunada manje kisela.
Vidjeti i: potencijacija okusa

Primarni okusi
Skup primarnih kvaliteta okusa koje uključuju slatko, slano, kiselo, gorko. Svaki okus ima specifične okusne receptore.
Vidjeti i: okusna piramida, okusni receptori

Retronazalni njuh
Osjet mirisa koja nastaje kada hlapljive molekule iz usne šupljine putuju prema njušnom epitelu kroz nazofaringealni kanal tijekom žvakanja i gutanja. Naziva se još i aroma koja bitno utječe na doživljaj hrane.
Vidjeti i: aroma, njušni epitel

Slano
Primarni okus koji izazivaju soli, odnosno molekule koje se pri otapanju u vodi dijele na dva iona: kation i anion. Primjer je kuhinjska sol $Na^{+}Cl^{-}$ kod koje je ion natrija kation, a ion klora je anion. Detektira se putem ionskih kanala za natrij na okusnim receptorima.
Vidjeti i: okusni receptori, primarni okusi

Slatko
Primarni okus koji izazivaju šećeri kao što su glukoza, fruktoza ili saharoza. Detektira se pomoću membranskih receptora povezanih s G proteinom. Dosad su identificirana dva membranska receptora koji su označeni kao TAS1R2 i TAS1R3.
Vidjeti i: heterodimer, okusni receptor, primarni okusi

Specifična okusna zasićenost
Pojava da nam, nakon konzumacije, ista hrana postaje manje ukusna i ugodna. Potiče nas da potražimo novu hranu, različitu od one koju smo već konzumirali.

Spljoštene (cirkumvalatne) papile
Velike i okrugle papile raspoređene u obliku obrnutog slova V na stražnjem dijelu jezika.
Vidjeti i: papile

Superkušači
Ljudi koji okuse doživljavaju intenzivnije od drugih ljudi.

Teorija oblika i uzorka
Prema ovoj teoriji, mirisne molekule imaju različite prostorne oblike kao što ih imaju i membranski receptori povezani s G proteinom. Kada se oblik mirisne molekule prostorno poklopi s oblikom membranskog receptora, doći će do njegove aktivacije slično kao ključ i brava.
Vidjeti i: teorija vibracije, njušni receptor

Teorija označenih linija
Kvaliteta okusa kodirana je jednim vlaknom koje najjače reagira na pojedini okus te je vlakno njime označeno.
Vidjeti i: teorija uzorka aktivnosti

Teorija uzorka aktivnosti
Kvaliteta okusa kodirana je relativnom veličinom neuronske aktivnosti u svim okusnim vlaknima.
Vidjeti i: teorija označenih linija

Teorija vibracije
Prema ovoj teoriji, svaka mirisna molekula ima jedinstvenu frekvenciju vibracije. Kada mirisna molekula dođe blizu njušne cilije ona prekida kemijske veze na membranskom receptoru i time pokreće biokemijske procese koji dovode do otvaranja ionskih kanala i depolarizacije receptora.
Vidjeti i: teorija oblika i uzorka, njušni receptor

Trigeminalni živac
(CN V; lat. *nervus trigeminus*)
Peti kranijalni živac koji prenosi informacije o iritaciji, boli i temperaturi iz područja lica, uključujući usnu i nosnu šupljinu. Ima složenu strukturu i inervaciju, a dijelom prenosi i okusna vlakna. Sastoji se od triju glavnih grana. To su oftalmički živac (CN V1; lat. *nervus ophthalmicus*), maksilarni živac (CN V2; lat. *nervus maxillaris*) i mandibularni živac (CN V3; lat. *nervus mandibularis*).
Vidjeti i: okusni put, okusni živci

Umami
Potencijalni primarni okus koji izazivaju proteini iz mesa. Pojam dolazi od japanskog izraza za fino ili ukusno. Pretpostavlja se da ovaj osjet može izazvati glutamat, ekscitacijski neurotransmiter u živčanom sustavu koji se dobiva iz proteina. Međutim, proteini su prevelike molekule da bi stale u neki od poznatih membranskih receptora povezanih s G proteinom.
Vidjeti i: okusi, okusni receptor

Unakrsna njušna adaptacija
Smanjenje osjetljivosti na jedan miris nakon prethodne izloženosti drugomu sličnom mirisu. Javlja se kada mirisi aktiviraju preklapajuće receptorske populacije.
Vidjeti i: unakrsna okusna adaptacija

Unakrsna okusna adaptacija
Smanjenje osjetljivosti na jedan okus nakon dužeg izlaganja drugomu sličnom okusu. Pokazuje postojanje funkcionalne preklapanosti receptora.
Vidjeti i: unakrsna njušna adaptacija

Vagusni živac
(CN X, lat. *nervus vagus*)
Deseti kranijalni živac koji ima ključnu ulogu u parasimpatičkome živčanom sustavu. Prenosi informacije iz unutarnjih organa (srca, pluća, probavnog sustava) prema mozgu, ali i obrnuto, omogućujući regulaciju funkcija poput disanja, srčanog ritma i probave. Također, inervira područje grla i sudjeluje u refleksima poput gutanja i govora. U kontekstu okusa, prenosi okusne informacije iz epiglotisa i ždrijela.
Vidjeti i: glosofaringealni živac

LITERATURA

AMOORE, J. E. (1964). Current status of the steric theory of odor. *Annals of the New York Academy of Sciences, 116*, 457–476. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1964.tb45075.x

AMOORE, J. E. (1967). Specific anosmia: a clue to the olfactory code. *Nature*, *214*(5093), 1095–1098. https://doi.org/10.1038/2141095a0

BARTOSHUK, L. M. (2018). Taste. U J. T. Serences, *Stevens handbook of experimental psychology*, *Vol. 2: Sensation, perception & attention* (4. izdanje) (121–153). Wiley.

BATES, L. A., SAYIALEL, K. N., NJIRAINI, N. W., MOSS, C. J., POOLE, J. H. i BYRNE, R. W. (2007). Elephants classify human ethnic groups by odor and garment color. *Current Biology*, *17*(22), 1938–1942. https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.09.060

BEAR, M. R., CONNORS, B. i PARADISO, M. A. (2025). *Neuroscience: Exploring the brain* (5. izdanje). Jones & Bartlett Learning.

CALVIÑO, A. M. (1986). Perception of sweetness: the effects of concentration and temperature. *Physiology & Behavior, 36*(6), 1021–1028. https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90474-9

CASTRO, J. B., RAMANATHAN, A. i CHENNUBHOTLA, C. S. (2013). Categorical dimensions of human odor descriptor space revealed by non-negative matrix factorization. *PloS ONE, 8*(9), e73289. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073289

DAVIDSON, T. L. i SWITHERS, S. E. (2004). A Pavlovian approach to the problem of obesity. *International Journal of Obesity and Related Metabolic Disorders, 28*(7), 933–935. https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0802660

DAVIS, C. M. (1928). Self selection of diet by newly weaned infants: An experimental study. *American Journal of Diseases of Children, 36*, 651–679.

DOTY, R. L. i CAMERON, E. L. (2009). Sex differences and reproductive hormone influences on human odor perception. *Physiology & Behavior*, *97*(2), 213–228. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.02.032

DOTY, R. L., SHAMAN, P., APPLEBAUM, S. L., GIBERSON, R., SIKSORSKI, L. i ROSENBERG, L. (1984). Smell identification ability: changes with age. *Science*, *226*(4681), 1441–1443. https://doi.org/10.1126/science.6505700

ELIEZER, M., HAMEL, A. L., HOUDART, E., HERMAN, P., HOUSSET, J., JOURDAINE, C., ELOIT, C., VERILLAUD, B. i HAUTEFORT, C. (2020). Loss of smell in patients with COVID-19: MRI data reveal a transient edema of the olfactory clefts. *Neurology*, *95*(23), e3145–e3152. https://doi.org/10.1212/WNL.0000000000010806

ERICKSON, R. P. (1982). The "across-fiber pattern" theory: An organizing principle for molar neural function. U W. D. Neff (Ur.) *Contributions to sensory physiology*, Vol. 7 (str. 79–110). Academic Press.

GALEF, B. G. i WIGMORE, S. W. (1983). Transfer of information concerning distant foods: A laboratory investigation of the "information-centre" hypothesis. *Animal Behaviour, 31*(3), 748–758. https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80232-2

GARCIA, J., KIMELDORF, D. J. i KOELLING, R. A. (1955). Conditioned aversion to saccharin resulting from exposure to gamma radiation. *Science, 122*(3160), 157–158.

GREEN, B. G. i FRANKMANN, S. P. (1987). The effect of cooling the tongue on the perceived intensity of taste. *Chemical Senses, 12*(4), 609–619. https://doi.org/10.1093/chemse/12.4.609

HENNING, H. (1916). Der geruch. Leipzig.

MAINLAND, J. D. (2018). Olfaction. U J. T. Serences, *Stevens handbook of experimental psychology*, *Vol. 2: Sensation, perception & attention* (4. izdanje) (155–200). Wiley.

NIIMURA, Y., MATSUI, A. i TOUHARA, K. (2014). Extreme expansion of the olfactory receptor gene repertoire in African elephants and evolutionary dynamics of orthologous gene groups in 13 placental mammals. *Genome Research*, *24*(9), 1485–1496. https://doi.org/10.1101/gr.169532.113

PFAFFMANN, C. (1974). The sensory coding of taste quality. *Chemical Senses & Flavor, 1*(1), 5–8. https://doi.org/10.1093/chemse/1.1.5

ROPER, S. D. i CHAUDHARI, N. (2017). Taste buds: cells, signals and synapses. *Nature Reviews: Neuroscience, 18*(8), 485–497. https://doi.org/10.1038/nrn.2017.68

ROZIN, P. (1967). *Thiamin-specific hunger* (Vol. 1). American Physiological Society.

ROZIN, P. i SCHILLER, D. (1980). The nature and acquisition of a preference for chili pepper by humans. *Motivation and Emotion, 4*(1), 77–101. https://doi.org/10.1007/BF00995932

RUAN, Y., ZHENG, X. Y., ZHANG, H. L., ZHU, W. i ZHU, J. (2012). Olfactory dysfunctions in neurodegenerative disorders. *Journal of Neuroscience Research*, *90*(9), 1693–1700. https://doi.org/10.1002/jnr.23054

SCHIFFMAN, S. S. (1974). Physicochemical correlates of olfactory quality. *Science, 185*(4146), 112–117. https://doi.org/10.1126/science.185.4146.112

SCHIFFMAN, S. S. i ERICKSON, R. P. (1971). A psychophysical model for gustatory quality. *Physiology & Behavior*, *7*(4), 617–633. https://doi.org/10.1016/0031-9384(71)90117-x

STEINER, J. E. (1973). The gustofacial response: Observation on normal and anencephalic newborn infants. U J. F. Bosma (Ur.), *Development in the Fetus and Infant* (str. 254–278). U. S. Government Printing Office.

STELLMAN, S. D. i GARFINKEL, L. (1988). Patterns of artificial sweetener use and weight change in an American Cancer Society prospective study. *Appetite, 11 Suppl 1*, 85–91.

TIEMAN, D., BLISS, P., MCINTYRE, L. M., BLANDON-UBEDA, A., BIES, D., ODABASI, A. Z., RODRÍGUEZ, G. R., VAN DER KNAAP, E., TAYLOR, M. G., GOULET, C., MAGEROY, M. H., SNYDER, D. J., COLQUHOUN, T., MOSKOWITZ, H., CLARK, D. G., SIMS, C., BARTOSHUK, L. i KLEE, H. J. (2012). The chemical interactions underlying tomato flavor preferences. *Current Biology*, *22*(11), 1035–1039. https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.016

TIMON, M. L., CARRAPISO, A. I., JURADO, A. i VAN DE LAGEMAAT, J. (2004). A study of the aroma of fried bacon and fried pork loin. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *84*(8), 825-831.

TURIN, L., GANE, S., GEORGANAKIS, D., MANIATI, K. i SKOULAKIS, E. M. (2015). Plausibility of the vibrational theory of olfaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(25), E3154. https://doi.org/10.1073/pnas.1508035112

VANDENBEUCH, A. i KINNAMON, S. C. (2020). Why low concentrations of salt enhance sweet taste. *Acta Physiologica, 230*(4), e13560. https://doi.org/10.1111/apha.13560

WOLFE, J. M., KLUENDER, K. L., LEVI, D. M., BARTOSHUK, L. M., HERZ, R. S., KLATZKY, R. L. i MERFELD, D. M. (2021). *Sensation and perception* (6. izdanje). Oxford University Press.

14.
Tjelesni osjeti

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- kako koža funkcionira kao osjetni organ
- o osjetima dodira i vibracije
- o temperaturnim osjetima toplog i hladnog
- o boli kao posebnom osjetu
- o kinesteziji (ili propriocepciji)
- o vestibularnom osjetu

Tjelesni osjeti pružaju informacije o površinama koje su u direktnom kontaktu s kožom (dodir, vibracije, temperatura) kao i informacije o položaju i gibanju (kinestezija/propriocepcija) dijelova tijela koje dolaze iz mišića, tetiva i zglobova te informacije o ubrzanju i skretanju tijela i položaju tijela u odnosu na gravitaciju što ima važnu ulogu u uspravnom stajanju i hodanju i održavanju ravnoteže (vestibularni osjet). Pored toga, bol prenosi informacije o štetnim i opasnim situacijama koje mogu dolaziti s kože ili iz unutrašnjosti tijela.

14.1. Koža

Koža je najveći organ u ljudskog tijela. Ona definira organizam i predstavlja sučelje s okolinom. Koža nas štiti od okolinskih utjecaja, a ima i važnu ulogu u izmjeni tvari, disanju i toplinskoj regulaciji. Kod jednostaničnih organizama ulogu sučelja s okoli-

nom ima stanična membrana, a kod složenih organizama su slojevi površinskih stanica evoluirali kako bi obavljali funkciju kože. Koža obavlja nekoliko funkcija: izmjena tvari s okolinom, disanje, temperaturna regulacija, zaštita od uvjeta okoline, i osjeti dodira, temperature i boli. Zanimljivo je da neke životinje djelomično dišu kroz kožu, kao na primjer vodozemci, insekti, neki gmazovi i poneki sisavci (šišmiši).

Ovdje ćemo se usredotočiti na osjetnu funkciju kože. Adekvatni podražaji koji djeluju na receptore u koži su mehanički podražaji pritiska i pomicanja kože koji stvaraju osjete dodira i vibracije. Drugi tip adekvatnih podražaja je razlika u temperaturi u odnosu na temperaturu kože što je osnova za doživljaje toplog i hladnog, odnosno temperaturne osjete. Električno podraživanje kože će pri slabim intenzitetima izazvati osjet topline, a pri intenzivnijim bol. Što se boli tiče, svi preintenzivni podražaji, koji bi mogli oštetiti organizam izazivaju bol, pa tako i preintenzivan pritisak, previsoka ili preniska temperatura. To vrijedi i za druge osjete, pa će i preintenzivna svjetlost i preintenzivan zvuk također izazvati bol.

Koža ima složenu strukturu. Gledajući na površini, kožu možemo podijeliti na **kožu s dlačicama** (veći dio kože) **i kožu bez dlaka** (usne, dlanovi, prsti, tabani). Gledajući od površine prema unutrašnjosti tijela, koža se sastoji od triju glavnih slojeva (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021):

- **Epidermis** je vanjski zaštitni sloj koji se sastoji od nekoliko slojeva tvrdih mrtvih stanica nazvanih pločaste stanice. One predstavljaju barijeru za vanjske patogene, te reguliraju gubitak vode iz tijela u atmosferu. Epidermis se stalno ljušti i obnavlja. Prosječna debljina je oko 90 μm, iako znatno varira na raznim lokacijama na tijelu.
- **Dermis** je srednji sloj živih stanica koje se stalno dijele kako bi generirale nove slojeve mrtvih stanica iznad sebe. U ovom se sloju nalaze receptori za dodir (Ruffinijeva, Paccinijeva i Meissnerova tjelešca i Merkelovi diskovi) i slobodni živčani završeci koji posreduju informacije o boli. Pored receptora, ovaj sloj sadrži i žlijezde znojnice, kapilare i korijene dlačica iz kojih dlačice rastu.
- **Hipodermis** je unutrašnji (potkožni) sloj masnih stanica i vezivnog tkiva. Predstavlja granicu između kože i tkiva ispod kože, odnosno mišića i kostiju.

14.2. Dodir i vibracija

Netko bi mogao pomisliti da je dodir manje važan osjet u odnosu na vid i sluh. Međutim, dodir je, zajedno s drugim tjelesnim osjetima, iznimno važan osjet bez kojeg bi

naš doživljaj okoline bio znatno osiromašen, a snalaženje i kretanje u prostoru otežano te ne bismo mogli preživjeti. Dodirom prepoznajemo objekte koji su u neposrednom kontaktu s našim tijelom. Zbog toga se kaže da je dodir proksimalni osjet, odnosno osjet kojim doživljavamo okolinu u neposrednoj blizini. Opipavanjem predmeta dobivamo informacije o njihovu obliku, čvrstoći i teksturi (hrapavosti ili glatkoći) što je osnova za veliku uspješnost u prepoznavanju. Sjetimo se samo situacije kada u prostoriji nestane struje pa se moramo snalaziti u mraku opipavajući prostor oko sebe. Također, uspješno taktilno prepoznavanje nam omogućava da mnoge radnje s predmetima u neposrednoj blizini, kao što je zakopčavanje košulje, obavljamo bez vidne kontrole.

Dodir je i sredstvo socijalne i emocionalne komunikacije (slika 14.1.) kao što možemo vidjeti na primjerima rukovanja s poznanicima, grljenja dragih osoba ili članova obitelji ili maženja voljene osobe. Dodir čini i važan dio seksualnog iskustva. Neverbalne dodirne poruke su univerzalne i razumljive svim ljudima, ali postoje i određene kulturne specifičnosti. Naime, postoje različita nepisana pravila koja u društvima određuju je li dopušteno dirati druge ljude bez njihova dopuštenja i na koji način. Primjerice, u



Slika 14.1. Dodir je ključan aspekt emocionalne komunikacije

nekim je društvima dopušteno da osoba višega socijalnog statusa dodirne (npr. potapša po ramenu) osobu nižeg statusa, ali obrnuto se smatra neprimjereno. Također, grub dodir može se doživjeti kao neprijateljska gesta.

Dodir ima važnu ulogu i u poticanju optimalnog razvoja djece. Masiranje beba smanjuje njihovu razinu kortizola i pomaže im u dobivanju težine (Field i sur., 2004). Djeca koja ne dobivaju dovoljno dodira u djetinjstvu se sporije razvijaju, oslobađaju manju količinu hormona rasta, a poslije u životu su sklonija depresiji i kognitivnim deficitima te pokazuju snažniju reakciju na stres (Lupien i sur., 2000). Dramatičan primjer važnosti dodira za razvoj je slučaj dviju sestara blizanki Kyrie i Brielle koje su rođene 12 tjedana prerano. Najprije su bile smještene u odvojene inkubatore pri čemu je Brielle počela pokazivati probleme s disanjem i radom srca, nije dobivala na težini i mrštila se kada bi je netko pokušavao tješiti. Radeći suprotno pravilima bolnice, medicinska sestra stavila je obje bebe zajedno u isti inkubator. Nakon što su položene jedna pored druge, Kyrie je zagrlila svoju sestru i to je bilo dovoljno da se Brielle polako oporavi i da zajedno napuste bolnicu i prije nego što su to liječnici očekivali (Diamond i Amso, 2008).

14.2.1. Receptori za dodir i vibraciju

Podražaji koji izazivaju osjet dodira su mehanički pritisak na kožu ili pomicanje kože. Stoga se receptori za dodir nazivaju **mehanoreceptori**, a s obzirom na to da njihovi završeci izgledaju kao tjelešca, još se nazivaju i **korpuskularni receptori**. Nekorpuskularni živčani završeci nemaju zadebljanja ili tjelešca te se zovu **slobodni živčani završeci**. Ovdje možemo spomenuti jednu zanimljivost. Fiziološki gledano, „završeci" su zapravo „počeci" jer se u njima vanjski podražaj pretvara u živčanu aktivnost koja započinje svoj put živčanim vlaknima prema centrima u korteksu. Međutim, u anatomskom smislu, oni su „završeci" jer, gledajući kako se iz korteksa živčana vlakna šire cijelim tijelom, to su krajevi ili završeci živčanih vlakana.

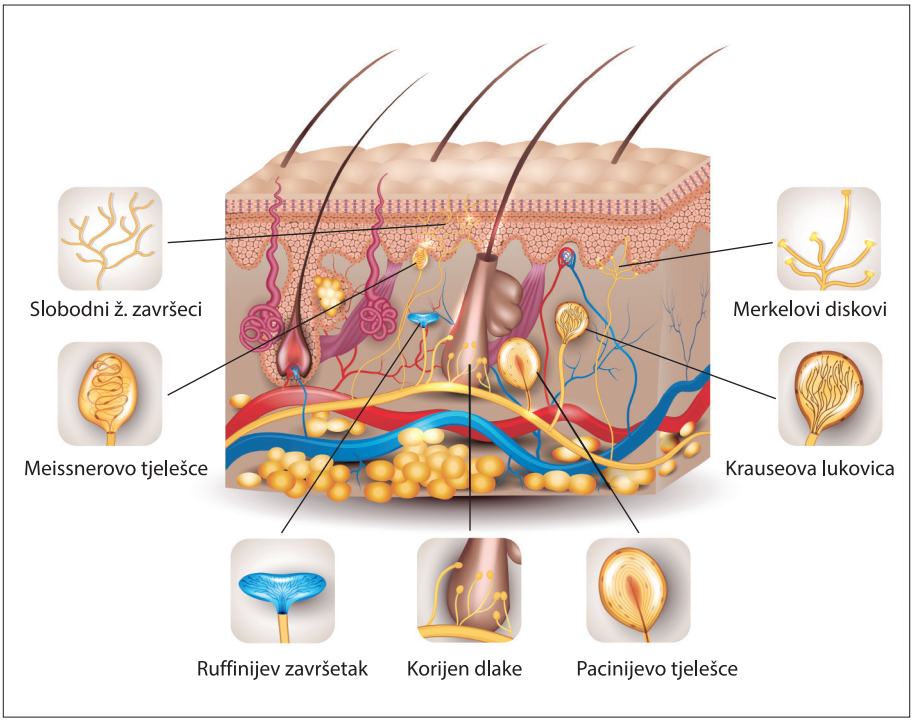
Identificirane su četiri vrste mehanoreceptora koje možemo vidjeti na slici 14.2. (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021):

- **Pacinijeva tjelešca** detektiraju snažnu vibraciju te doprinose percepciji fine teksture površina koje dodirujemo.
- **Meissnerova tjelešca** detektiraju laganu vibraciju te doprinose finoj motorici (hvatanje predmeta prstima).

- **Merkelovi diskovi** su osjetljivi na statični pritisak na kožu te doprinose percepciji grube teksture i taktilnih uzoraka.
- **Ruffinijevi završeci** su osjetljivi na rastezanje kože te doprinose percepciji položaja prstiju u prostoru.

Pored gore navedenih mehanoreceptora u koži postoje i drugi receptori kao što su Krauseove lukovice ili tjelešca. Prije se smatralo da su to termoreceptori koji su osjetljivi na hladno. Međutim, novija istraživanja na miševima pokazuju da se radi o posebnoj vrsti mehanoreceptora koji su osjetljivi za lagani dodir i vibraciju te su uključeni u seksualno ponašanje s obzirom da se nalaze na penisu, klitorisu, usnama i jeziku (Qi i sur., 2024).

Ljudska ruka ima oko 2500 Pacinijevih tjelešca pri čemu je njihova gustoća najveća na prstima. Pacinijevo tjelešce je najveći i najbolje proučavani mehanoreceptor te može biti dugačak do 2 mm i imati promjer oko 1 mm. Pacinijevo tjelešce ima



Slika 14.2. Mehanoreceptori i slobodni živčani završeci na koži. Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.

kapsulu nalik na lukovicu u kojoj su naslagani slojevi ovojnica razdvojeni tekućinom. Mehanički podražaj deformira kapsulu koja zatim dalje deformira membranu Pacinijeva tjelešca. Ova promjena oblika dovodi do otvaranja ionskih kanala za natrij što dalje dovodi do depolarizacije membrane i do stvaranja akcijskog potencijala. Pacinijevo tjelešce ima vrlo visoku razinu neuronske aktivnosti i okida akcijske potencijale u rasponu od 250 do 350 Hz kada je izloženo dinamičkom podražaju. Zbog toga Pacinijevo tjelešce može prenijeti informaciju o vibraciji kože visoke frekvencije. Na primjer, to je vibracija koju stvara prelaženje prsta po hrapavoj površini. Meissnerovo tjelešce reagira u rasponu od 30 do 50 Hz te je pogodno za detektiranje vibracija umjerene frekvencije. Meissnerovo tjelešce može se naći u naborima na koži bez dlaka kao što su, primjerice, vrhovi prstiju.

S druge strane, Merkelov disk i Ruffinijevo tjelešce reagiraju vrlo sporo na podražaj zbog čega su pogodni za detekciju statičnoga, nepromjenjivog mehaničkog podraživanja. Merkelov disk sastoji se od živčanog završetka na koji se nadovezuje spljoštena stanica epitela. Ruffinijev završetak nešto je manji od Pacinijeva tjelešca i može se naći i u koži bez dlaka i u koži s dlačicama. Ovdje treba istaknuti da svaki dodir s površinama u okolini izaziva složeni uzorak aktivacije koji se proteže kroz sve vrste mehanoreceptora, iako su oni donekle specijalizirani za različite vrste mehaničkih deformacija. Drugim riječima, sve vrste receptora zajednički doprinose doživljaju dodira.

Mehanoreceptore možemo podijeliti prema brzini adaptacije na podraživanje na brzo adaptirajuće (BA) ili sporo adaptirajuće (SA). BA mehanoreceptori su Meissnerovo i Pacinijevo tjelešce koja pokazuju pojačanu aktivaciju kada se podražaj primijeni ili kada se podražaj ukloni, dok ne pokazuju aktivaciju kada je podražaj kontinuirano prisutan. Drugim riječima, BA mehanoreceptori reagiraju selektivno na pojavu podražaja ili njegov nestanak. S druge strane, SA mehanoreceptori su Merkelov disk i Ruffinijev završetak koji ostaju aktivni tijekom cijele prezentacije podražaja. S obzirom na veličinu njihova receptivnog polja, mehanoreceptori se dijele na one s malim receptivnim poljem promjera nekoliko mm, kao što je to slučaj kod Meissnerova tjelešca i Merkelova diska, i one s velikim receptivnim poljem koje može obuhvaćati cijeli prst ili polovicu šake, kao što je to slučaj kod Pacinijeva tjelešca i Ruffinijeva završetka. Podjela na mala i velika receptivna polja podsjeća na podjelu između parvo i magno stanica kod vida. Tablica 14.1. rezimira podjelu mehanoreceptora s obzirom na brzinu adaptacije na podražaj i na veličinu receptivnog polja (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021).

Pacinijevo tjelešce nazvano je prema talijanskom anatomu Fillipu Paciniju (1812. – 1883.) poznatom i po tome što je prvi izolirao bakteriju kolere, a tjelešce je otkrio[17] 1835. godine. Meissnerovo tjelešce otkrili su njemački anatomi i fiziolozi Georg Meissner (1829. – 1905.) i Rudolf Wagner (1805. – 1864.). Merkelove diskove opisao je njemački anatom Friedrich Sigmund Merkel (1845. – 1919.) nazivajući ih dodirne stanice. Ruffinijeve završetke prvi je opisao talijanski histolog i embriolog Angelo Ruffini (1864. – 1929.) po kojem su nazvani.

Tablica 14.1. Podjela mehanoreceptora s obzirom na veličinu receptivnog polja i brzinu adaptacije

		Veličina receptivnog polja	
		Malo	**Veliko**
Adaptacija	Brza	Meissnerovo tjelešce	Pacinijevo tjelešce
	Spora	Merkelov disk	Ruffinijev završetak

14.2.2. Neuronski putovi za kožne osjete

Aksoni koji prenose informaciju iz kože prema središnjemu živčanom sustavu nazivaju se primarna aferentna vlakna. Oni ulaze u leđnu moždinu kroz stražnje (dorzalne) rogove spinalnih živaca. Tijela stanica kojima primarna aferentna vlakna pripadaju se nalaze u spinalnim ganglijima – ganglijima stražnjih rogova. Primarna aferentna vlakna jako variraju po svojem promjeru i brzini kojom provode impulse. Stoga ih dijelimo u četiri velike grupe koje se nazivaju (polazeći od najvećih i najbržih prema najmanjima i najsporijima): Aα, Aβ, Aδ i C. Za vlakna slične veličine, ali koja prenose informacije iz mišića i tetiva upotrebljavaju se drukčije oznake: grupa I, II, III i IV. Promjer vlakna određen je time ima li vlakno mijelinsku ovojnicu i koliko ona ima slojeva. Kao što znamo iz osnova neurofiziologije, mijelin djeluje kao električni izolator koji štiti vlakno od električnog kontakta s okolnim tkivom i time omogućava brži prijenos impulsa kroz vlakno. Dakle, što je mijelinska ovojnica deblja, vlakno će prenositi impulse brže (tablica 14.2.). Vlakna C (i grupa IV) uopće nemaju mijelinsku ovojnicu i stoga prenose impulse najsporije. Kao što možemo vidjeti u tablici 14.2., promjer vlakna i njegova brzina provođenja impulsa određuje s kojom vrstom

[17] Radi preciznosti i priznavanja zasluga valja navesti da je još 1741. godine prvi navedeno tjelešce opisao njemački anatom Abraham Vater (1684. – 1751.).

receptora će vlakno biti povezano, odnosno koju vrstu osjetnih informacija vlakno prenosi (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021).

Tablica 14.2. Vrste primarnih aferentnih vlakana

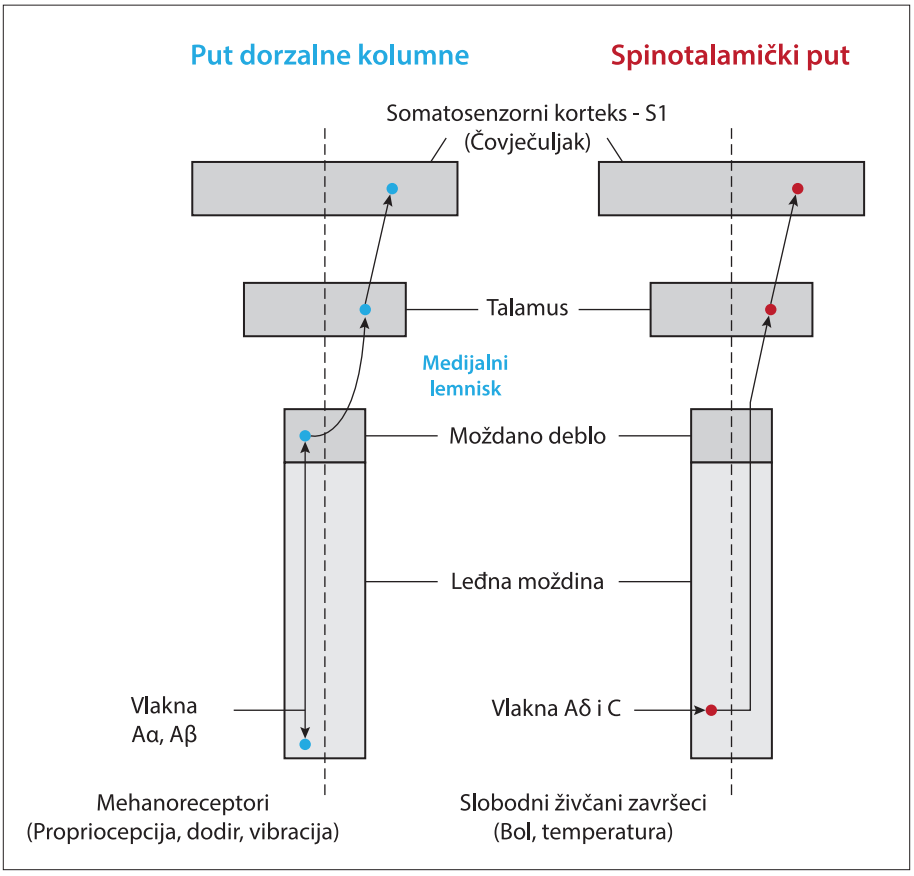
Aksoni iz kože	Aksoni iz mišića	Promjer (μm)	Brzina impulsa (m/s)	Osjet
Aα	Grupa I	13-20	80-120	Propriocepcija
Aβ	Grupa II	6-12	35-75	Dodir i vibracija
Aδ	Grupa III	1-5	5-30	Bol i temperatura
C	Grupa IV	0.2-1.5	0.5-2	Bol, temperatura i svrbež

Primarna aferentna vlakna zajedno s eferentnim vlaknima tvore periferne ili spinalne živce. Periferni živci komuniciraju sa središnjim živčanim sustavom putem leđne moždine koja je smještena unutar kralježnice. Aferentna vlakna perifernih živaca su povezana sa stražnjim rogovima, a eferentna (motorička) vlakna s prednjim rogovima leđne moždine. Ukupno imamo 30 pari spinalnih živaca koji prolaze kroz male otvore na kralježnici. Spinalni živci dolaze uvijek u parovima od kojih jedan komunicira s lijevom, a drugi s desnom stranom tijela. Leđna moždina podijeljena je na spinalne segmente pri čemu svaki segment odgovara jednom paru spinalnih živaca. Svaki par spinalnih živaca prenosi informaciju s jednoga horizontalnog pojasa kože koji se naziva dermatom. Pri tome su dermatomi poslagani jedan iznad drugog i sustavno prate poredak spinalnih segmenata. Spinalne segmente možemo grupirati s obzirom na dijelove tijela iz kojih dobivaju informaciju te imamo cervikalne (C), torakalne (T), lumbalne (L) i sakralne (S) segmente. Također, imamo četiri kranijalna živca koji prenose osjetne informacije iz kože glave i vrata. To su trigeminalni živac (CN V), facijalni živac (CN VII), glosofaringealni živac (CN IX) i vagusni živac (CN X).

Anatomske putove koji prenose impulse perifernim živcima prema korteksu možemo podijeliti na put dorzalne kolumne, spinotalamički put i trigeminalni put (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2025). **Put dorzalne kolumne** (slika 14.3.) čine debela brzoprovodna vlakna tipa Aα koja prenose proprioceptivne informacije i Ab koja prenose informaciju o dodiru i vibraciji. Put čini snop bijele tvari koji je smješten između stražnjih rogova leđne moždine. Vlakna ovog puta ulaze u leđnu moždinu na istoj strani tijela (ipsilateralno), a do prelaska na suprotnu, kontralateralnu stranu tijela dolazi tek u moždanom deblu. Aksoni dorzalne kolumne završavaju u **jezgrama dorzalne kolumne** koje se nalaze na spoju između leđne moždine i produljene moždine (lat. *medula*

oblongata). Aksoni neurona iz jezgara dorzalne kolumne formiraju snop bijele tvari koji se naziva **središnji lemnisk** (engl. *medial lemniscus*). Stoga se ovaj put katkad naziva i **put dorzalne kolumne-središnjeg lemniska**. Središnji lemnisk prolazi kroz produljenu moždinu, pons i srednji mozak te završava u **ventralnoj posteriornoj jezgri** (VPN) u talamusu. Aksoni središnjeg lemniska se križaju, odnosno prelaze na suprotnu stranu tijela. Neuroni iz VPN-a projiciraju u primarni somatosenzorni korteks u parijetalnom ili tjemenom režnju.

Spinotalamički put (slika 14.3.) čine tanka, sporoprovodna vlakna Aδ i C koja prenose informaciju o boli, temperaturi, svrbežu i grubljem dodiru. Vlakna ovog puta prelaze na suprotnu, kontralateralnu stranu odmah pri ulasku u leđnu moždinu te se penju s ventralne strane leđne moždine uzdužno prema korteksu. Vlakna spinotalamičkog



Slika 14.3. Put dorzalne kolumne i spinotalamički put

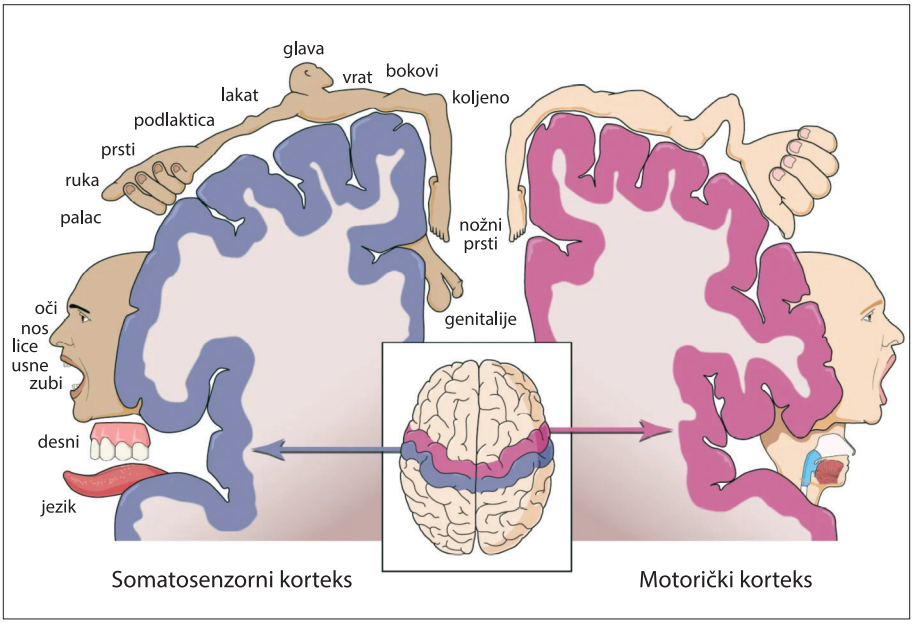
puta nemaju sinaptičke kontakte s jezgrama u moždanom deblu, nego se pridružuju vlaknima iz dorzalne kolumne u središnjem lemnisku. Međutim, ove dvije vrste vlakana ostaju odvojene, odnosno među njima nema interakcije. Vlakna spinotalamičkog puta dalje inerviraju talamus pri čemu dio vlakana završava u VPN-u kao i put dorzalne kolumne, ali dio vlakana završava i u intralaminarnoj jezgri talamusa. Iz talamusa neuroni spinotalamičkog puta projiciraju dalje u različite dijelove korteksa uključujući i somatosenzorni korteks.

Trigeminalni put prenosi osjetne informacije iz područja glave. Možemo ga podijeliti na dvije odvojene cjeline od kojih je jedna posvećena dodiru i vibraciji (trigeminalni put za dodir), a druga boli i temperaturi (trigeminalni put za bol i temperaturu). Put je dobio ime po trigeminalnom živcu (CN V; lat. *nervus trigeminus*) kojim dolazi glavnina informacija ovog puta. Trigeminalni živac ima tri grane na svakoj strani glave koje inerviraju područja lica, usta, vanjske dvije trećine jezika i duru mater (vanjska od triju moždanih ovojnica). Ostala područja glave kao što su površine oko ušiju, nosa, ždrijela i trećine jezika inerviraju drugi kranijalni živci, a to su facijalni živac (CN VII; lat. *nervus facialis*), glosofaringealni živac (CN IX; lat. *nervus glosopharingeus*) i vagusni živac (CN X; lat. *nervus vagus*). Debela vlakna trigeminalnog živca (dodir i vibracija) ulaze u moždano deblo u predjelu ponsa gdje stvaraju sinaptičke veze s trigeminalnom jezgrom slično kao što put dorzalne kolumne završava u jezgrama dorzalne kolumne. Aksoni iz trigeminalne jezgre se križaju, tj. mijenjaju stranu tijela i projiciraju prema VPN-u u talamusu koji pak projicira prema somatosenzornom korteksu. S druge strane, tanka vlakna trigeminalnog živca (bol i temperatura) ulaze u moždano deblo u području produljene moždine gdje formiraju sinaptičke veze sa spinalnom trigeminalnom jezgrom. Aksoni iz spinalne trigeminalne jezgre se križaju, tj. prelaze na drugu stranu tijela i formiraju trigeminalni lemnisk (engl. *trigemial lemnisculs*) kojim se uzdižu do talamusa i dalje do somatosenzornog korteksa. Kako se u zadnja dva poglavlja spominje sve veći broj kranijalnih živaca, preporučujemo da se znanje o njima sistematizira proučavanjem poglavlja 22. (Podsjetnik iz neuroanatomije).

Somatosenzorni korteks je smješten u parijetalnom režnju u postcentralnoj vijugi i obuhvaća Brodmannova polja 1, 2, 3a i 3b. Pri tome polje 3b predstavlja **primarni somatosenzorni korteks (S1)** jer prima direktne projekcije iz VPN-a u talamusu. Ostala navedena polja primaju projekcije iz S1 i predstavljaju daljnju elaboraciju i specijalizaciju osjeta dodira, boli i temperature. Međutim, ponekad se i Brodmannova polja 1 i 2 također uzimaju kao dio S1. Brodmannovo polje 1 reprezentira informaciju o teksturi površina, a Brodmannovo polje 2 informaciju o veličini i obliku površina koje

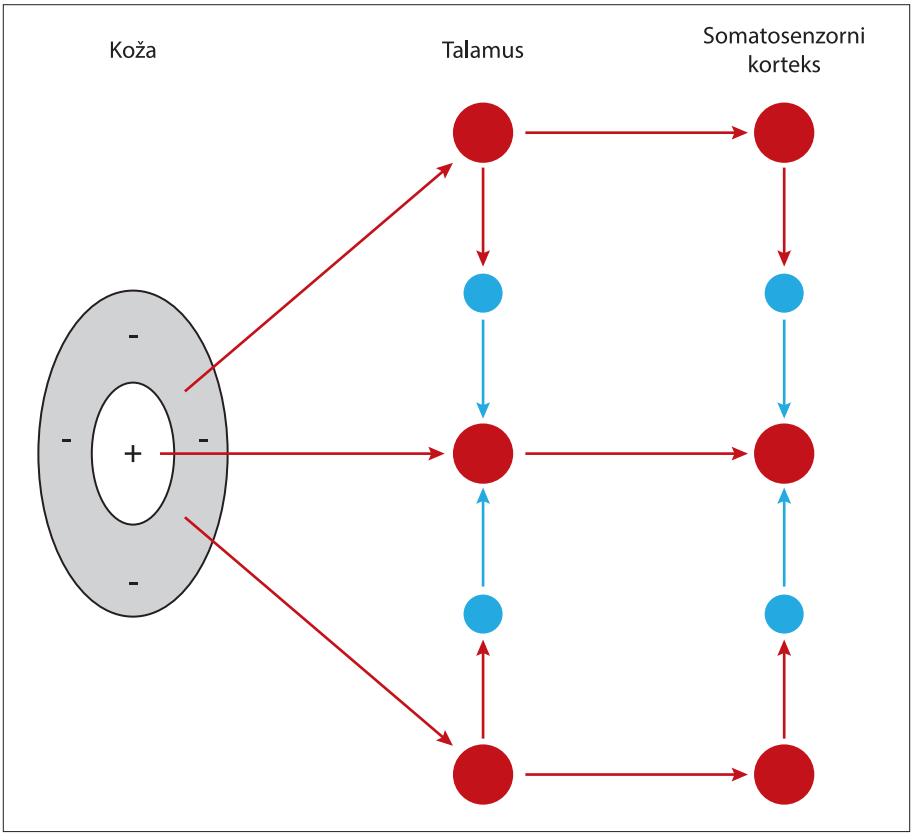
se dodiruju. Zajedno se polja 1, 2 i 3 protežu duž postcentralne vijuge kao tri paralelne trake. Pored S1 postoji i sekundarni somatosenzorni korteks (S2) koji je smješten u gornjem dijelu lateralne brazde (sulkusa). S2 sadrži reprezentaciju informacija koje dolaze iz unutrašnjosti tijela uključujući ždrijelo, jezik, desni i abdominalne organe. S1 projicira prema drugim kortikalnim područjima kao što je primarni motorički korteks (M1) koji je smješten u precentralnoj vijugi.

S1 je organiziran kao **somatotopna mapa**. To je kortikalna reprezentacija tijela koja čuva prostorne odnose informacija o dodiru koje dolaze s kože. Dakle, podražaji koji podražuju bliske točke na koži projiciraju se na bliske lokacije u S1, slično kao retinotopna organizacija u V1 kod vida. Točnu organizaciju S1 otkrili su kanadski neurokirurg Wilder Penfield (1891. – 1976.) i njegovi suradnici koji su osmisli poseban postupak (danas poznat kao montrealski postupak) u kojem su budili pacijente tijekom operacije mozga, koje su provođene s ciljem liječenja epilepsije. Dok je pacijent bio budan, elektrodom su aktivirali različite dijelove njegova korteksa kako bi odredili njihovu funkciju i kako bi spriječili ozljede tijekom kirurškog zahvata. Kada su sustavno prolazili



Slika 14.4. Osjetni i motorički čovječuljci. Osjetni čovječuljak nalazi se u somatosenzornom korteksu (S1), a motorički čovječuljak u primarnom motoričkom korteksu (M1). Slika je uz dopuštenje preuzeta i adaptirana iz online izdanja Encyclopedia Britannica (https://www.britannica.com/science/homunculus-biology).

elektrodom preko S1, pacijenti su izvještavali o sustavnom pomicanju osjeta dodira na koži (Penfield i Rasmussen, 1950). Na osnovi toga izradili su mapu tijela koja se naziva osjetni **čovječuljak (homunkulus)**. To je slikovni prikaz somatotopne mape u S1 na kojem se vidi osjetljivost na dodir različitih dijelova tijela. Na čovječuljku, dijelovi tijela nisu prikazani proporcionalno njihovoj stvarnoj veličini kao što možemo vidjeti na slici 14.4. Na primjer, kortikalna površina reprezentacije leđa i nogu je relativno mala. S druge strane, kortikalna površina koja reprezentira lice i ruke je velika pri čemu se posebno ističu usne i jezik na licu kao i vrhovi prstiju na rukama. Ova pojava nejednake kortikalne reprezentacije različitih dijelova osjetnog sustava naziva se **kortikalno povećanje** (engl. *cortical magnification*) i povezana je s relativnom osjetljivošću određenih dijelova tijela. Ako je neko područje kože osjetljivije, to znači da ga reprezentira više



Slika 14.5. Lateralna inhibicija i somatosenzorna receptivna polja u talamusu i somatosenzornom korteksu

stanica koje zauzimaju veću površinu u somatosenzornoj mapi. U SI zapravo postoje tri osjetna čovječuljka, a u M1 postoji motorički čovječuljak koji kontrolira mišiće u tijelu (slika 14.4.). Svi oni usko su međusobno povezani i zajedno stvaraju jedinstvenu sliku o tijelu.

Receptivna polja stanica u S1 imaju strukturu sličnu uključeno-središte stanicama kod vida. Drugim riječima, imaju kružno receptivno polje s dvama izdvojenim dijelovima: središnju ekscitacijsku komponentu (uključeno-središte) i inhibicijsku komponentu (isključena-okolina) koja kao prsten okružuje ekscitacijsko središte (DiCarlo i sur., 1998). Isključena-okolina stanice nastaje zahvaljujući lateralnoj inhibiciji koju stvaraju posebne inhibicijske stanice kao što možemo vidjeti na slici 14.5. Receptivna polja stanica koja pokrivaju šake i usne su veličine 1 do 2 mm, a na leđima su mnogo veća. Također, u S1 su lokacije šake reprezentirane s mnogo više neurona nego leđa i noge kao što nam sugerira izgled homunkulusa. Ovakve razlike u veličini receptivnih polja kao i u gustoći reprezentacije različitih dijelova kože pomoći će nam u objašnjavaju psihofizičkih nalaza koje ćemo opisati u idućem poglavlju. Slična receptivna polja nalaze se i u VPN-u u talamusu kao i u jezgrama dorzalne kolumne u produljenoj moždini.

14.2.3. Psihofizika dodira

Psihofizički pribor za zadavanja dodirnih podražaja uključuje tanke štapiće i dlačice različitih tvrdoća. Podražaj se primjenjuje tako da se dlačica lagano prisloni na ispitanikovu kožu na odgovarajućem mjestu. Kako koža nije jednako osjetljiva na različitim lokacijama, važno je da se u ponovljenim mjerenjima uvijek podražuju iste točke na koži. U tu svrhu obično se na koži označe lokacije koje su odabrane za to istraživanje. Za tu se svrhu upotrebljava poseban „pečat“ na kojem je označena mala kvadratna križaljka sa sitnim poljima. Tim se pečatom označi koža na određenom mjestu i podražaji se zadaju unutar odabranih malih kvadratića.

Rezultati psihofizičkih mjerenja su pokazali da apsolutni pragovi za dodir jako variraju ovisno o lokaciji kože koja se podražuje. Najosjetljivija mjesta su dijelovi lica, osobito usne i nos, te vrhovi prstiju. Najslabija osjetljivost je na leđima, listovima, bedrima i tabanima. Česti način za mjerenje dodirne osjetljivosti je korištenje vibrirajućih podražaja umjesto statičnih. Takva vrsta podražaja se naziva **vibrotaktilni podražaj**, a specifična osjetljivost na te podražaje vibrotaktilna osjetljivost. Vibrotaktilna osjetljivost može se mjeriti u rasponu od 2 do 400 Hz. Mountcastle i suradnici (1972) su opisali kako su

vibrotaktilni podražaji izazivali osjet kod pomaka kože manjeg od 10 μm. Čini se da podraživanje Pacinijeva tjelešca pri frekvencijama od 200 do 300 Hz postiže ovu visoku osjetljivost koja može opadati kod niskih frekvencija. Slične razlike ovisno o frekvenciji dobili su i Morioka i suradnici (2008) pokazujući i da je vršak prsta ruke među najosjetljivijim dijelovima tijela.

Pri mjerenju psihofizičkih funkcija za dodir, Stevens (1975) se koristio vibrotaktilnim podražajem od 60 Hz koji je primijenjen na jagodicu prsta, ali i na druga mjesta na koži. Prosječna eksponencijalna funkcija je imala eksponent 0.95. Moguće je dobiti drugačije eksponente na različitim mjestima podraživanja, ovisno o tome podražuje li se koža s dlačicama ili koža bez dlačica. Isto tako, kod vibrotaktilnih podražaja, osjetljivost se mijenja ovisno o frekvenciji vibracije. Maksimalna osjetljivost je u rasponu od 200 do 400 Hz. Kada se mjeri osjetljivost na vibrotaktilne podražaje preko cijelog spektra frekvencija osjetljivosti, dobivaju se krivulje jednake osjetljivosti na vibraciju. Takve krivulje gdje je osjetljivost ovisila o frekvenciji postoje i kod slušne osjetljivosti (iako sluh pokriva veći raspon frekvencija). Zanimljivo je da postoji više sličnosti vibrotaktilnog podražaja i sluha. Mogući razlog tomu je što, evolucijski gledano, imaju zajedničko porijeklo iz primitivnih mehanoreceptora.

Sposobnost razlikovanja dvaju podražaja na koži mjeri se pomoću šestara s dvije igle na kojima se namjesti razmak jedne u odnosu na drugu te se onda polože na kožu. Ako su dvije točke preblizu jedna drugoj, doživljavaju se kao jedan osjet. Najmanji razmak između dvaju podražaja koji se može doživjeti kao dva odvojena dodira naziva se **prag dvije točke**. Dakle, koji je najmanji razmak potreban da bismo osjetili dvije različite točke? Odgovor ovisi o mjestu na koži. Na jeziku i na šakama točke moraju biti razmaknute 2 do 3 mm da bismo ih razlikovali, ali na leđima ili nogama točke moraju biti razmaknute čak do 50 mm. Dakle, prag za razlikovanje dviju točaka je mnogo manji na šakama i usnama nego na leđima i nogama, a to je posljedica razlika u veličini receptivnih polja koja smo spomenuli u prethodnom odlomku (Mancini i sur., 2014). S lokalizacijom točaka na koži povezana je i **Aristotelova iluzija**. To je doživljaj dvaju odvojenih dodira kada prekrižimo kažiprst i srednji prst i olovkom dodirujemo područje između njihovih vrhova. S druge strane, kada dodirujemo isto područje između prstiju, a da su pri tome prsti položeni ravno jedan pored drugog doživljavamo jedan dodir (Benedetti, 1985). Objašnjenje ove iluzije je da dodir olovke između ravno položenih prstiju aktivira neurone u S1 koji imaju preklapajuća receptivna polja pa se doživljava jedan dodir. Nasuprot tomu, kada su prsti prekriženi, aktiviraju se neuroni s odvojenim receptivnim poljima što stvara dojam dvostrukog dodira.

Kao i kod svih drugih osjeta, i kod dodira i vibracije dolazi do adaptacije nakon dužeg izlaganja podražaju. Adaptacija je relativno brza, u što se možemo i sami uvjeriti ako usmjerimo pažnju na to kako prestajemo osjećati pritisak na kožu koji stvara odjeća, sat ili naočale koje nosimo. Adaptacija je brža za manji intenzitet (težinu) podražaja kao i za veću površinu koju pokriva podražaj. Za vibrirajuće podražaje adaptacija je sporija. Pri tome važno je i mjesto na koži na kojem mjerimo adaptaciju. Na primjer, adaptacija na usnama je gotova za otprilike 20 sekundi, dok adaptacija na podlaktici nije potpuno gotova ni nakon 60 sekundi.

14.2.4. Haptička percepcija

Haptička percepcija odnosi se na sposobnost prepoznavanja objekata i njihovih obilježja na osnovi dodira i kinestezije (osjeta kretanja u mišićima i tetivama). Ova sposobnost je vrlo razvijena kao što svjedoče rezultati istraživanja u kojem se od ispitanika tražilo da, bez vida, samo s pomoću dodira i manipulacije objektima, pokušaju identificirati 100 objekata koje susrećemo u svakodnevnom životu kao što su ključ, škare, odvijač, zvono, čarapa, vrećica za čaj i drugi (Klatzky i sur., 1985). Rezultati su pokazali da su ispitanici uspješno prepoznali objekte u 96 % slučajeva. Štoviše, u 68 % slučajeva odgovor su dali u prve tri sekunde interakcije s objektom. Dakle, ispitanici su uspjeli dobiti veliku količinu informacija samo iz kratkotrajne dodirne interakcije s objektom. Haptička percepcija u sebi ujedinjava dodirnu i kinestetičku informaciju, kao i informacije iz vidnog pamćenja kroz sposobnost vizualizacije objekata te stoga predstavlja oblik integracije osjeta. Više o drugim oblicima integracije osjeta može se pročitati u 15. poglavlju ove knjige.

Primjer primjene haptičke percepcije je **Brailleovo pismo**, odnosno abeceda taktilnih uzoraka koja omogućavaju čitanje slijepim osobama. U Brailleovu pismu svako se slovo sastoji od uzdignutih točkica na matrici 3 × 2 (kao reljef). Na primjer, slovo A se sastoji od uzdignute gornje lijeve točkice. Točkice su visine 1 mm, a međusobno su razmaknute 2.5 mm. Čita se prelaskom vrhovima prstiju po uzorcima točkica. Kao što smo već spomenuli u prethodnom poglavlju, vrhovi prstiju su najosjetljiviji, odnosno imaju najmanji prag za razlikovanje dviju točaka zato što imaju najveću gustoću mehanoreceptora, i to posebno onih s malim receptivnim poljima kao što su Merkelovi diskovi. Iskusni čitač može pročitati oko 600 riječi u minuti što je otprilike brzina kojom čitamo naglas (Bear i sur., 2025). Drugi primjer primjene haptičke percepcije je **tadoma**, metoda komunikacije za osobe koje su slijepe i gluhe. Komunicira se opipavajući lice, usne i grlo iznad glasnica, dok druga osoba govori naglas (Reed i sur., 1985).

14.3. Osjet za temperaturu: Toplo i hladno

Termoregulacija je homeostatski mehanizam u koji su uključeni središnji i periferni temperaturni osjeti koji djeluju na reflekse koji reguliraju tjelesnu temperaturu kako bi se ona održala stabilnom i unutar odgovarajućeg raspona. Pri povišenoj vanjskoj temperaturi, regulacija tjelesne temperature uključuje širenje perifernih krvnih žila (vazodilatacija), čime se osigurava da višak topline isijavanjem napusti tijelo, i znojenje, koje omogućava hlađenje površine kože kroz isparavanje. S druge strane, pri niskim vanjskim temperaturama, stezanje krvnih žila (vazokonstrikcija) osigurava da se više topline sačuva u tijelu, a javlja se i drhtavica mišića koja omogućava veću potrošnju energije i time doprinosi zagrijavanju tijela. Na taj način tijelo pokušava održavati svoju temperaturu u rasponu od 36.1 °C do 37.2 °C koja osigurava normalno funkcioniranje. Međutim, termoregulacija opisanim tjelesnim mehanizmima je moguća samo do određene granice, a kad se ona prijeđe, potrebno je utjecati na grijanje ili hlađenje organizma i drugim sredstvima (odabir odjeće, grijanje ili hlađenje prostora). Središnji sustav za termoregulaciju i središnji termoreceptori se nalaze u hipotalamusu gdje se detektira unutrašnja temperatura tijela. No u ovom poglavlju zanimaju nas prije svega površinski termoreceptori koji se nalaze u koži i sudjeluju u nastanku osjeta toplog i hladnog.

Termoreceptori su slobodni živčani završeci koji se dijele u dvije grupe: vlakna za hladno i vlakna za toplo. Kao što im i samo ime sugerira, vlakna za hladno povećavaju neuronsku aktivnost, dok vlakna za toplo smanjuju neuronsku aktivnost, kako se koža hladi. S druge strane, kada se koža zagrijava, aktivnost vlakana za toplo raste, a aktivnost vlakana za hladno opada. Na membrani termoreceptora otkriveni su posebni ionski kanali povezani s receptorskim proteinima koji su osjetljivi na promjene u temperaturi. Preciznije, sposobni su detektirati promjene od samo 0.01 °C. Nazvani su kanali s prolaznim receptorskim potencijalima (engl. *transient receptor potentials* – *TRP*) koji se pri odgovarajućim temperaturama otvaraju i dovode do depolarizacije slobodnoga živčanog završetka. Dosad je identificirano šest različitih TRP kanala s različitim rasponima osjetljivosti na temperature od kojih su posebno zanimljivi TRPV1 i TRPM8. TRPV1 kanal se aktivira kada vanjska temperatura prijeđe 43 °C i signalizira prisutnost bolno vrućeg podražaja, ali može ga aktivirati i molekula kapsaicina kao što smo opisali u poglavlju 13.4. Na taj način, kapsaicin oponaša osjet žarenja koji inače doživimo kada opečemo kožu. S druge strane, TRPM8 kanal se aktivira kada se temperatura spusti ispod 25 °C i signalizira hladnoću, ali može ga aktivirati i molekula mentola. Zbog toga, nanošenje mentola na kožu ima efekt hlađenja. Svaki termoreceptor obično na sebi ima

samo jednu vrstu TRP kanala. Termoreceptori pokreću reflekse koji reguliraju protok krvi u koži, aktivnost žlijezda znojnica i malih mišića smještenih oko korijena dlaka kao što je opisano u prethodnom pasusu (Latorre i sur., 2009).

Osjet toplog ili hladnog, određen je **fiziološkom nulom**, odnosno trenutačnom temperaturom kože na koju su receptori adaptirani. Pri temperaturi od 20 °C u okolini (sobna temperatura), prosječna temperatura kože je oko 33 °C što osigurava da unutarnja temperatura tijela bude oko 37 °C. Temperature u rasponu od nekoliko stupnjeva ispod do nekoliko stupnjeva iznad fiziološke nule nazivaju se **neutralna zona** unutar koje podražaj ne doživljavamo ni kao hladan ni kao topao. Podražaj koji ima višu temperaturu u odnosu na neutralnu zonu osjetit ćemo kao topao, a podražaj koji ima nižu temperaturu u odnosu na neutralnu zonu osjetit ćemo kao hladan. Dakle, kada kažemo da je neki objekt koji dodirujemo „hladan", zapravo mislimo reći da je on spustio temperaturu kože ispod neutralne zone. Drugim riječima, vlakna za hladno i toplo nisu osjetljiva na apsolutnu temperaturu kože, nego signaliziraju promjenu u temperaturi kože s obzirom na fiziološku nulu. Ovo možemo demonstrirati jednostavnim pokusom u kojem jednu ruku stavimo u zdjelu s vrućom vodom, a drugu ruku u zdjelu s hladnom vodom. Nakon kraćeg vremena, potrebnog za adaptaciju vlakana za hladno i toplo, obje ruke prebacimo u treću zdjelu u kojoj je voda na temperaturi na pola puta između vruće i hladne. Zanimljivo je da ćemo u ruci koja je prethodno bila u vrućoj vodi osjetiti hladnoću, a u ruci koja je prethodno bila u hladnoj vodi toplinu iako su obje ruke umočene u istu zdjelu s istom temperaturom vode.

Vlakna za hladno mogu biti slabo mijelinizirana Aδ vlakna ili nemijelinizirana C vlakna i reagiraju na temperature u rasponu od 10 do 45 °C, a najveću aktivnost pokazuju na oko 25 °C. Vlakna za toplo su samo C vlakna i reagiraju na temperature u rasponu od 30 do 50 °C, a najveću aktivnost pokazuju na oko 45 °C. Koža nije jednako osjetljiva na toplo i hladno na svojoj površini, nego se mogu izdvojiti hladne i tople točke. One su površinom male pa ih je moguće detektirati pomoću vrha igle. Na primjer, na jednom kvadratnom centimetru kože može biti 20-ak toplih i isto toliko hladnih točaka. Također, postoje područja između točaka koja ne izazivaju ni osjet topline ni osjet hladnoće. Lokacije hladnih i toplih točaka su povezane sa završecima toplih i hladnih vlakana koja se nalaze u koži (na sličan način mogu se na koži otkriti i dodirne i bolne točke). Zanimljivo je da ako dodirnemo samo hladne točke s podražajem temperature iznad 45 °C, doživjet ćemo osjet hladnoće. Ova pojava naziva se **paradoksalna hladnoća**, a otkrio ju je Max von Frey 1895. godine. Pretpostavlja se da je paradoksalna hladnoća posljedica toga što vlakana za hladno, pored TRP kanala koji reagiraju na hladnoću, na sebi još

imaju i TRPV1 kanale koji reagiraju na bolno vruće podražaje. Sličan efekt ne javlja se dodirivanjem hladnim podražajem samo toplih točaka tako da paradoksalna toplina ne postoji jer vlakna za toplo ne reagiraju na niske temperature (Bear i sur., 2025).

Mjerenje apsolutne osjetljivosti na toplo i hladno zapravo predstavlja mjerenje gornje i donje granice neutralne zone. Kako kod temperaturnih osjeta postoji relativno brza i potpuna adaptacija na slabe podražaje, mjerenja mogu biti složena zbog potrebe za rekuperacijom. Temperaturni podražaji se primjenjuju pomoću prislanjanja malih metalnih pločica ili štapića, koji su prethodno zagrijani ili ohlađeni na željenu temperaturu, na određeno mjesto na koži. Mogu se upotrijebiti i drugi materijali, ali treba imati na umu da nemaju svi materijali jednaku provodljivost topline. Ako dođe do adaptacije, proširit će se neutralna zona. Dodatni faktor koji utječe na osjet topline i hladnoće je temperatura kože. Toplija će koža biti osjetljivija na hladni podražaj i obratno. Također, koža nije jednako osjetljiva na temperaturu na svim svojim dijelovima. Na toplinu je najosjetljivija glava, pa zatim trup, pa udovi. Metodama direktne psihofizike, Stevens (1975) je pokazao da je eksponent psihofizičke funkcije 1.6 za tople i 1.0 za hladne podražaje. No treba imati na umu da navedeni eksponenti variraju ovisno o uvjetima u kojima se provodi mjerenje, lokaciji na koži, dobi, spolu i temperaturi kože ispitanika.

14.4. Bol

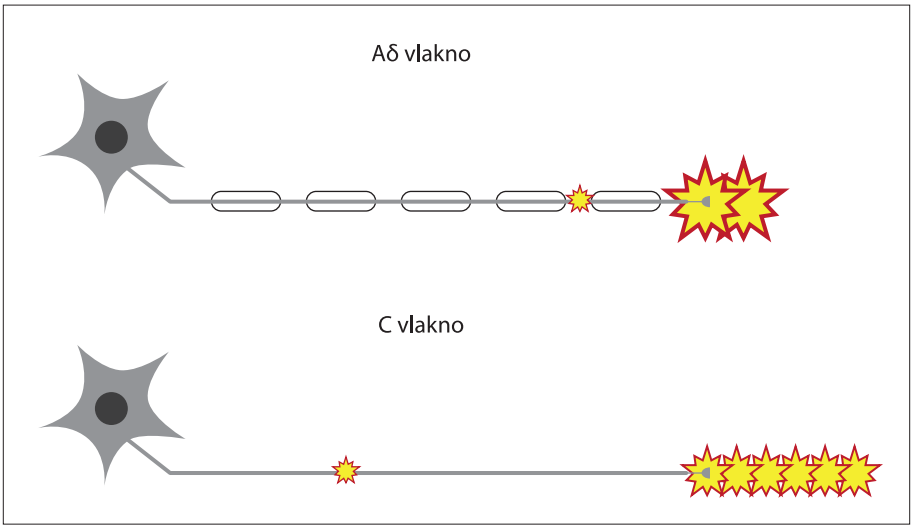
Bol je složeni doživljaj i može se promatrati i kao osjet, i kao tjelesno stanje, i kao emocija, i kao misao. Tako, na primjer, možemo razlikovati „duševnu“ od „fizičke“ boli. S obzirom na to da je ovo udžbenik o osjetima, ograničit ćemo se samo na fizički aspekt boli. Naime, bol možemo promatrati kao zasebni osjetni modalitet jer, kao i za sve druge osjete koje ovdje opisujemo, možemo odrediti apsolutnu i diferencijalnu osjetljivost na bol. Postoji adaptacija na bol te osjetni sustav za bol ima jasno definirane anatomske putove, projekcije i reprezentaciju u korteksu. Iako neugodna, bol ima dvije ključne funkcije za preživljavanje. Kao prvo, bol signalizira da se pojavila ugrožavajuća situacija u okolini (ili u tijelu) koja može nanijeti trajnu štetu jedinki ili čak njen nestanak. Bol „podsjeća“ jedinku da mora poduzeti radnje (npr. bijeg ili otklanjanje štetnog podražaja) kako bi prekinula ugrožavajuću situaciju i kako bi je izbjegla u budućnosti. Kao drugo, bol signalizira da je šteta već učinjena te da jedinka mora poduzeti radnje kako bi sanirala štetu. Primjer za ovu funkciju boli je opažanje da osobe koje su pretrpjele teške ozljede često, zbog analgetskog efekta šoka, ne osjećaju bol neposredno nakon ozljede,

nego tek nakon što je prošlo određeno vrijeme (ponekad i više sati). U ovom slučaju, bol signalizira da je potrebno liječenje kako bi se umanjila šteta nastala ozljedom i kako bi se osoba oporavila. Dramatičan primjer važnosti boli za preživljavanje su rijetki slučajevi osoba koje ne mogu doživjeti bol. Na primjer, Baxter i Olszewski (1960) su opisali slučaj mlade žene koja je umrla, s 29 godina života, zbog snažne upale izazvane brojnim ozljedama tkiva koje je doživjela tijekom života (posjekotine, uganuća, lomovi, opekline), a koje nisu bile adekvatno tretirane jer nije osjećala nikakvu bol. Tijekom života nikada nije doživjela glavobolju, zubobolju, bolove u želucu ili bilo kojem drugom dijelu tijela. Ovaj rijedak poremećaj urođene neosjetljivosti na bol naziva se **kongenitalna** analgezija. Općenito, smanjenje ili gubitak osjeta boli se naziva **analgezija** i može nastati kao posljedica bolesti ili djelovanjem farmakoloških ili psiholoških faktora o kojima će više riječi biti na kraju ovog poglavlja (Bear i sur., 2025; Wolfe i sur., 2021).

Bol nastaje ozljedom tkiva ili pretjeranim podraživanjem određenoga osjetnog modaliteta. Dakle, ne postoji specifični podražaj koji izaziva bol, nego ona može biti posljedica previsoke razine intenziteta podražaja kojeg detektiraju osjetni organi u drugim modalitetima. Na primjer, previsoka glasnoća zvuka izaziva bol u ušima, a preveliko osvjetljenje, kao za ljetnog sunčanog dana, izaziva bol u očima. Međutim, pretjerano podraživanje neće uvijek izazvati bol. Na primjer, dodavanje bilo koje količine šećera na jeziku neće prouzročiti bol. S druge strane, čak i umjereni intenziteti nekih podražaja dovode do boli, kao što je to slučaj kod uboda igle ili stavljanja soli na otvorenu ranu. Stoga, nije u potpunosti jasno koja obilježja podražaja izazivaju bol.

Receptori za bol nazivaju se **nociceptori**. To su slobodni živčani završeci koji se nalaze u potkožnome masnom tkivu, epidermisu kao i u mišićima, tetivama i zglobovima. Neki slobodni živčani završeci u epidermisu su omotani Schwannovim[18] stanicama kako se ne bi previše lako ili prečesto aktivirali. Informacija o boli prenosi se prema mozgu putem dviju vrsta vlakana koja su dio spinotalamičkog puta: Aδ i C vlaknima. Aδ vlakna su slabo mijelinizirana i posebno osjetljiva na bolne mehaničke podražaje kao što su ubod iglom ili štipanje. C vlakna su nemijelinizirana i reagiraju na sve vrste bolnih podražaja pa se zbog toga još nazivaju i **polimodalni nociceptori**. Obje vrste vlakana provode živčane impulse sporije u odnosu na dodirna Aβ vlakna i imaju veći prag za aktivaciju pa se zajedno nazivaju spora vlakna. Nadalje, Aδ vlakna provode živčane impulse nešto brže od C vlakana (pogledati tablicu 14.2.) pa zbog toga doživljavamo **efekt dvostruke boli**, odnosno dva vrha u doživljaju boli koji se razlikuju po kvaliteti i

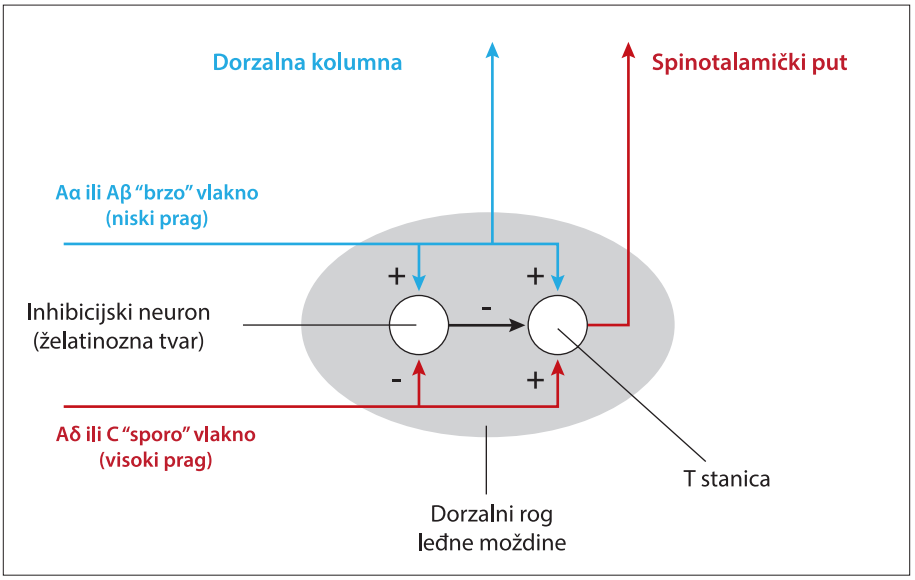
[18] Nazvane su prema njemačkom fiziologu i liječniku Theodoru Schwannu (1810. – 1882.) koji ih je otkrio.



Slika 14.6. Efekt dvostruke boli je posljedica veće brzine provođenja impulsa u Aδ nego u C vlaknima

vremenu nastanka, a koju izaziva isti podražaj. Neposredno nakon prezentacije bolnog podražaja, zbog aktivacije Aδ vlakana, najprije osjetimo intenzivnu, oštru bol ili bol bockanja nakon koje uslijedi manje intenzivna, tupa ili žareća bol koja nastaje aktivacijom C vlakana kao što ilustrira slika 14.6. (Price i sur., 1977).

Melzack i Wall (1988) su predložili **teoriju kontrole prolaza** (engl. *gate control theory*) koja dobro objašnjava različite aspekte doživljaja boli. Prema ovoj teoriji, osjet boli proizlazi iz interakcije brzih i sporih vlakana u leđnoj moždini (slika 14.7.). I brza i spora vlakna ekscitiraju **transmisijske ili T stanice**. Nadalje, brza vlakna ekscitiraju, dok spora vlakna inhibiraju neurone u **želatinoznoj tvari** (lat. *substantia gelatinosa*) koja dalje inhibira T stanice. Običan dodir aktivirat će samo brza vlakna jer ona imaju manji prag aktivacije od sporih vlakana. Brza vlakna istovremeno ekscitiraju i T stanice i želatinoznu tvar, ali kako želatinozna tvar inhibira T stanice, inhibicija će poništiti ekscitaciju koju T stanice dobivaju od brzih vlakana. Zbog toga T stanice neće biti aktivne i nećemo doživjeti bol. S druge strane, bolni podražaj će, pored brzih vlakana, aktivirati i spora vlakna koja imaju veći prag aktivacije. S obzirom na to da spora vlakna inhibiraju želatinoznu tvar, ona neće moći inhibirati T stanice. Zbog direktne ekscitacije od sporih i brzih vlakana i izostanka inhibicije iz želatinozne tvari, T stanice će postati aktivne te ćemo podražaj doživjeti kao bolan. Dakle, želatinozna tvar djeluje kao kontrola prolaza impulsa iz T stanica. Pri tome brza vlakna zatvaraju prolaz, a spora ga vlakna otvaraju.



Slika 14.7. Teorija kontrole prolaza. Brza vlakna s niskim pragom aktivacije (dodir) ekscitiraju i želatinoznu tvar i T stanice spinotalamičkog puta. S obzirom na to da želatinozna tvar sama inhibira T stanice, ekscitacija i inhibicija koju dobivaju T stanice se poništava te one ne šalju impulse dalje prema korteksu. S druge strane, spora vlakna s visokim pragom aktivacije (bol) inhibiraju želatinoznu tvar i time oslobađaju od inhibicije T stanice koje šalju impulse spinotalamičkim putem i signaliziraju prisutnost bolnog podražaja.

Teorija kontrole prolaza predviđa da će sve što djeluje na kontrolna vrata ujedno utjecati i na percipirani intenzitet boli. Na primjer, analgetici djeluju tako da inhibiraju spora vlakna, ali ne utječu na brza vlakna što omogućava aktivaciju želatinozne tvari koja inhibira T stanice, odnosno zatvori vrata i spriječi doživljaj boli. Bol možemo donekle ublažiti i tako da trljamo područje oko ozljede čime se podražuju brza vlakna u okolnoj koži što dalje dovodi do aktivacije želatinozne tvari i djelomičnog zatvaranja vrata za bol. Nadalje, postoje i povratne veze iz mozga prema leđnoj moždini koje inhibiraju želatinoznu tvar. Na taj način i psihološki faktori (kognicija, emocije i socijalna interakcija) također mogu mijenjati osjet boli.

Živčani sustav sam kontrolira doživljaj boli putem produkcije i oslobađanja endogenih opioida (endorfini i enkefalini). To su tvari koje djeluju inhibitorno na spora vlakna čime zatvaraju kontrolna vrata. Također, djeluju na mnoge neurone u mozgu koji putem povratnih veza inhibiraju prijenos bolnih signala kroz leđnu moždinu. Zanimljivo je da ljudi koji pate od kronične boli imaju smanjene razine endogenih opioida u leđnoj

moždini. Sličan efekt „oslobađanja od boli“ imaju i opioidi kao što su morfij i heroin koji se vežu na iste sinaptičke receptore kao i endogeni opioidi. Iako imaju analgetički učinak, s opioidima treba postupati oprezno jer mogu izazvati snažnu ovisnost. Djelovanje opioida i endogenih opioida može se spriječiti primjenom njihovih antagonista kao što je nalokson (tvar koja se daje osobi nakon predoziranja). Ako nalokson uzme osoba koja je pod jakim stresom, doživjet će pojačani osjet boli jer će nalokson spriječiti djelovanje endogenih opioida usprkos njihovu pojačanom lučenju zbog stresa.

Pored kemijskih utjecaja, na osjet boli djeluju i psihološki čimbenici među kojima izdvajamo psihološki stres, placebo-efekt i kognitivne procese kao što su očekivanja i usmjeravanje pažnje. Na primjer, usmjeravanje pažnje na drugi osjetni modalitet od onog na kojem se primjenjuje bolni podražaj znatno smanjuje doživljaj boli. Očekivanje nadolazećega električnog šoka također ima analgetički učinak. Slično tomu, trudnice u zadnja dva tjedna trudnoće doživljavaju znatan porast praga za bol čime se smanjuje neugoda samog poroda. Opažanje druge osobe kako doživljava bol prije nego što je ispitanik sam podvrgnut istom postupku također smanjuje doživljaj boli. **Placebo-efekt** se odnosi na smanjeni doživljaj boli koji nastaje kada ispitanik misli da je dobio lijek koji smanjuje bol iako je zapravo dobio surogat, odnosno tvar koja nema analgetički učinak. U skladu s teorijom kontrole prolaza, Eippert i sur. (2009), koristeći se tehnikom funkcionalnog oslikavanja (fMRI), pokazali su da placebo inhibira bol na razini stražnjeg roga leđne moždine. Zanimljivo, ponekad se javlja i obrnuti efekt od placeba koji se naziva nocebo-efekt i koji označava pojavu pojačanog doživljaja boli nakon stvorenog očekivanja da će uslijediti bolni podražaj (Tinnermann i sur., 2017).

14.4.1. Psihofizika boli

Nisu sva područja na koži jednako osjetljiva na bolne podražaje. Ako se podražuju vrlo male točke, mogu se otkriti postojane bolne točke, a to su zapravo receptivna polja slobodnih završetaka sporo provodnih vlakana. Razvijeno je više tehnika i uređaja za prezentaciju bolnog podražaja i mjerenje intenziteta boli. Najčešće se upotrebljavaju vrlo topli podražaji ili vrlo hladni podražaji ili električna struja. Uređaj za mjerenje intenziteta boli naziva se **dolorimetar**. Neki se dolorimetri koriste fokusiranom zrakom svjetlosti kao bolnim podražajem, a drugi npr. ispuhuju mali mlaz vrućeg zraka. Ovim se tehnikama mjere apsolutni i diferencijalni pragovi za bol. Kod diferencijalne osjetljivosti, Weberov omjer za bol je oko 4 %, ali se povećava kod vrlo intenzivnih podražaja. Na temelju Weberova omjera od 4 % konstruirana je psihofizička skala za mjerenje boli

koja se zove **dol skala**. Eksponent Stevensova psihofizičkog zakona za bol je 3.5, pri čemu je bol izazvana elektrošokovima na prstu (Stevens, 1975). Adaptacija na bol je ograničena, donekle funkcionira samo za slabe bolne podražaje, dok je kod intenzivnih podražaja nema. Interakcija među bolnim podražajima je takva da se doživljaji boli zbrajaju i unutar istog modaliteta kao i među različitim modalitetima.

14.5. Kinestezija (propriocepcija)

Kinestetski osjet pruža nam informacije o kretanju i položaju dijelova tijela. Ove informacije dolaze iz mišića, tetiva i zglobova gdje se nalaze receptori specijalizirani za detekciju stezanja i rastezanja tkiva koji se nazivaju **proprioceptori** i stoga se za kinesteziju ponekad upotrebljava i sinonim – propriocepcija. Dakle, fizički podražaj za aktivaciju kinesteskog osjeta je gibanje tijela. Međutim, kinestetski osjet se aktivira čak i kad se potpuno umirimo u nekom položaju jer i tada na nas djeluje gravitacija kojoj



Slika 14.8. Laboratorijski kinesteziometar. Uređaj koji omogućuje ispitivanje motoričkog učenja temeljenog na kinestetičkom osjetu. Zadatak ispitanice može biti da usvoji seriju pokreta koja se sastoji od točno određenih pozicija. Ili se može ispitivati osjetljivost na pasivne pokrete. Za svaki pomak ili poziciju može se bilježiti kutna vrijednost koja je izražena na skali. Ispitanici imaju neprozirne naočale kako ne bi vidno određivali poziciju ruke, nego samo na temelju kinestetičkog osjeta.

se naše tijelo opire, što kinestetski osjet registrira kao pritisak na mišiće i tetive. Na primjer, težina koju osjetimo dok držimo uteg u ruci posljedica je aktivacije kinestetskog osjeta. Za laboratorijsko ispitivanje osjetljivosti na točne pokrete dijelova tijela može se upotrebljavati kinesteziometar poput onog prikazanog na slici 14.8. Za druge vrste kinestetičke osjetljivosti, poput napetosti mišića može se upotrebljavati ručni dinamometar (slika 3.3.), a za doživljaj težine baždareni utezi (slika 2.1.).

Proprioceptori su živčani završeci koji se isprepliću oko mišića i tetiva. Dijele se u dvije grupe: **Matthewsovi A i B završeci**. Dobili su ime prema britanskom fiziologu Peteru Matthewsu (1928. – 2020.) koji ih je proučavao (Matthews, 1972). A završeci inerviraju mišiće, a B završeci tetive. A završeci dalje se dijele u dvije podgrupe. A1 završeci izgledaju kao buket cvijeća koji se razgrana po mišićnom vretenu. S druge strane, A2 završeci su omotani oko mišićnog vretena. B završeci izgledaju slično kao i A1 završeci, kao buket cvijeća, ali koji se grana oko tetiva koje povezuju mišiće s kostima. B završeci reagiraju i na stezanje i na rastezanje mišića za razliku od A završetaka koji reagiraju samo na rastezanje. B završeci još se nazivaju i Golgijevi tetivni organi prema talijanskom biologu, liječniku i dobitniku Nobelove nagrade za fiziologiju, Camillu Golgiju (1843. – 1926.). A završeci se još nazivaju i vretenasti organi (jer su povezani s mišićnim vretenima) ili receptori rastezanja (jer su osjetljivi samo na rastezanje). U mišićima i tetivama nalaze se još i slobodni živčani završeci koji prenose informaciju o boli iz tih dijelova tijela (Bear i sur., 2025).

Neuronski putovi kojima se prenose informacije o kinestetskom osjetu u mozak su isti oni koje smo opisali u vezi dodira: put dorzalne kolumne i spinotalamički put. Pri tome većina vlakana slijedi put dorzalne kolumne, a samo slobodni živčani završeci slijede spinotalamički put. Vlakna kinestetskog osjeta projiciraju preko talamusa prema primarnom somatosenzornom korteksu, i to u područja blizu mjesta gdje se nalazi reprezentacija informacija o dodiru s kože koja se nalazi iznad mišića ili tetive. Dakle, kortikalna mapa u somatosenzornom korteksu integrira informacije o dodiru koje dolaze s površine kože s informacijama o položaju i kretanju koje dolaze iz unutrašnjosti tijela.

Kretanje uda dovodi do naglog povećanja neuronske aktivnosti u živčanom vlaknu. Pri tome, što je pokret brži, to će i razina maksimalne aktivacije biti veća. Nakon što se ud zaustavi, neuronska se aktivnost polako, za nekoliko sekundi, vraća na spontanu razinu aktivacije u stanju mirovanja. Neuroni sa sličnim obilježjima reagiranja na podražaj nalaze se i u talamusu i primarnom somatosenzornom korteksu (S1). Međutim, u S1 su otkriveni i neuroni koji pokazuju složenije oblike osjetljivosti kao što su neuroni podešeni za položaj koji reagiraju samo kada se zglobovi nalaze u određenom

položaju. Većina informacija o položaju i kretanju dolazi od receptora koji su smješteni na zglobovima. Ostali kinestetski receptori pružaju informacije o mišićnoj napetosti, odnosno naporu koji je potrebno uložiti kako bismo, primjerice, podignuli teret ili kako bismo održavali položaj tijela. Impulsi iz proprioceptora pružaju važnu povratnu informaciju u kontroli pokreta uvježbanih ili „preprogramiranih" i neuvježbanih iako je moguće da se ta informacija ne upotrebljava istovjetno u tim dvama tipovima pokreta (Manenica, 1988).

Kao što znamo iz prvog i drugog poglavlja, osjet težine se intenzivno proučavao u počecima psihofizike jer su Weber i Fechner proveli mnogo eksperimenata s podizanjem utega i njihovim uspoređivanjem po težini. Istraživanja diskriminacije težina su pokazala Weberov omjer od 7 %, što znači da je ova sposobnost podjednako dobra kao i diskriminacija glasnoće zvuka ili intenziteta svjetla (Pang i sur., 1991). Osjet težine i sile može se skalirati metodama direktne psihofizike, ali izmjerene vrijednosti eksponenta



Slika 14.9. Zračna izvedba na remenju (engl. *aerial straps*). Vrsta plesa ili akrobatskog nastupa u kojem aerialistica izvodi figure i trikove dok visi na remenju. Za ovaj tip tjelesnih vještina važna je uspješna koordinacija motoričkog sustava s višestrukim osjetnim sustavima: kinestetičkim, dodirnim, vidnim i vestibularnim koji će biti opisan u sljedećem poglavlju (14.6.).

Stevensova zakona variraju zbog toga što na procjene utječu različiti faktori kao što je umor zbog kojeg nam se svi predmeti čine težima nego što stvarno jesu. Također, utječe i integracija s vidom kao što ilustrira **iluzija veličine i težine**. Naime, veći se objekt doživljavao kao lakši od manjeg u situaciji kada imaju jednaku objektivnu težinu (Masin i Crestoni, 1988). Eksponenti Stevensova psihofizičkog zakona kreću se oko 1.0 za podizanje utega umjerene težine i u rasponu između 1.5 i 2.0 za doživljaj stiska šake na dinamometru (Jones, 1986).

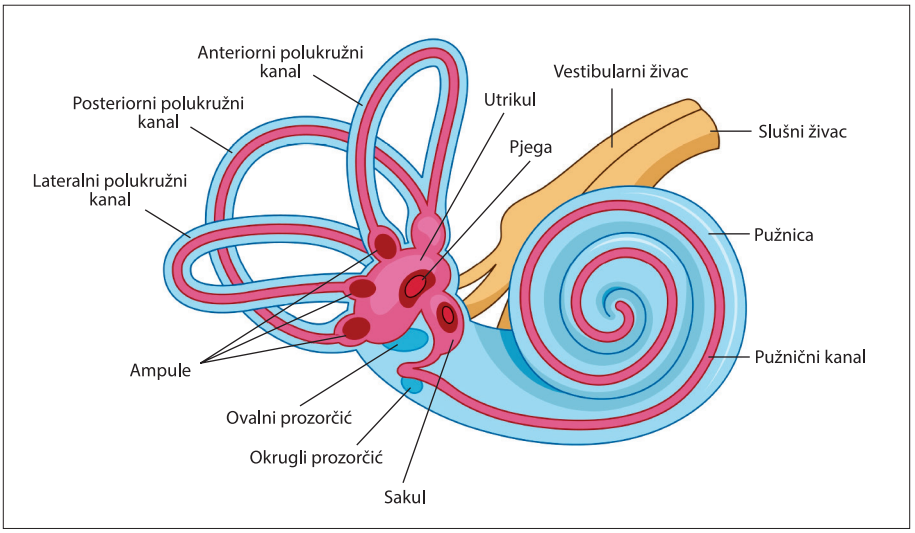
Zanimljiva su istraživanja osjeta težine i sile kod astronauta i pilota nadzvučnih aviona koji doživljavaju bestežinsko stanje (nulta gravitacija) i stanje pojačane gravitacijske sile (pri polijetanju ili nagloj promjeni smjera kretanja). Kao što možemo pretpostaviti, procjene težine su najmanje u bestežinskom stanju, veće u stanju normalne (Zemljine) gravitacije i najveće u stanju pojačane gravitacije (1.8 puta veće od Zemljine gravitacije). Također, Weberov omjer se skoro udvostručuje nakon dužeg boravka u bestežinskom stanju (Ross i sur., 1984). Naravno, u bestežinskom stanju objekti zapravo nemaju težinu, ali psihofizička mjerenja se mogu provesti tako da se traži od astronauta da protresu predmet kako bi stvorili moment sile koji se može percipirati. Dakle, i sila gravitacije utječe na doživljaj težine objekata. Kinestezija je osobito važna i kod raznih izvedbenih umjetnosti kao što su ples ili akrobacije (slika 14.9.).

14.6. Vestibularni osjet

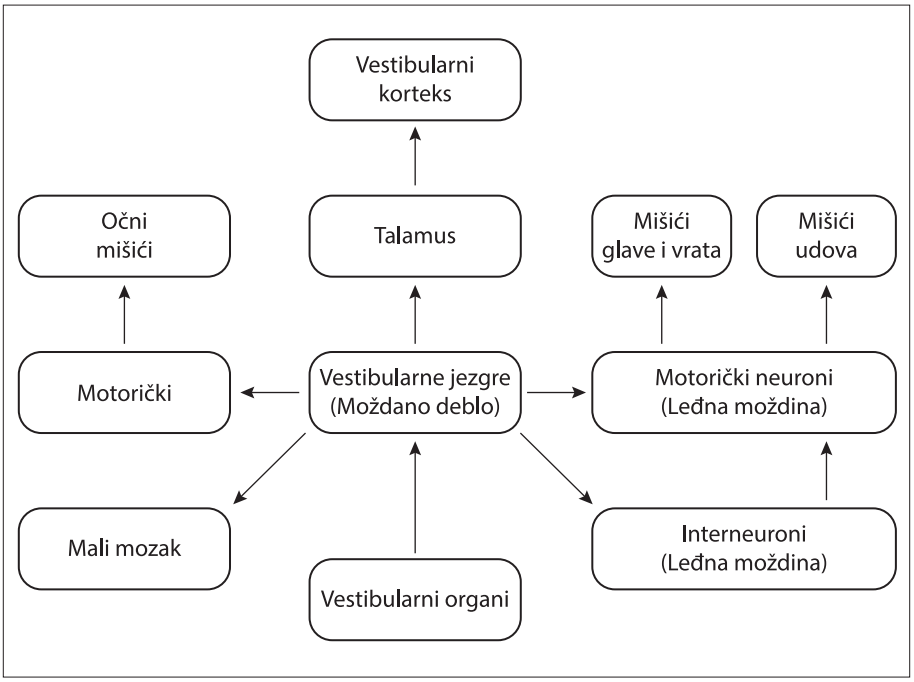
Vestibularni osjet reagira na ubrzavanje, usporavanje, promjenu brzine i smjera kretanja glave i na smjer sile gravitacije koja djeluje na tijelo, odnosno glavu. Stoga nam vestibularni osjet pomaže u održavanju ravnoteže i uspravnom hodanju jer obrađuje informacije o položaju i kretanju tijela kroz prostor. Vestibularni osjetni organ smješten je u vestibulima, dvjema šupljinama smještenima na suprotnim stranama u stražnjem bočnom dijelu lubanje. Zajedno s pužnicom vestibularni organ čini tzv. koštani labirint (slika 14.10.). Vestibularni organ sastoji se od triju **polukružnih kanala** i dvaju **otolitnih organa (utrikul i sakul)** koji su međusobno povezani i ispunjeni endolimfom. Ovaj kompleks kanala još se naziva i vestibularni labirint. Vestibularni organ povezan je s pužnicom, a aksoni koji izlaze iz pužnice i vestibularni organ zajedno tvore **vestibulokohlearni živac** (CN VIII; lat. *nervus vestibulocochlearis*). Slično kao i kod pužnice (koja je također inervirana slušnim dijelom ovog živca), vestibularni osjet zasniva se na malim pomacima stanica dlačica koje su smještene u osjetnom epitelu kojim je oblo-

žena unutrašnjost vestibularnog organa. U polukružnim kanalima stanice dlačice su smještene u **ampuli** (zadebljanju na bazi kanala) i pomiču se zbog rotacijskog gibanja glave. U otolitnim organima, stanice dlačice su smještene u **pjegi** (engl. *macula*) i pomiču se zbog pravocrtnog ubrzanja gibanja glave i zbog gravitacije (Bear i sur., 2025; Mather, 2022).

Na vrhu vestibularne stanice dlačice nalazi se nekoliko izdanaka od kojih se onaj najveći i najdeblji naziva kinocilija, a manji i tanji izdanci se nazivaju stereocilije. Stereocilije su raspoređene po veličini tako da se najveća stereocilija nalazi najbliže kinociliji, a kako se udaljavaju od kinocilije, postaju sve manje i manje. Manja je stereocilija vršnom vezom povezana sa susjednom većom stereocilijom. Kada se stereocilije savinu prema kinociliji, dolazi do depolarizacije stanice dlačice. S druge strane, kada se stereocilije savinu u suprotnu stranu od kinocilije, dolazi do hiperpolarizacije. Sličan mehanizam detekcije opisali smo u 11. poglavlju kod sluha. Stanice dlačice nemaju aksone, nego u svojem donjem dijelu formiraju sinaptičke veze s aferentnim neuronima čiji su aksoni dio vestibulokohlearnog živca. Na taj se način, neuronska aktivnost nastala savijanjem stanice dlačice prenosi prema mozgu. Aferentni neuroni imaju visoku razinu spontane aktivnosti (oko 110 akcijskih potencijala u sekundi) tako da svojom ekscitacijom ili inhibicijom mogu kodirati ubrzanje u dva suprotna smjera (Bear i sur., 2025; Mather, 2022).



Slika 14.10. Vestibularni organ s tri polukružna kanala (anteriorni, posteriorni i lateralni) i otolitima (utrikul i sakul). Slika je preuzeta s www.shutterstock.com. Adaptirana je i objavljena uz dopuštenje.



Slika 14.11. Anatomski putovi vestibularnog osjeta

Većina neurona vestibularne grane vestibulokohlearnog živca projicira prema vestibularnoj jezgri smještenoj u moždanom deblu, a manji dio projicira direktno prema malom mozgu. Aksonske projekcije neurona vestibularne jezgre mogu se podijeliti u četiri sustava: vestibulo-cerebelarni, vestibulo-talamički, vestibulo-spinalni i vestibulo-okularni sustav (slika 14.11.). Prva dva sustava su uzlazna i projiciraju prema malom mozgu i talamusu. Vestibulo-talamički sustav dalje projicira prema dva područja u kori velikog mozga. Jedno se područje nalazi blizu reprezentacije lica u primarnom somatosenzornom korteksu, a drugo se područje nalazi na granici između somatosenzornog i motoričkog korteksa i oba su uključena u percepciju ravnoteže. Zadnja dva sustava su silazna jer projiciraju prema motoričkim neuronima u leđnoj moždini i posredno prema motoričkim neuronima koji kontroliraju refleksne pokrete očima (vestibulo-okularni refleks) (Bear i sur., 2025; Mather, 2022).

Kretnje glavom mogu se definirati u terminima triju glavnih ravnina i osi koje prolaze kroz glavu. Medijalna ravnina prolazi vertikalno kroz glavu od naprijed prema natrag. Frontalna ravnina prolazi vertikalno kroz glavu s lijeve strane na desnu. Transverzalna ravnina prolazi kroz glavu horizontalno. Osi se označavaju s x, y, i z pri čemu se x-os

proteže od sprijeda prema straga, y-os se proteže s lijeve strane na desnu, a z-os se proteže vertikalno. Na osnovi toga možemo definirati tri komponente pravocrtnog (translacijskog) kretanja glave (Mather, 2022):

- naprijed-natrag duž x-osi
- postranično duž y-osi
- gore-dolje duž z-osi.

Nadalje, moguće je definirati tri komponente rotacijskog kretanja glave:

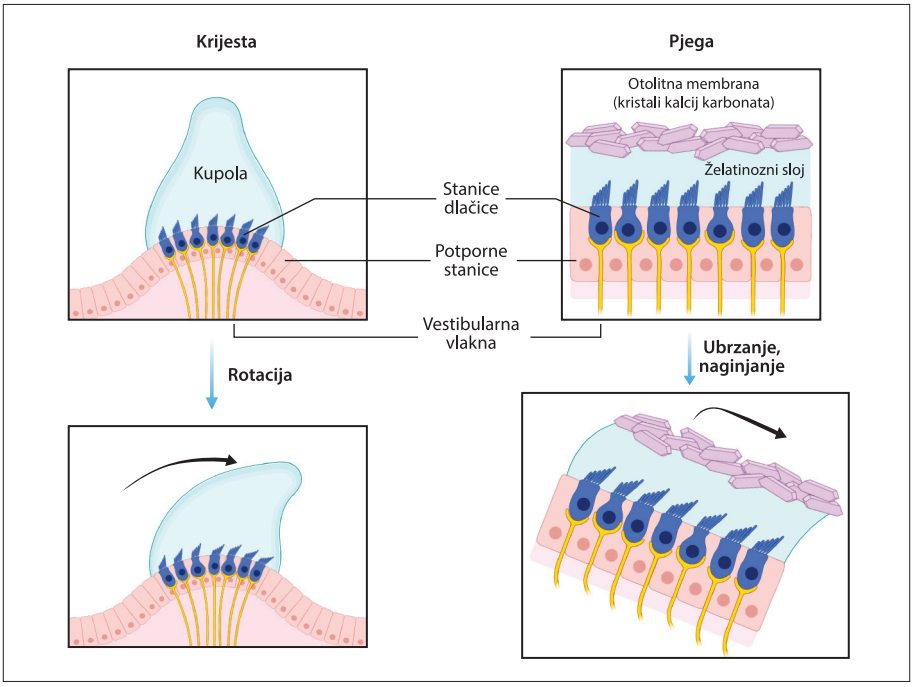
- rotacija u medijalnoj ravnini oko *y*-osi (kao kada kimamo glavom u znak odobravanja)
- rotacija u transverzalnoj ravnini oko *z*-osi (kao kada glavom vrtimo lijevo-desno u znak neodobravanja)
- rotacija u frontalnoj ravnini oko *x*-osi (kao kada mašemo glavom slijeva nadesno).

Dakle, gibanje glavom ima šest nezavisnih komponenti ili možemo reći šest stupnjeva slobode. Prirodni pokreti glave obično sadrže kombinaciju barem dviju, a moguće i više komponenti. Iako su prirodni pokreti glave složeni, vestibularni organi ih razlažu na komponente. Naime, otolitni organi su osjetljivi na pravocrtno gibanje glave, dok su organi u polukružnim kanalima osjetljivi samo na rotacijsko gibanje glave. U otolitnim organima stanice dlačice se nalaze u pjegi. Ona je prekrivena želatinoznim slojem iznad kojeg se nadvija vlaknasti pokrov (otolitna membrana) u kojem se nalaze **otoliti**, tj. kristali kalcijeva karbonata (slika 14.12.). Pravocrtno ubrzanje glave izaziva pomicanje sloja stanica dlačica u odnosu na otolitičku membranu koja zbog inercije zaostaje u odnosu na pokret glave i povlači stanice dlačice koje se savijaju. Time se u stanicama dlačicama stvara neuronska aktivnost. Pjega je u utrikulu položena horizontalno, a u sakulu vertikalno. Stoga, zajednička aktivacija ovih dvaju organa može signalizirati pravocrtno ubrzanje duž svih triju osi. Osim dinamičke informacije o pravocrtnom ubrzanju, otolitni organi pružaju i statičnu informaciju o položaju glave u odnosu na silu gravitacije (Bear i sur., 2025; Mather, 2022).

U ampuli svakoga polukružnog kanala smještena je nakupina stanica dlačica nazvana **krijesta**. Krijesta je obavijena želatinoznom masom koja se naziva **kupola** (slika 14.12.). Rotacijsko ubrzanje glave izaziva savijanje kupole, a time i stanica dlačica u njoj zbog inercije endolimfe. Drugim riječima, na početku gibanja glave, pomicanje endolimfe kasni za pomicanjem kanala, pa time pritišće i savija kupolu. Zakrivljeni oblik

polukružnih kanala omogućava im da budu osjetljivi samo na rotacijske pokrete, ali ne i na pravocrtne pokrete, jer će rotacijski pokreti proizvesti najveći pritisak endolimfe na kupolu. Polukružni kanali su položeni okomito jedan na drugi tako da mogu detektirati rotacije oko svih triju glavnih osi koje smo prethodno naveli. Polukružni kanali reagiraju samo na ubrzanje (ili usporenje) glave, ali ne i na kretanje glave konstantnom brzinom. Kao što smo već naveli, to je zbog početne inercije endolimfe u odnosu na kanal. Kada se glava kreće neko vrijeme istom brzinom, kretanje endolimfe uskladi se s kretanjem kanala te se kupola vraća u svoj početni uspravni položaj (Bear i sur., 2025; Mather, 2022).

U normalnim okolnostima vidne i vestibularne informacije su usklađene tako da svjesno ne primjećujemo rad vestibularnog osjeta. Međutim, kada se tijelo kreće na neobičan način, reakcije vestibularnog osjeta mogu dovesti do problema. Kada putujemo brodom ili autobusom, može doći do pojave bolesti putovanja (ponekad se naziva i morska bolest). Ona može nastati zato što vid signalizira da mirujemo, jer se nalazi-



Slika 14.12. Krijesta koja reagira na rotaciju glave i otolitni organi (utrikul i sakul) koji reagiraju na ubrzanje ili naginjanje glave. Slika je kreirana pomoću bioRendera. Domijan, D. (2025) https://BioRender.com/u08v660

mo unutar kabine, dok s druge strane vestibularni osjet detektira stalno gibanje vozila (broda ili autobusa), ili pak može nastati zato što vid sugerira kretanje u jednom, a vestibularni osjet u drugom smjeru. Stoga osoba može doživjeti dezorijentaciju, vrtoglavicu, mučninu i povraćanje[19]. Bolest putovanja možemo ublažiti ili prevenirati tako da gledamo u horizont ili tako da uzmemo odgovarajući lijek prije polaska na put. Ako je riječ o putovanju brodom, također pomaže izlazak na palubu i svježi zrak.

Postoje i drugi primjeri nesklada između vida i vestibularnog osjeta. Ako se brzo vrtimo oko svoje vertikalne osi, a zatim naglo stanemo, dolazi do **okuložiralne iluzije** jer nam se čini kao da se tijelo vrti u suprotnom smjeru zbog čega može doći do gubitka ravnoteže i pada. Također, zbog refleksnih pokreta očiju doživljavamo iluzorno kretanje statičnih objekata u okolini. Ova iluzija može se pripisati reakciji polukružnih kanala. Kod početnog ubrzanja, kupola se zbog inercije savija unatrag i daje odgovarajući vestibularni signal o kutnom ubrzanju. Međutim, kako se vrtnja nastavlja, kupola se vraća u svoj početni položaj. Zatim, kada tijelo stane, zbog inercije endolimfe kupola se savija prema naprijed i daje iluzorni signal kao da je došlo do ubrzanja vrtnje u suprotnom smjeru. Ovaj iluzorni doživljaj traje otprilike 30 do 40 sekundi, koliko vestibularnom osjetu treba da se oporavi i vrati u normalno stanje. Kada se, dodatno, glava kreće tijekom vrtnje tijela, doživjet ćemo **Coriolisov efekt**. Naime, pokreti glave mijenjaju utjecaj vrtnje na polukružne kanale zbog djelovanja Coriolisovih sila[20]. Ako, primjerice, glavu naginjemo naprijed dok se vrtimo zdesna nalijevo doživjet ćemo kao da se glava nagnula u stranu prema lijevom ramenu (Mather, 2022).

Kada naše tijelo ubrzava horizontalno kretanje (npr. pri polijetanju aviona ili ubrzavanju automobila), dolazi do **okulogalvanske iluzije** jer nam se čini kao da se tijelo nagnulo unatrag. Pri tome imamo i doživljaj kao da se podignula točka u okolini koja se nalazi u razini očiju. Ova iluzija pripisuje se reakciji otolitnih organa. Naime, pjega ne može razlikovati pomake nastale horizontalnim ubrzanjem od pomaka nastalih statičnim naginjanjem glave unatrag. Naime, u oba slučaja stanice dlačice se savijaju na isti način. Zbog toga mozak pomake nastale horizontalnim ubrzanjem djelomično pripisuje naginjanju glave unatrag. Ova iluzija može biti opasna za astronaute i pilote

[19] Razlog za mučninu i povraćanje je evolucijska adaptacija koja predstavlja obrambeni mehanizam protiv trovanja. Naime, kad se otrujemo, jedan od prvih simptoma je neusklađenost vida i vestibularnog sustava. Organizam reagira povraćanjem kako bi eliminirao otrovne tvari u želucu.

[20] Gaspard-Gustave de Coriolis (1792. – 1843.) bio je francuski matematičar i fizičar koji je poznat po opisu suplementarnih sila koje se opažaju u rotirajućem referentnom okviru. Poznate su pod nazivom Coriolisove sile ili Coriolisov efekt.

mlaznih aviona koji pri ubrzavanju doživljavaju sile veće od gravitacijske sile zemlje. **Iluzija kretanja vlastitog tijela** može se doživjeti u posebno konstruiranoj prostoriji koja polako rotira oko svoje središnje osi. Ako sjednemo na ljuljačku koja visi sa stropa u sredini prostorije i koja ne rotira s njom, iskusit ćemo kao da se naše tijelo kreće, a da je prostorija statična (Mather, 2022).

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

Bear i sur. (2025) i Wolfe i sur. (2021) odlični su izvori za proširivanje znanja o tjelesnim osjetima. Neuronske osnove dodira su detaljno opisane u Abraira i Ginty (2013). Ivanec i sur. (2023) i McMahon i sur. (2013) pružaju detaljan pregled istraživanja o boli i njezinim psihološkim i neurobiološkim odrednicama, a Braz i sur. (2014) napravili su pregled istraživanja o neuronskim krugovima u leđnoj moždini relevantnih za teoriju kontrole prolaza. Brandt (1991) i Cullen (2012) pružaju više informacija o vestibularnom sustavu.

Pojmovnik

Aβ vlakna
Deblja mijelinizirana živčana vlakna koja brzo prenose informacije o dodiru i vibracijama.
Vidjeti i: mehanoreceptori, taktilna percepcija

Aδ vlakna
Tanka, slabo mijelinizirana živčana vlakna koja posreduju oštru, lokaliziranu bol i prenose informacije o temperaturi.
Vidjeti i: C vlakna, nociceptor

Adaptacija na dodir
Smanjena osjetljivost na dodir nakon produženog izlaganja istom taktilnom podražaju.
Vidjeti i: mehanoreceptori, percepcija dodira

Ampula
Zadebljanje na bazi polukružnog kanala u kojem je smještena krijesta i u njoj stanice dlačice.
Vidjeti i: krijesta, kupola

Analgezija
Gubitak osjeta boli koji može biti djelomičan ili potpun. Nastaje kao posljedica bolesti ili je farmakološki inducirana različitim tvarima kao što su kodein, morfij i heroin. Također, može se inducirati i psihološki kreiranjem očekivanja o nadolazećoj boli.
Vidjeti i: placebo, endogeni opioidi, anestezija

Bol
Složeni doživljaj koji možemo promatrati i kao osjet i kao tjelesno stanje, i kao emociju i kao misao. Iz perspektive osjeta i psihofizike, bol možemo promatrati kao zasebni osjetni modalitet jer, kao i za sve druge osjete koje ovdje opisujemo, možemo odrediti apsolutnu i diferencijalnu osjetljivost na bol, postoji adaptacija na bol te bol ima jasno definirane anatomske putove, projekcije i reprezentaciju u korteksu.
Vidjet i: nociceptori

Brailleovo pismo
Sustav čitanja za slijepe osobe temeljen na prepoznavanju uzoraka reljefnih točaka. Primjer primjene haptičke percepcije.
Vidjeti i: haptička percepcija

C vlakna
Tanka nemijelinizirana živčana vlakna koja prenose informacije o boli i temperaturi sporije od A vlakana.
Vidjeti i: nociceptor

Coriolisov efekt
Vestibularna iluzija koja nastaje kada pomičemo glavu tijekom rotacije cijelog tijela. Na primjer, ako glavu naginjemo naprijed dok se vrtimo zdesna nalijevo doživjet ćemo kao da se glava nagnula u stranu prema lijevom ramenu.
Vidjeti i: polukružni kanali, vestibularni sustav

Čovječuljak (homunkulus)
Slikovni prikaz somatotopne mape u primarnom somatosenzornom korteksu na kojem se vidi osjetljivost na dodir različitih dijelova tijela. Dakle, dijelovi tijela nisu prikazani proporcionalno njihovoj stvarnoj veličini, nego veličini kortikalne površine koja ih reprezentira. Na primjer, kortikalna površina reprezentacije leđa i nogu je relativno mala, pa su leđa i noge na čovječuljku relativno mali. S druge strane, kortikalna površina koja reprezentira lice i ruke je velika pri čemu se posebno ističu usne i jezik na licu kao i vrhovi prstiju na rukama. Stoga su oni posebno povećani na čovječuljku.
Vidjeti i: somatotopna mapa, taktilna percepcija, primarna somatosenzorna kora

Dermis
Srednji sloj kože u kojem se nalaze žive stanice koje se stalno dijele kako bi generirale nove slojeve mrtvih stanica iznad sebe. U ovom se sloju nalaze receptori za dodir (Ruffinijeva, Paccinijeva i Meissnerova tjelešca i Merkelovi diskovi) i slobodni živčani završeci koji posreduju informacije o boli. Pored receptora, ovaj sloj sadrži i žlijezde znojnice, kapilare i korijene dlačica iz kojih dlačice rastu.
Vidjeti i: epidermis, hipodermis

Dol skala
Psihofizička skala za mjerenje intenziteta boli.
Vidjeti i: percepcija boli, analgezija

Dolorimetar
Uređaj za mjerenje intenziteta boli. Neki se dolorimetri koriste fokusiranom zrakom svjetlosti kao bolnim podražajem, a drugi npr. ispuhuju mali mlaz vrućeg zraka.
Vidjeti i: osjet boli, subjektivna mjerenja

Efekt dvostruke boli
Pojava dvaju vrhova u doživljaju boli koji se razlikuju po kvaliteti i vremenu nastanka, a koju izaziva isti podražaj. Neposredno nakon prezentacije bolnog podražaja, zbog aktivacije Aδ vlakana, najprije osjetimo intenzivnu, oštru bol ili bol bockanja nakon koje uslijedi manje intenzivna, tupa ili žareća bol koja nastaje aktivacijom C vlakana.
Vidjeti i: Aδ vlakna, C vlakna

Epidermis
Vanjski zaštitni sloj kože koji se sastoji od nekoliko slojeva tvrdih mrtvih sta-

nica nazvanih pločaste stanice. One predstavljaju barijeru za vanjske patogene, te reguliraju gubitak vode iz tijela u atmosferu. Epidermis se stalno ljušti i obnavlja.
Vidjeti i: dermis, taktilna percepcija

Endogeni opioidi
Neurotransmiteri koji djeluju na živčana vlakna koja prenose informacije o boli i time smanjuju doživljaj boli.
Vidjeti i: analgezija, placebo

Fiziološka nula
Trenutačna temperatura kože na koju su termoreceptori adaptirani. Pri temperaturi od 20 °C u okolini (sobna temperatura), prosječna temperatura kože je oko 33 °C što osigurava da unutarnja temperatura tijela bude oko 37 °C. Služi kao referentna točka za doživljaj toplog i hladnog.
Vidjeti i: termorecepcija, neutralna zona

Haptička percepcija
Sposobnost prepoznavanja objekata i njihovih obilježja na osnovi dodira i kinestezije.
Vidjeti i: Brailleovo pismo, kinestezija

Hipodermis (potkožje, subkutani sloj)
Unutrašnji sloj kože sastavljen od masnih stanica i vezivnog tkiva. Predstavlja granicu između kože i tkiva ispod kože, odnosno mišića i kostiju. Najdublji sloj kože koji sadrži masno tkivo i doprinosi termoregulaciji i mehaničkoj zaštiti.
Vidjeti i: dermis, epidermis

Iluzija kretanja vlastitog tijela
Vestibularna iluzija koja se može doživjeti u posebno konstruiranoj prostoriji koja polako rotira oko svoje središnje osi. Ako sjednemo na ljuljačku koja visi sa stropa u sredini prostorije i koja ne rotira s prostorijom doživjet ćemo kao da se naše tijelo kreće, a da je prostorija statična.

Kinestezija
Osjet gibanja tijela u prostoru koji dolazi iz mehanoreceptora u mišićima, tetivama i zglobovima.
Vidjeti i: Matthewsovi A i B završeci

Koža
Koža je najveći organ u ljudskom tijelu. Ona definira organizam i predstavlja sučelje s okolinom. Koža nas štiti od okolinskih utjecaja, a ima i važnu ulogu u izmjeni tvari, disanju i toplinskoj regulaciji.
Vidjeti i: kožni osjeti

Kožni osjeti
Skup osjeta koji nastaju podraživanjem receptora u koži, uključujući dodir, pritisak, vibraciju, bol i temperaturu. Kož-

ni osjeti su važni za doživljaj neposredne okoline i zaštitu tijela od vanjskih utjecaja.
Vidjeti i: haptička percepcija, mehanoreceptori, termoreceptori, nociceptori

Krijesta
Nakupina stanica dlačica obavijenih kupolom i smještenih u ampuli polukružnog kanala.
Vidjeti i: ampula, kupola, polukružni kanali

Kupola
Želatinozna struktura smještena u ampuli polukružnog kanala koja se pomiče tijekom rotacije glave, podražujući stanice dlačice.
Vidjeti i: ampula, krijesta, polukružni kanali

Lateralna inhibicija
Inhibitorna interakcija među susjednim neuronima kojom se pojačava kontrast u doživljaju dodira. Doprinosi okolini receptivnog polja neurona u somatosenzornom sustavu.
Vidjeti i: taktilna percepcija

Matthewsovi A i B završeci
Posebna vrsta mehanoreceptora koji reagiraju na istezanje i stezanje mišića i tetiva, te doprinose doživljaju položaja dijelova tijela u prostoru kao i njihova kretanja. A završeci inerviraju mišiće, a B završeci tetive.
Vidjeti i: propriocepcija, kinestezija

Mehanoreceptori
Receptori za osjet dodira koje aktivira mehanički pritisak na kožu, rastezanje kože ili vibracija. U koži nalazimo više vrsta mehanoreceptora kao što su Meissnerova tjelešca, Pacinijeva tjelešca, Merkelovi diskovi i Ruffinijevi završeci, a svaki od njih reagira na specifične aspekte mehaničkog podraživanja.
Vidjeti i: taktilna percepcija, kožna osjetila

Meissnerova tjelešca
Brzo adaptirajući mehanoreceptori osjetljivi na laganu vibraciju koji doprinose finoj motorici (hvatanje predmeta prstima).
Vidjeti i: taktilna percepcija

Merkelovi diskovi
Sporo adaptirajući mehanoreceptori osjetljivi na statični pritisak na kožu koji doprinose percepciji grube teksture i taktilnih uzoraka.
Vidjeti i: mehanoreceptori, taktilna percepcija

Neutralna zona
Raspon temperatura od nekoliko stupnjeva ispod do nekoliko stupnjeva iznad fiziološke nule unutar kojeg podražaj ne

doživljavamo ni kao hladan ni kao topao. Podražaj koji ima višu temperaturu od neutralne zone osjetit ćemo kao topao, a podražaj koji ima nižu temperaturu od neutralne zone osjetit ćemo kao hladan.
Vidjeti i: termoreceptori, fiziološka nula

Nociceptori
Receptori za bol, odnosno slobodni živčani završeci koji se nalaze u potkožnome masnom tkivu, epidermisu kao i u mišićima, tetivama i zglobovima. Detektiraju potencijalno štetne i opasne podražaje za organizam.
Vidjeti i: C vlakna, percepcija boli

Okulogalvanska iluzija
Vestibularna iluzija koja nastaje kada naše tijelo ubrzava horizontalno kretanje (npr. pri polijetanju aviona, ili ubrzavanju automobila). Tada nam se čini kao da se tijelo nagnulo unatrag. Pri tome imamo i doživljaj kao da se podignula točka u okolini koja se nalazi u razini očiju.
Vidjeti i: vestibularni sustav

Okuložiralna iluzija
Vestibularna iluzija koja nastaje ako se brzo vrtimo oko svoje vertikalne osi, a zatim naglo stanemo. Tada će nam se činiti kao da se tijelo vrti u suprotnom smjeru zbog čega može doći do gubitka ravnoteže i pada.
Vidjeti i: vestibularni sustav, propriocepcija

Otoliti
Kristali kalcijeva karbonata koji su položeni na želatinozni sloj u kojem se nalaze stanice dlačice.
Vidjeti i: otolitni organi

Otolitni organi
Dva osjetna organa u vestibularnom sustavu (utrikul i sakul) koji detektiraju pravocrtna ubrzanja i usporenja glave kao i položaj glave u odnosu na gravitaciju.
Vidjeti i: vestibularni sustav, utrikul, sakul

Pacinijeva tjelešca
Brzo adaptirajući mehanoreceptori, smješteni duboko u dermisu. Osjetljivi su za vibracije visoke frekvencije kao što je, primjerice, vibracija koju stvara prelaženje prsta po hrapavoj površini i time doprinose percepciji fine teksture.
Vidjeti i: mehanoreceptori

Paradoksalna hladnoća
Osjet hladnoće izazvan podraživanjem hladnih točaka podražajem temperature iznad 45 °C. Efekt se pripisuje neobičnom svojstvu vlakana za hladno da reagiraju i na vrlo visoke temperature na koje vlakna za toplo uopće ne reagiraju.
Vidjeti i: termoreceptori, toplinska percepcija

Placebo-efekt
Smanjeni doživljaj boli koji nastaje kada ispitanik misli da je dobio lijek koji smanjuje bol iako je zapravo dobio surogat, odnosno tvar koja nema analgetički učinak.

Polukružni kanali
Tri zakrivljena kanala u vestibularnom sustavu koji detektiraju rotacijsko gibanje glave.
Vidjeti i: vestibularni sustav, kupola

Prag dvije točke
Najmanji razmak između dvaju podražaja koji možemo razlikovati kao dva odvojena dodira. Na jeziku i na šakama podražaji moraju biti razmaknuti 2 do 3 mm da bismo ih razlikovali, ali na leđima ili nogama točke moraju biti razmaknute čak do 50 mm.

Propriocepcija
Vidjeti i: kinestezija

Put dorzalne kolumne
Anatomski put koji čine debela brzoprovodna vlakna tipa Aα koja prenose proprioceptivne informacije i Ab koja prenose informaciju o dodiru i vibraciji. To je snop bijele tvari koji je smješten između stražnjih rogova leđne moždine.
Vidjeti i: somatosenzorni sustav, spinotalamički put

Ruffinijevi završeci
Sporo adaptirajući mehanoreceptori osjetljivi na rastezanje kože koji doprinose percepciji položaja prstiju.
Vidjeti i: mehanoreceptori, Matthewsovi završeci

Sakul
Otolitni organ u vestibularnom sustavu koji detektira vertikalno pravocrtno ubrzanje ili usporenje glave.
Vidjeti i: otoliti, otolitni organi, vestibularni sustav

Slobodni živčani završeci
Vrsta receptora bez posebnog tjelešca na sebi. To su zapravo aksoni koji na sebi imaju membranske receptore specijalizirane za detekciju podražaja. Prenose informacije o boli, temperaturi i grubom dodiru.
Vidjeti i: nociceptor, C vlakna

Somatosenzorni korteks
Smješten je u parijetalnom režnju u postcentralnoj vijugi i obuhvaća Brodmannova polja 1, 2, 3a, 3b, 5 i 7. Pri tome polje 3b predstavlja primarni somatosenzorni korteks (S1) jer prima direktne projekcije iz talamusa.

Somatosenzorni sustav
Sustav receptora, živaca i kortikalnih struktura odgovoran za osjet dodira,

temperature, boli, propriocepcije/kinestezije i vestibularni osjet.
Vidjeti i: primarna somatosenzorna kora, spinotalamički put

Somatotopna mapa
Reprezentacija tijela u somatosenzornom korteksu koja čuva prostorne odnose informacija koje dolaze s površine tijela. Podražaji koji podražuju bliske točke na koži projiciraju se na bliske lokacije u S1, slično kao retinotopna organizacija u V1 kod vida.
Vidjeti i: homunkulus, somatosenzorni sustav

Spinotalamički put
Anatomski put koji čine tanka, sporoprovodna vlakna Aδ i C koja prenose informaciju o boli, temperaturi, svrbežu i grubljem dodiru.
Vidjeti i: nocicepcija, somatosenzorni sustav

Teorija kontrole prolaza
Teorija koja objašnjava različite aspekte osjeta boli putem interakcije između brzih i sporih vlakana u leđnoj moždini. Teorija pretpostavlja postojanje mehanizma „kontrole prolaza“ koji regulira prijenos bolnih podražaja.
Vidjeti i: T stanice, želatinozna tvar

T stanice
Inhibicijske stanice u želatinoznoj tvari koje dobivaju ekscitaciju od brzih vlakana i inhibiciju od sporih vlakana i time posreduju u prijenosu boli.
Vidjeti i: teorija kontrole prolaza, nociceptori

Termoreceptori
Receptori koji detektiraju promjene u temperaturi kože ili unutarnjeg tkiva.
Vidjeti i: neutralna zona, toplinska percepcija

Trigeminalni put
Anatomski put koji prenosi osjetne informacije iz područja glave. Možemo ga podijeliti na dvije odvojene cjeline od kojih je jedna posvećena dodiru i vibraciji (trigeminalni put za dodir), a druga boli i temperaturi (trigeminalni put za bol i temperaturu). Put je dobio ime po trigeminalnom živcu (CN V; lat. *nervus trigeminus*) kojim dolazi glavnina informacija ovog puta.

Utrikul
Otolitni organ u vestibularnom sustavu koji detektira horizontalno pravocrtno ubrzanje ili usporenje glave.
Vidjeti i: otoliti, otolitni organi, vestibularni sustav

Vestibularni sustav
Osjetni sustav odgovoran za percepciju ravnoteže, položaja glave i kretanja (linearnog i kružnog ubrzanja).
Vidjeti i: polukružni kanali, otolitni organi

Vibrotaktilni podražaj
Taktilni podražaj koji uključuje oscilacije ili vibracije površine koje se prenose na kožu i detektiraju pomoću Pacinijevih i Meissnerovih tjelešaca. Ova vrsta podražaja važna je za percepciju teksture površina, fine motorike i detekciju frekvencijskih svojstava objekata u dodiru.
Vidjeti i: mehanoreceptori, taktilna percepcija, Pacinijeva tjelešca, Meissnerova tjelešca

Želatinozna tvar (*substantia gelatinosa*)
Siva masa u stražnjem rogu leđne moždine koja igra važnu ulogu u prijenosu i modulaciji boli.
Vidjeti i: T stanice, teorija kontrole prolaza

LITERATURA

ABRAIRA, V. E. i GINTY, D. D. (2013). The sensory neurons of touch. *Neuron, 79*(4), 618–639. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.07.051

BAXTER, D. W. i OLSZEWSKI, J. (1960). Congenital universal insensitivity to pain. *Brain*, *83*, 381–393. https://doi.org/10.1093/brain/83.3.381

BEAR, M. R., CONNORS, B. i PARADISO, M. A. (2025). *Neuroscience: Exploring the brain*. (5. izdanje). Jones & Bartlett Learning.

BENEDETTI, F. (1985). Processing of tactile spatial information with crossed fingers. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *11*(4), 517–525. https://doi.org/10.1037//0096-1523.11.4.517

BRANDT, T. (1991). Man in motion. Historical and clinical aspects of vestibular function. A review. *Brain, 114*, 2159–2174. https://doi.org/10.1093/brain/114.5.2159

BRAZ, J., SOLORZANO, C., WANG, X. i BASBAUM, A. I. (2014). Transmitting pain and itch messages: A contemporary view of the spinal cord circuits that generate gate control. *Neuron, 82*(3), 522–536. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.01.018

CULLEN, K. E. (2012). The vestibular system: multimodal integration and encoding of self-motion for motor control. *Trends in Neurosciences, 35*(3), 185–196. https://doi.org/10.1016/j.tins.2011.12.001

DIAMOND, A. i AMSO, D. (2008). Contributions of neuroscience to our understanding of cognitive development. *Current Directions in Psychological Science, 17*(2), 136–141. https://doi.org/10.1111/j.1467-8721.2008.00563.x

DiCARLO, J. J., JOHNSON, K. O. i HSIAO, S. S. (1998). Structure of receptive fields in area 3b of primary somatosensory cortex in the alert monkey. *Journal of Neuroscience*, *18*(7), 2626–2645. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-07-02626.1998

EIPPERT, F., FINSTERBUSCH, J., BINGEL, U. i BÜCHEL, C. (2009). Direct evidence for spinal cord involvement in placebo analgesia. *Science, 326*(5951), 404. https://doi.org/10.1126/science.1180142

FIELD, T., HERNANDEZ-REIF, M., DIEGO, M., FEIJO, L., VERA, Y. i GIL, K. (2004). Massage therapy by parents improves early growth and development, *Infant Behavior and Development, 27*(4), 435-442. https://doi.org/10.1016/j.infbeh.2004.03.004

IVANEC, D., RUŽIĆ, V. i MODIĆ STANKE, K. (2023). *Bol – adaptivni mozak i doživljaj boli*. Naklada Slap.

JONES, L. A. (1986). Perception of force and weight: theory and research. *Psychological Bulletin, 100*(1), 29–42. https://doi.org/10.1037/0033-2909.100.1.29

KLATZKY, R. L., LEDERMAN, S. J. i METZGER, V. A. (1985). Identifying objects by touch: An "expert system". *Perception & Psychophysics, 37*(4), 299–302. https://doi.org/10.3758/bf03211351

LATORRE, R., ZAELZER, C. i BRAUCHI, S. (2009). Structure-functional intimacies of transient receptor potential channels. *Quarterly Reviews of Biophysics*, *42*(3), 201–246. https://doi.org/10.1017/S0033583509990072

LUPIEN, S. J., KING, S., MEANEY, M. J. i McEWEN, B. S. (2000). Child's stress hormone levels correlate with mother's socioeconomic status and depressive state. *Biological Psychiatry, 48*(10), 976–980. https://doi.org/10.1016/s0006-3223(00)00965-3

MANCINI, F., BAULEO, A., COLE, J., LUI, F., PORRO, C. A., HAGGARD, P. i IANNETTI, G. D. (2014). Whole-body mapping of spatial acuity for pain and touch. *Annals of Neurology*, *75*(6), 917–924. https://doi.org/10.1002/ana.24179

MANENICA, I. (1988). Proprioceptive interaction with movement programmes. *Revija za Psihologiju, 18*(1-2), 1–7.

MASIN, S. C. i CRESTONI, L. (1988). Experimental demonstration of the sensory basis of the size-weight illusion. *Perception & Psychophysics, 44*(4), 309–312. https://doi.org/10.3758/bf03210411

MATHER, G. (2022). *Foundations of sensation and perception* (4. izdanje). Routledge.

MATTHEWS, P. (1972). *Mammalian muscle receptors and their central actions*. Edward Arnold.

McMAHON, S. B., KOLTZENBURG, M., TRACEY, I. i TURK. D. (2013). *Wall & Melzack's textbook of pain*. Elsevier.

MELZACK, R. i WALL, P. D. (1988). *The challenge of pain* (2. izdanje). Penguin.

MORIOKA, M., WHITEHOUSE, D. J., i GRIFFIN, M. J. (2008). Vibrotactile thresholds at the fingertip, volar forearm, large toe, and heel. *Somatosensory & Motor Research, 25*(2), 101–112. https://doi.org/10.1080/08990220802045574

MOUNTCASTLE, V. B., LAMOTTE, R. H. i CARLI, G. (1972). Detection thresholds for stimuli in humans and monkeys: comparison with threshold events in mechanoreceptive afferent nerve fibers innervating the monkey hand. *Journal of Neurophysiology, 35*(1), 122–136. https://doi:10.1152/jn.1972.35.1.122

PANG, X. D., TAN, H. Z. i DURLACH, N. I. (1991). Manual discrimination of force using active finger motion. *Perception & Psychophysics, 49*(6), 531–540. https://doi.org/10.3758/bf03212187

PENFIELD, W. i RASMUSSEN, T. (1950). *The cerebral cortex of man: A clinical study of localization of function*. Macmillan.

PRICE, D. D., HU, J. W., DUBNER, R. i GRACELY, R. H. (1977). Peripheral suppression of first pain and central summation of second pain evoked by noxious heat pulses. *Pain*, *3*(1), 57–68. https://doi.org/10.1016/0304-3959(77)90035-5

QI, L., ISKOLS, M., GREENBERG, R. S., XIAO, J. Y., HANDLER, A., LIBERLES, S. D. i GINTY, D. D. (2024). Krause corpuscles are genital vibrotactile sensors for sexual behaviours. *Nature, 630*(8018), 926–934. https://doi.org/10.1038/s41586-024-07528-4

REED, C. M., RABINOWITZ, W. M., DURLACH, N. I., BRAIDA, L. D., CONWAY-FITHIAN, S. i SCHULTZ, M. C. (1985). Research on the Tadoma method of speech communication. *Journal of the Acoustical Society of America*, *77*(1), 247–257. https://doi.org/10.1121/1.392266

ROSS, H., BRODIE, E. i BENSON, A. (1984). Mass discrimination during prolonged weightlessness. *Science, 225*(4658), 219–221. https://doi.org/10.1126/science.6729479

STEVENS, S. S. (1975). *Psychophysics: Introduction to its perceptual, neural, and social prospects*. John Wiley & Sons.

TINNERMANN, A., GEUTER, S., SPRENGER, C., FINSTERBUSCH, J. i BÜCHEL, C. (2017). Interactions between brain and spinal cord mediate value effects in nocebo hyperalgesia. *Science*, *358*(6359), 105–108. https://doi.org/10.1126/science.aan1221

WOLFE, J. M., KLUENDER, K. L., LEVI, D. M., BARTOSHUK, L. M., HERZ, R. S., KLATZKY, R. L. i MERFELD, D. M. (2021). *Sensation and perception* (6. izdanje). Oxford University Press.

DRUGI ASPEKTI OSJETA

3

15.
Integracija osjeta

Do sada smo proučavali svaki osjetni modalitet zasebno. Međutim, osjeti ne funkcioniraju u potpunoj izolaciji. Toga su svjesni i proizvođači uređaja za virtualnu stvarnost jer sukladni modaliteti mogu pojačati realističnost doživljaja (slika 15.1.). U istraživačkom smislu, važno je pitanje kako osjeti iz različitih modaliteta međusobno utječu jedan na drugi i kako se integriraju u nove doživljaje. Na ova pitanja pokušalo se odgovoriti koristeći se dvjema različitim eksperimentalnim paradigmama. Prema jednoj paradigmi, istraživač prezentira suprotstavljene podražaje u dva osjetna modaliteta i



Slika 15.1. Uređaj za virtualnu stvarnost uključuje nekoliko modaliteta koji se integriraju radi potpunijeg doživljaja: vid i sluh te dodir i kinestezija na rukama

mjeri kako ispitanik razrješava konflikt između dvaju osjeta. U ovoj paradigmi obično se prezentiraju podražaji čiji je intenzitet daleko iznad praga. U drugoj paradigmi uspoređuju se odgovori ispitanika kada je prezentiran podražaj u samo jednom modalitetu sa situacijom kada su prezentirani sukladni podražaji u dva modaliteta. Pri tome intenzitet podražaja varira od jedva zamjetljivog (blizu praga) do onoga jasno zamjetljivog (Spence, 2018).

Istraživanja su uputila na tri pravilnosti **integracije osjeta**. Integracija među osjetima je najsnažnija kada podražaji u dva modaliteta dolaze s istog mjesta, a smanjuje se kako se podražaji međusobno udaljavaju (**pravilo prostora**). Nadalje, integracija među osjetima je najsnažnija kada podražaji u dva modaliteta dolaze u isto vrijeme, a smanjuje se kako se povećava vremenski razmak između dolaska podražaja u dva modaliteta (**pravilo vremena**). Također, integracija među osjetima je snažnija kod podražaja slabog intenziteta koji sami po sebi ne prelaze ili jedva prelaze prag (**pravilo inverzne učinkovitosti**).

Kada se istovremeno prezentiraju podražaji u dva modaliteta, dolazi do poboljšane detekcije onog podražaja čiji je intenzitet blizu praga, tako da ga je teško detektirati kada je prezentiran sam. Na primjer, kada se zvuk prezentira istovremeno sa slabim vidnim podražajem koji se pojavljuje ispod ili iznad fiksacijske točke, ispitanici pokazuju bolju detekciju vidnog podražaja nego kada nema zvuka. Ovaj se efekt gubi ako se zvučni podražaj prezentira prije ili nakon vidnog podražaja. Nadalje, ispitanici procjenjuju vidni podražaj kao svjetliji kada je uparen sa zvukom nego kada je prezentiran sam. Ovaj je efekt jači kada je intenzitet vidnog podražaja blizu praga. Analogno tomu, procjene glasnoće zvuka su više ako su uparene sa svjetlosnim podražajem. Važno pitanje je nastaju li ovakvi efekti kao posljedica automatske integracije osjeta za vrijeme perceptivnog kodiranja ili je riječ o strategijskim efektima usmjeravanja pažnje na postperceptivnim nivoima obrade informacija (nakon što je perceptivno kodiranje podražaja završilo) kao što su perceptivna prosudba ili donošenje odluka. Na ovo pitanje ne može se dati jednoznačan odgovor. Iako veći dio istraživanja sugerira da je riječ o postperceptivnim nivoima obrade jer se usmjeravanjem pažnje može pojačati ili oslabiti integracija među osjetima, nekoliko je istraživanja pokazalo integraciju osjeta neovisno o usmjeravanju pažnje ili utjecaju na prosudbu i donošenje odluka (Spence, 2018).

Istraživanja u kojima se kreira osjetni konflikt između dvaju modaliteta pokazuju da **vid dominira** nad taktilnom i haptičkom percepcijom. Na primjer, kada ispitanici prstima prolaze duž ravnog štapa, ali ga gledaju kroz leću koja ga čini zakrivljenim, percipiraju štap kao zakrivljen iako taktilne informacije sugeriraju da je ravan. Međutim, čim ispitanici zatvore oči ili okrenu pogled od leće, percipiraju štap ravnim. Dominaciju

vida nad dodirom ilustrira i **iluzija gumene ruke**. Ispitanici gledaju gumenu ruku koja se nalazi ispred njih dok je njihova ruka skrivena od pogleda. Istovremeno dodirivanje gumene ruke i prave ruke dovodi do toga da ispitanici počinju doživljavati gumenu ruku kao svoju uz uvjet da gumena i prava ruka nisu previše udaljene. Drugim riječima, ispitanici pogrešno doživljavaju kao da dodir dolazi iz gumene ruke, a ne prave. Pri tome temperatura prave ruke malo padne kao da se ispitanici privremeno „odriču" svoje ruke i doživljavaju gumenu ruku kao svoju (Spence, 2018).

McGurk i MacDonald (1976) su ispitivali relativni doprinos vida i sluha kod percepcije govora. Kreirali su eksperiment u kojem ispitanici čuju glas „ba" dok istovremeno gledaju pokrete usana koje izgovaraju „ga". Ispitanici su, u tom slučaju, čuli glas „da", dakle glas koji nije bio prezentiran ni u vidnom niti u slušnom modalitetu, nego je nastao integracijom informacija iz dvaju osjeta. Ova pojava poznata je kao **McGurkov efekt** (Jiang i Bernstein, 2011; Keil i sur., 2012; Tiippana, 2014). Zanimljivo je da se McGurkov efekt javlja čak i kada su ispitanici svjesni da vidni i slušni podražaji nisu sukladni što sugerira da je riječ o automatskom procesu koji nije pod našom voljnom kontrolom. Međutim, kontekst i učenje utječu na veličinu efekta. Na primjer, dodavanje McGurkovih nesukladnih podražaja u niz sukladnih podražaja pojačava efekt. S druge strane, vrsni glazbenici ne doživljavaju McGurkov efekt. Također, kod ljudi koji nisu glazbenici, uključivanjem sekundarnog zadatka koji povećava perceptivno opterećenje – u vidnom, slušnom ili taktilnom modalitetu – dovodi do slabljenja efekta. Djeca između 4 i 14 godina pokazuju slabiji efekt, dok s druge strane stariji ljudi pokazuju jači McGurkov efekt kad se rezultati usporede sa srednjom odraslom dobi (Spence, 2018).

McGurkov efekt sugerira ravnopravnost vida i sluha, barem kada je riječ o percepciji govora. Međutim, kod negovornih zvučnih podražaja javlja se **Colavitin efekt** u kojem prezentacija vidnog podražaja zasjeni istovremeni zvučni podražaj (Colavita, 1974, 1982). Ovaj se efekt ispituje u zadatku odabira modaliteta u kojem ispitanik mora odlučiti je li prezentiran vidni ili slušni podražaj ili su prezentirana oba istovremeno. U situaciji kada su prezentirana oba podražaja istovremeno, ispitanici često ne primjećuju slušni podražaj. Efekt se javlja neovisno o tome jesu li vidni i slušni podražaj sukladni po veličini, tj. svejedno je uparuju li se veliki ili mali vidni podražaji s višim ili nižim tonovima. Efekt se javlja i kod složenijih podražaja kao što su riječi, ali na veličinu efekta ne utječe semantička sukladnost između onoga što se vidi i čuje. Također, efekt se javlja kad se vid kombinira s dodirom (vid zasjeni dodir) ili kad se zvuk kombinira s dodirom (zvuk zasjeni dodir).

Dominacija vida javlja se i u situaciji kada ispitanik mora lokalizirati izvor iz kojeg dolazi niz zvukova, i pri tome istovremeno ignorirati vidne podražaje, dolazi do grešaka

u lokalizaciji, tako da se izvor zvuka čini bliže mjestu odakle dolaze vidni podražaji. Ova se pojava naziva **efekt trbuhozborca** (Hairston i sur., 2003; Slutsky i Recanzone, 2001). Efekt je dobio ime po cirkuskoj točki u kojoj izvođač istovremeno prikriveno govori i pokreće lutku tako da se gledateljima u publici čini kao da lutka govori. Efekt trbuhozborca objašnjava se sklonošću ispitanika da više usmjeravaju pažnju na vid nego na druge modalitete i time daju prednost vidu pri lokalizaciji podražaja. Međutim, kada se vidni podražaj zamagli, prednost dobiva zvučni podražaj. Ovaj nalaz sugerira da mozak pokušava napraviti što manju grešku u lokalizaciji podražaja i stoga daje prednost onom osjetu koji proizvodi manji varijabilitet u perceptivnoj procjeni gdje se nalazi podražaj.

Važno pitanje je postoje li situacije u kojima će zvuk dominirati nad vidom u određivanju onoga što ćemo na kraju percipirati. Istraživanja pokazuju da će sluh imati veću ulogu onda kada je vidni podražaj dvosmislen kao što ilustrira **iluzija sudarajućih lopti** (Sekuler i sur., 1997; Watanabe i Shimojo, 2001). Ova iluzija nastaje kada ispitanik gleda dva diska kako se pravocrtno kreću jedan prema drugome i nakon što im se putanje sretnu nastave se dalje kretati svaki po svojoj putanji. Perceptivno, ovo se može interpretirati na dva načina. Ili su se diskovi mimoišli i svaki nastavlja putovati istim smjerom iz kojeg je došao ili su se diskovi odbili jedan od drugi te se svaki vraća k točki iz koje je krenuo. Ako se prezentira zvuk u trenutku kontakta diskova, ispitanici će vjerojatnije percipirati odbijanje diskova nego njihovo mimoilaženje. Efekt je jači kada se upotrebljava ekološki valjaniji zvuk kao što je zvuk sudara biljarskih kugli nego čisti tonovi.

Dominacija zvuka nad vidom javlja se i u situaciji kada moramo odrediti kada se nešto dogodilo. Ovo nam ilustrira **iluzija bljeska izazvana zvukom** (Hirst i sur., 2020; Shams i sur., 2000, 2002). Kada ispitanici čuju nekoliko kratkih zvukova, a istovremeno im se periferno prezentira jedan bljesak, doživjet će kao da su vidjeli dva bljeska. Zanimljivo je da se iluzija smanjuje ako su vidni podražaji poznati ispitanicima kao npr. lica. Isti se efekt javlja i kada se zvukovi uparuju s dodirom ili kada se vid uparuje s dodirom. Postoji i obrnuti efekt od iluzije bljeska izazvanog zvukom u kojem se prezentira više kratkih zvukova i više bljeskova, ali je zvukova za jedan manje nego bljeskova. U tom slučaju ispitanici percipiraju manje bljeskova nego što ih je stvarno bilo.

Postoji i **vremenska verzija trbuhozborstva** u kojoj zvuk utječe na percepciju redoslijeda vidnih podražaja (Bertelson i Aschersleben, 2003; Chen i Vroomen, 2013). Sposobnost ispitanika da razluče koji je od dvaju vidnih podražaja bio prezentiran prije može se poboljšati tako da se kratko prije prezentacije prvog i nakon prezentacije drugoga vidnog podražaja prezentira zvuk. Dakle, zvuk samom svojom pojavom pomaže vidu da odredi vremenski redoslijed pojavljivanja dvaju podražaja.

Ernst i Banks (2002) su predložili model integracije osjeta koji predviđa u kojim će uvjetima neki modalitet postati dominantan ili će doći do određenog kompromisa pri integraciji osjeta. Prema njihovu modelu, mozak odvaguje koji je osjetni modalitet najprecizniji za procjenu osjetnog obilježja, odnosno koji pokazuje najmanji varijabilitet u procjeni i njemu daje prednost pri integraciji. Drugim riječima, mozak se ponaša kao **statistički optimalni integrator osjeta** kojemu je cilj što je moguće više smanjiti nesigurnost (varijancu) u procjeni obilježja podražaja. Model dobro objašnjava zašto je vid često dominantan modalitet. Naime, vid ima veću preciznost u određivanju veličine ili oblika objekta u odnosu na dodir (zbog čega vid dominira kod gledanja ravnog štapa kroz leću koja ga zakrivljuje), ili u određivanju položaja objekta u prostoru u odnosu na sluh (zbog čega se javlja efekt trbuhozborca), ili u odnosu na dodir (zbog čega se javlja iluzija gumene ruke). Međutim, u situacijama kada je vidni podražaj dvosmislen ili nejasan, drugi će modalitet koji pokazuje veću preciznost postati dominantan (iluzija sudarajućih lopti). Isto tako, kada su dva osjeta podjednako precizna, doći će do kompromisa kao što se to događa kod McGurkova efekta.

Neuronsku osnovu integracije osjeta čine **multisenzorni neuroni**, tj. neuroni koji reagiraju na podražaje iz više osjetnih modaliteta (Stein i Stanford, 2008). Ti su neuroni otkriveni u različitim područjima mozga, ali i u supkortikalnim strukturama kao što su superiorni kolikuli. Multisenzorni neuron ima više receptivnih polja, po jedno za svaki osjetni modalitet. Važno obilježje ovih receptivnih polja je da se preklapaju u prostoru. To znači da npr. vidno receptivno polje pokriva isti dio prostora kao i slušno receptivno polje kod neurona koji integrira vid i sluh. Dakle, ovakav **vidno-slušni neuron** će se aktivirati kada i vidni i slušni podražaj padnu unutar njegovih receptivnih polja. Pri tome je aktivacija vidno-slušnog neurona na kombinirani vidno-slušni podražaj veća nego ako se prezentira samo vidni ili samo slušni podražaj. S druge strane, kada se vidni i slušni podražaji prostorno ne preklapaju, doći će do njegove inhibicije. Preklapanje receptivnih polja može nam pomoći da objasnimo pravilo mjesta koje smo spomenuli na početku poglavlja. Nadalje, u skladu s pravilom vremena, podražaji iz različitih modaliteta moraju se pojaviti unutar određenoga vremenskog okvira kako bi ih neuroni integrirali. Isto tako, u skladu s pravilom inverzne učinkovitosti, multisenzorno pojačanje neuronske aktivnosti je posebno izraženo kod slabih podražaja kada aktivnost neurona postaje veća nego što bi bio zbroj aktivacija kod zasebnog prezentiranja podražaja. S druge strane, kod podražaja velikog intenziteta, multisenzorno pojačanje aktivnosti je manje nego što bi bio zbroj aktivacija iz dvaju modaliteta zasebno.

Kortikalna područja uključena u integraciju osjeta su posteriorni parijetalni korteks (PPC), superiorni temporalni sulkus (STS) i ventrolateralni prefrontalni korteks (VLPFC). PPC se sastoji od niza područja koja integriraju osjete s ciljem kontrole izvođenja cilju usmjerenih radnji u prostoru kao što su pokreti oka ili kretanje rukom s ciljem dohvaćanja predmeta. Na primjer, lateralno intraparijetalno (LIP) područje integrira vidne i slušne informacije s obzirom na trenutačni položaj očiju kako bi frontalni režanj izračunao koliki pomak očima treba napraviti kako bi se pogled približio vidnom ili slušnom podražaju. S druge strane, STS i VLPFC su uključeni u integraciju vidnih i slušnih signala povezanih s vokalnom komunikacijom kod majmuna i govorom kod ljudi. Vidno-slušni neuroni u tim područjima pokazuju pojačanu aktivaciju kada facijalni pokreti na videosnimci odgovaraju glasovima koje su takvi pokreti mogli proizvesti nego kada su vidni i slušni podražaji nesukladni. Kod ove vrste integracije položaj podražaja u prostoru nije toliko bitan, nego je važnija semantička sukladnost vidnih i slušnih informacija (Driver i Noesselt, 2008).

Funkcionalnim oslikavanjem mozga kod ljudi pokazalo se da, pri integraciji osjeta, pored prije navedenih područja, dolazi i do aktivacije u onim područjima koja su specijalizirana za pojedini osjet. Na primjer, zvučni podražaj može izazivati aktivaciju čak i u području V1 koje tradicionalno smatramo striktno vidnim područjem. Ovakvi nalazi mogu se objasniti povratnim vezama iz temporalnog, parijetalnog i frontalnog korteksa prema V1. Međutim, moguće je da do osjetne integracije dolazi već na samom početku kortikalne obrade osjetnih informacija. Ova je hipoteza u suprotnosti s bihevioralnim nalazima koji upućuju na to da je osjetna integracija rezultat postperceptivnih procesa kao što su usmjeravanje pažnje, perceptivna prosuda i donošenje odluka. Stoga još ne možemo sa sigurnošću reći gdje se točno odvija integracija osjeta (Driver i Noesselt, 2008).

Pojmovnik

Colavitin efekt
Perceptivna pojava pri kojoj vidni podražaj zasjeni slušni, tako da ispitanici često ne registriraju zvuk kada se istovremeno prikazuje i slika.
Vidjeti i: dominacija vida, efekt trbuhozborca

Dominacija vida
Tendencija da vidni modalitet nadvlada druge modalitete u slučaju konflikta, primjerice pri lokalizaciji podražaja ili percepciji oblika.
Vidjeti i: efekt trbuhozborca, iluzija gumene ruke

Efekt trbuhozborca
Pojava kod koje se izvor zvuka percipira kao da dolazi s lokacije vidnog podražaja, čak i kad dolazi s druge pozicije.
Vidjeti i: dominacija vida, vidno-slušni neuroni

Iluzija bljeska izazvana zvukom
Iluzija kod koje se, zbog prisutnosti višestrukih zvučnih podražaja, percipira više vidnih bljeskova nego što ih je zapravo bilo.
Vidjeti i: integracija osjeta

Iluzija gumene ruke
Fenomen u kojem osoba doživljava gumenu ruku kao vlastitu kada istovremeno gleda gumenu ruku i osjeća dodir na skrivenoj pravoj ruci.
Vidjeti i: dominacija vida, taktilna percepcija

Iluzija sudarajućih lopti
Perceptivna dvosmislenost koju slušni podražaj može razriješiti tako da se dvije pokretne točke percipiraju kao da su se odbile, a ne mimoišle.
Vidjeti i: integracija osjeta

Integracija osjeta
Proces objedinjavanja informacija iz različitih osjetnih modaliteta u koherentan perceptivni doživljaj.
Vidjeti i: vidno-slušni neuroni,pravilo mjesta

McGurkov efekt
Perceptivna iluzija kod koje se kombinacija zvuka i nesukladnoga govornog pokreta usana integrira u novu slušnu percepciju.
Vidjeti i: integracija osjeta, dominacija vida

Multisenzorni neuroni
Neuroni koji reagiraju na podražaje iz više osjetnih modaliteta, često s preklapajućim receptivnim poljima.
Vidjeti i: integracija osjeta, vidno-slušni neuroni

Pravilo inverzne učinkovitosti
Načelo prema kojem je integracija među osjetima izraženija kod podražaja slabog intenziteta koji su blizu praga detekcije.
Vidjeti i: dvostruka paradigma, pravilo mjesta

Pravilo mjesta
Načelo da je integracija među osjetima najjača kada podražaji u različitim modalitetima dolaze s istog mjesta.
Vidjeti i: multisenzorni neuroni, efekt trbuhozborca

Pravilo vremena
Načelo da integracija među osjetima slabi s porastom vremenskog razmaka između podražaja različitih modaliteta.
Vidjeti i: iluzija bljeska izazvana zvukom

Statistički optimalna integracija
Model prema kojem mozak daje veću težinu onom modalitetu koji pruža precizniju procjenu podražajnog obilježja.
Vidjeti i: dominacija vida, vidno-slušni neuroni

Vidno-slušni neuroni
Vrsta multisenzornih neurona koji se aktiviraju kada podražaji iz vida i sluha padaju unutar njihovih receptivnih polja.
Vidjeti i: integracija osjeta, efekt trbuhozborca

Vremenska verzija trbuhozborstva
Pojava kod koje zvuk utječe na procjenu vremenskog redoslijeda vidnih podražaja.
Vidjeti i: pravilo vremena, efekt trbuhozborca

LITERATURA

BERTELSON, P. i ASCHERSLEBEN, G. (1998). Automatic visual bias of perceived auditory location. *Psychonomic Bulletin & Review, 5*(3), 482–489. https://doi.org/10.3758/BF03208826

CHEN, L. i VROOMEN, J. (2013). Intersensory binding across space and time: a tutorial review. *Attention, perception & Psychophysics*, *75*(5), 790–811. https://doi.org/10.3758/s13414-013-0475-4

COLAVITA, F. B. (1974). Human sensory dominance. *Perception & Psychophysics, 16*(2), 409–412. https://doi.org/10.3758/BF03203962

COLAVITA, F. B. (1982). Visual dominance and attention in space. *Bulletin of the Psychonomic Society, 19*(5), 261–262. https://doi.org/10.3758/BF03330251

DRIVER, J. i NOESSELT, T. (2008). Multisensory interplay reveals crossmodal influences on 'sensory-specific' brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron, 57*(1), 11–23. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.12.013

ERNST, M. O. i BANKS, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature, 415*(6870), 429–433. https://doi.org/10.1038/415429a

HAIRSTON, W. D., WALLACE, M. T., VAUGHAN, J. W., STEIN, B. E., NORRIS, J. L. i SCHIRILLO, J. A. (2003). Visual localization ability influences cross-modal bias. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*(1), 20–29. https://doi.org/10.1162/089892903321107792

HIRST, R. J., McGOVERN, D. P., SETTI, A., SHAMS, L. i NEWELL, F. N. (2020). What you see is what you hear: Twenty years of research using the Sound-Induced Flash Illusion. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *118*, 759–774. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.09.006

JIANG, J. i BERNSTEIN, L. E. (2011). Psychophysics of the McGurk and other audiovisual speech integration effects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *37*(4), 1193–1209. https://doi.org/10.1037/a0023100

KEIL, J., MÜLLER, N., IHSSEN, N. i WEISZ, N. (2012). On the variability of the McGurk effect: audiovisual integration depends on prestimulus brain states. *Cerebral Cortex*, *22*(1), 221–231. https://doi.org/10.1093/cercor/bhr125

McGURK, H. i MacDONALD, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature, 264*(5588), 746–748. https://doi.org/10.1038/264746a0

SEKULER, R., SEKULER, A. B. i LAU, R. (1997). Sound alters visual motion perception. *Nature*, *385*(6614), 308. https://doi.org/10.1038/385308a0

SHAMS, L., KAMITANI, Y. i SHIMOJO, S. (2000). What you see is what you hear. *Nature, 408*(6814), 788. https://doi.org/10.1038/35048669

SHAMS, L., KAMITANI, Y. i SHIMOJO, S. (2002). Visual illusion induced by sound. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, *14*(1), 147–152. https://doi.org/10.1016/s0926-6410(02)00069-1

SHIMOJO, S. i SHAMS, L. (2001). Sensory modalities are not separate modalities: plasticity and interactions. *Current Opinion in Neurobiology, 11*(4), 505–509. https://doi.org/10.1016/s0959-4388(00)00241-5

SLUTSKY, D. A. i RECANZONE, G. H. (2001). Temporal and spatial dependency of the ventriloquism effect. *Neuroreport*, *12*(1), 7–10. https://doi.org/10.1097/00001756-200101220-00009

SPENCE, C. (2018). Multisensory perception. U J. T. Serences, *Stevens handbook of experimental psychology*, *Vol. 2: Sensation, perception & attention* (4. izdanje) (625–680). Wiley.

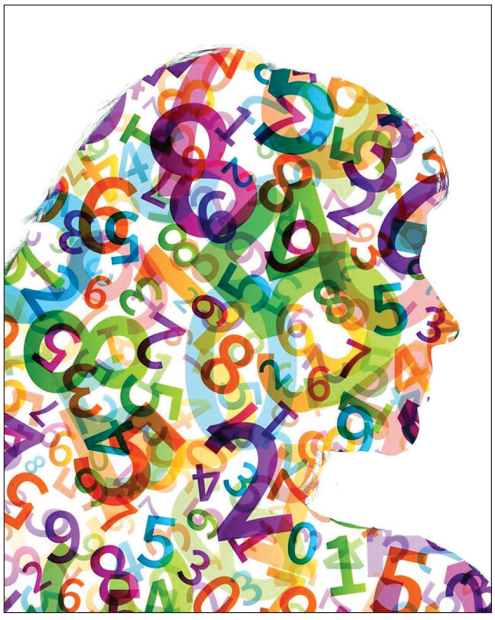
STEIN, B. E. i STANFORD, T. R. (2008). Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews. Neuroscience, 9*(4), 255–266. https://doi.org/10.1038/nrn2331

TIIPPANA, K. (2014). What is the McGurk effect? *Frontiers in Psychology*, *5*, 725. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00725

WATANABE, K. i SHIMOJO, S. (2001). When sound affects vision: effects of auditory grouping on visual motion perception. *Psychological Science*, *12*(2), 109–116. https://doi.org/10.1111/1467-9280.00319

16.
Sinestezije

Psihologijski rječnik definira **sinesteziju** kao istodobno doživljavanje dvaju osjetnih modaliteta iako je podražen samo jedan osjetni organ. Na primjer, slušanje glazbe izaziva osjet okusa, izgovaranje riječi ili gledanje određenog crnog slova na bijelom papiru izaziva osjet crvene boje, ili se, na primjer, broj 8 povezuje s ljubičastom (slika 16.1.). Gledanje kako se dodiruje druga osoba izaziva osjet dodira kod opažača. Pojam sinestezija dolazi od starogrčkih riječi (grč. *σύν (syn)*:'ujedinjenje' + *αἴσθησις (aisthesis)*: 'osjet'). Dakle, sinestezija doslovno znači spajanje ili prožimanje dvaju osjeta (Ward, 2013). Neobičnost ovog fenomena ističe Ramachandran (2011) koji u svojoj knjizi *Pričljiv mozak* definira sinesteziju kao nadrealno spajanje osjeta. Često sinesteti nisu svjesni neobičnosti svojih doživljaja te se iznenade kada im se ukaže na to da drugi ljudi nemaju takva iskustva. Zanimljivo je da su mnoge slavne osobe doživljavale sinesteziju kao filozof Ludwig Wittgenstein, psihijatar Eugen Bleuler, teorijski fizičar Richard Feynman ili književnik Vladimir Nabokov (Ward, 2013). Sinesteziju, s obzirom na vrijeme nastanka, možemo podijeliti na razvojnu i stečenu. **Razvojna sinestezija** označava ljude koji doživljavaju sinesteziju od ranog djetinjstva. S druge strane, **stečena sinestezija** se javlja kod odraslih ljudi nakon gubitka osjeta ili nakon konzumacije psihodeličnih droga kao što su LSD, meskalin ili psilocibin. U daljnjem tekstu podrazumijevat ćemo da je riječ o razvojnoj sinesteziji, a pri kraju poglavlja reći ćemo nešto više i o stečenoj sinesteziji.



Slika 16.1. Ilustracija broj-boja sinestezije. U glavi se brojevi povezuju s doživljajima boja, iako se kod sinesteta određeni broj uvijek povezuje s jednom nijansom boje.

Sinestezija se javlja automatski, bez svjesnog napora ili primjene neke strategije i ne može se po volji isključiti ili spriječiti. Sinestezija je **jednosmjerna pojava** u smislu da uvijek jedan podražaj služi kao **induktor** koji izaziva doživljaj osjeta u drugom modalitetu, ali taj drugi modalitet ne izaziva isto iskustvo u modalitetu induktora. Dakle, slovo izaziva doživljaj boje, ali gledanje obojene površine ne izaziva doživljaj slova. Također, sinestezija je **internalno dosljedna** u smislu da induktor uvijek izaziva isti sinestetski doživljaj kod istog sinesteta. Na primjer, slovo A uvijek izaziva doživljaj crvene boje, a slovo B smeđe boje. Međutim, kod različitih sinesteta isto slovo ili brojka izazvat će percepciju različitih boja. Internalnu dosljednost moguće je ispitati **test-retest metodom** tako da sinestetima ponudimo listu induktora i zamolimo ih da napišu sinestetske osjete koje oni izazivaju, a zatim ponovimo isti test za nekoliko tjedana ili mjeseci i izmjerimo stupanj slaganja u odgovorima. Kod sinesteta, stupanj slaganja odgovora je vrlo visok, između 80 % i 100 %, dok je kod kontrolnih ispitanika bitno manji, između 30 % i 50 % (Ward, 2013).

Koliko je sinestezija zastupljena u populaciji? Na ovo je pitanje teško dati precizan odgovor jer rezultati iz različitih studija jako variraju. Prema nekim procjenama, tek jedna od 2000 osoba doživljava sinesteziju pri čemu je omjer između žena i muškaraca 5 : 1. S druge strane, neke studije sugeriraju da se sinestezija javlja češće (2 do 3 % sinesteta u populaciji) i da je omjer između žena i muškaraca bliže 1 : 1. Pri tome treba istaknuti da često ista osoba doživljava više oblika sinestezije. Sklonost sinesteziji je nasljedna jer se opaža među članovima iste obitelji, ali točan mehanizam nasljeđivanja nije poznat. Također, pripadnici iste obitelji obično nemaju iste induktore, a čak i kad dijele iste induktore, oni izazivaju različite sinestetske osjete.

Najčešći oblici sinestezija su **kalendar-prostor** u kojem se mjeseci u godini doživljavaju kao raspoređeni u određeni prostorni raspored, najčešće kružni oblik, **dan-boja** u kojem dani u tjednu izazivaju doživljaj boje, **vid-dodir** (ili zrcalni dodir) u kojem gledanje dodirivanja druge osobe izaziva osjet dodira kod sinestete, i **grafem-boja** u kojoj gledanje brojki ili slova izaziva doživljaj boje. Induktori za percepciju boje mogu biti i mjeseci u godini, glazba, pa čak i ljudi. Kao što možemo vidjeti, broj potencijalnih induktora kao i različitih sinestetskih doživljaja koje oni izazivaju je jako velik. Međutim, možemo uočiti i neke pravilnosti. Najčešći **induktori su lingvističke prirode** kao što su slova, brojke, riječi i posebno riječi koje formiraju niz kao što su to dani u tjednu ili mjeseci u godini. Najčešći sinestetski osjet je vid, odnosno doživljaj boje ili prostornog rasporeda.

Najviše istraživana sinestezija je grafem-boja u kojoj je grafem induktor koji izaziva sinestetski doživljaj boje iako osoba gleda crna slova ili brojke na bijelom papiru. Pri tome neki sinesteti kažu da boja ispunjava površinu grafema, dok drugi kažu da boju doživljavaju

nezavisno od grafema kao da je projicirana na neki vanjski ekran. Zanimljivo je da sam induktor ne mora biti fizički prisutan, nego je dovoljno da je aktivirana njegova mentalna reprezentacija. Na primjer, boju koju inače izaziva broj 7 moguće je inducirati i tako da se prikaže 5 + 2. Da je doista riječ o percepciji boja, a ne o asocijacijama dozvanima iz pamćenja, može se pokazati pomoću **sinestetske verzije Stroopova zadatka**. U klasičnome Stroopovu zadatku riječi za boje su isprintane istom (sukladni uvjet) ili drugom bojom (nesukladni uvjet). Na primjer riječ CRVENO napisana crvenom bojom predstavlja sukladan uvjet, a napisana zelenom bojom predstavlja nesukladni uvjet. Zadatak ispitanika je da što brže imenuje boje, pri čemu su ispitanici mnogo sporiji i rade više grešaka u nesukladnom nego sukladnom uvjetu (vidjeti potpoglavlje 6.7.3.). U sinestetskoj verziji Stroopova zadatka, riječi za boje su zamijenjene induktorima. Pri tome je sinestet koji doživljava primjerice slovo A kao crveno brži u imenovanju boje ako je slovo A u crvenoj (dakle, za njega sukladnoj) nego u zelenoj (nesukladnoj) boji, a takva razlika u izvedbi se ne javlja kod ispitanika koji ne doživljavaju ovu sinesteziju. Drugi način ispitivanja perceptivne prirode grafem-boja sinestezije je pomoću zadatka **vidnog pretraživanja** u kojem se jedan objekt razlikuje od drugih po boji pa time iskače iz svoje okoline te ga je lako uočiti. Ako grafem-boja sinestetima povezuje isti grafem s točno određenom bojom, onda bi za njih trebalo biti lako pronaći recimo brojku 2 okruženu s mnogo brojki 5 jer se ističe drugom bojom. Iako su dvije studije slučaja opisale sinestete koji mogu brzo i bez napora pronaći grafem koji se razlikuje od okolnih grafema, poslije ovaj nalaz nije repliciran na većem uzorku sinesteta. Čini se da sinesteti ipak moraju prvo usmjeriti pažnju na podražaj da bi vidjeli sinestetsku boju, tako da percepcija sinestetske boje ne dolazi potpuno automatski.

Moderna objašnjenja zašto nastaje sinestezija polaze od pretpostavke da je riječ o neobičnim anatomskim vezama među kortikalnim strukturama koje odstupaju od tipične građe mozga. Međutim, nema slaganja među istraživačima oko prirode tih veza. Jedan faktor po kojem se objašnjenja mogu podijeliti jest s obzirom na to jesu li kortikalna područja induktora i sinestetskog osjeta direktno ili indirektno povezana. Direktna povezanost znači da kortikalno područje induktora projicira uzlazne aksone prema kortikalnom području sinestetskog osjeta. Indirektna povezanost odnosi se na ideju da aksoni iz dvaju osjetnih područja konvergiraju k nekomu trećem kortikalnom području koje služi kao premosnica koja integrira signale iz dvaju osjeta i zatim ih šalje natrag putem povratnih veza prema kortikalnom području sinestetskog osjeta. Drugi bitan faktor za objašnjenje sinestezije je priroda promjena na vezama koje mogu biti strukturne ili funkcijske. Strukturne promjene podrazumijevaju da sinesteti imaju dodatne veze koje kontrolni ispitanici nemaju. Funkcijske promjene, s druge strane, pretpostavljaju da su anatomske veze koje doprinese sinesteziji

jednake u mozgu sinesteta i kontrolnih ispitanika, ali su kod tipičnog mozga one inhibirane, dok su kod sinesteta aktivirane, odnosno oslobođene od inhibicije. Također, moguće je da se funkcionalne i strukturne međusobno nadopunjuju, tako da na početku brze funkcionalne promjene, povezane sa smanjenom inhibicijom, poslije potiču stvaranje novih veza i dovode do dugotrajnih strukturnih promjena. Anatomska istraživanja doista su otkrila strukturne promjene u rasporedu bijele i sive tvari u mozgu sinesteta, ali te se promjene ne mogu jednoznačno dovesti u vezu sa sinestezijom koja se doživljava. Zanimljivo je da će se sinestezija prije javiti između onih osjetnih modaliteta čije se kortikalne reprezentacije nalaze blizu jedna drugoj. Na primjer, grafem-boja sinestezija je česta zato što su kortikalna područja uključena u percepciju boja (V4) i prepoznavanje slova i brojki smještena blizu, u fuziformnoj vijugi, pa je time i veća vjerojatnost za stvaranje veza među njima.

Sinestezija ima važne posljedice za psihološko funkcioniranje osobe. Sinesteti pokazuju bolju izvedbu na perceptivnim zadacima koji ispituju njihov sinestetski osjet. Na primjer, osobe s grafem-boja sinestezijom pokazuju bolje razlikovanje boja od kontrolne grupe, ali ne i na zadatku dodirne preciznosti. S druge strane osobe s vid-dodir sinestezijom pokazuju bolju izvedbu na zadatku dodirne preciznosti, ali ne i na zadatku razlikovanja boja. Sinestezija je također povezana s boljim pamćenjem kao što to pokazuju studije slučaja s mnemonistima, tj. osobama s iznimno dobrim pamćenjem (Rothen i sur., 2012). Luria je opisao slučaj osobe S koja je imala sposobnost pamćenja velike količine informacija, a koja je ujedno imala nekoliko oblika sinestezije. Kod S-a glasovi su izazivali percepciju, boje tekstura i okusa. Drugi je primjer Daniel Tammet koji je mogao zapamtiti čak 20 000 znamenki broja π pri čemu je tvrdio da mu u tome pomaže sinestezija jer je svaki broj kod njega izazivao percepciju druge boje, oblika i teksture tako da kada je gledao niz brojki, one su za njega tvorile krajolik koji je mogao čitati u svojem umu. I druge osobe s grafem-boja sinestezijom pokazuju poboljšanu izvedbu na zadacima dugoročnog pamćenja verbalnog materijala u odnosu na kontrolnu grupu ispitanika. Također, pokazuju bolju izvedbu na zadacima pamćenja boja ili pamćenja parova boja i apstraktnih oblika. Međutim, u nekim drugim zadacima grafem-boja sinesteti ne pokazuju poboljšanje, kao što su zadaci opsega pamćenja brojki ili pamćenja pozicije brojke u matrici, što upućuje na zaključak da kod njih ne dolazi do poboljšanja **spacijalnog** pamćenja i pamćenja nizova. Sinesteti također pokazuju povećan interes za umjetnost i kreativnost. Vjerojatnije je da ćemo sresti grafem-boja sinestetu na likovnoj akademiji nego na nekome drugom studiju. Čak i ako im to nije primarno zanimanje, veća je vjerojatnost da će im neki oblik likovnog izražavanja biti hobi. Nadalje, zvuk-boja sinesteti se često bave glazbom i sviraju glazbene instrumente. Stoga se čini da sinestezija predstavlja posebno snažan izvor umjetničkog nadahnuća.

Stečena sinestezija nastaje nakon oštećenja osjetnog organa ili perifernih osjetnih živaca. Kod stečene sinestezije, induktori su obično jednostavni podražaji za razliku od razvojne sinestezije gdje su induktori naučeni, verbalni podražaji kao što su grafemi ili riječi. Sinestetski osjet nastaje u modalitetu koji je oštećen. Na primjer, nakon gubitka vida osoba doživljava vidne osjete kada čuje zvukove ili kada osjeti dodir. Amputacija uda ili paraliza može izazvati sinestetski doživljaj dodira gledanjem dodirivanja druge osobe ili dodirivanja na mjestu fantomskog uda (doživljaja da je amputirani ud i dalje prisutan). Nakon gubitka sluha može se pojaviti tinitus (zujanje u ušima) nakon dodirivanja kože. Stečena sinestezija može nastati i nakon ozljede talamusa. Stečena sinestezija može se pojaviti brzo (nekoliko dana nakon gubitka osjeta) ili sporo (godinu do dvije nakon gubitka osjeta) što upućuje na djelovanje dvaju različitih mehanizama neuronske plastičnosti. Nastanak sinestezije neposredno nakon gubitka osjeta može se objasniti brzim uklanjanjem inhibicije s postojećih neuronskih putova (funkcionalne promjene), a kasni se nastanak može objasniti postupnim formiranjem novih neuronskih veza (strukturne promjene). U svakom slučaju, kortikalno područje koje je primalo signale iz oštećenoga osjetnog organa više ne dobiva dovoljnu količinu aktivacije te postaje više osjetljivo za druge neuronske signale koji dolaze iz kortikalnih ili supkortikalnih područja koja integriraju osjete i preuzimaju ulogu induktora. Stečena sinestezija može nastati i privremeno konzumacijom psihodeličnih droga i može trajati od nekoliko minuta do nekoliko sati te je vjerojatno posljedica privremenog oslobađanja od inhibicije postojećih neuronskih putova.

Na osnovi prethodnih razmatranja, sinesteziju možemo razlikovati od drugih naizgled sličnih doživljaja kao što su mentalna imaginacija, iluzije i halucinacije. Naime, po volji možemo zamisliti bilo koju boju broja 5, a zatim se predomisliti i zamisliti neku drugu boju. S druge strane, sinestet uvijek povezuje induktor s istim sinestetskim doživljajem, recimo broj 5 vidi u zelenoj boji i ne može taj doživljaj po volji promijeniti u neku drugu boju. Kod iluzija, induktor je na određeni način krivo percipiran, ali unutar istog modaliteta. Halucinacije su pak internalno generirani doživljaji kod kojih uopće ne postoji induktor koji bi ih pokrenuo. Stoga možemo zaključiti da je sinestezija neobičan oblik svjesnog doživljaja koji je zanimljiv psiholozima jer traži od nas da preispitamo što je to „normalna“ percepcija. Primjerice, sinesteziju možemo promatrati kao poseban oblik individualnih razlika u percepciji i kogniciji. Također, sinestezija traži da razmotrimo mogu li se teorije i modeli percepcije koji su razvijeni za objašnjenje tipičnih doživljaja poopćiti i na razumijevanje sinestezije kao neke vrste modifikacije u osjetnim sustavima.

Pojmovnik

Dosljednost sinestetskog doživljaja
Osobina sinestezije da isti induktor (npr. slovo ili broj) uvijek izaziva isti sinestetski osjet kod iste osobe.
Vidjeti i: test-retest metoda, sinestetska verzija Stroopovog zadatka

Funkcionalna povezanost
Model prema kojemu su anatomske veze koje doprinese sinesteziji jednake u mozgu sinesteta i kontrolnih ispitanika, ali su kod tipičnog mozga one inhibirane, dok su kod sinesteta aktivirane, odnosno oslobođene od inhibicije.
Vidjeti i: strukturna povezanost

Grafem-boja sinestezija
Najistraženiji oblik sinestezije u kojem slova ili brojke (grafemi) izazivaju doživljaj boje.
Vidjeti i: dosljednost sinestetskog doživljaja, sinestetska verzija Stroopovog zadatka

Induktor
Podražaj koji automatski izaziva sinestetski osjet u drugom modalitetu, iako sam ne pripada tom modalitetu.
Vidjeti i: sinestetski osjet, jednosmjernost sinestezije

Jednosmjernost sinestezije
Osobina sinestezije da samo induktor izaziva osjet, ali obrnuto ne vrijedi (npr. broj izaziva boju, ali boja ne izaziva broj).
Vidjeti i: induktor, sinestetski osjet

Kalendar-prostor sinestezija
Oblik sinestezije u kojem osoba percipira kalendarske jedinice (mjesece, dane) raspoređene u prostorni oblik.
Vidjeti i: prostorna sinestezija, lingvistički induktori

Lingvistički induktori
Govorni ili pisani elementi jezika (slova, riječi, brojevi, dani u tjednu) koji često služe kao induktori sinestetskih doživljaja.
Vidjeti i: grafem-boja sinestezija, dosljednost sinestetskog doživljaja

Razvojna sinestezija
Vrsta sinestezije koja označava ljude koji doživljavaju sinesteziju od ranog djetinjstva.
Vidjeti i: stečena sinestezija

Sinestetska verzija Stroopovog zadatka
Metoda testiranja perceptivne prirode sinestezije pomoću nesukladnih kombinacija induktora i stvarne boje.
Vidjeti i: dosljednost sinestetskog doživljaja, Stroopov zadatak

Sinestetski osjet
Osjet koji nastaje u drugom modalitetu od onoga koji je izravno podražen; npr. doživljaj boje potaknut slovom.
Vidjeti i: induktor, jednosmjernost sinestezije

Stroopov zadatak
Zadatak imenovanja boje kojom je napisana riječ za boju. Na primjer, riječ CRVENO napisana plavom bojom. Više o ovom zadatku može se pročitati u poglavlju 6.7.3. Korišten je za testiranje perceptivne prirode sinestetskih doživljaja.
Vidjeti i: sinestetska verzija Stroopovog zadatka

Stečena sinestezija
Vrsta sinestezije koji nastaje nakon oštećenja osjetnog sustava, traumatskog iskustva ili konzumacije psihoaktivnih supstancija.
Vidjeti i: razvojna sintezija

Strukturna povezanost
Model prema kojem sinestezija proizlazi iz dodatnih fizičkih veza između kortikalnih područja.
Vidjeti i: funkcionalna povezanost

Test-retest metoda
Metoda provjere dosljednosti sinestetskih odgovora tijekom vremena, gdje se sinestetima ponavlja isti zadatak nakon određenog razdoblja.
Vidjeti i: dosljednost sinestetskog doživljaja

Vid-dodir sinestezija (zrcalni dodir)
Oblik sinestezije kod kojeg gledanje kako netko dodiruje drugo tijelo izaziva doživljaj dodira kod promatrača.
Vidjeti i: stečena sinestezija, prostorna sinestezija

Vidno pretraživanje
Zadatak pronalaženja ciljnog objekta koji je okružen distraktorima. Više o ovom zadatku može se pročitati u poglavlju 6.7.4. Korišten je za testiranje perceptivne prirode sinestetskih doživljaja.
Vidjeti i: grafem-boja sinestezija

LITERATURA

HUBBARD, E. M. i RAMACHANDRAN, V. S. (2005). Neurocognitive mechanisms of synesthesia. *Neuron, 48*(3), 509–520. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.10.012

RAMACHANDRAN, V. S. (2011). *Pričljivi mozak*. TIM Press.

ROTHEN, N., MEIER, B. i WARD, J. (2012). Enhanced memory ability: Insights from synaesthesia. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 36*(8), 1952–1963. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.05.004

ROUW, R., SCHOLTE, H. S. i COLIZOLI, O. (2011). Brain areas involved in synaesthesia: a review. *Journal of Neuropsychology, 5*(2), 214–242. https://doi.org/10.1111/j.1748-6653.2011.02006.x

SCHWARTZMAN, D. J., BOR, D., ROTHEN, N. i SETH, A. K. (2019). Neurophenomenology of induced and natural synaesthesia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 374*(1787), 20190030. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0030

WARD, J. (2013). Synesthesia. *Annual Review of Psychology, 64*, 49–75. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-113011-143840

17.
Interocepcija: Osjeti gladi i žeđi

Interoceptivni osjeti su osjeti koji informiraju mozak o stanju unutarnjih organa i homeostatskoj ravnoteži organizma. Postoji dilema oko toga trebaju li se ovi osjeti tretirati kao i ostali osjeti poput vida, sluha ili dodira. U većini udžbenika koji se bave osjetima i percepcijom interocepcija ne obrađuju se kao zasebna cjelina. Dilema proizlazi iz toga što se, kao prvo, u literaturi nerijetko i ne opisuju kao osjeti, već kao motivacijska ili čak emotivna stanja, ili pak kao nagon, poriv ili instinkt. Nadalje, problem je i što nije potpuno jasna razlika između interoceptora i drugih tjelesnih osjeta. Jesu li kinestezija, vestibularni osjet i bol također interoceptori s obzirom na to da su receptori smješteni u unutrašnjosti tijela? Za kinesteziju i vestibularni osjet odgovor je – ne. Iako su im receptori smješteni u unutrašnjosti tijela, izvor podražaja je vanjski, dok bol udovoljava oba kriterija. Vanjski podražaji koji uzrokuju bol na koži ili unutar tijela čine bol eksteroceptivnim doživljajem, a unutarnji podražaji (npr. visceralna bol) koji nastaju zbog načina funkcioniranja organizma smatraju se vrstom interocepcije.

Čini se, dakle, da je ključni kriterij za definiciju interoceptora to da podraživanje ne čine vanjski podražaji iz okoline o kojima nas obavještavaju naši eksteroreceptori (fotoreceptori, mehanoreceptori i dr.), nego su podražaji zapravo procesi i događaji unutar našeg organizma koji aktiviraju brojne skupine receptora koje nazivamo interoceptori. Brojni aspekti interocepcije imaju izraženu osjetnu komponentu poput postojanja receptora, živčanih putova i projekcija u mozgu te subjektivnoga svjesnog doživljaja, te se stoga mogu smatrati vrstom osjeta. Osjeti gladi i žeđi su tipični interoceptivni osjeti. Tako ljudi doživljavaju **glad** kao specifičan osjet u želucu, a **žeđ** kao suhoću u ustima, osjet „praznine“, pa čak i blagu nelagodu ili bol, što upućuje na prisutnost podražajno-specifičnih perceptivnih mehanizama. Također, mogu se pojaviti suprotni osjeti: **sitost** i **napojenost**, koji signaliziraju prestanak potrebe za hranom i tekućinom.

Pored gladi i žeđi, interocepcija uključuje i niz drugih osjeta iz unutarnjih organa koji proizlaze iz odgovarajućih fizioloških stanja: osjet punine mokraćnog mjehura, po-

treba za defekacijom, razina otkucaja srca i disanja, tjelesna temperatura, razina kisika i ugljičnog dioksida, mučnina, visceralna bol, ali i stanja poput umora, pospanosti te seksualne pobuđenosti. Svi oni proizlaze iz signala koji tijelo šalje o svojim unutarnjim potrebama i promjenama u fiziološkim parametrima (Craig, 2002; Khalsa i sur., 2009; Augustine, 2021).

U nastavku teksta bavit ćemo se samo osjetima gladi i žeđi koji dobro ilustriraju koliko je interocepcija osjetljiv i složen mehanizam. Mnogi od interoceptivnih procesa djeluju automatski, no svjesni doživljaj koji je povezan s njima često služi kao jaki motivator za odabir adekvatnog ponašanja (poriv). To ne iznenađuje jer većina ovih procesa održava homeostatsku ravnotežu i cikluse organizma. Ako se ta ravnoteža naruši, posljedice mogu voditi u vrlo ozbiljne probleme koji mogu uključiti i smrtni ishod.

***

Osjet gladi aktivira se smanjenjem koncentracije glukoze u krvi, smanjenjem razine slobodnih masnih kiselina te hormonima poput grelina, koji se luči iz želuca kada je prazan i djeluje na **hipotalamus** kako bi potaknuo unos hrane. Suprotno tomu, hormoni poput leptina signaliziraju dugoročne rezerve energije i doprinose osjećaju sitosti. Mehanoreceptori u stijenci želuca i crijeva reagiraju na rastezanje tkiva, doprinoseći dojmu „punine“ ili sitosti. Receptori povezani s metaboličkim signalima nalaze se i u jetri te šalju informacije putem vagusnog živca.

Za osjećaj žeđi ključni su porast **osmolarnosti** (engl. *osmolarity*) krvne plazme (hiperosmonalnost), dehidracija i pad volumena izvanstanične tekućine. Osmolarnost (ili osmotska koncentracija) je pojam koji se općenito odnosi na koncentraciju otopine. Izvanstranična tekućina zbog gubitka vode povećava koncentraciju, a time i osmolarnost. **Osmo-** i **baroreceptori** reagiraju na te promjene; osmoreceptori nalaze se u strukturama poput vaskularnog organa lamine i srednje preoptičke jezgre (obje su dio hipotalamusa) koje ne posjeduju tipičnu krvno-moždanu barijeru te direktno detektiraju sastav krvi. Ovi signali, uz baroreceptivnu informaciju iz aortnog luka i karotidnih tijela, pokreću osjećaj potrebe za unosom tekućine i aktivaciju ponašanja za traženje vode (Armstrong & Kavouras, 2019).

U literaturi se navodi da osmotski mehanizam žeđi detektira male varijacije u hidrataciji, dok je hipovolemijska žeđ specifična za velike padove volumena plazme veće

od 8-10 % (Huges i sur., 2018; Kimura i sur., 1976.). Prestanak osjećaja žeđi nastupa nakon rehidracije, često i prije nego što je homeostatska ravnoteža u potpunosti obnovljena, što upućuje na važnost oralnih i želučanih osjetnih signala (Rolls i sur., 1980; Rolls i Rolls, 1982).

Aferentni signali gladi i žeđi prenose se preko vagusnog (lat. *nervus vagus*; CN X) i glosofaringealnog (lat. *nervus glossopharyngeus*; CN IX) živca do moždanog debla, gdje se integriraju u solitarnu jezgru (lat. *nucleus tractus solitarii*). Iz solitarne jezgre impulsi se šalju prema hipotalamusu i više njegovih jezgara, poput sastavne arkuratne (lučne) jezgre (lat. *nucleus arcuatus*), lateralne hipotalamičke zone i ventromedijalne jezgre (lat. *nucleus ventromedialis hypothalami*), koji koordiniraju energetske potrebe i unos hrane. Također, paravetrikularna jezgra (lat. *nucleus paraventricularis hypothalami*) sudjeluje u regulaciji žeđi putem lučenja vazopresina.

Osjetni organi za žeđ, smješteni u hipotalamusu, su vaskularni organ terminalnog sloja (lat. *organum vasculosum laminae terminalis*) (još se naziva i supraoptička krijesta) i srednja preoptička jezgra (engl. *median preoptic nucleus*). Oni su ključna interoceptivna središta za detekciju osmolarnosti i volumenskih podražaja, a njihova aktivacija dovodi do pokretanja živčanih struktura koje aktiviraju ponašanje traženja tekućine. Za detaljniji pregled jezgri i funkcija hipotalamusa preporučujemo neuroanatomske udžbenike (npr. Augustine, 2017).

Iz hipotalamusa impulsi se šalju prema višim regijama: u anteriorni cingularni korteks i **inzularni korteks**. Ova područja korteksa sudjeluju u svjesnoj percepciji i emocionalnim komponentama povezanim s interocepcijom, pa tako i glad i žeđ. Pored navedenih struktura, glad i žeđ aktiviraju i brojna druga kortikalna i supkortikalna područja. Na primjer, istraživanja funkcionalnim oslikavanjem mozga (fMRI) pokazala su aktivaciju povezanu s osjetom gladi i žeđi u područjima kao što su hipokampalna i parahipokampalna struktura, te prekuneus i putamen, dok je osjet sitosti povezan s pojačanom aktivnošću u ventromedijalnom i dorsolateralnom prefrontalnom korteksu, kao i u inferiornom parijetalnom korteksu (Tataranni i sur., 1999). Navedena prefrontalna područja su vjerojatno povezana s evaluacijom interne potrebe i donošenjem odluka temeljenih na homeostatičkim signalima.

Osjeti gladi i žeđi imaju jasno definirana psihofizička i perceptivna obilježja, uključujući prag osjetljivosti i relativnu adaptaciju. Iako su podražaji koji sudjeluju u nastanku ovih osjeta relativno složeni, prag za aktivaciju osjeta gladi se može definirati kao pad razine glukoze ispod specifične razine koja se subjektivno detektira kao „glad“, dok se osjet žeđi javlja već pri malim, ali bitnim promjenama osmolarnosti.

Ovi pragovi variraju među pojedincima i mogu varirati pod utjecajem konteksta. Primjerice, kod osobe izložene dugotrajnoj dehidraciji ili vrućem okolišu dolazi do povećanja praga, odnosno do smanjenja osjetljivosti na žeđ što predstavlja svojevrsnu adaptaciju u danom okolišu.

Pojmovnik

Baroreceptori
Receptori koji detektiraju promjene krvnog tlaka i volumena. Smješteni su u aortnom luku i karotidnim tijelima te sudjeluju u nastanku hipovolemijske žeđi (žeđ zbog smanjenog volumena krvi).
Vidjeti i: žeđ, osmoreceptori, hipotalamus

Glad
Interoceptivni osjet koji signalizira potrebu za unosom hrane, temeljen na metaboličkim i hormonalnim signalima.
Vidjeti i: hipotalamus

Hipotalamus
Mozgovna struktura ključna za regulaciju homeostaze, gladi, žeđi, termoregulacije i hormona.
Vidjeti i: glad, žeđ

Inzularni korteks
Područje mozga koje se smatra petim režnjem korteksa i koje obavlja brojne funkcije, a među njima sudjeluje u svjesnoj percepciji unutarnjih stanja tijela (interocepcije), uključujući glad i žeđ.
Vidjeti i: interocepcija

Interocepcija
Sposobnost osjeta unutarnjih tjelesnih stanja poput gladi, žeđi, pulsa, disanja, boli i dr.
Vidjeti i: glad, žeđ, inzularni korteks

Napojenost
Subjektivni osjećaj prestanka žeđi i povratka ravnoteže u organizmu nakon unosa tekućine.
Vidjeti i: žeđ, hipotalamus

Osmoreceptori
Receptori smješteni u strukturama bez krvno-moždane barijere koji detektiraju promjene osmolarnosti krvi i pokreću osjećaj žeđi.
Vidjeti i: žeđ, baroreceptori, hipotalamus

Sitost
Osjećaj prestanka gladi nakon unosa hrane, posredovan signalima iz želuca i hormona poput leptina.
Vidjeti i: glad, leptin

Žeđ
Osjet koji signalizira potrebu za tekućinom, izazvan porastom osmolarnosti ili padom volumena izvanstanične tekućine.
Vidjeti i: osmoreceptori, baroreceptori, hipotalamus

LITERATURA

ARMSTRONG, L. E. i KAVOURAS, S. A. (2019). Thirst and drinking paradigms: evolution from single factor effects to brainwide dynamic networks. *Nutrients, 11*(12), 2864. https://doi.org/10.3390/nu11122864

AUGUSTINE, J. R. (2017). *Human Neuroanatomy* (2nd ed.). Wiley-Blackwell.

CRAIG, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews Neuroscience, 3*(8), 655–666. https://doi.org/10.1038/nrn894

CRAIG, A. D. (2003). Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Current Opinion in Neurobiology, 13*(4), 500–505. https://doi.org/10.1016/S0959-4388(03)00090-4

HUGHES, F., MYTHEN, M. i MONTGOMERY, H. (2018). The sensitivity of the human thirst response to changes in plasma osmolality: a systematic review. *Perioperative medicine (London, England)*, *7*, 1. https://doi.org/10.1186/s13741-017-0081-4

KHALSA, S. S., RUDRAUF, D., FEINSTEIN, J. S. i TRANEL, D. (2009). The pathways of interoceptive awareness. *Nature Neuroscience, 12*(12), 1494–1496. https://doi.org/10.1038/nn.2411

KIMURA, T., MINAI, K., MATSUI, K., MOURI, T. i SATO, T. (1976). Effect of various states of hydration on plasma ADH and renin in man. *The Journal of clinical endocrinology and metabolism, 42*(1), 79–87. https://doi.org/10.1210/jcem-42-1-79

ROLLS, B. J. i ROLLS, E. T. (1982). *Thirst*. Cambridge University Press.

ROLLS, B. J., WOOD, R. J., ROLLS, E. T., LIND, H., LIND, W. i LEDINGHAM, J. G. (1980). Thirst following water deprivation in humans. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 239*(5), R476–R482. https://doi.org/10.1152/ajpregu.1980.239.5.R476

TATARANNI, P. A., GAUTIER, J. F., CHEN, K., UECKER, A., BANDY, D., SALBE, A. D., ... & REIMAN, E. M. (1999). Neuroanatomical correlates of hunger and satiation in humans using positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 96*(8), 4569–4574. https://doi.org/10.1073/pnas.96.8.4569

18.
Evolucija osjetila

Evolucijski gledano, osjetila su se razvijala postupno kroz stotine milijuna godina, potaknuta adaptacijskim prednostima u različitim okolišima i načinima života. Danas ljudi posjeduju odgovarajuće oblike osjetljivosti čiji je razvoj započeo u davnoj prošlosti našeg planeta. Proučavanje evolucije osjetila pruža uvid u to kako su složeni receptori i osjetni organi nastali od jednostavnijih struktura, kako je njihova funkcija postajala sve raznovrsnija, te kako su ti procesi oblikovali osjetnu biologiju današnjih kralježnjaka i čovjeka. U ovom poglavlju donosimo osnovni pregled spoznaja o nastanku i evolucijskom razvoju osjetila.

18.1. Evolucija vida

Najstariji fosilni tragovi složenih vidnih struktura potječu iz perioda ranog kambrija, prije oko 540 milijuna godina, kada su se pojavili organizmi poput trilobita s tzv. složenim očima (engl. *compound eyes*). No čak ni to nije sam početak vidne osjetljivosti s obzirom na to da se ona može pratiti i prije formiranja očiju. **Fotoosjetljive stanice** znatno su starije: molekularne komponente fotoreceptora, poput opsina, mogle su postojati već prije 600 milijuna godina (razdoblje edijakarija) u ranoj bilateralnoj fauni, služeći za detekciju svjetlosti i moguće organizaciju cirkadijurnih ritmova (Lamb et al., 2007). Nilsson (2021) navodi da se prvi opsin vjerojatno pojavio prije 800 milijuna godina. Bilateralne životinje poput ranih morskih crva su predstavljale pojavu simetričnih organizama koji su prilagođeni usmjerenom gibanju i za takvu im je aktivnost fotoosjetljivost mogla predstavljati važnu adaptaciju. Nesimetrične životinje (poput morskih spužvi) nisu prilagođene usmjerenom gibanju.

Osnovna građevna jedinica oka su fotoreceptori i oni su se prvo organizirali u strukture, dok oko kao zatvoreni organ nije ni postojalo. To su bili jednostavni sklopovi i slojevi stanica osjetljivih na svjetlost koji su organizmima omogućavali primitivnu detekciju

intenziteta i smjera svjetlosti. S vremenom su evoluirali u sve složenije strukture kod kojih se može pratiti postupna promjena od prvotnoga fotoosjetljivog staničnog sloja pa do cjelovitog oka. Ta se promjena prikazuje u nekoliko osnovnih evolucijskih stadija: prvi stadij bio je jednostavni sloj receptora, za kojim je uslijedio stadij plitke udubine sa slojem receptora koje su se sve više udubljivale i time omogućavale određivanje smjera svjetlosti. Takve se „oči" mogu naći i kod današnjih plošnjaka poput planarija. Nakon toga, kad se udubina zatvorila pojavilo se **„oko s rupicom"** (engl. *pinhole eye*) i tu je komoru ispunjavala tekućina (takve oči npr. ima današnji morski mekušac i glavonožac indijska lađica). U sljedećem koraku oko se u potpunosti zatvorilo i postalo je zatvorena komora ispunjena prozirnom tekućinom. Mali otvor koji je propuštao svjetlost je omogućio dobro određivanje smjera svjetlosti iako se slika još nije mogla dobro izoštriti i akomodirati prema udaljenosti mete. To je riješeno u sljedećim dvama evolucijskim koracima: najprije oko s izdvojenom lećom te poslije oko s lećom, rožnicom i šarenicom koje predstavlja današnji oblik oka kod ljudi i mnogih drugih kralježnjaka. Za detaljniji uvid u evolucijske korake oka vidjeti Schwab (2017). Međutim, tijek evolucijskog razvoja očiju nije išao identično za sve evolucijske smjerove. Kod kukaca i drugih člankonožaca današnji oblik očiju su **složene oči** (engl. *compound eye*) koje se sastoje od tisuća omatida – malih jedinica koje sadrže fotoreceptore. Čak ni oči-kamere (engl. *camera eye*) kod kojih je sloj fotoreceptora unutar zatvorene komore nemaju podjednak dizajn kod kralježnjaka i glavonožaca, poput hobotnice, što svjedoči o njihovoj nezavisnoj evoluciji. No, zajednička je osobina da je evolucija leće i fokusiranja svjetla omogućila oštar vid, što je igralo ključnu ulogu u razvoju složenih ponašanja poput lova i izbjegavanja predatora. Takav snažan adaptivni pritisak je doveo do toga da je temeljni dizajn oka više desetaka puta nezavisno evoluirao u različitim evolucijskim granama.

Ljudsko se oko, koje pripada skupini **oka-kamere**, koristi cilijarnim fotoreceptorima (u koje spadaju čunjići i štapići) i jasno definiranom retinalnom strukturom s više vrsta opsina za percepciju boja. Ovi su pigmenti evoluirali kroz udvostručavanje i divergenciju gena opsina kod ranih kralježnjaka i poslije primata. Kasnija evolucijska unapređenja su, dakle, omogućila vid u boji, osjetljivost na polariziranu svjetlost (kod nekih vrsta) te mehanizam za fokusiranje slike kod kojeg odgovarajući mišići i cilijarno tijelo mijenjaju oblik leće.

Neki noviji radovi (Wiens i Emberts, 2025) početak vida u boji smještaju prije 400-500 milijuna godina kod člankonožaca i svitkovaca što prethodi pojavama obojenog cvijeća, voća, upozoravanja i seksualnog informiranja bojom. Time se potiče pretpostavka da je vid u boji evoluirao kao generička osobina. Zanimljivo je da su zajednički

preci vodozemaca i kopnenih gmazova (prije oko 350 milijuna godina) imali tetrakromatski vid, što je i danas čest slučaj kod gmazova i ptica. Kod sisavaca se vid pojednostavio na dva fotopigmenta, tako da su većina sisavaca i danas diktomati. Uzrok tomu je što su rani sisavci koji su preživjeli kredno-paleogensko izumiranje (prije 66 milijuna godina) bili male noćne ili podzemne životinje kojima nije trebao bogati vid u boji. Kod dijela ranih primata je kroz mehanizam udvostručavanja gena i pod jakim evolucijskim pritiskom da vide crveno i narančasto voće u zelenoj krošnji drveća ponovno evoluirao dodatni fotopigment tako da su njihovi potomci (uključujući i ljude) danas trikromati.

18.2. Evolucija sluha i vestibularnog sustava

Slušni sustav čovjeka i drugih sisavaca uključuje **pužnicu** koja je osnova slušnog osjetila – uha. Jedna od glavnih karakteristika pužnice je da je osjetna površina, koju čine bazilarna membrana i Cortijev organ iznad nje, namotana u spiralu, čime se može dobiti veća duljina osjetne površine (što onda znači i veći raspon osjetljivosti) u manjem prostoru. Evolucija uha obuhvaća više stadija koji se mogu jasno kronološki pratiti.

Prvi osjetni organi za ravnotežu i vibracije pojavili su se kod ranih vodenih kralježnjaka (prije više od 400 milijuna godina u doba devona), a uključivali su otolitne organe i lateralnu liniju. **Lateralna linija** je mehanoreceptivni organ koji se pojavljuje kod riba i omogućuje detekciju vibracija u vodi. Ove strukture preteče su današnjim vestibularnim i auditivnim receptorima u unutarnjem uhu. Rane ribe s kostima, tzv. koštunjače, zbog promjena u obliku glave i čeljusti počele su razvijati zatvorene šupljine s labirintskom strukturom u području prvog otvora škrge što je bio preduvjet za razvoj unutarnjeg uha (Manley, 2017).

U razdoblju između 330 i 250 milijuna godina (razdoblja karbona i perma), različite skupine amniota, kopnenih kralježnjaka (preci gmazova, ptica i sisavaca), razvijaju srednje uho s bubnjićem i slušnim koščicama koje omogućuju prenošenje vibracija iz zraka u unutarnje uho. Kod ranih sinapsida (preteča sisavaca), ove koščice postupno se evolucijski prenamjenjuju iz čeljusnog aparata u auditivnu funkciju. Time se ostvaruje sve efikasniji prelazak sa slušanja u vodi na slušanje u zraku.

Između 250 i 200 milijuna godina (u trijasu) pojavljuju se prve jednostavne kohlearne strukture kod ranih sinapsida i arhosaura, iako još uvijek nema uvijene pužnice. Umjesto toga, prisutan je linearni kohlearni kanal (lat. *ductus cochlearis*), osobito kod gmazova i ptica.

Kod sisavaca, u razdoblju između 150 i 100 milijuna godina (kasna jura – rana kreda), pužnica dobiva svoju karakterističnu spiralnu strukturu. Ova evolucijska novost omogućila je širi frekvencijski raspon, bolju frekvencijsku diskriminaciju i preciznu tonotopičnu organizaciju. U istom razdoblju dolazi do diferencijacije unutarnjeg uha u vestibularni i slušni dio, oba temeljena na mehanoreceptorskim dlačicama koje reagiraju na gibanje endolimfe.

Specijalizacije poput ultrazvučne percepcije (do 200 kHz) pojavljuju se tek kod nekih vrsta poput šišmiša i zubatih kitova između 60 i 30 milijuna godina (paleocen – eocen), s dodatnim produženjem pužnice. Kod ljudskih predaka (rod Homo), u posljednjih nekoliko milijuna godina, pužnica postaje optimizirana za percepciju govora (raspon frekvencija 1000–5000 Hz), uz određeni gubitak visokofrekventne osjetljivosti u korist bolje percepcije složenih fonemskih informacija.

Vestibularni sustav, odgovoran za ravnotežu i percepciju ubrzanja, dijeli zajedničku evolucijsku povijest sa sluhom. Oba sustava koriste se stanicama dlačicama koje reagiraju na gibanje endolimfe u polukružnim kanalima i u otolitnim organima (utrikulu i sakulu).

18.3. Evolucija njuha, okusa i dodira

Kemijski osjet jedna je od najstarijih osjetnih funkcija. Receptori za miris i okus potječu od prastarih receptorskih neurona. Njušni receptori kod kralježnjaka pokazali su znatne evolucijske prilagodbe: vodene vrste imaju receptore za otopljene molekule, dok kopnene vrste razvijaju sustave za detekciju hlapljivih tvari. Kitovi i dupini, koji su se vratili u vodeni okoliš, pokazali su gubitak funkcionalnih gena za njušne receptore (Niimura & Nei, 2005).

Osjet okusa evoluirao je paralelno s njuhom. Jednostavniji okusni receptori postoje u riba i beskralježnjaka, dok kralježnjaci imaju specijalizirane okusne pupoljke za osnovne modalitete: slatko, slano, kiselo i gorko. Kod nekih vrsta javljaju se i dodatni receptori za masnoće ili specifične tvari.

Dodir i somatosenzorni modaliteti temelje se na **mehanoreceptorima** čije su molekularne osnove vrlo stare, te je riječ vjerojatno o najstarijemu osjetnom modalitetu u evoluciji životinja. Već kod najranijih organizama bilo je potrebno detektirati gibanje vode, fizički kontakt, gravitaciju i deformaciju tkiva. Te osnove uključuju brojne ionske kanale koji uključuju široku obitelj TRP kanala, Piezo kanale i druge (Valencia-Mon-

toya i sur., 2024). Pojedini su kanali stjecali različite specijalizacije kod različitih vrsta. Ovi su receptori prisutni i kod vrlo starih jednostaničnih organizama, čak i prije pojave živčanog sustava, što upućuje na duboko evolucijsko porijeklo. Najraniji živčani sustavi u evolucijskoj povijesti pojavili su se prije otprilike 600 do 700 milijuna godina, tijekom razdoblja ediakarija (prije kambrijske eksplozije). Ti primitivni živčani sustavi su bili difuzni mrežasti sustavi koje nalazimo i danas kod žarnjaka poput meduza, koralja i hidra. Poslije, kod pojave bilateralnih životinja dolazi do podjele na dodirne i proprioceptivne receptore, a kod kralježnjaka se javljaju visokospecijalizirane stanice u koži i u unutarnjem uhu.

Pojmovnik

Fotoreceptor
Osjetna stanica koja pretvara svjetlosnu energiju u živčani signal. Fotoreceptori predstavljaju evolucijski najstariju sastavnicu oka i prethodili su nastanku složenih očiju.
Vidjeti i: opsin, oko-kamera, složeno oko

Kemijski osjet
Skupina osjeta koji nastaju detekcijom kemijskih tvari iz okoliša ili organizma, a obuhvaća ponajprije njuh i okus. Smatra se jednom od najstarijih osjetnih funkcija u evoluciji životinja.

Lateralna linija
Mehanoreceptivni osjetni sustav riba i nekih vodozemaca koji omogućuje detekciju vibracija i gibanja vode. Predstavlja evolucijsku preteču dijela vestibularnog i slušnog sustava kralježnjaka.
Vidjeti i: mehanoreceptor, vestibularni sustav

Mehanoreceptor
Osjetni receptor koji reagira na mehaničke podražaje poput pritiska, vibracija ili ubrzanja. Mehanoreceptori su evoluirali vrlo rano i čine osnovu osjeta dodira, sluha i ravnoteže.
Vidjeti i: lateralna linija, pužnica, vestibularni sustav

Oko-kamera
Tip oka kod kojega se svjetlost fokusira kroz jednu leću na mrežnicu smještenu u zatvorenoj očnoj komori. Karakterističnо je za kralježnjake i glavonošce, ali je u tim skupinama evoluiralo neovisno.
Vidjeti i: fotoreceptor, složeno oko

Opsin
Svjetlosno osjetljivi protein u fotoreceptorima koji pokreće proces fototransdukcije. Različiti tipovi opsina omogućuju percepciju različitih valnih duljina svjetlosti i vid u boji.
Vidjeti i: fotoreceptor, vid u boji

Pužnica
Spiralno zavijeni dio unutarnjeg uha sisavaca u kojem se nalaze receptori za sluh. Evolucija pužnice omogućila je proširenje raspona čujnih frekvencija i precizniju analizu zvuka.
Vidjeti i: mehanoreceptor, vestibularni sustav

Složeno oko
Tip oka sastavljen od velikog broja omatidija, karakterističan za kukce i mnoge druge člankonošce. Svaki omatidij djeluje kao zasebna optička jedinica.
Vidjeti i: fotoreceptor, oko-kamera

Vestibularni sustav
Dio unutarnjeg uha odgovoran za ravnotežu, percepciju položaja glave i ubrzanja. Evolucijski je dijeli sa služnim sustavom zajedničko porijeklo iz primitivnih mehanoreceptorskih stanica.
Vidjeti i: lateralna linija, mehanoreceptor, pužnica

Vid u boji
Sposobnost razlikovanja valnih duljina svjetlosti pomoću različitih tipova fotopigmenata u čunjićima. Tijekom evolucije razvijao se više puta, a kod primata je ponovno unaprijeđen razvojem trikromatskog vida.
Vidjeti i: opsin, fotoreceptor

LITERATURA

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. https://doi.org/10.1038/nrn2283

MANLEY, G. A. (2017). Comparative auditory neuroscience: Understanding the evolution and function of ears. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology,* 18(1), 1–24. https://doi.org/10.1007/s10162-016-0579-3

MOROZ, L. L., KOCOT, K. M., CITARELLA, M. R., DOSUNG, S., NOREKIAN, T. P., POVOLOTSKAYA, I. S., ... & KOHN, A. B. (2014). The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. *Nature, 510*(7503), 109–114. https://doi.org/10.1038/nature13400

NILSSON, D. E. (2021). The diversity of eyes and vision. *Annual Review of Vision Science, 7*, 19–41. https://doi.org/10.1146/annurev-vision-121820-074736

NIIMURA, Y., & NEI, M. (2005). Evolutionary dynamics of olfactory receptor genes in fishes and tetrapods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102*(17), 6039–6044. https://doi.org/10.1073/pnas.0501922102

SCHWAB, I. (2018). The evolution of eyes: major steps. The Keeler lecture 2017: centenary of Keeler Ltd. *Eye 32*, 302–313. https://doi.org/10.1038/eye.2017.226

VALENCIA-MONTOYA, W. A., PIERCE, N. E., & BELLONO, N. W. (2024). Evolution of sensory receptors. *Annual review of cell and developmental biology, 40*(1), 353–379. https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-120123-112853

WIENS, J. J. i EMBERTS, Z. (2025). How life became colourful: colour vision, aposematism, sexual selection, flowers, and fruits. *Biological Reviews, 100*, 308–326. https://doi.org/10.1111/brv.13141

19.
Neobični osjetni sustavi

U dosadašnjim poglavljima bavili smo se isključivo ljudskim osjetima. Međutim, postoje životinjske vrste koje su razvile neobična osjetila koja im omogućavaju da detektiraju aspekte okoline koji su nama nedostupni. Iako sebi ne možemo predočiti kakav je to subjektivni doživljaj, ipak možemo indirektno istražiti ovaj tajnovit i fascinantan svijet egzotičnih osjeta. U ovom poglavlju pronaći ćete osnovne informacije o eholokaciji, magnetskom i električnom osjetu kao i o feromonima.

19.1. Eholokacija

Krajem 18. stoljeća talijanski biolog i fiziolog Lazzaro Spallanzani (1729. – 1799.) otkrio je da se šišmiši snalaze u prostoru i izbjegavaju prepreke i u potpunom mraku. Šišmiši odašilju visokofrekventne zvukove, u rasponu od 30 000 do 120 000 Hz, i slušaju njihov odjek (eho) od okoline. To se naziva biološka **eholokacija** ili **biosonar** kako bi se razlikovala od radara koji radi na istom principu. Šišmiši se koriste eholokacijom i za snalaženje u prostoru i za lov na insekte. Na primjer, šišmiši mogu prepoznati različite vrste kukaca na osnovi specifičnih obilježja njihovih odjeka. Frekvencije zvukova moraju biti vrlo visoke kako bi šišmiši mogli detektirati male objekte. Drugim riječima, što je frekvencija viša, to je „akustička slika“ okoline koju dobiju biosonarom preciznija. Nadalje, zvukovi su iznimno glasni jer moraju nositi veliku količinu energije kako bi dosegnuli što dalje u prostor na udaljenosti od 2 do 3 metra. Dakle, šišmiši proizvode zaglušujuću buku, ali, srećom, ljudi je ne čuju jer ne mogu detektirati zvukove više od 20 000 Hz. Zvuk se generira kod nekih vrsta u grlu, a kod drugih u nosu, dok se odjek osluškuje velikim ušima. Također, mnoge vrste šišmiša imaju nosne listove pomoću kojih usmjeravaju zvuk prema određenom cilju. Time se sprječava raspršenje zvučne energije na okolni prostor koji nije od interesa.

Šišmiši se dijele u dvije obitelji: veliki i mali šišmiši. Veliki se šišmiši hrane voćem i ne posjeduju biosonar, nego se oslanjaju na vid i miris kako bi pronašli hranu. S druge strane, mali se šišmiši hrane insektima i posjeduju biosonar koji dolazi u dva oblika. Jedan oblik biosonara je **CM-FM** (spoj dviju kratica *Constant-Frequency* i *Frequency-Modulated*) poziv. Njime se koriste vrste šišmiša koji obitavaju u područjima s gustom vegetacijom. Drugi oblik biosonara je FM (kratica od *Frequency Modulated*) poziv kojim se koriste šišmiši koji love na otvorenom prostoru. CF-FM poziv se sastoji od dviju komponenti. Prva je sinusoidni val konstantne frekvencije, nakon koje slijedi druga komponenta koju čini postupno smanjivanje frekvencije vala u funkciji vremena. Kod FM poziva postoji samo druga komponenta, tj. postupno smanjivanje frekvencije kreće od samog početka zvuka. Zvukovi koje proizvode šišmiši nisu čisti tonovi, nego se sastoje od temeljne frekvencije i viših harmonika. Temeljne frekvencije se kreću u rasponu od 20 000 do 40 000 Hz, a viši harmonici su njihovi višekratnici. Na primjer, ako je temeljna frekvencija (F0) 30 000 Hz, onda je prvi harmonik (F1) 60 000 Hz, drugi harmonik je 90 000 Hz, a treći harmonik je 120 000 Hz.

Biosonar omogućuje šišmišu određivanje udaljenosti od objekta, veličine objekta kao i položaja objekta u trodimenzionalnom prostoru. Udaljenost od objekta može se odrediti ako se prati kašnjenje kojim odjek dolazi do šišmiša nakon što je odaslan poziv, s obzirom na to da i poziv i odjek putuju konstantnom brzinom od 344 m/s. Na primjer, ako je objekt udaljen 2 m od šišmiša, odjek će doći do njega 12 ms nakon što je odaslao poziv. Kako se udaljenost objekta smanjuje, tako se proporcionalno smanjuje i kašnjenje odjeka u odnosu na poziv. Veličina objekta može se odrediti pomoću glasnoće odjeka. Naime, veći objekti proizvode glasniji odjek. Pri tome treba uzeti u obzir i udaljenost objekta, koja se izračuna pomoću prethodno opisanog kašnjenja između odjeka i poziva, jer glasnoća malog objekta u blizini može biti ista kao i velikog objekta na većoj udaljenosti. Brzina prilaska objektu može se odrediti pomoću **Dopplerova[21] pomaka** ili efekta. Riječ je o pojavi da se frekvencija zvučnog ili svjetlosnog vala povećava kada se objekt približava detektoru ili se smanjuje kada se objekt udaljava od detektora. Da bi izračunao Dopplerov pomak, šišmiš mora imati informaciju o frekvenciji poziva i frekvenciji odjeka. Istraživanja s treniranim šišmišima su pokazala da za frekvenciju poziva od 60 000 Hz mogu detektirati promjenu u frekvenciji odjeka od 6 Hz.

[21] Dopplerov pomak poznat i kao Dopplerov efekt nazvan je prema austrijskom matematičaru i fizičaru Christianu Andreasu Doppleru (1803. – 1853.) koji ga je opisao 1842.

Za lokalizaciju objekta u horizontalnoj ravnini, šišmiši se koriste istim principom lokalizacije zvuka u prostoru koji smo opisali u poglavlju o sluhu. Naime, šišmiši se koriste razlikom u intenzitetu odjeka koji dolazi do lijevog i desnog uha kako bi odredili horizontalni pomak objekta. Ako intenzivniji odjek dolazi iz lijevog uha, znači da je objekt pozicioniran s lijeve strane od šišmiša jer glava šišmiša stvara zvučnu sjenu zbog koje je zvuk nešto manje intenzivan u desnom uhu (i obratno ako intenzivniji odjek dolazi iz desnog uha). Ako je pak intenzitet odjeka jednak u oba uha to znači da je objekt točno ispred glave šišmiša. Što se tiče određivanja visine objekta u prostoru, ovu je sposobnost teže objasniti, ali pretpostavlja se da joj doprinosi oblik vanjskog uha.

Na kraju spomenimo da se biosonarom koriste i morski sisavci kao što su kitovi i dupini. Smatra se da je biosonar kod morskih sisavaca evoluirao odvojeno od onog kod šišmiša zbog sasvim drukčijih selekcijskih pritisaka. Kod dupina, generiranje visokofrekventnih zvukova, odnosno poziva, odvija se u nosnoj šupljini koja je ispunjena zrakom. Međutim, zvučni se valovi prenose zrakom mnogo sporije nego vodom. Zbog takve velike razlike u provodljivosti zvuka kroz zrak i vodu, zvučna se energija ne može efikasno prenijeti iz zraka na vodu, nego se odbija natrag u prostor iz kojeg je krenula. Stoga je potrebna posebna struktura koja je smještena ispod čela i koja ubrzava mehaničke titraje iz nosne šupljine do brzine kojom zvuk inače putuje vodom. Ova velika vrećasta struktura naziva se **dinja** (engl. *melon*) i sastoji se od masnog tkiva. Dinja se može podijeliti na sporu jezgru i brzu ljusku. Pri tome pridjevi „spora“ i „brza“ označavaju brzinu prolaska zvuka kroz taj dio dinje. Razlika u brzini prolaska zvuka kroz dva dijela dinje posljedica je različite gustoće masnog tkiva koje je gušće u ljusci nego u jezgri. Na taj način dinja rješava problem prijenosa zvučne energije koja nastaje u nosu na okolni prostor u morskoj vodi. Što se tiče primanja odjeka, s obzirom na to da dupini nemaju vanjsko uho (iako imaju srednje i unutrašnje uho), pretpostavlja se da važnu ulogu u tom procesu ima donja čeljust. Naime, kost donje čeljusti je tanka pa može prenositi vibracije iz vode prema pužnici u unutrašnjem uhu.

19.2. Magnetorecepcija – biološki kompas

Ptice selice pokazuju izvanrednu sposobnost snalaženja u prostoru na velikim udaljenostima (više od 7000 km) kojima lete tijekom proljetnih i jesenskih migracija. Postoje različiti znakovi koji im pomažu da ne skrenu s puta i da drže ispravan smjer kretanja kao što je položaj Sunca tijekom dana ili konstelacija zvijezda na noćnom nebu. Među-

tim, ptice selice sposobne su se orijentirati i po oblačnom nebu kada Sunce i zvijezde nisu vidljivi. Ovakva sposobnost proizlazi iz osjetljivosti na magnetsko polje Zemlje. Dva su obilježja Zemljina magnetskog polja koja mogu poslužiti kao znakovi za orijentaciju, odnosno kao kompas. Naime, Zemlja je veliki magnetski dipol koji se sastoji od sjevernoga i južnoga magnetskog pola. Dipol kreira trodimenzionalno magnetsko polje u kojem magnetske silnice izranjaju iz južnoga Zemljina pola, šire se u atmosferu i vraćaju se na površinu na sjevernome Zemljinu polu. Kako bismo izbjegli konfuziju, objasnit ćemo da je razlog tomu što se pri južnome Zemljinu polu nalazi sjeverni magnetni pol i obrnuto. Dakle, jedan znak za orijentaciju je polaritet jer sve magnetske silnice imaju isti smjer od juga prema sjeveru (polarni kompas). Drugi je znak nagib magnetskih silnica u odnosu na površinu Zemlje. Na ekvatoru silnice su položene paralelno s površinom pa je nagib 0°. S druge strane, na sjevernom ili južnom polu nagib silnica je okomit na površinu pa je jednak 90°. Između ekvatora i polova kut nagiba se povećava s povećanjem zemljopisne širine, pa se i to može upotrebljavati za navigaciju (nagibni kompas).

Istraživanja su pokazala da se ptice selice koriste informacijom o nagibu magnetskih silnica, a ne informacijom o polaritetu magnetskog polja. Drugim riječima, za orijentaciju se koriste nagibnim, a ne polarnim kompasom. Mogući razlog zašto polaritet nije toliko koristan znak pticama je taj što se polaritet može s vremenom izokrenuti, odnosno da sjeverni magnetni pol postane južni i obratno. Geološka istraživanja pokazala su da se to dogodilo 24 puta u zadnjih 5 milijuna godina. Posljednji put promjena magnetskih polova se dogodila prije 700 000 godina. S druge strane, informacija o nagibu je dvosmislena jer samo upućuje na to gdje je bliži pol, ali ne znamo o kojem je polu riječ. Drugim riječima, nagib će biti isti na istim zemljopisnim širinama u sjevernoj i južnoj hemisferi. To nije problem ako je migracija ograničena unutar iste hemisfere. Međutim, neke ptice prelaze ekvator tijekom migracije. Ipak, i one se koriste nagibnim kompasom. Čini se da to uspijevaju napraviti tako da održavaju isti smjer kretanja kada prelaze ekvator i zaustavljaju se tek kada dođu do određene zemljopisne širine na drugoj hemisferi.

Ptice selice koriste se dvama mehanizmima kako bi detektirale magnetsko polje Zemlje. U gornjem dijelu kljuna mnogih ptica otkriveni su **kristali magnetita**, jedne vrste željeznog oksida kojeg privlači magnetsko polje. Magnetiti su povezani s očnom granom trigeminalnog živca kojim se informacije o nagibu magnetskog polja prenose u moždano deblo. Ovaj se znak upotrebljava kako bi se kreirala magnetska mapa, odnosno odredio položaj ptice u prostoru na osnovi jačine i nagiba magnetskih silnica. Drugi

su znak svjetlom inducirane kemijske reakcije na fotoreceptorima u retini i on služi kao nagibni kompas. Naime, neke vrste fotopigmenta (kriptokromi), nakon apsorpcije fotona svjetla, pokreću kemijske reakcije čija su brzina i krajnji produkti pod utjecajem magnetskog polja. Na taj način magnetsko polje može mijenjati jačinu reakcije na svjetlo u različitim dijelovima retine što dovodi do percepcije magnetskog polja kao uzoraka vidnih promjena. Ove informacije dalje se prenose putem ganglijskih stanica i optičkog živca do lateralne koljenaste jezgre (LGN) u talamusu i do prednjeg mozga. Za ovu vrstu magnetske osjetljivosti potrebna je svjetlost kratkih valnih duljina (plava i zelena svjetlost). Pri svjetlu većih valnih duljina (žuta i crvena svjetlost) ptice postaju dezorijentirane.

19.3. Električni osjet

Sva živa bića koja obitavaju u moru, kada plivaju, oko sebe stvaraju električna polja zbog rada svojih mišića i živčanih stanica. Neke vrste riba, kao što su, primjerice, morski psi, razvile su sposobnost detekcije takvih električnih polja što im pomaže u pronalasku plijena. Detekcija električnih polja drugih životinja naziva se još i **pasivni električni osjet** kako bi ga se razlikovalo od **aktivnoga električnog osjeta** kod kojeg riba stvara vlastito električno polje i analizira poremećaje tog polja kako bi zaobišla prepreke, zaštitila se od prijetnji, te pronašla plijen. Razlika između pasivnoga i aktivnoga električnog osjeta je analogna razlici između sluha i biosonara. Sluh je pasivan osjet jer samo prima i analizira zvučne podražaje iz okoline. S druge strane, biosonar je aktivni osjet jer životinja sama generira zvuk, a zatim detektira i analizira njegov odjek. Neke vrste riba imaju samo pasivni električni osjet, kao što je to slučaj kod morskih pasa i raža, a druge su vrste razvile i pasivni i aktivni električni osjet.

Ribe koje posjeduju aktivni električni osjet stvaraju oko sebe slaba električna polja koja se mjere u milivoltima. Električna se polja stvaraju pomoću posebnoga električnog organa koji se sastoji od modificiranoga mišićnog tkiva ili od modificiranih živčanih stanica. Električni organ najčešće je smješten tako da se proteže dužinom repa. Neke vrste riba, svojim električnim organom, proizvode kratke, ali snažne električne otkucaje (impulse), dok druge vrste proizvode kontinuirane sinusoidne valove specifičnih frekvencija. Ribe koje se koriste električnim valovima moraju održavati frekvenciju oscilacija konstantnom kako bi mogle detektirati kašnjenja koja proizvode okolni objekti kako bi ih mogle locirati. Pri tome različite vrste riba imaju različitu karakterističnu

frekvenciju oscilacija kako se međusobno ne bi ometale kada plivaju jedna pored druge. Također, takve ribe imaju sposobnost da malo podignu ili spuste svoju karakterističnu frekvenciju kako se međusobno ne bi ometali pripadnici iste vrste. S druge strane, ribe koje se koriste impulsima za stvaranje električnog polja mogu slobodno mijenjati čestinu odašiljanja impulsa, tako da je mogu povećati kada, primjerice, aktivno istražuju nepoznati objekt u svojoj blizini.

Spomenimo da postoje i ribe koje stvaraju snažna električna polja kao što su to električne jegulje ili električne raže koje mogu izazvati snažan električni šok. Takva električna polja služe za hvatanje plijena ili za obranu od predatora i ne sudjeluju u električnom osjetu koji je povezan s prethodno opisanim slabim električnim poljima. Jaka električna polja mogu se stvoriti istovremenom aktivacijom velikog broja živčanih stanica jer se njihovi potencijali zbrajaju. Na taj način može se stvoriti električna struja od više stotina volti iako se potencijal pojedinačnih živčanih stanica mjeri u desetinama mV.

Receptori pasivnoga električnog osjeta nazivaju se **ampule**, a specifično kod morskih pasa i raža, **Lorenzinijeve ampule**. Smještene su na glavi ribe kao i u sustavu bočnih linija. Ampularni receptor sastoji se od kanala ispunjenog želatinom koji povezuje pore na koži s osjetnom lukovicom smještenom ispod kože. Ampularni receptori detektiraju male razlike u električnom potencijalu između njihovih dvaju krajeva. Receptori aktivnoga električnog osjeta nazivaju se **gomoljasti receptori**. Oni imaju labavi čep od epitelnih stanica koje povezuju receptorsku stanicu s vanjskom okolinom tako da djeluju kao kondenzator koji skladišti električni naboj. Gomoljasti receptori raspoređeni su po cijelom tijelu ribe. Gomoljasti receptori moraju detektirati poremećaj u električnom polju, pa stoga moraju uspoređivati jačinu polja na različitim lokacijama na koži ribe. Ampularni receptori podešeni su za niske frekvencije oscilacija električnih polja (između 0.1 i 20 Hz) koja tipično proizvodi disanje i kretanje drugih riba u neposrednoj blizini. S druge strane, gomoljasti receptori podešeni su za visoke frekvencije oscilacija električnog polja (između 100 i 10 000 Hz) koje proizvodi električni organ ribe.

I među sisavcima postoji primjer elektroosjetljivosti koji posjeduju čudnovati kljunaši. Ovi australski sisavci jednootvori često borave u potocima gdje se hrane račićima. Kljun koji ova životinja posjeduje je vrsta radarskog sustava koji sadrži elektroreceptore u uzdužnim linijama i mehanoreceptore po cijeloj površini. Pri ronjenju, čudnovati kljunaš zatvara oči i oslanja se na električnu osjetljivost i dodir. Pomacima glave lijevo-desno skenira područje u potrazi za električnim impulsima koji nastaju u mišićima račića koje hvata. Informacije dobivene elektroreceptorima se zajedno s dodirom projiciraju

u somatosenzorni korteks. Korteks čudnovatog kljunaša sadrži somatotopnu mapu, a veliki dio te mape je posvećen reprezentaciji informacija iz kljuna.

19.4. Feromoni

Feromoni su molekule koje se raspršuju u zraku ili su topive u vodi i upotrebljavaju se za kemijsku komunikaciju među pripadnicima iste vrste. Naziv potječe od grčkih riječi (grč. *φέρω (phérō)*: 'nosim' + *ὁρμων (hórmōn)*: 'podražiti') što upućuje na njihovo djelovanje kao vanjskih hormona. Mnoge vrste, od insekata do sisavaca, koriste se feromonskom komunikacijom za različite svrhe, od privlačenja suprotnog spola, izbora partnera, praćenje traga, označavanja teritorija, signaliziranja opasnosti do interakcije između majke i mladunčeta. Feromon kod primatelja kemijske poruke može izazvati dvije različite specifične reakcije, pa se po tome dijele na feromone **pokretače** (engl. *releasers*) i feromone **pripremače** (engl. *primers*). Pokretači neposredno pokreću stereotipno ponašanje, dok pripremači djeluju odgođeno i pokreću dugoročne fiziološke (najčešće hormonalne) promjene kod pripadnika iste vrste. Neki feromoni mogu imati oba učinka. Na primjer, kod mužjaka kućnog miša postoje feromoni koji privlače ženke i izazivaju agresiju kod drugih mužjaka (pokretački efekt), a istovremeno ubrzavaju spolno sazrijevanje mladih ženki (pripremački efekt). Ovakvi odgovori na feromone su urođeni, što znači da ne trebaju učenje.

Feromoni pokretači mogu se dalje podijeliti na alarmne, disperzijske i agregacijske. „Alarmni" feromoni prenose informaciju o strahu koji doživljavaju ugrožene jedinke. Na taj se način cijela grupa obavještava o neposrednoj opasnosti. Na primjer, ugroženi mravi prenose poruku drugim članovima kolonije kako bi se cijela kolonija pripremila za obranu gnijezda ili za bijeg. „Disperzijski" feromoni služe za označavanje teritorija kako bi se drugim pripadnicima vrste sugeriralo da se drže podalje. Jednu vrstu disperzijskog feromona odašilje mrav nakon što ugine, što pokreće druge članove kolonije da njegovo tijelo izbace iz gnijezda. Drugim primjerom disperzijskih feromona koriste se psi i mačke koji u svojem urinu imaju feromon kojim označavaju svoj teritorij. Suprotno disperzijskim feromonima, „agregacijski" feromoni služe za privlačenje jedinki k novomu bogatom izvoru hrane, ili idealnoj lokaciji za gniježđenje ili kolonizaciju.

Poseban oblik agregacijskih feromona su spolni feromoni kojima mužjaci i ženke signaliziraju svoju spolnu prijemčivost. Na primjer, ženke dudova svilca, iz svoje žlijezde smještene na trbuhu, raspršuju u zrak bombikol, spolni feromon koji ima snažan efekt

na mužjake. Kada mužjak detektira prisutnost bombikola u zraku, svojim antenama s kemoreceptorima (s obzirom na to da kukci nemaju nos), odmah počinje slijediti kemijski trag koji je ostavila ženka kako bi se parili. Kemoreceptori su iznimno osjetljivi i mogu detektirati prisutnost jedne molekule bombikola na milijardu molekula zraka, a otprilike 200 molekula bombikola je dovoljno da pokrene potragu za ženkom. Kada detektira bombikol, mužjak slijedi koncentracijski gradijent, odnosno traži put gdje je koncentracija bombikola najveća kako bi se približio izvoru. Mužjak može detektirati bombikol na udaljenosti od nekoliko kilometara. Zanimljivo je da dudov svilac ima i vid, ali on nema utjecaj na traženje partnera.

Feromonska komunikacija otkrivena je i kod sisavaca. Primjerice, ženke hrčaka izlučuju vaginalni iscjedak u razdoblju estrusa (period kada je ženka plodna) u kojem se nalazi feromon koji stimulira mužjaka da započne snošaj. Svinje se također koriste feromonima. Kada se mužjak seksualno uzbudi, izlučuje obilnu količinu pjenaste sline. Nakon susreta, mužjak i ženka uspostavljaju kontakt „glavom-o-glavu". Ako dobije dovoljno „ohrabrenja", mužjak raspršuje pjenastu slinu po licu ženke koja tada zauzima nepomični stav, što označava da je spremna za parenje. Kod sisavaca, receptori za feromone nalaze se u **vomeronazalnom (VNO) organu** koji se još naziva i Jacobsonov organ po danskom anatomu Ludwigu Lewinu Jacobsonu (1783. – 1843.) koji ga je otkrio u 19. stoljeću[22]. VNO je povezan s pomoćnom njušnom lukovicom (engl. *accessory oflactory bulb*) koja je smještena sa stražnje strane glavne njušne lukovice. Neuroni dviju lukovica su potpuno odvojeni, odnosno među njima nema sinaptičkih veza. Dakle, sustav za detekciju feromona je odvojen od sustava za detekciju mirisa. Zanimljivo je i da feromoni mogu, ali i ne moraju, imati miris.

Važno pitanje je komuniciraju li i ljudi putem feromona. Istraživanja su se usmjerila na dva područja, a to su sinkronizacija menstrualnog ciklusa i seksualna privlačnost (Wyatt, 2015). Nekoliko je studija pokazalo da se kod studentica koje žive zajedno u studentskom domu vremenski usklađuju menstrualni ciklusi. Nadalje, ženama se ubrzava i skraćuje menstrualni ciklus kada pomirišu ekstrakt znoja uzet ispod pazuha žena u ranoj fazi ciklusa. Suprotno tomu, menstrualni se ciklus usporava i produžuje kada pomirišu ekstrakt znoja uzet ispod pazuha žena u kasnoj fazi ciklusa. Međutim, nekoliko kasnijih studija nije uspjelo replicirati ove nalaze, a u ranijim studijama koje su izvještavale o ovom efektu otkriveni su metodološki i statistički nedostaci zbog kojih se

[22] Radi točnosti i priznavanja zasluga treba spomenuti kako je ustanovljeno da ga je prije njega, u 18. stoljeću, otkrio nizozemski anatom Frederik Ruysch (1638. – 1731.).

može zaključiti da ovaj efekt zapravo ne postoji. Također, sinkronizacija menstruacije ne događa se kod žena plemena Dogon u Maliju koje, po tradiciji, žive zajedno kada imaju menstruaciju.

Posebnu pažnju javnosti privukla su istraživanja koja upućuju na postojanje ljudskoga spolnog feromona. Identificirano je nekoliko molekula koje bi mogle funkcionirati kao spolni feromoni, a to su androstenon, androstenol, androstadienon i estratetranol. Što se tiče androstadienona i estratetranola, problem je što ih je kao feromone „pogurala" privatna tvrtka koja se bavi proizvodnjom parfema, a pri tome nije objavila nikakve informacije o tome kako su te molekule identificirane kao feromoni. Više je studija pokazalo da izlaganje ovim molekulama povećava procjenu atraktivnosti lica ili govora suprotnog spola. Međutim, u nekoliko novijih studija nije se uspjelo replicirati opisani efekt. Treba spomenuti i da je kod ljudi VNO zakržljao i ljudi nemaju pomoćnu njušnu lukovicu koja bi primala projekcije iz VNO-a pa nije jasan mehanizam kojim bi molekule kao što su androstenon ili androstenol djelovale na korteks. Nakon pregleda svih konceptualnih i metodoloških nedostataka u dosadašnjim istraživanjima, Wyatt (2020) zaključuje da, iako je moguće da ljudski spolni feromoni postoje, zasad nema čvrstih argumenata za to.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

U ovom poglavlju nismo navodili reference, nego smo tekst složili kombinirajući nekoliko izvora koje ovdje navodimo kao preporuku za daljnje čitanje. Mnogo više informacija o svim neobičnim osjetnim sustavima može se naći u Hughes (1999). Posebno fascinantno pitanje je postoje li ljudski spolni feromoni a više o tome možete pročitati u Doty (2010), Wyatt (2015, 2020) i Hare i sur. (2017).

Pojmovnik

Aktivni električni osjet
Sposobnost nekih riba da generiraju vlastito električno polje i analiziraju poremećaje tog polja kako bi detektirale objekte u okolini.
Vidjeti i: električni organ, gomoljasti receptori

Ampularni receptori
Receptori pasivnoga električnog osjeta koji detektiraju spora električna polja u vodi. Smješteni su u želatinoznim kanalima ispod kože.
Vidjeti i: Lorenzinijeve ampule, pasivni električni osjet

Biološki kompas
Unutarnji osjetni mehanizam koji omogućuje životinjama da se orijentiraju u prostoru koristeći se znakovima iz okoliša poput smjera svjetlosti, položaja zvijezda ili magnetskog polja Zemlje. Postoje dvije osnovne vrste magnetskih kompasa: polarni kompas (detektira smjer magnetskog polja) i nagibni kompas (detektira kut pod kojim magnetske silnice ulaze u Zemlju). Ptice selice koriste se nagibnim kompasom za navigaciju tijekom migracija.
Vidjeti i: magnetorecepcija, magnetit, kriptokrom

Biosonar
Biološki oblik eholokacije u kojem životinje (npr. šišmiši, dupini) proizvode zvukove i slušaju njihove odjeke za navigaciju i pronalazak plijena.
Vidjeti i: eholokacija, Dopplerov pomak

CF-FM poziv
Poziv koji kombinira konstantnu i moduliranu frekvenciju, karakterističan za šišmiše koji se kreću kroz relativno gustu vegetaciju.
Vidjeti i: FM poziv, biosonar

Dinja
Masna struktura smještena ispod čela dupina koja omogućuje prijenos zvučnih vibracija iz nosne šupljine u vodu.
Vidjeti i: biosonar, eholokacija

Dopplerov pomak
Promjena frekvencije vala zbog gibanja izvora ili promatrača. Šišmiši se njime koriste za procjenu brzine objekta.
Vidjeti i: biosonar, eholokacija

Eholokacija
Sposobnost određivanja lokacije i svojstava objekata pomoću analize odjeka vlastitih zvukova. Prisutna kod šišmiša i dupina.
Vidjeti i: biosonar, CF-FM poziv

Električni organ
Specijalizirana struktura u nekih vrsta riba (npr. električna jegulja, slonovska riba, riba nož) koja stvara električno polje. Sastoji se od modificiranoga mišićnog ili živčanog tkiva i služi za navigaciju, otkrivanje objekata, komunikaciju i obranu. Električni organi mogu proizvoditi niskonaponske oscilacije za opažanje osjeta (aktivni električni osjet) ili visokovoltne impulse za onesposobljavanje plijena ili obranu od predatora.
Vidjeti i: aktivni električni osjet, gomoljasti receptori

Feromon
Kemijski signal koji izaziva specifične ponašajne ili razvojne odgovore kod pripadnika iste vrste.
Vidjeti i: vomeronazalni organ, seksualni feromon

FM poziv
Poziv kod šišmiša u kojem se frekvencija kontinuirano smanjuje, upotrebljava se za precizno lociranje objekata na otvorenom prostoru.
Vidjeti i: CF-FM poziv

Gomoljasti receptori
Receptori aktivnoga električnog osjeta koji analiziraju poremećaje u vlastitome električnom polju ribe.
Vidjeti i: aktivni električni osjet

Kriptokrom
Fotopigment osjetljiv na plavu i zelenu svjetlost koji se nalazi u retini mnogih životinja, uključujući ptice. Nakon apsorpcije fotona, pokreće kemijske reakcije čiji tijek može biti moduliran magnetskim poljem, čime sudjeluje u *magnetorecepciji*. Vjeruje se da omogućuje stvaranje prostorne mape magnetskog polja putem vidnog sustava.
Vidjeti i: magnetorecepcija, biološki kompas

Kristali magnetita
Čestice željeznog oksida u kljunu ptica koje služe za detekciju Zemljina magnetskog polja.
Vidjeti i: magnetorecepcija, nagibni kompas

Lorenzinijeve ampule
Ampularni receptori specifični za morske pse i raže, omogućuju detekciju slabih električnih polja.
Vidjeti i: pasivni električni osjet, ampularni receptori

Magnetit
Kristalizirani oblik željeznog oksida (Fe_3O_4) koji posjeduje magnetska svojstva. Kod brojnih životinja, uključujući ptice i ribe, nalazi se u specijaliziranim stanicama povezanim s *trigeminalnim živcem* te sudjeluje u *magnetorecepciji*. Smatra se da magnetit omogućuje de-

tekciju promjena u jačini i smjeru magnetskog polja Zemlje.
Vidjeti i: magnetorecepcija, biološki kompas

Magnetorecepcija
Sposobnost percepcije Zemljina magnetskog polja koja omogućuje orijentaciju i navigaciju u prostoru. Zabilježena je kod brojnih životinjskih vrsta, uključujući ptice selice, morske kornjače i neke sisavce. Dva osnovna mehanizma uključuju receptore s kristalima *magnetita* povezane s trigeminalnim živcem i fotokemijske reakcije u retini ovisne o kriptokromima.
Vidjeti i: biološki kompas, kriptokrom, trigeminalni živac

Nagibni kompas
Mehanizam orijentacije koji se koristi nagibom magnetskih silnica kao informacijom o zemljopisnoj širini.
Vidjeti i: magnetorecepcija, polaritet

Pasivni električni osjet
Sposobnost detekcije električnih polja koja stvaraju druge životinje. Ne uključuje stvaranje vlastitog polja.
Vidjeti i: ampularni receptori, električni osjet

Polaritet
Svojstvo magnetskog polja koje definira smjer magnetskih silnica od južnog prema sjevernom polu.
Vidjeti i: nagibni kompas, magnetorecepcija

Receptori za feromone
Osjetni receptori smješteni u vomeronazalnom organu osjetljivi na specifične molekule koje prenose socijalne ili spolne poruke.
Vidjeti i: feromon, vomeronazalni organ

Seksualni feromon
Kemijski signal koji služi za privlačenje pripadnika suprotnog spola i olakšava pronalazak partnera za parenje i razmnožavanje. Djeluje na ponašajnoj i/ili fiziološkoj razini, izazivajući pristupno ponašanje, spremnost za parenje ili ubrzanje spolnog sazrijevanja. Primjerice, ženke dudova svilca izlučuju spolni feromon *bombikol* kojim privlače mužjake, dok kod sisavaca seksualni feromoni mogu biti prisutni u vaginalnom iscjetku ili slini.
Vidjeti i: feromon, vomeronazalni organ

Vomeronazalni organ (VMO; Jacobsonov organ)
Specijalizirani kemijski osjetni organ smješten u nosnoj šupljini mnogih sisavaca, odgovoran za detekciju feromona. Igra ključnu ulogu u reproduktivnom i društvenom ponašanju životinja.
Vidjeti i: feromon, seksualni feromoni

LITERATURA

DOTY, R. L. (2010). *The great pheromone myth.* Johns Hopkins University Press.

HARE, R. M., SCHLATTER, S., RHODES, G. i SIMMONS, L. W. (2017). Putative sex-specific human pheromones do not affect gender perception, attractiveness ratings or unfaithfulness judgements of opposite sex faces. *Royal Society Open Science, 4*(3), 160831. https://doi.org/10.1098/rsos.160831

HUGHES, H. C. (1999). *Sensory exotica*. MIT Press.

WYATT, T. D. (2015). The search for human pheromones: the lost decades and the necessity of returning to first principles. *Proceedings of the Royal Society. Biological sciences, 282*(1804), 20142994. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2994

WYATT, T. D. (2020). Reproducible research into human chemical communication by cues and pheromones: learning from psychology's renaissance. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 375*(1800), 20190262. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0262

NEUROZNANSTVENE METODE

4

20.
Neuroznanstvene metode

Cilj ovog poglavlja je upoznati studente s neuroznanstvenim metodama koje se upotrebljavaju u istraživanju osjeta. U drugoj cjelini o osjetima često smo spominjali istraživanja koja se koriste tim metodama bez ulaženja u detalje kako se takva mjerenja provode i kakve informacije njima možemo dobiti. U nastavku dajemo kratak prikaz najčešće korištenih metoda, biofizikalnih procesa na kojima počivaju kao i njihovih prednosti i nedostataka s obzirom na istraživačka pitanja na koja želimo dobiti odgovor. Važno je istaknuti da ne postoji jedna „najbolja" metoda koja daje savršeni uvid u neuronsku aktivnost. Umjesto toga, svaka od opisanih metoda primjerena je za jednu razinu detalja (pojedinačni neuroni, mreža neurona, kortikalna područja) i ima prostorna, vremenska i druga metodološka ograničenja zbog čega moramo biti oprezni u izvođenju zaključaka o neuronskim procesima na osnovi rezultata dobivenih njihovom primjenom.

20.1. Mjerenje aktivnosti jednog neurona (engl. *single-unit recordings*)

Neurofiziolozi se koriste mjerenjem aktivnosti jednog neurona kako bi stekli uvid u obilježja električne aktivnosti jednog neurona. Na primjer, David Hubel i Thorsten Wiesel koristili su se ovom metodom kako bi ispitali aktivnost neurona u V1 koja se javlja na vidne podražaje i time su otkrili različite vrste receptivnih polja o kojima je bilo više riječi u 9. poglavlju. Nadalje, ovom su se metodom koristili Jerome Lettvin, Stephen Kuffler i njihovi suradnici u svojim istraživanjima receptivnih polja stanica u retini o kojima smo govorili u 8. poglavlju. Zbog etičkih razloga, ovakva istraživanja se ne provode na ljudima, nego na eksperimentalnim životinjama kao što su mačke i makaki majmuni. Mjerenje aktivnosti jednog neurona uključuje kirurško usađivanje vrlo tanke elektrode, odnosno mikroelektrode u živčano tkivo i bilježenje električnih potencijala tijekom dužeg vremena. Postoje dvije vrste mikroelektroda: staklene mikropipete koje

su ispunjene slanom otopinom i metalne koje su načinjene ili od nehrđajućeg čelika ili volframa ili slitine platine i iridija. Kako bismo stekli uvid u to koliko su ove mikroelektrode zapravo tanke, navedimo podatak da je na samom vrhu mikroelektrode koji dolazi u doticaj s neuronima njezin dijametar manji od 1 μm. Vrh mikroelektrode postavlja se blizu aksonskog brežuljka, odnosno mjesta gdje se generira akcijski potencijal. Također, mikroelektrodu je moguće usaditi i u bijelu tvar kako bi se mjerila aktivnost na aksonu. U tim slučajevima govorimo o izvanstaničnom mjerenju. Vrh mikroelektrode moguće je postaviti i unutar stanice pa tada govorimo o unutarstaničnom mjerenju. Takva mjerenja daju uvid u struje koje nastaju sinaptičkim prijenosom, odnosno aktivacijom postsinaptičkih receptora na stanici.

Iako naziv metode implicira mjerenje jednog neurona, najčešće se istraživanje radi sekvencijalno na većem broju neurona koji se nalaze u području koje zanima istraživača. Istraživanje se provodi tako da se odabere skup podražaja za koji se pretpostavlja da će izazvati odgovor neurona u odabranom području kore mozga kao što je V1. Cijeli skup podražaja prezentira se dok se snima jedna stanica, a zatim se postupak ponavlja s drugom stranicom unutar istog područja i tako dalje sve dok se ne dobije reprezentativan uzorak aktivacija neurona. Rezultati ovakvih istraživanja se klasificiraju s obzirom na vrste odgovara neurona (npr. neuron reagira na valne duljine, ali ne i na rubove). Za svaku kategoriju odgovora odredi se postotak neurona u uzorku koji pokazuju sličan odgovor. Na taj način dobivamo uvid o funkciji pojedinog područja u kori mozga i o tome kako različite kategorije neurona doprinose obavljanju te funkcije.

Glavni problem mjerenja aktivnosti neurona je što ne možemo izmjeriti aktivnosti svih neurona u nekom području, nego moramo birati uzorak neurona. Pri uzorkovanju se mogu pojaviti različite pristranosti koje mogu dovesti do iskrivljenih zaključaka. Jedna pristranost proizlazi iz činjenice da se neuroni razlikuju po veličini. Kod ove metode veća je vjerojatnost da će snimati aktivnost velikog nego malog neurona. Stoga je aktivnost malih neurona podzastupljena u uzorku. Druga vrsta pristranosti tiče se korištenja anestezije koja selektivno utišava neke grupe neurona, dok druge ostavlja relativno netaknutima. Treća vrsta pristranosti tiče se izbora podražaja te se može dogoditi da istraživač ne odabere sve podražaje koji potencijalno mogu aktivirati neurone. Zbog pristranosti uzorkovanja istraživač ne može biti potpuno siguran da je u promatranom uzorku uspio obuhvatiti sve moguće kategorije odgovora neurona. Na kraju, postavlja se i pitanje mogu li se nalazi dobiveni na eksperimentalnim životinjama generalizirati na ljude. Drugim riječima, postavlja se pitanje eksternalne valjanosti ovakvih istraživanja.

20.2. Elektrokortikografija (ECoG)

Iako se mjerenje aktivnosti neurona ne može raditi na ljudima, u rijetkim situacijama kada je potrebno napraviti kirurški zahvat kojim se otvara lubanja (npr. kod vađenje tumora na mozgu ili kod tretmana neizlječivih oblika epilepsije) moguće je napraviti snimanje aktivnosti mozga koristeći se makroelektrodama koje se prislone na moždanu ovojnicu. Ovom metodom koristio se Wilder Penfield u svojim istraživanjima somatosenzorne mape o kojima je bilo više riječi u 14. poglavlju.

20.3. Elektroencefalografija (EEG)

EEG je najstarija metoda za snimanje moždane aktivnosti koju je kreirao njemački psihijatar Hans Berger (1873. – 1941.) početkom 20. stoljeća. EEG se prije svega upotrebljava u kliničkoj praksi za detekciju odstupajućih uzoraka moždane aktivnosti koji se javljaju kod epilepsije ili poremećaja spavanja. Metoda se zasniva na činjenici da se aktivni neuron ponaša kao dipol jer se u njegovu dendritskom stablu javlja manjak, a na aksonu višak pozitivnog naboja. Kada se zbroji mnoštvo takvih dipola, oni stvaraju električno polje koje se može detektirati pomoću elektrode koja je prislonjena na glavu. Elektrode se postavljaju tako da prekriju cijeli mozak, a označavaju se s obzirom na režanj iznad kojeg snimaju aktivnost. EEG valovi se dijele s obzirom na frekvencijski raspon na:

- delta: 0.1 – 3.5 Hz
- teta: 4 – 7.5 Hz
- alfa: 8 – 13 Hz
- beta: 14 – 30 Hz
- gama: više od 30 Hz.

Delta valovi javljaju se pri dubokom (ili sporovalnom) spavanju, teta valovi su povezani s aktivacijom hipokampusa i njegovom ulogom u prostornoj navigaciji i konsolidaciji pamćenja, beta- i gama-valovi se javljaju pri stanju povišene budnosti i pažnje, ali i tijekom REM spavanja, a alfa-aktivnost se javlja kod stanja fizičke i mentalne opuštenosti, kada zatvorimo oči i ne radimo ništa. Postoje i specifični uzorci valova kao što su vretenasti (sigma) valovi koje obilježavaju postupni porast ili pad amplitude vala, a koji

se mogu javljati pri frekvencijama između 7 i 14 Hz ili sporijim frekvencijama između 0.1 i 0.2 Hz. Ove valove generira talamus i povezani su sa spavanjem.

EEG se upotrebljava i u istraživačke svrhe metodom pod nazivom **potencijali izazvani događajem** (engl. *event-related potentials* – ERP). Kod ERP-a mjeri se moždana aktivnost koju izaziva neki događaj kao što je zadavanje podražaja. Postoje egzogene i endogene komponente ERP-a. Egzogene komponente, koje se još nazivaju i evocirani potencijali, povezane su s fizičkim obilježjima podražaja i javljaju se rano u EEG signalu (prije 100 ms od zadavanja podražaja). S druge strane, endogene komponente su neovisne od fizičkih obilježja podražaja i reflektiraju kognitivnu obradu informacija. Endogene komponente mogu se podijeliti s obzirom na vrijeme ili redoslijed nastanka i na polaritet. Polaritet može biti pozitivan (P) ili negativan (N), a brojevi označavaju redoslijed javljanja nakon zadavanja podražaja. Tako, na primjer, P1 i N1 označavaju prvi pozitivni i negativni otklon koji se javlja oko 100 ms nakon zadavanja podražaja i povezani su sa senzornom obradom podražaja. N2 komponenta predstavlja negativni otklon koji se javlja oko 200 ms nakon zadavanja podražaja. Još se naziva i negativnost nepoklapanja (engl. *mismatch negativity*) jer se javlja u situaciji kada se prezentira podražaj koji se fizički razlikuje od niza podražaja koji su prethodno prezentirani. Na primjer, N2 će se pojaviti kada se prezentira visoki ton nakon što se prethodno prezentirao niz niskih tonova.

Najviše istraživana komponenta je P3 koja predstavlja pozitivni otklon koji se javlja oko 300 ms nakon zadavanja podražaja. Pretpostavlja se da je P3 povezan s usmjeravanjem pažnje i osvježavanjem informacija u radnom pamćenju. P3 se može izazvati u različitim eksperimentalnim situacijama, ali najčešće se upotrebljava paradigma neobičnosti (engl. *oddball paradigm*). U ovoj paradigmi prezentiraju se nizovi tonova koji se izmjenjuju po visini pri čemu se jedan podražaj pojavljuje rjeđe te predstavlja neobičnost. Na primjer, možemo odabrati tonove visine 1000 i 2000 Hz pri čemu se ton od 2000 Hz pojavljuje u 20 % slučajeva te će izazvati aktivaciju P3 vala. Kao što vidimo, protokol za aktiviranje P3 vala je sličan kao i kod N2 vala, ali postoje dvije bitne razlike. Prvo, P3 se javlja i kada izostane prezentacija očekivanog podražaja. Dakle, u nizu tonova možemo ubaciti tišinu na mjestu gdje bi se trebao pojaviti jedan od tonova i to će aktivirati P3. Drugo, P3 se javlja samo ako je ispitanik usmjerio pažnju na podražaj, dok se N2 javlja automatski neovisno o tome gdje je pažnja usmjerena. Na kraju spomenimo i N4, a to je negativni otklon koji se javlja oko 400 ms nakon zadavanja podražaja. On se javlja kada ispitanik detektira semantičke anomalije u prezentiranoj rečenici.

20.4. Magnetoencefalografija (MEG)

Svako električno polje okomito na sebe generira i magnetsko polje. Stoga i dipoli koji nastaju neuronskom aktivnošću stvaraju magnetska polja. Međutim, magnetska polja koja proizvodi ljudski mozak su vrlo slaba, manja od milijuntog dijela jačine magnetskog polja Zemlje. Zbog toga je potreban poseban uređaj za njihovo snimanje, a on se naziva uređaj supravodljive kvantne interferencije (engl. *Superconducting Quantum Interference Device* – SQUID). Ključan aspekt ovog uređaja je da mora postići stanje supravodljivosti hlađenjem do temperature blizu 0º kelvina (najniže moguće temperature u prirodi). S obzirom na to da je SQUID veoma osjetljiv, potrebno ga je zaštititi od vanjskoga magnetskog šuma tako da ga se smješta u aluminijski sarkofag koji se postavlja duboko pod zemlju. Zbog toga je ovo iznimno skupa tehnika.

Za razliku od električnih polja koje snima EEG, magnetska polja koja se snimaju MEG-om imaju smjer, njihova jačina opada pravilno u funkciji udaljenosti od izvora (točnije s kvadratom udaljenosti) i ne ometa ih tkivo (moždana ovojnica, lubanja, koža) koje se nalazi između izvora signala u mozgu i detektora. Zbog navedenih obilježja, MEG ima bolju prostornu rezoluciju od EEG-a, što znači da može preciznije lokalizirati izvore magnetskih polja nego što EEG može lokalizirati izvore električnih polja. Također, kao i EEG, MEG ima izvrsnu vremensku rezoluciju, što znači da detektira promjene u jačini magnetskih polja upravo u trenutku kada se one događaju, tj. nema kašnjenja kao kod drugih metoda koje ćemo opisati u sljedećim dvama poglavljima. MEG se može upotrebljavati i za istraživanje promjena u neuronskoj aktivnosti koja je izazvana događajem, slično kao i ERP (ova se tehnika naziva *event-related magnetic fields* – ERF). Nedostatak MEG-a je da – pored kompliciranog dizajna i skupoće – ne može detektirati aktivnost neurona koji su položeni okomito na površinu kore jer njihovo magnetsko polje ne izlazi izvan lubanje. U tom su smislu EEG i MEG komplementarne metode jer EEG „vidi" aktivnost upravo onih neurona koji se ne mogu detektirati MEG-om i obratno.

20.5. Funkcionalna magnetska rezonancija (fMRI)

Promjene u neuronskoj aktivnosti praćene su promjenama u drugim fiziološkim funkcijama kao što su promjene u protoku krvi ili zasićenosti krvi kisikom. BOLD (engl. *Blood Oxygen Level Dependent*) je posebna vrsta funkcionalne magnetske rezonancije koja se zasniva na različitim magnetskim svojstvima arterijske i venozne krvi.

Krv ima magnetska svojstva zato što se kisik transportira krvlju putem molekule hemoglobina koja u sebi ima atom željeza. Arterijska krv u kojoj je kisik vezan na hemoglobin se ponaša kao dijamagnetska tvar, tj. tvar koju odbija vanjsko magnetsko polje. S druge strane, venozna krv u kojoj je hemoglobin slobodan, odnosno na njega nije vezan kisik, ponaša se kao paramagnetska tvar, što znači da je privlači vanjsko magnetsko polje. Kada se u nekom području mozga pojača neuronska aktivnost, dolazi do povećane potražnje za kisikom što dovodi do povećanja volumena arterijske krvi, a to za posljedicu ima pojačanje BOLD signala. Na prvi pogled čini se da bi trebalo biti obratno, tj. da će pojačani zahtjev za kisikom dovesti do smanjenja volumena arterijske krvi jer se kisik apsorbira u neuronima i glija stanicama. Međutim, pojačani protok krvi dovodi više arterijske krvi nego što treba, odnosno više nego što neuroni mogu apsorbirati kisik, pa je stoga volumen arterijske krvi veći nego u stanju mirovanja.

Kako bismo odredili koja su područja uključena u izvođenje nekog zadatka, potrebno je usporediti dvije situacije: 1) eksperimentalna situacija koja je predmet interesa i 2) kontrolna situacija koja služi kao referentna točka za procjenu veličine promjene BOLD signala u odnosu na eksperimentalnu situaciju. Na primjer, ako nas zanima koje neuronske strukture sudjeluju u detekciji svjetla, dovoljno je usporediti BOLD signal u situaciji kada je svjetlo upaljeno sa situacijom kada je svjetlo ugašeno (tj. ispitanik gleda u potpunom mraku). Međutim, ako nam je cilj istražiti koje su neuronske strukture uključene u percepciju lica, tada kontrolna situacija ne može biti takva da samo isključimo svjetlo, nego moramo osmisliti podražaj koji ima sve elemente kao i lice (boje, oblike, teksture), ali ispitanicima ne izgleda kao lice. Dakle, za interpretaciju rezultata od iznimne je važnosti odabrati adekvatan kontrolni zadatak što nije uvijek lako.

Krv kola mozgom sporije nego što se odvijaju promjene u neuronskoj aktivnosti. Zbog toga BOLD signal uvijek kasni za neuronskim događajima za otprilike 2 do 6 sekundi. BOLD signal dostiže svoj maksimum u periodu od 6 do 10 sekundi, a zatim postupno opada do negativnih vrijednosti, dok se konačno ne stabilizira na nuli. Nadalje, BOLD signal reflektira aktivnost velike grupe neurona. Procjenjuje se da jedan voksel (volumetrijski piksel) odgovara volumenu od 1 mm^3 kore mozga. U takvoj „kockici“ korteksa nalazi se otprilike 10 000 neurona od koji su tri četvrtine ekscitacijski, a jedna četvrtina inhibicijski neuroni. Iz ovih podataka proizlaze glavni nedostaci BOLD signala. BOLD ima slabiju vremensku, ali bolju prostornu rezoluciju u usporedbi s EEG-om i MEG-om. Međutim, BOLD signalom ne možemo „snimiti“ pojedinačni neuron kao što to možemo mikroelektrodama u tehnici snimanja jedne stanice. Također, ne možemo razlikovati ekscitatorne od inhibitornih neurona. Naime, i ekscitatorni i inhibitorni neuroni trebaju

kisik za svoj rad pa pojačani BOLD signal može odražavati i inhibiciju cijelog područja korteksa (zbog selektivne aktivacije inhibitornih neurona), a ne aktivaciju tog područja.

Problem povezan s prethodnim pitanjem je što nije do kraja razjašnjeno koji aspekt rada neurona ima najveće potrebe za kisikom. Općenito se smatra da je to mehanizam generiranja akcijskih potencijala. Stoga bi frekvencija okidanja akcijskih potencijala trebala biti pozitivno povezana s jačinom BOLD signala. Međutim, u nekoliko istraživanja se pojavila disocijacija između neuronske aktivnosti i BOLD signala pri čemu je BOLD signal bio jak kada je neuronska aktivnost bila slaba. Ovo upućuje na zaključak da bi i drugi elementi neurona kao što je sinaptički prijenos i dendriti mogli biti izvor BOLD signala. Drugim riječima, moguće je da BOLD signal zapravo ne oslikava neuronsku aktivnost mjerenu frekvencijom okidanja akcijskih potencijala, nego ulazne signale koji dolaze do neurona iz drugih izvora. S obzirom na to da ovo pitanje o prirodi neurovaskularne veze nije do kraja razjašnjeno, potreban je dodatan oprez pri interpretaciji rezultata dobivenih BOLD signalom.

20.6. Pozitronska emisijska tomografija (PET)

Ova metoda koristi se ionizirajućim zračenjem kako bi se stekla slika o tome kako se u mozgu raspoređuje radioaktivna tvar koja se unosi u organizam. Radioaktivne molekule su nestabilne te prelaze u stabilno stanje kada emitiraju čestice. U slučaju PET-a upotrebljava se poseban oblik glukoze u kojem je ugrađen radioaktivni izotop flora ili voda u kojoj se nalazi radioaktivni izotop kisika. U oba slučaja, radioaktivne molekule emitiraju pozitron, odnosno pozitivno nabijeni elektron (antielektron). Pozitron je oblik antimaterije koji se u doticaju s materijom poništava i pretvara u foton. Kada se sudare pozitron i elektron, oba se pretvore u fotone koji putuju u suprotnim smjerovima od mjesta sudara. PET se koristi detektorima koincidencije koji mogu detektirati vrlo male razlike u vremenu dolaska dvaju fotona iz suprotnih smjerova kako bi se točno rekonstruiralo mjesto njihova sudara. Radioaktivna tvar putuje krvlju te će veće emisije te tvari i posljedično veće emisije fotona biti u onim područjima mozga koji su aktivniji te trebaju veću količinu glukoze i kisika. Pri tome treba naglasiti da PET mjeri apsolutni protok krvi u mozgu za razliku od BOLD signala koji mjeri samo relativni odnos arterijske i venozne krvi. Dakle, PET daje direktnu mjeru potrošnje glukoze ili kisika u nekom području pa nije potrebno dizajnirati poseban kontrolni zadatak za usporedbu rezultata između dviju situacija kao kod BOLD signala. Važna prednost PET-a pred drugim tehnikama je da osim oslikavanja

potrošnje glukoze i kisika, može oslikati i distribuciju drugih tvari u mozgu kao što su neurotransmiteri. Na primjer, može se oslikati distribucija dopamina tako da se kreira radioaktivna molekula koja se veže samo na receptore dopamina.

Nedostaci PET-a su korištenje ionizirajućeg zračenja što predstavlja zdravstveni rizik za ispitanike. Stoga je preporuka da isti ispitanik ne bi smio sudjelovati u više od dva do pet snimanja godišnje. PET ima najslabiju vremensku rezoluciju od svih opisanih metoda. Da bi se kreirala snimka na osnovi glukoze s radioaktivnim florom, potrebno je oko 40 minuta, dok je za snimanje s radioaktivnim kisikom u vodi potrebna minuta i pol. S druge strane, mentalna aktivnost se odvija mnogo brže kao što nam sugeriraju istraživanja iz mentalne kronometrije. Perceptivno grupiranje, usmjeravanje pažnje ili prepoznavanje objekata odvijaju se za manje od sekunde. Stoga je PET snimka kontaminirana mnogim drugim mentalnim aktivnostima koje nemaju veze s funkcijom koju želimo istražiti. Na kraju treba spomenuti da se obično ne može dobiti pouzdana PET snimka samo na osnovi jednog ispitanika te je potrebno uprosječiti snimke većeg broja ispitanika što predstavlja problem jer se ljudi razlikuju po veličini i obliku glave. Stoga je snimke potrebno transformirati u zajednički referentni okvir. Takav postupak smanjuje preciznost lokalizacije neuronske aktivnosti povezane s pojedinom funkcijom.

20.7. Optičko oslikavanje mozga (fNIRS)

Koristeći se infracrvenim laserskim svjetlom, moguće je istovremeno steći uvid u lokalizaciju funkcija kao i dinamiku neuronske aktivnosti. Izvor svjetla postavi se nad glavu, a nekoliko centimetra dalje se postave detektori koji mjere apsorpciju i raspršenje svjetla dok prolazi kroz tkivo. Razlikujemo spori i brzi signal. **Spori signal** oslanja se na informaciju o apsorpciji svjetla koja je povezana s koncentracijom tvari u mozgu. Slično kao i kod BOLD signala, spori signal prati promjene u protoku krvi koje su izazvane zahtjevima zadatka. Međutim, za razliku od BOLD signala koji predstavlja omjer između arterijske i venske krvi, spori signal može nezavisno izmjeriti apsorpciju svjetla u arterijskoj i venskoj krvi. Spori signal javlja se sekundu i pol nakon što se pojača neuronska aktivnost i jenjava nekoliko sekundi nakon što se aktivnost smanji na početnu razinu. **Brzi signal** zasniva se na informaciji o raspršenju svjetla i povezan je s fiziološkim procesima kao što je oticanje neurona i glija zbog njihove pojačane aktivacije. Ovaj se signal javlja istovremeno s pojačanjem neuronske aktivnosti, a može se pratiti svakih 20 ms, te stoga ima jako dobru vremensku rezoluciju. Posebna vrsta brzog signala je optički signal izazvan

događajem (*Event-Related Optical Signal* – EROS) koji, kao što i samo ime sugerira, omogućuje praćenje neuronske aktivnosti koju izaziva zadavanje podražaja slično kao i kod ERP-a. Glavni nedostatak optičkog oslikavanja je u tome što se previše svjetla apsorbira prolaskom kroz tkivo pa se ne mogu oslikati strukture koje su položene dublje u mozgu.

20.8. Transkranijalna magnetska stimulacija[23] (TMS)

Ova tehnika omogućava mijenjanje neuronske aktivnosti putem magnetskih pulseva koji privremeno i reverzibilno onesposobe dio korteksa. Upotrebljavaju se zavojnice kružnog oblika ili u obliku osmice kako bi se generiralo magnetsko polje koje dalje kreira električno polje koje ometa tekuću aktivnost neurona. Drugim riječima, neuroni su privremeno onesposobljeni za obavljanje funkcije za koju su specijalizirani. Nakon što magnetsko polje prestane djelovati, neuroni se vraćaju u normalno stanje. Postoji TMS jednog pulsa i repetitivni TMS u kojem se frekvencijom od oko 50 Hz zadaju nizovi magnetskih pulseva u trajanju između desetaka do nekoliko stotina ms.

TMS se može upotrebljavati kao potvrda nalaza o posljedicama ozljeda mozga koji su dobiveni u studijama slučajeva. Ako su takve studije pokazale da je neko područje važno za određenu mentalnu funkciju, onda sličan ispad možemo očekivati kod zdravih ispitanika kada se nad istim područjem primjeni TMS. Na primjer, repetitivni TMS nad područjem V5 dovodi do toga da ispitanik privremeno ne može percipirati gibanje, slično kao što se događa kod osoba s cerebralnom akinetopsijom, poremećajem kojeg obilježava nemogućnost percepcije gibanja zbog ozljede područja V5. TMS nam može pomoći u rješavanju važnih pitanja na koja se nije moglo odgovoriti korištenjem samo bihevioralnih metoda. Na primjer, aktivira li mentalna imaginacija primarno vidno područje V1? PET i fMRI studije nisu dale jednoznačan odgovor na ovo pitanje. Međutim, primjenom TMS-a nad područjem V1, dok je zadatak ispitanika bio da zatvorenih očiju zamisle poznatu vidnu scenu, pokazalo je da ispitanici nisu mogli obaviti zadatak. To je uputilo na zaključak da V1 ima važnu ulogu u generiranju mentalnih slika kao što ima i u samoj vidnoj percepciji. Drugo važno pitanje je što se događa s neuronima u V1 kod osoba koje su slijepe od rođenja? Kod takvih osoba neuroni u V1 nikad nisu primili

[23] U većini knjige je za zadavanje podražaja korišten termin „podraživanje", a ne „stimulacija". Međutim, za tehnike koje se ovdje opisuju se najčešće rabe akronimi TMS, tDCS i drugi koji su izvedeni iz engleskog naziva koji sadrži riječ *stimulation*. Stoga smo ovdje ipak ostavili „stimulacija" kako bi se dobila bolja kompatibilnost s navedenim akronimima.

signale iz lateralne koljenaste jezgre. Primjena TMS-a nad područjem V1 pokazalo je da slijepi ispitanici nisu mogli čitati Brailleovo pismo. To je uputilo na plastičnost mozga, odnosno njegovu sposobnost da se reorganizira u izvanrednim okolnostima jer su neuroni u V1 koji su inače specijalizirani za primanje i obradu vidnih informacija postali, u nedostatku vidnih podražaja, specijalizirani za obradu haptičkih informacija.

TMS se može upotrebljavati i u terapijske svrhe kao što pokazuju istraživanja primjene TMS-a nad frontalnim režnjem kod osoba oboljelih od depresije. Međutim, TMS ima dva važna nedostatka. Prvi je da kod ispitanika može izazvati mučninu i glavobolju, a u nekim slučajevima zabilježeni su i epileptički napadi. Istraživanja na životinjama su pokazala da dugotrajna primjena TMS može izazvati trajne strukturne promjene na neuronima. Zbog toga se TMS mora upotrebljavati uz oprez i primjenu strogih pravila. Drugi nedostatak je da može dosegnuti samo neurone u površinskim slojevima kore mozga, dok neuroni u dubljim slojevima kore kao i neuroni u supkortikalnim područjima ostaju nedostupni.

20.9. Transkranijalna električna stimulacija (tDCS, tACS, tRNS)

Transkranijalna električna stimulacija obuhvaća skup metoda kojima se pušta slaba struja kroz lubanju kako bi se stimulirao mozak. Za razliku od TMS-a koji direktno utječe na okidanje akcijskih potencijala, električna je stimulacija mnogo slabija i ne može izazvati okidanje akcijskih potencijala. Razlog tomu je što magnetska polja prolaze kroz lubanju bez ometanja te je snaga magnetskog pulsa unutar lubanje jednaka snazi na zavojnici koja ga generira. S druge strane, koža i lubanja predstavljaju izolator za električnu struju te je snaga struje unutar lubanje mnogo manja od one na elektrodama koje ju generiraju. Stoga se mora primijeniti dovoljno snažna struja kako bi se „probila" unutar lubanje. Međutim, mora se paziti i da struja ne bude prejaka jer može izazvati neugodu, pa čak i opekline na koži glave. Jakost struje izražava se u miliamperima (mA) i tipično se upotrebljava struja u rasponu od 1 do 2 mA. Struja jača od 5 mA može izazvati bol. Zbog navedenog ograničenja, električna stimulacija ima neuromodulacijski učinak, tj. utječe na membranski potencijal neurona i time povećava ili smanjuje vjerojatnost okidanja akcijskog potencijala, ali ga ne može sama izazvati.

Najčešće korištena metoda je transkranijalna stimulacija istosmjernom strujom (engl. *transcranial direct current stimulation – tDCS*) u kojoj se primjenjuje struja fiksne jačine u vremenskom periodu od nekoliko minuta do nekoliko desetaka minuta. Na glavu se postave dvije elektrode, anoda i katoda. Puštanjem struje, kortikalno područje ispod ano-

de se depolarizira, dok se područje ispod katode hiperpolarizira. Stoga je položaj anode bitan i određen je istraživačkim pitanjem na koje želimo odgovoriti, dok se katoda može smjestiti na neko mjesto udaljeno od mozga kao što je pored oka ili na podbradak. Električna stimulacija može se primijeniti dok ispitanik izvodi zadatak od interesa ili se može primijeniti 10 do 20 minuta prije izvođenja zadatka kako bi se ispitala trajnost efekta stimulacije. Kod nekih ispitanika tDCS izaziva neugodne taktilne doživljaje slične trncima.

Druga metoda je transkranijalna stimulacija izmjeničnom strujom (engl. *transcranial alternating current stimulation – tACS*) u kojoj jačina struje sinusno varira frekvencijom koja se kreće u rasponu od nekoliko Hz pa sve do preko 100 Hz. Ova se metoda upotrebljava za ispitivanje neuronskih oscilacija. Kao što znamo iz poglavlja o EEG-u, neuronska aktivnost prirodno oscilira, i to na različitim frekvencijama ovisno o fiziološkom stanju ispitanika kao i o aktiviranju kognitivnih funkcija (npr. pažnje) te se može istraživati hoće li se takve prirodne oscilacije sinkronizirati s ritmom koji je generiran izvana. U ovoj metodi, jačina struje varira između maksimalno pozitivne i maksimalno negativne jačine na objema elektrodama (npr. između -1 do +1 mA). Postoji i posebna varijanta ove metode u kojoj jačina struje oscilira samo unutar pozitivnog raspona ili samo unutar negativnog raspona jačine struje (npr. između +0.5 i +1.5 mA). Ova se metoda naziva oscilatorni tDCS (engl. *oscillatory tDCS – o-tDCS*). Na kraju, jačina struje može varirati i po slučaju kroz vrijeme pa se ova metoda naziva transkranijalna stimulacija slučajnim šumom (engl. *transcranial random noise stimulation – tRNS*). Istraživanja pokazuju da tRNS proizvodi snažniji efekt od tDCS-a i ne izaziva neugodne taktilne doživljaje koje smo naveli u prethodnom pasusu te se pretpostavlja da će se ova metoda sve više upotrebljavati u budućnosti.

20.10. Istraživanja ljudi s ozljedama glave (neuropsihologijska procjena)

Istraživanja s ljudima koji su pretrpjeli ozljedu mozga pružaju nam važne informacije o lokalizaciji funkcija u mozgu. Naime, ne sudjeluje cijeli mozak u obavljanju pojedine kognitivne funkcije, nego su određena kortikalna područja specijalizirana za njezino obavljanje. Na primjer, okcipitalni režanj specijaliziran je za vid, a gornji dijelovi temporalnog režnja za sluh. Istraživači se koriste dvama pristupima u istraživanju posljedica ozljeda mozga. Prvi je pristup usmjeren na pitanje do kakvih promjena u kognitivnom funkcioniranju dovodi ozljeda određenog područja mozga. U ovom slučaju, istraživač, u suradnji s liječnicima, pronalazi ljude koji su pretrpjeli slične ozljede i ispituje koje kognitivne funk-

cije su narušene, a koje su ostale sačuvane primjenjujući različite testove i zadatke. Drugi pristup stavlja naglasak na kognitivnu funkciju. U ovom slučaju, istraživač traži ljude koji pokazuju slične ponašajne simptome bez obzira na to kakvu su ozljedu pretrpjeli. Na primjer, ljudi s jednostranim zanemarivanjem ne mogu usmjeriti pažnju u lijevu stranu prostora, odnosno zanemaruju sve što se tamo nalazi. Ovaj poremećaj najčešće nastaje nakon ozljede parijetalnog režnja desne hemisfere, ali otkriveni su i slučajevi jednostranog zanemarivanja nakon ozljede bazalnih ganglija, talamusa i frontalnog režnja.

Važno pitanje, s obzirom na lokalizaciju, je koje su funkcije međusobno nezavisne. Odgovor na ovo pitanje pruža nam **metoda dvostruke disocijacije**. Dvostruka disocijacija nastaje kada ozljeda jednog područja na kori mozga izaziva poremećaj u funkciji A, ali ne i u funkciji B, dok ozljeda drugog područja izaziva poremećaj u funkciji B, ali ne i u funkciji A. U tom slučaju zaključujemo da su funkcije A i B nezavisne. Najpoznatiji primjer dvostruke disocijacije je onaj između Brocine i Wernickeove afazije. Ova disocijacija pokazuje da su razumijevanje i produkcija govora nezavisne funkcije. Brocina afazija je poremećaj u produkciji govora pri čemu je razumijevanjem govora sačuvano, a javlja se nakon ozljede područja u frontalnom režnju (Broadmannova polja 44 i 45). S druge strane, Wernickeova afazija je poremećaj u razumijevanju govora koji nije praćen problemima s produkcijom govora, a javlja se nakon ozljede područja u temporalnom režnju (Broadmannovo polje 22).

Iako istraživanja ljudi s ozljedama glave pružaju obilje vrijednih podataka o tome kako su kognitivne funkcije organizirane u mozgu, i ova metoda ima nedostataka zbog čega je potreban oprez u donošenju zaključaka. Prvi problem odnosi se na veliki varijabilitet među ispitanicima. Oni se razlikuju po dobi, razini obrazovanja, socioekonomskom statusu, životnim iskustvima i mnogim drugim obilježjima. Također, razlikuju se po stavovima o svojem stanju, socijalnoj podršci i vrsti rehabilitacije koju dobivaju, kao i razini suradljivosti tijekom rehabilitacije. Drugi se problem odnosi na veliki varijabilitet u veličini i lokaciji ozljeda kao i njihovoj težini. Svi ovi faktori stvaraju „šum“ u podacima i time otežavaju precizno lociranje kortikalnih struktura uključenih u izvođenje kognitivnih funkcija.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

U ovom poglavlju nismo navodili reference, nego smo ga napisali kombinirajući dva izvora koja ovdje navodimo kao preporuku za daljnje čitanje, a to su Newman (2019) i Banich i Compton (2023).

LITERATURA

BANICH, M. T. i COMPTON, R. J. (2023). *Cognitive neuroscience* (5. izdanje). Cambridge University Press.

NEWMAN, A. (2019). *Research methods in cognitive neuroscience*. Sage.

PRILOZI

5

OSJETI I PSIHOFIZIKA

21.
Kvantitativni aspekti psihofizičkih metoda

U ovom poglavlju prikazani su matematički i statistički postupci koji se upotrebljavaju za izračun različitih psihofizičkih parametara. Poglavlje možemo shvatiti kao dopunu cjeline o psihofizici koja pruža detaljniji uvid u teme koje su samo načete u glavnom tekstu i koje bi tamo predstavljale preveliku distrakciju i otežale razumijevanje gradiva. Naravno, ovo poglavlje postaje nezaobilazno kada treba analizirati konkretne psihofizičke podatke.

21.1. Izračun parametara psihofizičke funkcije

Psihofizička funkcija povezuje izvedbu ispitanika na psihofizičkom zadatku (proporcija točnih odgovora) s obilježjima podražaja (intenzitet, veličina, trajanje). Prikupljeni podaci iz psihofizičkog eksperimenta su proporcije točnih odgovora i grešaka izmjerene na različitim razinama intenziteta podražaja. Međutim, takvi podaci dobiveni su ograničenim brojem pokušaja te predstavljaju samo procjenu stvarnih vjerojatnosti kojima ispitanik generira odgovore. Stoga nam je potreban statistički model koji opisuje vezu između intenziteta podražaja i stvarnih vjerojatnosti odgovora. Općenito, psihofizička funkcija ψ može se opisati kao

$$\psi = (x; \alpha, \beta, \gamma, \lambda) = \gamma + (1 - \gamma - \lambda)\, F(x; \alpha, \beta)$$

gdje x označava intenzitet podražaja, α predstavlja osjetni prag, β predstavlja nagib ili gradijent funkcije, γ predstavlja proporciju pogađanja (vjerojatnost davanja točnog odgovora kada osjetni mehanizam nije detektirao podražaj), a λ predstavlja proporciju grešaka (vjerojatnost davanja netočnog odgovora koji je neovisan o intenzitetu podražaja).

Funkcija $F(x; \alpha, \beta)$ opisuje stvarnu vjerojatnost detekcije podražaja za ispitivani osjetni mehanizam (Kingdom i Prins, 2016, Treutwein i Strasburger, 1999). Drugim riječima, parametri α i β daju nam uvid u svojstva osjetnog mehanizma i njih želimo procijeniti iz izmjerenih podataka. S druge strane parametri γ i λ opisuju pristranosti odnosno sklonosti ispitanika koje su neovisne od osjetnog mehanizma, u skladu s postavkama teorije detekcije signala (4. poglavlje). Kao F mogu se upotrebljavati različite funkcije kao što su kumulativna normalna distribucija, logistička funkcija, Weibullova, Quickova ili Gumbelova funkcija. Na primjer, logistička funkcija F_L opisana je formulom

$$F_L(x; \alpha, \beta) = \frac{1}{1 + \exp(-\beta (x - \alpha))}.$$

Detaljan opis svih funkcija, njihovih svojstava kao i situacija u kojima se upotrebljavaju dali su Kingdom i Prins (2016). Ponekad istraživači upravo žele ispitati koja od navedenih funkcija bolje opisuje podatke te se više navedenih funkcija upotrebljava za procjenu parametara iz istih podataka, a zatim se uspoređuje koja od funkcija bolje prianja uz dane podatke.

Parametri psihofizičke funkcije procjenjuju se iz empirijskih podataka statističkom metodom poznatom pod nazivom **procjena najveće šanse** (engl. *maximum likelihood estimation*). Danas je to popularna metoda na kojoj se zasniva linearno modeliranje mješovitih efekata (engl. *linear mixed-effects modelling*) koje se još ponekad naziva i hijerarhijsko linearno modeliranje (engl. *hierachical linear modelling*). Cilj procjene najveće šanse je pronaći onu kombinaciju parametara koja ima najveću šansu da je proizvela opažene podatke. Preciznije, traži se najveća vrijednost funkcije šanse (engl. *likelihood function*) u prostoru koji čine odabrani parametri (Treutwein i Strasburger, 1999). Procjena najveće šanse zasniva se na matematičkom postupku optimizacije funkcije. Stoga su za procjenu parametara potrebni specijalizirani programski paketi kao što su MATLAB, Python ili R koji imaju implementirane algoritme za optimizaciju funkcije. Kako bi se olakšao ovaj postupak, Kingdom i Prins (2016) su napravili Palamedes, skup naredbi u programskom paketu MATLAB koji omogućava procjenu parametara i grafičko prikazivanje psihofizičke funkcije.

Pri procjeni parametara psihofizičke funkcije, najčešće se parametri γ i λ fiksiraju na neke konstantne vrijednosti, a samo se α i β procjenjuju iz podataka (iako je moguće i da se svi paramatri procijene iz podataka). Kod metode prisilnog izbora (4. poglavlje), parametar γ se postavi kao $1/n$ gdje je n broj alternativa, odnosno podražajnih inter-

vala između kojih ispitanik bira. S druge strane, kod da/ne metode, γ se postavi na 0. Parametar λ predstavlja smetnju jer nam ne govori ništa o osjetnom mehanizmu koji istražujemo, tako da se obično postavi na neku malu vrijednost, primjerice 0.02, a ponekad se jednostavno postavi na 0. Procjena parametara psihofizičke funkcije metodom najveće šanse ponekad ne uspijeva zbog toga što algoritam za optimizaciju funkcije šanse ne uspijeva konvergirati k rješenju. Najčešći razlog za to je premali broj podataka koji nisu dovoljni za preciznu procjenu parametara. Stoga je najvažniji savjet pri planiranju psihofizičkog eksperimenta osigurati dovoljno velik broj pokušaja na svakoj razini intenziteta podražaja jer veći broj pokušaja znači i precizniju procjenu parametara. Preporuka je da se napravi minimalno 400 mjerenja na svakom intenzitetu podražaja. Kako to zahtijeva mnogo vremena i naporno je za ispitanika, razvijene su adaptivne metode koje omogućuju pouzdanu procjenu parametara psihofizičke funkcije uz mnogo manji broj pokušaja kao što smo opisali u poglavlju 2.5. (Kingdom i Prins, 2016).

Kao što znamo iz 2. poglavlja, prema klasičnoj psihofizici, pretpostavljalo se da ispitanici uvijek daju nepristrane odgovore te se metodama klasične psihofizike ne može odrediti proporcija pogodaka i proporcija grešaka. Ako postavimo parametre γ i λ na 0, tada se procjena parametara psihofizičke funkcije može napraviti linearnom regresijskom analizom nakon transformacije podataka. Naime, proporcije pogodaka mogu se transformirati u z-vrijednosti čime psihofizička funkcija postaje pravac čiji se parametri izračunaju regresijskom analizom (Gescheider, 1997). Nadalje, regresijski pravac može se selektivno otežati ponderima koji su obrnuto proporcionalni očekivanoj grešci u podacima. Također, osmišljen je iterativni postupak izračuna pondera koji omogućava da se procjene dobivene ponderiranom regresijskom analizom približavaju procjeni dobivenoj metodom najveće šanse. Danas se ovaj postupak naziva generalizirani linearni model (Treutwein i Strasburger, 1999). Dakle, ako imamo razloga vjerovati da ispitanici nisu pristrani u davanju odgovora, možemo se koristiti generaliziranim linearnim modelom za procjenu parametara psihofizičke funkcije.

21.2. Pojednostavljeni postupak izračuna praga za metodu konstantnih podražaja

Početkom 20. stoljeća, prije pojave modernih računala, bilo je komplicirano izračunati i regresijsku analizu. Stoga su psihofizičari osmislili pojednostavljene postupke za izračun praga, a da se izbjegne procjena parametara putem statističkih metoda opisanih

u prethodnom poglavlju. Ovdje ćemo prikazati jedan takav postupak poznat kao metoda zbrajanja (Bujas, 1981).

Apsolutni prag (*AP*) računa se prema formuli

$$AP = S_j - \frac{i}{2} - i\sum p$$

gdje S_j predstavlja najmanji intenzitet podražaja kod kojeg je detekcija bila potpuna (100 %), i predstavlja veličinu intervala među podražajima, a $\sum p$ predstavlja zbroj proporcija svih odgovora DA. Varijabilitet procjene apsolutnog praga možemo odrediti pomoću formule

$$\sigma = i\sqrt{2\sum p_k - \left(\sum p\right)^2 - \sum p}$$

Tablica 21.1. Rezultati jednog ispitanika pri mjerenju apsolutne osjetljivosti na električki izazvane fosfene

	Jačina struje (μA)							
Pokušaj	**0**	**20**	**40**	**60**	**80**	**100**	**120**	**140**
1.	–	–	?	–	+	+	+	+
2.	?	–	–	–	?	?	+	+
3.	–	–	–	?	–	+	+	+
4.	–	?	–	?	–	?	+	+
5.	–	–	+	–	+	+	?	+
6.	–	–	–	–	+	+	+	+
7.	–	–	–	+	?	–	+	+
8.	–	?	–	–	?	+	+	+
9.	?	–	–	–	+	+	+	+
10.	–	–	?	–	–	+	+	+
11.	–	–	–	+	+	+	?	+
12.	–	–	–	–	–	?	+	+
13.	–	?	–	?	+	+	+	+
14.	–	–	–	–	+	+	+	+
f_+	1	1.5	2	3.5	8.5	11.5	13	14

gdje je σ standardna devijacija, a p_k predstavlja kumulativne proporcije odgovora DA. Ilustrirat ćemo izračun apsolutnog praga na primjeru. Bujas (1981) opisao je eksperiment u kojem se ispitivala apsolutna osjetljivost na električki izazvane fosfene (što su fosfeni opisali smo u poglavlju 10.1.5.). Elektrode se postave uz sljepoočnice i pita se ispitanika je li primijetio slabašan bljesak svjetla nakon što se kroz elektrode pusti kratak električni impuls. Jačina struje varirala je od 20 do 140 mikroampera (μA) sa skokovima od 20 μA. Rezultati jednog ispitanika su prikazani u tablici 21.1. Svaki intenzitet podražaja prezentiran je 14 puta. Mogući su odgovori da nije osjetio fosfen (–) ili ga je osjetio (+), a također imao je mogućnost reći da nije siguran (?).

Kako bismo izračunali apsolutni prag, najprije moramo odrediti koji je najmanji intenzitet podražaja koji je detektiran u 100 % pokušaja. U ovom primjeru to je 140 μA. Za sve ostale intenzitete podražaja moramo zbrojiti odgovore DA. Pri tome svaki + odgovor računamo kao 1 bod, a ako ispitanik nije bio siguran, dodjeljujemo tom odgovoru pola boda. Na taj način dobivamo frekvencije odgovora DA (f_+) koje se nalaze u zadnjem redu u tablici 21.1. Sljedeći korak je izračunati proporcije odgovora DA (p) i kumulativne frekvencije (p_k) što je prikazano u tablici 21.2.

Tablica 21.2. Frekvencije, proporcije odgovora DA i kumulativne proporcije za mjerenje apsolutne osjetljivosti na električki izazvane fosfene iz prethodne tablice

Jačina struje (μA)	f_+	p	p_k
20	1.5	0.107	0.107
40	2	0.143	0.250
60	3.5	0.250	0.500
80	8.5	0.607	1.107
100	11.5	0.821	1.928
120	13	0.929	2.857
140	14	1.0	

Kada zbrojimo proporcije $\sum p = 2.857$, i posebno kumulativne proporcije $\sum p_k = 6.749$, imamo sve potrebne podatke za izračun apsolutnog praga. Pri zbrajanju, ne uzimamo u obzir proporcije 1, nego samo one koje su manje od 1. Kada uvrstimo podatke u formule, pri čemu je skok u intenzitetu podražaja i = 20 μA, dobivamo

$$AP = 140 - \frac{20}{2} - 20 \cdot 2.857 = 72.86\ \mu A$$

$$\sigma = 20\sqrt{(2 \cdot 6.749) - 2.857^2 - 2.857} = 31.49$$

Vjerojatno ste primijetili da je bilo pokušaja u kojima podražaj nije prezentiran, tj. gdje je jačina struje bila 0 μA. U klasičnoj psihofizici odgovor DA u situaciji kada podražaja nema smatra se greškom opažanja koja se može korigirati. Korekcija se radi pomoću formule

$$p' = \frac{p - p_0}{1 - p_0}$$

gdje je p' korigirana proporcija, a p_0 je proporcija odgovora DA kada podražaj nije prezentiran. Pri tome se i odgovori *nisam siguran* također računaju kao greške, tako da je u našem primjeru $p_0 = 0.107$. Iz toga se mogu izračunati korigirane proporcije i kumulativne proporcije za sve intenzitete podražaja i na kraju dobiti korigirani apsolutni prag.

Pri ispitivanju diferencijalne osjetljivosti, donji (DP_-) i gornji (DP_+) diferencijalni prag računaju se prema formulama

$$DP_- = S_s + \frac{i}{2} + i\sum p_-$$

i

$$DP_+ = S_j - \frac{i}{2} - i\sum p_+$$

gdje je S_s najveći intenzitet varijabilnog podražaja koji je u 100 % pokušaja detektiran kao manji od standarda, S_j je najmanji intenzitet varijabilnog podražaja koji je u 100 % pokušaja detektiran kao veći od standarda, i predstavlja veličinu intervala među podražajima, $\sum p_-$ predstavlja zbroj proporcija svih odgovora „manji od standarda“, a $\sum p_+$ predstavlja zbroj proporcija svih odgovora „manji od standarda“. Pri zbrajanju proporcija odgovora p_- i p_+ ne uzimaju se u obzir proporcije 1.0, odnosno one u kojima je točnost maksimalna. Katkad se može dogoditi da ispitanik već kod najmanjeg ili najvećeg intenziteta podražaja nema proporciju 1.0. U tom slučaju, odredi se intenzitet podražaja za jednu stepenicu manji od najmanjeg ili za jednu stepenicu veći od najvećeg intenziteta korištenog u istraživanju za koju se pretpostavlja

da bi ga ispitanik uspio u 100 % slučajeva razlikovati od standarda i on se uvrštava u formulu kao S_s ili S_j.

Podsjetimo se iz 1. poglavlja, diferencijalni prag (*DP*) računa se kao polovica intervala nesigurnosti (*IN*), a to je razlika između gornjega i donjega diferencijalnog praga

$$DP = \frac{IN}{2} = \frac{DP_+ - DP_-}{2}.$$

Točka subjektivne jednakosti (*TSJ*) računa se kao prosjek između donjega i gornjega diferencijalnog praga

$$TSJ = \frac{DP_+ + DP_-}{2}.$$

Pogledajmo izračun diferencijalnog praga na primjeru. Pretpostavimo da je ispitivana sposobnost razlikovanja čistih tonova pri čemu je standardni podražaj bio ton visine 500 Hz, a varijabilni podražaji su bili tonovi u rasponu od 488 Hz do 512 Hz s intervalom među podražajima od 3 Hz. Svaki je podražaj prezentiran 10 puta slučajnim redoslijedom. Od ispitanika se tražilo da odgovori je li varijabilni podražaj manje (–) ili veće visine (+) od standarda ili mu se čini da je varijabilni podražaj jednak standardu (=). Hipotetski rezultati za jednog ispitanika su prikazani u tablici 21.3.

Tablica 21.3. Hipotetski rezultati jednog ispitanika pri mjerenju diferencijalnih pragova za razlikovanje čistih tonova po frekvenciji

	Odgovori		
Visina tona (Hz)	**–**	**=**	**+**
488	1.0	0.0	0.0
491	1.0	0.0	0.0
494	0.8	0.1	0.1
497	0.5	0.3	0.2
500	0.2	0.5	0.3
503	0.3	0.3	0.4
506	0.1	0.2	0.7
509	0.0	0.2	0.8
512	0.0	0.1	0.9

Ako pogledamo stupac s odgovorima –, vidimo da je ispitanik u 100 % slučajeva detektirao tonove od 488 Hz i 491 Hz kao manje visine od standarda. Stoga uzimamo 491 Hz kao S_s, a proporcije ispod toga zbrojimo kako bismo dobili $\sum p_- = 0.8 + 0.5 + 0.2 + 0.3 + 0.1 = 1.9$. Sada možemo izračunati donji diferencijalni prag uz $i = 3$ Hz

$$DP_- = 491 + 1.5 + 3 \cdot 1.9 = 498.2 \text{ Hz}.$$

Na isti način postupamo kako bismo izračunali i gornji diferencijalni prag, samo što sad uzimamo podatke o proporcijama iz stupca + kako bismo dobili $\sum p_+ = 0.1 + 0.2 + 0.3 + 0.4 + 0.7 + 0.8 + 0.9 = 3.4$. U ovom slučaju, ispitanik nije uspio postići 100 % točnost ni kod najviše frekvencije, tako da ćemo za S_j odabrati 515 Hz, tj. prvi sljedeći skok iznad kako bismo dobili

$$DP_+ = 515 - 1.5 - 3 \cdot 3.4 = 503.3 \text{ Hz}.$$

Na osnovi gornjega i donjega diferencijalnog praga izračunamo diferencijalni prag

$$DP = \frac{503.3 - 498.2}{2} = 2.55 \text{ Hz}$$

i točku subjektivne jednakosti

$$TSJ = \frac{503.3 + 498.2}{2} = 500.75 \text{ Hz}.$$

21.3. Izračun mjera teorije detekcije signala

Za izračunavanje mjere teorije detekcije signala potrebne su dvije matematičke funkcije koje se obično označavaju kao ϕ i ϕ^{-1} (Stanislaw i Todorov, 1999). Funkcija ϕ pretvara z-vrijednosti u vjerojatnosti, a ϕ^{-1} je njena inverzna funkcija koja pretvara vjerojatnosti u z-vrijednosti. Funkcija ϕ određuje površinu ispod normalne raspodjele koja se nalazi lijevo od z-vrijednosti, tako da veće z-vrijednosti daju veću vjerojatnost. Funkcija ϕ je jednosmjerna, tako da $\phi(-1.64) = 0.05$ znači da je vjerojatnost od 5 % vezana za z-vrijednost od -1.64. Analogno tomu, $\phi^{-1}(0.05) = -1.64$ znači da jednosmjerna vjerojatnost od 5 % odgovara z-vrijednosti od -1.64.

Osjetljivost d' se izračunava kao

$$d' = \phi^{-1}(p_H) - \phi^{-1}(p_F)$$

gdje je p_H proporcija pogodaka, a p_F proporcija lažnih uzbuna dobivena u istraživanju. β-kriterij se izračunava kao

$$\beta = \exp\left\{0.5\left[\phi^{-1}(p_F)\right]^2 - 0.5\left[\phi^{-1}(p_H)\right]^2\right\}$$

a c kriterij se izračunava kao

$$c = \frac{\phi^{-1}(p_H) + \phi^{-1}(p_F)}{2}$$

što znači da je c zapravo aritmetička sredina između z-vrijednosti koje odgovaraju proporciji pogodaka i proporciji lažnih uzbuna. Negativne c vrijednosti znače pristranost davanju NE odgovora, a pozitivne vrijednosti znače pristranost davanju DA odgovora.

Površina ROC krivulje koja odgovara određenoj razini osjetljivosti d' se može izračunati kao

$$A_{d'} = \phi\left(\frac{d'}{\sqrt{2}}\right).$$

Problem pri izračunu mjera TDS-a nastaje kada je proporcija pogodaka ili lažnih uzbuna 0 ili 1. U tom slučaju z-vrijednost postaje $-\infty$ (ako je proporcija 0) odnosno $+\infty$ (ako je proporcija 1). Ovakvi ekstremni rezultati mogu biti posljedica činjenice da je zadatak prelagan i da ispitanici lako razlikuju signal od šuma, da je bilo premalo pokušaja, ili da je ispitanik odabrao ekstremno liberalan ili konzervativan kriterij, pa je u svakom pokušaju odgovarao s DA (ili NE). Predložena su dva rješenja kako bi se doskočilo ovom problemu. Prema jednom pristupu, najprije se doda vrijednost 0.5 broju pogodaka i broju lažnih uzbuna, zatim se doda vrijednost 1 broju pokušaja sa šumom i signalom i broju pokušaja sa šumom prije nego što se izračuna proporcija pogodaka

i proporcija lažnih uzbuna. U drugom pristupu prilagođavaju se ekstremne proporcije pogodaka i lažnih uzbuna. Proporcija 0 se zamijeni s $0/n$, a proporcija 1 se zamijeni s $(n - 0.5)/n$ gdje n označava broj pokušaja sa šumom i signalom ili broj pokušaja sa šumom. Ovaj pristup može dovesti do pristranosti, pa se stoga preporučuje korištenje prvog pristupa u kojem se prilagodba odvija na razini broja pogodaka i lažnih uzbuna, a ne proporcija (Stanislaw i Todorov, 1999).

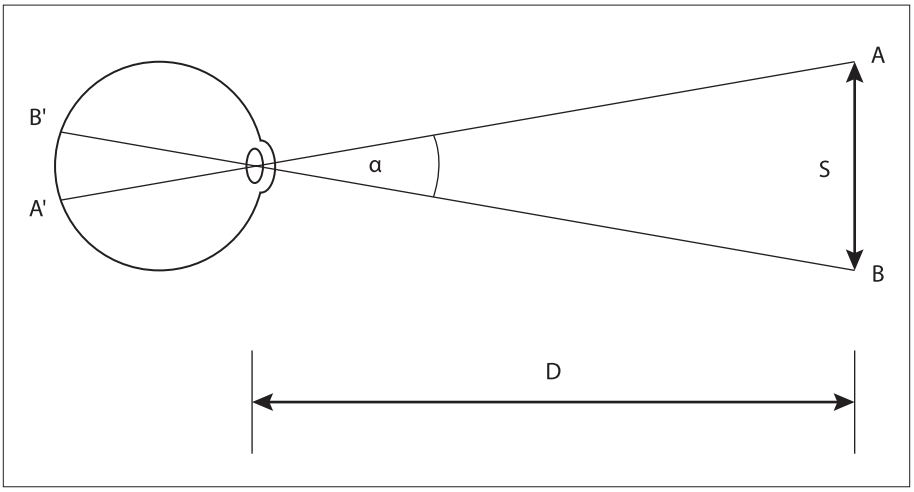
Funkcije ϕ i ϕ^{-1} dostupne su u većini modernih statističkih paketa, tako da se lako mogu izračunati sve mjere TDS-a. Na primjer, funkcija ϕ^{-1} potrebna za izračun d', β i c u R-u je implementirana kao naredba qnorm(), u SPSS-u je to naredba PROBIT(), a u Excelu naredba NORMSINV(). S druge strane, funkcija ϕ potrebna za izračun $A_{d'}$ u R-u je implementirana kao naredba pnorm(), u SPSS-u je to naredba CDFNORM(), a u Excelu to je NORMSDIST(). Također, treba spomenuti da je u nekim statističkim paketima potrebno u naredbama za funkcije ϕ i ϕ^{-1} dodatno specificirati da je riječ o normalnoj distribuciji s aritmetičkom sredinom 0 i standardnom devijacijom 1. Međutim, to nije potrebno napraviti u R-u, SPSS-u ili Excelu jer je u tim paketima to već definirano u početnim postavkama navedenih naredbi (Stanislaw i Todorov, 1999).

21.4. Vidni kut

U vidnoj psihofizici često se srećemo s potrebom izvještavanja o veličini podražaja i udaljenosti opažača od podražaja. Umjesto zasebnog prikazivanja ovih dviju veličina koristimo se **vidnim kutom** kao mjerom koja sažima udaljenost i veličinu u jedan broj (Lu i Dosher, 2014). Vidni kut definira se kao kut koji zatvaraju zamišljene osi koje povučemo od opažača do krajnjih točaka podražaja. Vidni kut izračunava se prema jednadžbi

$$\alpha = 2 \cdot \arctan\left(\frac{s}{2d} \right)$$

gdje je α vidni kut, s je veličina podražaja, a d je udaljenost opažača od podražaja (slika 21.1.). Arctan označava arkus tangensa, odnosno inverznu funkciju tangensa kuta. Pri tome treba paziti da su obje vrijednosti (veličina i udaljenost) izražene u istim mjernim



Slika 21.1. Vidni kut (α) je kut koji zatvaraju osi koje se pružaju od opažača do krajnjih točaka A i B objekta veličine (S) koji se nalazi na udaljenosti (D)

jedinicama (npr. u milimetrima) i da je rezultat izražen u radijanima koje treba još pretvoriti u stupnjeve vidnog kuta.

LITERATURA

BUJAS, Z. (1981). *Uvod u metode eksperimentalne psihologije* (3. izdanje). Školska knjiga.

GESCHEIDER, G. A. (1997). *Psychophysics: The fundamentals* (3. izdanje). Psychology Press.

KINGDOM, F. A. A. i PRINS, N. (2016). *Psychophysics: A practical introduction* (2. izdanje). Elsevier.

LU, Z. i DOSHER, B. (2014). *Visual psychophysics: From laboratory to theory*. MIT Press.

STANISLAW, H. i TODOROV, N. (1999). Calculation of signal detection theory measures. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 31*(1), 137–149. https://doi.org/10.3758/bf03207704

TREUTWEIN, B. i STRASBURGER, H. (1999). Fitting the psychometric function. *Perception & Psychophysics, 61*(1), 87–106. https://doi.org/10.3758/bf03211951

22.

Neuroznanstveni podsjetnici važni za osjetne sustave

Svi osjetni sustavi opisani u ovoj knjizi dijele opće zajedničke osobine i aspekte nastanka, prijenosa i ishodišta neuronske aktivnosti koja nastaje podraživanjem osjetila. Dakle, osjet uvijek počinje tako da neki oblik okolinske energije djeluje na receptore u osjetilu. Osjetni receptori generiraju živčane impulse koji se anatomskim putovima prenose, često preko nekoliko postaja, sve do područja u korteksu. Ovo kratko poglavlje je zamišljeno kao uvod u opće neuroznanstvene spoznaje koje su važne za razumijevanje svih navedenih elemenata prijenosa informacija od osjetila do korteksa. Prvi dio poglavlja je podsjetnik iz neurofiziologije u kojem su opisane osnove transdukcije podražaja u neuronsku aktivnost te prijenosa informacija u živčanom sustavu, uključujući akcijske potencijale i sinaptički prijenos neurotransmiterima. Drugi dio poglavlja čini podsjetnik iz neuroanatomije u kojem su opisani osnovni tipovi živčanih vlakana i nabrojeni su kranijalni i spinalni živci. Kako se većina osjetnih organa nalazi na glavi, navedeni su svi kranijalni živci (iako nemaju svi osjetnu funkciju), te je za njih osmišljena zgodna mnemotehnika za lakše pamćenje. S druge strane, spinalni živci inerviraju cijelo tijelo i njihova osjetna funkcija je važna za prijenos somatosenzornih osjeta od vrata nadolje. Gotovo sve osjetne informacije prolaze kroz neku od jezgara talamusa pa je i ta struktura kratko opisana s naglaskom na njezine osjetne funkcije. Na kraju, ukratko su opisana primarna i dio sekundarnih osjetnih područja u korteksu.

22.1. Podsjetnik iz neurofiziologije

22.1.1. Transdukcija na receptorima

Osjetni receptori djeluju kao biološki pretvarači energije iz okoline koju prevode ili kodiraju u električnu aktivnost. Transdukcija je proces kojim osjetilni receptori pretvaraju fizičku ili kemijsku energiju prisutnu u okolini (npr. svjetlost, zvuk, kemijska svojstva molekula, dodir, toplina, bol) u električne impulse, odnosno signale koje živčani sustav može dekodirati. Svaki osjetni sustav ima receptore specijalizirane za detekciju određenog oblika okolinske energije kojim je definiran njegov modalitet: fotoreceptori u mrežnici reagiraju samo na fotone svjetlosti, mehanoreceptori u koži reagiraju samo na mehaničke sile, kemoreceptori u nosu i jeziku samo na kemijska obilježja molekula, termoreceptori samo na promjene temperature, a nociceptori (receptori za bol) na sve preintenzivne podražaje. Mehanizmi transdukcije različiti su za različite receptore. Na primjer, fotoreceptori se koriste promjenama u konfiguraciji fotoosjetljivih molekula (izomerizacija rodopsina), mehanoreceptori detektiraju deformacije membrane, a kemoreceptori se oslanjaju na vezanje liganda (molekule koja se veže na specifično mjesto na membrani). U stanicama dlačicama u unutarnjem uhu (receptori za sluh i vestibularni osjet), transdukcija uključuje savijanje malih izraslina na vrhu stanica (stereocilija).

Kada adekvatni podražaj djeluje na receptor, pokreće biokemijske procese koji rezultiraju otvaranjem ionskih kanala smještenih na membrani receptora. Na taj način dolazi do promjene membranskog potencijala receptora. Promjena potencijala može ići u smjeru smanjenja negativnosti membrane (depolarizacija) što se javlja kod većine receptora ili do povećanja negativnosti membrane (hiperpolarizacija) što se javlja samo kod fotoreceptora. Ako je depolarizacija membrane dovoljno velika da dosegne prag za aktivaciju, receptor generira akcijske potencijale ili električne impulse koji zatim putuju duž aksona prema neuronu s kojim je receptor povezan. Fotoreceptori ne generiraju akcijske potencijale, nego prenose postupne potencijale na neurone s kojima su povezani. Osjetni neuroni dalje prenose akcijske potencijale anatomskim putovima sve do korteksa koji ih dekodira i time nastaje osjet, odnosno neposredni doživljaj okoline kao i vlastitog tijela. Naime, dio osjeta informira nas i o zbivanjima unutar našeg tijela (bol, vestibularni i kinestetski osjet). Dakle, bez receptora i transdukcije, živčani bi sustav bio slijep, gluh i nesvjestan događaja u okolini kao i u tijelu.

22.1.2. Električna komunikacija (akcijski potencijali)

Neuroni obrađuju i prenose informacije putem kombinacije električnih i kemijskih procesa. Unutar neurona odvija se električna komunikacija. Naime, neuroni su električno nabijene stanice čija unutrašnjost ima blagi višak negativnog naboja u odnosu na izvanstanični prostor. Zbog te razlike u naboju nastaje **membranski potencijal**. U stanju mirovanja, membranski potencijal je oko -70 mV i to se naziva **potencijal mirovanja** (engl. *resting state potential*). Membranski potencijal može se promijeniti pod utjecajem otvaranja ili zatvaranja ionskih kanala. **Ionski kanali** su proteini usađeni u membranu neurona koji propuštaju ione da ulaze u neuron ili izlaze iz neurona ovisno o njihovu gradijentu koncentracije. Svaki ionski kanal selektivno propušta samo jednu vrstu iona pa tako imamo ionske kanale za natrij, kalij, kalcij, klor ili magnezij. Ionski kanal može biti otvoren i tada propušta ione kroz membranu ili zatvoren kada ne dopušta prijelaz iona preko membrane. Neki ionski kanali se otvaraju kada do njih dođe električna struja pa se nazivaju **strujom-kontrolirani ionski kanali** (engl. *voltage-gated ion channels*). Drugi ionski kanali su povezani s membranskim receptorom na koji se veže ligand (molekula kao što je to, na primjer, neurotransmiter koja se veže na membranski receptor i aktivira ga). Stoga se nazivaju **ligandom-kontrolirani ionski kanali** (engl. *ligand-gated ion channels*). O njima će biti više riječi u sljedećem poglavlju kada budemo govorili o sinaptičkoj komunikaciji.

Kada se ionski kanal otvori, ioni prelaze iz područja veće koncentracije prema području manje koncentracije procesom difuzije. Koncentracija natrija je veća izvan neurona nego unutar neurona. Stoga, kada se otvore natrijevi kanali, natrij ulazi u neuron i time povećava količinu pozitivnog naboja unutar neurona, odnosno dolazi do depolarizacije neurona. S druge, strane, kalija ima više u neuronu nego izvan njega. Stoga, kada se otvore kalijevi kanali, kalij izlazi izvan neurona i povećava negativnost naboja unutar neurona, odnosno dolazi do hiperpolarizacije neurona. Pored pasivnog prijelaza iona u smjeru gradijenta koncentracije, postoji i aktivni mehanizam koji prenosi ione u suprotnom smjeru od gradijenta koncentracije, a to je **natrij-kalij pumpa**. To je membranski protein koji aktivno prenosi tri iona natrija iz neurona van i unosi dva iona kalija u neuron. Tako pumpa održava negativnost potencijala mirovanja jer se više pozitivnog naboja izbacuje van nego što ga ulazi u neuron (i natrijevi i kalijevi ioni su kationi, odnosno pozitivno nabijeni ioni).

Membranski potencijal fluktuira ovisno o strujama koje proizvode ionski kanali. Ako trenutačne ionske struje na membrani nisu dovoljno snažne da dosegnu **prag aktiva-**

cije, dolazi samo do lokalnih promjena membranskog potencijala, bez aktiviranja cijelog neurona. Drugim riječima, neuron nije dovoljno depolariziran te se nastale struje brzo poništavaju mehanizmima koji vraćaju membranski potencijal u stanje mirovanja. Međutim, kada membranski potencijal dosegne prag od oko –55 mV, neuron počinje generirati akcijske potencijale na svojemu aksonskom brežuljku (engl. *axon hilock*). To je mjesto gdje se tijelo neurona spaja s aksonom. **Akcijski potencijal** ili **živčani impuls** je kratkotrajna promjena membranskog potencijala koja se javlja na aksonu neurona i kreće se od aksonskog brežuljka prema aksonskim završecima (krajevima aksona). Akcijski potencijal karaktetizira nekoliko faza. Najprije se otvaraju strujom-kontrolirani natrijevi kanali te natrij ulazi u akson što dovodi do nagle depolarizacije na tom dijelu aksona. Zatim se otvaraju strujom-kontrolirani kalijevi kanali zbog čega ioni kalija počinju izlaziti iz neurona. Na vrhuncu akcijskog potencijala, kada dostiže +40 mV, zatvaraju se natrijevi kanali te natrij više ne ulazi u akson, dok kalij i dalje izlazi van, zbog čega se membranski potencijal počinje vraćati prema negativnim vrijednostima, odnosno dolazi do repolarizacije. Zbog prekomjernog izlaska kalijevih iona dolazi do kratkotrajne hiperpolarizacije neurona, što znači da je membranski potencijal pao ispod potencijala mirovanja od -70 mV. Tada se zatvaraju i kalijevi kanali te kalij prestaje izlaziti iz aksona. Nakon toga se membranski potencijal vraća na vrijednost potencijala mirovanja pomoću natrij-kalij pumpe. Ovaj kratki period hiperpolarizacije membrane aksona naziva se **refraktorni period** unutar kojeg neuron ne može generirati novi akcijski potencijal.

Akcijski potencijal širi se duž aksona kao domino-efekt, otvaranjem susjednih strujom-kontroliranih ionskih kanala. Aksoni mogu biti mijelinizirani (obloženi mijelinom) ili nemijelizirani. **Mijelin** je masna, bijela tvar koja djeluje kao električni izolator. U mijeliniziranim aksonima, akcijski potencijal skače između **Ranvierovih**[24] **čvorova**, čime se brzina prijenosa živčanih impulsa znatno povećava. Ova pojava naziva se saltatorna (skokovita) provodljivost (od lat. *saltare* – 'skakati'). Mijelinska ovojnica, koju stvaraju Schwannove stanice u perifernom živčanom sustavu i oligodendrociti u središnjem, izolira segmente aksona i sprječava difuziju iona kroz njegovu membranu. Na Ranvierovim čvorovima nema mijelina, ali tu su gusto raspoređeni ionski kanali koji generiraju akcijski potencijal. Kao rezultat toga, električna se struja brzo širi ispod mijelina, a zatim se regenerira akcijski potencijal otvaranjem ionskih kanala na čvorovima. Ovaj skokoviti mehanizam omogućava znatno brži i energetski učinkovitiji prijenos

[24] Louis-Antoine Ranvier (1835. –1922.) bio je francuski liječnik, anatom i histolog koji je otkrio Ranvierove čvorove.

akcijskih potencijala u odnosu na kontinuiranu provodljivost akcijskih potencijala kod nemijeliniziranih aksona.

Svaki akcijski potencijal je sve-ili-ništa događaj, odnosno diskretni paketić električne energije koji prolazi kroz akson. Stoga akcijski potencijal ne može prenijeti informaciju o intenzitetu podražaja (jednog od najvažnijih faktora koji se proučava u psihofizici) jer svaki dostiže jednak vršni potencijal od otprilike +40 mV. Međutim, vrijeme proteklo između okidanja dvaju susjednih akcijskih potencijala može varirati i povezano je s veličinom membranskog potencijala. Što je stupanj depolarizacije membrane veći, to će vrijeme između okidanja dvaju akcijskih potencijala biti kraće. Stoga se intenzitet podražaja može kodirati kao **frekvencija okidanja akcijskih potencijala** (engl. *firing rate*), odnosno broj akcijskih potencijala koji su odaslani unutar nekoga vremenskog intervala. Pri snimanju aktivnosti jednog neurona u neurofiziološkim istraživanjima, obično se uzima jedna sekunda kao interval unutar kojeg se broji koliko je puta receptor odaslao akcijske potencijale te se frekvencija okidanja može izraziti u hercima (Hz). Međutim, receptori, kao i svi neuroni, imaju biološko ograničenje jer ne mogu okidati akcijske potencijale neposredno jedan nakon drugog zbog refraktivnog perioda koji smo opisali prije. Stoga je frekvencija okidanja akcijskih potencijala ili skraćeno **aktivnost neurona** ograničena do oko 200 Hz.

22.1.3. Kemijska komunikacija (sinapse)

Sinapsa je veza između dvaju neurona. Neuron koji odašilje akcijske potencijale putem aksona se naziva presinaptički neuron, a neuron koji putem sinapse prima odaslane potencijale se naziva postsinaptički neuron. Sinapse mogu biti električne ili kemijske. Kod električnih sinapsi, električni naboj direktno i brzo prelazi s presinaptičkog na postsinaptički neuron putem posebne strukture koja služi kao premosnica (engl. *gap junction*). Kod kemijskih sinapsi, prijenos električne aktivnosti se odvija putem neurotransmitera, posebnih tvari koje posreduju između presinaptičkog i postsinaptičkog neurona. Zbog složenih mehanizama otpuštanja i vezanja neurotransmitera, prijenos električne aktivnosti putem kemijskih sinapsi je relativno sporiji nego putem električnih sinapsi.

Svaka sinapsa se sastoji od triju dijelova. To su presinaptički dio, sinaptička pukotina i postsinaptički dio. Presinaptički dio sinapse čini zadebljanje na kraju aksona presinapičkog neurona koje se naziva **sinaptički završetak** (engl. *axon terminal*). Unutar aksonskog završetka nalaze se vezikule ispunjene neurotransmiterima. Nakon dolaska

akcijskog potencijala do aksonskog završetka na njemu se otvaraju ionski kanali za kalcij. Kalcijevi ioni zatim ulaze u aksonski završetak i guraju sinaptičke vezikule do membrane zbog čega dolazi do izbacivanja neurotransmitera u sinaptičku pukotinu (egzocitoza). Neurotransmiteri prolaze kroz **sinaptičku pukotinu** (široku oko 20-30 nm) i vežu se za membranske receptore smještene na postsinaptičkom neuronu. Nakon obavljenog prijenosa, neurotransmiteri se uklanjaju iz sinaptičke pukotine putem nekoliko mehanizama. Jedan mehanizam je razgradnja enzimom kao što se to događa kod acetil-kolina koji se raspada na acetil i kolin djelovanjem enzima acetilkolinesteraze. Drugi mehanizam je ponovna pohrana (engl. *reuptake*) kojim se neurotransmiteri vraćaju u sinaptički završetak posredstvom transportnih molekula. Treći je mehanizam da se neurotransmiter difuzijom rasprši izvan sinaptičke pukotine nakon čega ga razgrade glija stanice.

Postsinaptički dio je membrana tijela postsinaptičkog neurona ili njegovih dendrita. U membrani postsinaptičkog neurona usađeni su membranski receptori. Oni se dijele na **ionotropne i metabotropne**. Ionotropni receptori su povezani s ligandom-kontroliranim ionskim kanalom, tako da vezanje neurotransmitera na receptor otvara ionski kanal i stvara postsinaptički potencijal. S druge strane, metabotropni receptori povezani su s proteinom koji se naziva **G protein** (protein koji je vezan za nukleotid gvanin). Zbog toga se ovi receptori još nazivaju i **receptori povezani s G proteinom** (engl. *G-protein coupled receptor – GPCR*). Kada se neurotransmiter veže na metabotropni receptor, od G proteina se odvaja jedinica poznata kao α jedinica (engl. *α-subunit*) koja se zatim veže na ionski kanal i otvara ga. Drugi zaobilazni put je da se α jedinica veže na i aktivira enzim koji se nalazi u postsinaptičkoj membrani. Enzim aktivira proizvodnju druge molekule poznate kao **sekundarni glasnik** (engl. *second messanger*). Sekundarni glasnik pokreće niz biokemijskih koraka koji na kraju rezultiraju otvaranjem nekoga udaljenog ionskog kanala.

Svi opisani procesi zahtijevaju određeno vrijeme tako da je sinaptički prijenos metabotropnim receptorima sporiji od prijenosa ionotropnim receptorima i ima složeniji učinak na postsinaptički potencijal koji se naziva **neuromodulacija**. Metabotopni receptori imaju važnu ulogu i u transdukciji kod nekih osjeta kao što su vid, okus i njuh o čemu smo detaljnije govorili u 8. i 13. poglavlju. Metabotropni receptori nalaze se i na presinaptičkom neuronu, odnosno njegovu sinaptičkom završetku. Takvi se receptori nazivaju **autoreceptori** jer detektiraju prisutnost istog neurotransmitera koji se oslobađa na završetku. Njihova je uloga kontrola oslobađanja neurotransmitera ili njegove sinteze.

Sinapse možemo podijeliti na ekscitacijske ili inhibicijske ovisno o tome kakav efekt imaju na membranski potencijal postsinaptičkog neurona. **Ekscitacijske sinapse** depolariziraju membranu, a **inhibicijske sinapse** hiperpolariziraju membranu postsinaptičkog neurona. Preciznije govoreći, membranski receptor ekscitacijske sinapse je povezan s ionskim kanalima za natrij ili kalcij. Kada se ekscitacijski neurotransmiter veže na membranski receptor, njegov ionski kanal propušta natrij ili kalcij u neuron čime se povećava pozitivnost naboja unutar neurona, odnosno stvara se **ekscitacijski postsinapički potencijal**. S druge strane, membranski receptor inhibicijske sinapse je povezan s ionskim kanalom za klor. Kada se inhibicijski neurotransmiter veže na membranski receptor, njegov ionski kanal propušta klor u neuron, a s obzirom na to da je klor anion, povećava se negativnost naboja unutar neurona, odnosno stvara se **inhibicijski postsinapički potencijal**. Postsinaptički potencijali iste vrste nastali blizu jedan drugog međusobno se zbrajaju, a oni suprotne vrste se međusobno poništavaju. Drugim riječima, na membrani postsinaptičkog neurona dolazi do **prostorne sumacije** postsinaptičkih potencijala. Također, javlja se **vremenska sumacija** jer će postsinaptički potencijal na istom receptoru biti veći ako akcijski potencijali dolaze brzo jedan iza drugog. Neuroni u prosjeku imaju na sebi oko 10 000 sinapsi te je trenutačni membranski potencijal određen ukupnom količinom ekscitacijskih i inhibicijskih postsinaptičkih potencijala.

22.1.4. Neurotransmiteri

Neurotransmiteri su tvari koje omogućavaju prijenos informacija među neuronima. Prema kemijskoj strukturi, mogu se podijeliti u tri glavne skupine, a to su aminokiseline, amini i peptidi. Pored toga postoje i nekonvencionalni neurotransmiteri, a to su različite male molekule koje također djeluju kao kemijski posrednici. **Aminokiseline** su glutamat, GABA i glicin. U središnjem živčanom sustavu glavni ekscitacijski neurotransmiter je **glutamat**, a glavni inhibicijski neurotransmiter je **GABA** (engl. *gamma-aminobutyric acid*). Procjenjuje se da se glutamat nalazi na 15-20 % sinapsi, a GABA na 40 % sinapsi u središnjem živčanom sustavu. Glutamat ima tri ionotropna i jedan metabotropni receptor. Ionotropni receptori se dijele na AMPA, NMDA i kainatne. Posebno je zanimljiv NMDA receptor jer ima posebna svojstva koja mu omogućavaju da mijenja biokemijska i strukturna svojstva sinapse i time sudjeluje u procesima učenja i pamćenja. Pretjerana aktivnost glutamata povezana je s razvojem epilepsije. GABA djeluje tako da podešava uzorak neuronske aktivnosti te sprječava

pretjeranu ekscitaciju. Mnoge tvari koje djeluju smirujuće na živčani sustav, kao što su benzodiazepini ili barbiturati, djeluju tako što se vežu na GABA receptore. Benzodiazepini su lijekovi koji se upotrebljavaju za tretman anksioznosti, a potiču i spavanje i mišićno opuštanje. Alkohol također proizvodi anksiolitički i umirujući efekt djelujući na GABA receptore. U perifernom živčanom sustavu glavni inhibicijski neurotransmiter je glicin.

Amini su neurotransmiteri koji se sintetiziraju iz aminokiselina. To su acetilkolin, dopamin, adrenalin, noradrenalin, serotonin i histamin. **Acetilkolin** (ACh) je neurotransmiter koji ima važnu ulogu u održavanju opće kortikalne pobuđenosti. U središnjem živčanom sustavu, acetilkolin luče neuroni koji su smješteni u bazalnoj jezgri prednjeg mozga. Oni difuzno i nespecifično projiciraju prema svim dijelovima korteksa. Stoga je acetilkolin povezan s općom budnošću kao i sa selektivnom pažnjom i pamćenjem. Na periferiji se acetilkolin luči na svim neuromišićnim vezama, te stoga ima važnu ulogu u motorici. Ionotropni kolinski receptori nazivaju se nikotinski receptori jer se na njih veže nikotin, tvar koja se nalazi u duhanu. Metabotropni kolinski receptori se nazivaju muskarinski receptori jer se na njih veže muskarin, tvar koja se nalazi u nekim otrovnim gljivama.

Dopamin je uključen u motornu kontrolu, nagrađivanje, radno pamćenje, traženje novosti i selektivnu pažnju. Dopamin luče neuroni smješteni u crnoj tvari (lat. *substantia nigra*), jezgri srednjeg mozga i ventralnome tegmentalnom području. Propadanje dopaminskih neurona u crnoj tvari dovodi do Parkinsonove bolesti. **Noradrenalin** je uključen u regulaciju hranjenja, seksualnog ponašanja i spavanja. Također ima ulogu u održavanju budnosti, selektivnoj pažnji i radnom pamćenju. Noradrenalin luče neuroni smješteni u ventrolateralnome tegmenalnom području i plavoj točki u ponsu (lat. *locus coeruleus*). **Serotonin** je uključen u regulaciju emocija, spavanja, hranjenja i seksualnog ponašanja. Također, povezan je s pohranjivanjem informacija u dugoročno pamćenje. Ima desetak različitih receptora od kojih su većina metabotropni receptori. Neuroni koji luče serotonin smješteni su u rafe jezgrama u srednjem mozgu kao i u ponsu i produljenoj moždini. Propadanje nekih od serotoninskih receptora povezano je s kognitivnim deficitima koji se javljaju u Alzheimerovoj bolesti.

Peptidi koji funkcioniraju i kao hormoni izvan živčanog sustava i kao neurotransmiteri u živčanom sustavu čine veliku skupinu molekula u koju ubrajamo kolesistokinin (CCK), neuropeptid Y, tvar P, somatostatin, vazoaktivni intenstinalni polipeptid (VIP) i endogene opioide poput endorfina, enkefalina i dinorfina. Peptidi djeluju kao neuromodulatori, odnosno vežu se na metabotropne receptore kojima utječu na različite

neuronske procese. Na primjer, endorfini, enkefalini i dinorfini smanjuju doživljaj boli, odnosno imaju analgetički učinak. Pojam opioid obuhvaća i prirodne spojeve kao što je morfij koji se nalazi u sjemenkama opijumskog maka kao i sintetske spojeve kao što su metadon, meperidin i fentanil (tvar koja ima 80 puta snažniji analgetički učinak od morfija). Svi ovi spojevi vežu se na iste receptore kao i endogeni opioidi i oponašaju njihov analgetički učinak. Peptidi su prisutni u vezikulima s nekim drugim neurotransmiterom tako da zajedno djeluju na postsinaptički neuron, odnosno funkcioniraju kao ko-transmiteri. Na primjer, tvar P i VIP se nalaze u vezikulima uz acetilkolin, a somatostatin, kolesistokinin i neuropeptid Y uz GABA-u. Peptidi su specifični po tome što je potrebna velika količina neuronske aktivnosti (akcijskih potencijala) kako bi se pokrenula egzocitoza, odnosno lučenje peptida u sinaptičku pukotinu.

Među **nekonvencionalne neurotransmitere** spadaju adenozin trifosfat (ATP), dušični oksid (NO) i endokanabinoidi. **ATP** je ključna molekula za stanični metabolizam, ali djeluje i kao neurotransmiter. ATP je obično smješten u vezikulima zajedno s nekim drugim klasičnim neurotransmiterom tako da zajedno djeluju kao ko-transmiteri. ATP se veže na purinske receptore koji mogu biti ionotropni ili metabotropni. **Endokanabinoidi** imaju neobičan način djelovanja jer se luče s postsinaptičkog neurona i vežu se na receptore na presinaptičkom neuronu, što znači da djeluju u suprotnom smjeru od uobičajene neurotransmisije. Ovakav oblik komunikacije naziva se retrogradno signaliziranje (engl. *retrograde signaling*) koje predstavlja oblik povratne sprege kojom se regulira prijenos nekog od klasičnih neurotransmitera. **NO** se sintetizira iz aminokiseline arginina i ima važnu ulogu u kontroli protoka krvi. U živčanom sustavu, NO ima ulogu sličnu kao i endokanabionoidi, tj. sudjeluje u retrogradnom signaliziranju. NO je mala molekula koja lako prolazi kroz membranu neurona i difuzijom se širi kroz moždano tkivo.

22.2. Podsjetnik iz neuroanatomije

22.2.1. Tipovi aksona

Postoji više klasifikacija aksona koje se odnose na stupanj mijelinizacije, debljinu, brzinu prijenosa impulsa i tip stanica. Dvije glavne klasifikacije su Erlanger-Gasserov sustav (za motorička i somatska osjetna vlakna) i Lloyd-Huntov sustav (za osjetna vlakna iz mišića). Sažeti opis Erlanger-Gasserova sustava uključuje:

1. A vlakna
   Dobro mijelinizirana vlakna s velikom brzinom provođenja impulsa (od 3 do 120 m/s). Dijele se na:
   - Aα vlakna – nalaze se u motoričkim neuronima za skeletne mišiće i proprioceptivnim vlaknima. Imaju najbrži prijenos impulsa (80–120 m/s).
   - Aβ vlakna – osjetni impulsi dodira, pritiska. Imaju brzinu od oko 33–75 m/s.
   - Aγ vlakna – inerviraju intrafuzalna vlakna u mišiću. Brzina prijenosa je oko 10–50 m/s.
   - Aδ vlakna – uključeni u prijenos bolnih i temperaturnih informacija. Brzina prijenosa je oko 3–30 m/s.
2. B vlakna
   Tanka, slabo mijelinizirana vlakna. Imaju sporiju brzinu provođenja impulsa (3–15 m/s). Uglavnom se nalaze u autonomnom živčanom sustavu (preganglijska vlakna).
3. C vlakna
   Nemijelinizirana vlakna. Ovo su najsporija vlakna (0.5–2 m/s). Prenose sporiju, tupu bol, temperaturu i visceralne osjete. Nalaze se u postganglijskim autonomnim vlaknima i perifernim osjetnim živcima.

Brzina provođenja impulsa izravno ovisi o promjeru vlakna i stupnju mijelinizacije. Što su vlakna deblja i više mijelinizirana, to je provođenje impulsa brže. Mijelinizacija omogućava saltatornu provodljivost, pri kojoj impuls skače s Ranvierova čvora (prstena) na sljedeći Ranvierov čvor, što znatno ubrzava prijenos signala.

22.2.2. Kranijalni (moždani) živci

Kranijalni su živci (engl. *cranial nerves*, skraćeno CN) 12 pari živaca koji izlaze iz mozga (uglavnom iz moždanog debla) i inerviraju strukture glave i vrata. Imaju različite funkcije – osjetne, motoričke ili obje, što se ponekad naziva i mješovita funkcija. U tom smislu živac može biti osjetni, motorički ili mješoviti po svojoj funkciji. Svaki kranijalni živac ima rimski broj (CN I–XII), naziv i primarnu funkciju. Za razumijevanje osjeta i osjetnih putova važno je poznavati kranijalne živce jer sva osjetila smještena na glavi prenose impulse do mozga nekim od 12 kranijalnih živaca, dok se osjeti iz tijela prenose spinalnim živcima. U nastavku se nalazi lista 12 kranijalnih živaca s pridodanim nultim živcem koji kod ljudi vjerojatno nema funkciju, ali se o njoj nagađa.

CN 0. Terminalni živac (lat. *nervus terminalis*; engl. *terminal nerve*)
Funkcije: Moguća uloga u feromonskoj percepciji i regulaciji reproduktivnog ponašanja; prisutan kod većine ljudi, ali funkcionalnost još nije potpuno razjašnjena.
Tip: Moguće osjetni

CN I. Njušni/olfaktorni živac (lat. *nervus olfactorius*; engl. *olfactory nerve*)
Funkcije: Osjet njuha.
Tip: Osjetni

CN II. Vidni/optički živac (lat. *nervus opticus*; engl. *optic nerve*)
Funkcije: Vid, prenošenje vidnih informacija iz mrežnice u mozak.
Tip: Osjetni

CN III. Okulomotorički živac (lat. *nervus oculomotorius*; engl. *oculomotor nerve*)
Funkcije: Pokreti očne jabučice, otvaranje vjeđa, kontrakcija zjenice, akomodacija leće.
Tip: Motorički

CN IV. Trohlearni živac (lat. *nervus trochlearis*; engl. *trochlear nerve*)
Funkcije: Pokretanje oka prema dolje i prema van, inervacija gornjega kosog mišića oka.
Tip: Motorički

CN V. Trigeminalni živac (lat. *nervus trigeminus*; engl. *trigeminal nerve*)
Funkcije: Tjelesni osjeti na licu, rožnici, nosnoj i usnoj šupljini i motorika žvakaćih mišića. Sastoji se od triju glavnih grana. To su oftalmički živac (CN V1; lat. nervus ophthalmicus), maksilarni živac (CN V2; lat. nervus maxillaris) i mandibularni živac (CN V3; lat. nervus mandibularis).
Tip: Oboje (osjetni i motorički)

CN VI. Abducens/Odvodeći živac (lat. *nervus abducens*; engl. *abducens nerve*)
Funkcije: Pokret oka prema van, inervacija lateralnoga ravnog mišića oka.
Tip: Motorički

CN VII. Facijalni živac (lat. *nervus facialis*; engl. *facial nerve*)
Funkcije: Mimika lica, osjet okusa s prednje 2/3 jezika, lučenje suza, salivacija submandibularnih i sublingvalnih žlijezda, tjelesni osjeti iz vanjskog uha. Sadrži brojne intrakranijalne i ekstrakranijalne grane od kojih je za ovaj udžbenik interesantna korda timpani ili bubnjička vrpca (lat. *chorda tympani*) koja sadrži okusna vlakna.
Tip: Oboje (osjetni i motorički)

CN VIII. Vestibulokohlearni/slušni/auditorni živac (lat. *nervus vestibulocochlearis*; engl. *vestibulocochlear nerve / auditory nerve*)
Funkcije: Sluh, ravnoteža, orijentacija u prostoru, osjet gravitacije i ubrzanja.
Tip: Osjetni

CN IX. Glosofaringealni živac (lat. *nervus glossopharyngeus*; engl. *glossopharyngeal nerve*)
Funkcije: Osjet okusa sa stražnje trećine jezika, gutanje, salivacija (parotidna žlijezda), barorecepcija, kemorecepcija iz karotidnog sinusa.
Tip: Oboje (osjetni i motorički)

CN X. Vagusni živac/živac lutalica (lat. *nervus vagus*; engl. *vagus nerve*)
Funkcije: Autonomna kontrola srca, pluća i probavnog sustava, govor, gutanje, osjet iz vanjskog uha i epiglotisa.
Tip: Oboje (osjetni i motorički)

CN XI. Akcesorni/dodatni živac (lat. *nervus accessorius*; engl. *accessory nerve*)
Funkcije: Pokreti vrata i ramena (m. sternocleidomastoideus i trapezius), pomoć pri gutanju.
Tip: Motorički

CN XII. Hipoglosalni/podjezični živac (lat. *nervus hypoglossus*; engl. *hypoglossal nerve*)
Funkcije: Pokreti jezika, artikulacija govora, pomoć pri gutanju.
Tip: Motorički

Kako bi se olakšalo pamćenje imena i funkcija kranijalnih živaca, postoje mnemotehnike za lakše pamćenje koje su popularne među studentima. Prvo slovo svake riječi odgovara prvom slovu naziva ili funkcije odgovarajućeg živca.

Mnemotehnike na engleskom jeziku
Za imena kranijalnih živaca:

Oh, Oh, Oh, To Touch And Feel Very Good Velvet, Awesome Happiness!

Za njihovu funkciju (S = senzorna, M = motorička, B(oth) = obje funkcije):

Some Say Money Matters, But My Brother Says Big Brains Matter More

Mnemotehnike na hrvatskom jeziku
Za imena kranijalnih živaca:

Njemu Viski Odgovara
Trusi Tri-Gemišta
Ako Faca VinjaK Guta,
Votku Alkos Hvata

Za funkciju (O = osjetna, M = motorička, S = sve, obje, mješovita funkcija):

Orangutani Obično Mnogo Melju,
Samo Mojem Susjedu
Opasno Skaču Svi Mladi Majmuni

22.2.3. Spinalni (kralježnički) živci

Spinalni živci čine ključnu komponentu perifernog živčanog sustava i služe za prijenos informacija između leđne moždine i ostatka tijela. U kontekstu psihologije osjeta važni su za razumijevanje prijenosa tjelesnih osjetnih signala koji sadrže signale koji potječu iz kože (dodir, vibracija, pritisak, temperatura i bol) kao i one koji potječu iz unutrašnjosti tijela (kinestezija i bol). Ukupno ih ima 31 par, a svi izlaze iz leđne moždine kroz intervertebralne otvore. Svaki spinalni živac nastaje spajanjem prednjeg (motoričkog) i stražnjeg (osjetnog) korijena, što ih čini mješovitim živcima (sadrže i motorička i osjetna vlakna).

Spinalni se živci kategoriziraju prema segmentima leđne moždine iz kojih izlaze:

1. Cervikalni (vratni) živci – 8 parova (C1–C8): inerviraju vrat, dijelove ramena, ruku i dijafragmu.
2. Torakalni (prsni) živci – 12 parova (T1–T12): inerviraju trup, interkostalne mišiće i gornji dio trbuha.
3. Lumbalni (slabinski) živci – 5 parova (L1–L5): inerviraju donji dio trbuha, bokove i noge.
4. Sakralni (križni) živci – 5 parova (S1–S5): inerviraju zdjelične organe, stražnjicu i veći dio nogu.
5. Kokcigealni (trtični) živac – 1 par (Co1): inervira područje oko trtične kosti.

Ovi živci tvore pleksuse (živčane spletove), poput cervikalnog, brahijalnog, lumbalnog i sakralnog pleksusa, koji omogućuju složenu inervaciju udova i trupa.

22.2.4. Talamus

Talamus (od grč. *θάλαμος (talamos)*: 'komora') je velika, ovalna parna moždana struktura sive tvari, dio diencefalona, smješten duboko u središtu mozga, iznad moždanog debla. Jedna od njegovih glavnih uloga je da služi kao središnje relejno mjesto za prijenos i integraciju osjetnih informacija koje dolaze iz glave i tijela prema moždanoj kori. Svi osjetni putovi, osim njušnoga, projiciraju se na putu do korteksa preko talamusa, čime on postaje ključni čvor u osjetnoj i perceptivnoj obradi informacija. Talamus se sastoji od više jezgrenih skupina, koje se dijele na anteriorne (prednje), medijalne, lateralne, intralaminarne, retikularne, stratum zonale i intertalamičko prianjanje.

Među najvažnijim jezgrama za osjetne putove su lateralna genikulatna jezgra (LGN), koja je dio vidnog puta. Ona prima informacije iz mrežnice oka i prenosi ih u primarni vidni korteks. Medijalna genikulatna jezgra (MGN) je dio slušnog puta. Ona prima slušne informacije koje stižu iz donjih kolikula u tektumu i prenosi ih prema primarnom slušnom korteksu. Za osjet dodira, boli, temperature i propriocepcije ključna je ventroposterolateralna jezgra (VPL), koja prima informacije iz tijela putem leđne moždine i prenosi ih u somatosenzornu koru. Analogno tomu, ventroposteromedijalna jezgra (VPM) obrađuje takve osjete iz lica i glave putem trigeminalnog živca. Osim tjelesnih osjeta, njen parvocelularni dio (VPMpc) prima informacije iz okusnih receptora putem solitarnog trakta i moždanih živaca VII (facijalni), IX (glo-

sofaringealni) i X (vagusni) te ih prenosi u okusna područja inzularnog i frontalnog operkuluma.

Anteriorne jezgre talamusa povezane su s limbičkim sustavom i sudjeluju u emocionalnim i memorijskim funkcijama. Medijalna dorzalna jezgra ima važnu ulogu u regulaciji raspoloženja, pažnje i motivacije te projicira u prefrontalni korteks. Lateralna jezgra, koja uključuje lateralnu dorzalnu i lateralnu posterolateralnu jezgru, sudjeluje u višim integrativnim funkcijama, kao što su vidno-prostorna percepcija i pažnja. Intralaminarne jezgre uključene su u regulaciju budnosti i svijesti, a retikularna jezgra, iako ne prenosi osjetne informacije direktno, modulira izlaze talamusa i sudjeluje u selektivnoj pažnji. Talamus također sudjeluje u motoričkoj kontroli putem ventrolateralne i ventroanteriorne jezgre, koje primaju informacije iz malog mozga i bazalnih ganglija i šalju ih prema motoričkoj kori. Osim ključnih osjetnih i motoričkih jezgri, talamus uključuje i pulvinar, jednu od najvećih talamičkih jezgri smještenu posterolateralno. Pulvinar ima važnu ulogu u višim vidnim funkcijama i funkcijama procesa pažnje, posebno u integraciji vidnih informacija i vidno-prostornoj pažnji. Ova jezgra ima široke projekcije prema sekundarnim vidnim i parijetalnim kortikalnim područjima te sudjeluje u vidnoj orijentaciji i selektivnoj pažnji. Iako ne prima direktne podražaje iz osjetnih receptora, uključen je u višerazinske senzorne i kognitivne procese.

Iz svega navedenog možemo zaključiti da je talamus višemodalni relejni i integracijski centar koji uključuje jezgre specijalizirane ne samo za klasične osjetne modalitete poput vida, sluha, dodira, propriocepcije i okusa, već i različite kognitivne funkcije, emocije, motoričku kontrolu i regulaciju pobuđenosti i svijesti. Talamus je središte koje selektivno filtrira i integrira informacije prije nego što dospiju u kortikalne regije. Pri tome igra važnu ulogu u svijesti, percepciji i pažnji, a njegova oštećenja mogu dovesti do teških neuroloških poremećaja poput talamičkog bola, osjetne dezorganizacije i poremećaja pažnje. Više informacija o talamusu može se pronaći u Sherman i Guillery (2006).

22.2.5. Režnjevi korteksa

Kora velikog mozga (lat. *cortex cerebri*) ili skraćeno **korteks** može se podijeliti na pet osnovnih režnjeva: **frontalni**, **parijetalni**, **okcipitalni**, **temporalni** i **inzularni režanj**. Ova podjela temelji se na površinskoj anatomiji mozga, a donekle i na ulogama i funk-

cijama koje pojedini dijelovi kore obavljaju. Katkad se u hrvatskom upotrebljavaju i termini: čeoni, tjemeni, zatiljni, sljepoočni i inzularni režanj.

Frontalni režanj smješten je ispred centralne[25] brazde (lat. *sulcus centralis cerebri*) i odgovoran je za izvršne funkcije poput planiranja, donošenja odluka, kontrole ponašanja i govora (npr. Brocina zona). Također, upravlja voljnim pokretima kroz motorički sustav koji uključuje primarni motorički korteks, premotorički korteks i suplementarno motoričko područje.

Parijetalni režanj nalazi se iza centralne brazde i zadužen je za obradu somatosenzornih informacija, uključujući dodir, bol i propriocepciju, s primarnom i sekundarnom somatosenzornom korom (S1 i S2). Drugi dio parijetalnog režnja obrađuje vidnu informaciju povezanu s prostornom orijentacijom i smještanjem vlastitog tijela u prostoru te određenim dijelovima vidne pažnje.

Okcipitalni režanj, na stražnjem dijelu mozga, specijaliziran je za vidnu obradu, s primarnim vidnim područjem (V1) i s više sekundarnih vidnih područja (V2, V3 itd.) koja su specijalizirana za složenije aspekte obrade vidnih informacija.

Temporalni režanj smješten je ispod lateralne brazde (*fissura lateralis*) i uključuje strukture važne za sluh, razumijevanje jezika (Wernickeovo područje), pamćenje i prepoznavanje. Unutar njega nalazi se i primarni i sekundarni slušni korteks (A1 i A2). Donji dio temporalnog režnja uključuje složenu vidnu obradu koja je neophodna za identifikaciju i prepoznavanje raznih objekata i ljudi.

Inzularni režanj skriven je ispod frontalnog, temporalnog i parijetalnog režnja i uključen je u percepciju unutarnjih tjelesnih stanja, emocija, boli, okusnih i njušnih podražaja.

Smatra se da igra važnu ulogu u percepciji unutarnjih stanja organizma i homeostatskih osjeta, emocionalnom doživljaju, empatiji, suosjećanju i samosvijesti.

22.2.6. Brodmannova polja i osjetni sustavi u korteksu

Brodmannova područja (engl. *Brodmann area – BA*) predstavljaju podjelu moždane kore temeljenu na histološkoj organizaciji, tj. mikroskopskoj građi stanica u različitim dijelovima kore, koju je početkom 20. stoljeća definirao njemački neurolog Korbinian

[25] Iako smo se u većini knjige koristili izrazom „središnji" umjesto „centralni" (npr. središnji vid), za *sulcus centralis* smo se ipak odlučili da bude centralna brazda jer se iza nje nalaze postcentralna vijuga pa postcentralna brazda, a ispred nje precentralna vijuga. Izrazi „postsredišnji" i „presredišnji" ne bi odgovarali. Pored toga EEG elektrode koje se smještaju na dio glave otprilike iznad centralne brazde označavaju se slovom C.

Brodmann (1868. – 1918.) u svojoj knjizi (Brodmann, 1909; prevedeno i uređeno u Garey 2006). On je mozak podijelio u 52 različita polja (oznaka BA 1 – BA 52). Svako polje ima karakterističnu strukturu i često specifični funkcionalni zadatak. Ova polja postala su temelj za razumijevanje lokalizacije funkcija u mozgu, posebice u kontekstu osjeta, motoričkih funkcija, jezika i nekih viših kognitivnih procesa. Iako je prvotna podjela bila anatomska, poslije su mnoge regije povezane s funkcionalnim sustavima poput vida, sluha, dodira i pokreta. Ova podjela omogućuje lokalizaciju neuropsiholoških deficita i vodi suvremene pristupe u funkcionalnom snimanju mozga. Broadmannova karta često se upotrebljava u neurokirurgiji, kognitivnoj neuroznanosti i neuropsihijatriji. U nastavku su navedena ona Brodmannova polja koja su uključena u primarne i sekundarne osjetne sustave.

Somatosenzorni sustav:

- Primarni somatosenzorni korteks (S1)
  Tri polja BA 1, 2 i 3 smještena su u postcentralnoj vijuzi u parijetalnom korteksu. Ta vijuga i sva tri polja se odnose na primarni somatosenzorni korteks (S1) koji odražava osjete iz tijela u obliku somatotopne mape – humunkulusa. Prema nekim novijim nalazima, BA 3 se najviše odnosi na primarni somatosenzorni korteks jer dobiva najviše ulaza iz talamusa.
- Sekundarni somatosenzorni korteks (S2):
  Anatomski opis sekundarnog somatosenzornog korteksa uključuje dijelove Brodmannovih polja BA 5, 7, 40, 43. BA 5 nalazi se u parijetalnom režnju i uključuje dio superiornog parijetalnog režnjića (SPL) i dio postcentralne vijuge. Nalazi se neposredno iza S1. BA 7 nalazi se iza BA 5 i obuhvaća dio superiornog parijetalnog režnjića (SPL) (lateralno) i prekuneusa (medijalno). Ovaj se dio dijelom može smatrati sekundarnim somatosenzornim područjem, ali i tercijarnim (asocijativnim područjem) koje integrira tjelesnu percepciju s vidnom prostornom percepcijom. Važno je za lokalizaciju objekata i vlastitog tijela u prostoru.
  Polje BA 40 odnosi se na supramarginalnu vijugu koja je dio parijetalnog režnja koji graniči s temporalnim. To je multimodalno asocijativno područje koje uključuje i somatosenzornu informaciju u sklopu koje se obrađuje dodirna informacija i ona o položaju udova, pa se može smatrati djelomice S2 područjem, no pored toga uključuje i vidne i slušne ulaze iz mozga, sadrži sustav zrcalnih neurona, te je uključeno i u procesiranje empatije i jezika.

Polje BA 43 nalazi se u najdonjem dijelu postcentralne vijuge u parijetalnom režnju te graniči s centralnom i lateralnom brazdom. Reagira na neke taktilne podražaje i na pritisak na bubnjiću te tijekom oralnog unosa hrane i tekućine.

Vidni sustav:

- Primarni vidni korteks (V1)
  Brodmannovo polje 17 (BA 17), poznato i kao strijarni korteks smješteno je u okcipitalnom režnju i predstavlja primarni vidni korteks ili vidno područje 1 (V1). BA 17 obuhvaća oko pola okcipitalnog režnja pri čemu se manjim dijelom proteže na lateralnu stranu, a većim dijelom na medijalnu, oko kalkarinske pukotine (lat. *fissura calcarina*). U V1 otkrivene su stanice osjetljive na orijentaciju ruba (jednostavne, složene i hipersložene stanice) što predstavlja prvi korak u percepciji oblika. Ove su stanice raspoređene u stupce i hiperstupce koji slijede retinotopnu organizaciju, odnosno organizaciju u kojoj su sačuvani prostorni odnosi signala koji stižu iz retine.
- Sekundarna ili ekstrastrijarna vidna područja (V2 V3, V4, V5)
  Vidna obrada nastavlja se u okcipitalnom režnju u sekundarnim vidnim područjima koja se još zajedničkim imenom zovu i ekstrastrijarni korteks. Brodmannovo polje 18 (BA 18) okružuje BA 17 i zahvaća dijelove kuneusa, lingvalne vijuge i lateralne okcipitalne vijuge te je s vanjske strane omeđeno poljem BA 19. Polje BA 18 još se naziva i vidno područje 2 (V2) koje prima signale iz V1, obrađuje ih i prosljeđuje dalje prema V3, V4 i V5. Brodmannovo polje 19 (BA 19) obuhvaća dijelove kuneusa, lingvalne vijuge, lateralne okcipitalne vijuge i superiorne okcipitalne vijuge te sa stražnje strane graniči s BA 18. BA 19 uključuje vidna područja V3, V4 i V5 koja primaju signale iz V2 i provode daljnju paralelnu i hijerarhijsku obradu sve složenijih vidnih obilježja. Nakon BA 19 obrada vidnih informacija se nastavlja u asocijativnim područjima koja se protežu u parijetalni i temporalni režanj.

Slušni sustav:

- Primarni slušni korteks (A1)
  Primarni slušni korteks (A1) smješten je u gornjem dijelu temporalnog režnja i zauzima Brodmannovo polje BA 41 smješteno na transversnoj temporalnoj vijugi koja je poznata i kao Heschlova vijuga. Ta je vijuga podvučena u unutrašnjost lateralne brazde. BA 41 zauzima anteriorni dio vijuge, a susjedno polje BA 42

posteriorni dio. Primarni slušni korteks prima živčane impulse iz medijalne genikulatne jezgre (MGN) talamusa. Zajedno s rostralnim (R) i rostralno-temporalnim poljem (RT) čini „jezgru" auditornog korteksa. Sva tri polja imaju svoju tonotopnu mapu, odnosno uređenu prostornu reprezentaciju frekvencije zvuka.

- Sekundarni i tercijarni slušni korteks
  Sekundarni slušni korteks ili pojas neposredno okružuje A1 i obuhvaća BA 42. Tercijarni slušni korteks ili parapojas je smješten lateralno od pojasa i obuhvaća superiornu temporalnu vijugu u kojoj se nalazi BA 22. Kao i vidni korteks, i slušni korteks slijedi paralelnu hijerarhijsku organizaciju, što znači da kako se krećemo od jezgre preko pojasa do parapojasa, pojavljuju se stanice koje su osjetljive na sve složenije aspekte zvuka uključujući različite oblike vokalizacija. Kod ljudi, u lijevoj hemisferi mozga, BA 22 jednim dijelom čini Wernickeovo područje koje je ključno za razumijevanje govora.

Okusni sustav:

- Primarno okusno područje (GC) čini anteriorni inzularni korteks koji obuhvaća Brodmannovo polje BA 43.

Njušni sustav:

- Uključuje dijelove Brodmannovih polja BA 28, 34 (oba polja zajedno tvore entorinalni korteks) koja su povezana s njušnim putovima. Oba se polja nalaze u medijalnom dijelu temporalnog režnja na parahipokampalnoj vijugi. Za njuh su važna i druga područja rinencefalona (njušnog mozga) među kojima se ističe piriformni korteks.

Preporučeni izvori za daljnje proučavanje literature

U ovom poglavlju nismo navodili reference, nego smo tekst složili kombinirajući nekoliko izvora koje ovdje navodimo kao preporuku za daljnje čitanje. Mnogo više informacija o temama koje smo obuhvatili u podsjetnicima mogu se naći u temeljnim udžbenicima iz neuroznanosti kao što su Bear i sur. (2025), Kandel i sur. (2021) i Martin i sur. (2020). Dobar uvod predstavljaju i udžbenici iz kognitivne neuroznanosti kao što su Banich i Compton (2023) i Gazzaniga i sur. (2019). Kognitivna neuroznanost je

grana neuroznanosti koja proučava neuronske osnove kognitivnih funkcija među kojima osjeti zauzimaju istaknuto mjesto. Posebno preporučujemo i udžbenike od Ward (2025) i Gage i Baars (2018) koji su pisani pristupačnijim jezikom i specifično su namijenjeni studentima psihologije i srodnih disciplina. Na našem je jeziku Šimić (2020) napravila pristupačan opis strukture i funkcije mozga. Teorijska objašnjenja što i kako mozak radi s posebnim naglaskom na osjetne sustave opisao je Rolls (2023).

LITERATURA

BANICH, M. T. i COMPTON, R. J. (2023). *Cognitive neuroscience* (5. izdanje). Cambridge University Press.

BEAR, M. R., CONNORS, B. i PARADISO, M. A. (2025). *Neuroscience: Exploring the brain* (5. izdanje). Jones & Bartlett Learning.

BRODMANN, K (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde* [*Comparative localization of the cerebral cortex*]. Verlag von Johann Ambrosius Barth.

GAGE, N. M. i BAARS, B. J. (2018). *Fundamentals of cognitive neuroscience: A beginner's guide* (2. izdanje). Academic Press.

GAREY, L. J. (Ur.) *Brodmann's localisation in the cerebral cortex*. Springer.

GAZZANIGA, M. S., IVRY, R. G. i MANGUN, G. R. (2019). C*ognitive neuroscience: The biology of the mind* (5. izdanje). W. W. Norton & Company.

KANDEL, E. R., KOESTER, J. D., MACK, S. H. i SIEGELBAUM, S. A. (2021). *Principles of neural science* (6. izdanje). McGraw Hill.

MARTIN, A. R., BROWN, D. A., DIAMOND, M. E., CATTANEO, A. i DE-MIGUEL, F. F. (2020). *From neuron to brain* (6. izdanje). Oxford University Press.

ROLLS, E.T. (2023). *Brain computations and connectivity*. Oxford University Press.

SHERMAN, S. M. i GUILLERY, R. W. (2006). *Exploring the thalamus and its role in cortical function* (2. izdanje). Boston Review.

ŠIMIĆ, N. (2020). Putovanje ljudskim mozgom. U N. Šimić, P. Valerjev i M. Nikolić Ivanišević, (Ur.). *Mozak i um: od električnih potencijala do svjesnog bića* (str. 19–53). Morepress Books.

WARD, J. (2025). *The student's guide to cognitive neuroscience* (5. izdanje). Routledge.

Bilješka o autorima

Dražen Domijan rođen je 13. kolovoza 1973. godine u Rijeci. Redoviti je profesor u trajnom izboru na Odsjeku za psihologiju Filozofskog fakulteta Sveučilišta u Rijeci gdje predaje kolegije Osjeti i percepcija, Metodologija psihologijskih istraživanja i Mozak i spoznaja. Do sada je objavio više od 60 znanstvenih radova i jednu uredničku knjigu. Bavi se teorijskim i eksperimentalnim istraživanjima vidne percepcije, selektivne pažnje i interakcije između percepcije i kognicije. Gostujući je profesor na Hrvatskom katoličkom sveučilištu i Sveučilištu u Mostaru. Sudjelovao je u programima popularizacije znanosti kao što su Tjedan mozga i Tjedan psihologije. Bio je voditelj pet domaćih i jednog međunarodnog znanstveno-istraživačkog projekta.

Pavle Valerjev rođen je 23. srpnja 1973. godine u Rijeci. Redoviti je profesor u trajnom izboru na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru gdje predaje kolegije Osjeti i percepcija, Mišljenje i jezik te Kognitivna neuroznanost. Također drži izborne kolegije Uvod u kognitivnu znanost i Uvod u umjetnu inteligenciju te kolegij Psiholingvistika na studiju logopedije. Do sad je objavio oko 60 znanstvenih radova i dvije uredničke knjige. Bavi se istraživanjima mišljenja, rješavanja problema, rasuđivanja, vidne percepcije, metakognicije i kognitivnih stilova. Gostujući je profesor na Sveučilištu u Rijeci na studiju *Cognitive Sciences - Cognition and the Mind* te na Sveučilištu u Mostaru na studiju psihologije. Sudjelovao je u raznim programima popularizacije znanosti u sklopu kojih je održao brojna predavanja za javnost. Voditelj je jednog međunarodnog znanstveno-istraživačkog projekta te je sudjelovao u brojnim drugima kao suradnik. Kao ljubitelj glazbe svirao je u više grupa i s njima do sad objavio sedam glazbenih albuma.

Tisak
Sveučilišna tiskara d.o.o.

Naklada
200 primjeraka