

VREMENSKE KONSTANTE PODRAŽLJIVOSTI OSJETNIH SISTEMA

Zoran Bujas

Istraživački centar  
Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti  
41000 Zagreb  
Ul. A. Kovačića 5

Primljeno: 17. 7. 1987.

SAŽETAK

U radu su prikazana istraživanja vremenskih konstanti podražljivosti u ranijim fazama osjetnog procesa u vremenu. Rezultati su pretežno iz istraživanja vremenskih karakteristika podražljivosti koja su obavili pripadnici zagrebačkog psihologijskog kruga.

Među čimlicima koji utječu na osjetnu reakciju vremenske karakteristike podražaja značajan su faktor.

S produženjem trajanja podražaja limen se smanjuje, a supraliminalni intenzitet osjeta raste. Ako pak na osjetni sistem djeluje neki u vremenu isprekidani podražaj, tad, uz određenu frekvenciju isprekidanosti, može doći do egzaltacije, tj. podražaj koji se ponavlja osjetno je efikasniji od kontinuiranog podražaja jednaka intenziteta.

Pozitivni učinci vremenskih karakteristika podražaja nazivaju se vremenskom sumacijom. Međutim, povoljan utjecaj trajanja podražaja na osjetnu reakciju redovito je ograničen na kratko razdoblje. Ako neki podražaj stalnog intenziteta duže djeluje na osjetni organ, tada njegova efikasnost najprije postaje nezavisna od trajanja, a zatim se smanjuje. Nasuprot vremenskoj sumaciji na početku postoji adaptacija u drugoj fazi trajanja.

Na Danima Ramira Bujasa 1972. godine bilo je govora o osjetnoj adaptaciji. Zbog toga će sadržaj današnjeg predavanja biti ograničen na vremenske konstante podražljivosti u ranijim fazama osjetnog procesa u vremenu.

Slično razlikama koje postoje u apsolutnoj i diferencijalnoj osjetljivosti za intenzitete podražaja među različitim osjetnim modalitetima, one postoje i u načinu reagiranja na vremenske karakteristike podražaja. Prema vremenskim karakteristikama podražljivosti neki su osjetni sistemi reaktivno brži a drugi tromiji, a proučavanje tih vremenskih parametara pridonijelo je našem znanju o transdukciji fizikalne energije u neurofiziološku na periferiji osjetnog organa, kao i boljem poznavanju mehanizma prijenosa uzbuđenja i utjecaja centralnih živčanih struktura na poruke koje stižu od receptora.

Do sada su pri proučavanju utjecaja trajanja podražaja na osjetnu funkciju upotrijebljena dva različita pristupa: neurofiziološki i psihofizički.

+ Predavanje održano na VIII. psihologijskom skupu "Dani Ramira Bujasa 1986", 11, 12. i 13. XII. 1986.

Neurofiziološki pristup sastoji se u elektrofiziološkoj registraciji promjena koje nastaju u povodu podražaja u osjetnom analizatoru. Proučavanje receptor potencijala, promjena u frekvenciji živčanih impulsa, vremenske sumacije neurokvanta na sinapsama, povratnog utjecaja eferencije na aferenciju sve do evociranih potencijala, dalo je velik broj zanimljivih i za razumijevanje funkcije receptora značajnih podataka. Ali neurofiziološki pristup ne daje uvid u centralni psihonervni proces koji zovemo osjet, a koji se kvalitativno razlikuje od neurofizioloških procesa na kojima se temelji. Naprotiv, psihofizički pristup, proučavajući promjene u perceptivnoj osjetljivosti i intenzitetu osjeta, daje podatke o završnom učinku aferencije. Neurofiziološki pristup, koji je nužno ograničen na parcijalne fiziološke osnove osjeta i psihofizički pristup, koji polazeći od psihonervne aktivnosti nastoji osmisliti i povezati neurofiziološke fenomene, dva su pristupa čiji se podaci dopunjuju i čine osnovu onoga što danas znamo o osjetnoj funkciji.

U daljnjem izlaganju zadržat ću se pretežno na rezultatima do kojih su pri proučavanju vremenskih karakteristika podražljivosti došli istraživači koji pripadaju zagrebačkom psihologijskom krugu. Zbog toga će najveći broj podataka biti iz područja okusa. Podaci do kojih su došli drugi istraživači u drugim osjetnim područjima služiti će uglavnom za usporedbu.

Promatramo li promjene u osjetu do kojih dolazi tijekom trajanja nekog supralimarnog podražaja, utvrdit ćemo da prvo osjet nastaje u određenom zakašnjenju za časom podražaja: latencija osjeta. Nakon toga jakost osjeta postepeno raste do razine koja je određena intenzitetom podražaja: faza razvoja. Kad je osjet dosegao tu razinu, on se neko relativno kratko vrijeme na njoj zadržava: faza stabilne razine. Uklonimo li naglo podražaj, osjet će još kratko ustrajati: faza perzistencije. Ako pak podražaj stalnog intenziteta i dalje djeluje na receptor, doći će do slabljenja jačine osjeta: faza adaptacije.

Vrijeme latencije uvjetovano je time što je potrebno određeno vrijeme da fizikalni proces u perifernom dijelu receptora izazove receptor potencijal. U toj fazi transdukcije dolazi do vremenske sumacije u gradularnom receptor potencijalu, koji dostigavši određenu razinu izaziva diskretne živčane impulse u aferentnim neuronima koji inerviraju receptorne stanice. Vrijeme latencije uključuje nadalje vrijeme koje je potrebno da se izazvani živčani impulsi provedu aferentnim neuronskim lancima do kortikalnih struktura, kao i vrijeme potrebno da se na osnovi složenih procesa vremenske i prostorne sumacije aktiviraju kortikalni estezioneuroni.

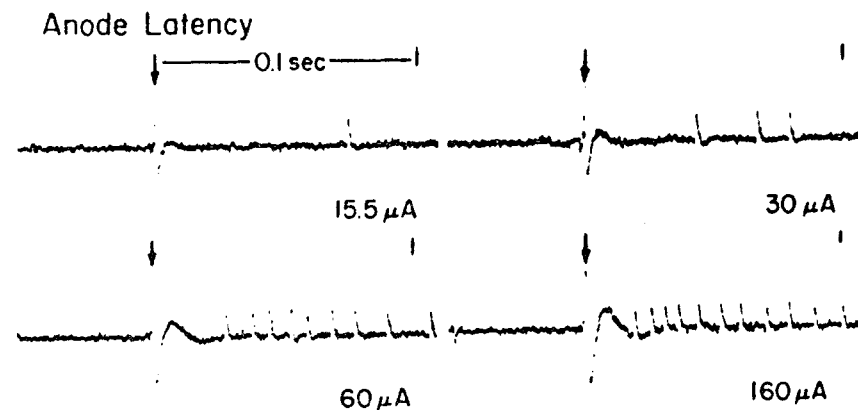
Zavisno od specifičnog mehanizma periferne transdukcije i brzine širenja živčanih impulsa u aferentnim vlaknima vrijeme latencije bit će različito u različitim osjetnim modalitetima. Da se po latenciji osjetni modaliteti znatno razlikuju znamo i iz iskustva. Ako npr. na vrelu peć naslonimo dlan, najprije ćemo imati osjet dodira, zatim osjet topline, a ako i dalje zadržimo dlan na površini peći, javit će se i bol.

Unutar istog osjetnog područja vrijeme latencije zavisi od intenziteta podražaja. Ceteris paribus, što je intenzitet podražaja u nekim granicama jači, to će ranije receptor potencijal doseći svoju kritičnu veličinu. Osim toga s rastom intenziteta podražaja povećava se i frekvencija izazvanih živčanih impulsa, što ubrzava sumaciju neurokvanta na sinapsama i time skraćuje vrijeme prijenosa uzbuđenja s presinaptičkih na postsinaptičke neurone.

Elektrofiziološkim metodama moguće je registrirati dio vremena latencije koji pripada perifernoj transdukciji, a na osnovi neurofizioloških reakcija u etapnim živčanim strukturama i u mozgu pokušalo se procijeniti i ukupno trajanje latencije osjeta.

Za ilustraciju slika 1. prikazuje latenciju u nastanku živčanih impulsa u jednom vlaknu chorde tympani štakora čiji su receptori podraženi anodnom strujom različita intenziteta. Nanesemo li na apscisu intenzitet podražaja, a na ordina-

tu vrijeme tog perifernog dijela latencije, imat ćemo hiperbolu koja pokazuje da se u funkciji intenziteta podražaja periferna latencija najprije naglo, a zatim sve sporije skraćuje do vremena na koje intenzitet više ne utječe. Isti odnos vrijedi i za latenciju u kortikalnoj reakciji koja se može utvrditi pri snimanju evociranih potencijala mozga.



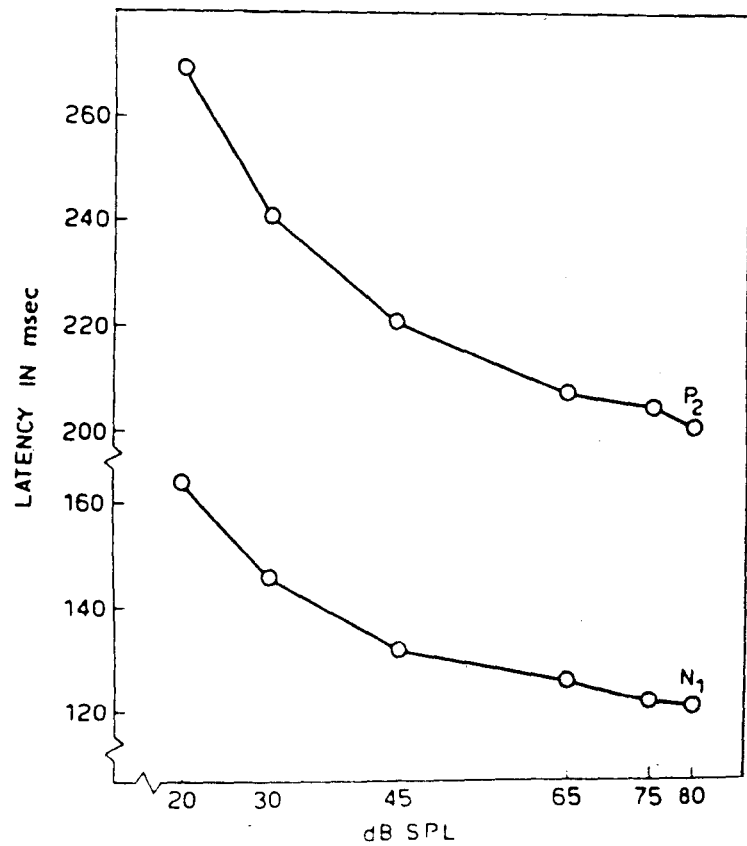
Slika 1 - Vrijeme između podražaja (strelice) i nastanka prvog živčanog impulsa skraćuje se a frekvencija živčanih impulsa raste u funkciji porasta intenziteta podražaja (Bujas, Frank, Pfaffmann, 1979)

Izuzev područja vida, u kojem je bilo pokušaja da se vrijeme latencije i direktno izmjeri, u drugim modalitetima nastojala se ta vremenska konstanta podražljivosti indirektno procijeniti mjerenjem vremena reakcije. Dakako vrijeme senzomotorne reakcije osim latencije osjeta uključuje i kortikalnu fazu asocijacije, zatim centrifugalnu fazu, kao i vrijeme mišićne kontrakcije. Ali ako na podražaj receptora u različitim modalitetima reagiramo s pomoću istih mišićnih skupina, vrijeme reakcije može poslužiti za procjenu razlika u latenciji. Uspoređujući kronobaze utvrđen je određeni rang osjetnih modaliteta od najbržih dodira i sluha, zatim vida i receptora za hladno, do u tom pogledu najtromijih receptora kao što su oni za toplo, okus, njuh i difuznu bol.

Mi smo u više navrata posebno ispitivali vrijeme reakcije u području okusa. Ta su ispitivanja pokazala da se i unutar istog modaliteta receptori koji su u funkciji pri nastanku različitih kvaliteta razlikuju po toj vremenskoj konstanti. Vrijeme reakcije kraće je kad se podražuju receptori za slano i kiselo od onog za slatko i gorko.

Slika 3. prikazuje odnos između vremena reakcije i intenziteta podražaja za šećer, saharin, NaCl i limunsku kiselinu, koji smo našli 1935, a koje iz naših brojčanih podataka u obliku slike donosi u svojoj radnji Halpern 1986. godine.

U kojoj mjeri može vrijeme reakcije poslužiti pri upoznavanju specifičnih procesa periferne transdukcije ilustrira slika 4, koja prikazuje rezultate što smo dobili podražujući receptore za kiselo vinskome kiselinom i anodnom strujom. Znatno kraća vremena reakcije na podražaje strujom pokazuju da anodna struja drukčije nego kemijske otopine aktivira receptore i da do vezivanja podražajnih molekula i iona uz receptivna mjesta na mikrovilijima može doći ne samo izvana difuzijom i apsorpcijom nego i iznutra ionskom izmjenom.



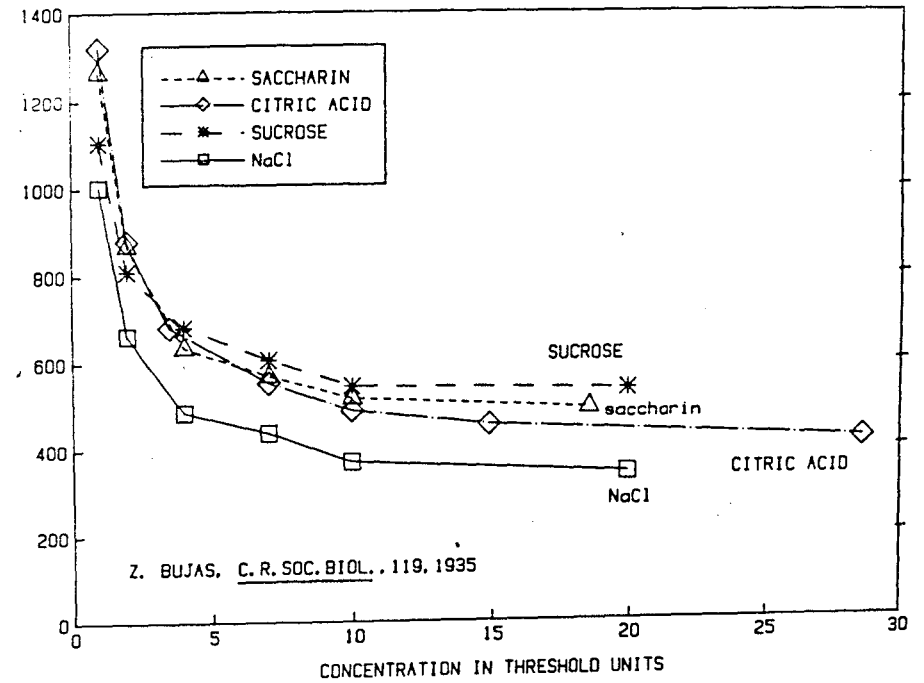
Slika 2 - Odnos između vremena latencije evociranih potencijala mozga čovjeka ( N 1 i P 2 val) i intenziteta zvučnih podražaja (Botte, Bujas, Chocholle, 1975)

Učinci vremenske sumacije pri kontinuiranom podraživanju ispitivani su na liminalnoj i na supraliminalnoj razini.

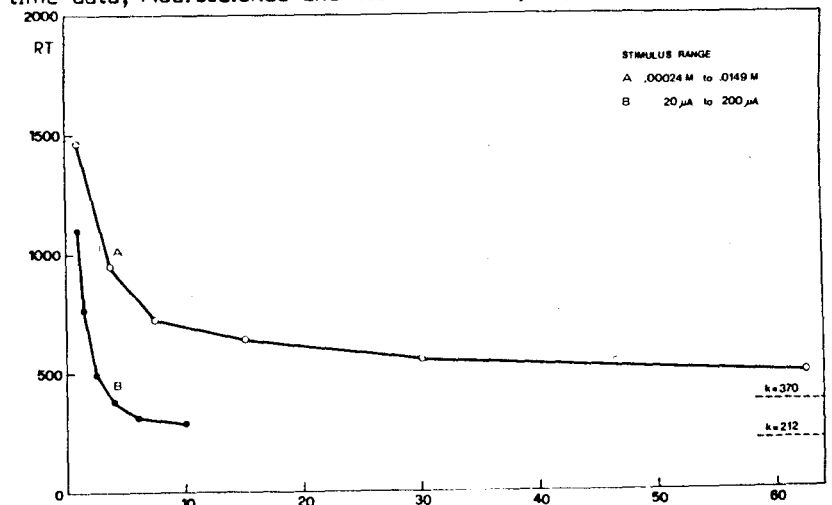
Osobito u području vida ekstenzivno je ispitivan odnos između trajanja podražaja svjetlom i apsolutnog limena. Ta su ispitivanja suglasno pokazala da se u funkciji vremena akcije liminalni intenziteti najprije brzo a zatim sve sporije smanjuju do kritičnog trajanja koje je dalje bez utjecaja na liminalni intenzitet. Naprotiv, različita ispitivanja ne slažu se u kakvom odnosu stoje liminalni kvantiteti - umnošci intenziteta i trajanja - prema vremenu akcije.

Kako je poznato u fotokemiji je naden potpuni reciprocitet između trajanja ekspozicije i intenziteta svjetla. Prema starom fotokemijskom zakonu Bunsena i Roscoea iz 1862. godine od svjetlosti rastvoreni kvantum srebrne soli upravo je proporcionalan kvantitetu svjetla, tj. umnošku intenziteta svjetlosti i vremena ekspozicije. In vitro vremenska je sumacija potpuna i praktički bez granica.

In vivo, i to samo u području vida za vrlo kratko vrijeme akcije, opažena je konstantnost liminalnih kvantiteta. Taj odnos  $IT = K$  nazvan je Blochovim zakonom (1885). Nakon tog vrlo kratkog perioda liminalni intenziteti smanjuju se sporije od produženja trajanja što uvjetuje da liminalni kvantiteti rastu. U tom



Slika 3 - Vrijeme senzomotorne reakcije na oksune otopine različite kvalitete i inteziteta. Koncentracije otopina izražene su u fechnerima (Prema Halpern: Constraints imposed on taste physiology by human taste reaction time data, Neuroscience and Biobehav. Rev., 10, 135-151, 1986).



Slika 4 - Vrijeme senzomotorne reakcije na kiselo izazvano vinskiom kiselinom i anodnom strujom. Početni i završni intenziteti podražaja vinske kiseline i struje izjednačeni su u percipiranom okusnom intenzitetu (Bujas, 1980)

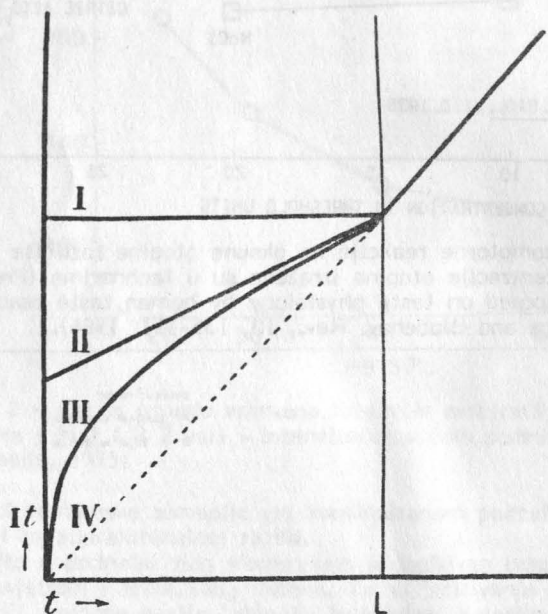
periodu trajanje više nije ekvivalentno Intenzitetu, ili drugim riječima vremenska sumacija je samo djelomična, tako da su duži podražaji manje ekonomični od kraćih. Kad je kritično vrijeme dostignuto, vremenska sumacija prestaje i senzorni efekt zavisi samo od intenziteta podražaja.

Zanimajući se za domet svjetionika, točnije domet bljeskova svjetla različita trajanja, fizičari Blondel i Rey našli su da kvantitet svjetla potreban da izazove jednak vidni efekt raste linearno s trajanjem podražaja:  $IT = a + bT$ .

Potpuno analogan odnos utvrdili su Horweg (1893) i Welss (1901) podražujući električki živčano i mišićno tkivo u izoliranim preparatima.

Konačno Piéron u području osjeta vida, a fiziolog Lapique na fiziološkim preparatima, nalaze da liminalni kvantiteti rastu parabolčki u funkciji vremena akcije  $IT = at^{\alpha}$ , gdje je eksponent  $\alpha$  manji od 1. Prema Piéronu parabolčki porast traje do granice vremenske sumacije, a po nalazima Lapiquea parabolčki porast prije kritičnog vremena urasta u linearni porast.

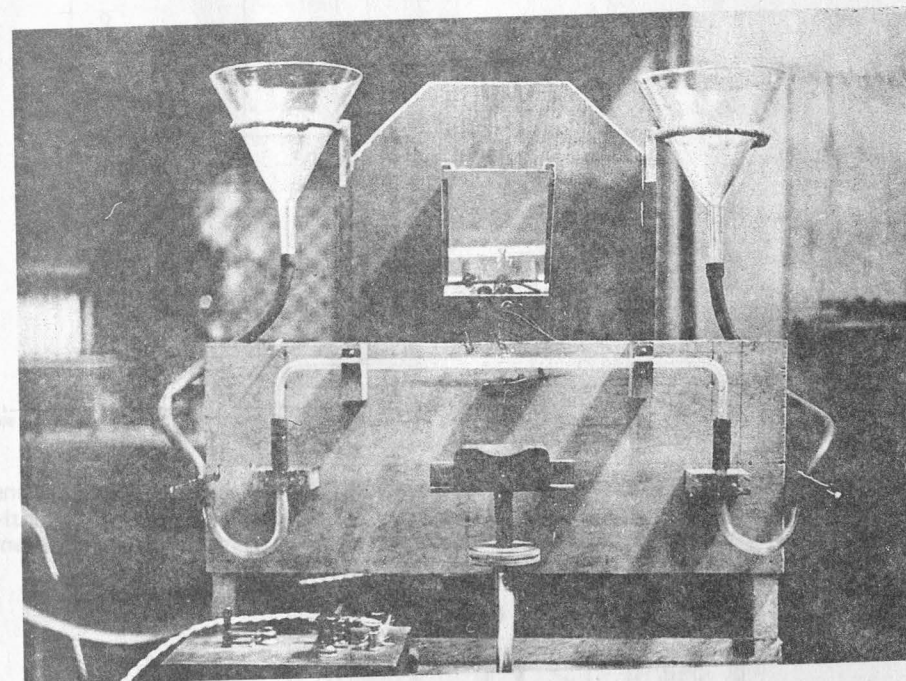
Slika 5. shematski prikazuje odnose između liminalnih kvantiteta i trajanja podražaja kako su ih utvrdili različiti autori.



Slika 5 - Shematski prikaz različitih zakona u području vida koji izražavaju odnos između liminalnih kvantiteta ( $It$ ) i trajanja podražaja ( $t$ ).

I Blochov zakon, II zakon Blondela i Reya, III Piéronov zakon. Slovo L označuje granicu vremenske sumacije. (Prema Piéron: *Psychologie expérimentale*, Paris, 1930)

U Piéronovu laboratoriju ispitivao sam 1935. godine odnos između limena i vremena akcije u okusnom području. Slika 6. prikazuje aparaturu koju sam u tu svrhu upotrijebio.



Slika 6 - Uređaj za zadavanje okusnih podražaja različitog trajanja. - Uređaj se sastoji iz dva međusobno spojena lijevka. U jednom se nalazi voda a u drugom okusna otopina. Lijeve su spojene vodoravnom staklenom cijevi koja u sredini ima otvor uz koji ispitanik prislanja vrh jezika. Otopina i voda odijeljene su u cijevi mjehurićem zraka. Podražaj se zadaje tako da se s pomoću posebne poluge lijevak s vodom spusti a istodobno podigne lijevak s otopinom. Prekid podražaja se vrši suprotnim pokretom poluge. Tekućine uspostavljaju a mjehurić zraka prekida kontakt među elektrodama koje se nalaze u sredini cijevi, što se preko posebnog uređaja grafički registrira.

Ispitivanje vremenske okusne sumacije potvrdilo je parabolčki porast kvantiteta, ali sličniji nalazima Lapiquea nego Piérona.

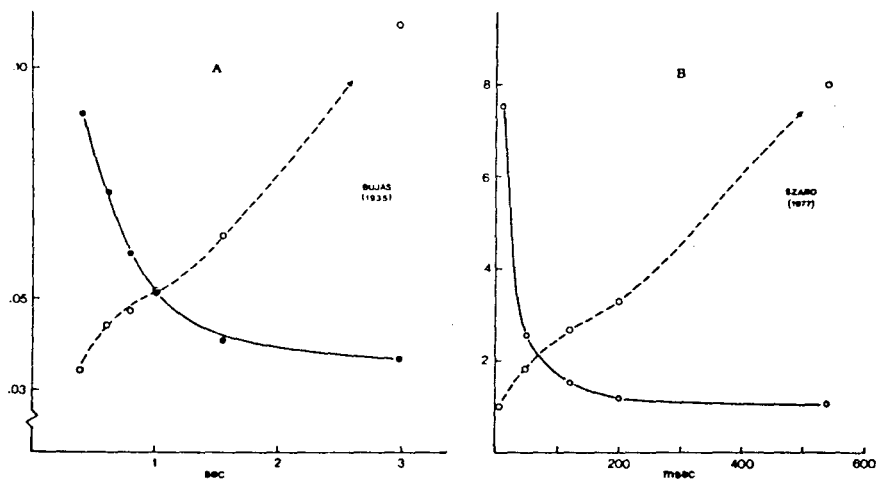
U području električkog okusa, nakon dosta nejednakih rezultata do kojih su u tom području došli neki istraživači, Silvija Szabo ispitala je odnose anodnog limena i trajanja podražaja.

Slika 7. prikazuje rezultate za citronsku kiselinu i rezultate Silvije Szabo za anodni okus.

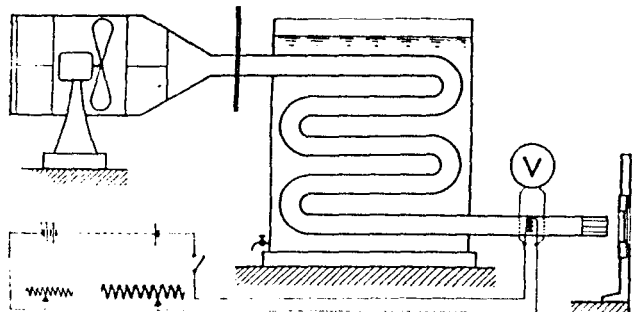
Kako se iz slike razabire s trajanjem podražaja vremenska je sumacija sve slabija i nestaje uz kritično vrijeme koje za kemijske podražaje jezika, već prema okusnoj kvaliteti, iznosi između 3 i 5 sekundi, a za električni okus oko 1 sekunde.

Ispitivanje vremenske sumacije na liminalnoj razini izvršeno je u Zagrebu i za osjete hladnoće.

Slika 8. prikazuje shemu upotrijebljene aparature, a slika 9. dobivene rezultate.



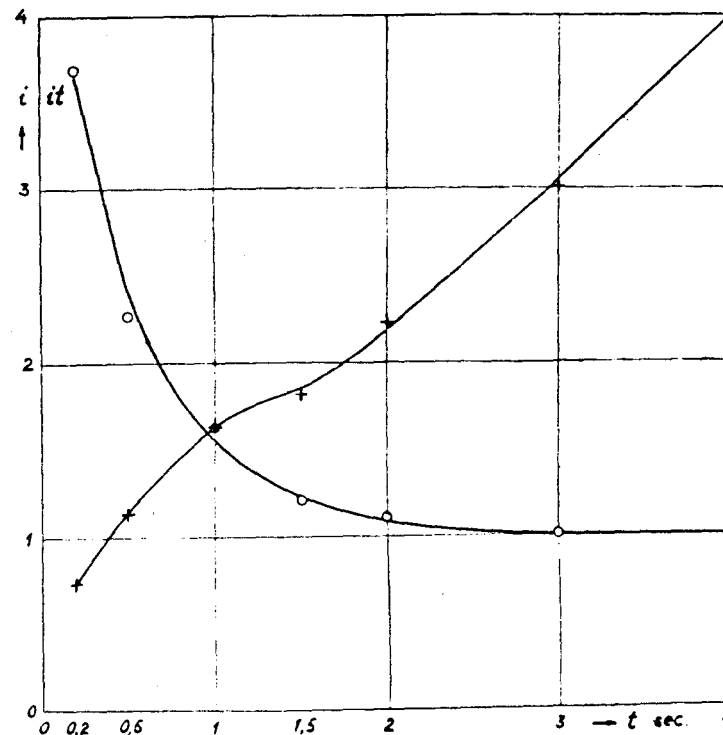
Slika 7 - Vremenska sumacija na razini apsolutnog limena: A: za citronsku kiselinu, B: za anodnu struju. Puna crta: odnos između liminalnih intenziteta i trajanja podražaja; isprekidana crta: odnos između liminalnih kvantiteta i trajanja podražaja (Bujas 1935, Szabo 1977).



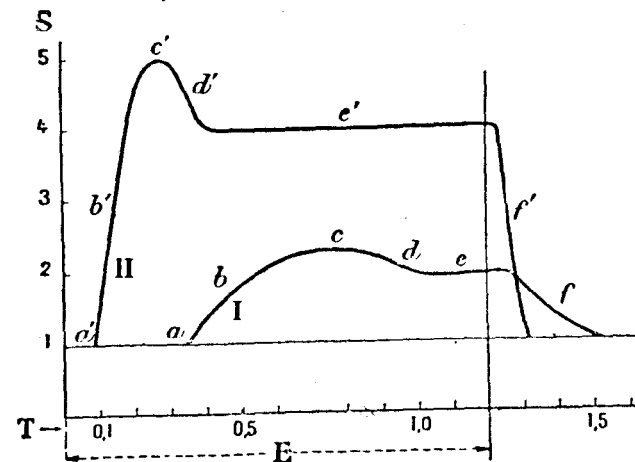
Slika 8 - Shema uređaja za ispitivanje odnosa između trajanja podražaja i limena u području osjeta hladnoće. - Ventilator potiskuje zrak kroz spiralno savinutu bakrenu cijev. Zrak se hladi jer se bakrena cijev nalazi u kotlu s mješavinom leda i soli. Ohlađeni zrak zagrijava se na željenu temperaturu s pomoću električnog grijača koji se nalazi u izlaznoj cijevi. S pomoću fotoaparatnog zavora, između otvora izlazne cijevi i čela ispitnika, regulira se trajanje podražaja.

Kritično vrijeme ili granica sumacije također je karakteristična konstanta podražljivosti. Ona je najkraća za dodir i sluh, zatim vid, nešto je duža za kemijski okus i hladno, a najduža je za njuh i toplo.

Zbog teškoće da se točno odredi granica vremenske sumacije, jer se liminalni intenziteti asimptotski približuju bazalnoj vrijednosti, Lapique za karakterizaciju vremenske podražljivosti živaca i mišića uvodi kao parametar kronaksliju: trajanje podražaja uz koje dvostruki reobazični intenzitet tek izazivlje reakciju.



Slika 9 - Vremenska sumacija na liminalnoj razini u području osjeta hladnoće. Granica sumacije nalazi se oko 3 sekunde (Bujas, 1937).



Slika 10 - Shematski prikaz razvoja osjeta svjetilne za dva nejednako intenzivna podražaja. Na apscisi je trajanje podražaja u desetinkama sekunde, a na ordinati intenzitetna razina osjeta. Intenzivniji osjet ima kraću latenciju (a) i brži uspon (b) i izrazitiji Broca-Sulzerov val (c). (Prema Piéron: Psychologie expérimentale, Paris, 1930).

Smanjivanje vremenske sumacije u funkciji trajanja podražaja i granica sumacije dali su naslutiti da podražaj izaziva dva međusobno antagonistična procesa: uzbuđenje i inhibiciju.

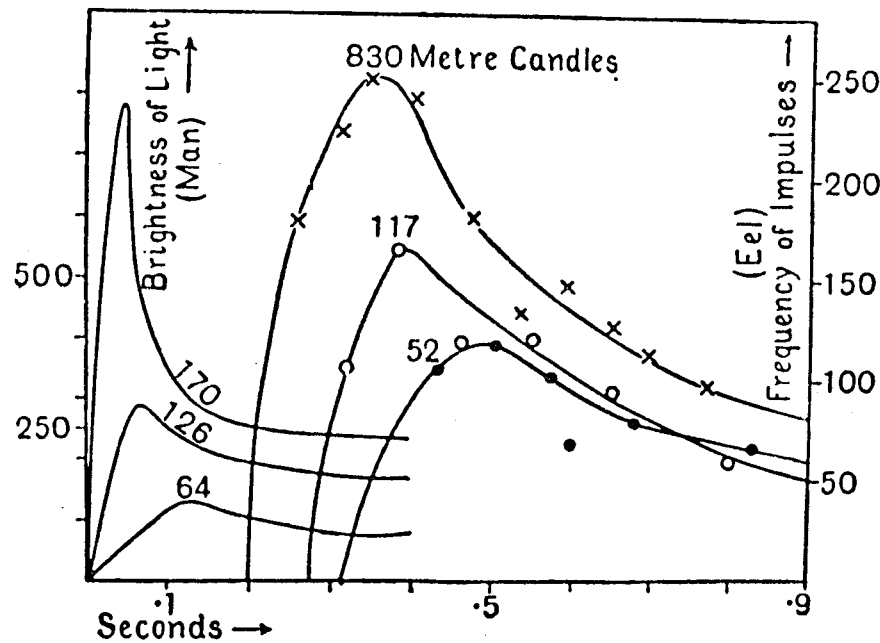
Pri ispitivanju vremenske sumacije na supraliminalnoj razini uspoređuje se senzorni učinak nekog podražaja stalnog intenziteta ali različita trajanja sa senzornim učinkom podražaja promjenjiva intenziteta a konstantnog dugog trajanja. Pritom se traži koji intenzitet treba da ima dugi podražaj da on po svom subjektivnom učinku bude jednak podražaju stalnog intenziteta a varijabilnog trajanja. Na taj se način može rekonstruirati koju subjektivnu jakost dostiže podražaj stalnog objektivnog intenziteta u različitim vremenskim intervalima od latencije do svoje stabilne razine.

Slika 10. shematski prikazuje prema Pleronu razvoj osjeta svjetline u funkciji trajanja osvjetljenja za dva različita podražajna intenziteta.

Evolucija osjeta svjetline pokazuje dvije osobitosti koje ne nalazimo u drugim osjetnim područjima. Prvo, to je kratkotrajna egzaltacija percipirane svjetline prije nego što se jačina vidnog osjeta ustali na određenoj razini, tzv. Broca-Sulzer val. Drugo, da vidni osjet to ranije postiže svoju relativno stabilnu razinu što je podražaj intenzivniji.

Spomenute osobitosti vremenske sumacije u području vida dolaze do izražaja i pri registraciji broja živčanih impulsa u vidnom živcu tokom podraživanja mrežnice svjetlom različita intenziteta.

Na slici 11. prikazani su danas klasični rezultati koje je dobio Adrian na vidnom živcu ugora. Sličnost tih neurofizioloških krivulja sa psihofizičkim podacima upravo je Impresionantna.

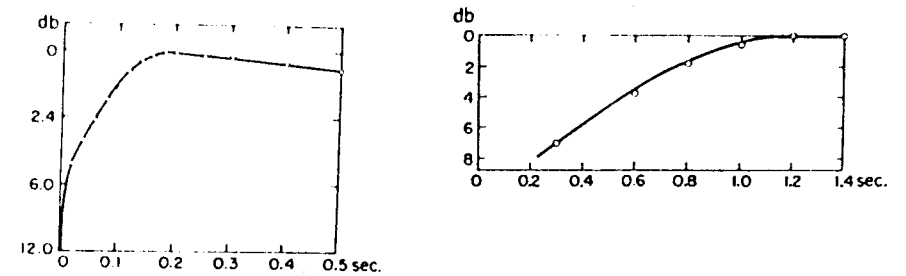


Slika 11 - Razvoj osjeta svjetline u funkciji trajanja podražaja u čovjeka uspoređen s porastom frekvencije aferentnih impulsa u vidnom živcu ugora. (Prema Adrian: The basis of sensation, London, 1928).

U području vida, već prema intenzitetu svjetla osjet doseže svoju stabilnu razinu relativno brzo, između 50 i 500 tisućinka sekunde. Kod sluha je, čini se, ta granica vremenske sumacije oko 200 tisućinki. Još je duže trajanje evolucije osjeta vibracije, oko 1 sekundu.

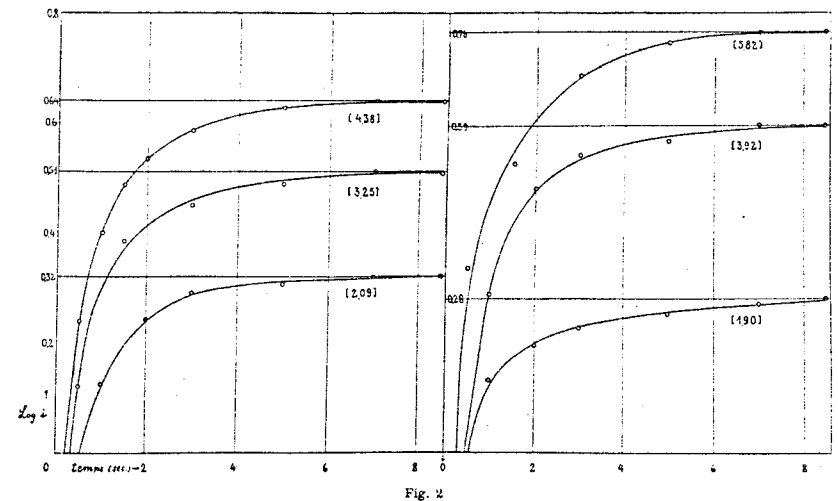
Slika 12. pokazuje, prema Békésy, razvoj slušnog osjeta i razvoj osjeta vibracije u funkciji trajanja podražaja.

Posebno je duga, vjerojatno zbog postepenog hlađenja ili zagrijavanja kože, evolucija temperaturnih osjeta.



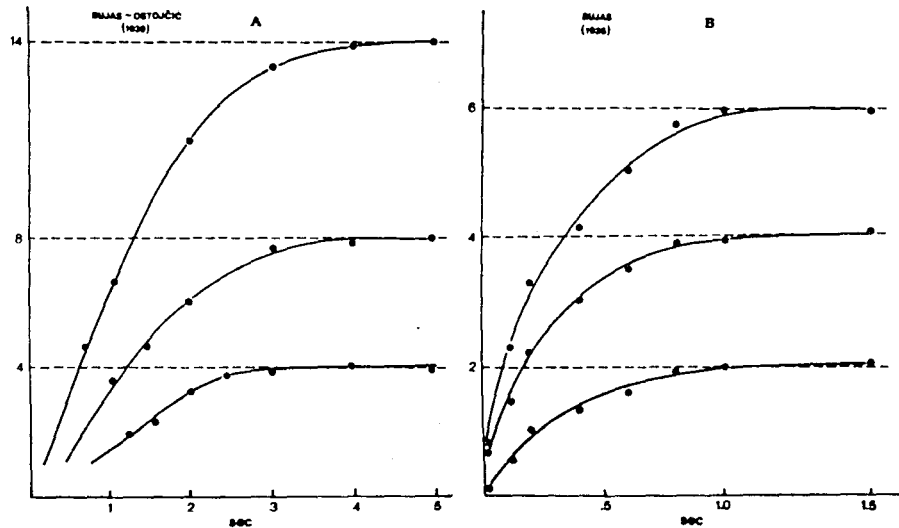
Slika 12 - Lijevo: porast glasnoće tona od 1000 Hz stalnog objektivnog intenziteta, u funkciji trajanja podražaja. Desno: razvoj osjeta vibracije koji je izazvan isprekidanim podražajem od 100 Hz na vrhu prsta. (Prema: Békésy: Inhibition and the time and spatial patterns of neural activity in sensory perception, Annals of Otology, Rhinology and Laryngology, 74, 445-462, 1965).

Slika 13. prikazuje rezultate koje smo dobili ispitujući razvoj osjeta hladnoće u funkciji trajanja podražaja na tri različite podražajne razine izražene u fechnerima, tj. u multiplima limena za dugi podražaj.



Slika 13 - Evolucija osjeta hladnoće u funkciji trajanja podražaja na tri podražajne razine. Rezultati dvojice ispitanika. (Bujas, 1938)  
Kako se vidi osjet hladnoće doseže svoj maksimum u vremenu od oko 7 sekundi, nema kao u vida vala prije ravnoteže i nema skraćivanja granice sumacije pri porastu intenziteta podražaja.

Slika 14. pokazuje rezultate koje smo dobili ispitujući razvoj slanog okusa i kiselog električnog okusa. Na apscisi je kao i na drugim slikama trajanje podražaja, a na ordinati dostignute razine u jačini okusa. Ispitali smo dakako i razvoj okusa drugih kvaliteta. Granice vremenske sumacije za kemijski izazvane okuse varirale su već prema okusnoj tvari između 3 i 6 sekundi, a za električni okus ta granica iznosi oko 1 sekundu.

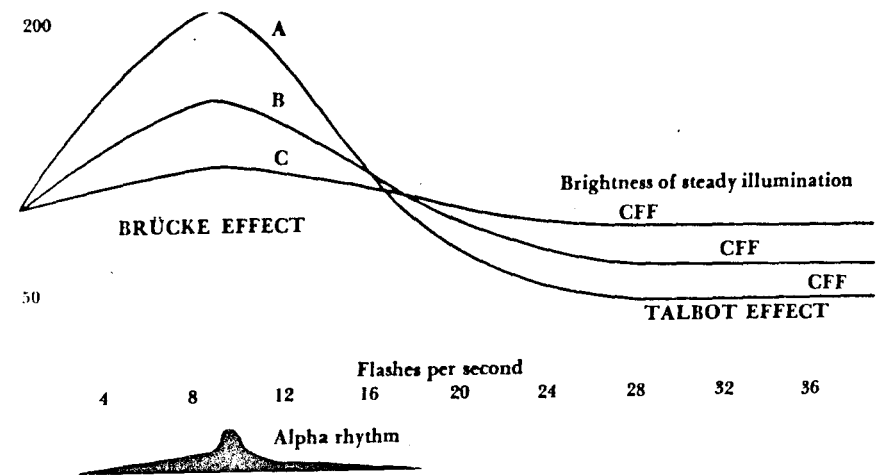


Slika 14 - Porast intenziteta okusnog osjeta, na tri podražajne razine, u funkciji trajanja podražaja. A: za natrijev klorid, B: za anodni kiseli okus (Bujas, Ostojčić, 1939, Bujas, 1936).

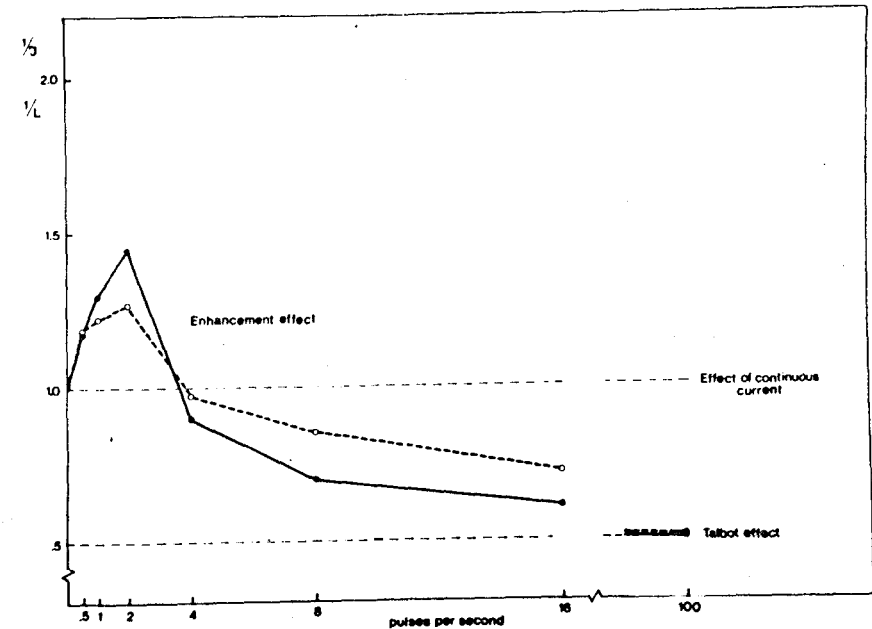
Pojave vremenske sumacije ispitivale su se i uz primjenu repetitivnih podražaja. U području vida već je 1864. Brücke otkrio da je uz neku suprafuzionalnu frekvenciju bljeskova, percipirana svjetlina tih bljeskova veća nego svjetlina kontinuirane svjetlosti istog fizikalnog intenziteta. Pojave egzaltacije u području vida posebno su istraživali Bartley i njegovi suradnici (1939-1960). Oni su našli da uz porast frekvencije bljeskova percipirana svjetlina premašuje svjetlinu kontinuiranog svjetla i doseže svoj maksimum uz frekvencije od oko 10 na sekundu. Uz daljnji porast frekvencije, egzaltacija se opet smanjuje a zatim iščezava. Konačno, uz brze fuzionalne frekvencije, svjetlina objektivno isprekidanog svjetla je za polovicu slabija od svjetline kontinuiranog svjetla jednakog fizikalnog intenziteta. Taj fenomen da je percipirana svjetlina fuzioniranog isprekidanog svjetla jednaka svjetlini kontinuirane svjetlosti dvostruko slabijeg intenziteta zove se Talbotov zakon.

Na slici 15. prikazani su rezultati Bartleyevih ispitivanja. Na ordinati se nalaze recipročne vrijednosti intenziteta svjetla, a na apscisi frekvencija bljeskova na sekundu. U tom pokusu tražilo se koji objektivni intenzitet kontinuirane svjetlosti izaziva osjet jednake svjetline kao i isprekidano svjetlo određene frekvencije.

Sličan fenomen egzaltacije našao sam 1958. Ispitujući promjene u apsolutnoj osjetljivosti za električno podraživanje jezika u funkciji frekvencije električnih impulsa. To je istraživanje, boljom tehnikom ponovila ekipa Bujas, Szabo, Mayer, Ajduković i Vodanović, 1986, mjereći promjene ne samo apsolutnog limena nego i one u jačini supraliminalnog anodnog okusa.



Slika 15 - Percipirana svjetlina treperavog svjetla različite frekvencije uspoređena sa svjetlinom kontinuiranog svjetla. Krivulja A odnos svjetla i tame 1:1, B 7:2 i C 8:1. (Prema Bartley: Some factors in brightness discrimination, Psychol. Rev., 46, 337-358, 1939).



Slika 16 - Utjecaj frekvencije električnih impulsa na limen (puna crta) i na percipirani intenzitet električnog okusa (isprekidana crta). Odnos podražaja i prekida 1:1 (Bujas, Szabo, Mayer, Ajduković, 1987).

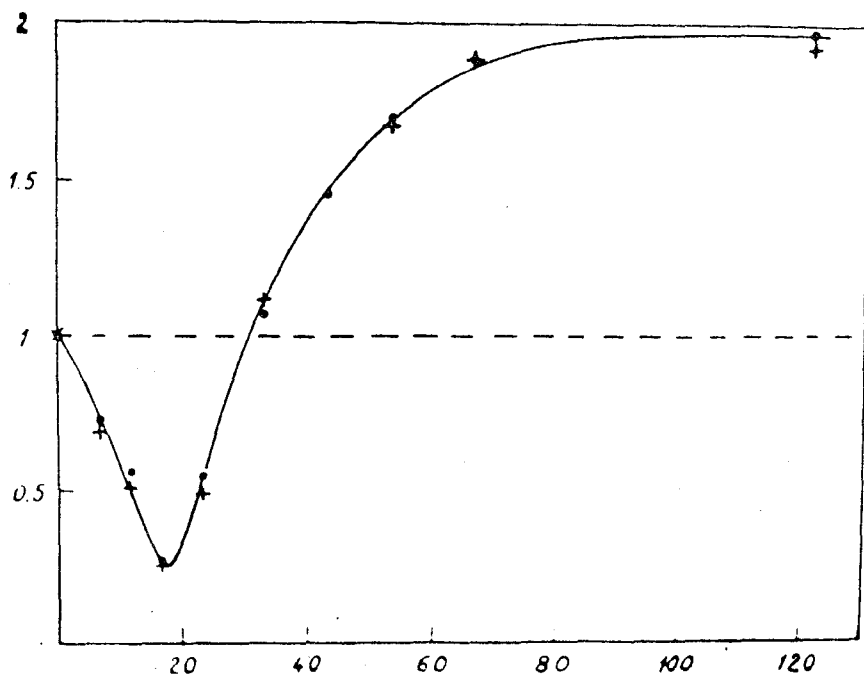
Slika 16. prikazuje prosječne vrijednosti triju ispitanika. Punom crtom prikazan je odnos između frekvencije električnih impulsa i recipročnih vrijednosti limena, a isprekidanom crtom odnos između frekvencije impulsa i recipročnih vrijednosti struje koja izaziva osjet iste jačine. Vrijednost ordinate 1 označuje limen odnosno okusni intenzitet dobiven uz kontinuirani električni podražaj.

Dakle i repetitivno podraživanje jezika je uz niske frekvencije efikasnije od kontinuiranog podraživanja, tj. isti senzorni učinak postiže se uz objektivno slabije strujne intenzitete. Maksimalna egzaltacija odgovara frekvenciji od samo dva impulsa na sekundu. Egzaltacija nestaje uz frekvenciju od oko 4 na sekundu, da se uz relativno visoku učestalost impulsa percipirani efekt izjednači s onim kontinuiranog podražaja koji je objektivno za polovicu slabijeg intenziteta.

Prema tome i u području okusa postoji analogon Brückeova fenomena, kao i analogon Talbotov efekta, koji su nađeni u području vida.

Brückeov efekt obično se dovodi u vezi s Broca-Sulzerovim valom, a optimalna frekvencija od 10 na sekundu dovodi se u vezu s alfa-valovima mozga, koji karakteriziraju aktivnost u mirovanju vidne kortikalne zone. Ali kako ti fenomeni postoje i u području okusa, u kojem nema vala koji prethodi ravnoteži i čija kortikalna zona vjerojatno ne pulzira 2 na sekundu, spomenuta objašnjenja nisu prihvatljiva.

Pojave slične Brückeovu i Talbotovu efektu našli smo 1952. Baumgardt i ja, ispitujući u području električnih fosfena utjecaj repetitivnih električnih impulsa na apsolutni limen. Referencična točka, vrijednost 1, bila je liminalni intenzitet za jedan podražaj koji je trajao 3 sekunde.



Slika 17 - Promjene u limenu za električne fosfene u funkciji frekvencije podražaja. Vrijednost ordinate = 1 označuje limen za kontinuirani podražaj. Točke se odnose na podražaje katodom, a križići na podražaje anodom (Baumgardt, Bujas, 1952).

Kako slika pokazuje, uza sporu frekvenciju vremenska je sumacija slaba, jer su i prekidi među impulsima dugi. Efekt sumacije najveći je uz frekvenciju od 18 na sekundu, a zatim se inhibicija sve više suprotstavlja sumaciji, anulira je uz frekvenciju od 31 na sekundu, a uz još brže frekvencije inhibicija postaje jednaka onoj koja djeluje pri kontinuiranom podraživanju tako da limen, u skladu s Talbotovim zakonom, dosegne dvostruku vrijednost od onog za jedan kontinuirani podražaj.

Utjecaj repetitivne podražaja na senzornu efikasnost također pokazuje da različita osjetna tkiva posjeduju različite vremenske konstante podražljivosti. Okusni organ, u usporedbi s vidnim organom, sporije reagira čak i uz električno podraživanje, a vidni organ reagira sporije na adekvatnu stimulaciju nego na električnu stimulaciju.

Osjetna perzistencija, kao jedna od karakterističnih promjena osjeta u vremenu, bila je predmet brojnih istraživanja. Pritom je potrebno razlikovati paosjeti koji je uvjetovan daljnjim djelovanjem zaostalih fizikalnih tragova podražaja od prave psihofiziološke perzistencije. U nekim je osjetnim područjima teško najednom i potpuno ukloniti sve tragove prethodnog fizikalnog agensa, kao npr. u modalitetu temperaturnih osjeta a djelomično i u područjima njuha i okusa, pa su paosjeti rezultanta fizikalne i prave perzistencije.

Prava osjetna perzistencija rezultat je toga što je potrebno određeno vrijeme da se nakon uklanjanja podražaja uzbudjenje u perifernim receptorima smiri, što još neko vrijeme upućeni aferentni impulsi pristižu u senzorne centre makar periferija već miruje i što za podražajem još neko vrijeme ustraje uzbudjenje u estezioneuronima mozga.

Perzistencija se osobito mnogo ispitala u području vida jer zbog kinematografije i upotrebe u rasvjeti izmjenične struje istraživanje vidne fuzije, koja se osniva na perzistenciji, ima i praktičnu primjenu.

Ukupno trajanje perzistencije teško je točno izmjeriti. Ne samo da paosjeti redovno kratko traju nego njihov intenzitet u tom kratkom intervalu postepeno slabi. Uz izuzetak nekih pokušaja direktnog mjerenja perzistencije u područjima vida, temperaturnih osjeta i prividne perzistencije okusa, perzistencija se uglavnom ispituje indirektno upotrebljavajući repetitivno podraživanje. Pritom se traži ona frekvencija podražaja pri kojoj percepcija isprekidanosti upravo prelazi u percepciju kontinuiranosti.

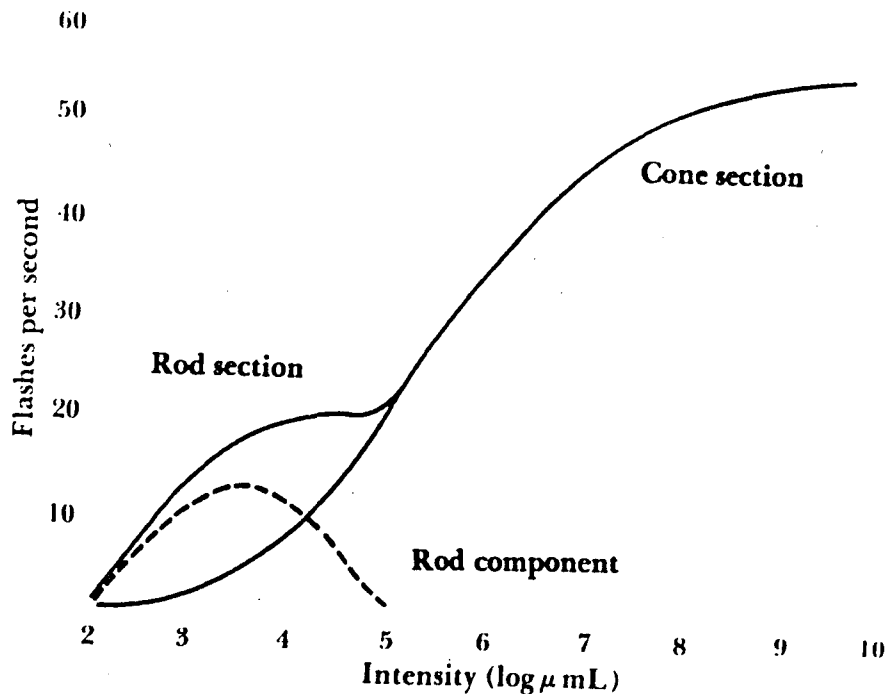
Premda je kritična frekvencija fuzije rezultatna vrijednost osjetne perzistencije i diferencijalne osjetljivosti za promjene u intenzitetu podražaja, ona ipak daje uvid u perzistenciju i upućuje na to u kojoj mjeri neki osjetni sistem može pratiti objektivne promjene u intenzitetu podražaja koje se zbivaju u vremenu.

Slika 18. prikazuje tipičnu krivulju odnosa između logaritma intenziteta svjetlosti (apscisa) i kritične frekvencije fuzije. Apstrahiramo li vrijednosti koje se pripisuju aktivaciji štapića, tad i taj odnos slijedi krivulju sigmoidna oblika. Fuzija se postiže to lakše što je intenzitet svjetla slabiji. Kritična frekvencija fuzije iznosi oko 4 bljeska na sekundu uz veoma slabe podražajne intenzitete, do iznad 55 bljeskova na sekundu, kad je svjetlost vrlo intenzivna. Samo središnji dio krivulje u skladu je s općenito prihvaćenim Ferry-Porterovim zakonom da je kritična frekvencija bljeskova upravo proporcionalna logaritmu intenziteta svjetlosti.

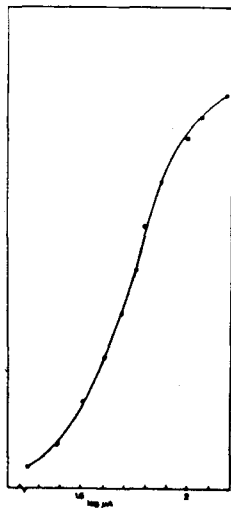
Tehnikom isprekidanih podražaja u suradnji s Ostojčić ispitao sam 1947. prividnu perzistenciju osjeta hladnoće, a u 1986. u suradnji sa Szabo, Mayer, Ajduković i Vodanović, perzistenciju u području električnog okusa.

U području osjeta hladnoće kao da postoji linearni odnos između kritične frekvencije i intenziteta podražaja, ali, zbog tehničkih razloga, mjerenje je provedeno u uskim granicama podražajnih intenziteta. Naprotiv, za kiseli anodni okus odnos je između kritične frekvencije i logaritma intenziteta struje veoma sličan onome koji je utvrđen u područje vida pri podraživanju čunjića.





Slika 18 - Odnos između logaritma intenziteta svjetla (apscisa) i kritične frekvencije fuzije (ordinata) u čovjeka. U životinja koje u svojoj mrežnici imaju samo jedan tip osjetnih vidnih stanica krivulja ima jednoličan sigmoidni oblik.



Slika 19. - Odnos između intenziteta anodne struje i kritične frekvencije fuzije (Bujas, Szabo, Mayer, Ajduković, Vodanović, 1987).

Takoder i ova vremenska konstanta znatno varira među osjetnim modalitetima. Prema različitim ispitivanjima perzistencija je osobito kratka za dodir - vibraciju (ispod 1 tisućinke sekunde), u području sluha kao da i ne postoji, za vid minimalni interval iznosi 1 stotinku sekunde, za toplo kritični interval varira između 1 desetinke i 3 desetinke sekunde, za hladno je minimalni interval 7 stotinki, slično kao i za električni okus.

Među vremenskim karakteristikama podražaja koje mogu djelovati na njegovu efikasnost posebno mjesto zauzima brzina kojom se u vremenu mijenja intenzitet nekog kontinuiranog podražaja.

Od kakvog je značenja brzina promjene poznato je na osnovi opažanja reakcija životinja na nagle i na postepene promjene. Tako npr. žaba će ako je bacimo u posudu s vrućom vodom odmah iskočiti, ali ako vodu u kojoj se nalazi postepeno zagrijavamo, žaba neće reagirati iskakanjem nego će se skuhati. Iz elektrofiziologije poznato je da su u usporedbi s podražajima strujom koja časovito raste od nule do određene vrijednosti, podražaj progresivnom strujom kudikamo manje efikasni. Općenito, što neko iritabilno tkivo brže reagira, to će i progresivni porast podražaja biti manje efikasan od naglog podraživanja.

Psiholozi zagrebačkog kruga, bilo sami bilo u suradnji s francuskim psiholozima, ispitivali su klimakoesteziju u području kemijskog okusa (Božica Bartolović), električnog okusa (Bujas i Chweitzer i Silvija Szabo), vida (Baumgardt i Bujas) i sluha (Chocholle i Bujas). Poodmaklo vrijeme ne dozvoljava mi da detaljnije izložim rezultate tih istraživanja. Ipak ta su ispitivanja pokazala da brzina kojom se mijenja intenzitet podražaja u vremenu začudo veoma slabo utječe na apsolutni limen, ali - bar prema rezultatima iz područja sluha - brzina uspona djeluje na diferencijalnu osjetljivost koja je to slabija što je uspon podražaja sporiji.

- 0 -

U dosadašnjem izlaganju razmotrili smo različite vremenske konstante od vremena latencije, preko razvoja intenziteta osjeta do njegove perzistencije nakon uklanjanja podražaja. Pritom smo se posebno zadržali na fenomenu vremenske suamcije i njezinim granicama na liminalnoj i supraliminalnoj razini, kao i njezinom sudjelovanju u egzaltaciji pri repetitivnom podraživanju.

Usporedimo li receptorni sistem s mjernim fizikalnim instrumentom, onda je očito da se različiti osjetni modaliteti ne samo razlikuju u svojoj osjetljivosti pri registraciji fizikalnih procesa nego i po brzini kojom reagiraju na objektivne promjene koje se zbivaju u vremenu. Na osnovi vremenskih konstanti moguće je među osjetnim sistemima razlikovati brze sisteme, koje karakterizira dobra ali kratka vremenska sumacija, kratka latencija, brza evolucija i kratka perzistencija. Među takve idu dodir, sluh i vibracija. Nasuprot njima stoje sistemi s relativno dugim konstantama, kao što su to njuh, okus i temperaturni osjeti. Nekako u sredini između "pokretljivih" i "lijenih" sistema nalazi se vid.

Na kraju još nekoliko riječi o tome kakav je doprinos ovakvih ispitivanja našem poznavanju funkcije osjetnih sistema u cjelini.

Prva i najznačajnija spoznaja je da podražaj aktivirajući receptor ne samo izaziva uzbuđenje u cjelovitom receptornom sistemu nego s malim vremenskim zakašnjenjem i uzbuđenju suprotan proces: inhibiciju. Proces inhibicije, koji takoder ima svoj razvoj u vremenu, smanjuje osjetljivost osjetnog sistema i čini da senzorni izlaz raste sporije od senzornog ulaza, sve dok izlaz ne postigne razinu koja predstavlja dinamičku ravnotežu između uzbuđenja i inhibicije. Početno pozitivno djelovanje trajanja podražaja na njegovu efikasnost, daljnjim produženjem postepeno se smanjuje zbog sve većeg udjela inhibicije. Granice vremenske sumacije dostignute su onda kad je daljnji porast procesa uzbuđenja

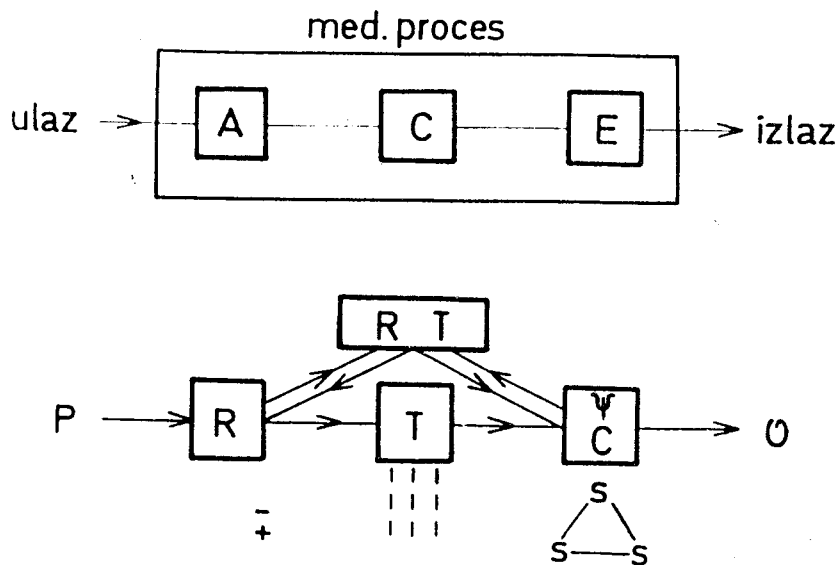
zaustavljen od procesa inhibicije. Retroaktivna inhibicija je veoma značajan faktor u regulaciji osjetne funkcije. Ona ne samo da održava učinke podražaja u optimalnim granicama za funkciju receptora nego, kočeci daljnji porast uzbuđenja u vremenu, omogućuje osjetnom sistemu da uspješno reagira na promjene u intenzitetu podražaja.

Veća efikasnost repetitivnih podražaja relativno spore frekvencije upućuje na to da pri prekidu proces inhibicije brže slabi od procesa uzbuđenja. Maksimalni efekt - egzaltaciju - postići će isprekidani podražaj ako novi podražaj stiže upravo u času kad su tragovi zaostalog uzbuđenja na svom maksimumu, a to ovisi ne samo o trajanju i intenzitetu prethodnog podražaja nego i o vremenskim konstantama podražljivosti.

Istraživanja procesa vremenske sumacije pokazalo je još jednom da osjetni sistem nije isključivo aferentni sistem, nego da je njegova funkcija pod značajnim utjecajem eferentnih impulsa koji dolaze iz različitih perifernih i centralnih živčanih struktura. Preko eferentnih vlakana dinamička stanja u različitim živčanim strukturama utječu na reaktivnost senzornih sistema od periferije do centara. Ti utjecaji, zavisno od prilika, mogu biti dinamogeni, kao što je to npr. kod vida pupilarni refleks, kod sluha promjene u napetosti mišića u srednjem uhu, ali oni mogu biti i inhibitorni.

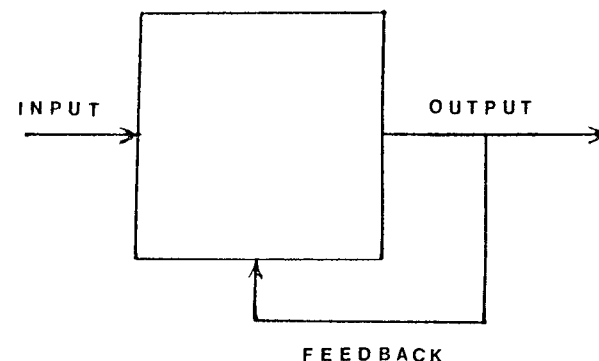
Premda vjerojatno postoje feedback-regulatori i na perifernom dijelu receptora, osobito značajnu regulaciju u osjetnoj funkciji ima retikularna formacija, koja posredstvom svojih eferentnih vlakana može selektivno modificirati senzornu transmisiju. Kakav će biti učinak retikularne formacije, dinamogen ili inhibitoran, zavisno s jedne strane od aferentnih impulsa koji u nju pristižu iz receptornih sistema, a s druge strane od impulsa koji pristižu iz kore velikog mozga. Retikularna formacija pak utječe na funkciju mozgovne kore.

Slika 20. sasvim pojednostavnjeno i shematski prikazuje te odnose.



Slika 20 - Shematski prikaz medijacljskog procesa između "ulaza" (podražaja) i "izlaza" (osjeta). R označuje receptor, T thalamus, RT retikularnu formaciju, a  $\Psi$  psihokortikalni proces. Strelicama su označene moguće interakcije.

Za tumačenje promjena do kojih dolazi tijekom podraživanja u vremenskoj sumaciji predloženi su različiti modeli koji uključuju inhibitornu povratnu spregu. Jedan od najjednostavnijih modela potječe od Marksa (1972). Njegov model, zamišljen da objasni vremensku sumaciju u području vida, uključuje dva stupnja koji djeluju kao filtri niske propusnosti s inhibitornim feedback-sistemom koji počinje u drugom stupnju a smanjuje osjetljivost u oba stupnja. U tom modelu koji je prikazan na slici 22. sa samo jednim stupnjem, dio se izlaza od senzornog ulaza vraća natrag i djeluje inhibitorno na daljnji ulaz.



Slika 21 - Pojednostavljeni Marksov protomodel za objašnjenje kako podražaj izazivajući uzbuđenje u osjetnom organu posredstvom inhibitorne povratne sprege smanjuje osjetljivost receptornog sistema. (Prema Marks: Sensory processes, New York, 1974).

Taj jednostavni Marksov protomodel može se dobro primijeniti na okusnu vremensku sumaciju. Okusna aferentna vlakna bogato se granaju, tako da isto vlakno inervira veći broj okusnih receptornih stanica. Kad podražaj aktivira receptor i vlakno koje je s njim u vezi, onda se dio živčanih impulsa kolateralama tog vlakna može vratiti na druge receptorne stanice. Ta antidromička aktivnost vjerojatno je inhibitorna, tj. smanjuje osjetljivost receptornih stanica na koje pristiže. Dakako takva inhibicija, koja se realizira s pomoću neurona prvog reda, ne isključuje i ranije spomenute centralne inhibitorne mehanizme.

Predavanje je trajalo predugo i ja vam se ispričavam. Ali i pedeset godina istraživanja na tom području također su dug vremenski period, a uz vremensku osjetnu sumaciju postoji i vremenska sumacija u produkciji radova.

## LITERATURA

Popis radova suradnika zagrebačkog psihologijskog kruga u kojima se obrađuju problemi vremenskih konstanti podražljivosti osjetnih sistema

- Bujas, Z. (1934) Le temps d'action des stimuli de la sensibilité gustative - C. R. Soc. Biol., 116, 1307-1309.
- Bujas, Z. et A. Schweitzer (1934) Contribution à l'étude du goût dit électrique - Année Psychol., 35, 147-157.
- Bujas, Z. (1935) Le temps de réaction aux excitations gustatives d'intensité différente - C. R. Soc. Biol., 119, 1360-1362.
- Bujas, Z. (1935) Le temps de réaction aux excitations électriques des récepteurs gustatifs - C. R. Soc. Biol., 119, 716-718.
- Bujas, Z. (1935) Le rapport entre les quantités liminaires et le temps d'action pour les excitations gustatives - C. R. Soc. Biol., 119, 835-838.
- Bujas, Z. (1936) L'établissement de la sensation du goût dit électrique en fonction de la durée d'excitation - C. R. Soc. Biol., 122, 1260-1262.
- Bujas, Z. et A. Schweitzer (1936) Recherches sur le goût électrique provoqué par les courants à établissement progressif - Année Psychol., 36, 137-145.
- Bujas, Z. (1937) La sensibilité au froid en fonction du temps - Année Psychol., 38, 140-147.
- Bujas, Z. (1938) L'évolution de la sensation du froid en fonction de la durée d'excitation - Année Psychol., 39, 184-198.
- Bujas, Z., et A. Ostojčić (1939) L'évolution de la sensation gustative en fonction du temps d'excitation - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 3/1, 3-24.
- Bujas, Z., et A. Ostojčić (1947) La persistance apparente des sensation du froid - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 16, 1-9.
- Bujas, Z. (1951) Quelques données sur le goût électrique - Année Psychol., Vol. jubilaire, 159-168.
- Baumgardt, E. et Z. Bujas (1951) Sur le seuil du phosphène électrique. L'inhibition rétroactive révélée par la méthode du double choc - C. R. Soc. Biol., 145, 1824-1826.
- Baumgardt, E., et Z. Bujas (1952) L'influence de la fréquence de stimulation électrique intermittente sur le phosphène liminaire - C. R. Soc. Biol., 146, 424-426.
- Krković, A. and N. Smolić (1961) The speed of the odorous blast and the absolute olfactory threshold - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 32.
- Bujas, Z., et R. Chocholle (1965) Le seuil auditif absolu en fonction de la pente d'établissement du signal acoustique - C. R. Soc. Biol., 159, 1079-1082.
- Chocholle, R. et Z. Bujas (1965) Le seuil auditif différentiel d'intensité en fonction de la pente de la variation de cette intensité - C. R. Soc. Biol., 159, 1114-1117.
- Bujas, Z. (1970) Taste provoked by continuous and iterative electrical stimulation of the tongue - Rad JAZU, 358, 79-96.
- Bartolović, B. (1972) Progressive increase of stimulus intensity and absolute sensitivity for sour taste - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 73.
- Botte, C., Z. Bujas and R. Chocholle (1975) Comparison between the growth of the averaged electroencephalic response and direct loudness estimations - J. Acoust. Soc. Am., 58, 208-213.
- Bujas, Z., and D. Mayer (1977) Sensory effects of continuous and iterative electrical stimulation of the tongue - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 82, 35-50, i u Olfaction and Taste, VI, London, 1977, 265-271.

- Szabo, S. (1977) Psychophysiological strength-duration relationship in the field of the electrical taste - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 85.
- Bujas, Z., D. Mayer, S. Szabo i D. Ajduković (1979) Vrijeme senzomotorne reakcije i intenzitet osjeta - Rad JAZU, 18, 387-410.
- Bujas, Z., M. Frank and C. Pfaffmann (1979) Neural effects of electrical taste stimuli - Sensory Processes, 3, 353-365.
- Bujas, Z. (1980) Vrijeme reakcije i intenzitet osjeta - Stručni skup psihol. "Dani Ramira Bujasa 1979", 53-64.
- Szabo, S. (1980) Brzina reakcije kao indikator općeg okusnog učinka dvojne mješavine - "Stručni skup psihol. "Dani Ramira Bujasa 1979", 65-73.
- Mayer, D. (1980) Upotreba eksponencijalne funkcije pri istraživanju svojstava okusnih tvari pomoću mjerenja vremena reakcije, Stručni skup psihol. "Dani Ramira Bujasa 1979", 75-86.
- Bujas, Z. (1980) Reaction time as a tentative measure of taste intensity - Olfaction and Taste VII, London, 363-366.
- Rohaček, A., i V. Kolesarić (1983) Brzina reakcije kao kriterij subjektivne efikasnosti podražaja koji se nalaze u različitom kontekstu - VII kongres psihologa SFRJ, 27-33.
- Szabo, S. (1983) Direktno numeričke procjene percipiranog intenziteta u situaciji progresivnog povećanja intenziteta podražaja - VII kongres psihologa SFRJ, 57-62.
- Kolesarić, V., A. Rohaček i Z. Komar (1984) Ispitivanje utjecaja podražajnog konteksta na vrijeme jednostavne reakcije za grupirane podražaje - VI psihol. skup "Dani Ramira Bujasa 1981", 69-72.
- Bujas, Z., S. Szabo, D. Mayer and D. Ajduković (1987) Repetitive electric stimulation of the tongue and temporal summation in taste - u tisku Acta Biologica JAZU.
- Bujas, Z., D. Mayer, S. Szabo D. Ajduković and M. Vodanović (1987) Critical fusion interval of electric taste - u tisku Acta Biologica JAZU.

## Radovi iz područja adaptacije

- Bujas, Z. (1939) Beobachtungen über den Restitutionsvorgang beim Geschmackssinn - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 3/3, 3-14.
- Bujas, Z. (1953) L'adaptation gustative et son mécanisme, Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 17, 1-11.
- Bujas, Z. (1973) Pojave osjetne adaptacije - Stručni skupovi psihol. "Dani Ramira Bujasa 1970 i 1972", 17-26.
- Bujas, Z., S. Szabo, M. Kovačić and A. Rohaček (1974) Adaptation effects on evoked electrical taste - Perception and Psychophysics, 15, 210-214.
- Kolesarić, V. (1980) Adaptation and recuperation in the field of electrical phosphenes - Acta Inst. Psychol. Univ. zagreb., 90, 29-35.
- Bujas, Z., D. Ajduković and M. Vodanović (1985) Successive taste contrast and water taste in man - Acta Biologica JAZU, 11/1, 1-20.

## SUMMARY

### STIMULATION TIME CONSTANTS OF SENSORY SYSTEMS

Studies of time constants of stimulation in early stages of sensory processes in time are surveyed. Results drawn are on examples from investigations into time characteristics of stimulation that have been performed by researchers of the Zagreb Psychological Circle.