

# INLEIDING SENSORIËLE SYSTEMEN

## I. Neurofysiologie

Het belang van de hersenen kan nauwelijks worden onderschat. Zo is maar liefst 35% van alle morbiditeit (het 'ziek zijn') te wijten aan stoornissen in de hersenen (let wel: dit omvat ook hoofdpijn, depressie...).

Wat maakt onze hersenen zo bijzonder?

- Plasticiteit: onze hersenen morgen zien er niet meer helemaal hetzelfde uit als vandaag (door gebeurtenissen, kennis, ...)
- Aandacht: we kunnen specifiek op bepaalde aspecten van onze wereld focussen
- Gevoelselementen/emotie: uiteraard zeer specifiek menselijk
- Wakker zijn en slapen
- Honger en dorst
- Coördinatie: vaak van zeer complexe bewegingen.

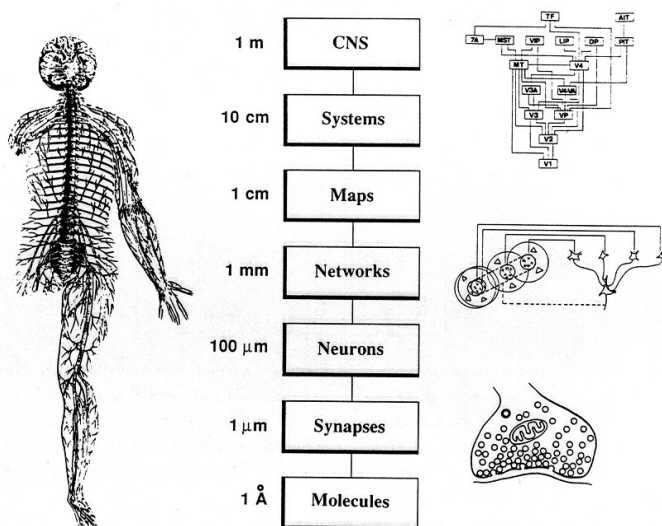
De hersenen zijn een anatomisch en functioneel georganiseerde set van neuronen. De fysiologie sluit nauw aan bij de anatomie. Om de werking van de hersenen te begrijpen, moeten we dus weg van het cellulair niveau en gaan integreren op het systeemniveau. Dit doet de neurofysiologie.

De neurofysiologie heeft verschillende domeinen:

- (Cellulair/moleculair)
- (Ontwikkeling, plasticiteit en herstel)
- (Gedragsneurofysiologie – systeemfysiologie) – cognitieve fysiologie
  - Studie van de neurale basis van mentale processen
  - Cognitieve psychologie: hoe sensoriële informatie wordt getransformeerd in perceptie en actie

Vaak wordt de vraag gesteld of de neurale basis van ons bewustzijn bestudeerd kan worden ('The nature of consciousness'). Bewustzijn is immers subjectief, unitair en intentioneel. Een oplossing in deze reductionistische benadering (alles herleiden tot elektrische activiteit) ligt in het identificeren van neurale activiteit die correleert met bewuste gewaarwording, en de studie van beter gedefinieerde en makkelijker hanteerbare processen (zoals vb. selectieve aandacht)

### I.1. Verschillende integratieniveaus



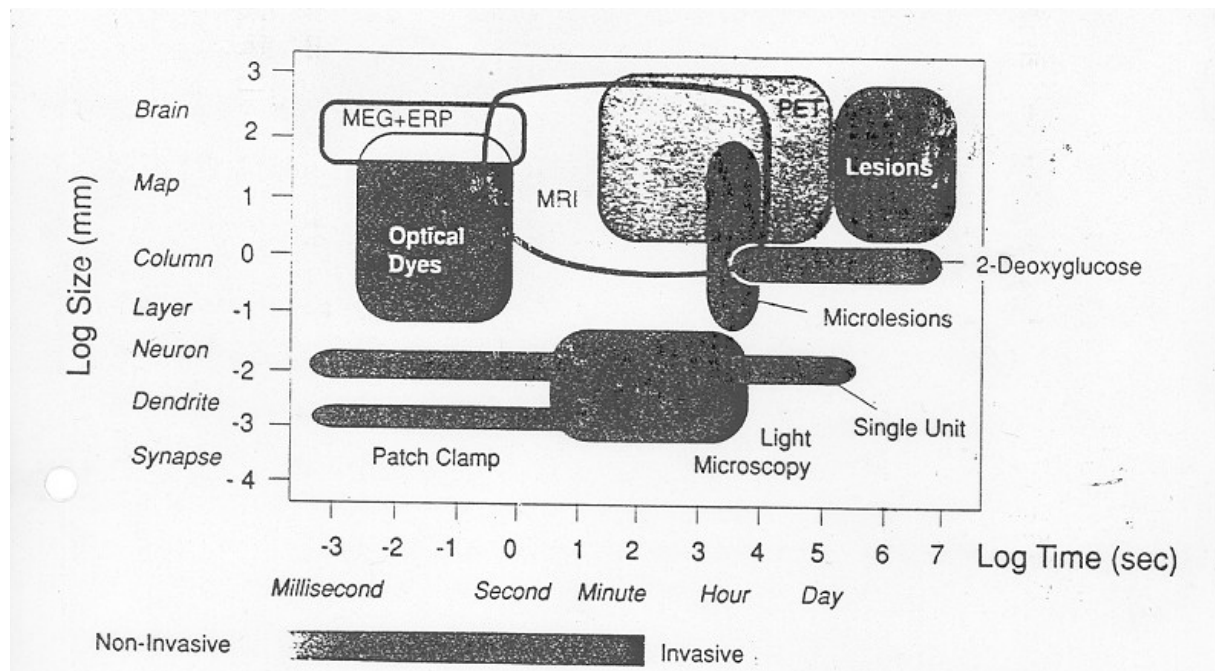
Binnen de ruimtelijke dimensie kunnen we de dingen als volgt beschouwen [Afb. 1, links]:

- 100 μm: neuronen
- <100 μm: biochemie en klassieke fysiologie
- >100 μm: systeemfysiologie en het centraal zenuwstelsel

Binnen de systeemfysiologie onderscheiden we verschillende anatomisch gedefinieerde niveaus: dit om de connecties tussen neuronen zo kort mogelijk te maken, en dus met een zo laag mogelijke energetische kost:

- Lokale netwerken (vb. corticale zuil)
- Kaarten (topografische afbeelding) => topografische organisatie van een corticaal gebied (vb. primaire visuele schors)
- Systeem: een aantal corticale gebieden die samenwerken (vb. visueel systeem) en de basis leggen voor gedrag.

## 1.2. Observeren van de hersenen



We kunnen de hersenen observeren met verschillende technieken, die we indelen naar 3 criteria: temporele resolutie, spatiale resolutie en invasiviteit (een dalende invasiviteit gaat vaak gepaard met een daling van de resolutie). [Afb. 2, boven]

Belangrijk is ook het gebruik van diermodellen om de bevindingen te toetsen. Uiteraard blijft het een model, en zijn er belangrijke verschillen met de mens. Het is belangrijk een adequaat model te nemen in functie van je concrete vraag: hoe complexer je vraag, hoe complexer ook je proefdier moet zijn (voor cognitieve functies zeker primaten).

Een eerste observatietechniek is de micro-elektrode-afleiding. Deze heeft een hoge temporele en spatiale resolutie, want ze gaat uit van 1 cel afzonderlijk. Patch clamp, waar de celmembraan en de kanalen afzonderlijk worden benaderd, is nog fijner. Ten derde is er ook microscopie, waar we de cellen en de structuren op microscopische grootte kunnen zien. Deze 3 technieken zijn evenwel niet toepasbaar op de mens!

MEG en EEG zijn 2 complementaire technieken. Met behulp van ERP's (event related potentials) wordt een meting gedaan in de sulci (MEG) of de gyri (EEG). De tijdsresolutie is hoog, maar de spatiale resolutie is vrij slecht (meten OP de schedel). Dit is een magnetische techniek, dus gebruik ervan is duur.

Een algemeen gebruikte techniek momenteel is de MRI (magnetic resonance imaging), een indirecte meting (niet-invasief) die een lange statistische verwerking nodig heeft (vergelijking experimentele met controleconditie indien goed). Een PC is dus noodzakelijk.

Positron emission tomography (PET) maakt gebruik van radioactiviteit om een meting uit te voeren. Uiteraard is de dosis hierbij beperkt, en ook de resolutie is vrij beperkt. Er bestaan 3 versies van PET:

- Water-PET: hierbij test men de regionale doorbloeding via een vasculaire reactie
- Suiker-PET (deoxyglucose): heeft helaas wel een te hoog halfleven om condities te kunnen vergelijken, maar wordt wel toegepast bij vb. metastase (oncologie)
- Gebruik van specifieke tracers die op een receptor binden, zoals een gedaalde dopamineconcentratie bij Parkinson. Deze tracers zijn evenwel moeilijk te vinden.

De fMRI-techniek gebruikt ook een vasculaire reactie, maar hier wordt de verandering gemeten van oxy-hemoglobine en deoxy-hemoglobine gemeten. Beide stoffen hebben een verschillende magnetische activiteit, waardoor een stijging van oxyHb (zuurstofgebonden) een waardevolle parameter is. Er wordt dus gebruik gemaakt van een combinatie van doorbloeding, volume en oxygenatie om tot een meting te komen. De resolutie is iets beter dan bij klassieke MRI.

Ten slotte kan men ook laesies maken in de hersenen (experimenteel, uiteraard ook pathologisch). Deze techniek heeft wel een zeer slechte resolutie, maar het is het enige causaal onderzoek dat tot op heden mogelijk is (de andere technieken zijn correlatief). Men gaat dus opzettelijk een vernieling aanbrengen in de hersenen en kijken wat er gebeurt. Deze techniek is echter zeer moeilijk, niet altijd controleerbaar (geen controlecondities, want iedereen is verschillend), en zulk letsel is slecht afgelijnd, (te) groot en vaak op dezelfde plaats voorkomend (zelfde arteries verstoppt). We dienen ook gebruik te maken van proefdieren.

Deze laatste techniek geeft ook andere neurofysiologische problemen. Hersenen met een letsel verschillen van 'gezonde hersenen min het defecte stukje'. Er zijn ook positieve uitvalsverschijnselen, zoals bepaalde inhibities die wegvallen (het verschijnen van tremor bij Parkinson). Daarenboven zal een zekere plasticiteit optreden indien het letsel lang genoeg aanwezig is. Men kan dus alleen met tijdelijke inactivaties werken en controleren voor-tijdens-na de injectie, maar enkel op tijdelijke effecten, zodanig dat plasticiteit niet kan optreden.

## II. Sensorische systemen

De sensorïele systemen zijn de delen van de hersenen die de signalen uit de buitenwereld, afkomstig van onze zintuigen, verwerken. Dit is trouwens ook primair de functie van onze hersenen: overleven doordat we informatie uit de buitenwereld kunnen verwerken. Eigenlijk gebruiken we onze hersenen niet waarvoor ze bedoeld zijn: lezen kunnen we immers pas 4000 jaar, en we maken hiervoor gebruik van ons visueel systeem dat in sé gewoon bedoeld is om visuele informatie op te nemen. Het risico op fouten door zo'n 'anders-bedoeld' systeem te gebruiken is groot (vb. dyslexie).

Hoe meer informatiebronnen we hebben, hoe beter. Daarom hebben we 5 zintuigen, en dus ook 5 sensorïele systemen. De zintuigen op lange afstand zijn de visus, het gehoor en olfactie (energie op afstand), terwijl op korte afstand (energie die op het lichaam inwerkt) tast en smaak van belang zijn.

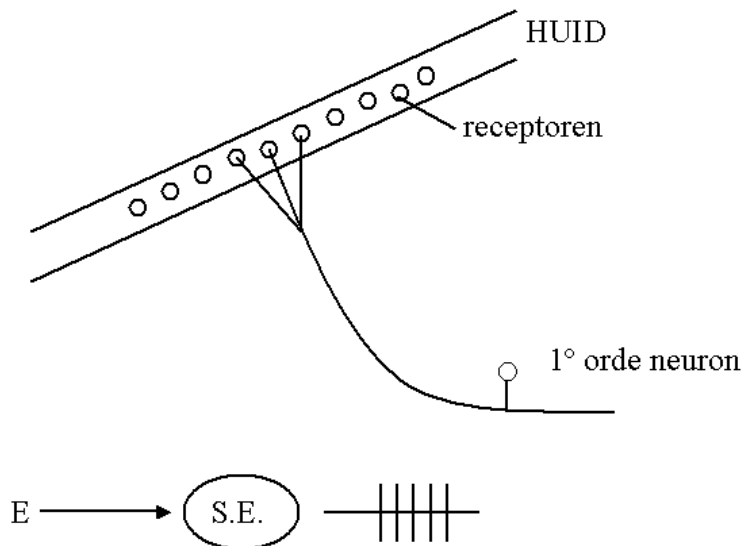
Deze systemen zullen de informatie uit de buitenwereld omzetten in informatie die bruikbaar is voor onze cognitieve structuren. Veel informatie gaat verloren (indien geen aandacht), maar draagt toch bij tot de modificatie van ons sensorieel systeem. Het onderscheidingsvermogen van deze systemen is ook verschillend. Wij mensen hebben vooral een onderscheidend zicht en gehoor, terwijl de olfactie pakweg bij de hond veel meer ontwikkeld is.

In de meeste sensorïele systemen gebeurt de informatieverwerking grotendeels in de cortex: een primair gebied waar de informatie van het zintuig de schors bereikt, en dan nog secundaire en hogere-orde corticale gebieden waar verdere verwerking en integratie plaatsvindt. Meestal verloopt de weg tussen zintuig en cortex via de thalamus. Het olfactief systeem vormt hierop een uitzondering.

De ingangspoort tot de sensorïele systemen vormen de sensorïele eenheden. Deze vertonen gemeenschappelijke kenmerken, die een aantal algemene neurofysiologische begrippen kunnen verduidelijken.

## III. Sensoriële eenheden

### III.1. Definitie



De sensoriële eenheid is het geheel gevormd door het eerste orde sensorieel neuron en alle receptoren die ermee verbonden zijn. Het is dus de ingangspoort van het sensorieel systeem. Er zijn eigenlijk vele parallele poorten, aangezien er verschillende sensoriële systemen zijn. [Afb. 3, boven]

De buitenwereld zit vol energieën. Een prikkel die onze sensorische systemen bereikt, is een bijzondere stimulus, nl. een distributie van lichtenergie. Aan de sensoriële eenheid gaat ook redelijk wat energie verloren: alles waaraan de receptor niet gevoelig is, wordt aan de poort tegengehouden. Op dit principe is onze perceptie feitelijk gebaseerd. (Ook verderop kan de informatie worden tegengehouden, indien vb. geen aandacht). De functie van de sensoriële eenheid bestaat erin de uitwendige energie die inwerkt op de receptor om te zetten in een reeks AP's, die langs het axon van het neuron naar het tweede neuron worden doorgegeven.

### III.2. Indeling

Een functionele indeling is gebaseerd op het soort energie waarvoor de sensoriële eenheid gevoelig is: mechanische, chemische, thermische, of lichtenergie. We onderscheiden mechanoreceptoren (huid en oor), chemoreceptoren (reuk en smaak), thermoreceptoren (huid) en fotoreceptoren (retina). Eén type receptor, nl. de nociceptor of pijnreceptor, is niet gevoelig aan een bepaald type energie, maar aan een overmaat van om het even welke energie (hoge drempel).

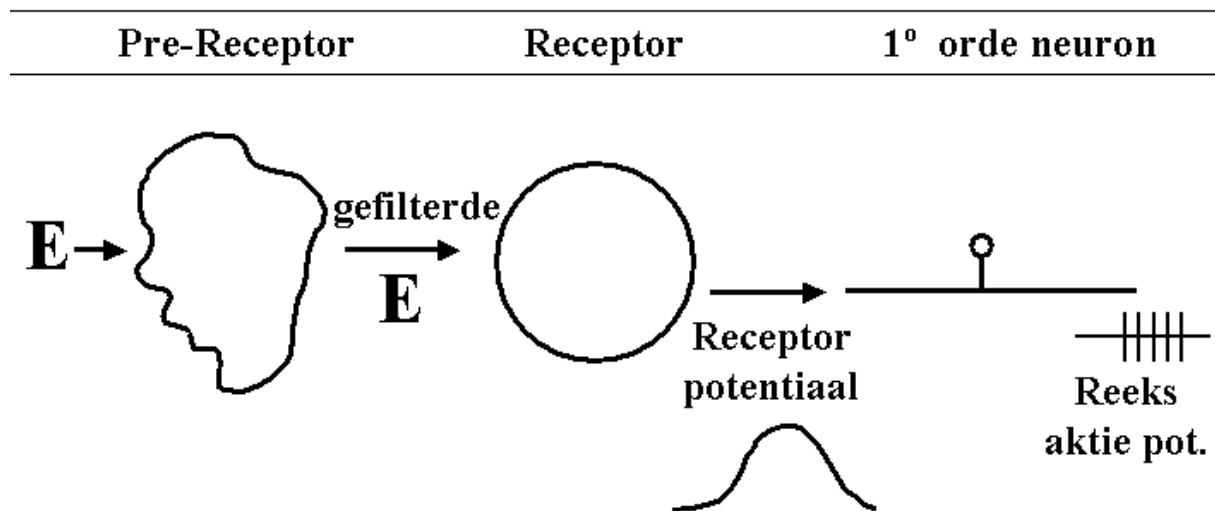
Structureel kunnen we de SE'n indelen naargelang het aantal celsoorten die deel uitmaken van de sensoriële eenheid. Primaire sensoriële eenheden bestaan uit 1 neuron en de receptoren zijn de uitlopers van dat neuron (vrije zenuwuiteinden). De secundaire sensoriële eenheden bestaan uit een receptorcel, die bezenuwd wordt door de zenuw en de AP's doorgeeft. In een tertiaire sensoriële eenheid ten slotte, zijn er 3 celsoorten, wat enkel voorkomt in het visueel systeem (fotoreceptor – geleidend neuron – axon 1° orde neuron).

### III.3. Kenmerken

#### III.3.1. Functionele kenmerken

De sensorielle eenheid telt 3 functionele onderdelen: de prereceptorstructuur, de receptor zelf en het eerste orde neuron [Afb. 4, onder]:

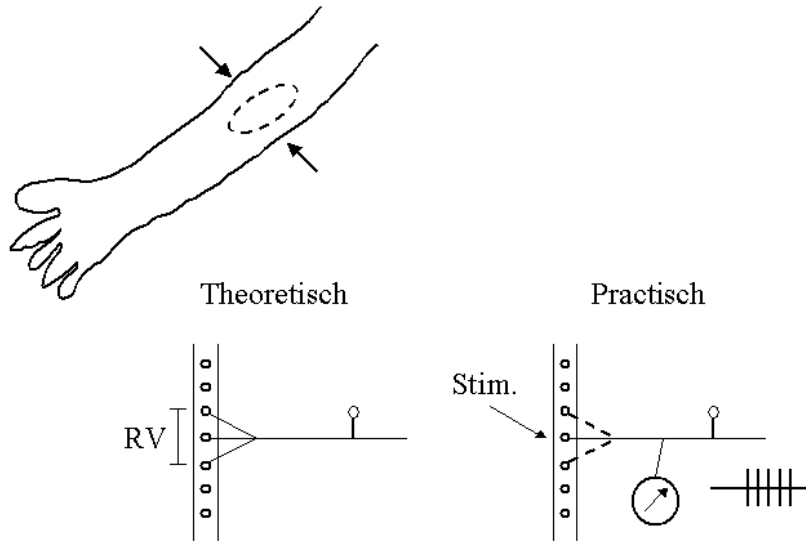
- Prereceptorstructuur:
  - Alles wat tussen de buitenwereld en de receptor gelegen is (epitheel voor een vrij zenuwuiteinde, de ganse oogbol voor het visueel systeem)
  - De output is een gefilterde energie, die in intensiteit en tijdsverloop kan verschillen van de originele uitwendige energie
- Receptor:
  - De output is een receptorpotentiaal, wat een langzaam potentiaal is met alle voor- en nadelen van dien.
  - De amplitude is een weerspiegeling van de intensiteit van de gefilterde energie van de prereceptor.
  - Er is geen drempel en summatie kan optreden.
  - Het is echter wel een lokaal potentiaal dat zich niet kan voortplanten.
- Eerste orde neuron:
  - Genereert een AP dat zich wel kan voortplanten.
  - AM wordt omgezet in FM: de frequentie van AP gaat een rol spelen, met een drempel (verlies van zwak signaal) en saturatie.
  - Summatie vermindert o.w.v. een refractaire periode.
  - De transductie is niet perfect, maar toch slaagt ons CZS erin om op basis van dit zwak signaal een sterk geheel te vormen.



#### III.3.2. Structurele kenmerken: receptief veld en innervatiedensiteit

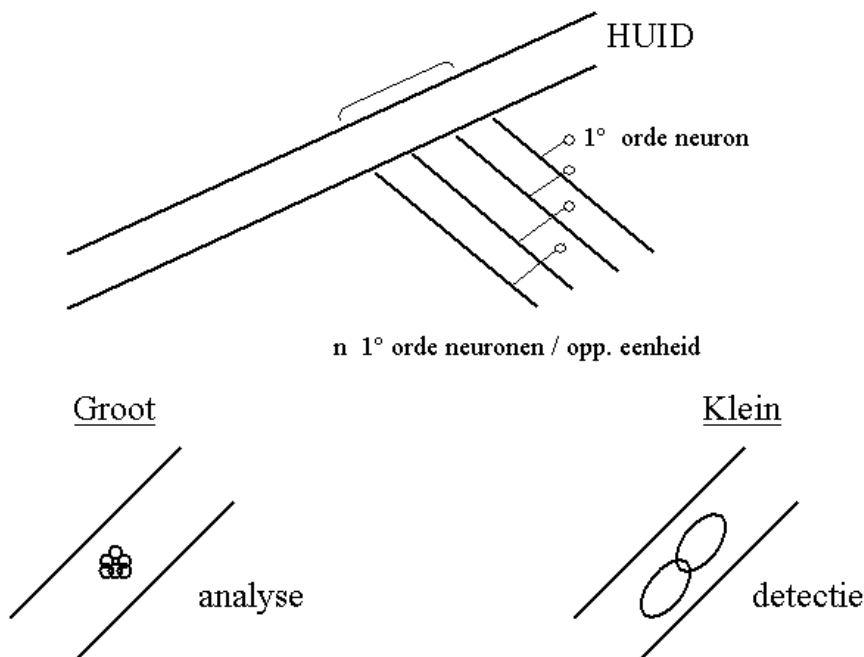
Vooreerst is er het receptief veld (RV). Dit is een eigenschap van het eerste orde neuron. Het is dat deel van het receptoroppervlak van waaruit de sensorielle eenheid kan geactiveerd worden, m.n. dus het eerste orde neuron dat ermee verbonden is. Activatie is een toename van het aantal ontladingen boven de normale activiteit te wijten aan de prikkel. [Afb. 5, volgende pagina]

Deze definitie geldt ook voor hogere orde neuronen, maar men moet beseffen dat er ook inhibitorische inputs mogelijk zijn. Daarom past men de definitie aan: het RV is het deel van het receptoroppervlak van waaruit het hogere orde neuron kan worden beïnvloed (excitatorisch of inhibitorisch). Het RV blijft dus te allen tijde een deel van het receptoroppervlak: de huid, de retina... De RVn van verschillende SE'n kunnen overlappen: een receptor kan door verschillende neuronen worden bezenuwd, én de receptoren van verschillende RVn liggen door elkaar.



De innervatiedensiteit is een eigenschap van het receptoroppervlak. Het is het aantal sensorielle eenheden per oppervlakte-eenheid (praktisch gezien dus het aantal eerste orde neuronen per oppervlakte-eenheid). Wanneer de ID groot is, zijn de RVn klein en overlappend (zoals vb. op de huid van de hand), indien de ID klein is, zijn de RVn groot en niet overlappend (het been). De spatiale resolutie van het systeem verhoogt dus met de afname van de RV-diameter of de toename van de ID.

In de meeste sensorielle systemen is het aantal SE om anatomische redenen beperkt. Vandaar dat het onmogelijk is om over gans het receptoroppervlak (RCO) een hoge densiteit te hebben. Vele sensorielle systemen vertonen een specialisatie: bepaalde delen van het RCO zijn dens bezenuwd en dus nuttig voor analyse en identificatie van de prikkel, terwijl andere delen een veel lagere ID hebben en nuttig zijn voor detectie en localisatie. Om de specialisatie goed te doen opgaan, moet het dens bezenuwd deel beweeglijk zijn, maar ook kunnen gestabiliseerd worden (vb. de retina). [Afb. 6, onder]



### III.4. Codificatie van de energie door de SE

De stimulus of prikkel is een speciale energieverdeling, die sterk beperkt is in ruimte en tijd. De SE moet dus zo getrouw mogelijk de energiedistributie op het RCO weergeven. Dit is essentieel voor de volgende neuronen in het systeem (waar het op signaaloverdracht aankomt). Eens de verwerking begint is dit echter niet meer essentieel. Om de betrouwbaarheid van een SE na te gaan, moeten we weten hoe de energiedistributie in de activiteit van de SE wordt weergegeven.

Hiervoor doen we beroep op 4 aspecten:

- Codificatie van de soort van energie (welk neuron actief, anatomie)
- Codificatie van de intensiteit (gemiddelde frequentie AP, aantal neuronen)
- Codificatie van de plaats van inwerking (welk neuron actief, anatomie)
- Codificatie van zijn tijdsverloop (welk neuron en duur activatie)

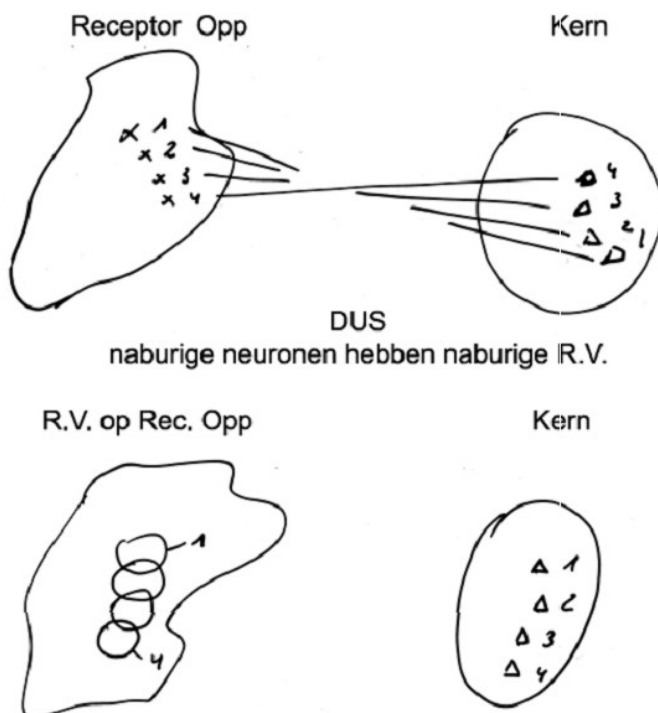
#### III.4.1. Specificiteit van de sensorielle eenheden

De SE zijn specifiek voor de soort energie die inwerkt op het RCO, t.t.z. dat de SE enkel zal reageren (= verhoogde AP-frequentie) op één bepaald soort energie. Deze absolute specificiteit bestaat uit 2 componenten, nl. de relatieve specificiteit van de receptor (receptorpotentiaal voor de juiste energie veel hoger dan voor de andere), en ten tweede de drempel van het eerste neuron (gevoeligheid enkel indien receptorpotentiaal sterk genoeg was). De relatieve specificiteit wordt absoluut.

Deze specificiteit ligt aan de grondslag van de wet van de specifieke zenuwenergieën: activiteit van het eerste orde neuron duidt aan welke soort sensorielle informatie aanwezig is (vb. activiteit in de n. opticus duidt op visuele stimuli). Op niveau van de SE is wel weinig specificiteit voor de parameters van de energie (met uitzondering van het auditief systeem, dat wel gevoelig is voor geluidsfrequentie).

De enige niet-specifieke receptor is de nociceptor, die niet geactiveerd wordt door een bepaalde soort energie, maar algemeen door een teveel aan energie.

#### III.4.2. Topografische organisatie

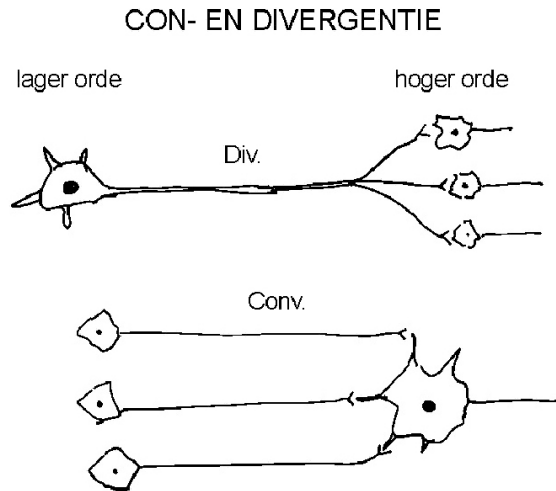


Topografische organisatie betekent dat de spatiale relaties ter hoogte van de receptoren bewaard blijven in de hogere orde kernen of banen. Naburige neuronen of zenuwvezels hebben naburige RVn. Het is dus niet de absolute positie die bewaard blijft, doch wel de relatieve ligging t.o.v. de andere neuronen. [Afb. 7, links]

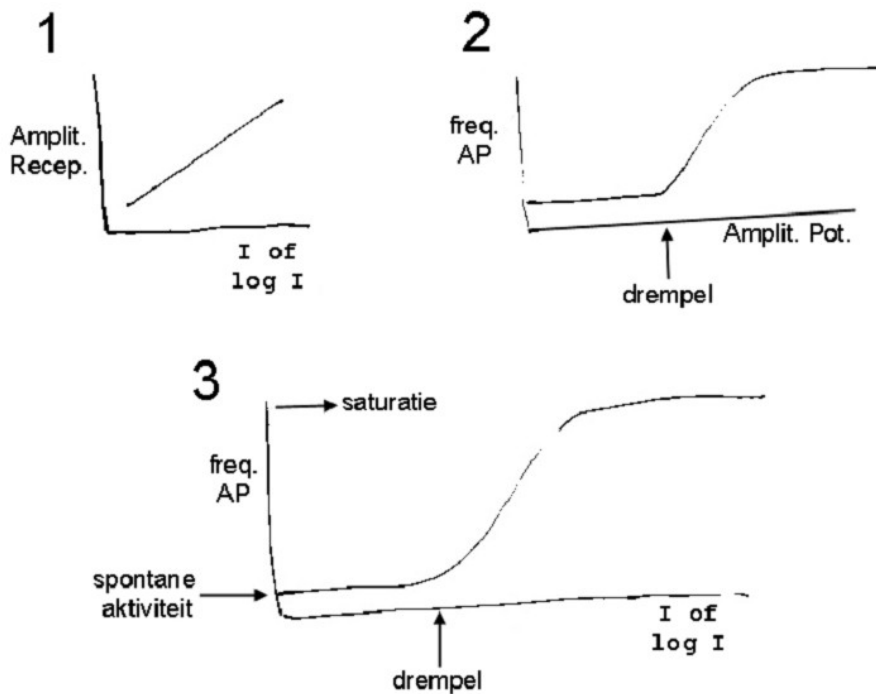
3 sensorielle systemen zijn duidelijk topografisch georganiseerd: men kent tonotopie (auditief), somatotopie (somatosensorisch) en retinotopie (visueel). In de andere systemen is de organisatie minder duidelijk.

M.O.: het 3<sup>e</sup> orde neuron van een tak van het somatisch systeem verliest ook zijn topografische organisatie (= formatio reticularis)

Zelfs in de systemen die duidelijk topografisch georganiseerd zijn, is niet alles topografisch georganiseerd. Deze organisatie neemt af naarmate men zich van het receptoroppervlak verwijderd. Dit is het gevolg van de informatieverwerking die ter hoogte van elke synaps berust op convergentie en divergentie van neuronen. Divergentie wil zeggen dat een lager orde neuron projecteert naar verschillende hogere orde neuronen, en convergentie dat een hoger orde neuron input ontvangt van verschillende lager orde neuronen. De RVn zullen toenemen. In feite komt het erop neer dat de positie van de energie aanvankelijk gebruikt wordt om een analyse van de stimuli te kunnen doen, en daarna verworpen wordt om een stimulusgeneralisatie te kunnen doen. [Afb. 8, onder]



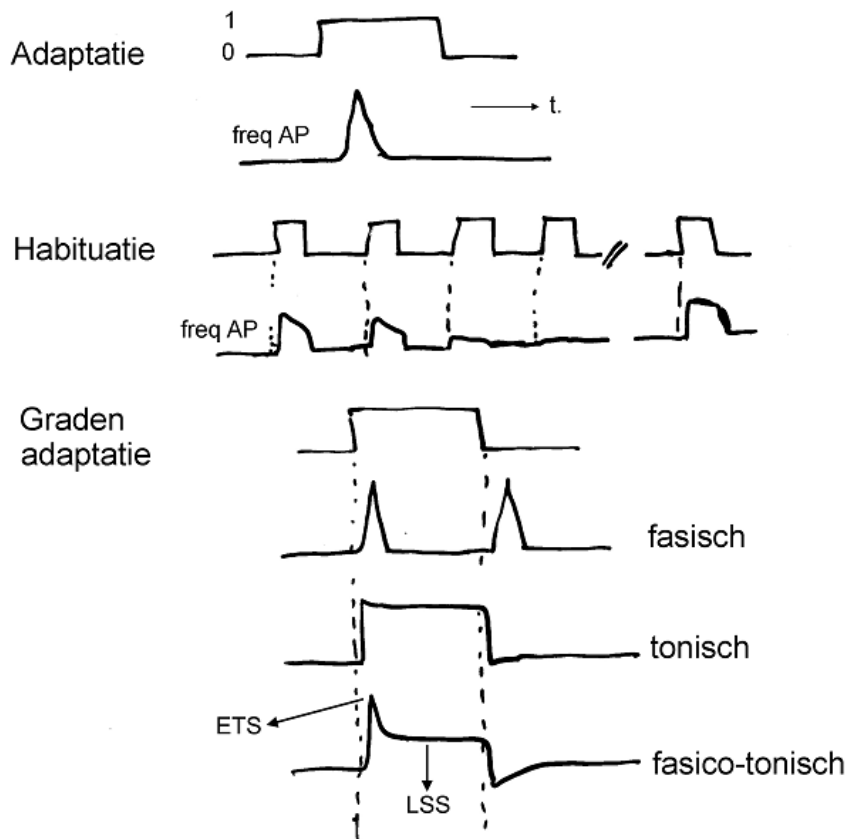
### III.4.3. Intensiteitscodificatie



Deze codificatie verloopt in 2 stappen: ter hoogte van de receptor is er een lineair of logaritmisch verband tussen de intensiteit van de energie en de amplitude van het receptorpotentiaal. De omzetting van een langzaam potentiaal naar AP's genereert een sigmoïdale curve met drempel en saturatie tussen frequentie van AP en amplitude van de receptorpotentiaal. De totale SE zal dus een sigmoïde curve vertonen tussen frequentie van AP en (log) intensiteit van de stimulus (volgens de wet van Weber). Sommige neuronen hebben hoge drempels, dus de code voor intensiteit omvat zowel aantal actieve neuronen als activiteit (aantal ontladingen) van elk neuron. [Afb. 9, boven]



### III.4.4. Tijdscoficatie: adaptatie in de SE



Adaptatie betekent dat het antwoord ophoudt, alhoewel de energie-inwerking nog verder duurt. Merk op dat dit verschilt van habituatie, waar een verminderd antwoord optreedt bij een herhaalde energieaanbieding (terwijl bij adaptatie slechts 1 langdurige aanbieding aanwezig was). [Afb. 10, boven]

De oorzaken van adaptatie kunnen velerlei zijn:

- Preceptorstructuur: in lichaampje van Pacini wordt het kapsel vervormd
- Receptor: indien de receptorpotential ontstaat door een ionenverschuiving, dan kan die verschuiving slechts 1x optreden per stimulus (herstel situatie noodzakelijk)
- Neuron: Na/K-pomp compenseert de ionenverschuivingen niet volledig, waardoor de prikkelbaarheid vermindert
- Buiten de SE: inhibities van hogere structuren (of interneuronen!)

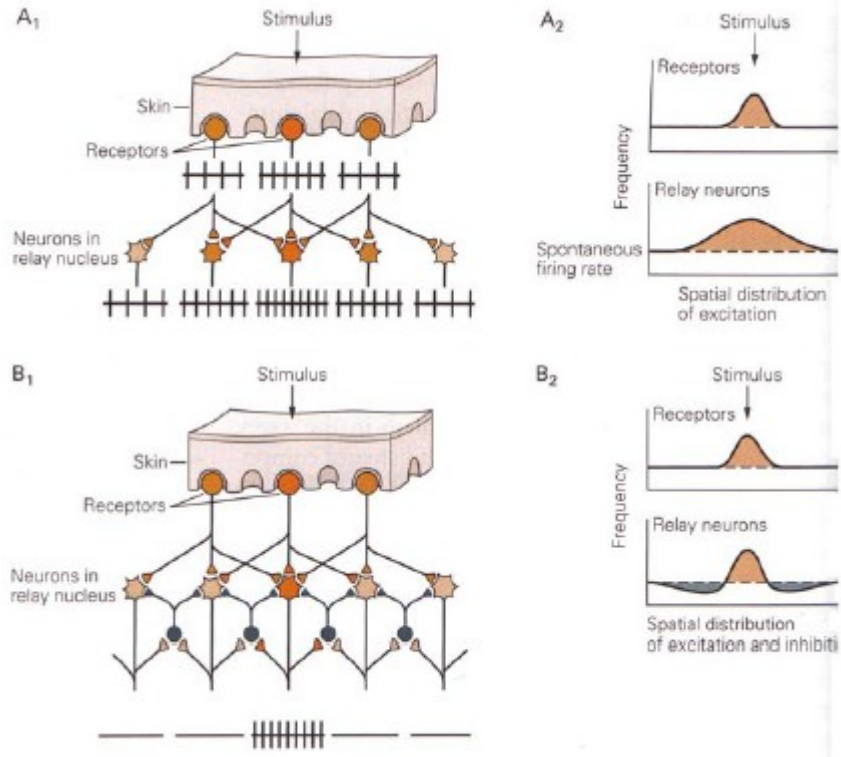
Naargelang de graad van adaptatie onderscheiden we [Afb. 10]:

- Fasische neuronen: volledige adaptatie, onset en offset antwoord mogelijk
- Tonische neuronen: geen noemenswaardige adaptatie (activatie duurt evenlang als stimulus)
- Fasico-tonische neuronen: partiële adaptatie met 2 antwoorddelen:
  - Vroeg fasisch deel
  - Laat tonisch deel

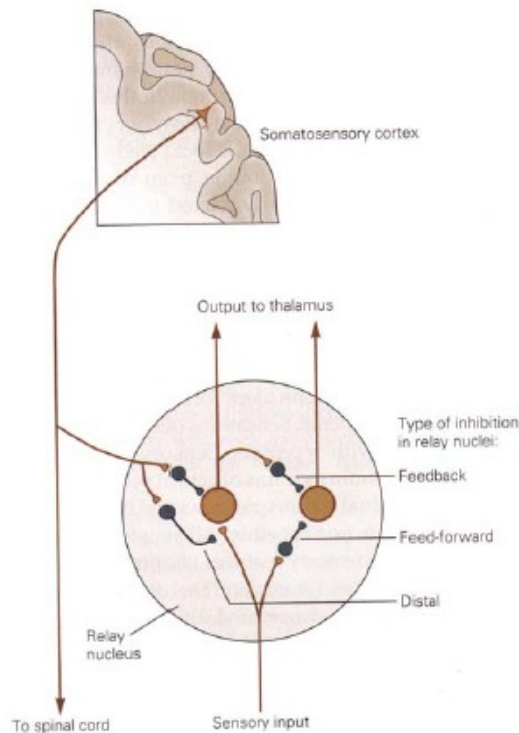
De code voor duur van energie-inwerking is de duur van activatie van de tonische SE, waarbij de identiteit van het neuron aangeeft of een verandering optreedt of de toestand verder duurt (naargelang fasisch of tonisch).

## IV. Gemeenschappelijke kenmerken v/e sensorieel systeem

### IV.1. Parallele informatieverwerking en seriële schakeling van kernen [Afb. 11, onder]



### IV.2 Inhiberende interneuronen [Afb. 12, onder]



**IV.3 Selectieve aandacht [Afb. 13, onder]**

