

Närvisüsteem koosneb närvirakkudest, mis vahendavad sensoritest tulevat infot mootorset vastust andvate organiteni. Sensoritel endil reeglina motoorseid efekte pole ja need ei kontakteeru harilikult ka otse efektoritega.

Kõige lihtsamal refleksikaarel on vähemalt kolm rakku:

- retseptor, mis on spetsialiseerunud informatsiooni vastuvõtmisele, filtreerimisele ja salemisele;
- efektor, st lihas-, endokriin- või eksokriinrakk;
- motoneuron.

Loomulikult on enamus refleksikaari keerukamad ja koosnevad enam kui kolmest rakust. Peamiselt tuleb juurde vaheneuroneid, mis paiknevad sensori ja motoneuroni vahel.

18.1 Närvikude

Närvisüsteemis on kaks olulist tüüpi rakke: *neuronid* ja *gliia*. Gliia on erinevate funktsioonidega (kaitse, toit, ionoregulatsioon, elektriline aktiivsus jms) rakkude kogum. Närvirakud on kohanenud erutuse juhtimiseks, töötlemiseks ja salvestamiseks. Peale nende tüüpide on närvisüsteemis mõnikord ka sidekoerakke ja veresooni.

Neuronid on erutuvad rakud, mis on spetsialiseerunud AP korduvaks edasikandmiseks. Morfoloogilises ehituses eristatakse kahte osa: *neuroni keha* (sooma) ja *jätkeid*. Jätkeid on tavaliselt kahte tüüpi:

Neuronid

- dendriidid, mis saavad impulsse sensoritelt või teistelt närvirakkudelt, ja
- aksonid, mis juhivad signaale teistesse rakkudesse.

Neuronid võivad esineda üksikute rakkudena, kuid enamasti on need koondunud kiududesse. Madalamatel loomadel on närvisüsteem esindatud üksteisest eraldatud närvirakkude sünapsideabil seotud võrguga. Kõrgematel loomadel on närvirakud koondunud kudedesse.

Närvisüsteem nii selgrootutel kui selgroogsetel jaotub *tuumaks* (sisemine kiht) ja *kooreks* (välimine kiht). Selgrootutel paiknevad neuronite kehad koos ja närvikiud ning sünapssid tuumas. Selgroogsetel on asi vastupidi: närvirakkude

Aksonites esineb kahesuunaline asoplasma vool: sünapsi poole (*anterograadne*) ja sünapstist eemale (*retrograadne*). See vool arvatakse transportivat mediaatoreid. Anterograadne vool on aeglane – 0,1 – 1,0 cm/d. Retrograadne vool on kiirem, u 8 cm/d ja see transpordib membraanielemendid, viirused ja toksiidid. On veel kolmaski vool, nn kiire vool (5 – 40 cm/d), milles liiguvad mitmesugused osakesed nagu ensüümid ja fosfolipiidid.

kehad paiknevad seespool, seda nimetatakse hallolluseks, aksonid ja muud juhteteed paiknevad väljaspool ja seda nimetatakse valgeolluseks.

Gliia koosneb närvisüsteemi mitteneuraalsetest rakkudest. Gliia on selgrootuil seotud ainult nävirakkudega, selgroogsetel nii nävrakkude kui ka kapillaaridega, samuti teiste mitteneuraalsete rakkudega, mis moodustavad närvide välise kaitsekesta. Neid nimetatakse *perilemma rakkudeks* ja gliia hulka need ei kuulu.

Gliia

Selgroogsetel kuulub gliia koosseisu kolme tüüpi rakke:

- *astrotsüüdid* – palju tsütoplasmajätkeid, mis ümbritsevad kapillaare ja neuroneid; nende rakkude vahel on väga väikesed pilud (10 – 20 nm), mis lubavad väikestel lahustunud molekulidel kiiresti difundeeruda;
- *oligodendrotsüüdid* – asuvad valgeolluses ja moodustavad seal müeliini;
- *mikroglia* – fagotsütaarsed rakud, mis hävitavad võõrkehi.

18.2 Integratsioon

Tüüpilisel juhul on *vaheneuronite* hulgas sisendid ja aksonaalsed seosed teiste neuronitega. Sünapsid on kas inhibeerivad või aktiveerivad. Aktsioonipotentsiaali tekkimiseks võib olla vaja ainult ühte sünapsit, kuid neid võib olla vaja ka mitu; samuti on ka inhibeerimisega. Iga sünaps muudab postsünaptilise membraani permeaablust, põhjustades lokaalseid voole ja postsünaptilisi potentsiaale. Kõik individuaalsed sünaptilised voolud summeeruvad aksoni kingul kust need ka soomasse sisenevad. Kui see vool on piisavalt suur, et depolariseerida membraani, tekib aktsioonipotentsiaal.

18.3 Närvivõrgud

Loomade närvisüsteemid on võrgustikud, mis koosnevad sensorsetest, vahe- ja motoneuronitest. Erinevate loomarühmade vahel on väga suur erinevus selliste närvivõrkude ehituses ja funktsioneerimises. Evolutsiooniliselt madalamatel loomadadel on ka vastavalt lihtsamad närvivõrgud. Need, mõnes mõttes primitiivsemad närvisüsteemid, on heaks alguseks selliste süsteemide tundmaõppimisel.

18.3.1 Primitiivsed närvisüsteemid

Paljudel ainuraksetel on viburid, mis löövad väga erinevalt ja tavaliselt on seotud toitumise ja liikumisega. Paljud viburid löövad ainult ühes suunas või ei löö üldse, st on mingi kontroll viburite löögisageduse ja suuna üle. Iga vibur liigub spontaanselt ja see muutub suurte sageduste korral rütmigeneraatoriks, mis suunab külgnevate viburite löögisagedust ja suunda. Kontroll toimub vee viskoossuse kaudu.

Osadel ainuraksetel (nt *Stentor*) pole viburite sünkroonne töö vee viskoossusest tingitud kontrolli all, vaid kontrollmehhanismiks on ilmselt tsütoplasmafibrillid. Samuti on mõnedel opaalloomadel (*Opalina*) viburite tööd suunavaks faktoriks membraanipotentsiaal.

Käsnad on sellised loomad, kelle närvisüsteem koosneb küllaltki hajusalt organiseeritud rakkudest. Tegelikult pole käsnadel üldse klassikalises mõttes neuronid, vaid mõned rakud talitlevad neuronitena.

Õisloomadel (hüdra, meduus, korallid) on juba hästi arenenud närvivõrk – hulk neuroneid, mis suudavad üsna kiiresti informatsiooni juhtida. Tegelikult on neil isegi kaks närvisüsteemi: *kiire spetsiifiline närvivõrk* ja *aeglane hajus närvivõrk*.

Esimene koosneb suurtest bipolaarsetest neuronitest, sellel on eelistatud suund, miles närvisignaali levivad kiirusega 1 – 2 m/s. See võrk sisaldab palju rütmigeneraatoreid.

Aeglane hajus närvivõrk on hästi arenenud ja pooliseseisev võrk väikestest multipolaarsetest neuronitest. See süsteem reguleerib suu ja tentaaklite aeglasi liigutusi.

Kammloomadel on iga kammplaati kontrollivad rütmikeskused. Õis- ja kammloomade närvirakud ja -võrgud illustreerivad hästi paljusid kõrgemate loomade närvisüsteemi põhilisi omadusi: ajaline ja ruumiline summatsioon, hõlbustamine ja pidurdus. Närvivõrkudel on rütmigeneraatorid ja spetsialiseeritud ganglionid. Kas nende loomade närvisüsteeme peaks käsitlema kui KNSi, on rohkem definitsiooni küsimus, kuid õis- ja kammloomade närvisüsteemid pole jõudnud veel aju või närvitüveni, seda ilmselt radiaalsümmeetria tõttu.

18.4 Närvitüved ja ajud

Enamusel kõrgematel loomadel on bilateraalsümmeetria, st neil on esimene ja tagumine ots. Bilateraalsümmeetria on aga aju kujunemise eeltingimus. Lameussid (*Plathelminthes*) illustreerivad hästi bilateraalsümmeetrilise ajuga närvisüsteemi arengut. Neil on kaks närvipõimikut: sageli halvasti arenenud subepidermaalne põimik ja hästi arenenud submuskulaarne põimik, üks kuni neli paari närvitüvesid ja rohkem või vähem eristuv aju. Mida kõrgemal evolutsioonastmel loomad

Aju tekke kohta on kaks teooriat. Esimese kohaselt talitleb statotsüst aju primaarse organisaatorina; statotsüst on algselt epidermaalne moodustis, kud see koos teda ümbritsevate närvidega liigub epidermise alla ja moodustab aju, mis aga kaotab igasuguse kontakti epidermisega. Ortogonaalne teooria seevastu aga väidab, et aju on tekkinud mitmete närvitüvede liitumisel.

asuvad, seda vähem on neil närvitüvesid ja seda paremini on aju arenenud.

Lameusside aju pole vajalik nende loomade elutegevuseks – aju eemaldamisel on väga väike mõju nende elutegevusele. Aju funktsioon madalamatel loomadel on lihtsalt teatava toonuse säilitamine, kuid ka õppimisvõime kaob aju eemaldamisel.

Nemertiinidel, anneliididel ja nematoodidel on juba arenenum närvisüsteem, ka aju on küllaltki selgelt eristunud. Kuid see närvisüsteem on siiski veel nii lihtne ja väheste neuronitega, et suhteliselt kerge on kõik need üle lugeda ja kaardistada. Nt on *Ascaris* 254 neuronit jagunenud 11 KNSi ganglioni, 5 sabapiirkonna ganglioni ja söögitoru ning päraku ganglioni vahel.

Lüljalgsete aju sarnaneb mõnel määral anneliidide omaga. Aju paikneb dorsaalselt, selle jätked ümbritsevad söögitoru. Samuti on kõhtmine närvikett ganglionidega. Küll aga erineb lüljalgsete aju tunduvalt anneliidide omast, seda peamiselt meeleeelundite arengu tõttu. Aju koosneb kolmest osast: *protocerebrum*, *deutocerebrum* ja *tritocerebrum*. *Protocerebrum* tegeleb sensoritest (eriti silmadest) tulevate signaalide töötlemisega ning kontrollib ka mootorset aktiivsust vastavalt sensoritelt saadud informatsioonile. *Deutocerebrum* töötleb tundlatest tulevaid signaale. *Tritocerebrum* tegeleb suu ja seedimisega.

Lüljalgsete aju harilikult ei kontrolli väga olulisi elutalitlusi, kuigi see võib modifitseerida närvitüvede tööd. Nt soole liigutused, kõndimine, lend ja hingamine on kontrollitud vastavate rütmigeneraatorite poolt, mitte aga aju poolt. Rütmigeneraator (CPG) on KNSis paiknev neuronite kogum, mis toodab keerukaid rütmilisi närviimpulsse.

Kaks hästiuuritud ja mudelCPGd on pülooriline mustri generaator ja ‘maoveski’ võrgustik vähiliste somatogastrilises ganglionis. Kõndimine ja lend on suuresti kontrollitud sensor-motoneuron tagasisideahelatega iga jala jaoks läbi assotsieerunud närvisüsteemi ganglioni. Põhirütm luuakse kohapeal. Olulised on ka signaalid toonilistest proprioretseptoritest, mis kontrollivad jalgade asendit ja liikumist, ning kellukjatest retseptoritest; samuti ka käsukiudude süsteem kõrgematest ajuosadest. Kuus CPGd (üks iga jala jaoks) on kontrollitud ja sünkroniseeritud KNSi poolt, kuid mil viisil, pole teada.

Tagakeha ventilatsioon ja stigmade avanemine ja sulgemine on samuti hea näide lokaalsest ganglionaarset kontrollist mootorsete funktsioonide üle. CO₂ akumulatsioon ja vähesel määral ka O₂ lõppemine stimuleerib neuronite respiratoorseid keskusi kõhtmises närviketis. Iga tagakeha ganglion võib algatada ja säilitada oma autonoomse rütmi, kuid mõnede putukatel töötavad need kui purskneuronid. Need neuronid mõjutavad ekspiratoorseid lihaseid

intersegmentaalneuronite kaudu ning inhibeerivad kergelt inspiratoorseid lihaseid. Intersegmentaalne vaheneuron on pidevalt aktiivne, välja arvatud kui inhibeeritud purskneuroni aktiivsuse poolt.

Limuste närvisüsteemil on samuti tendents tsefaliseerimisele; ganglionid paiknevad natuke teistes kohtades, kui lüljalgsetel (morfoloogilised erinevused) kuid midagi põhimõtteliselt uut selles rühmas esile ei kerki.

Peajalgsete närvisüsteem sarnaneb suuresti limuste omale, kuid esimest korda loomariigis esineb siin KNS koondumine ajusse, mis tõepoolest kontrollib ja koordineerib väga paljusid funktsioone. Sellega seletatakse ka nende loomade edukust evolutsioonis.

18.5 Kordaatide närvisüsteem

Selgroogsete närvisüsteemi ehitus on põhimõtteliselt teistsugune kui selgrootutel. Selgroogsetel on hästiarenenud selgmine närvisüsteem, KNS koosneb peaaugust ja seljaaugust.

Perifeerne närvisüsteem koosneb närvidest, mis toovad sensoritest infot ja viivad lihastesse käsklusi. Selle süsteemi närvid on kontaktis nii ajuga (*kraniaalnärvid*) kui ka seljaajuga (*spinaalnärvid*).

Spinaalnärvid on nii sensoorsed (*afereentsed*) kui ka motoorsed (*eferentsed*). Sensorseid kiude saab jagada somaatilisteks (proprio- ja eksteroretseptioon) ja vistseraalseteks (interoretseptioon). Motoorsed kiud jagunevad samamoodi vistseraalseteks (tahtele alluvad lihased) ja somaatilisteks (tahtele allumatud; sool, veresooned, näärmed). Kraniaalnärvidel (31 paari) on palju sensoorseid ja motoorseid funktsioone, need võivad olla sensoorsed, motoorsed ja seganärvid.

Somaatiline närvisüsteem saab alguse ajus ja seljaaju ventraalses osas olevatest neuronitest; AP transporditakse ühte aksonit pidi kuni efektorini (tavaliselt vöötlihasrakk). Seevastu aga autonoomne närvisüsteem innerveerib tahtele allumatuid organeid kahest neuronist koosneva ahela kaudu, sünaps paikneb perifeerselt.

Imetajate autonoomne närvisüsteem on kõige keerukam kogu loomariigis. See jaguneb kaheks funktsionaalseks haruks: *parasümpaatiline* haru ja *sümpaatiline* haru. Parasümpaatilise süsteemi närvid väljuvad KNSist kraniaalnärvide ja teatavate seljaaju närvide kaudu; sünapsid paiknevad perifeerselt, innerveeritava organi läheduses. Sümpaatilise närvisüsteemi närvid väljuvad seljaajust selja- ja nimmepiirkonnas.

Sümpaatilise ja parasümpaatilise närvisüsteemi mõju innerveeritavatele organitele on antagonistlik (enamasti innerveerivad mõlema süsteemi närvid samu organied). Üldreeglina valmistab sümpaatiline närvisüsteem organismi ette stressifaktoritega võitlemiseks (tõstab südame löögisagedust, põhjustab veresoonte kokkutõmmet, higistamine). Parasümpaatiline närvisüsteem kontrollib keha üldisi funktsioone, nt seedimist.

18.5.1 Seljaaju

Seljaaju on KNSi osa, mis on ümbritsetud ja kaitstud selgroo poolt. Sellest lähtub 31 närvi. Ristlõikel on näha liblikakujuline struktuur, mille sees on *hallollus* ja mida ümbritseb *valgeollus*. Läbi seljaaju kulgeb palju juhteteid – ajust tulevad käsud ja sensoorne informatsioon läbib suures osas seljaaju. Kuid see KNSi osa pole ainult toru, mida mööda informatsioon liigub. Seljaaju vastutab mitmetegi refleksikaarte eest. Üks tuntumaid on põlvrefleks. See on kahe neuroniga monosünaptiline refleksikaar, mille vallandajaks on äkkiline reie nelipealihase venitus. Refleksikaar ise on *monosünaptiline* (ainult üks sünap), *ipsilateraalne* (vastus esineb ainult samal keha poolel) ja *intrasegmentaalne* (osalevad ainult ühe seljaaju segmendi rakud).

On ka teisi refleksikaari, mis haaravad endasse erinevaid seljaaju osi (nt refleks, mis vastutab valu peale käe äratõmbamise eest; kolm neuronit, polüsegmentaalne, ipsilateraalne; gammarefleks jpt).

18.4.2. Aju

Kordaatide aju jaguneb kolme peamisse osasse: *prosencephalon* (eesaju), *mesencephalon* (keskaju) ja *rhombencephalon* (tagaaju). Igal neist kolmest osast on selgmine osa, mis primitiivsetel selgroogsetel on assotsieerunud ühe meeelundiga: haistmine (eesaju), nägemine (keskaju) ja akustiko-lateraalne süsteem (tagaaju).

Tagaaju jaguneb kaheks osaks: *myelencephalon* (suur osa medullast) ja *metencephalon* (väikeaju, sild, mõningane osa medullast). Medullas paikneb oluline närvikeskus: hingamiskeskus, mis kontrollib sisse- ja väljahingamise tsükleid. See koosneb tegelikult paljudest hajusalt paiknevatest rakkudest. Dorsaalsed neuronid kontrollivad sissehingamist, ventraalsed neuronid kontrollivad nii sisse- kui väljahingamist. Algne hingamisrütm genereeritakse inspiratoorsetes neuronites, millele on omane teatav rütmiline käitumine: tsükkel algab inaktiivsusest (u 3 s), sellele järgneb aktiivsuse kasv (2 s) ja uus inaktiivsuse periood. Ventraalsed neuronid on normaalse hingamise ajal praktiliselt inaktiivsed, kuid aktiveeruvad hingeldamise korral. See tsükkel on omakorda pneumotaktilise keskuse kontrolli all (asub ajusillas), see keskus kontrollib sissehingamise tsükli.

On veel ka apneustiline keskus, mis pikendab inspiratsiooni (apnea, kuni 20 s). Selle keskuse osa normaalses elutegevuses on ebaselge. Lisaks sellele allub hingamise põhirütm veel ka mitmetele muudele modifikatsioonidele, vastavalt sensoritest saadud andmetele (kopsude venitamine, pH, O₂ ja CO₂ sisaldus), ja muidugi saab hingamist ka tahtele allutada, seega on tegemist ka ajukoore kontrolliga.

Väikeaju kontrollib peamiselt automaatseid motoorseid funktsioone nagu keha asendi säilitamine ja liikumine. Huvitav on väikeaju veel selle poolest, et see on esimene koht, kus esineb laminatsioon, st ajus paiknevad neuronid moodustavad õhukese kesta või koore, mitte aga sfäärilise massi. Neuronite kihtide paigutus lubab informatsiooni töödelda mitmel tasemel, säilitades samal ajal kahemõõtmelise kaardi omadused.

Väikeaju

Keskaju koosneb *tektumist* (tihenenud hallollus) ja *tegumendist* (õhemad külgmised hallolluse alad). Eriti oluline on keskaju alamatel selgroogsetel, kus see tegeleb visuaalse protsessinguga (tektum) ja vastava motoorse aktiivsusega (tegument). Kõrgematel imetajatel on visuaalse protsessingu üle võtnud suuraju koor, kuid ka neil säilitab see visuaalsete ja audiosignaalide poolt algatatud automaatsete liigutuste kontrollimise funktsiooni.

Keskaju

Eesaju jaguneb kahte osasse: *diencephalon* ja *telencephalon*. Imetajatel paikneb siin peamine informatsiooni töötlemise punkt enne selle suunamist suuraju koorde. *Diencephaloni* alumises osas paikneb optiline kiasm, kus ristuvad silmadest tulevad optilised närvid.

Eesaju

Kõrgematel selgroogsetel on aju poolkerade hallollus liikunud üles ja moodustab siin *ajukoore*. Koor on õhuke (2,5–4,0 mm) ja see sisaldab miljardeid rakke, mis on ühendatud praktiliselt kõigi teiste KNS osadega, inimesel on selle pindala umbes 2500 cm². See moodustab kuus rakukihti ja sunapsid suunavad informatsiooni pemaiselt vertikaalsuunas. Neuronid moodustavad omalaadsed tulbad või sambad, millesse sensoritest tulev info siseneb alt ja väljub ülevalt. Korteksi erinevatel regioonidel on väga erinevad funktsioonid, kolm peamist ala on *sensoorne korteks*, *assotsiatiivne korteks* ja *motoorne korteks*.

Ajukoore

Primaarne sensoorne korteks saab informatsioonisensoritest, siin paiknevad visuaalne korteks, auditoorne korteks, olfaktoorne korteks. Iga primaarse sensoorse ala ümber on nn sekundaarne sensoorne ala e sensoorne assotsiatiivkorteks. Need alad tegelevad informatsiooni töötlemisega palju keerukamal viisil ja tõlgendavad sensoritest pärinevat infot. Primaarne motoorne korteks kontrollib lihaste tööd, ka siin on tegemist keha kahemõõtmelise kaardiga.

18.5 Visuaalne protsessing

Visuaalses korteksis toimub lõplik pildi töötlemine ja selle tõlgendamine. Kogu see protsess on väga keerukas, ja seepärast vaatame ainult kahte tüüpi rakke, mis siin talitlevad: *lihtsad* ja *keerukad* rakud. Lihtsad rakud vastavad ainult kontrastsetele stiimulitele, nt valge joon mustal taustal, must joon valgel taustal ning teravatele tumede-heleda servadele. Kas mingi konkreetne rakk selles süsteemis vastab stiimulile või mitte, sõltub sellest, kuidas see riba või joon nägemisväljas asetseb.

Visuaalse korteksi keerukad rakud vastavad nagu lihtsad rakud kindla orientatsiooniga joonele nägemisväljas, kuid nende vastus ei sõltu sellesl, **kus** täpselt see joon nägemisväljal asub — see võib liikuda kuhu tahes ja signaal on ikka samasugune. Ilmselt saavad keerukad rakud informatsiooni paljudelt spetsiifilise orientatsiooniga lihtsatelt rakkudelt üle kogu nägemisvälja.

18.5.1 Binokulaarne protsessing

Mõlema poole visuaalne korteks peaks saama täieliku pildi vastava poole silmast kui kiasmis ristuksid kõik närvid. Ristumine pole aga täielik – ninapoolsetelt aladelt tulevad närvid ei rist. Seega saab visuaalne korteks signaale sama poole nasaalsest visuaalsest väljast ja vastaspoole ülejäänud visuaalsest väljast.

Enamus kortikaalneuroneid binokulaarsed (saavad signaale vasakust ja paremast silmast). See võimaldab sügavuse määramist parallaksi abil. See on võimalik kuni 60 m kauguseni, kaugemal on 5 cm distantliga parallaksist vähe.

Kuid binokulaarse nägemiseta ja ühest silmast pimedad loomad on siiski võimelised kauguse määramiseks. See toimub tuntud suurusega objektidega võrdlemise teel. Seda nimetatakse ka dimensionaalseks kauguse määramiseks. Kui objekt on väiksem või suurem kui peaks olema, petab see aju. Silma liigutamisega on ka sel juhul võimalik hinnata objekti kaugust. Seda nimetatakse liikuva parallaksi meetodiks - lähemal olev objekt liigub rohkem kui kaugemal olev.

18.6 Mälu ja õppimine

Mälu on mehhanism, mille abil säilitatakse sensorset informatsiooni. Muutus närvisüsteemis, mis vastab mälule, on *engramm*. Õppimine on käitumise modifitseerimine vastavalt eelnevale kogemusele.

Õppimist saab klassifitseerida mitmeks alajaotuseks. Kõige üldisemalt jaguneb see kaheks: *mitteassotsiatiivne* (õppimine pole seotud mingi kindla stiimuliga) ja *assotsiatiivne* (õppimine on seotud kindla stiimuliga).

Mitteassotsiatiivse õpimise näiteks sobib teetanusejärgne võimendamine – pärast ühte teetanust tekib teine kiiremini. Siin pole küll midagi pistmist aju ega närvisüsteemiga, kogu see nähtus on tingitud membraanide ompärast, kuid seda tuuakse näitena kõige esimesest mälu ilmingust (teataval määral esineb isegi ainuraksetel). Samasugused protsessid on harjumine ja tundlikumaks muutumine, mis eriti laialt levinud madalamate selgrootute seas. Assotsiatiivse õppimise näiteks sobivad kõige paremini Pavlovi katsed, samuti rotid labürindis.

Millised on mälu füüsilised alused, pole teada. Arvatakse, et lühiajaline meespidamine ja õppimine toimub koos teatavate muutustega närvirakkude elektrolüütide sisalduses, samuti muutuvad mõnede sünapside omadused. See kõik leiab kasutust ilmselt ainult lühiajalise mälu puhul. Kuid pikaajalistel loomadadel (inimene, elevant) esineb kindlasti ka pikaajaline mälu. mis on selle aluseks, pole teada.

Inimese mälu on jagatud mitmeks diskreetseks üksuseks.

- *Sensoorne mälu* on äärmiselt lühike (100 – 200 ms) staadium, mille jooksul säilitatakse 'toorest' sensorset informatsiooni; selle mälu kustumine on spontaanne, või siis kirjutatakse see uue info poolt üle.
- *Primaarne mälu* tekib, kui sensoorsele mälule lisandub verbaalne märk, ka see on väga lühiajaline staadium, kestusega mõni sekund. Maht on suhteliselt väike, 7 ± 2 sümbolit, kuid informatsioonihulk võib olla väga erinev, sõltuvalt sümbolite iseloomust (nt 9-kohaline kahendsüsteemi number, 8-kohaline kümnendsüsteemi number, 7 tähestikutähte, 5 ühesilbilist sõna). Selle mälu kustumine on jälle kas spontaanne, ülekirjutamine või konverteerimine püsivamasse vormi.
- *Sekundaarne mälu* on tunduvalt suurem ja püsivam kui primaarne mälu – see võib püsida mõnest minutist mõne aastani. Selle mälutüübi puhul pole unustamine enam spontaanne protsess, vaid nõuab 'mitteõppimist'. Informatsiooni kättesaamine sellest süsteemist on küllaltki aeglane.
- *Terstsiaarne mälu* on väga suur, püsiv ja kiire kättesaabavusega. Sisaldab praktiliselt automaatseks mutunud toiminguid ja informatsiooni (nimed, kirjutamise ja lugemise oskus jms).

18.7 Informatsiooni töötlemine ja säilitamine

Kui kogu informatsioon, mida meeleelundid pidevalt vastu võtavad, tuleks saata KNSi töötlemisele, oleks signaalide hulk nii suur, et kogu asi oleks ilmselt võimatu. Seepärast toimub osa töötlemisest enne kui signaal edasi antakse. Filtreerivad süsteemid saadavad edasi ainult valitud osa informatsioonist, mis

nendeni jõuab. Samuti töötlevad kõik madalama astme süsteemid informatsiooni enne selle kõrgemale tasemele edasiandmist. Vaatame seda protsessi natuke lähemalt, kasutades näitena visuaalset protsessingut.

Vaatamata oma keerukusele on visuaalne protsessing palju paremini uuritud, kui mõni teine samalaadne nähtus. Selleks on mitu põhjust. Esiteks, stiimul (valgus) on sellise iseloomuga, et seda saab väga täpselt ajastada, suunata ja mõõta. Teiseks, lülijalgsete silm, mille pealt on enamuse selliseid töid tehtud, on oma anotoomiliselt ehituselt selline, et küllaltki lihtne on ühendada elektroode iga üksiku sensorneuroni külge.

18.8 Lateraalne pidurdus

Krabil *Limulus* on liitsilmad, milles iga üksikut retseptorit saab stimuleerida peene valguskiirega. Samuti on võimalik mõõta neid impulsse, mida iga üksik sensor vastusena tekitab. Selgub, et signaalid aksonis ei vasta täielikult stiimulile, vad teataval määral arvestavad ka seda, kas ja kui plaju on naabersensor stimuleeritud. Seda nähtust nimetataksegi lateraalseks pidurduseks ja selle mõju seisneb kontrasti suurendamises kahe kõrvuti asetseva sensori vahel. Kui kaks kõrvuti asetsevat sensorit on samavõrra stimuleeritud, siis pidurdavad nad vastastikku teineteist.

18.9 Informatsiooni töötlemine

Konna silmas on kepikesed ja kolvikesed ühtlaselt jaotunud üle kogu reetina. Fotoretseptorid on ühendatud erinevate neuronitega erinevatel tasemetel.

Meie vaatleme ainult selliseid neuroneid, mida tuntakse ganglioni rakkudena ja mis moodustavad optilise närvi. Neid ganglionirakke on umbes pool miljonit, nende arv vastab umbes närvikiudude arvule optilises närvis. Reetinas on aga rohkem kui miljon sensorrakku, seega ei saa optiline närv kanda edasi täpset, punkt-punktilt loetud pilti.

Optilise närvi kiud saab jagada viieks erinevaks klassiks, võttes aluseks ganglionirakkude vastuse. Need tüübid on selgesti identifitseeritavad, sest need vastavad kindlatele reetina stimulatsiooni viisidele.

Osad kiud vastavad ainult valguse 'sisselülitamisele', neid nimetatakse 'on'-kiududeks. Teised vastavad ainult stiimuli lakkamisele, neid nimetatakse 'off'-kiududeks. Üks tüüp kiude vastab nii valguse sisselülitamisele kui ka selle kadumisele, neid nimetatakse 'on-off'-kiududeks, need vastavad ka tugevalt liikuva keha poolt tekitatud varjule ja seega võib neid ka liikuva serva detektoriteks nimetada. On ka sellised rakud, mis vastavad nägemisväljas olevale teravale servale, neid nimetatakse terava serva detektoriteks (erinevad tunduvalt 'on-off'-

'On' ja 'off' sensorid

kiududest). Ja lõpuks on veel olemas kiud, mida võiks kutsuda 'kärbsedetektoriteks', sest need vastavad väikesele, tumedale, liikuvale objektile nägemisväljas (kuid mitte suurtele, tumedatele ja mitteliikuvatele objektidele). Viimased kaks kategooriat ei ole mõjutatud valguse olemasolust või puudumisest, st need ei ole stimuleeritud, kui lihtsalt valgust sisse-välja lülitada. Nagu näha, suudetakse selliselt juba üsna palju informatsiooni töödelda enne, kui see suunatakse KNSi.

Konna seisukohalt on putukad kui toit olulised. Konna on nii ehitatud, et need väikesed tumedad liikuvad objektid tekitavad nende vastavates närvirakkudes erutuse. Väikesed statsionaarsed objektid ei paku talle huvi ja neid ka ei detekteerita. Seega on kõige sisukam, toidu eristamise seisukohalt, töötlus toimunud juba enne, kui mingeid signaale KNSi läheb.

18.10 Retinaalne protsessing

Vaatame kassi silma. Kassi ja paljude teiste loomade silm sisaldab umbes 100 miljonit retinaalset retseptoit. Optilises närvis on umbes miljon aksonit. Jällegi on selge, et aju ei saa informatsiooni eraldi igast sensorist, vaid suur osa protsessingust peab toimuma kohapeal.

Arvestades seda, kui keerukas kogu see süsteem on, teatakse imetaja silmast küllaltki palju. Lihtsustatud kujul saab kogu protsessi jagada kuude eri faasi, kolm esimest leiavad aset reetinas, üks toimub aju madalamates osades ja kaks visuaalses korteksis.

Reetinas toimuva protsessingu kolm astet on

- valguse neeldumine reetnarakus ja depolarisatsiooni teke (hüperpolarisatsioon);
- potentsiaalimuutuse transport neuroniteni, mis seda suuresti töötlevad, ja
- töödeldud info transport ganglionirakkudesse, mille aksonid moodustavad optilise närvi.

Kuidas reetina organiseerib informatsiooni on kõige paremini teada ühel salamandril (*Necturus maculosus*), kuna tema reetinaneuronid on palju suuremad kui teistel loomadel ja sinna saab elektroode panna.

Kuna ganglionirakke on sada korda vähem, kui retseptorirakke, peab iga ganglionirakk saama infot paljudelt retseptoritelt. Selline grupp moodustab ühe retseptiivvälja.

Oluline on ka meeles pidada, et ganglionirakud on spontaanse aktiivsusega, st need saadavad ka pimedas välja signaale (sagedusega u 20 – 30 Hz), ja on kahte

tüüpi rakke – ühed, milles valgus põhjustab suurema sageduse ja teised, milles valgustamine põhjustab sageduse vähenemise.

Vaatame kõigepealt sellist retseptiivvälja, mille signaalide sagedus suureneb valgustamisel. Kuna selline ala on kõige tugevamini stimuleeritud, kui kitsas valgovoog langeb selle tsentrisse, nimetatakse neid 'on-center'-rakkudeks. Kui valgus langeb ka selle 'on' ala vahetusse ümbrusesse, lakkavad signaalid sellest ganglionist. Kui kasutada kahte valgusvoogu nii, et üks langeb 'on'-alale ja teine selle vahetusse lähedusse, siis on tulemusena tekkivad signaalid nõrgemad, kui puhta 'on' vastuse korral. Pidurdava mõju tõttu nimetatakse seda ala inhibeerivaks ümbruseks. Teist tüüpi rakud käituvad vastupidiselt, valgustamisel tekib 'off'-vastus ja neid ümbritseb signaali võimendav ala.

Vaatame neuronikihti, mis paikneb reetina all ja mis loob ühenduse sensorite ja ganglionide vahel. Need neuronid jagunevad kolme gruppi: *horisontaalrakud*, *bipolaarsed rakud* ja *amakriinrakud*. On teada, et reetinas paiknevad sensorid ei algata ise kunagi APd, need vaid hüperpolariseeruvad valgustamisel. Retseptorrakud on ühenduses nii bipolaarsete kui ka horisontaalsete rakkudega. Bipolaarsed rakud vastavad hüperpolarisatsioonile kas suurenenud või vähenenud membraanipotentsiaaliga, sõltuvalt sellest, millist retseptorrakku stimuleeriti. Bipolaarsed rakud saavad ka informatsiooni horisontaalrakkudest, mis moodustavad omaladse võrgustiku ja edastavad informatsiooni naaberrakkude seisundist. Ka bipolaarsed rakud ei tekita ise APsid, vaid mõjutavad ganglionirakke selles suunas nii otseselt kui ka amakriinrakkude kaudu. Ganglionirakud töötavad vastupidiselt bipolaarsetele rakkudele – kui need on hüperpolariseeritud, siis ganglionirakud deplariseeruvad ja tekitavad AP ning vastupidi.

Sellise signaali töötlemise mõte on ilmne. Pole mingit mõtet koormata aju pidevate teadetega, et kõik on ühtlaselt valgustatud või et valgus puudub kui tumeda ja heleda kontrastid on palju olulisemad. Kogu seda protsessi nimetatakse info selektiivseks hävitamiseks – silm selekteerib sellise informatsiooni, mida on vaja ajule edasi anda.