

Audiovisuell Interaktion

Rickard Frithiof & Magnus Lundin, Fysiologi B 20p, Karolinska Institutet vt-03

Introduktion

Perception kräver koordinering av information från sensoriska och motoriska system. De tre viktigaste för sensorisk information är hörsel, syn och känsel. Det är viktigt att kunna upptäcka objekt i vår omgivning. Detta sker akustiskt med tids och intensitets skillnader. Visuellt tack vare retinal aktivitet, huvud och ögon rörelser. Somatosensoriskt via taktila retningar. För att kombinera detta som en enda enhet måste informationen kombineras. Integrationen av de olika sensoriska elementen ger oftast ett motoriskt svar. Ett område där integrerad neural aktivitet sker är superior colliculus. Audiovisuella interaktioner förekommer även i andra strukturer i hjärnan (ex. cerebellum, posterior parietalcortex) men dessa är mer komplicerade och inte lika utforskade.

Struktur och Innervation

Superior colliculus består av två strukturellt och funktionellt olika indelningar. En övre (superior) och en undre (deep). Dessa är i sin tur uppdelade i sju olika fibrösa och cellulära lager. Tre i det övre samt fyra i det undre.

Innervationen i den undre delen mottar afferenter från olika sensoriska delar samt motor områden medans den övre delen får sin afferens från retina och visuella cortex. Projektionerna från retina är övervägande kontralaterala. Från visuella cortex bildar de ett topografiskt register med retinala influenser och formar en väldefinierad karta över det kontralaterala visuella fältet. De flesta inmatningar kommer från associationsområden i hjärnbarken. Efferenta projektioner från superior colliculus består av descenderande, ascenderande och kommissurala banor. Den descenderande som både är korsad och ej korsad innerverar premotor och motorstrukturer i hjärna samt ryggmärg, som i sin tur styr kontrollen av bl.a. nack och ögonmuskulatur. Ascenderande banan som huvudsakligen ej är korsad går till subkortikala och kortikala områden. Denna har sitt ursprung från båda nivåerna i colliculus, medans den descenderande och den kommissurala huvudsakligen härstamar från den undre nivån.

Visuella receptorfält

Neuronen i den övre nivån svarar nästan enbart på visuella stimuli och har väldefinierade mottagande fält i det kontralaterala synfältet. Fält storleken varierar som en funktion av excentriciteten i det visuella fältet. Den är 0.75° för neuron som svarar för foveal stimulering, och $20-30^\circ$ för neuron som svarar för perifer stimulering. Om stimuleringen kommer av rörelse eller blinkande föremål så svarar neuronerna bättre än om det t.ex. är ett kontinuerligt stimuli. Det exciterande svarsområdet är omgivet av inhibitoriska områden. Dessa är till för att upptäcka och lokalisera stimuli, ej för att urskilja typ av objekt.

Det finns distinkta skillnader i responsen hos visuellt aktiva neuron. Visuellt svarande neuron i den undre delen kan också svara på hörsel samt känselstimuli. De visuellt mottagande fälten är mycket större på denna nivå. De har även här preferens för att upptäcka rörelse. Hos katt har man påvisat att 80% av de visuella aktiva neuronerna svarar på multisensoriska stimuli.

Akustiska receptorfält

Dessa finns nästan enbart i den undre avdelningen och de upptäcker och lokaliserar huvudsakligen närhet av stimuli. De är mer mottagliga för ”oväsen” än för rena toner. De flesta ljudmottagande neuronerna svarar bäst på ljud från en speciell riktning och om ljudnivån överstiger en bestämd tröskel blir den spatiala orienteringsförmågan relativt okänslig för intensitet. Hos katt har man påvisat och klassificerat de ljudkänsliga neuronerna i tre grupper beroende av deras receptoriska fält. 38% framåt, 54% bakåt samt 8% som detekterar alla riktningar. Neuronerna är topografiskt organiserade i lager som motsvarar de receptiva fältens lokalisering.

Båda visuella samt det ljudmottagande fälten ligger i linje men de överlappar också varandra. Det medför att ett stort antal neuron får tillgång av det svar som ett yttre stimuli orsakat, vilket krävs för att utföra olika uppgifter t.ex. ögonrörelser och ljudlokalisering. Stora fält har förmågan att underhålla en topografisk registrering mellan olika fält med respektive sensorisk modalitet, vilket är viktigt för den multisensoriska funktionen. Dessa finns hos djur med oberoende kontroll av ögon i förhållande till ytteröra.

Multimodala neuron

TV-spelstillverkare jobbar hårt för att få fram optimal kombination av hörsel- och synintryck. Ett spännande spel kan bli ganska tamt med rätt (fel) sorts musik. Ett multimodalt neuron är ett neuron som kan innerveras av flera olika stimuli (t.ex. syn och hörsel). Två samtidigt sensoriska stimuli kan påverka svaret på helt olika sätt. Om TV-spelstillverkaren lyckas bra kommer både hörsel- och synintrycket stimulera samma receptorfält i superior colliculus och överlappa varandras amplituder perfekt. Då kan man få inte bara en summering av stimuleringarna utan även en förstärkt effekt. Motsatt gäller att en inhiberande effekt fås om olika receptorfält stimuleras. Att förutse hur två samtidigt stimuli ska ge effekt är praktiskt taget omöjligt. Unimodala neuron kan vid tillfälle visa sig vara ett multimodalt neuron och det är svårt att veta om ett stimuli kommer verka excitatoriskt eller inhiberande.

Sackader

För att kunna se ett föremål bra måste ögat röra sig så att föremålet kan fokuseras. Om ögat har fokuserat på en punkt som plötsligt flyttar sig 45° (sett från ögat) åt vänster kommer ögat efter ca. 200 ms hunnit fokusera på den nya punkten. Förflyttningen, sackaden sker i upp till 900°/s. Det är bevisat att superior colliculus är inblandad i denna förflyttning. Elektriskt stimuli i undre (deep) superior colliculus ger kontralaterala sackader med riktning och amplitud (förflyttningens längd) beroende på stimuli. Ett andra fynd är att neuron som innerverats av ett sensoriskt stimuli kort därefter får en urladdning. Denna urladdning föregår sackaden med 20 ms och har sannolikt med denna att göra (se fig 41.3). Även hörselstimuli utlöser sackader, dessa föregås också av en urladdning i superior colliculus. Trötthet, droger och patologiska tillstånd kan försämra sackadernas hastighet.

Synen kan kalibrera akustiska receptorfält

En viktig funktion för superior colliculus är som sagt att ljud eller föremål ska kunna lokaliseras och sedan fokuseras med ögonen. Vad händer om man placerar ett prisma framför ögonen som förskjuter synfältet? Mot vilken punkt kommer ögonen fokusera på ett ljudstimuli? För att få svar på denna fråga användes tornugglor, vilka har en anatomisk fördel vid detta försök. Människan kan flytta blicken åt sidan genom att vrida på ögonen utan att röra huvudet eller kroppen. Tornugglan däremot har dålig rörlighet i ögonen, detta underlättade mätningarna.

Tornugglorna blev glasögonförsedda med prismor som försköt synfältet i ena riktningen. När ugglan stimulerades med ett visuellt mål, riktades huvudet i en riktning motsvarandes prismats brytning. På ett ljudstimuli riktades huvudet inte i den riktningen från vilken ljudet kom, utan med hänsyn till prismet. Därmed bevisat att synen kalibrerar ljudets lokalisering! Men åldern hade stor betydelse för resultatet. För en nyfödd ugglan som utrustades med glasögonen var skillnaden mellan visuellt- och ljudstimuli minimal. Ju äldre ugglan var vid insättandet desto mindre blev felriktningen. Efter 110 dagars ålder nåddes en steady state där omkalibreringen var närmast minimal.

Förmågan att omkalibrera vid borttagning av glasögonen var även den beroende av åldern. Vid 200 dagars ålder tog återhämtningen några veckor. Om ugglan var äldre än 200 dagar återfick den inte korrekt ljudlokalisering. Noterbart är att det inte hade någon betydelse hur länge ugglan hade haft på sig glasögonen.

Tornugglan har naturligtvis vissa fysiologiska olikheter med människan men detta är den accepterade modellen för människan och övriga däggdjur.