

## מקלט חושי לתגובה גופנית (ד"ר יוסי יובל) איתות חשמלי בבעלי חיים

אחד המאפיינים שנפוצים ברוב המוחלט של בעלי חיים – החל מהפשוטים ביותר ועד למורכבים ביותר – הוא השימוש באיתות חשמלי להעברת אינפורמציה בין תאי הגוף השונים, ועיבוד של אותה אינפורמציה. ניקח לדוגמה עש השומע את קולו של עטלף המנסה לטרוף אותו, וננסה לחלק את המנגנון הפועל בגופו לשלושה שלבים: קלט חושי – במקרה זה שמיעת קולו של העטלף, עיבוד האינפורמציה במוח – איכון הטורף במרחב, ותגובה גופנית – בריחה לכיוון המנוגד. פעילות זו נעשית בעזרת **מערכת העצבים**, שהיא המערכת הגופנית האחראית על האיתות החשמלי.

מערכת העצבים מורכבת בעיקר משני סוגי תאים, להם תפקידים שונים:

- **תאי עצב (ניורונים)** – בנויים מגוף תא הנקרא גם **סומה**, ממנו יוצאות שלוחות מסועפות. השלוחות שנושאות אינפורמציה אל הנירון מכונות **דנדריטים**, לעומת **האקסון** שנושא מידע החוצה. האיזור בגוף התא ממנו יוצא האקסון נקרא **Axon hillock**, לו תפקיד חשוב בהעברת האותות. מבנה הנירון וצורתו קשורים באופן הדוק לתפקיד אותו הוא ממלא במערכת. לדוגמה, **ניורונים מוטוריים** (המפעילים את שרירי השלד) מתאפיינים באקסונים ארוכים מאוד שיכולים להגיע לאורך של מטר המפוצלים רק בקצותיהם. לעומתם, **אינטר-ניורונים**, שהם ניורונים המחוברים לניורונים אחרים, מתאפיינים בעץ דנדריטים ואקסון מסועפים ביותר המאפשרים להם לבצע אינטגרציה של מידע רב. דוגמה אחרת היא האקסון של **ניורונים סנסוריים**, שיוצא ישירות מעץ הדנדריטים בלי לעבור קודם לכן בגוף התא. ניורונים מחוברים זה לזה במרווחים בשם **סינפסות**, בהם משוחררים חומרים כימיים בשם **ניורטרנסמיטרים**, המשמשים להעברת האות מתא אחד למשנהו.

באופן כללי תאי העצב אינם מתחדשים בגופו של אדם בוגר, אך נמצאו עדויות לניורוגנזה בחלקים ספציפיים במוח – באיזור מסוים של ההיפוקמפוס נוצרו ניורונים חדשים, אך הם אינם נודדים משם, למעט לאיזור הריח. בציפורי שיר, לעומת זאת, נמצאו עדויות לכך שגרעינים (קבוצות תאי עצב) המשמשים לשירה גדלים ונעלמים באופן מחזורי בהתאם לעונות החיזור, תהליך זה מתרחש אצל הזכרים בלבד.

- **תאי גליה** – הסוג השני של התאים המרכיבים את מערכת העצבים הוא תאי הגליה, שמספרם עולה על מספר הניורונים לפחות פי עשרה. תאי הגליה מתחלקים למספר סוגים, כאשר לכל אחד מהם תפקיד שונה במערכת העצבים:
  - **אסטרוציטים** – תאים אלו מתווכים בין מערכת הדם לבין הניורונים, על ידי כך שהם מתחברים לנימים בצידם האחד ולניורונים בצידם השני. תיווך זה יוצר בפועל מחסום בין מערכת הדם למערכת העצבים, זאת על מנת למנוע מחומרים מסוימים להיכנס לתאי העצב, בשל רגישותם וחיבתם הרבה. המחסום אותו יוצרים האסטרוציטים נקרא **מחסום דם-מוח (Blood-Brain Barrier, BBB)** או **(BBB)**.
  - **מיקרוגליה** – תאי המיקרוגליה מתפקדים בתור מערכת החיסון של המוח, ומגנים על תאי העצב מפני פתוגנים.
  - **אוליגודנדרוציטים** – תפקידם להקיף את האקסונים של תאי המוח בחומר שומני בשם מיאלין, לו תפקיד קריטי להולכה העצבית. כל אוליגודנדרוציט מספק מיאלין למספר אקסונים הנמצאים בקרבתו. במקומם, במערכת העצבים ההיקפית ישנם תאים המכונים **תאי שוואן**, שמצפים כל אחד אקסון בודד.
  - **תאי גליה עובריים** – תאים אלו מכוונים את יצירת הניורונים בזמן ההתפתחות העוברית ומורים להם כיצד והיכן לעצב את הרשת העצבית, ולכן הם חיוניים להתפתחות מוחית תקינה.

על מנת להבין את מנגנון העברת האותות של מערכת העצבים, יש להבין את הרקע החשמלי שלו, בו נשתמש על מנת להסביר את אופן פעולתה. כדי ליצור זרם חשמלי, יש צורך במקור מתח – מנגנון השומר על הפרש פוטנציאלים קבוע בין שני ההדקים שלו – במקרה שלנו שני צדדי הממברנה. הפרש הפוטנציאלים נובע מהעובדה שמשני צדדים אלו נמצאים יונים בריכוזים שונים, כאשר הפרש הריכוזים שלהם הוא שיוצר את הפרש הפוטנציאלים. פוטנציאל זה, שהוא המתח הטבע של הממברנה במצב שיווי משקל, נקרא גם **פוטנציאל המנוחה**, והוא עומד בבני אדם בין 60- ל-80- מילי-וולט (mV), כך שצידה הפנימי של הממברנה נמצא בפוטנציאל נמוך יותר מאשר צידה החיצוני. היונים העיקריים שריכוזם משפיע על הפרש הפוטנציאלים הם יוני  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  ויונים חלבוניים גדולים שלא יכולים לצאת מהתא.

על מנת לשמור על ריכוזי יונים קבועים בתא ומחוצה לו, פועלת בכל עת **משאבת נתרן-אשלגן** שעל ידי השקעת ATP מחזירה פנימה באופן אקטיבי יוני אשלגן, ומוציאה יוני נתרן. כתוצאה מכך, יוני אשלגן נמצאים בריכוז גבוה יחסית בתוך תא העצב ובריכוז נמוך יחסית מחוצה לו. מסיבה זו, הם שואפים לצאת החוצה – בכיוון הגרדיאנט הכימי שלהם. אולם, ככל שיותר יוני אשלגן יוצאים החוצה, דרך תעלות יונים סלקטיביות הפתוחות תמיד, מצטבר מטען חיובי מחוץ לתא, ששואף להתבטל על ידי כניסתם בחזרה לתוך התא – בכיוון הגרדיאנט החשמלי. שיווי המשקל האלקטרוכימי נוצר כאשר שני הכוחות מאזנים זה את זה, וניתן לחשבו באמצעות **משוואת נרנסט** הנותנת לנו את פוטנציאל שיווי המשקל,  $-90mV$  במקרה של יוני  $K^+$ . הסיבה שמתח המנוחה של הניורון גבוה יותר, נובעת מכך שבאותו הזמן מתרחש תהליך דומה עם יוני הנתרן: יונים אלו נמצאים בריכוז גבוה מחוץ לתא ובריכוז נמוך בתוכו, ופוטנציאל שיווי המשקל שלהם הוא  $+62mV$ . הפוטנציאל הכולל של הממברנה קרוב יותר לזה של יוני האשלגן מאחר והחדירות שלה ליונים אלה – שקשורה באופן ישיר למספר תעלות היונים הפתוחות בכל רגע – גבוהה באופן משמעותי מאשר חדירותה ליוני  $Na^+$ . כדי לחשב את התרומה הכוללת של כלל היונים, משתמשים ב**משוואת גולדמן-הודג'קין-כך (GHK)**, שמשקלת את פוטנציאל שיווי המשקל שלהם עם חדירותם היחסית לממברנה, ונותנת לנו את מתח המנוחה של התא.

מתח זה ניתן למדידה גם בשיטות של אלקטרו-פיזיולוגיה, כלומר הכנסת אלקטרודות לתא ומדידת המתח ביניהן. בשיטה פנימית (אינטרה-) ממש צריך להכניס את האלקטרודה לתוך הניורון, לעומת השיטה החיצונית (אקסטרה-) שבה מכניסים את האלקטרודה לתוך שבין הניורונים – פעולה פשוטה הרבה יותר – ומודדים את המתח באופן עקיף.

העברת האותות בתאי העצב מתבצעת באמצעות יצירת שינויים בפוטנציאל הממברנה, הנוצרים על ידי פתיחה של תעלות יונים חדשות הגורמות לשינוי במתח. תעלות אלה נפתחות ונסגרות כתוצאה מגירוי חיצוני, למשל עלייה במתח, ונקראות **gated ion channels**. תעלת אשלגן שתיפתח, תוריד עוד יותר את פוטנציאל הממברנה כי היא תאפשר ליותר יוני  $K^+$  לצאת החוצה, מצב המכונה **היפרפולריזציה**. לעומת זאת, תעלת נתרן שתיפתח תגרום ליותר יוני  $Na^+$  להיכנס אל תוך התא, ובכך להקטין את הפרש הפוטנציאלים, מצב המכונה **דה-פולריזציה**. בשני המקרים התגובה שתתרחש תהיה מתונה יחסית (graded potential), ולאחריה המתח יחזור לקדמותו. לעומת זאת, אם כתוצאה מגירוי חזק מספיק המתח יעבור סף של  $-55mV$ , תתרחש עלייה מהירה מאוד של פוטנציאל הממברנה, מצב הנקרא **פוטנציאל פעולה**, שמשמש להעברת סיגנלים עצביים.

מנגנון זה תואר לראשונה באמצעות מודל חשמלי בשנות החמישים של המאה ה-20, על ידי אנדרו האקסלי ואלן הודג'קין שערכו ניסויים עם האקסון העבה במיוחד של הדיונון הענק. צמד המדענים זכה בפרס נובל על עבודתו, שחזתה בין היתר את קיומן של תעלות היונים שלא היו ידועות עדיין. פוטנציאל הפעולה הוא תגובה של הכל-או-כלום שנוצרת כתוצאה מחציית מתח הסף, ולכן עוצמתו תהיה זהה כל עוד הגירוי הראשוני מספק. הוא נוצר על ידי תעלות נתרן **תליות-מתח**, אשר נפתחות רק כאשר פוטנציאל הממברנה גבוה מספיק. מאחר שפתיחה של כל תעלה כזו מעלה את הפוטנציאל עוד יותר על ידי כניסת יוני נתרן לניורון, מדובר במנגנון של **משווא חיובי** שמעלה את הפוטנציאל מהר

מאוד. כאשר הממברנה מגיעה בערך למתח של  $-40\text{mV}$ , מנגנון בתעלות הנתרן גורם להן להיחסם באופן זמני כך שיוני הנתרן לא יוכלו להיכנס יותר לתא. בו זמנית, נפתחות תעלות אשלגן תלויות-מתח אשר מסייעות ליוני אשלגן לצאת החוצה, מה שמפיל בחדות את הפוטנציאל. מאחר ומספר תעלות האשלגן הפתוחות גבוה יותר מאשר במצב הרגיל, המתח יורד אל מתחת לפוטנציאל המנוחה (undershoot). בשלב זה, תעלות הנתרן תלויות המתח עדיין חסומות, ולכן גם אם יתקבל גירוי נוסף התא לא יוכל לירות בשנית בשלב זה, שנקרא גם **תקופה רפקטורית**. תקופה זו מסתיימת כאשר התעלות חוזרות לתפקודן התקין וכל תעלות האשלגן תלויות המתח נסגרות, והתא חוזר למתח המנוחה שלו. אורכו של כל פוטנציאל פעולה הוא של כ-2 מילישניות, ועוד כמילישנייה נוספת של תקופה רפקטורית, ומשך זה מגביל את התדירות המקסימלית בה יכול כל ניורון לירות לכ-250 הרץ.

ברוב תאי העצב, פוטנציאלי הפעולה נוצרים באקסון הילוק, ומשם הם מולכים דרך האקסון עד לתא הבא. הולכת האות באקסון מתבצעת על ידי דיפוזיה של היונים החיוביים לאורך האקסון, מה שגורם לדה-פולריזציה בהמשכו, וליצירת פוטנציאלי פעולה בחלק השכן, כך שהאות מתקדם לאורך האקסון ולא דועך. בכל רגע נתון חזית האות מתאפיינת בפוטנציאל ממברנה גבוה יחסית, ומאחוריה נמצא איזור בו הפוטנציאל נמוך ותעלות הנתרן שריויות בתקופה רפקטורית, ולכן האות לא יחזור אחורה במעלה האקסון, אלא מתקדם רק בכיוון אחד. על מנת לענות על הצרכים השונים של בעלי החיים, הולכת האותות באקסון חייבת להיות מהירה יחסית. הפיתרון שהתפתח אצל חסרי החוליות הוא עיבוי האקסון, מה שגורם להפחתת ההתנגדות האורכית שלו ולהגדלת מהירות ההולכה. לדיונון הענק למשל, יש אקסונים עבים שמגיעים לקוטר של מילימטר שלם. אצל חולייתנים, לעומת זאת, התפתח באבולוציה פיתרון אחר – בידוד האקסון בשכבה שומנית בשם **מיאלין** שמונעת מיונים לזלוג החוצה, מה שמגביר מאוד את קצב ההולכה. המיאלין מיוצר על ידי האוליגודנדרוציטים במערכת העצבים המרכזית ועל ידי תאי שוואן במערכת העצבים ההיקפית, והוא חיוני מאוד להולכה התקינה של האותות העצביים. מסיבה זו, מחלות בהן נפגע ציפוי המיאלין כמו למשל טרשת נפוצה, מובילות לסימפטומים קשים. שכבת הבידוד לא מאפשרת ליונים לעבור בין צדדי הממברנה, ולמעשה מונעת יצירה של פוטנציאלי פעולה חדשים. על מנת שהפוטנציאל לא ידעך, ישנם מקטעים קצרים חשופים ממיאלין הנקראים **אתרי רנוויר (nodes of Ranvier)**, שרק בהם נמצאות תעלות יונים המייצרות פוטנציאל פעולה חדש, אשר מדלג מנקודה לנקודה עד קצה האקסון – צורת הולכה זו מכונה **הולכה סלטורית** ("בדילוגים").

פוטנציאלי פעולה הם מנגנון יעיל מאוד להעברת אותות, וקיימות עדויות לכך שגם צמחים משתמשים בגרסא זו או אחרת שלו, גם ללא מוח או תאי עצב. לעומת זאת, התולעת *C. Elegans* לא משתמשת בפוטנציאלי פעולה – אולי כי היא קטנה מידי – ובמקום זאת היא התקשורת שלה מבוססת על מערכת אנלוגית מסוג כלשהו, בניגוד לפוטנציאלי הפעולה הבינאריים. האופי הבינארי של פוטנציאלי הפעולה מעלה גם את השאלה החשובה של "כיצד מקודדת האינפורמציה": עד כה נתגלו שני מנגנונים שונים – קצב הירות (Rate code) והפרשי הזמנים ביניהן (Temporal code), אך העדויות הקיימות כיום אינן מספקות תשובה חד משמעית לכאן או לכאן.

התקשורת בין שני ניורונים נעשית במפגשים הקרויים סינפסות. מיעוטן הן **סינפסות חשמליות**, הנקראות גם gap junction, ובהן הפוטנציאל החשמלי עובר בפשטות מתא עצב אחד לתא המחובר אליו. אולם, רוב הסינפסות הן **סינפסות כימיות**, המשתמשות בשחרור סיגנליים מולקולריים מהתא השולח (**פרה-סינפטי**) לתא המקבל (**פוסט-סינפטי**). בקצהו של כל אקסון כזה נמצאות זיקולות הנושאות חומר כימי בשם **ניורטרנסמיטר**. כאשר האות מגיע לאזור זה ומתרחשת דה-פולריזציה, נפתחות בו תעלות סידן הגורמות לכניסת יוני  $\text{Ca}^{2+}$  אל תוך התא. יונים אלו פוגשים את אותן זיקולות, וגורמים להן להתמזג עם הממברנה ולשפוך את תכולתן ל**מרווח (cleft) הסינפטי**. אותם ניורטרנסמיטרים נקשרים ל**תעלות תלויות-ליגנד** הנמצאות על התא הפוסט-סינפטי, מה שגורם להן להיפתח או להיסגר. מאחר ויש סוגים רבים של תעלות כאלה, שכל אחד מהם מאפשר ליונים אחרים לעבור דרכן, התא הפוסט-סינפטי יכול לפעול בדרכים שונות בתגובה לשחרור הניורטרנסמיטר, מה

שמאפשר באופן כללי גיוון בהשפעת הנוירונים זה על זה. התעלות נשארות פעילות עד אשר הנוירטרנסמיטר נלקח מחדש אל תוך התא הפרה-סינפטי (reuptake) – לפעמים בעזרת תאי גליה, או עד אשר הוא מושמד באמצעות אנזימים.

הפוטנציאלים הפוסט-סינפטיים נחלקים לשני סוגים עיקריים:

- **EPSPs (פוטנציאלים מעוררים)** – גורמים לעירור התא לפעולה, על ידי דה-פולריזציה שתסייע לו להגיע לסף הירי שלו, למשל על ידי פתיחת תעלות נתרן.
- **IPSPs (פוטנציאלים מעכבים)** – גורמים לעיכוב התא הבא מלירות, על ידי היפר-פולריזציה שמעכבת אותו מלירות, למשל על ידי פתיחת תעלות אשלגן.

לנירון בודד יש מאות או אלפי סינפסות בדנדריטים שלו או בגוף התא עצמו, והפוטנציאלים הפוסט-סינפטיים מסוכמים בדרך כלל באקסון הילוק, שם מתקבלת ההחלטה האם לירות כתוצאה מהקלט שהתקבל. מאחר וככל שהסינפסה רחוקה מהאקסון הילוק האות מספיק לדעוך, ברוב המקרים נדרשת סכימה של כמה אותות כדי שהתא יירה. סכימה כזו יכולה להיות **סכימה בזמן** – אם אותו נירון יורה מספר אותות בטווח זמן קרוב, הפוטנציאל לא מספיק לרדת כך שקל יותר לעבור את הסף; או **סכימה במרחב** – כאשר אותות מנירונים שונים מגיעים בבת אחת אל התא כך שהפוטנציאל שלו הוא חיבור של שניהם. בנוסף, אותות מעכבים יכולים לגרום ל**ביטול** אותות מעוררים כך שהתא לא יירה. כל הסכימה הזו מאפשרת ליצור שערות לוגיים מתוחכמים מאוד, שהם הבסיס לכל העיבוד אותו אנו מבצעים במוח בכל רגע נתון.

מגוון הרצפטורים הפוסט-סינפטיים דורש גם מגוון של נוירטרנסמיטרים. כיום ידועים מעל 100 חומרים שונים, המתחלקים לארבע קבוצות, מה שמאפשר מגוון תגובות רחב ורמת בקרה גבוהה:

- **חומצות אמינו** – ביניהן: גלוטמט, GABA, גליצין
- **אמינים ביוגניים** – מיוצרים בגוף מחומצות אמינו. ביניהם: דופמין, סרוטונין
- **ניורופפטידים** – פפטידים קצרים שנחתכים לרוב מפרהקורסור ארוך יותר. למשל – אנדרופינים, הקשורים ליצירת תחושת הנאה
- **גזים** – כמו למשל הגז NO

דוגמא לנוירטרנסמיטר חשוב הוא **אצטילכולין**, המתפקד כחומר העיקרי בסינפסות **נירון-שריר** אצל חולייתנים. לאצטילכולין יש שני רצפטורים שונים, מה שמאפשר לו כמה סוגי פעולה: רצפטור אחד הוא תעלת יונים רגילה – המשמשת לכיווץ השרירים, ואילו הרצפטור השני שייך לסוג שונה של **רצפטורים מטבורופיים** – ברצפטורים אלה תעלות היונים אינן נפתחות באופן מיידי, אלא רק לאחר תהליך מטבולי שלם שמופעל על ידי הקולטן, שיכול לערב אפילו בקרה גנטית. העברת האות המטבולית מאפשרת הגברה של האות ובקרה שלו, כמו גם הפעלתו לזמן ממושך. מנגנון זה פגיע לכמה סוגי רעלנים שונים, שיכולים לפגוע בסינפסה ולגרום לשיתוק. לדוגמא, הרעלן בוטוליזם מונע את שחרור האצטילכולין מהתא הפרה-סינפטי מה שגורם לשיתוק רפה, כלומר חוסר יכולת של השרירים לפעול. לעומתו, גז העצבים סארין פוגע באצטילכולינסטראז שתפקידו לפרק את החומר במהירות, מה שגורם לשיתוק ספסטי, כלומר כזה בו האות לא נפסק והשריר ממשיך להתכווץ. דוגמא לחומרים נוספים המשבשים פעילות מוחית תקינה ומשמשים כתרופה הם הנגזרות האופייטיות כמו הרואין ומורפיום, שנקשרים לקולטני אנדרופינים ובכך מפחיתים כאב, או סוג מסוים של נוגדי דיכאון בשם SSRIs (selective serotonin reuptake inhibitors) – שמעכבים את הטרמינציה של פעילות הסרוטונין בסינפסות.

## רשתות נוירונים - איך נוירונים עובדים ביחד?

בעלי החיים הפשוטים ביותר שיש להם מערכת עצבים כלשהי הם הצורבים, וביניהם אלמוגים, הידרות ומדוזות. לבעלי חיים אלה יש רשתות של נוירונים המחוברים זה לזה לאורך ולרוחב גופם, אך אין להם סיבי עצב או גרעינים המכילים מספר נוירונים, ועל כן מערכת העצבים שלהם נקראת **מערכת עצבים דיפוזית**. דוגמא למערכת מתוחכמת מעט יותר היא זו שקיימת אצל קווצי העור. לכוכבי הים לדוגמא, יש נוירונים מקבילים זה לזה היוצרים **סיבי עצב**: עצב טבעתי המקיף את מרכז האורגניזם, ממנו יוצאים עצבים אשר מתפשטים לכל זרועותיו. לעומת קווצי העור הרדיאליים, חיות בעלות בסימטריה בילטרלית מתאפיינות בדרך כלל **בצפליזציה** – ריכוז תאי עצב בראש הנמצא בקדמת הגוף. באיזור זה מצויים בדרך כלל גם רוב אמצעי החישה של בעלי החיים, ועל כן ריכוז תאי העצב מאפשר עיבוד יעיל של הקלט החושי. לחרקים לדוגמא, יש מערכת עצבים עורקית מסועפת, וראש המכיל מוח מפותח ואיברי חישה. למרות זאת, חלק מעיבוד המידע מתבצע מחוץ למוח, בגרעיני תאים הנקראים **גנגליונים** שמתפקדים כמוחות משנה. אצל החולייתנים, ניתן לחלק את תאי העצב לשתי מערכות עצבים: **מערכת עצבים מרכזית (CNS)** הכוללת את חוט השדרה והמוח, ו**מערכת העצבים ההיקפית/פריפריאלית (PNS)**, הכוללת את העצבים הפריפריאליים המתחברים לשאר איברי הגוף ונושאים מידע פנימה והחוצה.

המערכת ההיקפית מורכבת מכמה סוגי עצבים:

- **עצבים אפרנטיים (Afferent)** – מעבירים מידע בכיוון העולה אל המוח. מידע זה הוא קלט סנסורי שמגיע למוח בתגובה לגירויים חיצוניים – כמו למשל מגע, ריח או קול, וגירויים פנימיים – כמו לחץ הדם או ריכוז הגלוקוז בו.
- **עצבים אפרנטיים (Efferent)** – מעבירים מידע הנשלח מהמוח. חלק מהמידע הזה הוא פלט **מוטורי רצוני** שתפקידו להניע את שרירי השלד, וחלקו **אוטונומי** – שתפקידו לשלוט על פעילות השרירים החלקים, שרירי הלב ובלוטות הפרשה:
  - **המערכת האנטרית ("מעית")** – שולטת על פעילותה של מערכת העיכול.
  - **המערכת הסימפתטית** – תפקידה לעורר את הגוף במצבי **"Fight-or-Flight"**, על כן היא בין השאר מגבירה את קצב הלב והנשימה, מעודדת הפרשת אדרנלין ומכבה את פעילות מערכת העיכול
  - **המערכת הפאראסימפתטית** – תפקידה להרגיע את הגוף ולהחזירו לשגרה לאחר הפעילות המאומצת, מה שמכונה **"Rest and Digest"**, על כן היא בין השאר מאטה את קצב הלב והנשימה ומפעילה את מערכת העיכול.

המערכת המרכזית מורכבת מ-"החומר האפור" – שהוא הכינוי לגופי התא, הדנדריטים והאקסונים ללא המיאלין של הנוירונים; מה-"החומר הלבן" – שהוא הכינוי לסיבי העצב מצופי המיאלין; ומהחללים המוחיים – אשר מלאים ב**נוזל המוח והשדרה** (cerebrospinal fluid - CSF) שמספק למוח נוטריינטים ומשמש כבולם זעזועים. חוט השדרה יוצא מבסיס המוח ועובר בין חוליות עמוד השדרה, כאשר מחוברים אליו העצבים של ה-PNS. חלק מהתגובות הגופניות מתרחשות בחוט השדרה עצמו עוד לפני שהגירוי מגיע למוח, מנגנון המכונה **רפלקס** – שהוא תגובה מוטורית קבועה ופשוטה כתוצאה מקלט צפוי. לדוגמא, "רפלקס הברך" שלנו פועל כאשר נוירון סנסורי הנמצא על גיד הירך חש מתיחות בגיד שלו, ומעביר את האות במעלה העצב לכיוון חוט השדרה. בחוט השדרה הוא פוגש אינטר-נוירון שמעלה את הקלט למוח, אך בו זמנית מפעיל גם נוירון מוטורי שחוזר בחזרה אל שרירי הירך ומכווץ אותם. תגובה זו מתרחשת תוך זמן קצר ביותר שכן עיבוד הקלט הינו מינימלי ולא נעשה במוח, ולכן היא מתאימה לפלט מוטורי פשוט יחסית. כדאי לזכור, שללא מרכזי העיבוד במוח בעלי החיים יוכלו אמנם להגיב בצורה טובה לגירויים, אך לא יוכלו לפרשם לכדי תמונה מנטלית.

דוגמא לרשת עיבוד מורכבת מעט יותר היא של עש השומע עטלף הרוצה לטרוף אותו. אם העטלף מגיע מכיוון ימין, הקול שישמיע ייקלט חזק יותר באוזן זו של העש, ועל כן הנירון המחובר אליה יירה בהתאם – בקצב שמעיד על עוצמת הקול (rate code). הפלט מהנורונים של שתי האוזניים מגיע לאינטר-נורון שלישי, ועל ידי רשת פשוטה שבה נירון ימין יגרום לאות מעורר ואילו נירון שמאל יגרום לאות מעכב, יוכל נירון העיבוד לחשב את הזווית ממנה מגיע העטלף בהתאם לתדירות האותות: החל מהתדירות הגבוהה ביותר שתתפרש כ-90° ימינה, ועד לתדירות הנמוכה ביותר שתתפרש כ-90° שמאלה. באופן מפתיע, רשת הנורונים האמיתית שנמצאת במוחו של העש מסובכת רק במעט מהרשת שתוארה, ולחלק ממיני העשים באמת יש לפעמים רק נירון יחיד בכל אוזן. לאחר עיבוד הקלט הסנסורי וקביעת מיקום העטלף תתרחש התגובה של הפעלת נורונים מוטוריים על מנת לטוס לכיוון הנגדי מכיוון הטרף. התהליך כולו, כולל קבלת ההחלטות שהוא דורש, מתרחש עוד לפני שהמידע עובר למוח – ועל כן קורה מהר מאוד.

מוחות של חולייתנים מתאפיינים בכך שהם מחולקים לאיזורים מרחביים שונים, שלכל אחד מהם יש תפקידים שונים. בחלוקה גסה, ניתן לחלק את המוח החולייתני לשלושה חלקים:

- **Forbrain (המוח הקדמי)** – כולל את פקעת הריח ואת ה**צרברום** המשמש ללמידה ועיבוד מורכב, כמו גם בקרת השינה.
- **Midbrain (המוח האמצעי)** – משמש בין היתר לניתוב הקלט הסנסורי לאיזורים המוח השונים בהם הוא מעובד. לדוגמא, קלט שמיעתי מגיע קודם למוח האמצעי ומשם לתלמוס ולמרכזי העיבוד בקורטקס.
- **Hindbrain (המוח האחורי)** – שולט על פעולות לא רצויות כמו זרימת הדם והנשימה, ומתאם פעולות מוטוריות מורכבות, משימה הנעשית ב**צרבלום (המוח הקטן)**.

לבעלי חיים שונים יש מוחות בעלי תצורה שונה, אשר משתנה בהתאם לצרכי הסביבה שלהם. אצל היונקים התקיים גידול משמעותי ביחס בין נפח המוח לבין משקל הגוף, והם מתאפיינים במוח קדמי מפותח בעל צרברום המקופל פעמים רבות הנקרא **קורטקס**, שמהווה את חלק הארי במוח שלהם. הקורטקס מחולק לשני חצאים הנקראים המיספרות, אשר מחוברים ביניהם ברשת סיבים עבה הנקראת **קורפוס קלוסום**. מתחת לחומר האפור הקורטיקלי נמצא החומר הלבן המורכב מסיבי אקסונים רבים, ובו נמצאים גם **גרעיני הבסיס** – שהם גרעיני חומר אפור בתחתית הצרברום. חלק מהגרעינים החשובים שייכים לאיזור הנקרא **דיאנצפלוון** או מוח הביניים, וכולל את ה**תלמוס** – המשמש כשער לקורטקס בשל העובדה שכל הקלט החושי עובר דרכו בדרך אל מרכזי העיבוד; ואת ה**היפותלמוס** – שאחראי על שמירת ההומיאוסטזיס: בין היתר על הטמפרטורה הפנימית של הגוף, ריכוז הגלוקוז בדם ועל בלוטת ההיפופיזה המשמשת לבקרה הורמונלית. מתחתיהם נמצא גזע המוח, הכולל את המוח האמצעי והמוח האחורי (ללא הצרבלום).

לפעמים, לאיזורים קטנים במוח יש השפעה על מנגנונים גופניים מורכבים. למשל, בתוך ההיפותלמוס נמצא גרעין קטן בשם **SCN (suprachiasmatic nucleus)** שאחראי על השעון הצירקדי – מנגנון שפועל באמצעות בקרה מחזורית של גנים ליצירת מחזורים בני כ-24 שעות של עירות/שינה, ויכול לתפקד בעצמו גם ללא קלט חיצוני מהסביבה כמו אור/חושך. איזור נוסף לו תפקיד חשוב הוא ה**אמיגדלה**, שהיא חלק מה**מערכת הלימבית** – אוסף של גרעינים מוחיים המשפיעים על הרגשות הכולל בנוסף אליה גם את התלמוס, ההיפותלמוס, ההיפוקמפוס ובלוטת הריח. האמיגדלה פעילה במיוחד כאשר אנחנו מרגישים כעס, עצב או פחד, והיא משמשת בין היתר לאחסון הזיכרון הרגשי שלנו בתגובה לגירויים מעוררי רגש.

כאמור, הקורטקס הצרברלי הוא החלק המפותח ביותר במוחם של היונקים, ויש בו קיפולים רבים המשמשים להגדלה משמעותית של שטח הפנים שלו על מנת לתמוך ביכולת עיבוד מרבית עבור נפח נתון של גולגולת. כל קפל, או "הר", מכונה ג'ירוס וכל עמק מכונה סולקוס, ומפת הקפלים האחידה

יחסית בין בני האדם מאפשרת לנו להתמצא באיזורים הקורטיקלים השונים. נהוג לחלק את הקורטקס לארבע אונות, אשר בכל אחת מהן איזורים המשמשים לתפקודים שונים:

- **האונה האוקסיפיטלית (עורפית)** – בה נמצאים מרכזי הראיה הראשוניים המשמשים לפענוח המידע המתקבל מהעיניים, והמרכזים המשניים המשמשים לזיהוי תבניות כגון פרצופים.
- **האונה הטמפורלית (רקתית)** – בה נמצאים בין היתר מרכזי העיבוד השמיעתי.
- **האונה הפריאטלית (קודקודית)** – בה נמצא בין היתר האזור הסומטו-סנסורי, כלומר זה המקבל את המידע החושי מתאי הגוף, ואחראי על תחושת המגע והכאב החיצוניים.
- **האונה הפרונטלית (מצחית)** – מופרדת מהאונה הפריאטלית על ידי הסולקוס המרכזי, ובה נמצא האזור המוטורי המשמש להפעלת שרירי השלד, ואיזורים שונים המשמשים לתכנון וקבלת החלטות.

בין האזורים החשובים בקורטקס נמצאים האזור **הסומטו-סנסורי** האחראי על הקלט של חוש המגע, ונמצא בחלקה הקדמי ביותר של האונה הפריאטלית המכונה הבליטה הבת-מרכזית. אזור זה משמש כמפה של הקלט החושי המגיע מאיברי הגוף, כאשר לכל איבר יש את הנירונים המוקצים לו. מספר הנירונים הללו אינו תואם את גודלו הפיזי של האיבר אלא את רמת הבקרה שהוא דורש, כמו למשל השפתיים – אליהן משויכים מספר רב של נירונים למרות גודלן הקטן. אחת התצוגות המקובלות לכך היא ה-**הומונקולוס**, שהוא דמוי אדם שגודל איבריו פרופורציונלי למספר הנירונים הסנסוריים המשויכים אליהם, ולכן בעל פנים, שפתיים וכפות ידיים גדולות מאוד ביחס לשאר גופו. המקבילה של האזור הסומטו-סנסורי היא **האיזור המוטורי הראשי** הנמצא בחלקה האחורי של האונה המצחית. בדומה לאיזור הסומטו-סנסורי, גם איזור זה ממופה על פי האיברים אותם הוא מפעיל, כאשר גם כאן מספר הנירונים פרופורציונלי לרמת הבקרה הנדרשת מהאיבר ולא דווקא לגודלו.

איזורים חשובים נוספים בקליפת המוח הם אלו המשמשים להבנת שפה ולדיבור. מאחר והיכולות הלשוניות של בני האדם דורשות שילוב של פעולות שונות כגון שמיעה, ראייה, עיבוד והפקת צלילים מוטורית, סביר מאוד שהן מקודדות במספר איזורים במוח. ואכן, כבר במאה ה-19 זוהו מספר איזורים כאלה, בעיקר על ידי בדיקת מוחם של אנשים שסבלו מאפאזיה – אובדן יכולות לשוניות כתוצאה מפגיעה מוחית. האיזור הראשון שהתגלה נקרא **איזור ברוקה** על שם הרופא הצרפתי פול פייר ברוקה שגילה אותו, והוא נמצא באונה המצחית בסמוך לקורטקס המוטורי השולט על השפתיים והלשון. עם זאת, איזור ברוקה אינו אחראי על הפקת הצלילים עצמה, אלא על פעולות שונות הקשורות להפקת השפה ובראשן העיבוד התחבירי. חולים באפאזיית ברוקה מתקשים מאוד בדיבור, וכשהם כן מצליחים לעשות זאת הם אינם משתמשים במילות קישור. כמו כן, הם לא מסוגלים להבין משפטים להם מבנה תחבירי מורכב יחסית. איזור אחר במוח התגלה על ידי הניורולוג הגרמני קארל וורניקה ונקרא על שמו. **איזור וורניקה** נמצא בחלקה האחורי של האונה הטמפורלית, ומשמש בין היתר להבנת השפה ולשליפת מילים. חולים אשר נפגע אצלם איזור זה סובלים מאפאזיית וורניקה – שלא כחולי אפאזיית ברוקה, הם דווקא מסוגלים לדבר בשטף, אך נדמה שאינם מבינים כלל את מה שהם שומעים, ולעתים קרובות הם ממצאים מילים ומתקשים לתאר את מה שהם רואים. שני האיזורים הללו נמצאים אצל הרוב המוחלט של בני האדם רק בהמיספרה השמאלית, מה שמהווה דוגמה של לטרליזציה, כלומר התמחות של אחת ההמיספרות בפעילות מסוימת. עדות לכך ניתן למצוא באנשים שהקורפוס קלוסום שלהם הוסר (split-brain patients), שבניסויים שנערכו להם לא הצליחו להגיד את השם של דברים שהופיעו רק בצד השמאלי של שדה הראייה שלהם – מאחר והמידע החזותי מעובד בהמיספרה המנוגדת, כלומר בצד ימין, ומרכזי השפה נמצאים בצד שמאל.

איזור אחר המפותח מאוד בבני אדם לעומת יונקים אחרים הוא **הקורטקס הפרה-פרונטלי** (קדם-מצחי), המשמש לקבלת החלטות, תכנון וויסות רגשות. עדות לכך ישנה מאדם בשם פינאס גייג' שנפצע קשה מאוד באזור הקדם-מצחי כתוצאה מחדירת מוט מתכת אל מוחו, אך שרד פציעה זו. לאחר הפציעה, הוא תואר כמי שעבר שינוי אופי מהותי והפך למנותק רגשית וחסר סבלנות.

כפי שניתן לראות, בעבר היכולת היחידה של חוקרי המוח לבחון את תפקודם של האזורים השונים בו היתה תלויה באנשים שסבלו מפגיעה מוחית מקרית או יזומה, תנאי שהקשה מאוד על המחקר, אך כיום ישנם אמצעי הדמיה זמינים המאפשרים למדענים אלה לדמות את המוח, לרוב בזמן פעולתו: PET (Positron Emission Tomography) הוא אמצעי דימות הנעזר בהזרקת גלוקוז רדיואקטיבי – המגיע לחלקים במוח שצורכים אותו כרגע; fMRI (functional Magnetic Resonance Imaging) משתמש ברעיון דומה – בשיטה זו נמדדים שינויים זעירים בריכוז החמצן בדם, מתוך ההנחה שהאיזורים העשירים בדם מחומצן הם אלו שפועלים ברגע זה; DTI (Diffusion Tensor Imaging) הוא סוג של MRI העוקב אחרי הדיפוזיה לאורך סיבי האקסונים, ובשל כך מסוגל למפות היטב את המסלולים העצביים אשר עוברים בחומר הלבן של המוח.

היכולת של המוח להשתנות נקראת גם הפלסטיות שלו, והיא חיונית על מנת ללמוד דברים חדשים או ליצור זיכרונות. עיקר הפלסטיות של המוח הבוגר נשמרת ברמת הסינפסה, משום שהניורונים עצמם לא נוטים להתחדש. למרות זאת, סינפסות חדשות כן יכולות להיווצר, או שסינפסות קיימות יכולות להתחזק כך שהסבירות לירי בתא הפוסט-סינפטי בתגובה לגירוי תעלה. שינויים אלה גורמים לכך שרשת הניורונים מתעצבת ומשתפרת בכל עת.

אחד ממנגוני הלמידה הראשונים שזוהו באופן מולקולרי נקרא LTP (long term potentiation), אשר נתגלה לראשונה בהיפוקמפוס. מנגון זה משמש לחיזוק של סינפסות אשר הניורטרנסמיטר שלהן הוא גלוטמט, לוקיימים מספר סוגי רצפטורים. סוג אחד שלהם הוא תעלות הנקראות NMDA. תעלות אלה נפתחות כתוצאה מהיקשרות לגלוטמט, אך הן חסומות בנוסף על ידי יון מגנזיום. יון ה- $Mg^{2+}$  יסתלק מפתח התעלה רק כתוצאה מדפולריזציה של הממברנה, אשר יכולה להיות תוצאה של פעילותן של סינפסות אחרות או של ירי תדיר של התא הפרה-סינפטי. כאשר זה מתרחש והיון מסולק, נפתחת התעלה – אשר יכולה להכניס בנוסף ליוני הנתרן גם יוני סידן ( $Ca^{2+}$ ). יונים אלו מפעילים מספר מסלולים מטאבוליים בתא הפוסט-סינפטי, שחלקם גורמים לתעלות מסוג שונה, תעלות AMPA, להתיישב באיזור הסינפסה. תעלות ה-AMPA הן תעלות נתרן תלויות גלוטמט, ולכן הצטברותן על הסינפסה גורמת לה להתחזק, אפקט שיכול להישמר למשך מספר שעות – קידוד זיכרונות לטווח ארוך יותר מתבצע בין היתר בעזרת ביטוי גנים. הרעיון שמאחורי העובדה שניורון אחד יכול לחזק סינפסה של ניורון אחר המפעיל את אותו התא, מנוסחת לעתים קרובות בתור **כלל הֶבֶב** (Hebb): "Cells that fire together, wire together". חיזוק ניסויי למנגון ה-LTP ניתן על ידי מבחן המים של מוריס. בניסוי זה, שמו חולדות בברכת מים שיש בה פלטפורמה אותה הן לא מסוגלות לראות, ועקבו אחר מסלולי השחיה שלהן עד שהגיעו אליה. בקבוצת הביקורת, החולדות למדו לאורך הזמן את מיקום הפלטפורמה במרחב, עד שהן שחו אליה בקו ישר. לעומת זאת, חולדות אשר חסמו להן את קולטני ה-NMDA בהיפוקמפוס, לא הצליחו ללמוד את מיקום הפלטפורמה.

בנוסף לשמירת הזיכרון לטווח קצר, להיפוקמפוס יש גם תפקיד בקונסולידציה – הפיכת זיכרון לטווח קצר לזיכרון לטווח ארוך, פעילות שלפי אחת ההשערות מתבצעת בזמן השינה. להנרי מולייסון, הידוע בעיקר בתור H.M, הוצא חלק מההיפוקמפוס בניתוח, מה שגרם לו לשמור את כל הזיכרונות הקודמים שהיו לו, אך לא להיות מסוגל לקודד זיכרונות חדשים לטווח ארוך. מסיבה זו, היה לו זיכרון לטווח קצר בלבד, והוא היה פוגש אנשים חדשים ולומד כישורים חדשים ללא יכולת לזכור אותם לאחר מכן. אולם, למרות שאנו יודעים שההיפוקמפוס אחראי על קידוד הזכרונות, עדיין אין ראייה ברורה לגבי מיקום הזכרונות עצמם. ככל הנראה הם מצויים בקורטקס, אך הצורה בה הם מאוכסנים עדיין אינה ברורה. אחד הרעיונות טוען שהזכרונות לטווח ארוך מאוכסנים בתור רשתות ניורונים המכונות **אנגרמות**, המקובעות בזמן הקונסולידציה. כאשר אנו שולפים זיכרון, הרשת נעשית רגישה שוב לזמן קצר ויכולה להתעצב מחדש עד לקיבועה מחדש, תהליך המכונה **רקונסולידציה**.

## חישה, חיישנים ו(ממש קצת) תנועה

במובן הפשוט ביותר, חישה היא המרה של אנרגיה מסוג כלשהו לפוטנציאל עצבי. בהיבט מורכב יותר, היא המנגנון העוזר לבעלי החיים לייצר תפישת מציאות מתוך גירויים סביבתיים, מה שמאפשר להם להגיב לשינויים אלה. ניתן לחלק את תהליך החישה למספר שלבים:

- קליטה** – הגירוי הראשוני נקלט בגוף על ידי **רצפטורים סנסוריים**, שיכולים להיות מפוזרים לכל אורך הגוף, או להתרכז באיברי חישה ייעודיים כגון העין. חלקם הם נירונים בעצמם, הקולטים את הגירוי ומעבירים אותו ישירות למרכזי העיבוד במוח, ואילו חלקם אינם נירונים כי אם תאי חישה ייעודיים המשחררים ניוטרנסמיטור בתגובה לגירוי הסנסורי, ולא מייצרים בעצמם פוטנציאלי פעולה. הגירוי עצמו יכול להיות פנימי – לחץ הדם לדוגמא, או חיצוני – רעידות באוויר (קול), ותאי החישה עשויים להיות רגישים ביותר אליו. הפוטנציאלים ברשתית למשל, מסוגלים להגיב לקליטה של פוטונים בודדים.
- התמרה (Transduction)** – בכל תא חישה, בין אם נירון או חיישן שאיננו נירון, מתרחשת התמרה של אנרגיית הקלט לאנרגיה מסוג שונה – האנרגיה החשמלית המייצרת את פוטנציאלי הפעולה. על מנת להבחין בין עוצמות שונות של גירויים, במקרים רבים ההתמרה הראשונית בתא החישה מייצרת *graded potential* אנלוגי, כלומר ככל שעוצמת הגירוי חזקה יותר כך הפוטנציאל יהיה חזק יותר, ויגרום לשפיכה מוגברת יותר של ניוטרנסמיטור.
- הולכת הסיגנל (Transmission)** – הולכה של פוטנציאלי פעולה דרך עצבים אפרנטיים יעודיים אל מרכזי העיבוד שב-CNS. מאחר והמוח והנירונים עובדים בקוד דיגיטלי ולא אנלוגי, עוצמת הסיגנל מתווכת על ידי קצב הירי של הנירון – ככל שהוא יורה מהר יותר כך הגירוי יתפרש כחזק יותר. במקרים רבים, נירונים אלו יכולים לירות באופן ספונטני גם ללא קליטת גירוי כלשהו ולכן נוצר במערכת רעש, אך המוח יודע לפצות על כך.
- אינטגרציה** – בחלק מהחושים, האינטגרציה הראשונית של הקלט מתבצעת עוד באיברי החישה, כמו למשל רשתית העין המכילה תאי עצב רבים בנוסף לקולטנים עצמם. בכל מקרה, הקלט מגיע במסלולים שונים במוח אל עבר מרכזי עיבוד הנמצאים באיזורים שונים שלו, בהם מתבצע עיבוד ראשוני שלו, למשל איזור V1 אשר באונה האוקסיפיטלית המשמש לעיבוד החזותי הראשוני. לאחר מכן איזורים סמוכים מקבלים גם הם את הקלט ומעבדים אותו ברמות גבוהות יותר, למשל זיהוי פרצופים במקרה של חוש הראייה.
- תפישה (Perception)** – ברוב המקרים התהליך יסתיים בתמונה מוחית כלשהי, היא הפרספציה שלנו. חשוב לזכור שהפרספציה היא יציר מוחנו, ואינה קיימת מחוצה לו. למשל, אובייקטים בסביבה מחזירים אור באורכי גל מסוימים, אך רק המוח שלנו הוא זה שמפרש תופעה פיזיקלית זו לצבעים השונים שאנחנו מעניקים להם.

ישנם סוגים רבים של איברי חישה, אותם אנו ממיינים על פי סוג האנרגיה שכל אחד מהם מסוגל לקלוט. בבעלי חיים שונים התפתחו חושים שונים, בהתאם לזמינות אנרגיה זו בסביבתם והנוחות שבקליטתה, בשילוב כמובן עם הנחיצות האבולוציונית:

- מכאנורצפטורים** – חשים פעילות מכנית כגון לחץ, מגע, מתיחה, תנועה או קול. בעור למשל, דנדריטים של נירוני חישה יכולים לשבת על בסיס השערות ובכך לחוש בתנועתן. רצפטורים מסוג שונה מגיבים ללחץ פיזי על ידי חישת השינויים בשלד התוך תאי שלהם, ומעבירים את האות לנירונים הסמוכים להם. רוב הרצפטורים הללו מצויים בשכבות העור השונות, ומסוגלים לייצר סיגנלים בהתאם לסוג הפעילות המכאנית המאפיין אותם.

מכאנורצפטורים אחרים מצויים בשרירי השלד לדוגמא, ומסוגלים למדוד את מתיחתם. הטריגר לרפלקס הברך לדוגמא, מתקבל על ידי רצפטור כזה הנמצא בשריר הירך.

- **כמורצפטורים** – חשים במולקולות ספציפיות ובריכוזן בתמיסה כלשהי. תמיסה זו יכולה להיות למשל הדם שלנו, בו נמדד ריכוז החמצן על ידי רצפטורים מסוג זה, או האוויר הנכנס לאפנו, בו מזוהות מולקולות ריח. חרקים משתמשים בכמורצפטורים למטרות תקשורת, על ידי זיהוי פרומונים הנשלחים מבעל חיים אחד לאחר.
- **רצפטורים אלקטרומגנטיים** – חשים בסוגים שונים של אנרגיה אלקטרומגנטית. כרישים למשל חשים באופן פסיבי שדות חשמליים, וישנים אף דגים המבצעים פעולה זו באופן אקטיבי – הם מייצרים שדה חשמלי חלש ומוודדים את הפרעות בו. דוגמא מסוג שונה היא של הציפורים, המנווטות בעזרת חישת השדה המגנטי של כדור הארץ, מנגנון שעדיין לא מובן כהלכה. ראייה היא דוגמא נוספת ליכולת לחוש בקרינה אלקטרומגנטית, שכן האור הוא סוג של קרינה כזו.
- **תרמורצפטורים** – חשים שינויי טמפרטורה, ויכולים להגיב למנעד שונה של טמפרטורות. נחשים לדוגמא משתמשים בתרמורצפטורים לזהות טרף, פעולה המתבצעת באיברי חישה בקדמת הראש. לבני אדם יש יכולת לחוש בטמפרטורות שונות בעזרתם של כמה סוגי קולטנים. לעתים ניתן להטעות קולטנים אלו בעזרת פעילות כימית כלשהי, כלומר לגרום להם להגיב למרות שהטמפרטורה האמיתית שונה. מנגנון זה מסביר את תחושת השריפה שאנו מרגישים כאשר אנו אוכלים מזון חריף, ואת תחושת הקרירות שלנו בתגובה למנטה.

כעת נתמקד בכמה איברי חישה מורכבים יותר ובדרך פעולתם, כאשר ברוב המקרים נשתמש באיברי החישה של האדם בתור מודל. הקיבוץ של התאים לאיברי חישה נועד על מנת להקל את הולכת האותות למוח, ולסייע לרצפטורים הסנסוריים לקלוט את הגירויים הסביבתיים ביעילות גבוהה יותר.

חישת **שיווי משקל** חיונית לבעלי חיים שונים על מנת להתמצא מרחבית בסביבתם. מאחר ושיווי המשקל הוא בבסיסו חישה של כוח הגרביטציה, הרצפטורים המשמשים למטרה זו הם מכאנורצפטורים. באופן מעניין, ברוב בעלי חיים וביניהם האדם, תחושת שיווי המשקל קשורה למערכת השמיעה, שגם היא מתאפיינת במכאנורצפטורים מסוג דומה – שני הקולטנים מגיבים כתוצאה מלחץ על שערות היוצאות מהממברנה שלהם. לחסרי חוליות יש חיישן שיווי משקל בשם **סטטוציט**, שהוא מבנה תאי בצורת כדור חלול אשר המעטפת הפנימית שלו מכוסה שערות. בתוך הכדור נמצאות אבנים קטנות בשם **סטטוליתים**, שבהתאם לכוח הגרביטציה נמצאות תמיד בחלקו התחתון של הכדור. לעומת הסטטוליתים החופשיים, הסטטוציט עצמו מחובר לגוף החיה, ולכן הוא מסתובב איתה בהתאם לאוריינטציה בה היא עומדת, מה שגורם לשערות שונות בכל פעם להרגיש את משקל הסטטוליתים. רק התאים המחוברים לשערות אלה ייצרו פוטנציאלי פעולה, ועל ידי קבלת האותות מכלל הניורונים המחוברים לסטטוציט תוכל החיה לחשב את האוריינטציה המרחבית שלה. הוכחה יפה למנגנון זה נמצאה בניסוי בו הוחלפו הסטטוליתים בריסי ברזל מגנטיים, מה שאפשר לחוקרים לעבוד על בעלי החיים בעזרת שדה מגנטי ולגרום להם לנוע בכיוון שונה.

כאמור, **שמיעה** מתבססת על עיקרון דומה, וחרקים רבים שומעים בעזרת ממברנות פשוטות הנמצאות ברגליהם שחשות רעידות באוויר. ליונקים יש אוזניים מורכבות יותר הנמצאות בראשם. האוזן החיצונית מכילה תעלת קול בעלת אפרכסת, אשר בסופה נמצא עור תוף שתונד ומקיש על עצמיות השמע. באוזן התיכונה העצמות הללו, שהן העצמות קטנות ביותר בגוף האדם, מגבירות מאוד את לחץ האוויר הנקלט ומקישות על החלון האובלי. באוזן הפנימית נמצא השבלול, צינור מלא בנוזל אשר במרכזו ממברנה טקטוריאלית. גלי הקול שנקלטים באוזניים מומרים לגלים בנוזל

השבול, מה שמרעיד את הממברנה הטקטוריאלי. מתחתיה נמצאים מכאנורצפטורים בעלי שערות, שיכולות לחוש את התנודות בממברנה. תנודה של השערות הללו גורמת לדפולריזציה של הרצפטור, שגורמת לו שופך ניוטרנסמיטר לנירון הצמוד אליו שמגביר בתגובה את קצב הירי שלו. עוצמת הקול הנקלט מקודדת על ידי קצב הירי של הנירון, כמו גם מספר השערות שיירעדו לאורך הממברנה. אחד הרכיבים הפגיעים ביותר במערכת השמע הוא שערות אלה, שיכולות להינזק כתוצאה מחשיפה לקול רם, ולכן לאנשים שנחשפו באופן ממושך לרעש כזה יהיו פחות שערות מתפקדות ולכן רגישות שמיעתית מופחתת. אולם, בנוסף לעוצמה לבני אדם יש אפשרות לחוש גם באיכות הקול, ובאופן ספציפי בפיץ' שלו. יכולת זו מתאפשרת בשל העובדה שהממברנה אינה בעלת עובי אחיד לכל אורכה, ולכן היא רגישה לתדרים שונים. מסיבה זו בכל חלק של הממברנה יימצאו ניורונים שיזהו תדר שונה, והקלט המתקבל מכולם יתורגם לפיץ' של הצליל אותו אנו שומעים. תרגום זה מתבצע באיזור A1 אשר באונה הטמפורלית, אליו הקלט מגיע לאחר שעבר במוח המרכזי ובתלמוס. באיזורי שמיעה גבוהים יותר ממשיך להתפרש הקלט האודיטורי, ומובחן לדוגמא בין צלילים ששייכים לשפה לבין כאלה שאינם שייכים אליה. הנחה נוספת הנחקרת כיום, היא שניורוני השמע עצמם מגיבים לא רק בהתאם לתדר אליו הם מכווננים אלא גם לאופי הגירוי – ניורונים של סיפורי שיר יגיבו טוב יותר לשיר מאשר לרעש לבן.

**ראייה** היא קליטה של פוטונים בעזרת פוטורצפטורים המכילים פיגמנטים קולטי אור, והיא מופיעה אף ביצורים פשוטים מאוד כמו הפלנריה, לה שתי עיניות בהן היא נעזרת להשוואת כמות האור בסביבתה. כל עינית כזו מוקפת בפיגמנט שחור שמאפשר קליטת אור רק מכיוון אחד, ולאחר מכן היא משווה קלט זה בין שתיהן, כך שהתולעת יכולה לנוע לכיוון החשוך יותר (פוטוטקסיס שלילי). אצל חרקים התפתחה מערכת ראייה משוכללת יותר, הכוללת שתי עיניים מורכבות, שמכילות כל אחת אלפי מבנים קטנים בשם **אומטידיה**, כך שכל אומטידיום רואה סקטור צר מאוד מהעולם. עיניים מסוג זה טובות מאוד לזיהוי תנועות, אך החיסרון המשמעותי שלהן הוא שהן גדולות באופן יחסי ותופסות נפח רב, מה שמנע מהן להתפתח ביצורים גדולים יותר. עיני החולייתנים לעומתן, כמו גם העיניים של כמה חסרי חוליות כגון תמנונים, בעלות עדשה אחת בלבד, מבנה המזכיר פחות או יותר מצלמה. פתחן הקדמי הוא **האישון** שמשמש בתור צמצם, ויכול להתרחב או להתכווץ בהתאם לכמות האור בסביבה. לפני נמצאת הקשתית המגנה עליו, ומאחוריו **עדשה** הניתנת לכוונון בעזרת שרירים ייעודיים, מה שמאפשר לעין להתמקד בעצמים קרובים או רחוקים. חלקה האחורי ביותר של העין הוא **הרשתית**, בה נמצאים הפוטורצפטורים כמו גם תאי העצב שלהם.

השכבה הפנימית ביותר ברשתית מורכבת מפיגמנט כהה שמונע מהאור לברוח מהעין. אצל חלק מהיונקים שהותאמו לפעילות לילית, כמו החתולים, פיגמנט זה יכול להחזיר את האור בחזרה על מנת להגדיל את קליטתו, מה שמקנה לעיניהם מראה בוהק בשעת לילה. מעל שכבה זו יושבים פוטורצפטורים מארבעה סוגים: קנים (rods), המתפקדים טוב גם כאשר כמות האור נמוכה יחסית ולכן נפוצים יותר ומשמשים לראיית לילה, ומדוכים/קונוסים (cones) משלושה סוגים שונים, שרק הם מסוגלים להבדיל בין אורכי הגל של האור ולכן לשמש לראיית צבעים. מעליהם נמצאות שתי שכבות של ניורונים: הקרובים ביותר לתחתית הם **התאים הבי-פולאריים**, ומעליהם יושבים **תאי הגנגליון** מהם יוצאים האקסונים המלופפים יחדיו לעצב הראייה. בין שתי השכבות נמצאים **התאים הרוחביים** ו**תאי האמקרון**, להם תפקיד חשוב בעיבוד הקלט הראשוני. סביב הנקודה אליה מתחבר עצב הראייה אין פוטורצפטורים פעילים, ולכן היא מכונה **הכתם העיוור**. באופן יומיומי איננו שמים לב לנקודה זו בגלל שפועלים מנגנוני פיצוי מוחיים, אך ישנן כמה אשליות אופטיות שמנצלות עובדה זו. עובדה מעניינת נוספת, היא ששכבות הרשתית מסודרות בסדר הפוך – השכבה קולטת האור היא דווקא השכבה הפנימית ביותר, ואילו השכבה נושאת הסיגנל היא החיצונית ביותר. תופעה מוזרה זו ניתנת להסבר על ידי תיאוריית האבולוציה, שעל פיה הרשתית והעין כולה, התפתחו טלאי על טלאי באופן הדרגתי.

התמרת האור לפוטנציאל עצבי היא תהליך פוטוכימי בבסיסו, המתרחש בדיסקות הנמצאות בקצה הפוטורצפטורים. בממברנה של דסקות אלה משובצים חלבוני **רודופסין** – כל אחד מהם מורכב מאופסין מסוג מסוים ובו יחידת **רטינל**. כאשר יש חושך, נמצא בציטופלסמה של הרצפטור המוסרן השניוני **cGMP** שאחראי לפתיחת תעלות נתרן בממברנה, מה שמעניק לה פוטנציאל מנוחה גבוה המתבטא בירי ספונטני. לעומת זאת, כאשר פוטון באורך הגל הנכון פוגע ברטינל, הוא עובר ממצב ציס למצב לטרנס, מה שמאקטב את הרודופסין ומפעיל תהליך מטאבולי של חלבון G. חלבון ה-G מפעיל אנזים שמפרק cGMP, תעלות הנתרן נסגרות והתא נמצא במצב של היפרפולריזציה שמפסיק את הירי הספונטני שלו.

הולכת הסיגנל מתחילה מההפוטורצפטורים שמחוברים בסינפסות לתאים ביפולאריים או לתאי אמקרין, שסוכמים קלט ממספר קולטנים סמוכים ומעבירים אותו לתאי הגנגליון. תאי הגנגליון הם אלה הנושאים את המידע החזותי למוח, ולכן מספרם, העומד על כמיליון, הוא שקובע את מספר הפיקסלים בשדה הראייה. אולם, בניגוד למצלמה פשוטה שרק מודדת את כמות האור בכל "פיקסל" – **האיזור הרצפטיבי** בשדה הראייה עליו אחראי כל תא גנגליון – ברשתית עצמה מתבצע עיבוד של הקלט, בתהליך בשם **אינהיביציה לטרלית** המתבצע על ידי התאים הרוחביים. תאים אלו מקבלים קלט מהתאים הבי-פולאריים האחראים על נקודה כלשהי בשדה הראייה, ומגיבים בעיכוב של תאי הגנגליון של האיזורים הסמוכים. האפקט שנוצר מרשת זו של אינהיביציה לטרלית הוא שדה רצפטיבי עבור כל גנגליון, שבו מרכז השדה נדלק והשוליים כבויים, או להיפך – כלומר רק כאשר יהיה ניגוד מספק בין מרכז השדה הרצפטיבי לבין השוליים שלו, תא הגנגליון יופעל. חלוקה זו של שדה הראייה נועדה על מנת לזהות בו נקודות בודדות, שהן הבסיס לזיהוי תבניות מורכבות יותר כגון גבולות בין משטחים או דמויות שונות. אפקט זה מומחש היטב באמצעות האשלייה האופטית שמכונה "רשת הרמן", במסגרתה התבוננות ברשת של ריבועים שחורים על רקע לבן מייצרת אשלייה של כתמים אפורים בשולי שדה הראייה, אשר נעלמים כאשר העין מנסה להתמקד בהם. כתמים אלה נוצרים בגלל שהשדות הרצפטיביים של תאי הגנגליון בשולי שדה הראייה גדולים יחסית, ומופעלים בטעות בשל הניגוד בין הריבועים השחורים לרקע הלבן. במרכז שדה הראייה, שהאיזור ברשתית שאחראי עליו נקרא **הגומה המרכזית (fovea)**, יש הרבה יותר קולטנים, ולכן השדות הרצפטיביים של תאי הגנגליון האחראים על איזור זה קטנים הרבה יותר, ולא מגיבים לאשלייה.

הקלט החזותי מולך בעצבי הראייה של שתי העיניים, המצטלבים במבנה המכונה הכיזמה האופטית כך שאור משדה הראייה הימני של שתי העיניים מגיע להמיספרה השמאלית של המוח, ואור משדה הראייה השמאלי של שתי העיניים מגיע להמיספרה הימנית. בזכות מבנה זה, שתי מחציות המוח מקבלות מידע משתי העיניים, מה שמאפשר לנו ראיית עומק טובה יותר. משם מגיעים העצבים לגרעין בתלמוס בשם **LGN**, וממנו למרכזי העיבוד החזותי אשר באונה האוקסיפיתלית. מרכז העיבוד הראשוני נקרא **V1**, וחלק מהניורונים בו מזהים פסים באוריינטציה ספציפית, למשל מאונכת, כך שאם ייקלט בשדה הראייה פס באוריינטציה אחרת, אותו נירון יירה חלש יותר. עיבוד זה מתבצע על ידי סכימה של כמה ניורונים, ובאמצעותו אנו מזהים את העצמים בסביבתנו. באיזורים החזותיים המשניים, ישנם ניורונים להם התמחות ספציפית יותר כמו זיהוי פרצופים, ואפילו ניורונים שיכולים לזהות דמות ספציפית.

ראיית צבעים נעשית באמצעות שלושה סוגים של פוטורצפטורים מסוג קונוס, הנקראים בקיצור **RGB** על שום הצבע אותו קולט כל אחד מהם. בכל אחד מהקולטנים נמצא אופסין מסוג שונה, שמאוקטב בתגובה לפוטון באורך גל ייחודי לו. פיזור אורכי הגל בספקטרום האור הנראה אינו אחיד, שכן סוגי הקולטנים נוצרו בתהליכים אבולוציוניים אקראיים. לדוגמה, הפיצול בין קולטני R ו-G נוצר כתוצאה מדופליקציה של גן שנמצא על כרומוזום ה-X, ולכן גברים חשופים לעיוורון צבעים בין אדום לירוק, בעוד אצל נשים התופעה נדירה הרבה יותר. לעומת הקונוסים, הקנים אינם מבחינים בין צבעים, אבל הם הרבה יותר רגישים לאור, ולכן בחושך כמעט ורק הם פעילים. אחת הסיבות לזמן ההתרגלות הממושך יחסית במעבר מאור לחושך, היא שהרודופסין בקנים נמצא ברוויה בסביבה המוארת, ועוברות מספר דקות עד שהוא חוזר למצבו הכבוי.

במקביל לקלט החזותי המגיע למוח מהעיניים (bottom up), נשלח קלט מהמוח אל עבר מערכת הראייה (top down), מה שמכונה לעתים **חישה אקטיבית**. דוגמא לכך היא תנועות העיניים הספונטניות המתרחשות באופן לא רצוני בלי שנרגיש זאת. בניגוד למצלמה, צפיפות הקולטנים ברשתית אינה אחידה, ובמרכזה יש הרבה מאוד קולטני צבע והרזולוציה גבוהה יותר באופן משמעותי. בעזרת תנועות העין התמידיות שסורקות את שדה הראייה, העין מתבוננת בכל העולם בעזרת המרכז שלה, והמוח עושה אינטגרציה של כל המידע לקבלת תמונה כוללת עם רזולוציה גבוהה. דוגמא נוספת להוראות הנשלחות מהמוח אל העיניים הן ההוראות אל שרירי העדשה, שיכולים לכווץ או להרפות אותה, על מנת למקד על הרשתית עצמים קרובים או רחוקים. סוג זה של מיקוד איברי החישה קיים גם בעטלפים, ששומעים את החזרת גלי הקול היוצאים מפייהם. על ידי פתיחת או סגירת הפה, העטלף מסוגל למקד או לפזר את אלומת הקול שלו ובכך להתמקד בעצמים רחוקים או קרובים.

לבני אדם ולבעלי החיים היבשתיים יש שני חושים נפרדים המתבססים על חישה כימית, הם הטעם והריח, שנבדלים ביניהם אך ורק בתווך בו מומסות המולקולות אותן הם מזהים: מולקולות הטעם (**tastants**) מגיעות דרך תווך מימי, ואילו מולקולות הריח (**odorants**) מגיעות דרך תווך אווירי. מסיבה זו, אצל בעלי חיים ימיים אין כלל הבדל בין הטעם לבין הריח.

בבני האדם והיונקים, קולטני הטעם נמצאים על הלשון והשפתיים, בפטמות (**Papillae**) המכילות מבנים קטנים בשם **פקעיות הטעם**. בכל פקעית כזו יש כמה וכמה רצפטורים, שכן כל קולטן רגיש לסוג טעם אחד בלבד, עובדה שהוכחה בניסויים רק לאחרונה, ומסיבה זו אנו רגישים לכל הטעמים בכל רחבי הלשון. קולטני הטעם מתחלקים לשלוש משפחות עיקריות, ויחדיו רגישים לחמשת הטעמים אותם אנו מזהים:

- **תעלות נתרן** – מזהות את הטעם המלוח, שמאפיין את מלח השולחן (NaCl).
- **תעלות TRP** – תעלות יוניות אשר דומות לאלה החשות טמפרטורה, מזהות את הטעם החמוץ.
- **GPCRs** – למשפחה זו שייכים 30 קולטנים לטעם מר, קולטן אחד לטעם אוממי (הנובע מנוכחות גלוטמט) וקולטן אחד בלבד לטעם המתוק.
- תחושת החריפות אינה נובעת מרצפטורי חוש טעם, אלא מהפעלה של תרמורצפטורים מסוג TRP, שנמצאים ברחבי הגוף ולא רק בלשון.

לעומת חוש הטעם, קולטני הריח הם נירונים סנסוריים, הנמצאים ברקמת **אפיתל הריח**. כל נירון כזה מבטא על הממברנה שלו סוג מסוים של GPCR שמהווה רצפטור אולפקטורי, מתוך מגוון של כאלף קולטנים שונים המקודדים על ידי 3% מהגנום. כל הנירונים באפיתל הריח שמבטאים את אותו הקולטן מתמפים לאות נירון ביניים הנקרא **גלומרולוס** ובו נסכם הקלט. בנוסף לסכימה, הקלט האולפקטורי מתנהג גם באופן קומבינטורי, משום ששילוב של מולקולות ריח עשוי להתפרש במוח בתור ריח חדש. האקסונים של נירוני הריח מגיעים ישירות ל**פקעת הריח** הנמצאת במוח הקדמי.

המוח מחזיר בדרך קבע הוראות לאיברי החישה על מנת לשפר את הקלט החושי (top down). שני סוגים של הוראות מסוג זה הן הגברה ואדפטציה, שמחזקות או מחלישות בהתאמה את התפישה החושית, על ידי שינוי זמני של רגישות הנירונים הסנסוריים. לדוגמא, המוח יכול לגרום לנירונים שמיעתיים להיות רגישים יותר אם נקלט קלט שנתפש כחשוב, או בכיוון הפוך – להרגיל את התרמורצפטורים מסוג TRP לאחר אכילת מזון חריף.

חלק ניכר מהתגובות הגופניות אותן מייצר המוח הוא הפעלת שרירי השלד. כל שריר כזה בנוי מצרורות של **סיבי שריר** ארוכים, שכל אחד מהם הוא תא יחיד רב גרעיני שנוצר מאיחוד של מספר תאים. בתוך כל תא כזה נמצאים סיבים דקים עוד יותר בשם **מיופיברילות**. יחידת הכיווץ הבסיסית של המיופיברילה נקראת **סרקומר**, והיא מכילה שני סוגי סיבים חלבוניים: סיבי אקטין דקים, וביניהם סיבים עבים של מיוזין. המיוזין שואף כל הזמן למשוך את סיבי האקטין (בהשקעה של ATP), מה שגורם להם להחליק אחד על השני ולשריר כולו להתקצר, אך קומפלקס בשם **טרופומיוזין** מכסה בדרך קבע את אתרי הקישור של האקטין ומונע מהמיוזין למשוך אותו. הטרופומיוזין זז הצידה וחושף את אתרי הקישור רק כאשר יש יוני סידן במערכת, מצב שאינו מתרחש בזמן מנוחה. כאשר המוח מורה לשריר כלשהו להתכווץ, הנירון המוטורי המתאים יורה ומשחרר בסינפסת העצב-שריר שלו את הניורטרנסמיטר **אצטילכולין**, אשר גורם לתא השריר הפוסט סינפטי לייצר פוטנציאלי פעולה שנעים דרך **צינוריות T** שנמצאות בממברנה שלו, וחודרות אל פנים התא. דרכן הסיגנל מגיע ל-**SR** של תא השריר המתפקד כמאגר של יוני  $Ca^{2+}$ , המשוחררים לציטוזול ומאפשרים לשריר להתכווץ. כל סיב שריר מעוצבב על ידי נירון מוטורי אחד, שיכול לעצבב כמה סיבים. השליטה בעוצמת הכיווץ מתאפשרת על ידי שני מנגנונים: שליטה בקצב הירי של הנירון המוטורי, ובמספר הנירונים שיופעלו שמהווה קורלציה למספר סיבי השריר שיתכווצו. כאשר כל הנירונים המוטוריים של שריר מסוים יורים בקצב המקסימלי שלהם, השריר מגיע לרמת המתיחה המקסימלית שלו הנקראת **טטנוס**.

## אקולוגיה התנהגותית - מנירונים להתנהגות

בעלי חיים שונים מפגינים התנהגויות רבות ומגוונות, החל מנדידה לאיזורים גיאוגרפיים שונים, ועד לטקסי חיזור יצירתיים ועשירים. לכולן יש כמובן בסיס עצבי, ועל כן בחינת התנהגות בעלי החיים היא החוליה המקשרת בין חקר המערכת העצבית לבין חקר האקולוגיה. אחד הראשונים שחקר תחום זה היה המדען ניקו טינברגן, שניסח ארבע שאלות מרכזיות בתחום זה:

1. מהו הגירוי שמייצר התנהגות כלשהי? ומהו המנגנון המתווך את התגובה?
2. כיצד משפיעה הסביבה על התנהגות בעל החיים? או במילים אחרות, האם היא נלמדת?
3. כיצד התנהגות כלשהי מסייעת לשרידה ולרבייה? מהו חשיבותה לפיטנס של בעל החיים?
4. מהי ההיסטוריה האבולוציונית של התנהגות זו?

- שאלה 1 – מהו הטריגר להתנהגות? דוגמה להתנהגויות המופעלות על ידי טריגר קבוע ופשוט יחסית, הן **תבניות פעולה קבועות (fixed action pattern)** המתרחשות בתגובה לגירוי סימן, כאשר ברוב המקרים רצף הפעולות ימשיך עד תומו ללא הפרעה אחד המחקרים הראשונים בתבניות אלו נערך על ידי טינברגן בדגי סטיקבלק זכרים, המפגינים בטבע התנהגות טריטוריאליית ותוקפים זכרים אחרים. טינברגן ראה שהדגים באקווריום שלו הפגינו התנהגות תוקפנית בכל פעם שמשאית אדומה עברה לידו, והסיק שהדבר נבע מכך שגירוי הסימן להתנהגות זו הוא צבע אדום בתחתית הגוף, שמאפיין את הדגים הזכרים ממין זה. ניסויים נוספים בדגים חסרי צבע אדום איששו מסקנה זו. דוגמה נוספת לתבנית פעולה קבועה היא החזרה של ביצה אל הקן, הנפוצה אצל אווזים – כאשר האווזה מבחינה בעצם דמוי ביצה במרחק קרוב יחסית לקן שלה, היא מתחילה לגלגל אותה בחזרה אל הקן. ניתן לייצר תגובה זו גם אם החפץ אינו זהה בדיוק לביצה, וגם אם יסולק באמצע, האווזה תמשיך ברצף הפעולה עד סיומו.

דוגמה להתנהגות מורכבת יותר היא יצירת **סיגנל**, שפירושה התנהגות של בעל חיים אחד שגורמת לבעל חיים אחר לשנות את התנהגותו. החלפת הסיגנלים בין בעלי החיים נקראת **תקשורת**, והיא נעשית במגוון אמצעים שונים. אחד הסוגים שנחקרו ומובנים לנו ביותר, הוא תקשורת הדבורים באמצעות ריקוד, שפוענחה על ידי קרל פון פריש. דבורי הדבש משדרות לדבורים האחרות במושבה את מיקום המזון אותו מצאו בעזרת **"שפה" סימבולית**, המובעת באמצעות סוגי ריקוד מסוימים: אם המזון נמצא במרחק הקרוב מ-50 מטרים, הדבורה תבצע ריקוד מיוחד שמורה על כך, והדבורים האחרות יתפזרו לחפש אותו. לעומת זאת, אם המזון רחוק יותר, תבצע הדבורה ריקוד בצורת שמיניה שמשדר את הוקטור בין הכוורת למקור המזון. גודל הוקטור (כלומר המרחק) מתואר פחות או יותר על ידי משך הריקוד, ואילו כיוונו (שנמדד בתור הזווית בין מקור המזון לבין האנך אותו יוצרת השמש) מתואר על ידי הכיוון בו מנענעת הדבורה את בטנה. לדוגמה, אם המזון נמצא בזווית של  $30^\circ$  ימינה, כיוון הקו בו מנענעת הדבורה את בטנה יהיה של  $30^\circ$ . הסיבה שתקשורת זו מכונה "שפה" סימבולית, היא שישנו קשר לא שרירותי בין כיוון הריקוד לבין כיוון המזון, כלומר בין הסמל למשמעות.

- שאלה 2 – מה משמעות הלמידה ביצירת התנהגויות? והאם הן מולדות או נרכשות? אחד המחקרים שבדק שאלה זו נערך על חולדות שחורות, שמסוגלות לפתוח אצטרובלים על מנת לאכול את תוכנם. על מנת לבחון האם החולדות מלמדות את צאצאיהן התנהגות זו, או שהיא מולדת, מגדלים חיה מסוג אחד אצל חיה ממין דומה שאין לה את אותה ההתנהגות, ולאחר מכן בודקים האם היא פיתחה התנהגות זו. תוצאות המחקר הראו שפתיחת האצטרובלים היא אכן התנהגות נלמדת. מחקר נוסף הראה שיש בסיס נרכש להפגנת אגרסיביות אצל מיני עכברים שונים, בעזרת שימוש בטכניקה דומה.

אם כן, **למידה** מוגדרת בתור שינוי התנהגות על סמך חוויה ספציפית כלשהי. במרוצת השנים התגלו מספר סוגים מובחנים של למידה, הנבדלים ביניהם בטריגר המאפשר אותם ובמנגנון הרכישה עצמו.

○ **החתמה** היא למידה שיכולה להתרחש אך ורק **בתקופה קריטית** בה נחשפת החיה לטריגר הרלוונטי. הדוגמא המפורסמת ביותר ללמידה מסוג זה תוארה על ידי קונרד לורנץ, שגילה כי אווזים צעירים מזהים את היצור הראשון שהם רואים בתור אמם, ועל כן יכולים להיות מוחתמים גם על ידי בני אדם. תגלית זו משמשת כיום להצלת מינים של עגורים על סף סכנת הכחדה, על ידי כך שמחתימים אותם בעזרת בני אדם בתחפושת עגור, המלמדים אותם את מסלולי הנדידה הנכונים, ומונעים מהם להיות מוחתמים על ידי מיני עגורים אחרים. דוגמא נוספת להחתמה היא ציפורי שיר הלומדות לשיר בעצמן. הלמידה תתרחש רק אם הציפור תשמע בתקופה קריטית את אביה שר, ואם זה לא יתרחש היא לא תהיה מסוגלת ללמוד כלל לשיר, גם אם תיחשף לקלט כזה מאוחר יותר בחייה.

○ **בלמידה אסוציאטיבית**, בעלי חיים מקשרים היבט אחד בסביבתם עם היבט אחר, כמו לדוגמא עורבני שינגוס בפרפר דנאית רעיל. העורבני יירק מייד את הפרפר, ויותר לא יאכל פרפרים כתומים כלל. הסוג הראשון של למידה כזו נקרא **התניה קלאסית** או פבלובית, במסגרתה גירוי שרירותי מצומד למתן גמול או לעונש. הדוגמא המוכרת ביותר היא הכלבים של פבלוב, אשר קיבלו מזון בסמוך להשמעת צלצול פעמון. פבלוב שם לב, שלאחר זמן מה הכלבים החלו לרייר כבר למשמע הפעמון עוד לפני שהמזון הגיע, והסיק שהם קישרו את שני האלמנטים. לעומתה, **בהתניה אופרנטית**, מצמד בעל החיים פעולה שלו עצמו עם מתן גמול או עונש. למידה זו משמשת רבות בניסויי התנהגות, בהם מלמדים עכברי מעבדה ללחוץ על דוושות בתמורה למזון.

הבסיס העצבי ללמידה הוא מערכת הגמול, המורכבת בין היתר מגרעין בשם **VTA**, ו**גרעין האקומבנס** (NAc), יחד עם הקורטקס הפרה-פרונטלי. תחושת העונג נוצרת מהפרשה של הניורטרנסמיטר **דופמין** מה-VTA אל ה-NAc, וניתן ליצור אותה באופן מלאכותי על ידי השתלת אלקטרודה באיזור זה. בצורה זו, ניתן לגרום לעכברים למשל להתמכר לפעילות מסוימת כגון לחיצה על דוושה, על ידי כך שבכל פעם בה הוא מבצע זאת מגרים את האלקטרודה המושתלת, מה שיפעיל את מערכת הגמול של העכבר. לאחר מספר הפעלות כאלה, יתמכר העכבר לפעילות המחזקת אף ללא מתן גמול חיצוני.

שאלה נוספת שנחקרה בקשר ללמידה האסוציאטיבית היא האם ניתן ללמוד כל דבר, או ביתר פירוט האם ניתן לקשר בין כל סוג שהוא של גירוי סביבתי לבין כל התנהגות שהיא. לאורך השנים נמצאו מספר הגבלות על מנגנון זה, כמו למשל העובדה שבעוד שניתן ללמד חולדה בקלות רבה שלא כדאי לה לשתות מים עם ריח או טעם מסוימים, בלתי אפשרי ללמד אותה לא להירתע ממים על בסיס קלט חזותי או שמיעתי. לעומת זאת, יונים מסוגלות לקשר סכנה עם קול אך לא עם צבע, אך הן מסוגלות לקשר בין צבע למזון.

○ סוג מיוחד של למידה הינו **למידה מרחבית**, שהיא ביסוס זיכרון על בסיס מבנה הסביבה. דוגמא לבעל חיים הניחן ביכולת מפותחת כזו הוא הצרעה החופרת, שיוצרת לחזור בדיוק לקן שלה בעזרת שימוש בנקודות ייחוס ויזואליות. לדוגמא, בניסוי נתנו לצרעה כזו לבנות קן במרכזה של טבעת אצטרובלים. לאחר מכן, הזיזו את הטבעת למקום אחר, וראו שהצרעה עפה לשם ולא ולמיקום הקן שלה, מה שהיווה ראייה לכך שהיא השתמשה באובייקטים הסביבתיים בשביל למקם את עצמה במרחב. לעומתה,

ישנם בעלי חיים עם זיכרון מרחבי מפותח הרבה יותר, כמו נקר קלארק שמסוגל ליצור מפה קוגניטיבית של סביבת המחיה שלו. בחורף, נקרים אלו מטמינים אלפי מטמוני מזון ברחבי איזור המחיה שלהם ומסוגלים למצוא אותם, משום ששרידתם תלויה בכך. מחקרים בציפורים אלו הראו שהנקר יודע להבין את מושג ה"אמצע", על ידי כך שלימדו אותו לחפש מזון בנקודת האמצע בין שני עמודים, והראו שהוא זיהה נקודה זו גם כאשר העמודים היו ערוכים באוריינטציה ומרחק אחרים. אצל בני האדם ויונקים נמצאו בהיפוקמפוס נירונים שמקודדים את התפישה המרחבית. תאים אלו מכונים תאי מקום, שכן השדה הרצפטיבי שלהם הוא נקודה ספציפית במרחב, והם יורים כאשר נמצאים או חושבים עליה. בנוסף, בקורטקס סמוך להיפוקמפוס נמצאו נירונים שיוורים על פי לכיווני רוחות השמיים, בהתאם לכיוון אליו מסתכלים. נירונים נוספים המשמשים לתפישה המרחבית הם נירוני גבול ונירוני רשת, המשמשים יחדיו להתמצאות מסוג שונה במרחב.

מחקרי הלמידה הובילו בין השאר לשאלה האם גם למנגונים הבסיסיים היותר ישנו רכיב נרכש, כמו למשל השאלה האם ישנם חלקים נרכשים במערכת הראייה. באחד הניסויים חשפו חתולים צעירים לעולם דל גירויים המורכב מפסים אנכיים בלבד, והצליחו להראות שבאיזור V1 שלהם לא התפתחו נירונים שמזהים קוים אופקיים, מה שמנע מהחתולים לזהות קוים כאלה גם כשנחשפו אליהם. מחקר זה, גם אם כיום אינו יכול להיערך, היווה דוגמא חשובה ביותר לכך שחלק מהמערכות בגוף חייבות לעבור אקטיבציה כלשהי על מנת להתפתח כהלכה.

לעומת זאת, התנהגויות מסוימות בהחלט מקודדות באופן גנטי, תופעה שנבדקה למשל בניסוי ששאל כיצד עטלפים מזהים מים. עטלפים מנווטים בסביבתם באמצעים אקוסטיים, שמתקשים להבחין בין משטחי מים לבין משטחים חלקים אחרים, שכן יש להם התנהגות אקוסטית זזה, בה הקול לא חוזר אל העטלף. כאשר נתנו לעטלפים לעוף מעל משטח מתכת חלק הם ניסו לשתות ממנו, תופעה שנצפתה גם בעטלפים נאיביים, כלומר עטלפים צעירים שלא היו יכולים ללמוד התנהגות זו. מסיבה זו, הניחו החוקרים שיש רכיב גנטי המקודד את הקלט האקוסטי האופייני ומקשר אותו למים ולשתייה.