

ממערך נרחב של נתונים אנטומיים, פיזיולוגיים, נוירולוגיים, התפתחותיים ופלאונטולוגיים. ולכן, נאמץ את הצעתו של פלוגל, היינו "מיקומיות בגדול, אך לא בפרטים",<sup>169</sup> ונמשיך ברוח זו, תוך היעזרות במסגרת שהוצגה ונידונה בספרות הישנה נושנה של הפסיכולוגיה ההתנהגותית – "מערכת עצבים מושגית" – עם התאמות דרושות לענייננו.

### מערכת עצבים מושגית

בספרו על ארגון ההתנהגות שיצא לאור בשנות ה-30 של המאה הקודמת,<sup>170</sup> טבע סקינר את הביטוי "מערכת עצבים מושגית", ביטוי עוקצני שכן ראשי התיבות שלו משמשים בדרך כלל לציון המוח הממשי (מערכת עצבים מרכזית; או לצרכינו מערכת עצבים ממשית). בדרך זו ביקש סקינר – מבכירי הפסיכולוגים בכל הזמנים – למתוח ביקורת על עמיתיו המנסים להסביר ממצאים פסיכולוגיים בפשטניות תוך שימוש במונחים נוירופיזיולוגיים ש"אין בהם כדי לקדם מהותית את תיאור ההתנהגות כשלעצמה. אין בהסבר של ההתנהגות באמצעות מונחים מהסוג הזה כדי לספקנו".<sup>171</sup> כעבור תריסר שנים סקינר חוזר אל הביטוי ומעיר בפליאה: "נדמה שהצעתי להתייחס אל האותיות מ.ע.מ. לא כמייצגות את מערכת העצבים הממשית, אלא את מערכת העצבים המושגית, נלקחה משום מה ברצינות".<sup>172</sup> באותו טקסט מנתח סקינר את מהותן של תיאוריות פסיכולוגיות, ומצביע

169. Flugel (1934, pp. 53–4).

170. Skinner (1938).

171. Ibid., pp. 421–2.

172. לקוח מתוך: "Are theories of learning necessary?", דברים שנשא סקינר כנשיא איגוד הפסיכולוגים של המערב התיכון, בשיקגו שבאילינוי בחודש מאי 1949; הטקסט פורסם ב: Skinner (1950, p. 194).

על השימוש הבעייתי שעושים פסיכולוגים, לעתים קרובות, במושגים נורופיזיולוגיים כדי להסביר תצפיות התנהגותיות; אותם פסיכולוגים "אינם מדברים על מערכת עצבים ממשית העוברת שינויים פיזיולוגיים או ביוכימיים, אלא על מערכת דינמית..."<sup>173</sup> מופשטת ולא ייחודית. סקינר קורא מפורשות להתרחק מהשפעת שני סוגי ההתייחסות למערכת העצבים, הממשית כמו גם המושגית, מכיוון שהישענות עליהם כהסבר לתופעות התנהגותיות "יוצרת תחושה כוזבת של ביטחון, שביעות רצון", המסווה היעדר הבנה. לדידו, הבנה פסיכולוגית חייבת להתבטא בניסוחם של יחסים בין משתנים פסיכולוגיים.<sup>174</sup> אם כי בהמשך אציע גרסה שימושית של מערכת העצבים המושגית – שימושית מבחינת התאמתה לדיאלוג – דבריו של סקינר באשר לתחושת הביטחון הכוזבת חשובים וראויים לתשומת לב. נעצור את רצף הטיעונים הנוכחי כדי להדגים את הרעיון של סקינר בנוגע ליצירת תחושה כוזבת של הבנה; זו, מתברר, אינה נחלתם הבלעדית של פסיכולוגים בעלי נטיות לפרשנות ביולוגית של ממצאיהם. נעיין בפסקה הבאה, הלקוחה מספר לימוד מרכזי במדעי המוח. מודגשות בה (לא במקור) כמה מילים שמדגימות את הבעייתיות שאליה כיוון סקינר את הערתו, אלא שהפעם היא מתבטאת בקרב חוקרי מוח המסווים היעדר הבנת הדינמיקה של פעילות המוח על ידי שימוש במונחים מעולם ההנדסה:

חשבו על חבטת טניס. לצורך המשימה הזו נדרשת פעולתן של כמה מערכות סנסוריות. מידע חזותי על אודות תנועתו של הכדור המתקרב מעובד במערכת הראייה, שמזהה את האובייקט המעופף ומחשבת את הכיוון ואת מהירות תנועתו. מידע בנוגע לתנוחה של הזרועות, הרגליים והגוף של השחקן

Ibid .173

Ibid .174

בחלל מחושב אף הוא על ידי המוח כדי לתכנן את תנועת הגוף המתאימה לפגיעה בכדור. כל המידע הסנסורי הזה מגיע בסופו של דבר לאזורי עיבוד רב-חושיים בקליפת המוח הנקראים אזורים אסוציאטיביים, שם המידע משולב כדי להעלות את זיכרון הניסיונות הקודמים להכות בכדור טניס. כמו כן, המידע הרלוונטי להתנהגות המתוכננת מגייס פעילות באמיגדלה, מבנה הקשור לרגש ולהתנהגות חברתית. האמיגדלה, בתורה, מפעילה את מערכת העצבים האוטונומית כדי להכין את הגוף לפעולה. לבסוף, מערכות מוחיות הקשורות לתנועה רצונית מגויסות כדי ליזום את ההתנהגות. האזורים האסוציאטיביים הרב-חושיים יוצרים קשרים עם מרכזים מוטוריים מסדר גבוה כדי לחשב תוכנית להנעת המחבט אל המקום הנכון. לאחר מכן, התוכנית הזו מועברת לביצוע באזור המוטורי העיקרי בקליפת המוח.<sup>175</sup>

איננו יודעים הרי מה פירוש "מזהה" מבחינת תאי עצב וסינפסות, או מה פירוש "עיבוד" או "חישוב". איננו יודעים מהן "תוכניות" מבחינת סינפסות ותאי עצב, וכיצד (אם בכלל) מושגי תורת האינפורמציה רלוונטיים לסוגיות שבהן אנו עוסקים, קל וחומר כיצד מידע "משולב" בעולם תאי העצב והסינפסות, וכיצד "תוכניות מועברות לביצוע" ועוד כהנה וכהנה מונחים. השימוש במטפורה הנדסית יוצר רושם מוטעה של הבנה, אך אפשר היה באותה מידה לתאר מוח באמצעות מטפורה אחרת, למשל מוח המתפקד כמו מסעדת יוקרה שבה מלצרים יעילים מתרוצצים כה וכה, מזהים לקוחות חדשים ואת רצונותיהם, מעבדים ומתרגמים אותם לפריטים בתפריט, מעבירים את הפריטים הללו למטבח להכנה ולביצוע בהתאם למתכונים קיימים, והתוצר עובר למלצרים שפולטים אותו על השולחן המתאים. הדברים נשמעים מתוחכמים

---

Amaral (2000, pp. 317–18). 175

ומדויקים יותר כשהם מנוסחים במושגים תיאורטיים של הנדסה ותורת האינפורמציה, הם מזינים את "תחושת הביטחון הכוזבת" שממנה ביקש סקינר להימנע. היעדרה של הבנה מוסווה על ידי שימוש במילים משפות אחרות, ללא תהליך תיקוף הולם. זהו שדה המוקשים האפיסטמולוגי שבגיננו התעקש סקינר לדבוק במשימתו כפסיכולוג: לנסח יחסים דינמיים בין ממדים נצפים של ההתנהגות עצמה.

בורינג נדרש לאותה בעייתיות, אם כי הוא כיוון את ביקורתו החריפה להתנסחות מתמטית ככלי להתחמקות מההכרה באי-הבנת התופעות הפסיכולוגיות: "מקרה שכיח למדי הוא במדע, שבו אוסף נתונים דל זוכה לטיפול נרחב בשפה מתמטית, שהדיוק שלה יוצר אשליה שהנתונים המקוריים מדויקים לא פחות".<sup>176</sup> כשקוראים את המילים הללו, שנכתבו לפני כמעט מאה שנים על ידי היסטוריון בולט של הפסיכולוגיה המדעית, קשה שלא להרהר על משמעותם של מיזמי ענק עכשוויים, מיזמים שמטרתם בניית סימולציות מחשב של מוח האדם. בדומה ליומרות אחרות המאפיינות את החברה הקפיטליסטית במאה ה-21, מתלוות למיזמי הענק הללו הבטחות סרק; עלותם למשלם המסים מופקעת.

נשוב אל המונח "מערכת העצבים המושגית". המונח חזר והופיע בכותרת הרצאה בכנס האיגוד האמריקני לפסיכולוגיה באמצע שנות ה-50 של המאה הקודמת, הרצאה שנשא דונאלד הֶב, נשיא האגודה.<sup>177</sup> הֶב הזמין את קהל הפסיכולוגים להישאר קשובים לתובנות מעולם הפיזיולוגיה, אך להקפיד שתהא זו פיזיולוגיה בשלה ומתקדמת שלגרסתו של הֶב, לא הייתה קיימת בתקופה שבה סקינר התייחס אליה. כך כתב הֶב:

176. Boring (1929, p. 260), בנוגע ליוהן פ. הרבט (1841-1776) והשיטה המתמטית שהחיל.

177. פורסם ב: Psychological Review, 1955.

מערכת העצבים המושגית של שנות ה־30 המוקדמות הייתה – בדומה לג'יין ששתו באותם ימים – מתוצרת ביתית ולא טובה במיוחד, כפי שסקינר ציין, אבל התרגלנו והפכנו תלויים בה; כל המאמצים להתנזרות עלו בתוהו. אבל תקופת היובש חלפה לה. ואם חייבים אנו לתת בכוס עיננו, אפשר היום להשיג ליקר משובח יותר; בדומה לכך, מערכת העצבים המושגית של שנות ה־30 היא מיושנת, ואם חייבים אנו לפנות אל הנורופיזיולוגיה – כדאי שיהא זה הסוג המשובח ביותר בנמצא. אוהב אני הן אלכוהול והן נורופיזיולוגיה (אם כי במידה), אך לא באתי לכאן כדי לומר שהם טובים עבורנו, אלא כדי לטעון שהפסיכולוגיה מְשַׁכֶּרֶת את עצמה במוצר נחות [...] הפיזיולוגיה של היום יכולה להעניק הרבה יותר ולשמש מצע לרעיונות פסיכולוגיים חדשים. אני מבקש לשכנע אתכם שיש ברעיונות הללו היגיון פסיכולוגי, גם אם מקורם מעולם שיח אחר.

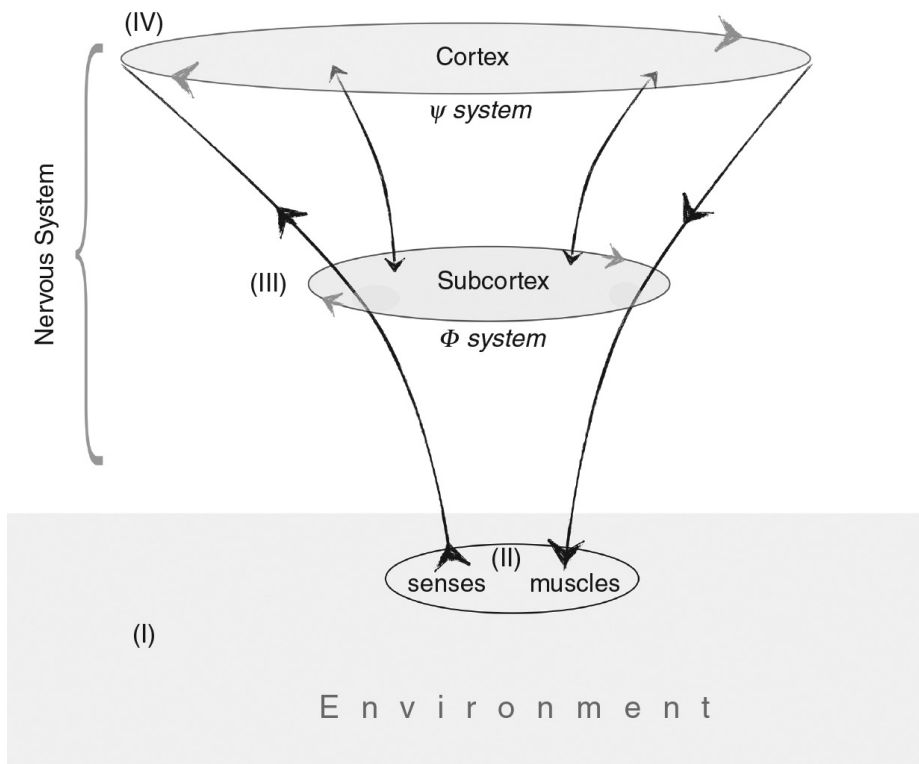
הערתו של הב על כך ש"הפסיכולוגיה מְשַׁכֶּרֶת את עצמה במוצר [פיזיולוגי] נחות" רלוונטית היום לא פחות מכפי שהייתה אז. היא רלוונטית במיוחד כשמדובר במחקרי לוקליזציה נאיבית. "מוצרים נחותים" מאומצים בקלות רבה מדי על ידי חסידים נלהבים מקרב הפסיכולוגים, בין שהמחקרים הללו מצביעים על כימיקלים או קולטנים ש"מעורבים" בתהליכי היקשרות פסיכולוגית, דיכאון או סכיזופרניה, ובין שהם מצביעים על מבנים מוחיים הכרוכים באהבה רומנטית או במצבים של העברה פסיכולוגית.

נאמץ את גישתו של הב ונפנה לתיאור מערכת העצבים המושגית על בסיס פיזיולוגיה בשלה וברמת פירוט המוכתבת על פי מידת קידומו של דיאלוג עם פסיכולוגיה התייחסותית (איור 4).

המלבן האפור בתחתית האיור מייצג את הסביבה הגדולה עד אין-חקר, סביבה שיש בה כל מה שנמצא מחוץ למוח עצמו: הסובייקטים והאובייקטים בעולם שסובב אותנו. גם את מערכות הגוף – השרירים, הלב, המעיים, המערכת החיסונית, המערכת

האנדוקרינית וכן הלאה – נציב כחלק מהסביבה, היות שהם מצויים מחוץ למוח.

פעילות המוח מושפעת מחלק קטן מאוד של הסביבה, חלק הנקלט באמצעות חושים; פעילות המוח משפיעה על חלק קטן מאוד מהסביבה באמצעות שרירים המייצרים תנועות. הטווחים המוגבלים הללו של החושים והתנועות מיוצגים באיור על ידי אליפסה קטנה בתוך הסביבה. נדגיש שבתיאורנו המופשט החישה חורגת מחמשת החושים המוכרים; יש בה גם קולטנים הרגישים לריכוזי הגזים בדם (חמצן, פחמן דו חמצני), לריכוז מרכיבים חיוניים בדם (למשל סוכר, מלחים) ולריכוזם של מגוון הורמונים בדם, כמו גם לכוחות מכניים, לנפחים וכיוצא באלו.



איור 4: מערכת העצבים המושגית

המוח עצמו מיוצג על ידי שתי אליפסות שמסמלות את תת-קליפת המוח ואת קליפת המוח, בהתאמה.<sup>178</sup>

החצים השונים באיור מייצגים את כיוון זרימתה של אנרגיה (מכנית, כימית או חשמלית): מהחושים אל תת-קליפת המוח ואל קליפת המוח, מאזורים בקליפת המוח ובתת-קליפת המוח אל השרירים, כמו גם לולאות פנימיות, הלוך וחזור, בין אזורים תת-קליפתיים לקליפת המוח ובתוכם. אליפסה רחבה יותר, רחבה ביחס לתת-קליפת המוח, מייצגת את קליפת המוח.

גודלה של האליפסה באיור מייצג את מידת "הפתיחות לשינוי", את מידת הפלסטיות: לקליפת המוח יש יכולת רבה יותר להשתנות או לעבור ארגון מחדש בהשוואה לתת-קליפת המוח. מידת הפתיחות לשינוי משתקפת באנטומיה; טיפוס במעלה הסולם האנטומי מהתת-קליפה אל הקליפה מפגיש אותנו עם סימטריה גדלה והולכת, עם צורות מובנות פחות; כמו לומר שקליפת המוח "מחויבת פחות למבנה" לעומת תת-הקליפה. פירוש הדבר הוא שתפקוד קליפת המוח צריך להתפתח באמצעות הניסיון ואינו מוכתב על ידי תבניות פעילות ומבנים אנטומיים קבועים מראש. אין זה אומר שפלסטיות היא נחלתה של קליפת המוח לבדה, אבל יכולתם של האזורים התת-קליפתיים להשתנות זעירה ביחס ליכולתה של קליפת המוח.

הצורה של שני מרחבים עצומים וסימטריים (הסביבה וקליפת המוח) שמצומדים דרך תעלה צרה, מובנית ומוגבלת (מעטפת

---

178. הערה לקוראים עם ידע באנטומיה: קליפת המוח המושגית כוללת גם את האיזוקורטקס (הנאו-קורטקס על שש שכבותיו) והאלוקורטקס (הארכיקורטקס העתיק יותר על שלוש שכבותיו – ההיפוקמפוס והקורטקס האולפקטורי). הישויות התת-קליפתיות כוללות את הגנגליונים הבזליים, מוח הביניים (תלמוס, סבתלמוס, היפותלמוס ואפיתלמוס), גזע המוח (המוח האמצעי, הפונס והמוח המוארך) וכן המוח הקטן.

סנסורית-מוטורית), דומה ליחסי השפות כפי שהוצגו בפרק השלישי. כאן, בסכמה של מערכת העצבים המושגית, שני מרחבים – עולם פנימי עשיר ועולם חיצוני עשיר – מתייחסים זה לזה באמצעות ערוץ תקשורת צר (חושים, שרירים). מה העולם החיצוני "יודע" על העולם הפנימי, מעבר למה שמועבר באמצעות תנועות? מה יכול המרחב הפנימי לדעת על העולם החיצוני מעבר למה שנדגם על ידי החושים? מנקודת מבט זו, עצם קיומה של תקשורת בין סובייקטים הוא בגדר נס כמעט.

העצמת הסימטריה ודרגות החופש מלמטה למעלה, מהתת-קליפה אל קליפת המוח בתיאור מערכת העצבים המושגית, נטועה הן במסורת הפיזיולוגית (שאליה נידרש מאוחר יותר) והן במסורת הפסיכולוגית. באיור מסומנות התת-קליפה וקליפת המוח כמערכות  $\Psi$  ו- $\Phi$ . אלה הוספו לאיור כמחווה לפרויד שהשתמש בהם בגרסתו למערכת העצבים המושגית, המסוכמת בשתי מחברות שנכתבו במרץ רב בחודש ספטמבר ובתחילת אוקטובר 1895 וצורפו למכתב שמוען לוילהלם פליס ב-8 באוקטובר. הטקסט של פרויד מוכר כיום כ"מתווה לפסיכולוגיה מדעית"<sup>179</sup>. במחברותיו נדרש פרויד להבחנה בין שני סוגי תאי עצב – שאותם סימן באותיות  $\Phi$  (פיזיולוגיה) ו- $\Psi$  (פסיכולוגיה) – כדי להסביר את מאפייני המוח הסותרים לכאורה; יציבות מחד גיסא ופלטטיות מאידך גיסא. המילה "יציבות" משמשת בהקשר הזה במובן של שמירה על תפקוד קבוע תוך דבקות בתבניות קיימות; המילה "פלטטיות" משמשת בהקשר הזה במובן של היכולת להשתנות ולהתאים את המבנה והתפקוד לשינויים בסביבה.

ישוב הקונפליקט בין יציבות לפלטטיות הוא אתגר עבור פיזיולוגים ופסיכולוגים כבר יותר ממאה וחמישים שנה, מג'יימס

179. Freud (1895, pp. 281–391).



ובני תקופתו ועד ימינו.<sup>180</sup> הבעיה נוגעת לדרישות הסותרות לכאורה ממערכת בעלת כושר הסתגלות: מחד גיסא, במגעה עם הסביבה המערכת נדרשת לדבוק באופני פעולה שנרכשו על בסיס ניסיון העבר והידע שנצבר, לא להיות רגישה לכל שינוי אקראי, וכך למצות את התועלת שהיא מפיקה מסביבתה. מאידך גיסא, המערכת נדרשת לבדוק שוב ושוב את תבניות פעולתה, לבחון אם קיימות תבניות התנהגות מותאמות יותר לסביבתה שמשתנה ללא הרף. הדרישות הללו סותרות, שכן לחיפוש אחר תבניות שתהיינה (אולי) מותאמות יותר עלול להיות מחיר כבד שיבוא לידי ביטוי בפגיעה במרקם היחסים הקיים (בבחינת "טוב ציפור אחת ביד משתיים על העץ"). יש, על כן, לשקלל את התמורות בין חיפוש תבניות התנהגות חדשות לניצול תבניות קיימות. לכך כיוון בולֶבֶי בהדגישו את אופייה המורכב והדינמי של הסביבה ואת הצורך לשכלל "מודלים פנימיים".<sup>181</sup> הבעיה תהפוך קשה עוד יותר אם לא תתקיים הפרדה בין בקרת המוח על תפקודים פיזיולוגיים בסיסיים שצריך לשמר בכל מקרה, ובין בקרת המוח על תפקודים "רכים" שאפשר ואף רצוי לשנות ולהתאים לתנאי סביבה משתנים. כדי להתמודד עם בעיה זו דמיין פרויד שני סוגי תאים (או רשתות עצביות): רשתות זיכרון המורכבות מתאים הקשורים זה לזה באמצעות "מחסומי מגע" (סינפסות).<sup>182</sup> מחסומי המגע הללו מסוגלים לשנות, בעקבות התנסויות קודמות, את התנגדותם לזרימת פעילות בין "תאי עצב הפורקים [...] אנרגיה מסוג כלשהו".<sup>183</sup> כך, מחסומי המגע הם מעין "נשאים של זיכרון

180. נ. זיו מנסח את הבעיה כניגוד בין עמידות לפלסטיות; ראו למשל:

Minerbi et al. (2009)

181. Bowlby (1988, p. 62)

182. את המושג סינפסה טבע שרינגטון (Sherrington) בשנת 1897, שנתיים אחרי כתיבת המתווה לפסיכולוגיה מדעית של פרויד.

183. Freud (1954, p. 358)

ואולי אף של תהליכים נפשיים בכלל".<sup>184</sup> את רשתות הזיכרון יש להנגיד לסוג אחר, רשתות המורכבות מתאים הקשורים זה לזה באמצעות מחסומי מגע עמידים יותר, מחסומי מגע הנותרים ללא שינוי כמעט, ועל כן יכולים לתמוך בתפקודים "פיזיולוגיים" הדורשים יציבות. פרויד, כאמור, כינה את שני סוגי התאים הללו  $\Psi$  ו- $\Phi$ , בהתאמה. הבחנה דומה בין מערכת הזיכרון האדפטיבית (תאי העצב הקליפתיים  $\Psi$ ) לבין המערכת האוטומטית "המכניסטית" (תאי העצב התת-קליפתיים  $\Phi$ ) מתוארת בפירוט רב גם אצל ג'יימס,<sup>185</sup> אם כי החלוקה אצלו חדה פחות, ובצדק: פעילות אוטומטית-מכניסטית מצויה גם במערכת הקליפית, ואילו תהליכי זיכרון אדפטיביים קיימים גם במבנים התת-קליפתיים הנמוכים יותר.

מחקרים רחבי היקף בנוירוביולוגיה ניסויית נוטים להדגיש דווקא מימושים ייחודיים, כגון צורות מסוימות של מכוונות מולקולריות ומבנים המאורגנים באופן מיוחד. התיאורים של מימושים ייחודיים – הן ברמה המיקרוסקופית והן ברמה המקרוסקופית – יקרים מפז למטרות אבחון וטיפול רפואי, גם כשאופן פעולתם של העקרונות האוניברסליים שעומדים ברקע הדברים אינו ידוע. אך הטקסט הנוכחי צעד עד כה בעקבות ג'יימס, פרויד, הֶב ודמויות מרכזיות אחרות בהיסטוריה של חקר המוח וההתנהגות, כמו גם בעקבות נוירופיזיולוגים רבים בני זמננו, המוצאים את הרעיון הכללי של מערכת העצבים המושגית שימושי על אף דלות הפרטים המבניים שבו בהשוואה למערכת העצבים הממשית. יש, כמובן, צדק רב בגישה מושגית מופשטת: קיימת שונות עצומה במבנים של מערכות עצבים ממשיות בתוך מין נתון ובין מינים שונים, ולמרות שונות זו קשה שלא לראות

<sup>184</sup>. Ibid., p. 360.

<sup>185</sup>. James (1950[1890], vol. 1, ch. II).

עד כמה דומות תופעות התנהגותיות בסיסיות בקרב פרטים שונים ומינים שונים. להבנת אופן פעולת המוח ברמת העקרונות האוניברסליים יש אפוא חשיבות רבה, אולי אף יותר מתיאור דקויות מבניות של מערכת עצבים ממשית זו או אחרת. העקרונות האוניברסליים הללו ממומשים במגוון דרכים, במגוון צורות של נוירואנטומיה. לכן, כשמטרתנו לנסח הבנה מקיפה, איסוף כל העובדות בנוגע למימושים ספציפיים הוא כשלעצמו בלתי מספיק; לעתים אף מכשיל. "אנו יודעים יותר מדי אנטומיה מכדי לארגנה לכדי תיאוריה [...]",<sup>186</sup> כתב ג'יימס. לאור מורכבותן של מערכות עצבים, הצטברותן של עובדות כאלו עלולה להסיט את תחום המחקר ממסלולו במקום להציע תמונה רחבה וקוהרנטית. כדי להבין כיצד המצע העצבי עשוי להיות קשור להתנהגות, עלינו להבין את העקרונות האוניברסליים המשותפים לכל מערכות העצבים ואת האינטראקציה שלהם עם סביבה משתנה.

#### אתנחתא פדגוגית – פיזיולוגיה של התא

"היכולת להכליל נגזרת ישירות מהכרת הפרטים".<sup>187</sup>

לאור הסיפא של הפסקה הקודמת אפשר היה לחשוב שמיותר לפרוש בחיבור הנוכחי עובדות ומספרים על הפיזיולוגיה של התא. ואולם, כפי שהעיר ויליאם ג'יימס הצעיר במכתב מהאמזונס, עת השתתף במשלחת מחקר שהוביל ז'אן אגאסי, הבנת הפרטים חשובה, שכן יכולתנו להכליל נגזרת ישירות מהכרת הפרטים,<sup>188</sup> במידה. על כן מובאות כאן כמה עובדות על הפיזיולוגיה של התא, במידה הנחוצה כדי להכיל את השלד הנדרש לדיאלוג. קוראים המכירים את ממדי

<sup>186</sup> James (1950[1890], Volume 1, p. 81–2).

<sup>187</sup> *The Letters of William James*, 1920, vol. I, p. 65.

<sup>188</sup> *Ibid*.

התת-קליפה וקליפת המוח, את התופעות החשמליות בתאי העצב ואת התקשורת הסינפטית, מוזמנים לעלעל בסעיף זה או פשוט לדלג עד לתת-פרק על דוקטרינת העצב, אסוציאציות ואסכולת הרשתות.

**ממדים.** קליפת המוח של האדם הבוגר היא יריעה מפותלת, שאילו היה בידינו לפרוש אותה, הייתה משתרעת על פני שטח דומה, פחות או יותר, ליריעה בגודל 50 ס"מ על 50 ס"מ, בעובי שנע בין 1.5 מ"מ ל-4.5 מ"מ.<sup>189</sup> החלוקה האנטומית הברורה של הקליפה להמיספרה הימנית ולהמיספרה השמאלית, על קשריהן המורכבים זו לזו, חשפה בפני הנוירולוגיה הקלינית כמה תובנות מרתקות ושימושיות, רלוונטיות ביותר לסוגיות לוקליזציה של תסמינים קליניים. מידה ניכרת מעבודתו של הנוירולוג מוקדשת לייחוס של תסמינים התנהגותיים למיקומן של פגיעות מוחיות כגון דימום, סתימה על ידי קריש דם, גידול או זיהום; זהו הצעד הראשון בגיבוש הבחנה וביישומו של טיפול רפואי בנוירו-פתולוגיות. עם זאת, כפי שצוין בכמה וכמה מקומות במעלה החיבור, גם אם רכים החוקרים העוסקים בחלוקות של תפקודים בין המוח השמאלי והימני, לוקליזציה נוירו-אנטומית בכלל, וכך גם הדו-צדדיות (בילטרליות) של המוח, אינה בהכרח רלוונטיות לדיאלוג בין נוירופיזיולוגיה ופסיכולוגיה התייחסותית. נניח לעניין חצאי המוח (ימין ושמאל), ופשוט נכיר בכך שתפקודים פסיכולוגיים משוכנים במרחב העצבי בהתאם למגבלות גנטיות, התפתחותיות וסביבתיות. בקליפת המוח דחוסים שני סוגים של תאים: תאי עֶצָב (נוירונים) ותאי גִּלְיָה. בעוד שתאי גליה מצויים בשפע, ואף עולים

---

189. לקוראים המעוניינים להעמיק בתיאור הסקאלות של קליפת המוח, אני ממליץ לפנות אל: *Corticonics: Neural circuits of the cerebral cortex* (Abeles, 1991)

במספרם על מספר תאי העצב,<sup>190</sup> פעילותם של תאי העצב מקובלת על הכול כגורם פיזיולוגי עיקרי בעיצוב ובשימור התנהגות; על כן, נתעלם מתאי גליה בדיון שלנו.<sup>191</sup> המספר הממוצע של תאי עצב במילימטר מעוקב אחד של קליפת מוח האדם הוא, בקירוב, 30 אלף (פחות מקליפת מוח העכבר, שם מצויים כ-200 אלף תאי עצב במילימטר מעוקב). המספר הכולל המוערך של תאי עצב בכל קליפת המוח האנושית הוא כ-20 מיליארד. כדי לקבל מושג עד כמה המספר הזה גבוה: אם בכל יום מתים כ-50 אלף תאים (קצב מציאותי), תחלופנה כ-1,000 שנים עד אשר תתרוקן קליפת המוח מתאי עצב. מבחינה מעשית אפשר להניח שהפיזור של מספר עצום זה של תאי עצב על פני קליפת המוח הוא אחיד ואפשר לדמיין אותה כשכבה עבה והומוגנית, מבנה סימטרי שנראה אותו הדבר מכל זווית שמסתכלים עליו. גם מומחים בנוירואנטומיה צריכים להתאמץ כדי לשכנע את עצמם שהם יכולים להבחין בין חלק זה של הקליפה לחלק אחר.

אף על פי שקליפת המוח מכילה פחות מחמישית מספר התאים במוחנו, היא תופסת מעל שני שלישים מנפחו. באופן גורף, לאזורים התת-קליפתיים מבנה מובחן יותר מזה של קליפת המוח; הם סימטריים פחות. הרוב המוחלט של תאי המוח (כ-80 אחוזים) דחוס בתוך המוח הקטן (הצֶרְבֶּלּוּם), מבנה קטן יחסית – עשירית מנפח מוח האדם – השוכן בבסיס הגולגולת. ספרי הלימוד מייחסים לפעילות המוח הקטן חשיבות בתזמון ובבקרה של תנועות עדינות. כל שאר תאי העצב במוחנו (שניים-שלושה אחוזים)

190. ראו, למשל, סקירה מאת לנט ואחרים (Lent et al. 2012) ומאמרה של הרקולנו-הוזל (Herculano-Houzel, 2009).

191. למרות דיווחים מסקרנים על מעורבותם של תאי גליה בפעילויות הקשורות להתנהגות, תפקידם בתהליכים הללו עודנו מקובל כשולי; התפקיד העיקרי של תאי גליה במוח הוא תפקיד תומך (מבחינה ביוכימית ומבחינה בפיזיקלית).

שוכנים באזורים התת-קליפתיים שמחוץ למוח הקטן.<sup>192</sup> אלה ארוזים בצברים בעלי מבנים אנטומיים מובחנים היטב ("גרעינים"), והם יעד מרכזי למחקר נוירופיזיולוגי יישומי ולהשקעות עתק של חברות ביוטכנולוגיה ופיתוח תרופות; לא מעט בשל קלות ההבחנה בגרעינים הללו מהבחינה המבנית, סוג של הטיית (היוריסטיקת) הנגישות. התפתחות המוח הקטן והגרעינים התת-קליפתיים האחרים במהלך האבולוציה של האדם אינה מרשימה כמו זו של קליפת המוח, אם כי אין פירוש הדבר שאזורים תת-קליפתיים אינם רלוונטיים להופעתן של תכונות אנושיות ייחודיות.

**על המלח והשלכותיו – מקורן של התופעות החשמליות בתאי עצב.** ברמה המיקרוסקופית יותר, ובדומה לכל הרקמות האחרות בגופנו, החלל שבין התאים בקליפת המוח תפוס על ידי תמיסה מימית. הסביבה המימית החוץ-תאית הזו מלוחה, עשירה ביוני נתרן ויוני כלוריד, תוצרי ההמסה העיקריים של מלח ים. ככל תא אחר בגופנו, גבולותיו של תא העצב מוגדרים על ידי קרום, שכבה שומנית דקה המפרידה בין חלקו הפנימי של תא העצב לבין סביבתו החיצונית. ככלל, מה שמייחד תא חי הוא הרכב המלחים השונה מאוד בתוך התא בהשוואה לסביבתו החיצונית. בתא, את מקומו של הנתרן, שהוא מרכיב מרכזי של הסביבה החוץ-תאית, תופס האשלגן. יש הטוענים שכמחצית האנרגיה הנצרכת בתאי עצב מושקעת בשמירה על השוני בין הרכב התמיסה התוך-תאית ובין הרכב התמיסה שמחוץ לתא.<sup>193</sup> אכן, תא המאבד את יכולתו לשמור על הרכב פנימי שונה מזה החיצוני הוא תא מת, עובדה המעוררת מחשבה.

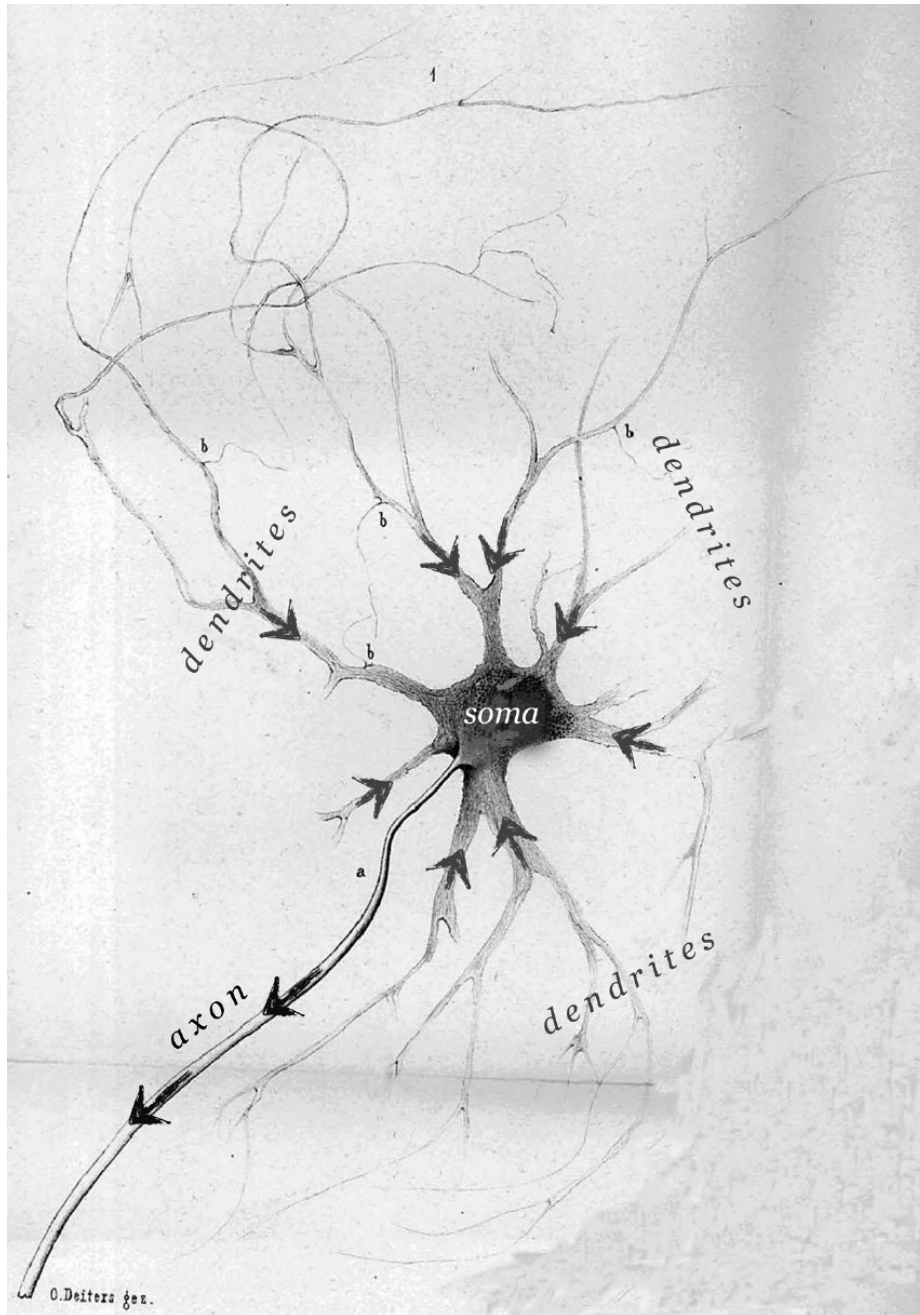
יונים הם אטומים או מולקולות בעלי מטען חשמלי. בשל סיבות

192. הגלנגליונים הבזאליים, התלמוס, הסבתלמוס, ההיפותלמוס, הדורסותלמוס, המוח האמצעי, הפונס והמוח המוארך.

193. Howarth, Gleeson, and Attwell (2012).

פיזיקליות מוכנות היטב, ההבדל בהרכב היוני בין תמיסות תוך-תאיות ובין תמיסות חוץ-תאיות יוצר תופעה חשמלית חשובה: הפוטנציאל החשמלי של תאי גופנו הנו שלילי ביחס לסביבתם. ערכו הממוצע של הפוטנציאל החשמלי השלילי התוך-תאי הוא כ-0.06 וולט ביחס לפוטנציאל החוץ-תאי.<sup>194</sup> המצב הזה מכונה (בעגה הפיזיולוגית) "פוטנציאל מנוחה". רוב התאים שומרים על פוטנציאל מנוחה שלילי יציב פחות או יותר, ומשתמשים בו כמקור אנרגיה (כמו סוללה חשמלית) לפעילויות ביולוגיות שונות. תאי עצב שייכים למשפחה מיוחדת של תאים המשתמשים באנרגיה הפוטנציאלית הזו כדי לחולל אותות חשמליים; התאים הללו נקראים תאים אקסיטביליים (כלומר ניתנים לעירור). תאים אחרים במשפחת התאים האקסיטביליים הם תאי שריר, תאי לב ותאים המפרישים הורמונים (למשל, אינסולין או אדרנלין). תאים אקסיטביליים מצוידים במנגנון המאפשר להם להתרחק באופן זמני ממצב המנוחה, לחולל שינוי בפוטנציאל החשמלי שלהם לכיוון החיובי ולמשך זמן קצר; השינוי הקצר הזה מכונה "פוטנציאל פעולה". בתאי הלב ובשרירים אחרים בגוף, פוטנציאל הפעולה גורם לכיווץ בתהליך מאורגן להפליא המתרגם אנרגיה חשמלית לתנועה; בתאים המפרישים הורמונים (תאים אנדוקריניים), פוטנציאל הפעולה מוביל להפרשת ההורמון, שבתורו מתפשט בנוזלי הגוף ומשפיע על הפעילות באיברי המטרה. בתאי עצב פוטנציאל הפעולה משמש: (1) לשליחת אותות חישה אל המוח; (2) לתקשורת בין תאי העצב בתוך המוח; ו-(3) לנשיאת פעילות עצבית מהמוח אל השרירים, וכך לחולל תנועה, התנהגות.

194. לקוראים המעוניינים להבין טוב יותר "כמה זה" 0.06 וולט במושגים של חיי היום-יום: בהתחשב בעובדה שהפוטנציאל החשמלי הזה מרוכז על פני קרומו הדק של התא, השדה החשמלי דומה לשדה החשמלי היוצר ברקים בין ענן וארץ.



איור 5: ציור של תא עצב על ידי אוטו פרידריך קרל דיטרס (1834-1863); נוספו חצים ומלל לציון דנדטריטים ואקסון.



האופי האינטגרטיבי של תאי עצב – סינפסות (מעוררות ומעכבות), דנדריטים ואקסונים. כשבוחנים תא עצב בודד במיקרוסקופ, מגלים שמבנהו מורכב. למטרתנו אפשר לדמיין צורה שיש לה ענפי חישה וענפי פלט (איור 5). ענפי החישה הקרויים "דנדריטים" בשל צורתם הדומה לעץ, חשים את פעילותם של תאי עצב אחרים ("במעלה הזרם") ושולחים אות חשמלי מותאם אל גוף התא. אם סכום הקלט המגיע אל גוף התא מענפי החישה חוצה את ערך הסף (שהוא תמיד חיובי יותר בהשוואה לפוטנציאל המנוחה השלילי), נוצר בגוף התא (ובסביבתו הקרובה) פוטנציאל פעולה. מנגנון היווצרות פוטנציאל הפעולה הוא דוגמה, אולי ייחודית, לתופעה במדעי החיים המובנת היטב מבחינה מתמטית, פיזיקלית וביולוגית. פוטנציאל הפעולה, מרגע שהוא מתעורר בגוף התא, נשלח דרך ענפי הפלט הקרויים אקסונים (על שם צורתם הצירית), ומשפיע על דנדריטים של תאי עצב רבים אחרים "במורד הזרם", שעליהם נדבר מיד. אין לקחת ברצינות רבה מדי את השמות "דנדריט" ו"אקסון" כמשקפים את הצורה הממשית המתגלה לעין מבעד למיקרוסקופ; תאי עצב בקליפת המוח מופיעים במגוון עצום של צורות מצורות שונות.

לדנדריטים של כל תא עצב בקליפת המוח יש המון נקודות מגע, אלפים ככל הנראה, עם תאי עצב אחרים; נקודות המגע הללו קרויות סינפסות. יש להתייחס לכל סינפסה כחיישן המזהה פוטנציאל פעולה בתא עצב במעלה הזרם (טרום-סינפטי) באיזשהו מקום בקליפת המוח. כשמתרחש פוטנציאל פעולה בתא עצב נתון, הוא נע במורד האקסון של אותו תא עצב ומשחרר צברים של כימיקלים (מוליכים עצביים) בסינפסות שהאקסון יוצר עם תאים אחרים. מולקולות המוליכים העצביים נקשרות אל הצד הדנדריטי, הבתר-סינפטי, ויוצרות שינוי רגעי בפוטנציאל התוך-תאי המקומי (סמוך לסינפסה). בתוך שבריר שנייה, ההשפעה הזמנית של הפוטנציאל הסינפטי הזה חולפת והמערכת שבה למצב המנוחה.

ההשפעה של הפוטנציאל הסינפטי המקומי החולף תלויה בזהותו של העצב הטרומ-סינפטי, שיכולה להיות אחת משתיים: (1) תא עצב מעורר – היינו, תא עצב המשחרר מוליכים עצביים שדוחפים את השותפים הבתר-סינפטיים במורד הזרם לכיוון ערך הסף; או (2) תא עצב מעכב – היינו, תא עצב המשחרר מוליכים עצביים המרחיקים את השותפים הבתר-סינפטיים במורד הזרם מערך הסף. תאי עצב מעוררים ומעכבים שונים זה מזה בזהות המוליכים העצביים שהם מייצרים ומפרישים. על כן, כיוון ההשפעה בקשר סינפטי נתון הוא קבוע – כלומר סינפסה מעכבת תמיד תישאר מעכבת וסינפסה מעוררת תמיד תישאר מעוררת; זוהי תכונה של תא העצב במעלה הזרם המסוגל לייצר ולהפריש מוליך עצבי ספציפי.<sup>195</sup> הרבה סוגים שונים של מוליכים עצביים ידועים כפועלים בקליפת המוח, אבל למען הפשטות אפשר לסווג את כולם כמעוררים או כמעכבים. על הדנדריטים של כל תא עצב נתון בקליפת המוח יש, כאמור, אלפי סינפסות; הסינפסות המופעלות על ידי תאי עצב מעוררים מכוננות בהתאם סינפסות מעוררות; הסינפסות המופעלות על ידי תאי עצב מעכבים מכוננות בהתאם סינפסות מעכבות. מעבר לזהות מעוררת או מעכבת, לכל סינפסה יש מזהה אחד נוסף והוא ה"עוצמה" שלה, המשרעת של הפוטנציאל הסינפטי. כלומר שתי התכונות המזהות סינפסה נתונה הן כיוון הפעולה שלה (מעורר או מעכב) ועוצמת השינוי שהיא מחוללת (השפעות חזקות או חלשות).

הפוטנציאל הסינפטי החולף (מעורר או מעכב) עובר במורד הדנדריט לכיוון גוף התא. אפשר להניח בביטחון שהפעלה של סינפסה מעוררת אחת אינה מספיקה כדי לגרום לתא עצב בקליפת המוח לחצות את ערך הסף ולעורר פוטנציאל פעולה. הערכות שונות מדברות על כמה סינפסות מעוררות, אולי עשרות, שצריכות

195. כדי לקבל תמונה מלאה יותר, ראו דוגמה נגדית של מקרה מיוחד מאוד שאינו רלוונטי לדיון שלנו ודווח אצל: Wagner, Sagiv, and Yarom (2001)

לפעול באופן סימולטני פחות או יותר כדי שהפוטנציאל החשמלי בגוף התא יחצה את הסף. לכן צריך לחשוב על סינפסה בודדת כנקודת כניסה אחת אל התא, נקודת כניסה מעוררת או מעכבת; "קול" אחד (בעד או נגד) הנספר על ידי תא העצב במורד הזרם. אם סך כל הקולות הוא מעל לסף, תא העצב אומר "הן" ופולט פוטנציאל פעולה. מהבחינה הזו אפשר לומר שתא העצב הבודד הנו סוֹכֵם (אינטגרטור) של מידע.<sup>196</sup>

**אפנון עצבי (נוירומודולציה) גלובלי.** יש עוד מקור אחד לאפנון של פעילות תאי העצב בקליפת המוח: כימיקלים ה"מותזים" על קליפת המוח, כלומר משתחררים מאקסונים של תאי עצב תת-קליפתיים ומשנים באופן גלובלי את מצבם של תאי העצב בקליפה. הכימיקלים הללו נקראים נוירומודולטורים והם כוללים דופמין, סרוטונין, נוראפינפרין, אצטילכולין ואחרים. את השפעותיהן הגלובליות על פעילויות עצביות בקליפת המוח אי אפשר לסווג בקלות כפי שעשינו בדיון בסינפסות מעכבות ומעוררות. יהיה זה אולי שימושי לחשוב על נוירומודולטורים כמחוללים של שונות, אבל נשהה את הדיון בנקודה הזו; נחזור אליו בהמשך.

### **דוקטרינת העצב, אסוציאציות ואסכולת הרשתות**

דוקטרינת העֶצֶב – תוצאת מאמץ קולקטיבי של הרכה מדענים במשך כמאה שנים – מסכמת את ההבנה שהמוח עשוי מישויות נפרדות: תאי עצב. ראשיתה בפיתוח טכנולוגיה אופטית במאה ה-19, שבזכותה אפשר היה להתבונן בדגימות ברמת הבחנה (רזולוציה) גבוהה במיוחד. הטכנולוגיה אומצה במהירות על ידי

<sup>196</sup>. התהליך כולו אינו דטרמיניסטי; התפקיד הקריטי של פעילות "רועשת" או של "רעש רקע" – כלומר פעילות המתעוררת על ידי שינויים אקראיים במרכיבים הדינמיים של המערכת, בכל סקאלה וסקאלה – הוא סוגיית מחקר מרכזית בתחום הפיזיולוגיה.