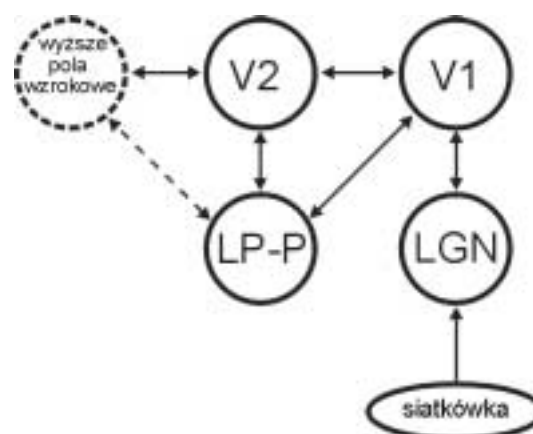


Andrzej Wróbel, Marek Bekisz, Ewa Kublik, Paweł Musiał

Aktywacja pętli korowo-wzgórzowej układów zmysłowych ssaków w procesie uwagi

W układach zmysłowych ośrodkowego układu nerwowego ssaków neurony wyższych pięter przetwarzania informacji wysyłają projekcję do niższych pięter (ryc. 1). Stosunkowo dawno przedstawiono już hipotezę, że układy zstępujące mogą być aktywowane w trakcie wzmożonej uwagi, jednak z powodu znacznego



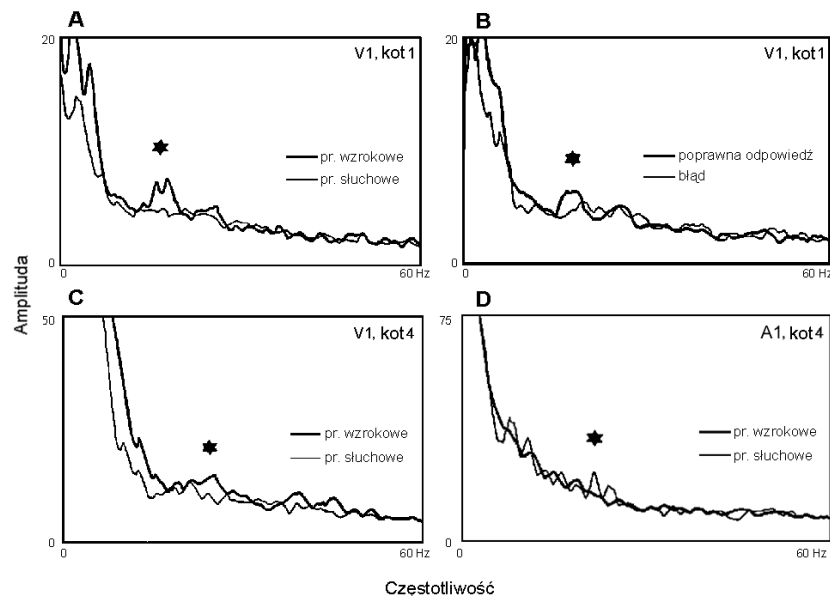
Ryc. 1. Schemat układu wzrokowego ssaków. Kolejne piętra analizy wzrokowej zaznaczono kółkami. Należy zwrócić uwagę na zwrotne połączenia między jądrami wzgórza i polami wzrokowymi kory mózgu. LGN – ciało kolankowate boczne; LP-P - kompleks jądra tylnobocznego i poduszki; V1 - pierwszorzędowa kora wzrokowa; V2 - drugorzędowa kora wzrokowa.

skomplikowania połączeń na wyższych piętrach analizy wzrokowej odpowiednie mechanizmy zbadano najpierw na poziomie połączeń korowo-wzgórzowych [1-3].

Wstępujące włókna komórek przekaźnikowych ciała kolankowatego bocznego (*LGN*) dają, kolaterale do komórek piramidowych warstwy szóstej kory wzrokowej (*V1*). Komórki te wysyłają, swoje aksony z powrotem do *LGN*, gdzie ich synapsy stanowią ponad połowę wszystkich synaps pobudzeniowych. Metodą rejestracji wewnątrzkomórkowych udało się pokazać, że u kota synapsy włókien korowo-wzgórzowych w *LGN* mają mechanizm wzmocnienia częstotliwościowego, które osiąga maksymalną wartość przy częstotliwości 20 Hz (zakres beta w widmie EEG). Odkrycie tego mechanizmu pozwoliło postawić hipotezę, według której aktywność w paśmie beta przekazywana włóknami drogi korowo-kolankowatej powoduje depolaryzację neuronów w *LGN*, a przez to wzmocnienie sygnału przekazywanego z siatkówki do kory wzrokowej [3].

Rola drogi korowo-kolankowatej nie była dotąd określona, gdyż badania prowadzono na zwierzętach

uśpionych, a komórki piramidowe warstwy 6 zaczynają być aktywne dopiero przy wybudzaniu z narkozy. W celu sprawdzenia, czy aktywność w paśmie beta zwiększa się w stanie uwagi wzrokowej, przeprowadzono doświadczenie na kotach wykonujących naprzemiennie wzrokowe lub słuchowe zadanie warunkowe wymagające uwagi odpowiedniej modalności. W doświadczeniu tym koty umieszczano w małej drewnianej klatce, z dwiema parami półprzezroczystych drzwi w przedniej ścianie. Każda z prób (wzrokowa lub słuchowa) rozpoczynała się od bodźca przygotowanego odpowiedniej modalności: błysku rozproszonego światła lub krótko trwającego białego szumu ze źródeł umieszczonych poza przednią ścianą. W próbie wzrokowej zadaniem zwierzęcia było zauważenie, na których drzwiach pojawi się bodziec różnicowy w postaci 1 s błysku plamki świetlnej. Bodziec ten wyświetlano po odroczeniu trwającym od 10 do 20 s, a naciśnięcie odpowiednich drzwi umożliwiałało zwierzęciu dostęp do nagradzającego kawałka mięsa. Analogicznie, krótki (1 s) szum z głośników umieszczonych w bocznych



Ryc. 2. A, średnie widma amplitudowe (fourierowskie) wyliczone z sygnałów rejestrowanych z kory wzrokowej kota w czasie wzmoczonej uwagi wzrokowej (gruba linia) i słuchowej (cienka linia) podczas jednej sesji doświadczalnej. Każde widmo było liczone z 14 niezależnych próbek długości 2,5 s, w próbach zakończonych poprawną reakcją zwierzęcia; B, porównanie średnich widm amplitudowych potencjałów polowych w czasie poprzedzającym poprawne i błędne reakcje warunkowe, w tej samej sesji; C, D, widma amplitudowe obrazujące zawartość częstotliwościową sygnału rejestrowanego z pierwszorzędowej kory wzrokowej (C) i słuchowej (D) innego kota w czasie poprawnych prób różnicowych, w jednej sesji doświadczalnej.

W widmie aktywności kory wzrokowej rejestrowanej u obu kotów przed poprawną reakcją na bodziec wzrokowy pasmo beta ma istotnie większą amplitudę niż w widmach obliczonych dla prób słuchowych oraz błędnych prób wzrokowych. W widmie aktywności kory słuchowej amplituda pasma beta jest znacznie większa w próbach słuchowych niż wzrokowych.

ścianach pozwalał zwierzęciu rozwiązać zadanie różnicowania słuchowego. W opisanym schemacie doświadczalnym wzrokowy lub słuchowy bodziec przygotowawczy miał na celu wzbudzenie uwagi w odpowiednim układzie zmysłowym, która powinna utrzymywać się przez czas odroczenia aż do prezentacji bodźca różnicowego.

Lokalne potencjały polowe (*LFP* lub mikro-EEG) rejestrowano za pomocą elektrod zaimplantowanych do różnych okolic kory wzrokowej (projekcyjnej i pozaprojekcyjnej), ciała kolankowatego bocznego (*LGN*) i kompleksu jądra tylnobocznego i poduszki (*LP-P*, ryc. 1) oraz projekcyjnej kory słuchowej [2, 3]. Fourierowska analiza *LFP* wykazała, że aktywność beta w specyficznym układzie (wzrokowym lub słuchowym) istotnie wzrasta w okresie między bodźcem przygotowawczym a różnicowym, kiedy koty oczekiwały na bodziec odpowiedniej modalności (ryc. 2). Co więcej, wzrost ten rejestrowano tylko w tych próbach, które kończyły się prawidłową reakcją zwierzęcia, co dowodzi, że stanowi ona podłoże mechanizmu uwagi w układzie wzrokowym (ryc. 2). Przy użyciu metody skierowanych funkcji przenoszenia oraz kroskorelacji pokazano również, że zgodnie z hipotezą aktywność beta w próbach wymagających uwagi wzrokowej, rozprzestrzenia się z kory wzrokowej do ciała kolankowatego bocznego [2, 3].

W doświadczeniach wykazano, że aktywność projekcyjnej kory wzrokowej, wyrażająca się zwiększeniem mocy widma fourierowskiego w paśmie beta, pojawia się w stanie uwagi również w innych obszarach kory wzrokowej oraz w integracyjnych jądrach wzgórza: kompleksie jądra tylnobocznego i poduszki (*LP-P*). Komórki tego kompleksu otrzymują projekcję z warstwy 5. pierwszorzędowej okolicy kory wzrokowej i przekazują pobudzenie zwrotne do warstw odbiorczych zarówno tej okolicy, jak również wyższych pól analizatora wzrokowego (ryc. 1). Wyniki są zgodne z proponowanym wcześniej modelem, według którego kompleks jąder tylnych i poduszki odgrywa zasadniczą rolę w związanym z uwagą dynamicznym wzbudzeniu odpowiednich obwodów układu wzrokowego. Według tego modelu *LP-P* byłby źródłem aktywności modulacyjnej („reflektor uwagi”), dzięki której informacja o znajdującym się w polu uwagi bodźcu wzrokowym mogłaby rozprzestrzeniać się do wyższych piętér drogi wzrokowej w celu prawidłowego rozpoznania.

W celu określenia funkcjonalnej mapy struktur korowo-wzgórzowych wzbudzonych w procesie uwagi oraz zlokalizowania dróg przepływu tej aktywności

przeprowadzono dodatkowe badania elektrofizjologiczne na modelu układu czuciowego szczura, które wykazały, że w długo trwającej procedurze warunkowania klasycznego strumień informacji sensorycznej ulega blokowaniu (habitacji) w czasie przekazu do górnych warstw pierwszorzędowej kory czuciowej (tzw. baryłkowej). Przesłanie tej informacji do sąsiednich okolic jest ponownie torowane z chwilą pojawienia się kontekstowego bodźca awersyjnego dzięki wybiórczej aktywacji określonych komórek kolumny korowej [1]. Opisany mechanizm bramkowania polega prawdopodobnie na aktywacji pętli korowo-wzgorzowokorowej przechodzącej przez integracyjne jądro wzgórzowe układu czuciowego (*POm*).

Ostatnie wyniki dobrze komponują się z przedstawionym modelem uwagi zmysłowej. W doświadczeniach na kotach wykazano, że paczki aktywności beta, pojawiające się w stanie uwagi wzrokowej, występują jednocześnie z paczkami oscylacji o częstotliwości gamma [3]. Intensywnie badany model integracyjny zakłada, że synchroniczna aktywność w paśmie gamma służy niejako mechanizm łączący zespoły komórek w trakcie procesu percepcji u zwierząt i ludzi. W naszej hipotezie proponuje się, że oscylacje o częstotliwości beta wzbudzone przez znaczący bodziec w obszarach zmysłowych kory mogą być przekazywane kaskadowo drogą zstępującą aż do przekaźnikowych jąder wzgórza (np. *LGN*, *VPM*) oraz integrowane specyficznym w tych obszarach, za pośrednictwem jąder integracyjnych (*LP-P* *POm*). W trakcie takiego wzbudzenia określony układ zmysłowy (np. wzrokowy, czuciowy) znajdowałby się w stanie wzmożonej aktywności umożliwiając powstanie synchronicznych oscylacji gamma, a przez to również percepcję.

Przedstawiana hipoteza dotycząca roli układów korowo-wzgórzowych w percepcji jest wystarczająco ogólna i dotyczy również wyższych piętér opracowywania informacji wzrokowej, jak również innych układów zmysłowych. Zgodnie z tą hipotezą, stwierdzono, że w pierwotnej korze słuchowej kota można zaobserwować paczki oscylacji beta w próbach wymagających uwagi słuchowej [3]. Hipoteza przypisuje więc aktywności beta ogólną rolę wzbudzania uwagi w układzie odpowiedniej modalności, podobnie do uznanej już w literaturze roli aktywności alfa w przejściu ze stanu snu do czuwania i roli pasma gamma w procesach inte-

gracyjnych. W procesie tym oprócz

przebieżnikowych, istotną rolę wydają się odgrywać integracyjne jądra wzgórza.

Attention related activation of cortico-thalamic loop in sensory systems

S u m m a r y

Our findings show that cortico-thalamic feedback to lateral geniculate nucleus in the cat has a build-in potentiation mechanism that might operate under attentional demands at around the beta frequency and activates thalamic cells thus lowering the threshold for visual information transmission. The other arm of corticofugal projection reaches the integrative thalamic nucleus (LP-P) which could provide a source for modulatory activity (searchlight) gating the information about salient stimuli to higher visual centers. This second loop has been described at the neuronal level in the rat's somatosensory (barrel) system. In conclusion we ascribe to beta activity the general role of an attention-carrier, similar to the previously proposed roles of the alpha band in idle arousal and the gamma synchronous oscillations in feature-integration processes. The presented data

suggest that each of these levels (arousal, attention, perception) might emerge from the background set by the previous one.

Literatura

1. A. Wróbel, E. Kublik, P. Musial *Gating of the sensory activity within barrel cortex of the awake rat.* „Exp. Brain Res.”, 1998, 123, s. 117-123;
2. M. Bekisz, A. Wróbel *Coupling of beta and gamma activity in cortico-thalamic system of cats attending to visual stimuli.* „NeuroReport”, 1999, 10, s. 3589-3594;
3. A. Wróbel *Beta activity: a carrier for visual attention.* „Acta Neurobiol. Exp.”, 2000, 60, s. 247-260.

Instytut Biologii Doświadczalnej
im. Marcelego Nenckiego PAN
ul. L. Pasteura 3, 02-093 Warszawa
(0-22) 659-85-71, fax 822-53-42
sek@nencki.gov.pl
www.nencki.gov.pl