

Neurobiologija pozornosti i funkcije stražnje tjemene i dorzolateralne prefrontalne moždane kore

Pozornost je svjesni psihološki proces, a može biti odabirna ili podijeljena

Razgovorna uporaba riječi “pozornost” jasno pokazuje da ljudi pritom misle na psihičku funkciju svjesnog duha. I psiholozi vjeruju da je pozornost dio svijesti, a sustavu pozornosti pripisuju dvije temeljne funkcije:

1. Da određeno informaciju (iz okoline, tijela ili pamćenja) unese u “bistro jezero svijesti” i
2. Da istodobno spriječi “zagađivanje” tog jezera nebitnim i nepotrebnim informacijama.

OSJETILNA USMJERENOST. Jedan od načina odabira izvanjskih podražaja je tjelesno usmjeravanje osjetilnih sustava. Kad netko iznenada otvori vrata, glavu i pogled okrećemo prema tim vratima. Riječ je o usmjeravanju odgovora (engl. orienting response). Štoviše, kad već usmjerenom motrite ovu stranicu, možete se zagledati u samo jednu riječ, pa ostatak teksta u tom času ne razabirete. Riječ je o **vidnoj odabirnoj pozornosti**. No, sama osjetilna usmjerenost nije siguran znak pozornosti. Svatko ponekad tupo zuri u prazno, a naizgled vrlo pozorno što god proučava. Pozornost nije tek jednostavni osjetni proces usmjeravanja receptora – pozornost je **svjesni psihološki proces**.

PSIHOLOŠKI ODABIR. Odavno je pozornost psihologa privukla pojava tipična za vesela slavlja (engl. cocktail-party phenomenon). Nadmeću se decibeli i svirači, domaćin drži zdravicu, dva mudraca podjednako snažnih glasova spremaju se sa sile argumenata prijeći na argument sile, a vi jedino (i razgovijetno!) čujete šaputanje svog sugovornika. Riječ je o **slušnoj odabirnoj pozornosti**.

Napokon, pozornost možemo istodobno usmjeriti na dva različita zbivanja – pratimo izlaganje sugovornika, a pritom prisluškujemo o čemu se razgovara za susjednim stolom. Tu je riječ o podijeljenoj pozornosti.

Ozljede tjemeneog režnja uzrokuju raznovrsne poremećaje što imaju sličnu podlogu

Bolesti s obostranim ili jednostranim ozljedama tjemeneog režnja imaju raznovrsne i često zapanjujuće simptome – i osjetne i motoričke i spoznajne (Dodatni okvir 42-1). Te simptome možemo razvrstati u tri glavne skupine:

1. **Poremećaji aktivnog dodira i sheme tijela** (npr. amorfosinteza, asomatognozija) – obično nakon ozljeda gornjeg tjemeneog režnja (polja 5 i 7 u ljudskom, odnosno polja 5a i 5b u majmunskom mozgu).
2. **Poremećaji aktivnog gledanja**, tj. usmjeravanja pokreta i pozornosti na temelju vidnih informacija – npr. sindrom jednostranog zanemarivanja. Obično nakon ozljeda desnog donjeg tjemeneog režnja (polja 39 i 40 u čovjeka, odnosno polja 7a i 7b u majmuna).
3. **Poremećaji usklađenog odnosa tijela i okolnog prostora**, npr. topografska dezorijentacija. Obično nakon obostranih ozljeda oba tjemena režnja.

Poremećaje čitanja, pisanja i računanja, koji obično nastaju nakon ozljeda lijevog donjeg tjemeneog režnja (*gyrus angularis*), možemo sagledati u istom svjetlu. No, tad nije riječ o poremećajima spoznajne mape ekstrapersonalnog prostora, nego o poremećajima spoznajne mape apstraktnih vremenskih, gramatičkih i logičkih odnosa (sintaktičkih i semantičkih struktura).

U sljedećim odlomcima, pozornost ćemo usmjeriti na dvije stvari: sindrom jednostranog zanemarivanja te sličnosti poremećaja aktivnog dodira i aktivnog gledanja. Cilj je pokazati da su simptomi ozljeda tjemeneog režnja zapravo različite manifestacije poremećaja iste temeljne funkcije tjemeneog režnja – izgradnje i održavanja spoznajne mape okolnog prostora i točnog položaja našeg tijela u njemu. Glavna je funkcija donjeg tjemeneog režnja točno usmjeravanje pozornosti, što omogućuje osjetno-motoričke asocijacije potrebne za točnu reprezentaciju okolnog prostora i učinkovito djelovanje u tom prostoru.

Kora tjemeneog režnja transformira koordinate različitih osjetilnih prostora u jedinstvenu egocentričnu mapu stvarnog prostora

Normalan čovjek ne može zamisliti predmet koji ne bi zauzimao neki volumen niti bi imao točno određen položaj u prostoru. Stoga nam se čini po sebi jasnim da naša zamisao prostora odgovara fizičkoj stvarnosti i da ta stvarnost (okolni svijet) postoji neovisno o tome opažamo li ju mi ili ne. Štoviše, u našoj svijesti svi osjetni podaci dobiveni vidom, sluhom, dodiranjem ili opipavanjem razmještaju se u istom koordinatnom sustavu i omogućuju nam svrhovito djelovanje na okolinu ili na vlastito tijelo. Ipak, uočite da takvo snažno uvjerenje o jedinstvenoj povezanosti obilježja vanjskog svijeta ne vrijedi za sve osjetne attribute predmeta – primjerice, za boju: nije teško zamisliti bezbojne predmete!

S druge strane, neki bolesnici koji prežive moždani udar (a posebice infarkte desnog tjemeneog režnja) imaju *promijenjenu* percepciju prostora: lijeva polovica prostora (ili vlastitog tijela) se “skvrčava i nestaje”, a desna se polovica “širi”. Svaki pojedinačni predmet i dalje jasno vidimo i prepoznajemo, ali se njihovi prividni položaji i odnosi iskrive. Kad takav bolesnik pokuša rukom posegnuti za nekim predmetom, često ga promaši, a dok hoda uokolo često se sudara s pokućstvom.

Drugim riječima, iako okolni svijet po svemu sudeći postoji neovisno od nas, naše svjesno opažanje i rekonstrukcija tog svijeta u našoj svijesti su (bar u određenoj mjeri) osobni, promjenljivi i izloženi mogućnosti pogreške.

Pa ipak, mi stvarni prostor u svijesti vrlo uspješno rekonstruiramo i učinkovito u njemu djelujemo. Uočiti da pritom koordinatne mreže što prostor prikazuju na temelju informacija zasebnih osjetilnih sustava (vidnog, slušnog, somatosenzibilnog) nisu jednake i da ih treba nekako integrirati u koordinatnu mrežu što prikazuje jedinstven stvarni prostor. Vidna mapa svijeta je retinotopna, somatosenzibilna mapa je somatotopna, a zvučna mapa se proračunava u kraniotopnim koordinatama. Nadalje,

Dodatni okvir 42-1. Sindromi i simptomi ozljeda tjemenog režnja: Balintov sindrom, Gerstmannov sindrom, amorfosinteza, asomatognozija, konstrukcijska apraksija i topografska dezorijentacija

Balintov sindrom: *Rezso Balint* je 1909. opisao pacijenta J.K. s tri karakteristična neurološka poremećaja:

1) **optička ataksija** – poremećeno vidno vođenje pokreta; J.K. nije se mogao dulje vrijeme zagledati u točno određenu točku niti rukom točno pokazati određeni smjer ili predmet. I drugi takvi pacijenti obično »podbacuju« tijekom posezanja rukom (posebice u smjeru suprotnom od ozljede), a posebno mnogo griješe pri procjenjivanju dubine i udaljenosti – oni piće obično izliju na stol (a ne u čašu), šalice za kave spuštaju ispred ruba stola (pa se razbiju na podu).

2) **psihička paraliza pogleda** – nesposobnost da pozornost usmjeri na više od jednog predmeta u danom trenutku, odnosno da pogled »odlijepi« od trenutno gledanog predmeta i preusmjeri na neki novi predmet.

3) sustavni otklon polja pozornosti prema desnoj strani.

Ti simptomi nisu bili posljedica okulomotoričkih poremećaja niti poremećenog osjeta vida, nego se činilo da J.K. vidne informacije nije u stanju rabiti za ispravno usmjeravanje svojih očiju, udova i pozornosti prema cilju u okolini. Nakon smrti bolesnika, obdukcija je pokazala obostranu ozljedu stražnjeg parijetalnog režnja. Stoga je zaključeno da tjemeni režanj sadrži svojevrsnu mapu izvanosobnog (ekstrapersonalnog) prostora, što služi za »aktivno gledanje«, tj. usmjeravanje pogleda, pokreta i pozornosti na temelju vidnih informacija.

Gerstmannov sindrom: *Gerstmann* je 1924. opisao bolesnika s moždanom ozljedom kod kojeg je uočio sljedeći skup poremećaja:

1) Nепрепозnavanje prstiju (**agnozija prstiju**) – kad mu dodirnemo lijevi kažiprst, bolesnik, npr. kaže da mu dodirujemo palac ili mali prst;

2) Nerazlikovanje lijevog i desnog (tzv. **lijevo-desna dezorijentacija**)

3) poremećaje čitanja (**dyslexia**), pisanja (**dysgraphia**) i računanja (**dyscalculia**).

Obdukcija je kasnije pokazala izdvojenu ozljedu lijeve angularne vijuge (*gyrus angularis*). Prva dva poremećaja posebno su poremetili bolesnikovu sposobnost da točno prepozna dijelove vlastitog tijela, npr. da razlikuje lijevu ruku od desne, ili da prepozna vlastiti lijevi kažiprst kao lijevi kažiprst. Stoga je zaključeno da tjemeni režanj sadrži i svojevrsnu mapu osobnog (personalnog) prostora tj. kinestetsku mapu položaja vlastitih udova i tijela – takvu mapu engleski neurolog *Henry Head* još je 1911. slikovito nazvao **shema ili slika tijela** (engl. body schema, body image). Nadalje, zaključeno je da tjemeni moždana kora ima bitnu ulogu u »aktivnom dodiru«, tj. prepoznavanju predmeta opipavanjem. No, *Gerstmann* je također prvi skrenuo pozornost neurologa na spoznajne funkcije lijevog tjemenog režnja (čitanje, pisanje i računanje).

Amorphosynthesis: najpoznatiji primjer poremećaja djelatnog dodira je **dodirna agnozija (= astereognozija)**, tj. bolesnikova nesposobnost da predmete prepozna jedino opipavanjem. Neurolozi *Denny-Brown* i *Chambers* to su smatrali tek dijelom općenitijeg poremećaja, što su ga 1958. nazvali **amorphosynthesis** – nesposobnost sinteze svih kinestetskih informacija u ispravnu sliku položaja vlastitog tijela i udova. Naime, čini se da proces **morfosinteze** (uspostave i održavanja primjerene slike, tj. sheme tijela) počiva na preciznom usklađivanju kinestetskih i kožnih osjetnih informacija s motoričkim zapovjednim signalima o namjeranim pokretima udova i tijela, te da je to usklađivanje glavna funkcija gornjeg tjemenog režnja (Brodmannova polja 5 i 7 u ljudskom mozgu, odnosno polja 5a i 5b u mozgu majmuna).

Asomatognosia: to je jedan od najneobičnijih simptoma u bolesnika s moždanim ozljedama (javlja se obično nakon ozljeda desnog tjemenog režnja). Bolesnik tvrdi da lijeva strana njegovog tijela nije njegova, pa ujutro odjeću ne želi odijenu na lijevu ruku i nogu (**apraksija odijevanja**). *Oliver Sachs* je 1985. opisao vrlo upečatljiv primjer: jedan je bolesnik (nakon infarkta desnog tjemenog režnja) stalno ispadao iz kreveta, a pokazalo se da zapravo nastoji iz kreveta izbaciti »odurni lješinasti ud što ga je netko stavio u njegovu postelju«, tj. vlastitu lijevu nogu!

Konstrukcijska apraksija: Posebice nakon ozljeda desnog tjemenog režnja, bolesnik ne može točno ni nacrtati niti precrtati jednostavne crteže uobičajenih predmeta (ure, kocke, kuće, cvijeta, bicikla itd.) – lijeva strana takvih crteža vrlo je iskrivljena i izostavljene su pojedinosti. Isto tako, tim bolesnicima vrlo je teško prepoznati običan predmet kad je prikazan pod neuobičajenim kutom gledanja (bolesnici imaju velikih poteškoća s mentalnom rotacijom slike predmeta).

Topografska dezorijentacija: Bolesnici s ozljedama tjemenog režnja često se izgube na putu kroz poznatu okolinu, npr. od kuće do radnog mjesta. Oni s ozljedama desnog tjemenog režnja često mogu (riječima) točno opisati ispravni put, ali ga nisu u stanju nacrtati niti njime stvarno prohodati od početka do kraja. Očigledno, kod takvih bolesnika poremećeno je prepoznavanje glavnih prostornih pokazatelja i njihovih prostornih odnosa, npr. dolazak do crkve na uglu ulice znak je da skrenemo udesno a ne ulijevo. Takvi bolesnici također griješe pri očitavanju geografskih karata ili auto-karata.

kinestetska mapa tijela i udova proračunava se na temelju kutova zglobova i stupnja istegnutosti mišića. Te osjetilne mape imaju različitu metriku i njihove koordinate treba nekako preračunati u zajednički koordinatni sustav čije je središte točka smještena na sredini između dva oka. Ta točka je **egocentar**, a koordinatni sustav što se oko te točke izgrađuje je **egocentrični prostor**.

Razmotrimo to na primjeru usklađivanja retinotopne mape vidnog polja i kinestetske mape očnih pokreta. Naime, za točno lokaliziranje gledanog predmeta u vidnom polju nisu dovoljne informacije iz same mrežnice (retinotopna mapa). Kad pogled usmjerimo na određeni predmet, njegova slika pada na foveju centralis, a slike predmeta lijevo i desno od gledanog predmeta smještene su desno i lijevo od foveje.

Retinotopne projekcije omogućuju prijenos tih informacija sve do asocijacijskih vidnih polja moždane kore. Međutim, mi vidni prizor i okolinu aktivno pretražujemo, neprekidno preusmjeravajući pogled, glavu ili cijelo tijelo. A svaki put kad pogled pomaknemo, slike predmeta klize po mrežnici. Zbog toga retinotopne koordinate ne mogu vjerno odslikati točan položaj predmeta u stvarnom prostoru – za to je potrebno znati i točnu usmjerenost pogleda u svakom času. Drugim riječima, retinotopne koordinate transformiraju se u koordinate stvarnog (egocentričnog) prostora tako što se retinalni signali usklađeno povezuju sa signalima što pristižu iz “prostora očnih i tjelesnih pokreta”, kodiranim u koordinatama kinestetske mape.

Ponovimo još jednom da je prvi stadij aktivnog gledanja usmjeravanje “duhovnog oka”, tj. pozornosti na određenu točku u vidnom polju. Stoga je čin usmjeravanja pozornosti na zanimljiv predmet već sam po sebi operacija združivanja retinalnih i motoričko-kinestetskih signala. Svijest o točnoj usmjerenosti pogleda, tj. točno usmjeravanje pozornosti, temelji se na učinkovitom prevođenju retinotopnih i kinestetskih koordinata u koordinate egocentričnog prostora.

Isto vrijedi i za aktivni dodir, tj. transformacije u somatosenzibilnoj sferi. Da bi se ruka usmjerila prema čaši, moramo biti svjesni ne samo položaja čaše nego i položaja ruke prije početka pokreta. A da bi bili svjesni položaja vlastite ruke, pozornost moramo usmjeriti na odgovarajući dio “sheme tijela”, tj. lokalizirati ruku unutar tzv. personalnog prostora. Tek nakon toga, vidne osjetilne informacije mogu uspješno upravljati posezanjem ruke prema geldanom predmetu. Na temelju iznesenog, može se zaključiti da se naše misli i djela zapravo odvijaju u nekoliko psiholoških prostora:

Osobni (personalni) prostor je dio prostora što ga zauzima naše tijelo. Njegove su koordinate određene usmjerenošću tijela u odnosu na djelovanje sile teže, te položajem glave i udova (o čemu trajne obavješuju vestibularni i vidni sustav te sustav svjesne kinestezije). Koordinatna mapa tog prostora je vjerojatno smještena u gornjem tjemenu reznjiću, a ishodište tog koordinatnog sustava je *referentna točka egocentrične lokalizacije*.

Peripersonalni prostor je dio prostora što izravno okružuje naše tijelo i unutar je dosega ruke (za posezanje, hvatanje i opipavanje predmeta). U tom dijelu okolnog prostora lokalizacija je najtočnija. **Ekstrapersonalni prostor** je sav preostali dio prostora, o kojem osjetne obavijesti dobivamo poglavito na temelju vida i sluha (ali i njuha). Koordinatna mapa peripersonalnog i ekstrapersonalnog prostora je smještena u donjem tjemenu reznjiću.

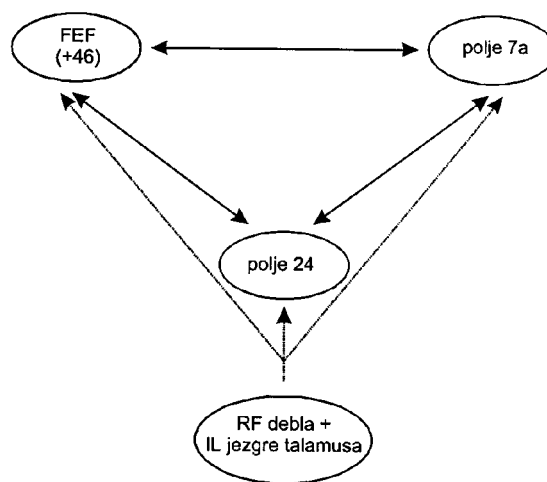
Sva tri prostora (personalni, peripersonalni i ekstrapersonalni) su definirana u odnosu na egocentar. Pojediniosti unutar ta tri prostora se najvjerojatnije ne pohranjuju u dugoročnom pamćenju – to bi bilo besmisleno, jer se položaj vratiju u odnosu na naš nos promijeni čim kroz ta vrata prođemo. U dugoročnom pamćenju se vjerojatno pohranjuju informacije o uzajamnim odnosima okolnih predmeta – taj se proces naziva **alocentrična referencija**. Primjerice, sjever i jug su alocentrične referentne točke određene položajem zemljinih polova. Slično tome, “uz stube i niz stube” se definira u odnosu na stubište, a ne na osobu koja se penje ili silazi. Međutim, lijevo i desno su egocentrične referentne točke,

jer njihova usmjerenost u stvarnom prostoru ovisi o tome na koju stranu je okrenuta osoba.

Sindrom jednostranog zanemarivanja je poremećaj usmjeravanja pozornosti

Neki bolesnici s jednostranim ozljedama moždanih polutki sustavno zanemaruju osjetilna zbivanja u suprotnoj polovici ekstrapersonalnog prostora. Primjerice, nakon ozljede desnog tjemenu reznja, ne obriju lijevu stranu lica, ne pojeduju hranu iz lijeve polovice tanjura, pišu samo po desnoj polovici papira, tijekom precrtavanja sustavno izostavljaju pojedinosti lijeve polovice crteža itd. Najteži oblik tog poremećaja (obično nakon obostranih ozljeda moždanih polutki) je **sindrom jednostranog zanemarivanja** (engl. hemi-neglect). Nešto blaži oblik (obično nakon jednostranih ozljeda) je **sindrom jednostrane nepozornosti** (engl. hemi-inattention). Najblaži oblik je **ekstinkcija** ili **simultanagnosia**. Naime, u takvom slučaju bolesnik primjereno odgovara na podražaje što se javi ili na lijevoj ili na desnoj strani. No, kad se dva osjetna podražaja istodobno (simultano) javi na obje strane, bolesnik ne obraća pozornost na podražaj što se javi na strani suprotnoj od moždane ozljede – dolazi do “gašenja”, tj. ekstinkcije podražaja na strani suprotnoj od ozljede.

Čini se da ozljede desnog tjemenu reznja poremete opću kvalitetu egocentrične reprezentacije prostora, poglavito iskrivljenim oslikavanjem one strane prostora što je uz lijevu ruku. Naime, bolesnik zanemaruje predmete na lijevoj strani čak i kad ga nagovaramo da pogleda ulijevo. Ne uočava obilježja lijeve polovice predmeta čak i kad je predmet u potpunosti smješten desno od bolesnika, a zanemaruje čak i lijevu stranu lijevog od dva predmeta smještena u potpunosti na desnoj strani. Bisiach i sur. su 1981. jednostavnim pokusom pokazali da je zbilja riječ o zanemarivanju lijeve strane stvarnog prostora, a ne poremećaju smjera zagledanja. Oni su bolesnicima dali da kroz usku pukotinu motre (nepomičnog pogleda!) slike što prolaze slijeva nadesno. Potom su ti bolesnici pri opisivanju viđenih slika opet sustavno izostavljali pojedinosti iz lijeve



Slika 42-1. Neuralna mreža što čini sustav pozornosti ima četiri ključne komponente: 1) retikularno-aktivacijsku (što omogućuje dovoljan stupanj povišene budnosti), 2) osjetno-spoznajnu (polje 7 s mapom ekstrapersonalnog prostora), 3) limbičko-motivacijsku (polje 24) te 4) izvršno-motoričku (polje FEF i okolina). Za pojedinosti vidi tekst.

polovice prizora, iako pri motrenju slika uopće nisu micali očima. Napokon, u mnogih bolesnika poremećaj nije samo u gledanju, nego i u pipavanju predmeta. Takvi bolesnici opipavaju samo desnu stranu predmeta, kao da lijeva ne postoji. U nekim psihološkim pokusima, isto je opisano i za lijevu polovicu slušnog polja (za zvuke što dolaze s lijeve strane).

Pritom valja istaknuti da tjemeni režanj stvara tek privremenu reprezentaciju egocentričnog prostora (potrebnu za djelovanje u danom trenutku), dok su alocentrični prostorni odnosi pohranjeni drugdje, u dugoročnom pamćenju. Primjerice, Bisiach i Luzzatti su 1978. od jedne skupine takvih bolesnika u Milanu zatražili da opišu zgrade na glavnom trgu kao da ih gledaju sa zvonika katedrale. Prema očekivanjima, bolesnici su pri opisu zanemarili zgrade smještene na lijevoj strani trga. Međutim, kad se od istih bolesnika zatražilo da trg opišu zamišljajući da na njega dolaze kroz ulicu nasuprot katedrali, bolesnici su potanko opisali zgrade s prethodne lijeve (a sada desne!) strane trga, a zanemarili one s prethodne dense (a sada lijeve!) strane trga. Slično tome, Marshall i Halligan su 1988. jednoj bolesnici s ozljedom desnog tjemenog režnja i sindromom jednostranog zanemarivanja pokazali fotografiju kuće čiju je lijevu stranu zahvatio požar, a potom fotografiju iste kuće prije požara. Bolesnica nije uočila nikakvu razliku između dvije fotografije. No, kad su je zapitali u kojoj bi kući radije živjela, spremno je odabrala onu s druge, a ne prve fotografije! To pokazuje da osjetne informacije iz lijeve strane prostora zasigurno prispijevaju do moždane kore, pa čak mogu biti i upamćene. No, te informacije ne uspijevaju prodrjeti u sferu svijesti tijekom procesa usmjeravanja pozornosti.

Na temelju iznesenog, može se zaključiti da ozljede donjeg tjemenog režnja razaraju neuralni sustav što usmjerava pozornost u suprotnu polovicu ekstrapersonalnog prostora. Pokusi na majmunima su pokazali da neuroni odgovarajućeg polja moždane kore (polje 7) reagiraju na tri vrste neuralnih signala:

- a) neuralne signale izazvane osjetilnim opažanjem,
- b) neuralne signale vezane uz pokrete zagledanja i posezanja rukom,
- c) limbičke signale što kodiraju motivacijsko stanje organizma.

Nalazi anatomskih istraživanja neuronskih veza donjeg tjemenog režnja majmuna posve su u skladu s fiziološkim nalazima: polje 7 povezano je i s unimodalnim vidnim i somatosenzibilnim poljima moždane kore, i s frontalnim poljem za očne pokrete (FEF) i prefrontalnim heteromodalnim poljima, kao i s paralimbičkim poljima prednjeg dijela cingularne vijuge i retrosplenijalnog područja. Te su veze pobliže opisane u sljedećim odlomcima. Sad je dovoljno istaknuti da su tri odvojena kortikalna polja (polje 7, polje FEF i polje 24) međusobno tijesno povezana, te da ozljede svakog od tih polja mogu uzrokovati pojavu sindroma jednostranog zanemarivanja (sl. 42-1). Pritom se čini da polje 7 sadrži spoznajnu mapu ekstrapersonalnog prostora, da polje 24 daje motivacijski naboj za usmjeravanje pozornosti, a polje FEF izravno upravlja usmjeravanjem pogleda prema zanimljivom predmetu. Naravno, moćne uzlazne projekcije iz moždanog debla i talamusa omogućuju stanje povišene budnosti, pa time i procese pozornosti. Ukratko, neuralna mreža što čini sustav pozornosti ima četiri ključne komponente:

1. Retikularno-aktivacijsku (ARAS i IL jezgre, što omogućuju dovoljan stupanj povišene budnosti).
2. Osjetno-spoznajnu (polje 7 s mapom ekstrapersonalnog prostora).
3. Limbičko-motivacijsku (polje 24).
4. Izvršno-motoričku (polje FEF što upravlja očnim pokretima, te okolna prefrontalna i premotorička polja što upravljaju svrhovitim pokretima ruku i ostalih dijelova tijela).

Sustav pozornosti je mreža razdvojenih, ali funkcionalno povezanih moždanih struktura

Heteromodalni parijetalni korteks je povezan s unimodalnim vidnim i somatosenzibilnim, te s paralimbičkim poljima moždane kore

U rezus majmuna, gornji tjemeni režnjic je citoarhitektonsko polje 5, a donji tjemeni režnjic je polje 7 (sl. 42-2). Međutim, u ljudskom mozgu i polje 5 i polje 7 su smješteni u gornjem parijetalnom režnjicu, dok donji tjemeni režnjic sadrži polja 39 i 40 (gyrus supramarginalis i gyrus angularis). Kako ozljede donjeg tjemenog režnja majmuna dovode do sličnih poremećaja kao i u čovjeka, danas se općenito vjeruje da podatke o neuronskim vezama i elektrofiziološkim svojstvima neurona polja 7, dobivene pokusima na majmunima, možemo primijeniti u tumačenju funkcija polja 39 i 40 u ljudskom mozgu. Isto tako, podaci o vezama i funkcijama polja 5 u majmunskom mozgu mogu se primijeniti u tumačenju funkcija polja 5 i 7 (gornji tjemeni režnjic) u ljudskom mozgu.

Polje 7 rezus majmuna se zapravo sastoji od 4 manja polja što imaju specifične neuronske veze, neuronalna svojstva i funkcije: polja 7a, 7b, 7m i 7ip (sl. 42-2). Polje 7a je dvosmjerno povezano s brojnim vidnim poljima moždane kore te s paralimbičkim korteksom (stražnji dio girusa cinguli, retrosplenijalna kora, gyrus parahippocampalis i praesubiculum). Polje 7ip je slabo povezano s paralimbičkim poljima, a povezano je također s vidnim asocijacijskim poljima – ali različitim od onih s kojima je povezano polje 7a. Nadalje, polje 7b također je oskudno povezano s paralimbičkim poljima, a posebno je po tome što je selektivno povezano sa somatosenzibilnim poljima moždane kore (polje SI, tj. 3,1,2; SII, tj. polje 43; SSA, tj. suplementno somatosenzibilno polje; polje 5). Polje 7m (na medijalnoj plohi hemisfere) ima zasebne veze s paralimbičkim, vidnim i somatosenzibilnim poljima moždane kore.

Ukratko, svako polje donjeg tjemenog režnja ima karakterističan skup neuronskih veza s unimodalnim asocijacijskim i paralimbičkim poljima moždane kore. Pritom su polja 7a i 7ip poglavito vezana uz vidna polja, polje 7b poglavito uz somatosenzibilna polja, a polje 7m je dvosmjerno povezano i s vidnim i sa somatosenzibilnim poljima. Ni jedno od tih polja nije povezano sa slušnom moždanom korom. Polja 7m, 7a i 7ip su opsežno povezana s nizom vidnih polja smještenih na medijalnoj strani hemisfere te u dubini parijeto-okcipitalnog i intraparijetalnog sulkusa. Pritom je u mnogim od tih vidnih polja predstavljen periferni dio vidnog polja – to je posve u skladu s nalazom da brojni parijetalni neuroni reagiraju na vidne podražaje smještene u perifernom dijelu vidnog polja. No, stražnji parijetalni korteks prima i talamokortikalne vidne informacije iz medijalnog dijela pulvinara i LP jezgre talamusa. Polje 7a je najopsežnije povezano s paralimbičkim

poljima. Gyrus cinguli (polja 23 i 24) je povezan sa sva četiri polja donjeg tjemenog režnja, a s parahipokampalnom vijugom je povezano uglavnom polje 7a. Takav ustroj kortikokortikalnih veza određuje i fiziološka svojstva neurona parijetalnog korteksa. Naime, mnogi parijetalni neuroni što reagiraju na vidne podražaje najbolje reagiraju na one vidne podražaje što imaju jasno motivacijsko značenje za organizam, npr. na prizor hrane kad je majmun gladan, ili vode kad je žedan. Osim toga, lijevi i desni donji tjemeni režnjici su opsežno povezani komisurnim (kalozalnim) projekcijama i međusobno i s drugim područjima moždane kore. To brojnim parijetalnim neuronima omogućuje da odgovaraju i na ipsilateralne vidne ili somatosenzibilne podražaje.

Heteromodalna polja čeonog i tjemnog režnja su dvosmjerno povezana

Heteromodalna polja donjeg tjemenog režnja su dvosmjerno povezana s dorzolateralnim prefrontalnim heteromodalnim poljima (područje oko sulcus principalis – sl. 42-2). Pritom je polje 7m povezano s polje 46, polje 7a s dnom sulcus principalis, a polje 7 b s ventralnom usnom sulcus principalis. Polje 7ip je povezano s kaudalnim krajem sulcus principalis i susjednim čeonim očnim poljem FEF (= 8A). Aksoni parijetalnih neurona završavaju u I., IV. i VI. sloju prefrontalnih polja (feedforward projekcije), dok aksoni prefrontalnih neurona završavaju u I. i VI. sloju parijetalnih polja (feedback projekcije).

Prefrontalna i parijetalna heteromodalna polja se projiciraju u ista ciljna područja

Prefrontalna i parijetalna heteromodalna polja se projiciraju u barem 15 ciljnih područja moždane kore (sl. 42-3). Pritom je karakteristično da su projekcije u paralimbička polja (*gyrus cinguli, cortex retrosplenialis, gyrus parahippocampalis*) **interdigitacijske**, što znači da završavaju kao radijalne i izmjenične (frontalna-parijetalna-frontalna, itd.) kolumnne aferentnih aksona u ciljnoj moždanoj kori. To znači da se prefrontalne i parijetalne informacije prenose na različite populacije ciljnih neurona.

S druge strane, projekcije u lateralni neokorteks (npr. *operculum parietale*, korteks gornjeg temporalnog žlijeba) su **laminarno komplementarne**, što znači da parijetalni aksoni završavaju u IV. i VI. sloju, dok prefrontalni aksoni završavaju vrlo gusto u I. sloju i uz to mnogo oskudnije u III. i V/VI. sloju. To znači da se u ovom slučaju prefrontalne i parijetalne informacije prenose na različite dijelove apikalnog dendrita istog ciljnog neurona. Sva ta prefrontalna, parijetalna, paralimbička i sljepoočna polja, što su međusobno povezana kortikokortikalnim projekcijama, imaju još jedno zajedničko svojstvo – sva primaju talamokortikalna vlakna iz medijalne jezgre pulvinara. Primjerice, jasno su dokazane projekcije iz pulvinara u sljedeća područja moždane kore: *gyrus cinguli* (stražnji dio), *gyrus parahippocampalis*, *operculum frontoparietale*, *operculum temporale*, *sulcus principalis*, *lobulus parietalis inferior et superior*. Ukratko, pulvinar može aktivirati golemu mrežu kortikalnih polja, a vjerojatno zajedničko obilježje tih polja je da su uključene u prostorno-vremensko usmjeravanje i ustrojavanje ponašanja.

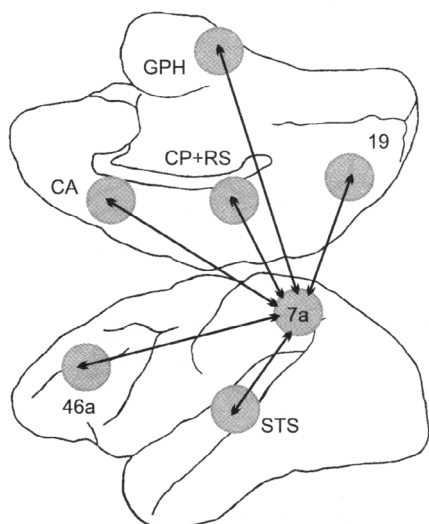
Usporedni parijeto-prefrontalni neuronski krugovi omogućuju usmjerene pokrete očiju i ruku prema željenom cilju

Opisana polja moždane kore nisu samo uzajamno anatomske povezane, nego imaju i brojne srodne funkcije. Primjerice, aktivnost neurona polja FEF (= 8A) se bitno pojača kad se majmun uzdrži od pokretanja očiju, ali pritom pamt prostorni položaj zanimljivog predmeta što se nakratko pojavio u perifernom dijelu vidnog polja, tj. izvan polja fiksacije. To je otprilike kao kad pažljivo uvodite konac u ušicu igle (pažljiva fiksacija pogleda na određen cilj), a pritom krajičkom oka spazite kako se vaš poznanik nakratko približio stolu i potom otišao, pa odlučite da ćete se nekoliko sekundi kasnije (čim konac uvedete u iglu) okrenuti prema stolu i pogledati je li štogod na njemu ostavljeno. Zanimljivo je da se na isti način ponašaju neuroni parijetalnog polja 7ip. Stoga se vjeruje da su neka područja prefrontalnog i parijetalnog korteksa dijelovi istog neuronskog sustava, uključenog u usmjeravanje pokreta očiju na temelju vidno-prostornih informacija. Pritom bi polje 7ip imalo ključnu ulogu u osjetno-motoričkoj integraciji i oblikovanju predstave prostora, dok bi prefrontalna polja 46 i 8A bila nužna u onim okolnostima u kojima se te predstave prostora rabe za započinjanje usmjerenih pokreta očiju, tj. za usmjeravanje pogleda. Jednako tako, vjeruje se da sličan, usporedni parijeto-prefrontalni krug, što povezuje polje 7a i dno *sulcus principalis* (dio polja 46) služi usmjeravanju pokreta ruke tijekom posezanja za željenim objektima. Aktivnost mnogih neurona polja 7a izravno je vezana uz voljne pokrete ruku, a čini se da su neuroni oba polja (7a i 46) uključeni u kodiranje prostornog pamćenja. I u ovom slučaju, uloga parijetalnog korteksa bi bila u oblikovanju i održavanju prostornih koordinata što predstavljaju lokaciju predmeta u prostoru, a prefrontalni korteks rabio bi to znanje u upravljanju pokretima ruke.

Čini se da su ta dva sustava uzajamno povezana, pa omogućuju koordinirane i svrhovite (cilju usmjerene) pokrete očiju i ruku. Naravno, u te su funkcije vjerojatno uključene i brojne druge strukture s kojima su prefrontalno-parijetalna polja povezana. U svakom slučaju, prethodno opisani primjeri sindroma jednostranog zanemarivanja jasno pokazuju da gyrus cinguli (paralimbičko polje 24) daje motivacijski naboj i značenje takvim usmjerenim pokretima. Prije usmjeravanja pogleda ili posezanja rukom prema nekom predmetu, valja prvo odlučiti je li taj predmet uopće vrijedan naše pozornosti! To vrijedi i za sve druge postupke – u svim tim situacijama se asocijacijska moždana kora suočava s istom kortikalnom verzijom Hamletove dileme: “činiti ili ne činiti, sad je pitanje!”.

Usporedni prefrontalni neuronski sustavi služe prostornom (gdje?) i predmetnom (što?) pamćenju

Majmuni s obostranim ozljedama polja 46 ne mogu obaviti zadatke (u kojima se tijekom pokusa traži odgođeni odgovor, tj. odgovor nekoliko sekundi nakon nestanka podražaja) u kojima je potrebno upamtiti prostorni položaj nakratko viđenog predmeta. No, ti majmuni i dalje uspješno pamte svojstva opaženih predmeta. S druge strane, majmuni s ozljedama ventralnog i orbitofrontalnog korteksa ne uspijevaju upamtiti vidna svojstva predmeta, npr. oblik, boju, ali i dalje uspješno pamte mjesto na kojem su taj predmet nakratko spazili. Snimanje aktivnosti pojedinačnih neurona u ta dva područja prefrontalnog korteksa potvrđuje opisane funkcionalne razlike – polje 46 je specijalizirano za



Slika 42-3. Pojednostavljeni dijagram osjetnih (vidnih – polje 19, te slušnih – *sulcus temporalis superior*, STS), paralimbičkih (*cingulum anterior*, CA, tj. polje 24; *cingulum posterior*, CP + *cortex retrosplenialis*, CR i *gyrus parahippocampalis*, GPh) i prefrontalnih (polje 46) projekcija u polje 7a (zbog jednostavnosti su izostavljena brojna kortikalna polja – npr. orbitalna, dorzomedijalna, premotorička). Pojednostavljeno prema Goldman-Rakic 1988.

radno pamćenje prostornih podataka, a polja 11-13 su specijalizirana za radno pamćenje neprostornih podataka. Nadalje, polje 46 je povezano s odgovarajućim vidnim poljima moždane kore (polja M-sustava u tjemenu reznju, za prepoznavanje kretanja i položaja) preko posrednika u tjemenu reznju; polja 11-13 su povezana s odgovarajućim vidnim poljima (polja P-sustava u sljepoočnom reznju, za prepoznavanje oblika i boja) preko posrednika u sljepoočnom reznju. Snimanjem moždanog protoka krvi, većinu tih nalaza na ljudskom mozgu je potvrdio Per Roland, a posljednjih godina (uz primjenu naprednijih metoda) i drugi istraživači.

Posebna obilježja sustava radnog pamćenja

Radno pamćenje je vrsta pamćenja što je aktivna i mjerodavna tek u kratkom razdoblju – obično nekoliko sekundi. Običan je primjer kratkotrajno upamćivanje novog telefonskog broja, kojeg pamtimo samo dok ga pozivamo. Po tom mjerilu (privremena korisnost ili značajnost), radno pamćenje razlikujemo od semantičkog ili proceduralnog pamćenja, kojim se dva povezana (asocirana) podatka odlažu u “moždanu arhivu”. Nasuprot takvom pamćenju, radno pamćenje je proces prizivanja i ispravne uporabe takvih stečenih znanja. Glavnu ulogu u procesima radnog pamćenja ima prefrontalna moždana kora. Naravno, ponašanje što je upravljano upamćenim zapravo je odraz aktivnosti brojnih neuronskih sustava – razumijevanje uloge prefrontalnog korteksa je tek prvi korak u poznavanju tih procesa. Iako se radno pamćenje može uspješno istraživati i u ljudi, ključne spoznaje o neurobiološkom ustrojstvu sustava radnog pamćenja i ulozi prefrontalne moždane kore dobivene su tijekom pokusa na majmunima. Potanku analizu uloge prefrontalnih neurona u procesima pamćenja omogućila je okulomotorička verzija klasičnog **testa odgođenog odgovora** (engl. *delayed-response task*). U takvom pokusu, majmun fiksira središnju točku televizijskog zaslona i uvježban je da tu točku i dalje fiksira

tijekom kratkotrajne (0,5 sec) pojave podražaja i tijekom susljednog **razdoblja odgode** (3-5 sec). Tek potom majmun pogled usmjeri u onu točku vidnog polja u kojoj se prethodno pojavio podražaj. U ispravno provedenom pokusu, to usmjeravanje pogleda majmuna je vođeno isključivo pamćenjem mjesta na kojem se podražaj pojavio. Pored toga, moguće je (primjenom perimetrije) mapirati pamćenje ciljnih točaka u točno određenim dijelovima vidnog polja, točno nadzirati vremenski slijed događaja i precizno mjeriti latenciju odgovora, te putanju, brzinu i amplitudu očnih pokreta.

Prefrontalni neuroni imaju memorijska polja

Takvim je pokusima dokazano da prefrontalni neuroni imaju **memorijska polja**, što se definiraju kao oni položaji podražaja u vidnom polju na koje dotični neuron reagira najvećom frekvencijom okidanja akcijskih potencijala, tj. kodira samo tu prostornu točku vidnog polja. Nakon pojave i nestanka podražaja u svom memorijskom polju, takav neuron ostaje tonički aktivan tijekom razdoblja odgode (3-5 sec) a potom se njegova aktivnost naglo prekida – usporedno s početkom pokreta očiju prema toj točki. Bitno je da se taj neuron aktivira svaki put kad majmun mora upamtiti tu točku vidnog polja, ali se ne aktivira kad majmun mora upamtiti neku drugu točku vidnog polja. Štoviše, kad se podražaj pojavi u dijametralno suprotnoj točki vidnog polja, aktivnost neurona je inhibirana – prefrontalni neuroni imaju oponentna memorijska polja baš kao što neki vidni neuroni imaju kolor-oponentna receptivna polja!

Tu aktivaciju prefrontalnih neurona tijekom zadataka što uključuju radno pamćenje, najpogodnije je smatrati odrazom tekućih (engl. *on-line*) informacija. Nadalje, obrasci aktivnosti različitih prefrontalnih neurona vezani su uz tri podfunkcije radnog pamćenja – bilježenje podražaja, upamćivanje i motorički odgovor. Neki prefrontalni neuroni se fazno aktiviraju pri pojavi vidnog podražaja, neki se tonički aktiviraju tijekom razdoblja odgode (položaj podražaja se održava *on-line*, tj. *privremeno pamti*), a neki se fazno reaktiviraju pri početku pokreta upravljanog onim što je upamćeno.

Vodoravne ekscitacijske i okomite inhibicijske veže unutar radijalnih kolumni prefrontalnih neurona omogućuju nastanak memorijskih polja

Neurotransmitter piramidnih neurona je glutamat, a inhibicijskih interneurona je GABA. Interakcije piramidnih i nepiramidnih neurona imaju ključnu ulogu u oblikovanju memorijskih polja prefrontalnih neurona. Tijekom opisanih pokusa, pokazano je da interneuroni reagiraju odabirno na smjer te da su obrasci aktivnosti susjednih piramidnih (ili nepiramidnih) neurona često nasuprotni – dok se neuron u jednoj radijalnoj kolumni aktivira, neuron susjedne kolumne se inhibira. To pokazuje da su procesi inhibicije prema naprijed (*feed-forward inhibition*) bitni za nastanak memorijskih polja prefrontalnih neurona. Nadalje, piramidni neuroni srodnih kolumni su međusobno povezani dugim vodoravnim aksonskim kolateralama. U prefrontalnom korteksu rezus majmuna, od takvih se vodoravnih kolaterala (aksoni neurona II., III. i V. sloja) odvajaju čuperci sinaptičkih završetaka u pravilnim razmacima, pa tako nastaju uski (220-400 μ m) i vrlo dugi

(7-8 mm!) tračci čuperaka sinaptičkih završetaka (kolumne) – nalik kolumnama kortikokortikalnih aksona ili orijentacijskim kolumnama u vidnom kroteksu. Pritom se čini da funkcionalno srodni prefrontalni piramidni neuroni jedni druge izravno ekscitiraju, dok funkcionalno različiti piramidni neuroni jedni druge neizravno inhibiraju (preko inhibicijskih interneurona).

Dopaminski aferentni aksoni moduliraju aktivnost prefrontalnih neurona

Prefrontalna moždana kora prima brojne aferentne dopaminske aksone iz VTA (= A10) mezencefalona. I tu (kao i u motoričkom i cingularnom korteksu) dopaminski aksoni prave simetrične sinapse na dendritičkim spinama piramidnih neurona, a na tim istim spinama su smještene i ekscitacijske asimetrične glutamatne sinapse. Tako nastaju sinaptičke trijade, što dopaminskom sustavu omogućuju da modulira ekscitacijski prijenos impulsa između piramidnih neurona – pa time i izlazne funkcije moždane kore. Nadalje, prefrontalni neuroni imaju posebno mnogo dopaminskih D1 receptora i ti su receptori smješteni upravo na membrani dendritičkih spina. Stoga dopamin (i njegovi agonisti ili antagonisti) preko tih receptora može mijenjati aktivnost prefrontalnih neurona uključenih u spoznajne funkcije, npr. mišljenje i pamćenje.

To je posebno važno za razumijevanje patologije duševnih bolesti, npr. shizofrenije. Pokazano je primjerice da infuzija agonista glutamatnih receptora u prefrontalni korteks majmuna pojačava lučenje dopamina u tom dijelu korteksa, te da taj dopamin inhibira okidanje akcijskih potencijala piramidnih neurona. S druge strane, na kriškama ljudske moždane kore *in vitro* je pokazano da dopamin pospješuje ekscitacijski učinak agonista glutamatnih NMDA-receptora i da se taj učinak može poništiti primjenom antagonista dopaminskih D1 receptora.

U prilog novijim hipotezama o poremećenoj dopaminsko-glutamatnoj interakciji u prefrontalnom korteksu bolesnika sa shizofrenijom govore i sljedeći nalazi. Glavni poremećaji spoznajnih funkcija, emocija i motivacije u shizofreniji vrlo su nalik poremećajima do kojih dovode ozljede frontalnog režnja – poremećajima mišljenja, poremećajima pozornosti, nedostatku inicijative, planova i ciljeva, poremećajima emocionalnog života. Štoviše, nedavno je pokazano da shizofreni pacijenti pate od iste vrste poremećaja radnog pamćenja za usmjerene očne pokrete kao i majmuni s ozljedama dorzolateralnog prefrontalnog korteksa.

Ukratko, čini se da je prefrontalna moždana kora sjedište radnog pamćenja, te da je baš ta vrsta pamćenja poremećena u shizofreniji. Važnu ulogu u nastanku tog poremećaja imale bi promijenjene interakcije dopamina i glutamata u sinaptičkim trijadama na dendritičkim spinama prefrontalnih piramidnih neurona.

Evolucijsko značenje sustava radnog pamćenja

Radno pamćenje naizgled nema vitalnu funkciju – što je zadržavajuće u privremenom upamćivanju nevažnog telefonskog broja? No, izgled vara, a do zabune dolazi uglavnom zbog nesvjesnog uspoređivanja prolaznog radnog pamćenja s dugoročnim pamćenjem. Naime, sposobnost radnog pamćenja je izraz sposobnosti mozga da u svijest prizove upamćene podatke u odsutnosti bilo kakvih izvanjskih i izravnih podražaja – i to je možda najbitniji

evolucijski napredak moždanog ustrojstva! Za većinu životinja, a i ljudi pod određenim okolnostima, što nije gledano nije niti mentalni sadržaj (daleko od očiju – daleko od srca). Radno pamćenje je ona vrsta neuralnog mehanizma (i psihološkog procesa) što **omogućuje povezanost i kontinuitet prošlih iskustava** (pamćenje kao stečevina procesa upamćivanja) **i trenutnih djelovanja**. Primjerice, radno pamćenje je uključeno u sve vidove spoznajne i jezične “obrade podataka” i ima ključnu ulogu i u oblikovanju i u razumijevanju rečenica (koje slušamo ili ih izgovaramo). Isto tako, radno pamćenje ima ključnu ulogu u mentalnoj aritmetici, igranju šaha i sličnih igara, maštanju, smišljanju planova – ukratko, u svim našim spoznajnim procesima.