

ANDRZEJ WRÓBEL

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
Zakład Neurofizjologii,*

Pasmo beta a uwaga wzrokowa*Streszczenie*

Pasma alfa, beta i gamma w zapisie elektroencefalograficznym są od dawna wyróżniane w opisach klinicznych ze względu na przypisywane im znaczenie funkcjonalne. Dane doświadczalne wskazują na to, że aktywność neuronalna w tych pasmach nie jest tłumiona na drodze wstępującej z siatkówki do wyższych pięter układu wzrokowego. Nasze wyniki dowodzą, że połączenia zwrotne z kory wzrokowej do ciała kolankowatego bocznego mają wbudowany mechanizm synaptycznego wzmocnienia, który powoduje że korowy sygnał beta aktywuje komórki wzgórza zwiększając strumień informacji wzrokowej na wstępującej drodze wzrokowej. Podobne mechanizmy wzmocnienia zwrotnego istnieją prawdopodobnie również między wyższymi piętrami tej drogi. W doświadczeniach behawioralnych wykazaliśmy, że aktywność beta przekazywana połączeniami korowo-wzgorzowymi jest wyrazem wzbudzenia układu wzrokowego w stanie uwagi. Na podstawie opisanych wyników przedstawiono hipotezę dotyczącą funkcjonalnego znaczenia aktywności w pasmach alfa, beta i gamma. Proponuje ona, że pasmo alfa wyraża stan ogólnego wzbudzenia układu wzrokowego, pasmo beta stan uwagi wzrokowej, a pasmo gamma umożliwia percepcje.

Beta band and visual attention*Abstract*

The Alpha (8-13 Hz), beta (15-25 Hz) and gamma (30-60 Hz) electroencephalographic bands have been long studied in clinical research because of their putative functional importance. Old experimental results indicated that repetitive stimulation of the visual pathway evoked synchronous responses at the cortical level with gain depending on frequency: oscillations within relevant bands were less damped at subsequent processing levels than others. Our results show that in the cat cortico-geniculate feedback has a build-in potentiation mechanism acting at around beta frequency which activates thalamic cells and may thus lower the threshold for visual information transmission. We have also shown that enhanced beta activity is propagated along this feedback pathway solely during attentive visual beha-

P., Miller, S., Bedi, G., Byma, G., Wang, X., Nagarajan, S., Schreiner, C., Jenkins, W., Merzenich, M. (1996). Language comprehension in language-learning impaired children improved with acoustically modified speech. *Science*, 271, 81-84.

büchel, N., Wittmann, M., Pöppel, E. (1996). Timing in perceptual and motor tasks after disturbances to the brain. W: M.A. Pastor, J. Atrieda (red.), *Time, Internal Clocks and Movement* (s. 281-303), Amsterdam, Elsevier.

büchel, N., Wittmann, M., Szelağ, E. (1999 a). Temporal constraints of perceiving, generating and integrating information: clinical evidence. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 14, 167-182.

büchel, N., Wittmann, M., Strasburger, H., Szelağ E. (1999 b). Auditory temporal-order judgement is associated in brain damaged patients with posterior regions of the left cortical hemisphere. *Neuroscience Letters*, 264, 169-171.

h, M., Kazenwadel, J., Krüger, H. (1992). A universal constant in temporal segmentation of human speech. *Naturwissenschaften*, 79, 479-480.

Health Organization (1977). Manual of the international statistical classification of diseases, injuries and causes of death. Geneva: World Health Organization.

rior. This activity consists of 300 ms to 1 s long bursts which tend to correlate in time with gamma oscillatory events. Beta bursting activity spreads to all investigated visual centers, including the lateral posterior and pulvinar complex and higher cortical areas. Other supporting data on enhanced beta activity during attentive-like behavior of various species including man, are discussed. Finally, we put forward a general hypothesis which attributes the appearance of oscillations within alpha, beta and gamma bands to different activation states of the visual system. According to this hypothesis alpha activity expresses idle arousal of the system while, beta bursts shift the system to an attention state that consequently allows for gamma synchronization and perception.

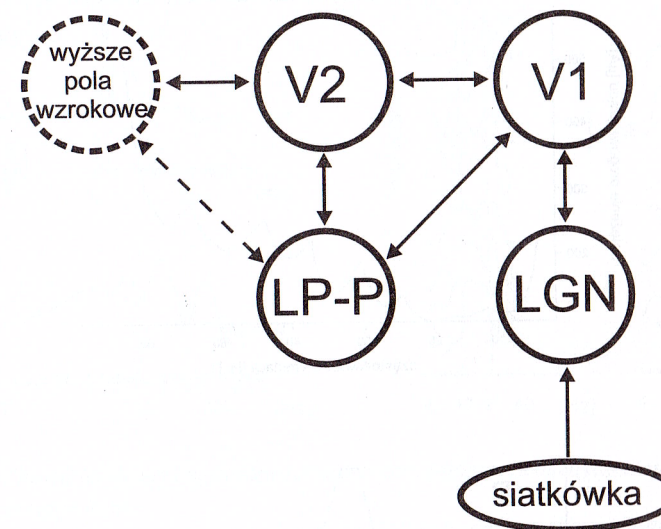
Wstęp: Badania elektrofizjologiczne mózgu

Czynność elektryczną mózgu zarejestrowano po raz pierwszy pod koniec ubiegłego wieku (Caton, 1875; Beck, 1891). Prowadzone od tego czasu intensywne badania wykazały, że czynność ta powstaje w wyniku przekazywania informacji w sieci neuronowej, a więc obrazuje funkcjonowanie mózgu. Innymi słowy, aby zrozumieć pracę mózgu należy rozszyfrować kod jego aktywności elektrycznej. Trudność polega na tym, że mózg człowieka zawiera ponad sto miliardów neuronów a liczba połączeń między nimi jest ponad tysiącrotnie większa i ulega ciągłym, dynamicznym zmianom zarówno trwałym - w wyniku uczenia, jak i chwilowym - w zależności od kontekstu. Aby zrozumieć ten skomplikowany system bada się aktywność elektryczną przy pomocy elektrod umieszczonych w wybranych strukturach mózgu zwierząt. W obecnym stanie techniki możemy rejestrować jednocześnie aktywność zaledwie kilkunastu wybranych neuronów albo wiele lokalnych potencjałów polowych (ang. *local field potentials*, *LFP*), które wyrażają uśrednioną czynność elektryczną przynajmniej kilkudziesięciu (lub nawet milionów, jak w sygnale *EEG*) komórek. W ostatnich latach osiągnięto znaczące wyniki przy pomocy obu metod badawczych a ich porównanie prowadzi do podobnych wniosków (Steriade, 1993; Arieli i in., 1995). Niniejsza rozprawa skupia się na analizie potencjałów polowych, które lepiej obrazują globalne mechanizmy modulacyjne (takie jak uwaga) i mają bezpośrednie odniesienie do sygnałów *EEG*, rejestrowanych z elektrod naczaskowych u ludzi.

Powszechnie przyjmuje się, że potencjał polowy (*LFP*, *EEG*) można opisać jako sumą komponent oscylacyjnych różnej częstotliwości. Naturalnym sposobem opisu takiego sygnału jest podanie częstotliwości i amplitudy rytmów składowych. Zazwyczaj przedstawia się go w postaci histogramu fourierowskiego, w którym na osi rzędnych zaznacza się amplitudę (lub jej kwadrat, nazywany wtedy mocą sygnału) odpowiedniej częstotliwości składowej (por. Rys. 3,6,9). Moc sygnału polowego o odpowiedniej częstotliwości zależy od siły pobudzenia komórek oraz od synchronizacji ich aktywności: im więcej neuronów jest pobudzonych w tym samym rytmie tym odbierany sygnał zbiorczy ma większą amplitudę.

Częstotliwości rezonansowe w układzie wzrokowym

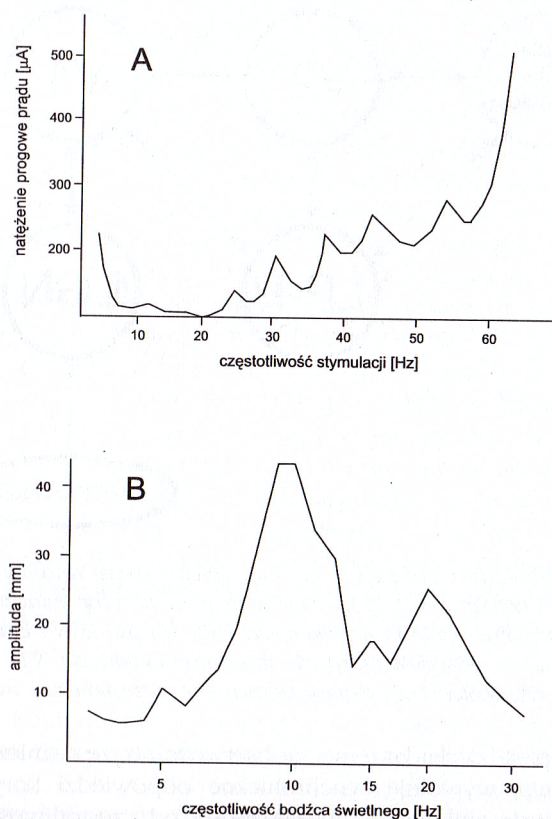
Układ wzrokowy ssaków ma strukturę hierarchiczną (Rys. 1). Pobudzenie receptorów powoduje powstanie sygnału elektrycznego, który poprzez komórki dwubiegunowe i zwojowe siatkówki przekazywany jest w formie ciągów potencjałów czynnościowych do ciała kolankowatego bocznego (ang. *lateral geniculate nucleus*, *LGN*), a następnie do pierwszorzędowej kory wzrokowej (ang. *primary visual cortex*, *V1*). Komórki każdego piętra tego układu podlegają oddziaływaniom hamującym poprzez interneuronalne pętle sprzężeń zwrotnych. Dodatkowo, na poziomie korowo-wzgorzowym działają pętle sprzężeń zwrotnych pobudzających (patrz niżej). Taka sieć sprzężeń zwrotnych powoduje, że sygnał z siatkówki przed osiągnięciem kory wzrokowej może być wielokrotnie modulowany w domenie częstotliwości.



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

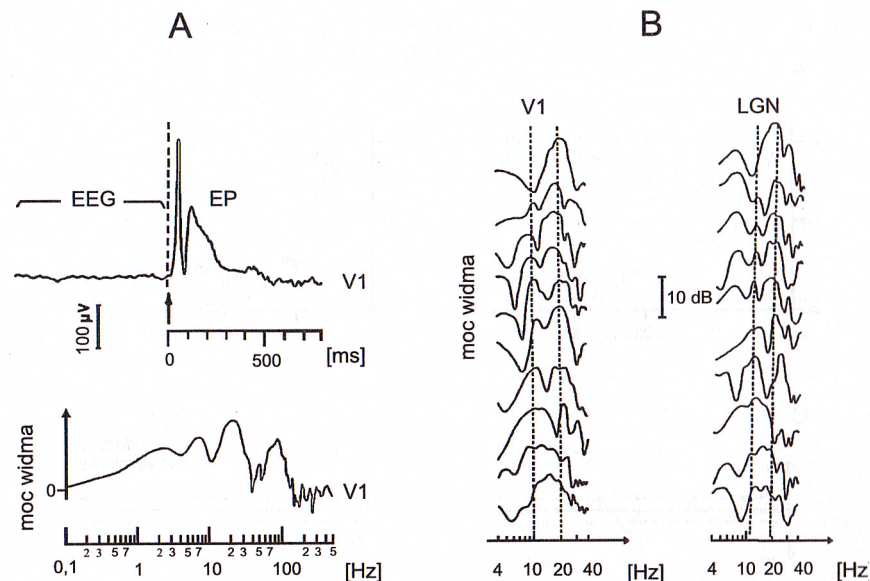
Już ponad pięćdziesiąt lat temu zaobserwowano, że rytmiczna stymulacja drogi wzrokowej wywołuje synchroniczne odpowiedzi kory wzrokowej, których amplituda zmienia się w zależności od częstotliwości drażnienia. Stwierdzono na przykład, że próg natężenia prądu, którym przy drażnieniu nerwu wzrokowego u ludzi można wywołać wrażenie błysków świetlnych jest najmniejszy przy częstotliwości około 20 Hz, a dodatkowe lokalne minima obserwuje się w zakresie 10 i powyżej 30 Hz (Schwartz, 1947; Motokawa i Ebe, 1953, Rys. 2A). Fizjologiczne pomiary w tym zakresie wykonano

stymulując siatkówkę modulowanym sinusoidalnie światłem. Okazało się, że światło modulowane w rytmie 10 i 20 Hz wywołuje wysokoamplitudowe wahania sygnału EEG odbieranego z odprowadzeń potylicznych podczas gdy inne częstotliwości są tłumione i nie wywołują odpowiedzi w korze (Utlett i Johnson, 1958, Rys. 2B; Montagu, 1967; Lopes da Silva 1970a). Wykazano również, że modulacja taka zachodzi już w sieci neuronowej siatkówki (Hughes i Maffei, 1965) i ma coraz mocniejszy współczynnik tłumienia wysokich częstotliwości w LGN i V1 (Spekreijse i in., 1971). W układzie z pobudzającymi sprzężeniami zwrotnymi tłumienie jest niezbędne dla zapewnienia stabilności. Jego realizację zapewniają oddziaływania hamujące, zarówno zwrotne jak i oboczne (Ahlsen i in., 1985). Rozregulowanie mechanizmu tłumienia może wzbudzać w takim systemie wyładowania epileptyczne. W naszych badaniach stwierdziliśmy, że drażnienie elektryczne destabilizuje pętlę korowo-kolankowatą układu wzrokowego wywołując w niej oscylacje rezonansowe o częstotliwości około 20 Hz (Wróbel i in., 1998).



Rys. 2. A, Próg drażnienia elektrycznego nerwu wzrokowego przy którym badani odbierali wrażenia wzrokowe. (wg. Motokawe i Ebe 1953); B, zmiany amplitudy EEG z odprowadzenia potylicznego podczas stymulowania siatkówki badanej osoby światłem o intensywności zmieniającej się sinusoidalnie z różną częstotliwością (wg. Utlett i Johnson, 1958).

W latach siedemdziesiątych Basar zastosował metodę rozkładu fourierowskiego do analizy pojedynczych potencjałów wywołanych (ang. *evoked potential, EP*) odbieranych z różnych struktur układu wzrokowego zwierząt. Okazało się, że sygnał EP rejestrowany z ciała kolankowatego bocznego i kory wzrokowej kotów jest najsilniejszy w zakresie 20 i 10 Hz (Basar, 1980, Rys. 3). Wszystkie opisane eksperymenty wydają się wskazywać, że sygnał elektryczny w układzie wzrokowym ssaków jest przekazywany lepiej w wyróżnionych pasmach częstotliwości (ok. 10, 20 i powyżej 30 Hz), które z tego powodu można nazwać pasmami rezonansowymi.



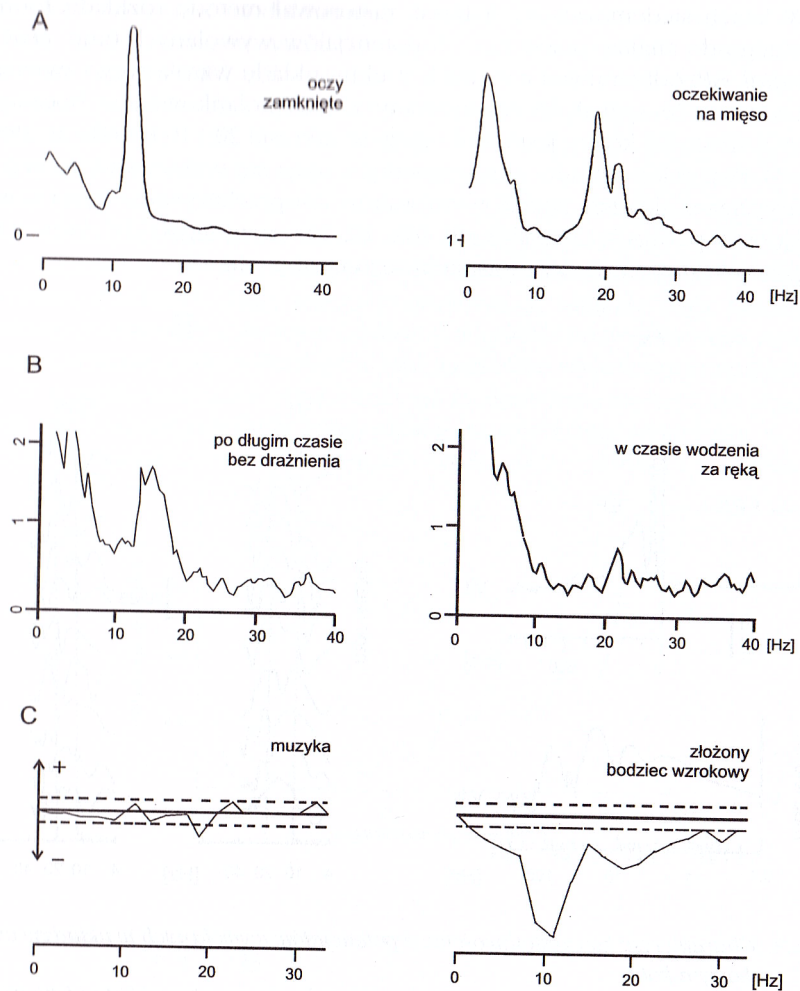
Rys.3. Charakterystyka częstotliwościowa potencjałów wywołanych w układzie wzrokowym kota.

A, uśredniony potencjał wywołany (EP) w korze wzrokowej kota i jego widmo mocy;

B, widma mocy wyliczone z kolejnych potencjałów wywołanych rejestrowanych w korze wzrokowej (V1) i ciele kolankowatym bocznym (LGN). Linia przerywaną zaznaczono częstotliwości w których pasma rezonansowe mają największą średnią amplitudę (wg. Basar, 1980).

Funkcjonalne znaczenie pasm rezonansowych

Długoletnie obserwacje kliniczne pokazały, że w różnych stanach funkcjonalnych mózgu moc rejestrowanego sygnału EEG zmienia się w zakresie określonych pasm częstotliwości. Największe zainteresowanie w ostatnich latach skupia się na pasmach alfa (8-13 Hz), beta (15-25 Hz) i gamma (30-60 Hz). Pierwsze obserwacje funkcjonalne wydawały się wskazywać, że



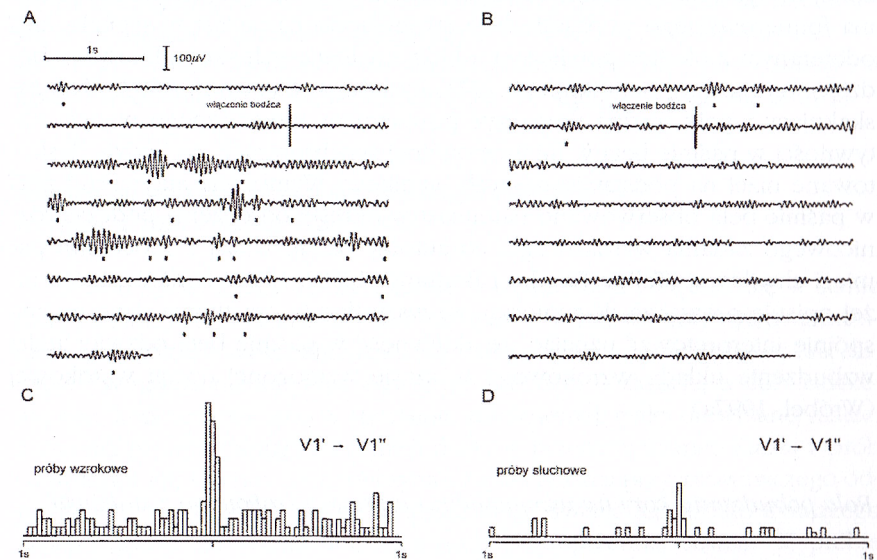
Rys. 4. A, widma mocy aktywności kory wzrokowej psa rejestrowanej przy zamkniętych oczach oraz podczas uważnego wpatrywania się w otwór ekranu, w którym ma się pojawić kawałek mięsa (wg. Lopes da Silva i in., 1970; 1991);

B, widma amplitudowe potencjału polowego rejestrowanego z czuwającego preparatu pretrygeminalnego kota w stanie habituacji i podczas odruchu wodzenia oczu za ręką eksperymentatora (Wróbel i Bekisz, niepubl.);

C, średnie różnice widm częstotliwościowych EEG rejestrowanego z kory politycznej w stanie spoczynku oraz podczas słuchania muzyki i oglądania plakatów (32 badanych w wieku 11-13 lat; wg. Giannitrapani, 1970).

ogólnemu wzbudzeniu towarzyszy spadek mocy w niskoczęstotliwościowym paśmie alfa EEG (Berger, 1930) co nazywano ogólnie desynchronizacją EEG. Wraz z zwiększeniem rozdzielczości aparatury odbiorczej okazało

się jednak, że dla wzbudzenia kory charakterystyczny jest przede wszystkim spadek amplitudy wolnych oscylacji w zakresie 1-4 Hz, a moc widma w paśmie alfa może w tych warunkach nawet wzrastać (Childers i Perry, 1970; Herculano-Houzel i in., 1999). Wzbudzeniu kory towarzyszy często pojawienie się oscylacji w pasmach beta i gamma, co sugeruje, że rejestrowane zbiory neuronów synchronizują swą aktywność w wyższych zakresach częstotliwości (v. Stein i in., 1993; Steriade, 1993; Bekisz i Wróbel, 1993; 1999; Herculano-Houzel i in., 1999). Interesujące z tego względu są obserwacje wydatniejszych rytmów beta u osób łatwo przypominających sobie obrazy wzrokowe w porównaniu do osób bez wyobraźni wzrokowej (Mundy-Castle, 1951; v. Stein i in., 1993). Zdolność ta koreluje również z mocą obserwowanego widma alfa (Mundy-Castle, 1951).



Rys. 5. A, B, zwiększenie amplitudy i częstotliwości pojawiania się paczek aktywności beta w korze wzrokowej kota w czasie wykonywania zadania różnicowania wzrokowego (A) i słuchowego (B). Kolejne osiem rzędów rejestracji przedstawia ciągły zapis z tej samej elektrody umieszczonej w korze wzrokowej (V1') w czasie, gdy kot z uwagą oczekiwał na bodziec różnicowy odpowiedniej modalności; C, D, korelacja paczek oscylacji (zaznaczonych pionowymi znacznikami w A i B) rejestrowanych przez dwie elektrody w V1 (drugiej rejestracji nie pokazano na rysunku) w czasie zadania wzrokowego (C) i słuchowego (D). Sygnał lokalnego potencjału polowego w A i B przefiltrowano w paśmie 16-24 Hz (wg. Wróbel 1997b).

Obecnie przyjmuje się powszechnie, że pasmo alfa odzwierciedla aktywność sieci neuronowej w stanie zrelaksowanego wzbudzenia (Childers i Perry, 1970; Lopes da Silva, 1990; Steriade i in., 1990; Steriade, 1993; Vanni i in., 1997; Castro-Alamancos i Connors, 1997) a oscylacje o częstotliwości gam-

ma służyć synchronizacji zespołów komórkowych w procesie percepcji (Rokies, 1999). Funkcjonalna rola pasma beta nie została dotychczas jednoznacznie określona (Steriade, 1993).

Wydatną aktywność w paśmie beta rejestrowano z kory wzrokowej psa podczas oczekiwania na bodziec (Lopes da Silva, 1970b, Rys. 4A) oraz z elektrod potylicznych u człowieka w trakcie kognitywnych zadań wzrokowych (Ray i Cole, 1985). Nasze badania przeprowadzone na czuwającym preparacie kota pretrygeminalnego wykazały, że aktywność beta pojawia się w układzie wzrokowym w trakcie odruchu wodzenia za bodźcem, któremu towarzyszy aktywacja mechanizmu uwagi (Wróbel i Bekisz, dane niepublikowane, Rys. 4B). Wstępne dane uzyskane na małpach sugerują również, że aktywność beta w korze wzrokowej charakteryzuje stan wzmożonej uwagi u małp (Graille i Rougel-Buser, 1996). Zmniejszenie mocy widma fourierowskiego w paśmie beta stwierdzono natomiast w sygnale EEG odbieranym z okolicy potylicznej u ludzi analizujących skomplikowany bodziec wzrokowy (Giannitrapani, 1971, Rys. 4C; v. Stein i in., 1993). Ten zaskakujący wynik można tłumaczyć powstaniem specyficznego wzorca aktywności w paśmie beta w miejsce ogólnej synchronizacji, co będzie dyskutowane niżej na podstawie naszych wyników. Wzmoczoną aktywność EEG w paśmie beta obserwowano natomiast w okresie odroczenia podczas różnicowego zadania wzrokowego, co autorzy badań wiążą z procesami pamięci chwilowej (Tallon-Baudry i Bertrand, 1999). Nasze badania, które niżej opisuję prowadzą do wniosku, że wszystkie te cząstkowe dane można spójnie interpretować uznając, że aktywność w paśmie beta odzwierciedla wzbudzenie układu wzrokowego w czasie wzmożonej uwagi wzrokowej (Wróbel, 1997a).

Rola pobudzenia kory we wzmocnieniu wejścia wzrokowego z siatkówki

W układach sensorycznych ośrodkowego układu nerwowego ssaków, neurony wyższych piętér przetwarzania informacji wysyłają projekcję do niższych piętér. Stosunkowo dawno przedstawiono już hipotezę, że układy zstępujące mogą być aktywowane w trakcie wzmożonej uwagi (Adrian, 1953; Hernandez-Peon, 1966; Singer, 1977), lecz dopiero w ostatnich latach odkryto mechanizmy leżące u podłoża takiej kontroli zwrotnej (Lindström i Wróbel, 1990; McCormick i von Krosigk, 1992). Z powodu znacznego skomplikowania połączeń na wyższych piętérach analizy wzrokowej (Kaas, 1993; Zeki, 1993) mechanizmy takie zbadaliśmy najpierw na poziomie połączeń korowo-kolankowatych (Lindström i Wróbel, 1990).

Wstępujące włókna komórek przekaźnikowych ciała kolankowatego bocznego (LGN) kota dają kolaterale do komórek piramidowych warstwy szóstej kory wzrokowej (VI). Komórki te, wysyłają swoje aksony z powrotem do LGN (Rys. 1), gdzie ich synapsy stanowią ponad połowę wszystkich synaps pobudzeniowych (Montero, 1991; Wilson i in., 1984). Metodą rejestracji wewnątrzkomórkowych udało nam się pokazać, że synapsy włókien

korowo-wzgórzowych w LGN posiadają mechanizm wzmocnienia częstotliwościowego (Lindström i Wróbel, 1990), które osiąga maksymalną wartość przy częstotliwości 20 Hz. Odkrycie tego mechanizmu pozwoliło nam 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 (Lindström i Wróbel, 1990; Musiał i in., 1997).

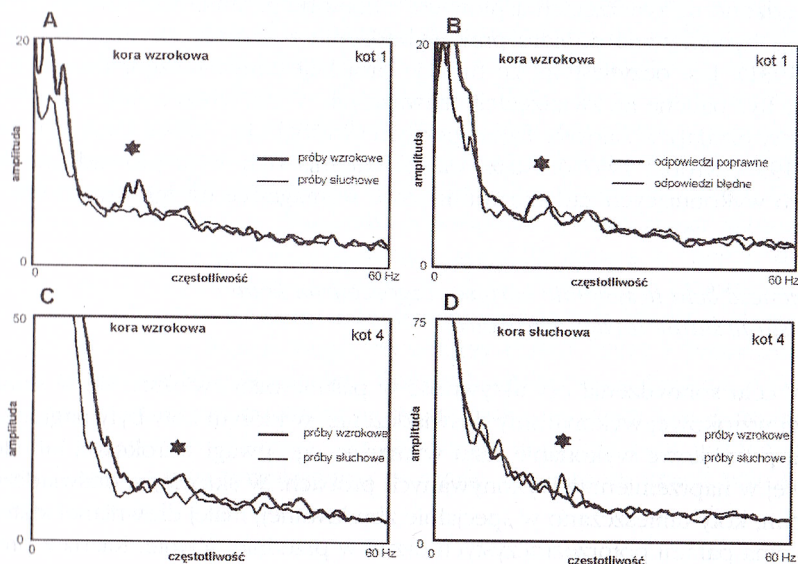
Rola bogatej i potencjalnie silnej drogi korowo-kolankowatej przez długi czas nie była określona (Geisert i in., 1991; Kalil i Chase, 1970) gdyż badania prowadzono na zwierzętach uśpionych, a komórki piramidowe warstwy 6 zaczynają być aktywne dopiero przy wybudzaniu z narkozy (Livingston i Hubel, 1981). Jest oczywiste, że funkcje projekcji korowo-wzgórzowych powinny być badane na zwierzętach czuwających w których komórki piramidowe kory działają w zakresie fizjologicznym (Wróbel i in., 1994a; Gray i Di Prisco, 1997; Wróbel 1997b). Nasze dalsze badania były więc prowadzone na kotach wykonujących zadanie warunkowe wymagające uwagi wzrokowej.

Aktywność beta w systemie korowo-wzgórzowym kota wzrasta w stanie uwagi wzrokowej

W celu sprawdzenia czy aktywność w paśmie beta zwiększa się w stanie uwagi wzrokowej wykonaliśmy doświadczenie, w którym koty były nagradzane za prawidłowe wykonanie testu wymagającego uwagi wzrokowej lub słuchowej w naprzemiennie wykonywanych próbach. W skrócie, w doświadczeniu tym, koty umieszczano w specjalnie zbudowanej, małej drewnianej klatce, z dwoma parami półprzezroczystych drzwi w przedniej ścianie. Każda z prób (wzrokowa lub słuchowa) rozpoczynała się od bodźca przygotowawczego 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, w serii przypadkowej, a naciśnięcie odpowiednich drzwi umożliwiała zwierzęciu dostęp do nagradzającego kawałka mięsa. Analogicznie, krótki (1 s) szum z głośników umieszczonych w bocznych ścianach, pozwalał zwierzęciu rozwiązać zadanie różnicowania słuchowego. W opisanym schemacie doświadczalnym, wzrokowy lub słuchowy bodziec przygotowawczy miał na celu wzbudzenie uwagi w odpowiednim układzie sensorycznym, która powinna utrzymywać się przez czas odroczenia aż do prezentacji bodźca różnicowego.

Lokalne potencjały polowe (LFP) rejestrowano przy pomocy elektrod zaimplantowanych do różnych okolic kory wzrokowej (projekcyjnej i pozaprojekcyjnej), ciała kolankowatego bocznego (LGN) i kompleksu jądra tylnobocznego i poduszki (ang. *lateral posterior and pulvina complex, LP-P*, Rys. 1) oraz projekcyjnej kory słuchowej (Bekisz i Wróbel, 1993; Wróbel 1997a; 1997b; Wróbel i in., 1994a; 1994b). Analiza LFP wykazała, że aktywność beta w spe-

cyfrycznym układzie (wzrokowym lub słuchowym) istotnie wzrasta w okresie między bodźcem przygotowawczym a różnicowym, kiedy koty oczekiwały na bodziec odpowiedniej modalności. W próbach wzrokowych, obserwowaliśmy w tych warunkach zwiększenie amplitudy i częstości pojawiania się krótkich (300 - 1000 ms) paczek oscylacji beta zarówno w *LGN* jak i w *V1* (Bekisz i Wróbel, 1993; Wróbel i in., 1994a; Rys. 5). Co więcej, aktywność tę rejestrowaliśmy w obu strukturach układu wzrokowego tylko w tych próbach, które kończyły się prawidłową reakcją zwierzęcia co dowodzi, że stanowi ona podłoże mechanizmu uwagi w układzie wzrokowym (Rys. 6).

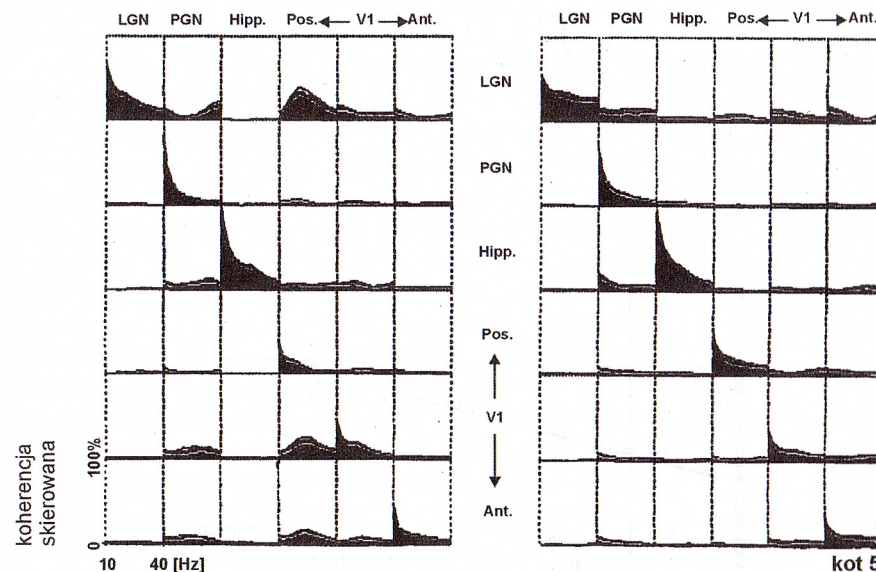


Rys. 6. A, średnie widma amplitudowe wyliczone z sygnałów rejestrowanych z kory wzrokowej kota w czasie wzmoczonej uwagi wzrokowej (gruba linia) i słuchowej (cienka linia) podczas jednej sesji doświadczalnej. Każde widmo było liczone z 14 niezależnych próbek długości 2,5 s, w próbach zakończonych poprawną reakcją zwierzęcia;

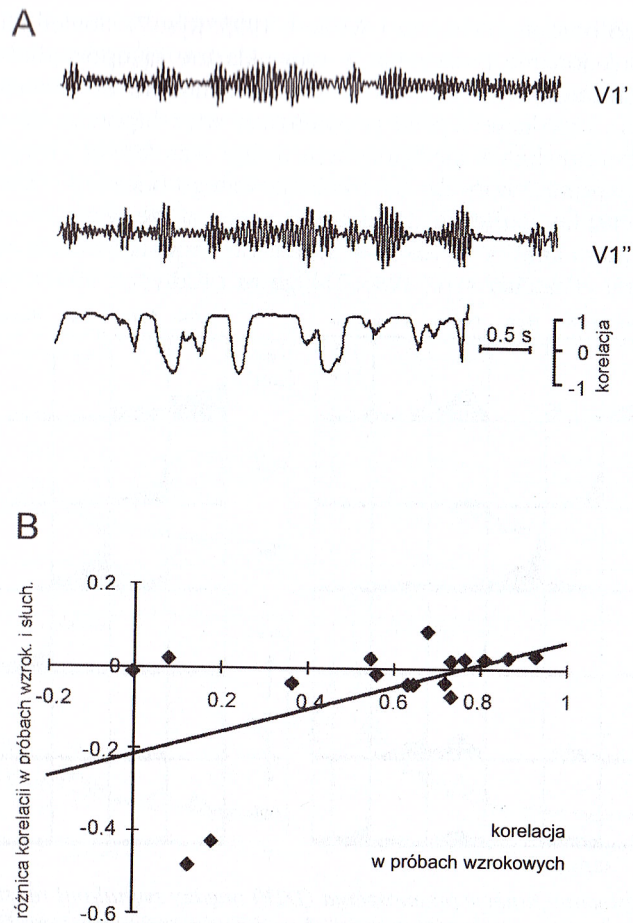
B, porównanie średnich widm amplitudowych potencjałów polowych w czasie poprzedzającym poprawne i błędne reakcje warunkowe, w tej samej sesji; C, D, widma amplitudowe obrazujące zawartość częstotliwościową sygnału rejestrowanego z pierwszorzędowej kory wzrokowej (C) i słuchowej (D) innego kota w czasie 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 istotnie większa w próbach słuchowych niż wzrokowych (wg. Bekisz i Wróbel 1993).

Przy użyciu metody skierowanych funkcji przenoszenia pokazaliśmy następnie, że zgodnie z naszą hipotezą aktywność beta w próbach wymagających uwagi wzrokowej, rozprzestrzenia się z kory wzrokowej do ciała ko-

lankowatego bocznego (Bekisz i Wróbel, 1993, Rys. 7). Stwierdziliśmy również, że funkcjonalne połączenia w tym układzie są uporządkowane zgodnie z organizacją retinotopową (widzenie centralne vs oboczne; Wróbel i in., 1994b). Uzyskane wyniki potwierdzają więc hipotezę, że aktywność beta jest skorelowana z mechanizmem uwagi wzrokowej i rozprzestrzenia się drogą zwrotną z kory do ciała kolankowatego bocznego. Dostępne dane elektroencefalograficzne na ludziach sugerują, że również między wyższymi piętrami analizy wzrokowej sygnał beta rozprzestrzenia się drogami zstępującymi (Thatcher i in., 1986; Takigawa i Kidiyoor, 1991).



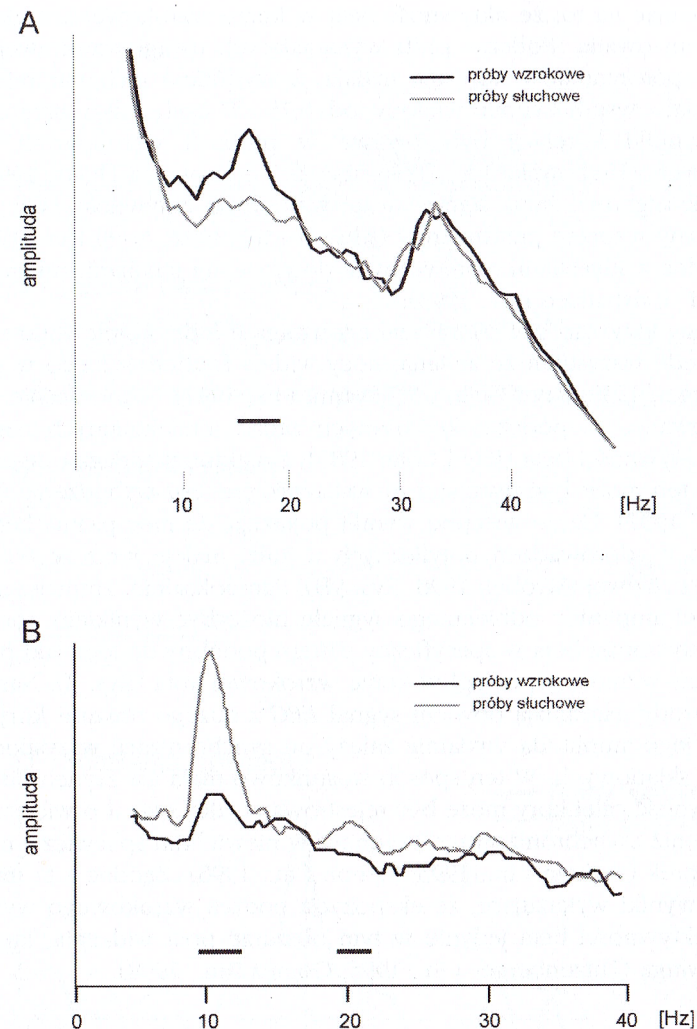
Rys. 7. Skierowane funkcje przenoszenia (DTF) między sygnałami rejestrowanymi z sześciu elektrod zaimplantowanych pod kontrolą fizjologiczną (*LGN*: azymut 2° / elewacja 2° ; *PGN*, jądro nadkolankowate $5^\circ/0^\circ$; trzy elektrody w *V1* od tylnej do przedniej: $0^\circ/2^\circ$, $2^\circ/0^\circ$, $-1^\circ/-2^\circ$). Elektroda hipokampalna (*Hipp.*) znajdowała się w zakręcie zębatym. DTF skierowane z *LGN* do innych punktów rejestracji znajdują się w kolejnych komórkach pierwszej kolumny, a skierowane do *LGN* w pierwszym wierszu, itd. Każda komórka na przekątnej obu macierzy zawiera widmo mocy wyliczone metodą autoregresyjną z sygnału odbieranego przez odpowiednią elektrodę. Wszystkie funkcje są znormalizowane wg. największej wartości, którą przyjęto za 100%. Lewa macierz zawiera funkcje wyliczone z sygnałów rejestrowanych w czasie prób wzrokowych kończących się poprawną reakcją zwierzęcia. Prawa macierz zawiera odpowiednie funkcje wyliczone w próbach słuchowych. Wartość DTF pokazuje moc sygnału odbieranego w punkcie docelowym który jest skorelowany z sygnałem źródłowym. Rozrzut oznaczono wartościami błędów standardowych średniej. Należy zwrócić uwagę na dużą wartość DTF między strukturami wzrokowymi w paśmie beta, w czasie prób wymagających uwagi wzrokowej oraz brak przenoszenia tego sygnału między tymi samymi strukturami, podczas prób słuchowych (wg. Wróbel i in. 1994a).



Rys. 8. A, przykład lokalnych potencjałów polowych (V1', V1'') rejestrowanych jednocześnie przez dwie elektrody w korze wzrokowej kota w trakcie doświadczenia nad różnicowaniem bodźców wzrokowych i słuchowych (por. rys. 5-7) i ich bieżąca korelacja. Oba sygnały zawierają jedynie odfiltrowane pasmo beta (16-24 Hz).

B, Zależność średniej korelacji spontanicznej od różnicy korelacji między pozytywnymi próbami wzrokowymi i słuchowymi. Prosta wyznaczona metodą najmniejszych kwadratów wskazuje na osi odciętych wartość (0,75) powyżej której współczynnik korelacji w próbach wzrokowych rośnie. Dalsze objaśnienia w tekście.

Obserwowany wzrost aktywności beta w korze wzrokowej nie był jednakowo silny we wszystkich rejestrowanych odprowadzeniach. Wyniki te sugerowały, że wzbudzenie kory wzrokowej w procesie uwagi nie jest przypadkowe i podlega specyficznej kontroli. W celu zweryfikowania tej hipotezy obliczyliśmy znormalizowane współczynniki korelacji (bez przesunięcia w czasie, por. Roelfsema i in., 1997) między odfiltrowanymi sygnałami beta ze wszystkich elektrod umieszczonych w korze wzrokowej każdego ze



Rys. 9. A, wzrost amplitudy pasma beta (17-20 Hz) w widmie lokalnego potencjału polowego rejestrowanego w kompleksie jądra tylnobocznego i poduszki wzgórza kota w trakcie oczekiwania na różnicowy bodziec wzrokowy, w porównaniu z widmem sygnału odbieranego podczas oczekiwania na różnicowy bodziec słuchowy. Pozioma linia ponad skalą odciętych oznacza ten zakres częstotliwości, w którym różnica pomiędzy amplitudami widm była istotna ($P < 0,05$). B, średnia aktywność EEG z odprowadzenia potylicznego rejestrowana u osoby badanej w doświadczeniu, którego schemat był podobny do przeprowadzonego na kotach. W okresie oczekiwania na różnicowy bodziec wzrokowy pasmo beta ma istotnie mniejszą amplitudę niż w czasie prób słuchowych.

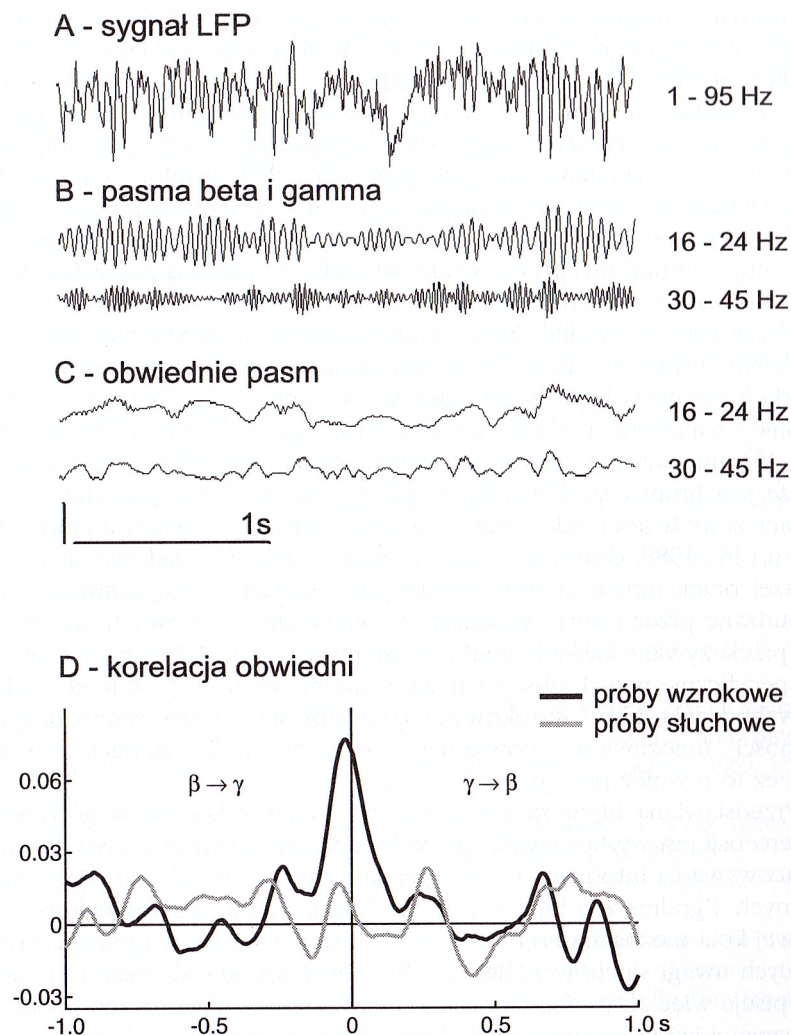
zwierząt. Podczas wykonywania zadań nie związanych z modalnością wzrokową (np. przy różnicowaniu bodźców słuchowych) rejestracje z większości par elektrod charakteryzował dodatni współczynnik korelacji Pearso-

na wskazując na to, że aktywność beta w korze wzrokowej jest globalnie zsynchronizowana. Podczas prób wymagających uwagi wzrokowej większość współczynników korelacji malała, z wyjątkiem tych par rejestracji, które miały współczynnik większy od 0,75. W tych kilku przypadkach współczynniki korelacji były wyższe w próbach wzrokowych niż w słuchowych. (Krakowska i in., 1995, Rys. 8; por. również Llinas, 1994). Taki wynik sugeruje, że w stanie uwagi wzrokowej aktywność beta tworzy specyficzny wzorzec przestrzenny (Ahissar i in., 1992; Arieli i in., 1995) co jest zgodne z sugestiami teoretycznymi dotyczącymi mechanizmu „reflektora uwagi” (Olshausen i in., 1993).

Zmiany aktywności EEG związane z uwagą u ludzi korelowano dotychczas przede wszystkim ze zmianą mocy widma fourierowskiego w paśmie alfa (Berger, 1930; Ray i Cole, 1985; Vanni i in., 1997). Jednocześnie jednak obserwowano, że podczas konkretnych zadań intelektualnych następuje wzrost aktywności beta (Ray i Cole, 1985), a niektórzy badacze sugerowali, że efekt ten może być uważany za wskaźnik procesu wzbudzenia (Cardenas i in., 1997). Nasze wstępne wyniki pokazują, że moc pasma beta rejestrowana z odprowadzeń potylicznych u ludzi maleje wraz ze wzrostem uwagi wzrokowej (Wróbel, 1998, Rys. 9B). Paradoksalnie, zmniejszenie sumarycznej amplitudy odbieranego sygnału może być wynikiem porządkowania aktywności beta w specyficzny pattern podobny do tego jaki powstaje podczas wzmożonej uwagi w korze wzrokowej kota (Rys. 8). Naskalpowe elektrody uśredniają bowiem sygnał EEG z dużego obszaru kory potylicznej i jego amplituda wydatnie zależy od synchronizacji wszystkich elementów składowych. W ten sposób stosunkowo mała ale zsynchronizowana aktywność całej kory może być rejestrowana jako sygnał o większej amplitudzie niż zsynchronizowana czynność w niewielkim specyficznym zbiorze komórek (v. Stein i in., 1993; Menon i in., 1996). Zgodne z tą interpretacją są wyniki wykazujące, że ekspozycja bodźca wzrokowego wywołuje wzrost aktywności beta jedynie w tym obszarze pola widzenia, który jest objęty uwagą (Lutzenberger i in., 1995; Gomez i in., 1998).

Ogólna hipoteza o roli pasma beta w uwadze wzrokowej

W naszych doświadczeniach wykazaliśmy, 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 kompleksie jądra tylnobocznego i poduszki (LP-P; Rys. 5, 7 i 9A). 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 (Guillery, 1995; Rys. 1). Pośrednie wnioski płynące z dotychczasowych badań kompleksu LP-P sugerują, że może on pełnić rolę „reflektora uwagi”, który jest niezbędny dla selekcji i przekazywania informacji między korą projekcyjną i wyższymi piętrami analizatora wzroko-



Rys. 10. A, B, C, przykład sygnału rejestrowanego z kory wzrokowej kota w czasie doświadczenia nad różnicowaniem bodźców wzrokowych i słuchowych (A) odfiltrowanego w zakresie pasm beta i gamma (B), oraz ich obwiednie (C). D, korelacja aktywności beta i gamma przed poprawnymi reakcjami wzrokowymi jest większa niż podczas prób słuchowych.

wego (Chalupa, 1991; Garey i in., 1991; Robinson i Peterson, 1992). Prace teoretyczne sugerują, że LP-P jest źródłem pobudzenia dla mechanizmu scalania elementarnych wrażeń wzrokowych w percepcji (Niebur i in., 1993;

Olshausen, 1993) a nawet, że aktywność komórek warstwy 5 jest podłożem świadomości (Crick, 1997). Nasze wyniki są zgodne z modelem, według którego kompleks jąder tylnych i poduszki odgrywa zasadniczą rolę w, związanym z uwagą, dynamicznym wzbudzeniu odpowiednich obwodów układu wzrokowego (Olshausen, 1993). 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 pięter drogi wzrokowej w celu prawidłowego rozpoznania. Taka integracyjna rola *LP-P* wymaga niewątpliwie dalszych badań. Dokładne określenie funkcjonalnej mapy struktur korowo-wzgorzowych wzbudzonych w paśmie beta podczas zachowania opartego na uwadze oraz kierunku przepływu tej aktywności, z pewnością przyczyni się do zrozumienia mechanizmów integracyjnych w systemie wzrokowym.

Nasze ostatnie wyniki dobrze komponują się z przedstawionym wyżej modelem uwagi wzrokowej. W doświadczeniach na kotach wykazaliśmy, że paczki aktywności beta, pojawiające się w stanie uwagi, występują jednocześnie z paczkami oscylacji o częstotliwości gamma (Bekisz i Wróbel, 1999, Rys. 10). Intensywnie badany w ostatnich latach model integracyjny zakłada, że synchroniczna aktywność w paśmie gamma, służy jako mechanizm łączący zespoły komórek w trakcie procesu percepcji u zwierząt i ludzi (Eckhorn i in., 1988; Gray i in., 1989; Roskies, 1999). W przedstawianej w niniejszej pracy hipotezie proponujemy, że oscylacje o częstotliwości beta wzbudzone przez znaczący bodziec w obszarach wzrokowych kory mogą być przekazywane kaskadowo drogą zstępującą aż do *LGN*, oraz integrowane specyficznie w tych obszarach, za pośrednictwem *LP-P*. W trakcie takiego wzbudzenia, układ wzrokowy znajdowałby się w stanie wzmożonej aktywności umożliwiając powstanie synchronicznych oscylacji gamma, a przez to również percepcję.

Przedstawiana hipoteza dotycząca roli układów korowo-wzgorzowych w percepcji jest wystarczająco ogólna by dotyczyć również wyższych pięter opracowywania informacji wzrokowej, jak również innych układów sensorycznych. Zgodnie z tą hipotezą, stwierdziliśmy, że w pierwotnej korze słuchowej kota można zaobserwować paczki oscylacji beta w próbach wymagających uwagi słuchowej (Bekisz i Wróbel, 1993, Rys. 6). Nasza hipoteza przypisuje więc aktywności beta ogólną rolę wzbudzania uwagi, podobnie do uznanej już w literaturze roli aktywacyjnej pasma alfa i roli pasma gamma w procesach integracyjnych.

Podziękowania

Cytowane w tym opracowaniu wyniki badań mechanizmów uwagi wzrokowej są owocem długoletniej pracy zespołu w którym, w różnym czasie, uczestniczyli: Marek Bekisz, Wioletta Waleszczyk, Anaida Ghazaryan, Dorothea Krakowska, Ewa Kublik, Andrzej Rydz, Iwona Szatkowska, Joanna Sala i Paweł Musiał. Niektóre doświadczenia finansowane były z grantów KBN.

Literatura

- Adrian, E.D. (1953). The physiological basis of perception. W: E.D. Adrian, F. Bremer, H.H. Jasper (red.), *Brain Mechanisms and Consciousness* (s. 237-248). Oxford: Blackwell.
- Ahissar, E., Vaadia, E., Ahissar, M., Bergman, H., Arieli, A., Abeles, M. (1992). Dependence of cortical plasticity on correlated activity of single neurons and on behavioral context. *Science*, 257, 1412-1415.
- Ahleson, G., Lindström, S., Lo, F.S. (1985). Interaction between inhibitory pathways to principal cells in the lateral geniculate nucleus of the cat. *Experimental Brain Research*, 58, 134-143.
- Arieli, A., Shoham, D., Hildesheim, R., Grinvald, A. (1995). Coherent spatiotemporal patterns of ongoing activity revealed by real-time optical imaging coupled with single unit recording in cat visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 73, 2072-2093.
- Basar, E. (1980). *EEG brain dynamics. Relation between EEG and brain evoked potentials*. Amsterdam: Elsevier.
- Beck, A. (1891). Oznaczenie lokalizacji w mózgu i rdzeniu za pomocą zjawisk elektrycznych. *Rozprawy Akademii Umiejętności Wydziału Matematyczno-Przyrodniczego*, Ser. II, 1, 187-232.
- Bekisz, M., Wróbel, A. (1993). 20 Hz rhythm of activity in visual system of perceiving cat. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 53, 175-182.
- Bekisz, M., Wróbel, A. (1999). Coupling of beta and gamma activity in cortico-thalamic system of cats attending to visual stimuli. *NeroReport*, 10, 3589-3594.
- Berger, H. (1930). Über das elektroencephalogramm des Menschen: Zweite Mitteilung. *J. Psychol. Neurol. (Leipzig)*, 40: 160-179. (tłumaczenie angielskie w: *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, Suppl., 1969, 28, 75-93).
- Cardenas, V.A., Gill, P., Fein, G. (1997). Human p50 suppression is not affected by variations in wakeful alertness. *Biological Psychiatry*, 41, 891-901.
- Castro-Alamancos, M.A., Connors, B.W. (1997). Thalamocortical synapses. *Progress in Neurobiology*, 51, 581-606.
- Caton, R. (1875). The electric currents of the brain. *British Medical Journal*, 2, 278.
- Chalupa, L.M. (1991). Visual function of the pulvinar. W: A.G. Leventhal (red.), *Vision and Visual Dysfunction* (t. 4, s. 140-159). Houndmills: The Macmillan Press.
- Childers, D.G., Perry, N.W. (1970). Alpha-like activity in vision. *Brain Research*, 25, 1-20.
- Crick, F. (1997). *Zdumiewająca hipoteza*. Warszawa: Prószyński i S-ka.
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M., Reitboeck, H.J. (1988). Coherent oscillations: a mechanism for feature linking in the visual cortex? *Biological Cybernetics*, 60, 121-130.
- Garey, L.J., Dreher, B., Robinson, S.R. (1991). The organization of visual thalamus. W: B. Dreher, S.R. Robinson (red.), *Vision and Visual Dysfunction* (t. 3, s. 176-234). Houndmills: The Macmillan Press.

- Geisert, E.E., Langsetmo, A., Spear, P.D. (1981). Influence of the cortico-geniculate pathway on response properties of cat lateral geniculate neurons. *Brain Research*, 208, 409-415.
- Giannitrapani, D. Scanning mechanisms and the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1971, 30: 139-146.
- Gomez, C.M., Vazquez, M., Vaquero, E., Lopez-Mendoza, D., Cardoso, M.J. (1998). Frequency analysis of the EEG during spatial selective attention. *International Journal of Neuroscience*, 95, 17-32.
- Graille, C., Rougel-Buser, A. (1996). Posterior parietal electrocortical (ECoG) „attention rhythms“ in macaque during a visually guided manual task. *European Journal of Neuroscience*, Suppl. 9, 122.
- Gray, C.M., Konig, P., Engel, A.K., Singer, W. (1989). Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, 338, 334-337.
- Gray, C.M., Di Prisco, G.V. (1997). Stimulus dependent neuronal oscillations and local synchronization in striate cortex of the alert cat. *Journal of Neuroscience*, 17, 3239-3253.
- Guillery, R.W. (1995). Anatomical evidence concerning the role of the thalamus in cortico-cortical communication. A brief review. *Journal of Anatomy*, 187, 585-592.
- Hernandez-Peon, R. (1966). Physiological mechanisms in attention. W: R.W. Russel (red.), *Frontiers in physiological psychology*. Academic Press, New York.
- Herculano-Houzel, S., Munk, M.H.J., %wunschwander, S., Singer, W. (1999). Precisely synchronized oscillatory firing patterns require electrophysiological activation. *Journal of Neuroscience*, 19, 3992-4010.
- Hughes, G.W., Maffei, L. (1966). Retinal ganglion cell response to sinusoidal light stimulation. *Journal of Neurophysiology*, 29, 333-352.
- Kaas, J.H. (1993). The organization of visual cortex in primates: problems, conclusions, and the use of comparative studies in understanding the human brain. W: B. Gulyas, D. Ottoson and P. Roland, (red.), *The Functional Organization of the Human Visual Cortex* (s. 1-11). Oxford: Pergamon Press.
- Kalil, R.E., Chase, R. (1970). Corticofugal influence on activity of lateral geniculate neurons in the cat. *Journal of Neurophysiology*, 33, 459- 474.
- Krakowska, D., Waleszczyk, W., Bekisz, M., Wróbel, A. (1995). General 20 Hz synchronization within cortico-thalamic division of the cat's visual system shifts to specific pattern during visual attention. *European Journal of Neuroscience*, Suppl. 8, 38.
- Lindström, S., Wróbel, A. (1990). Frequency dependent corticofugal excitation of principal cells in the cat's dorsal lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 79, 313-318.
- Livingstone, M.S., Hubel, D.H. (1981). Effects of sleep and arousal on the processing of visual information in the cat. *Nature*, 291, 554-561.
- Llinas, R. (1994). Wyniki niepubl., cytowane w: T.M. Mc Kenna, T.A. Mc Mullen, M.F. Shlesinger: The brain as a dynamic physical system. *Neuroscience*, 60, 587-605.
- Lopes da Silva, F. (1991). Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79, 81-93.

- Lopes da Silva, F., Van Rotterdam, A., Storm van Leeuwen, W., Tielen, A.M. (1970a). Dynamic characteristics of visual evoked potentials in the dog. I. Cortical and subcortical potentials evoked by sine wave modulated light. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 29, 246-259.
- Lopes da Silva, F., Van Rotterdam, A., Storm van Leeuwen, W., Tielen, A.M. (1970b). Dynamic characteristics of visual evoked potentials in the dog. II. Beta frequency selectivity in evoked potentials and background activity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 29, 260-268.
- Lutzenberger, W., Pulvermuller, F., Elbert, T., Birbaumer, N. (1995). Visual stimulation alters local 40 Hz responses in humans: an EEG-study. *Neuroscience Letters*, 183, 39-42.
- McCormick, D.A., von Krosigk, M. (1992). Corticothalamic activation modulates thalamic firing through glutamate „metabotropic“ receptors. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 89, 2774-2778.
- Menon, V., Freeman, W.J., Cutillo, B.A., Desmond, J.E., Ward, M.F. Bressler S.L., Laxer K.D., Barbaro N., Gevins A.S. (1996). Spatio-temporal correlations in human gamma band electrocorticograms. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 98, 89-102.
- Montagu, J.D. (1966). The relationship between the intensity of repetitive photic stimulation and the cerebral response. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 23, 152-161.
- Montero, V.M. (1991). A quantitative study of synaptic contacts on interneurons and relay cells of the cat lateral geniculate nucleus. *Experimental Brain Research*, 86, 257-270.
- Motokawa, K., Ebe M. (1953). Selective stimulation of color receptors with alternating currents. *Science*, 116, 92-94.
- Mundy-Castle, A.C. (1951). Theta and beta rhythm in the electroencephalograms of normal adults. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 3, 477-486.
- Musiał, P., Bekisz, M., Wróbel, A. (1997). Spectral characteristics of lateral geniculate and cortical responses evoked by electrical stimulation of chiasma change with attentional mode in behaving cats. *Proceedings of 2nd ENA Meeting*, Strassbourg, s. 102.
- Niebur, E., Koch, C., Rosin, C. (1993). An oscillation-based model for the neuronal basis of attention. *Vision Research*, 18, 2789-2802.
- Olshausen, B.A., Anderson, C.H., Van Essen, D.C. (1993). A neurobiological model of visual attention and invariant pattern recognition based on dynamic routing of information. *Journal of Neuroscience*, 13, 4700-4719.
- Ray, W.J., Cole, H.W. (1985). EEG alpha activity reflects attentional demands, and beta activity reflects emotional and cognitive processes. *Science*, 228, 750-752.
- Robinson, D.L., Peterson, S.E. (1992). The pulvinar and visual salience. *Trends in Neuroscience*, 15, 127-132.
- Roelfsema, P.R., Engel, A.K., Konig, P., Singer, W. (1997). Visuaomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas. *Nature*, 385, 157-161.
- Roskies, A.L. (red.) (1999). *Reviews on the binding problem*, *Neuron*, 24, 7-110.
- Schwartz, F. (1947). Über die Reizung des Seheorgans durch doppelphasige und gleichgerichtete elektrische Schwingungen. *Zeitungsinnesphysiologie*, 69, 158-172.

- Singer, W. (1977). Control of thalamic transmission by corticofugal and ascending reticular pathways in the visual system. *Physiological Reviews*, 57, 386-420.
- Spekreijse, H., van Norren, D., van den Berg, T.J.T.P. (1971). Flicker responses in monkey lateral geniculate nucleus and human perception of flicker. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 68, 2802-2805.
- von Stein, A., Rappelsberger, P., Filz, O., Petsche, H. (1993). EEG-Korrelate bildlicher Vorstellung; eine Amplituden- und Kohärenzuntersuchung. *Zeitung EEG-EMG*, 24, 217-224.
- Steriade, M. (1993). Cellular substrates of brain rhythms. W: E. Niedermeyer, F. Lopes da Silva (red.), *Electroencephalography: basic principles, clinical application and related fields* (Wyd. III, s. 27-62). Baltimore: Williams and Wilkins.
- Steriade, M., Gloor, P., Llinas, R.R., Lopes da Silva, F.H., Mesulam, M.M. (1990). Basic mechanisms of cerebral rhythmic activities. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 76, 481-508.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 1-18.
- Takigawa, M., Kidiyoor, R.G. (1991). Analysis of high frequency and in human EEG by differentiation and directed coherence. *Neurosciences*, 17, 289-295.
- Thatcher, R.W., Krause, P.J., Hrybak, M. (1986). Cortico-cortical associations and EEG coherence: a two-compartmental model. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 64, 123-143.
- Utlett, G.A., Johnson, L.C. (1958). Pattern, stability and correlates of photic-electroencephalographic activation. *Journal of Nervous and Mental Disorders*, 126, 153-168.
- Vanni, S., Revonsuo, A., Hari, R. (1997). Modulation of the parieto-occipital alpha rhythm during object detection. *Journal of Neuroscience*, 17, 7141-7147.
- Wilson, J.R., Friedlander, M.J., Sherman, S.M. (1984). Fine structural morphology of identified X- and Y-cells in the cat's lateral geniculate nucleus. *Proceedings of Royal Society (Lond.)*, B, 221, 411-436.
- Wróbel, A. (1997a). Attention related oscillatory activity within sensory systems. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 57, 38.
- Wróbel, A. (1997b). W poszukiwaniu integracyjnych mechanizmów działania mózgu. W: T. Górska, A. Grabowska, J. Zagrodzka (red.), *Mózg a zachowanie* (s. 460-486). Warszawa: PWN.
- Wróbel, A. (1998). Beta frequency burst - elementary event of attention span. W: E. Poppel, E. Szeląg (red.), *Time and timing in neural systems* (s. 42-44), Strzékocino: Abstr. Sattellite Symp. FENS.
- Wróbel, A., Bekisz, M., Waleszczyk, W. (1994a). 20 Hz bursts of activity in the cortico-thalamic pathway during attentive perception. W: C. Pantev, Th. Elbert, B. Lutkenhoner (red.), *Oscillatory event related brain dynamics* (t. 271, NATO A/Life Sciences, s. 311-324). London: Plenum Press.
- Wróbel, A., Bekisz, M., Kublik, E., Waleszczyk, W. (1994b). 20 Hz bursting beta activity in cortico-thalamic system of visually attending cats. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 54, 95-107.
- Wróbel, A., Hedström A., Lindström, S. (1998). Synaptic excitation of principal cells in the cat's lateral geniculate nucleus during focal epileptic seizures in the visual cortex. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 58, 271-276.
- Zeki, S. (1993). *A vision of the brain*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.