

Aktywność EEG w paśmie *alfa* podczas wykonywania zadań angażujących uwagę wzrokową

Jan Kamiński*

*Instytut Biologii Doświadczalnej
im. M. Nenckiego PAN*

Aneta Brzezicka

*Szkoła Wyższa Psychologii Społecznej
Instytut Psychologii PAN*

Andrzej Wróbel

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
Szkoła Wyższa Psychologii Społecznej*

ALPHA BAND EEG ACTIVITY
DURING VISUAL ATTENTION TASKS

Abstract. Most psychophysiological experiments on visual attention report parallel changes between the state of attention and electrophysiological alpha band activity (8-12 Hz). The studies focus typically on two different phenomena. One group of research shows a decrease in the amplitude of EEG frequency spectrum in the alpha band in the regions of cortex that are processing task-relevant information, and another group indicate an increase in alpha activity in the regions of cortex that are processing task-irrelevant information. These findings are typically discussed on the basis of different neuronal mechanisms: (1) activity in the alpha band is a correlate of cortical idling, (2) the alpha band is related to increased inhibition. This review of visual attention experiments focuses on procedural differences between these studies.

* Adres do korespondencji: Jan Kamiński, Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego PAN, ul. Ludwika Pasteura 3, 02-093 Warszawa; e-mail: j.kaminski@nencki.gov.pl

Artykuł był finansowany ze środków Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego na naukę (projekty N40114631/3239 i N106 017 31/1344).

We conclude that both phenomena are not contradictory and may be explained on the grounds of the same neuronal mechanism of alpha oscillations which are synchronized by the inhibitory network: by a relative decrease in bottom-up activation or by increase in top-down regulated inhibition.

David LaBerge (1990), podsumowując w swej pracy 100 lat badań psychologicznych poświęconych badaniu mechanizmów uwagi, pisze, że od czasów Williama Jamesa nie dokonano żadnych zasadniczych odkryć w tym zakresie. Do dzisiaj nie ma psychologicznego modelu uwagi w pełni akceptowanego przez ogół zajmujących się tym tematem badaczy. Niektórzy uważają wręcz, że nie da się opracować kompletnego modelu uwagi na podstawie samych badań psychologicznych (Crick, 1997). System uwagi wydaje się zbyt skomplikowany, a metody używane w laboratoriach psychologicznych i wnioski z nich płynące zbyt ograniczone, aby było to możliwe (LaBerge, 2001). Obiecującym kierunkiem badań jest połączenie wiedzy psychologicznej z danymi pochodzącymi z laboratoriów badających biologiczne podłoże funkcji psychicznych, czyli działanie mózgu. We współczesnej psychologii coraz częściej daje się zauważyć tego typu mezalianse, skutkujące opracowaniem bardziej adekwatnych modeli funkcji poznawczych. Jednym z nich jest model uwagi zaproponowany przez Posnera (Posner i in., 2006; Fernandez-Duque, Posner, 2001), który wyróżnia trzy główne funkcje uwagi i postuluje istnienie trzech odrębnych sieci neuronalnych zawiadujących ich działaniem. Są to: (1) sieć orientacyjna (*orienting network*) – służąca zwracaniu uwagi na dochodzące bodźce, szczególnie na ich lokalizację w przestrzeni; (2) sieć czujności (*vigilance network*) – odpowiedzialna za osiąganie i utrzymywanie odpowiedniego poziomu pobudzenia; (3) sieć zarządzająca (wykonawcza, *executive network*) – kontrolująca przebieg procesów uwagowych. Te trzy systemy mają doświadczalne uzasadnienie w badaniach wykorzystujących metody neuroobrazowania funkcjonalnego (przede wszystkim fMRI i PET) oraz w analizie zaburzenia procesów uwagi w różnych stanach patologicznych (Posner, Raichle, 1998; Fernandez-Duque, Posner, 2001). Wszystkie teorie dotyczące uwagi, a w szczególności model uwagi selektywnej, zakładają, że jest to proces złożony (Posner, Presti, 1987; LaBerge, 1990; Rueda, Posner, Rothbart, 2005), zawierający w sobie co najmniej dwa mechanizmy: (1) *aktywizację* wybranej, odpowiedniej informacji oraz (2) aktywne *hamowanie* nie wybranej, nierелеwantnej informacji (Hasher, Zacks, 1988), dzięki którym możliwe jest selektywne przetworzenie bodźca. Za odpowiedni przebieg obu mechanizmów odpowiadają funkcje zarządzające (*executive functions*; por. Posner, 1999; Miyake i in., 2000; Baddeley, 1996), które pełnią rolę nadrzędną w stosunku do wcześniej wymienionych systemów uwagi. Ma to również swoje odzwierciedlenie w organizacji neuronalnej – za funkcje zarządcze odpowiedzialny jest tzw. przedni system uwagi, zlokalizowany w korze przedczołowej mózgu (Posner i in., 2006).

W tym artykule zgłębiamy relacje między określonymi funkcjami uwagi, zwłaszcza mechanizmami aktywacji i hamowania, a aktywnością mózgu, mie-

rzoną bezpośrednimi metodami elektrofizjologicznymi. Jak wykazemy w dalszej części artykułu, procesy uwagi w istotny sposób modulują aktywność sieci komórek nerwowych rejestrowaną za pomocą EEG. W dokonanym tu przeglądzie badań koncentrujemy się na uwadze wzrokowej, aczkolwiek nie jest to jedyny rodzaj uwagi – możemy sobie wyobrazić procesy uwagi w modalności słuchowej czy też zogniskowane na przeżyciach emocjonalnych. Mechanizmy uwagi wzrokowej są jednak najlepiej poznane, gdyż stosunkowo łatwo jest ją zdefiniować i wywoływać doświadczalnie.

Rytmy w zapisie EEG jako odzwierciedlenie stanów psychicznych

Pierwszy opis czynności elektrycznej mózgu pojawił się w roku 1875 w pracy Richarda Catona poświęconej badaniom mózgów kotów i królików. Niezależnie od niego polski uczony Adolf Beck (1890) nie tylko opisał lokalizacje niektórych funkcji zmysłowych w korze zwierząt, ale jako pierwszy zauważył desynchronizację aktywności oscylacyjnej spowodowaną wzbudzeniem. Narodziny elektroencefalografii łączy się jednak z pracami Hansa Bergera, który dokonał pierwszego zapisu ludzkiego EEG (Berger, 1929; por. Shaw, 2003). Za główne źródło sygnału EEG uznaje się aktywność synaptyczną na dendrytach dużych pobudzających komórek piramidalnych – ze względu na wzajemnie równoległe ułożenie tych komórek, które powoduje powstawanie prostopadłych do powierzchni kory dipoli elektrycznych. Dipole elektryczne na dendrytach innych komórek niwelują się, gdyż są one ułożone w sposób nieuporządkowany i nie generują sygnału na tyle mocnego, aby mógł zostać zarejestrowany na powierzchni skóry głowy. Amplituda fal aktywności elektrycznej mózgu rejestrowana przez elektrody EEG zależy przede wszystkim od synchronizacji zespołów blisko położonych komórek. Dopiero zsynchronizowane działanie wielu komórek generuje dostatecznie silny sygnał, który mogą zarejestrować elektrody przyklejone na skórze głowy (Wróbel, 1997, 2000).

Zarejestrowany sygnał EEG często poddaje się analizie częstotliwościowej¹ – w ten sposób wyodrębnia się poszczególne pasma (rytmy, oscylacje) z zapisu EEG. Przyjęło się nazywać poszczególne rytmy literami greckiego alfabetu. Wyróżnia się pięć podstawowych rytmów, którym odpowiadają oscylacje w określonych zakresach częstotliwości. Są to: (1) rytm *delta* (0,5-4 Hz), (2) rytm *theta* (5-7 Hz), (3) rytm *alfa* (8-12 Hz), (4) rytm *beta* (1-30 Hz) oraz (5) rytm *gamma* (powyżej 30Hz). Badacze dzielą też podstawowe rytmy na mniejsze podzakresy, co często jest podyktowane ich funkcjonalnymi właściwościami (np. Wróbel i in., 2007). Uważa się, że funkcje aktywności oscylacyjnej sieci neuronalnej zależą zarówno od częstotliwości określonego rytmu, jak i od miejsca jego występowania (por. da Silva, Pfurtscheller, 1999). W niniej-

¹ Drugim obok analizy częstotliwościowej (widma EEG) najczęściej stosowanym sposobem analizy zapisu EEG jest metoda uśrednionych potencjałów skorelowanych z bodźcem (ERP, *event-related potentials*).

szym artykule zajmujemy się oscylacyjną aktywnością rytmu *alfa* i jej potencjalną rolą w mechanizmie uwagi.

Już Berger odkrył, że zapis EEG jest niezwykle rytmiczny i że rejestracje z elektrod potylicznych, w czasie gdy badani mają zamknięte oczy, przejawiają wyraźne oscylacje w częstotliwości około 10 Hz. Nazwał te oscylacje „falami pierwszego rzędu” lub „falami *alfa*”. To również ten badacz jako pierwszy spostrzegł związek między uwagą a falami *alfa*. W jego doświadczeniach amplituda pasma *alfa* malała wraz ze wzrostem poziomu aktywności poznawczej, dlatego postawił on hipotezę o odwrotnym związku między aktywnością pasma *alfa* i uwagą. Przez długi czas sądzono, że rytm *alfa* odzwierciedla stan względnej beczynności mózgu (przyjmuje się nawet, że warunkiem osiągnięcia stanu relaksacji jest pojawienie się w zapisie EEG rytmu *alfa*). Obecnie uważa się, że rytm *alfa* może być również przejawem aktywnego hamowania w korze mózgu. Hipotezy te były przedmiotem wielu badań, z których najbardziej reprezentatywne przedstawiamy poniżej.

AKTYWNOŚĆ W PAŚMIE ALFA JAKO ODZWIERCIEDLENIE STANU BEZCZYNNOŚCI

Współcześnie najbardziej popularnym paradygmatem w elektrofizjologii używanym w badaniu zjawiska uwagi wzrokowej jest paradygmat przestrzennego różnicowania (*spatial cueing*; Parasuraman, 1998). Każda próba w takiej procedurze zaczyna się od bodźca przygotowawczego (*cue*), informującego uczestnika badania, w którym miejscu pola widzenia pojawi się bodziec docelowy (*target*). Po pewnym czasie oczekiwania, następuje ekspozycja bodźca docelowego, z którym związane jest wykonanie przez uczestnika badania określonego zadania (np. rozróżnianie pomiędzy cienkimi i grubymi paskami). Wykorzystuje się również odmianę tego zadania, w którym osoby badane proszone są o koncentrację wzroku przez cały czas trwania próby w punkcie fiksacji wyświetlonym na monitorze. W tego typu procedurze bada się efekt przeniesienia uwagi w polu widzenia bez poruszania oczyma (*covert attention*), a w centrum zainteresowania badaczy jest aktywność mózgu w czasie pomiędzy bodźcem przygotowawczym a docelowym.

W jednym z badań nad aktywnością EEG podczas wykonywania zadania angażującego uwagę wzrokową Sauseng i współpracownicy (2005) zastosowali właśnie paradygmat przestrzennego różnicowania. W procedurze eksperymentu jako bodźca przygotowawczego użyli strzałki, która wskazywała lewą lub prawą stronę ekranu – miejsce, gdzie miał pojawić się bodziec docelowy. Po czasie odroczenia, wahającym się między 600 a 800 ms, następowała ekspozycja bodźca docelowego, która trwała 50 ms. Bodźcem docelowym były cienkie lub grube czarne paski. Zadaniem uczestnika badania było rozróżnienie pasków cienkich od grubych, przy jednoczesnym fiksowaniu wzroku w środkowej części ekranu wskazywanej przez krzyżyk. Analizę wyników przeprowadzono w pięciu rejonach mózgu: ciemieniowo-potylicznym lewym, ciemieniowo-potylicznym prawym, przedczołowym prawym, przedczołowym

lewym i przyśrodkowo-przedczołowym. Jak się okazało, tylko amplituda w paśmie *alfa* (6,9-14,3 Hz) istotnie zmieniała się podczas stanu uwagi. Efekt zaobserwowano w rejonach ciemieniowo-potylicznych, przeciwstronnych do pola widzenia objętego uwagą. Amplituda widma sygnału w paśmie *alfa* istotnie spadała już około 200 ms przed ekspozycją bodźca docelowego. Zmniejszenie amplitudy w paśmie *alfa* przed pojawieniem się bodźca docelowego nie było wywołane zmianą sytuacji bodźcowej w polu widzenia. Efekt ten był prawdopodobnie rezultatem przesunięcia uwagi (ale nie wzroku) w stronę wskazaną przez bodziec przygotowawczy. Ponadto stwierdzono efekt synchronizacji fazowej w paśmie *alfa* (podobieństwa przebiegu czasowego sygnału EEG w paśmie *alfa* w różnych miejscach rejestracji) pomiędzy rejonem ciemieniowo-potylicznym objętym uwagą a obszarem przyśrodkowo-przedczołowym, co jest zgodne z wcześniej opisanymi neuronalnymi modelami uwagi, w których okolice przedczołowe pełnią funkcję sterującą niższymi piętrami układu wzrokowego (LaBerge, 2001; Posner i in., 2006).

Podobne wyniki uzyskali Thut i współpracownicy (2006). W swoim eksperymencie również zastosowali paradygmat przestrzennego różnicowania, jednak jako bodźca przygotowawczego zamiast strzałki użyli bodźca słuchowego. Ton o częstotliwości 100 Hz lub 800 Hz informował uczestnika badania, że bodziec pojawi się odpowiednio po lewej lub po prawej stronie ekranu. Zadaniem uczestnika badania było raportowanie, czy w danej próbie pojawił się bodziec docelowy czy nie. Bodźcem docelowym był mały trójkąt, eksponowany przez 40 ms. Ze względu na różnice indywidualne w zakresie częstotliwości pasma *alfa* (Klimesch i in., 1998) w eksperymencie określano zakres tego pasma oddzielnie dla każdego badanego. W tym celu wykonywano analizę spektralną sygnału z okolicy potylicznej z okresu przed bodźcem przygotowawczym i lokalizowano charakterystyczny pik pasma *alfa* w widmie częstotliwościowym. Dalszą analizę prowadzono na paśmie od 4 Hz poniżej określonej w ten sposób wartości pików do 2 Hz powyżej.

Wyniki tego eksperymentu wykazały, że w okresie między bodźcem przygotowawczym a bodźcem docelowym amplituda sygnału w paśmie *alfa*² była istotnie mniejsza w prawym rejonie ciemieniowo-potylicznym niż w lewym rejonie ciemieniowo-potylicznym, gdy uczestnik badania kierował uwagę na lewy obszar pola widzenia. Nie uzyskano żadnych istotnych różnic w czasie wtedy, gdy uczestnik badania zwracał uwagę na prawy obszar pola widzenia. Co ciekawe, Thut i współautorzy (2006) wykazali również zależność między indeksem lateralizacji dla pasma *alfa* a czasem reakcji odpowiedzi na detekcję bodźca docelowego. Im mniejsza była w danej próbie aktywność w paśmie *alfa* w rejonie objętym uwagą w porównaniu z rejonem przeciwstronnym, tym czas odpowiedzi na bodziec docelowy był krótszy. Wyniki te wiążą więc większy spadek aktywności w paśmie *alfa* z lepszym przygotowaniem na ekspozycję bodźca docelowego.

² Średnia bezwzględna wartość amplitudy w paśmie *alfa*.

Próbie powiązania efektywności percepcji bodźców wzrokowych z mocą widma częstotliwościowego EEG w różnych pasmach podjął również Hanslmayer wraz ze współpracownikami (2007). W przeprowadzonym eksperymencie przez 57 ms eksponowano jedną z czterech liter (p, q, b, d). Ekspozycję litery maskowano za pomocą znaku, który składał się ze złączenia wszystkich czterech liter. Uczestnicy badania mieli za zadanie rozróżnić literę, która była eksponowana. Zostali oni podzieleni na dwie grupy: w jednej znalazły się osoby z niskimi wynikami w detekcji liter (średnio 26%), w drugiej – osoby z wysokim stopniem detekcji liter (średnio 58%). Grupy te, jak wynika z analizy EEG z czasu sprzed ekspozycji liter, różniły się jedynie aktywnością w paśmie *alfa* (8-12 Hz). Okazało się, że grupa z lepszą detekcją wykazywała istotnie mniejszą aktywność sygnału w paśmie *alfa* w porównaniu z grupą ze słabą detekcją liter. Różnice te były obserwowane głównie w okolicach ciemieniowo-potylicznych. W badaniu tym przeprowadzono również analizy zmienności aktywności EEG w poszczególnych próbach. Użyto tutaj wskaźnika synchronizacji w fazie (*phase locking value*), który mówi o podobieństwie sygnałów rejestrowanych w tym samym czasie, ale w różnych miejscach. Duże podobieństwo sygnałów sugeruje, że zespoły neuronalne w miejscach rejestracji połączone są w funkcjonalne zespoły komórkowe. Na podstawie wyników tej analizy można stwierdzić, że wskaźnik synchronizacji w fazie dla pasma *alfa* jest odwrotnie zależny od stopnia detekcji liter. Czyli im bardziej kora mózgowa osoby badanej synchronizowała swą aktywność w paśmie *alfa* w danej próbie, tym mniejsze było prawdopodobieństwo, że zauważy ona eksponowaną literę. Dodatkowo zaobserwowano pozytywny związek wskaźnika synchronizacji w fazie w paśmie *beta* (20-30 Hz) i *gamma* (30-35 Hz) z poziomem detekcji liter. Taki układ wyników jest zgodny z hipotezą o aktywności w paśmie *alfa* jako wskaźniku stanu beczynności (tutaj należałoby raczej mówić o bezuwadze lub stanie biegu jałowego); wskazuje również na to, że to oscylacje w wyższych częstotliwościach skorelowane są z procesami uwagi i detekcji bodźca.

Wiele innych eksperymentów potwierdziło spadek aktywności w paśmie *alfa* w rejonach ciemieniowo-potylicznych podczas angażowania uwagi wzrokowej (Bastiaanssem, Brunia, 2001; Vasquez i in., 2001). Wyniki wszystkich tych prac wspierają tradycyjną już hipotezę, w której łączy się aktywność w paśmie *alfa* ze stanem beczynności (*idling*). Zgodnie z tą teorią spadek aktywności w tym paśmie jest dobrym wskaźnikiem wzbudzenia zespołów komórkowych i aktywacji danych obszarów kory (Pfurtscheller, Stancak, Neuper, 1996). Natomiast wzrost amplitudy w paśmie *alfa* wskazuje na zmniejszenie aktywności funkcjonalnej danych obszarów, które – jak się przyjmuje – nie przetwarzają wtedy żadnych informacji zmysłowych lub nie są zaangażowane w wykonywanie ruchów (w przypadku kory ruchowej).

AKTYWNOŚĆ W PAŚMIE ALFA JAKO ODZWIERCIEDLENIE PROCESÓW HAMOWANIA

Liczna grupa badań z ostatnich lat poddaje w wątpliwość hipotezę o oscylacjach w paśmie *alfa* jako fizjologicznym odpowiedniku stanu beczynności (przegląd zob. Klimesch i in., 2007). Przyczyniły się do tego głównie dwa rodzaje obserwacji: po pierwsze, zauważono zwiększenie aktywności w paśmie alfa przy wykonywaniu niektórych typów zadań, takich jak przechowywanie informacji w pamięci (Klimesch, 1999; Shack, Klimesch, 2002) czy hamowanie wyuczonych reakcji (Hummel i in., 2002, 2004); po drugie, w niektórych eksperymentach nad uwagą wzrokową wykazano zwiększenie amplitudy w paśmie *alfa* w obrębie obszarów kory mózgu związanych z przetwarzaniem tej części pola widzenia, którą uczestnik badania miał ignorować (Worden i in., 2000; Kelly i in., 2006).

Badania procesów pamięci i hamowania wyuczonych reakcji za pomocą EEG

W badaniach elektroencefalograficznych dotyczących pamięci pokazano wzrost amplitudy oscylacji w paśmie *alfa* podczas utrzymywania w pamięci wcześniej eksponowanych obiektów (Klimesch, 1999; Shack, Klimesch, 2002; Jensen i in., 2002). W badaniu Jensena (2002) na początku każdej próby eksponowano ciąg sześciu liter. Badanie podzielono na trzy warunki, które różniły się liczbą liter do zapamiętania (2, 4 lub 6 liter). Po ekspozycji liter następował czas przechowywania (trwający 2,8 sekundy), po którym wyświetlano pojedynczą literę. Zadaniem uczestnika badania było stwierdzenie, czy litera wyświetlona na końcu próby była eksponowana w ciągu liter z początku próby. Wyniki badania wykazały, że w czasie przechowywania liter następował istotny wzrost amplitudy w paśmie *alfa* głównie w obszarze ciemieniowym w stosunku do okresu kontrolnego, przed próbą. Dodatkowo zauważono, że stopień wzrostu amplitudy tego pasma zależy od liczby obiektów, które osoba miała zapamiętać – amplituda wzrastała wraz z liczbą przechowywanych w pamięci obiektów.

Również w badaniu dotyczącym aktywnością kory motorycznej wyniki ułożyły się zgodnie z hipotezą hamowania (Hummel i in., 2002). W tym eksperymencie w jednym z warunków badania zadaniem uczestników było wykonywanie na klawiaturze odpowiedniego ruchu palcami po ekspozycji bodźca wzrokowego. W innym warunku badany miał powstrzymać ruch palca po ekspozycji tego samego bodźca wzrokowego. Okazało się, że w pierwszej sytuacji zaobserwowano spadek oscylacji w paśmie *alfa*, rejestrowanej z elektrody umieszczonej nad korą ruchową, natomiast w drugiej – wzrost tej aktywności. Dodatkowo odkryto, że tylko osoby, które przechodziły trening w zadaniu ruchowym, wykazywały wzrost aktywności w paśmie *alfa* w drugiej sytuacji, a u osób z grupy kontrolnej, bez treningu, nie zanotowano tego wzrostu. Zwiększenie amplitudy sygnału w paśmie *alfa* zinterpretowano więc jako odzwierciedlenie aktywnego hamowania wykonania wyuczonego ruchu.

Badania EEG nad hamowaniem przetwarzania informacji wzrokowej

Również w badaniach nad uwagą wzrokową uzyskano wyniki wspierające hipotezę aktywności w paśmie *alfa* jako fizjologicznego korelatu procesów hamowania. W badaniach Wordena (Worden i in., 2000) zastosowano zmodyfikowany paradygmat różnicowania przestrzennego. Jako bodźca przygotowawczego użyto strzałki, która wskazując w lewo lub w prawo, informowała uczestnika badania, na którą stronę pola widzenia miał zwracać uwagę. Po czasie odroczenia, równym 1 sekundzie, eksponowano bodziec docelowy, którym była w jednym warunku litera T, przedstawiona w jednej z czterech konfiguracji (nie obrócona, obrócona o 90, 180 lub 270 stopni), natomiast w drugim warunku – kropka, poruszająca się w czterech możliwych kierunkach. Zadaniem osoby badanej była dyskryminacja orientacji lub kierunku poruszania się bodźca. Bodziec docelowy pojawiał się z równym prawdopodobieństwem po stronie wskazanej przez strzałkę lub po stronie przeciwnej. Bodziec pojawiający się po stronie przeciwnej miał być ignorowany przez osobę badaną. Analiza aktywności w paśmie *alfa* w obszarach ciemieniowo-potylicznych wykazała początkowy spadek amplitudy w paśmie *alfa* zarówno w obszarze przeciwstronnym, jak i tożstronnym do pola widzenia objętego uwagą, który trwał około 400 ms. Po tym czasie następował istotny wzrost amplitudy pasma *alfa*, ale tylko w obszarze tożstronnym pola widzenia objętego uwagą, a więc tej części pola widzenia, która miała być ignorowana. Wynik ten sugeruje, że pasmo *alfa* skorelowane jest z aktywnym hamowaniem obszarów kory nie związanych z wykonywaniem zadania.

Kelly ze współpracownikami (2006) również wykazali wzrost amplitudy sygnału pasma *alfa* w obszarze mózgu tożstronnym do pola widzenia objętego uwagą. W ich badaniu każda próba zaczynała się ekspozycją krzyżyka, w który wpleciona była strzałka wskazująca w lewo lub w prawo. Po obu stronach krzyżyka, po ukazaniu się strzałki, pojawiały się na białym tle litery od A do H oraz litera X. Uczestnicy badania przez osiem sekund po ekspozycji krzyżyka z wplecioną strzałką mieli za zadanie intencjonalnie skupiać uwagę w polu widzenia wskazanym przez strzałkę w celu liczenia ekspozycji litery X, jednocześnie fiksując wzrok na środku ekranu wskazanym przez krzyżyk. Analiza wyników wykazała, że w czasie, gdy uczestnicy badania mieli uważać na pojawiające się litery, następował istotny wzrost osycłacji w paśmie *alfa* w obszarach tożstronnych do pola widzenia objętego uwagą. Nie zaobserwowano natomiast spadku aktywności w paśmie *alfa* w obszarach przeciwstronnych, co – zdaniem autorów – sugeruje aktywne hamowanie w tożstronnych polach wzrokowych, przetwarzających informację wzrokową z obszarów pola widzenia nie związanych z wykonywaniem zadania.

Inne badanie, w którym także stwierdzono wzrost aktywności w paśmie *alfa* podczas zadania uwagowego, wykonano z użyciem magnetoencefalografii (MEG) (Yamagishi i in., 2003). Jest to technika mierząca aktywność mózgu za pomocą rejestracji pola magnetycznego towarzyszącego prądom płynącym w mózgu. W tym eksperymencie uczestnicy badania mieli za zadanie ocenia-

nie nachylenia żółtych pasków pojawiających się jednocześnie na lewo i na prawo od punktu fiksacji wzroku. Bodziec przygotowawczy (kółko lub krzyż), pojawiający się na początku próby, informował osobę badaną, na który pasek ma zwracać uwagę (lewy czy prawy). Jednocześnie podczas ekspozycji bodźców docelowych, w prawym polu widzenia pojawiała się czerwono-zielona siatka, i to właśnie odpowiedź na tę siatkę badano. Natomiast zadanie dyskryminacji nachylenia linii miało na celu kierowanie uwagi do i od siatki. Paradoksalnie analiza wyników wykazała, że amplituda sygnału w paśmie *alfa* jest istotnie większa, gdy uwaga zwrócona była w kierunku bodźca (siatki). Wydaje się, że obserwowany tutaj wzrost amplitudy mógł być spowodowany specyficznym paradygmatem badawczym, w którym stosunkowo mały bodziec docelowy umieszczony został na tle dużych pasów. Wzrost aktywności mógł być następstwem raczej intencjonalnego hamowania percepcji czerwono-zielonej siatki niż zwracania uwagi w kierunku bodźca, który był *de facto* dystraktorem zadania.

DYSKUSJA

Począwszy od obserwacji Bergera, aż do ostatnich badań z użyciem elektroencefalografii, wiadomo, że zmiany aktywności w paśmie *alfa* korelują ze zmianami stanu uwagi. Jednak nie do końca wiadomo, jakim dokładnie procesom uwagowym towarzyszą obserwowane fluktuacje amplitudy w zakresie pasma *alfa*. W paradygmacie, w którym osoba badana ma za zadanie przemieszczać reflektor uwagi bez poruszania oczyma, następuje istotna zmiana aktywności *alfa* w obszarach ciemieniowo-potylicznych. W wielu badaniach zauważono spadek amplitudy pasma *alfa* w okolicach kory analizujących te fragmenty pola widzenia, na które osoba miała kierować uwagę. W innych z kolei rejestrowano wzrost aktywności *alfa* w okolicach kory nie związanych bezpośrednio z wykonywaniem zadania (najczęściej z okolic tożstronnych – ipsilateralnych – do prezentowanych wzrokowo bodźców) lub też w okolicach zaangażowanych aktywnie w tłumienie określonej aktywności. Obydwa te zjawiska (zarówno wzrost, jak i spadek aktywności w paśmie *alfa*) są prawdopodobnie wynikiem działania wyższych pięt systemu przetwarzającego informacje wzrokowe, czyli procesów typu góra-dół³ (*top-down processing*), na co wskazuje kilka przesłanek.

Po pierwsze, zmiany aktywności *alfa* obserwowano w czasie pomiędzy bodźcem przygotowawczym i docelowym, kiedy nie eksponowano bodźców zmysłowych. Oznacza to, że rejestrowane w tym okresie zmiany aktywności neuronalnej mają źródło w wewnętrznych procesach mózgowych. Po drugie, w doświadczeniu wzorowanym na klasycznej obserwacji Bergera, w którym osoby badane otwierały oczy w całkowitych ciemnościach, okazało się, że również wtedy następowało obniżenie aktywności w paśmie *alfa* (Moosmann i in.,

³ Według koncepcji pamięci operacyjnej Baddeley (1992) procesy góra-dół należą do szerokiej klasy zjawisk kontrolowanych przez centralnego wykonawcę.

2003). W tej sytuacji obserwowano więc identyczny jak w przypadku analizy bodźców wzrokowych efekt bez doznań percepcyjnych – nawet jeśli do kory wzrokowej nie dociera żadne pobudzenie, amplituda pasma *alfa* ulega zmniejszeniu przez sam fakt „przygotowywania się” układu wzrokowego do odbioru bodźców. Po trzecie, udało się wykazać korelację oscylacji *alfa* rejestrowanych jednocześnie w okolicach czołowych i ciemieniowo-potylicznych podczas zadania wymagającego wzmożonej uwagi wzrokowej (Sauseng i in., 2005). Taka korelacja może świadczyć o funkcjonalnym powiązaniu płatów czołowych (którym, jak wspomnieliśmy wyżej, przypisuje się sterowanie funkcjami kontrolnymi) z percepcyjnymi okolicami ciemieniowo-potylicznymi.

Hamowanie vs bezczynność

Dwie opisane wyżej hipotezy badawcze przypisują oscylacjom w paśmie *alfa* różne funkcje. Jedna – starsza – opisuje aktywność w tym paśmie jako „stan bezczynności”, a druga, zaproponowana ostatnio, postuluje, że oscylacje *alfa* odzwierciedlają procesy hamowania. Jak dotąd, nie opublikowano zbyt wielu badań dotyczących uwagi wzrokowej, które wspierałyby hipotezę o hamowaniu (Worden i in., 2000; Yamagishi i in., 2003; Kelly i in., 2006). Również badania korelujące aktywność EEG i fMRI interpretuje się jako wyniki przeczące tej hipotezie (Moosmann i in., 2003; Oakes i in., 2004; Laufs i in., 2006). Laufs i współautorzy (2006) wykazali, że amplituda w paśmie *alfa* w płatach czołowych i ciemieniowych jest odwrotnie zależna do siły sygnału BOLD. Tak samo w badaniach Oaksa i współpracowników (2004) okazało się, że spośród wszystkich pasm amplituda oscylacji w paśmie *alfa* korelowała ujemnie z wielkością pobudzenia mierzonego za pomocą fMRI. A więc im mniejszy był obserwowany w określonym obszarze kory metabolizm komórek nerwowych, tym większa była tam amplituda pasma *alfa*. Wynik ten jest tylko pozornie sprzeczny z hipotezą o hamowaniu, która postuluje, że wzrost amplitudy w paśmie *alfa* wywołany jest oscylacyjną aktywnością komórek hamujących. Biorąc pod uwagę, że tylko 15% neuronów w korze stanowią neurony hamujące (Braitenberg, Schüz, 1991), jest bardzo prawdopodobne, że aktywność metaboliczna komórek hamujących nie jest w ogóle widoczna w sygnale BOLD.

Różny kierunek zmian amplitudy pasma *alfa* (spadek lub wzrost) może być wynikiem zastosowania różnych procedur badawczych. Przyjrzyjmy się badaniom, które wykazywały wzrost aktywności w paśmie *alfa* (z elektrod rejestrujących aktywność kory z okolic tożstronnych do prezentowanych bodźców) w trakcie wykonywania zadań angażujących uwagę wzrokową. Okazuje się, że we wszystkich eksperymentach ich uczestnicy musieli ignorować dystraktory pojawiające się w polu widzenia: (1) w badaniu autorstwa Kelly i współpracowników (2006) bodziec docelowy pojawiał się przeciwstronnie do dystraktora; (2) Yamagishi ze współpracownikami (2003) eksponowali bodziec docelowy na tle dystraktora; (3) w eksperymencie Wordena i współpracowników (2000) uczestnicy badania mieli za zadanie ignorować bodźce pojawiające się po stronie przeciwnej od wskazanej przez bodziec przygotowawczy.

Podobnie w badaniu Hummela i współautorów (2002) dotyczącym reakcji motorycznych osoba badana była instruowana, aby powstrzymać się od wcześniej wyuczonego (być może dominującego) ruchu. We wszystkich podanych wyżej przykładach rytm *alfa* może być wyznacznikiem sprawności procesów związanych z aktywnym hamowaniem irrelewantnych informacji. Wzrost amplitudy w paśmie *alfa* byłby wyznacznikiem zwiększenia efektywności modulacji hamującej „góra-dół”, natomiast jej spadek odzwierciedlałby czasowe osłabienie hamowania (Klimesch i in., 2007). Hipoteza ta jest o tyle ciekawa, że – zgodnie z zaprezentowaną na wstępie artykułu definicją – aktywne hamowanie jest, obok aktywizacji, niezwykle ważnym mechanizmem uwagi selektywnej (Rueda, Posner, Rothbart, 2005; Hasher, Zacks, 1988). Aktywność w paśmie *alfa* może więc odzwierciedlać oscylacje sieci będące podłożem mechanizmu hamowania nierelewantnych treści (np. informacji pojawiających się w toższonej reprezentacji pola uwagowego w korze wzrokowej).

Wydaje się, że zmiany amplitudy sygnału w paśmie *alfa* (wzrost i spadek) mogą być spowodowane aktywnością tej samej, rozlanej sieci hamującej komórek w korze mózgu. Oscylacje w sieci nerwowej powstają dzięki naprzemiennemu aktywowaniu komórek pobudzających i hamujących. Działanie sieci hamującej sprawia, że neurony pobudzające generują potencjały czynnościowe okresowo – tylko w specyficznym oknie czasowym – wtedy, gdy hamowanie słabnie. Im silniejsza jest aktywność sieci hamującej, tym jej wpływ na synchronizację oscylacji jest większy. Synchroniczna aktywność neuronów pobudzających jest dobrze rejestrowana przez elektrody przyklejone do skóry czaszki w postaci wzrostu mocy w paśmie *alfa*. Osłabienie hamowania, spowodowane na przykład silnym pobudzeniem aferentnym z obwodu, przyczynia się do zmniejszania synchronicznej aktywności komórek pobudzających i tym samym do spadku mocy w paśmie *alfa*. Hipoteza ta dobrze wyjaśnia zjawisko wzrostu aktywności w paśmie *alfa* obszarów kory nie zaangażowanych w wykonywanie zadania. Tłumaczy ona także spadek aktywności neuronalnej w okolicach objętych wzmożoną uwagą wzrokową.

Wyniki uzyskiwane w obydwu prezentowanych w tej pracy grupach badań można więc wyjaśnić działaniem jednego mechanizmu – zmianami względnej aktywności w sieci hamujących komórek kory. W zależności od zastosowanej procedury mechanizm ten przejawiałby się wzrostem (gdy zwiększenie hamowania wymusza zwiększenie synchronizacji komórek pobudzających) bądź spadkiem amplitudy oscylacji w paśmie *alfa* (gdy silne pobudzenie z obwodu dochodzi do różnych części kory z różną fazą i powoduje desynchronizację w sieci oscylacyjnej komórek kory). Badania rytmów *alfa* w różnych stanach uwagi sugerują ważną rolę czołowych obszarów mózgu kontrolujących działanie sieci neuronalnych, co można obserwować jako modulujący wpływ procesów „góra-dół”.

BIBLIOGRAFIA

- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*, 255, 556-559.
- Baddeley, A. (1996). Exploring the central executive. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49A, 5-28.
- Bastiaansen, M., Brunia, C. (2001). Anticipatory attention: An event-related desynchronization approach. *International Journal of Psychophysiology*, 43, 91-107.
- Beck, A. (1890). Die Ströme der Nervencentren. *Centralblatt für Physiologie*, 4, 572-573 (por. tłum. pracy doktorskiej A. Becka w *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 1973, Suppl. 3).
- Berger, H. (1929). Über das Elektroenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 87, 527-570.
- Braitenberg, V., Schüz, A. (1991). *Anatomy of the Cortex*. Berlin: Springer.
- Crick, F. (1997). *Zdumiewająca hipoteza*. Warszawa: Prószyński i S-ka.
- Fernandez-Duque, D., Posner, M. I. (2001). Brain imaging of attentional networks in normal and pathological states. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23, 1, 477-486.
- Hanslmayer, S., Aslan, A., Staudigl, T., Klimesch, W., Herrmann, C. S., Bauml, K. (2007). Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. *NeuroImage*, 37, 1465-1473.
- Hasher, L., Zacks, R. T. (1988). Working memory, comprehension, and aging: A review and a new view. [W:] G. H. Bower (red.), *The psychology of learning and motivation* (s. 193-225). New York: Academic Press.
- Hummel, F., Andres, F., Altenmüller, E., Dichgans, J., Gerloff, C. (2002). Inhibitory control of acquired motor programmes in the human brain. *Brain*, 125, 404-420.
- Hummel, F., Saur, R., Lasogga, S., Plewnia, C., Erb, M., Wildgruber, D., Grodd, W., Gerloff, C. (2004). To act or not to act: Neural correlates of executive control of learned motor behavior. *NeuroImage*, 23, 1391-1401.
- Jensen, O., Gelfand, J., Kounious, K., Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9–12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex*, 12, 877-882.
- Kelly, S. P., Lalor, E. C., Reilly, R. B., Foxe, J. J. (2006). Increases in alpha oscillatory power reflect an active retinotopic mechanism for distracter suppression during sustained visuospatial attention. *Journal of Neurophysiology*, 95, 3844-3851.
- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: A review and analysis. *Brain Research Reviews*, 29, 169-195.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Russegger, H., Pachinger, T., Schwaiger, J. (1998). Induced alpha band power changes in the human EEG and attention. *Neuroscience Letters*, 244, 73-76.
- Klimesch, W., Sauseng, P., Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53, 63-88.
- LaBerge, D. (1990). Attention. *Psychological Science*, 1, 3, 156-162.

- LaBerge, D. (2001). Attention, consciousness, and electrical wave activity within the cortical column. *International Journal of Psychophysiology*, 43, 5-24.
- Laufs, H., Holt, J. L., Elfont, R., Krams, M., Paul, J. S., Krakow, K., Kleinschmidt, A. (2006). Where the BOLD signal goes when alpha EEG leaves. *NeuroImage*, 31, 1408-1418.
- Miyake A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex 'frontal lobe' tasks: A latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, 41, 49-100.
- Moosmann, M., Ritter, P., Krastel, I., Brink, A., Thees, S., Blankenburg, F., Taskin, B., Obrig, H., Villinger, A. (2003). Correlates of alpha rhythm in functional magnetic resonance imaging and near infrared spectroscopy. *NeuroImage*, 20, 145-158.
- Oakes, T. R., Pizzagalli, D. A., Hendrick, A. M., Horras, K. A., Larson, Ch. L., Abercrombie, H. C., Schaefer, S. M., Koger, J. V., Davidson, R. J. (2004). Functional coupling of simultaneous electrical and metabolic activity in the human brain. *Human Brain Mapping*, 21, 257-270.
- Parasuraman, R. (1998). *The attentive brain*. Cambridge: MIT.
- Posner, M. I. (1999). Localizing cognitive operations. *Brain Research Bulletin*, 50, 5-6, 413.
- Posner, M., Presti, D. E. (1987). Selective attention and cognitive control. *Trends in Neurosciences*, 10, 1, 13-17.
- Posner, M. I., Sheese, B. E., Odludas, Y., Tang, Y. (2006). Analyzing and shaping human attentional networks. *Neural Networks*, 19, 1422-1429.
- Posner, M. I., Raichle, M. E. (red.) (1998). Overview: The neuroimaging of human brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.*, 95, 763-764.
- Pfurtscheller, G., Stancak, A., Neuper, C. (1996). Event-related synchronization (ERS) in the alpha band - an electrophysiological correlate of cortical idling: A review. *International Journal of Psychophysiology*, 24, 39-46.
- Rueda, M. Posner, M., Rothbart, M. K. (2005). The development of executive attention: Contributions to the emergence of self-regulation. *Developmental Neuropsychology*, 28, 2, 573-594.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Stadler, W., Schabus, M., Doppelmayr, M., Hanslmayr, S., Gruber, W. R., Birbaumer, N. (2005). A shift of visual spatial attention is selectively associated with human EEG alpha activity. *European Journal of Neuroscience*, 22, 2917-2926.
- Schack, B., Klimesch, W. (2002). Frequency characteristic of evoked and oscillatory electroencephalographic activity in a human memory scanning task. *Neuroscience Letters*, 331, 107-110.
- Shaw, J. K. (2003). *The Brain's alpha rhythms and the mind: A review of classical and Modern*. Amsterdam: Elsevier Health Sciences.
- Silva da, F. L., Pfurtscheller, G. (1999). *Basic concepts on EEG synchronization and desynchronization*. [W:] G. Pfurtscheller, F. L. da Silva (red.), *Handbook of electro-*

- encephalography and clinical neurophysiology. Revised Series* (chapter 1, vol. 6). Amsterdam: Elsevier Health Science.
- Thut, G., Nietzel, A., Brandt, S. A., Pascual-Leone, A. (2006). Alpha-band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *Journal of Neuroscience*, 26, 9494-9502.
- Vazquez, M., Vaquero, E., Cardoso, M. J., Gomez, C. M. (2001). Temporal evolution of alpha and beta bands during visual spatial attention. *Cognitive Brain Research*, 12, 315-320.
- Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N., Simpson, G. V. (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific alpha-band electroencephalography increases over occipital cortex. *Journal of Neuroscience*, 20, 1-6.
- Wróbel, A. (1997). Zbiorcza aktywność elektryczna mózgu. *Kosmos*, 46, 317-326.
- Wróbel, A. (2000). Beta activity: A carrier for visual attention. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 60, 247-260.
- Wróbel, A., Ghazaryan, A., Bekisz, M., Bogdan, W., Kamiński, J. (2007). Two streams of attention-dependent beta activity in the striate recipient zone of cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Journal of Neuroscience*, 27, 9, 2230-2240.
- Yamagishi, N., Callan, D. E., Goda, N., Anderson, S. J., Yoshida, Y., Kawato, M. (2003). Attentional modulation of oscillatory activity in human visual cortex. *NeuroImage*, 20, 98-113.