

Taugakerfi tengd ýfingaráhrifum í sjónskynjun: Niðurstöður úr taugasálfræði- og segulómmyndunarrannsóknum

Ágrip

Árni Kristjánsson
SÁLFRÆÐINGUR

Þegar við horfum í kringum okkur erum við að jafnaði líklegri til þess að taka eftir hlutum sem hafa svipaða eiginleika og þeir hlutir sem við höfum nýverið horft á. Dæmi um ýfingu (priming) af þessu tagi er að þegar litur eða lögun markáreitis í sjónleitarverkefni er endurtekinn eru þátttakendur að jafnaði fljótari að finna áreiðið en annars. Rannsakað var hvaða tímabundnar breytingar verða á heilastarfi mannsins þegar þessi ýfingaráhrif eiga sér stað. Ýfingaráhrifin virðast hafa áhrif á það hverju við veitum athygli hverju sinni og því voru birtingarmyndir ýfingaráhrifa í sjónleitarverkefni athugaðar í sjúklingum með taugabilunina gaumstol (hemispatal neglect) sem má rekja til heilaskemmda í hvirfilblaði heila, og einkennist af truflunum á því að veita áreitum í öðru hvoru sjónsviði athygli. Ýfingaráhrif vegna litar markáreitis voru óbreytt hjá þessum sjúklingum en rannsókn þar sem áreiti voru einungis birt í 200 millisekúndur sýndi að ýfing vegna endurtekinnar staðsetningar markáreitis var háð því að sjúklingarnir tækju eftir markáreitinu. Starfræn segulómmyndunarrannsókn (fMRI) á heilbrigðum þátttakendum leiddi í ljós að taugakerfi í hvirfil- og ennisblaði sem tengjast verkan eftirtektar tengdust ýfingaráhrifum, en jafnframt tengdust litayfingaráhrif virkni í sjónsvæðum hnakkablaðs og á litasvæðum í gagnaugablaði. Ýfingaráhrif tengd endurtekningu staðsetningar markáreitisins tengdist jafnframt virkni á svæðum á mótum hnakka- og gagnaugablaðs og á hliðlægum hluta ennisblaðs sem hafa verið talin tengd því þegar eitthvað fangar athygli okkar, og eru þessi svæði í gagnauga- og hvirfilblaði einmitt þau svæði sem eru oftast skemmd í gaumstoli. Í heild staðfesta niðurstöðurnar tengsl ýfingaráhrifa í sjónskynjun og eftirtekt, en bera því jafnframt vott að breytingar á virkni í sjónsvæðum heilans tengist ýfingaráhrifum.

Sálfræðiskor Háskóla Íslands,
Odda við Sturlugötu,
101 Reykjavík
ak@hi.is

Inngangur

Nefna má mörg dæmi úr daglegu lífi og úr rannsóknum í sálfræði um það hvernig það sem á undan er gengið hefur áhrif á hvernig við skynjum umhverfi okkar og bregðumst við og túlkum þau

Lykilord: sjónskynjun, ýfing, gaumstol, starfræn segulómmyndun.

ENGLISH SUMMARY

Kristjánsson Á

Neural correlates of priming in vision: Evidence from neuropsychology and neuroimaging

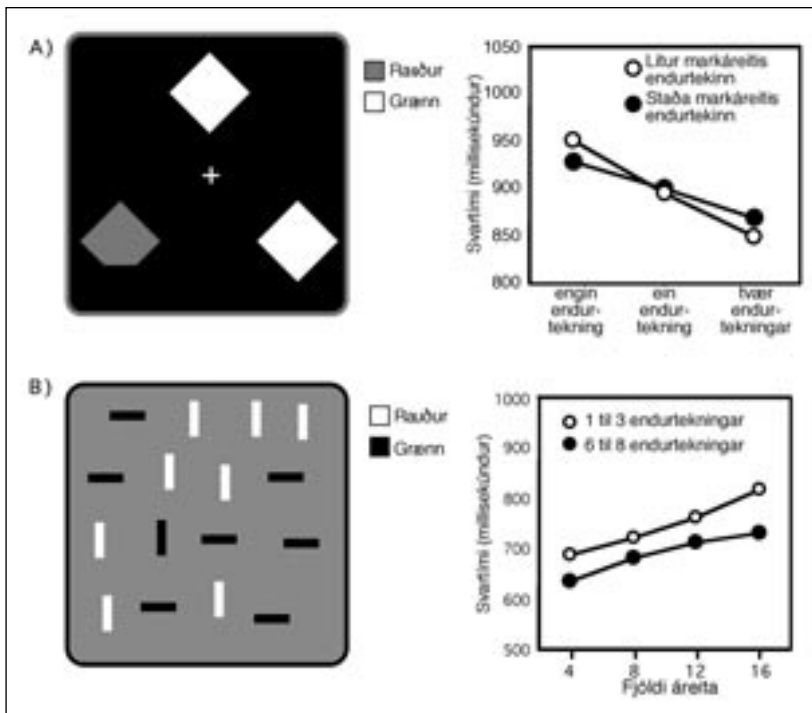
Læknablaðið 2005; 91: 345-51

When we look around us, we are overall more likely to notice objects that we have recently looked at; an effect known as priming. For example, when the color or shape of a visual search target is repeated, observers find the target faster than otherwise. Here I summarize recent research undertaken to uncover the temporary changes in brain activity that accompany these priming effects. In light of the fact that priming seems to have a large effect on how attention is allocated, we investigated priming effects in a visual search task on patients suffering from the neurological disorder „hemispatal neglect“ in which patients typically fail to notice display items in one of their visual hemifields. Priming of target color was relatively normal for these patients, while priming of target location seemed to require awareness of the briefly presented visual search target. An experiment with functional magnetic resonance imaging of normal observers revealed that both color and location priming had a strong modulatory influence on attentional mechanisms of the frontal and parietal cortex. Color priming was also correlated with changes in activity in visual cortex as well as color processing areas in the temporal lobe. Location priming was correlated with changes in activity near the temporo- parietal junction and lateral inferior frontal cortex, areas that have been connected with attentional capture; which ties well with our finding of deficits of location priming for the neglect patients who indeed have lesions in the temporo-parietal junction. Overall, the results confirm the tight coupling of visual attention and priming in vision, and also that the visual areas of the brain show some modulation of activity as priming develops.

Keywords: visual perception, priming, hemispatal neglect, functional magnetic resonance imaging (fMRI).

Correspondence: Árni Kristjánsson, ak@hi.is

áreiti sem birtast okkur á hverjum tíma. Qrðið „atkvæði“ skiljum við á mismunandi hátt eftir því hvert samhengið er – hvort umræðan hefur snúist um setningafræði eða kosningaúrslit. Ef þátttakendur eru beðnir um að búa til orð sem byrjar á HE geta orðin sem þátttakendur mynda verið



Mynd 1. Ýfingaráhrif í sjónleitarverkefnum. A sýnir verkefni þar sem þátttakendur eiga að finna markáreiði sem hefur annan lit en hin tvö (rauður marktígull innan um græna; eða grænn marktígull innan um rauða). Segja á til um hvort skorið hafi verið ofan eða neðan af tíglinum. Hægra megin í A má sjá hvernig svartími minnkar þegar litur markáreitins er endurtekinn frá einni umferð til þeirrar næstu (hvítir hringir), eða þegar markáreiðið er birt á sama stað og áður (svartir hringir; (7)). B sýnir verkefni þar sem finna á markáreiði sem hefur annan halla en önnur áreiði af sama lit (markáreiði var birt í 50% tilfella; í þessu tilfelli er markáreiðið græn lárétt lína). Hægra megin má sjá hversu mikið svartími lækkar þegar markáreiði sem hefur sama halla hefur verið endurtekið 6 til 8 sinnum, samanborið við þegar sami halli hefur einungis verið endurtekinn 1 til 3 sinnum (niðurstöður úr 3).

háð því hvað þeir hafa verið látnir lesa á undan. Þátttakandi sem las lista með heitum á dýrategundum er líklegur til að mynda orðið HESTUR en þátttakandi sem las lista með heitum á líkams hlutum gæti svarað með orðinu HENDUR (1). Samhengisáhrif af þessu tagi hafa oft verið kölluð ýfingaráhrif (priming). Þau eru talin til komin vegna þess að svæði í heila sem fást við verkefni sem ýfingaráhrifin tengjast eru virk að einhverju leyti í einhvern tíma eftir að verkefni lýkur, og þegar sama verkefni er endurtekið tekur úrvinnslan skemmri tíma eða minni orku (2). Það má ef til vill segja að svæðin hafi verið „ýfð upp“ og í kjölfarið eigi töluverð virkni sér enn stað sem flýttir vinnslu á svipuðum áreitum sem á eftir fylgja.

Annað dæmi er ef við leitum að ákveðnu markáreiði á tölvuskjá (mynd 1A) þar sem markáreiðið er tígull sem er öðruvísi á litinn en hinir tveir tíglarnir og verkefni okkar er að segja til um hvort skorið hafi verið ofan eða að neðan af marktíglinum, erum við að jafnaði töluvert fljótari að finna áreiðið ef sama áreiðið er endurtekið (það er ef rautt markáreiði kemur á eftir rauðu markáreiði í

undangenginni umferð eru svartímar lægri en ef grænt áreiði fylgir því rauða (2). Svipaðar niðurstöður hafa fundist fyrir endurtekningu á halla markáreitiss (3) (sjá mynd 1B) sem og fyrir það hvort áreiði er birt á sama stað og áður eða ekki (4)¹. Jafnframt hefur það sýnt sig að þátttakendur eru lengur að svara til um eiginleika áreiða sem þeir hafa þurft að leiða hjá sér rétt á undan; þeir eru lengur að svara til um grænt markáreiði ef hin tvö áreitini í undangenginni umferð voru græn (2, 5). Sumir hafa talað um að við búum yfir ómeðvituðu minniskerfi sem er ekki tengt meðvituðu hugarstarfi á beinan hátt heldur sé vinnsla þess okkur sjálfum hulin (implicit memory (6)), og að ýfingaráhrifin séu dæmi um verkan þess.

Rannsóknir þær sem hér er lýst hafa beinst að því að athuga hvað gerist í taugakerfi þátttakenda þegar ýfingaráhrif af þessu tagi byggjast upp. Rannsóknirnar hafa fyrst og fremst beinst að því að athuga ýfingaráhrif í sjónleitarverkefnum líkum þeim sem var getið um hér að ofan. Lýst er rannsóknum á sjúklingum með *gaumstol* (hemispatial neglect) og starfrænum segulómmyndunarrannsóknum (functional magnetic resonance imaging) sem stundaðar hafa verið síðastliðin ár (7, 8). Rannsóknirnar hafa jafnframt beinst að samspili eftirtektar og ýfingaráhrifa. Í greinum Maljkovic og Nakayama (2, 4) þar sem verkefni svipað því sem sýnt er á mynd 1A var notað, var talað um að ýfingin væri tengd „útstökksáhrifum“ (pop-out) í sjónleitarverkefnum. Sjónrænt útstökk á sér stað þegar þátttakendur í sjónleitarverkefnum sem eiga að finna ákveðið markáreiði innan um önnur áreiði, finna markáreiðið fljótt óháð því hversu mörg áreiði eru á skjánum (talað er um að það sé sem markáreiðið „stökkvi fram“). Útstökksáhrif af þessu tagi hafa að jafnaði verið tengd verkan eftirtektar eða athygli (attention) (9, 10). Talað er um að athyglin dragist ósjálfrátt að þeim áreitum sem stökkva út. Eftirtekt eða athygli hefur jafnan verið talin skipta gríðarmiklu máli um sjónskynjun okkar og að það hvað við skynjum hverju sinni sé að miklu leyti háð því hverju við veitum athygli (11-13).

Að sama skapi má ef til vill leiða að því getum að niðurstöðurnar (3) þar sem við fundum sterk flýtingaráhrif á sjónleit þar sem *ekki* var um sjónrænt útstökk að ræða endurspegli að athyglin eigi auðveldara með að binda saman frumþætti (eins og lit og lögum) saman í heildstæða hluti þegar þessir þættir eru endurtekið hluti af markáreitinu (14), sem oft er talið nauðsynlegt til þess að finna áreiði í verkefni þar sem enginn einn þáttur stekkur

¹ Nýlegar niðurstöður útiloka að hægt sé að útskýra ýfingaráhrifin með tilliti til breytinga á svarhneigð frekar en breytinga á skynnæmi (sjá Kristjánsson, Sigurðardóttir og Driver, í vinnslu).

út (14, 15). Sé það rétt að ýfingaráhrifin tengist verkan eftirtektarinnar má búast við því að ýfingaráhrifin leiði til breytinga á vinnslu þeirra heilsvæða sem einmitt tengjast verkan eftirtektarinnar. Með þessa tilgátu að vopni voru gerðar rannsóknir á gaumstols-sjúklingum (7) auk segulómmyndunar-rannsóknar (8).

Ýfingaráhrif hjá sjúklingum með gaumstol (hemispatial neglect)

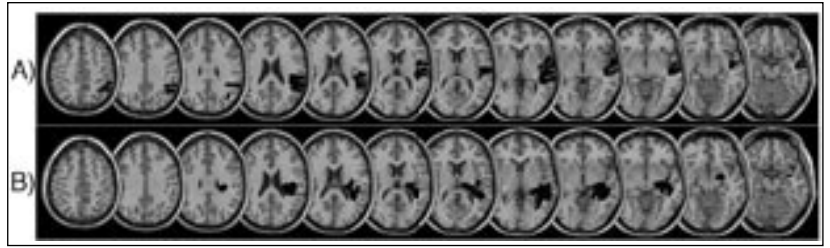
Ef eftirtektin skiptir lykilmáli í ýfingaráhrifunum er rökrétt að spyrja hvernig ýfingin birtist hjá sjúklingum sem þjást af truflunum á verkan eftirtektarinnar í kjölfar heilablóðfalls. Taugabilunin *gaumstol* (hemispatial neglect) (16-19) lýsir sér þannig að sjúklingar virðast ekki veita áreitum í öðru sjónsviði nægilega athygli (oftast því vinstra). Þessir sjúklingar eru líklegir til þess að leiða hjá sér áreiti í vinstra sjónsviði, eins og þeir sjái þau ekki. Ef þessir sjúklingar eru beðnir um að draga lárétta línu í gegnum hverja lóðrétta línu í fylki lóðréttra lína eru þeir líklegir til þess að draga einungis láréttar línur í gegnum lóðrétta línurnar í hægra sjónsviði en sleppa línunum í vinstra sjónsviði. Ef þeir eru beðnir um að skipta lárétrri línu (til dæmis 20 cm langri) í tvennt með því að draga lóðrétta línu í gegnum hana er línan oft nokkrum sentimetrum hægra megin við hina raunverulega miðju línunnar (sjá til dæmis 20).

Gaumstol kemur venjulega til í kjölfar heilaskemmda á hægra hvirfilblaði í heila (í kringum neðri hvirfilbleðil (Lobulus Parietal Inferior) og jafnframt á efri gagnaugagára (Gyrus Temporalis Superior) við mót hnakka- og gagnaugablaðs). Það er rétt að taka fram að deilt hefur verið um hvaða svæði skipta mestu í þessu samhengi, og haldið hefur verið fram (17) að gaumstol verði vegna skemmdar á svæðum í gagnaugablaði (ná-lægt mótum gagnaugablaðs og hvirfilblaðs, á efri gagnaugagára)². Í gaumstoli er ekki um truflanir á sjónskynjun sem slíkri að ræða því að sjónskerpa þessara sjúklinga er oftast frekar eðlileg (enda eru sjónsvæði í rákaberki hnakkablaðs (striate cortex) ósködduð hjá þessum sjúklingum, mynd 2).

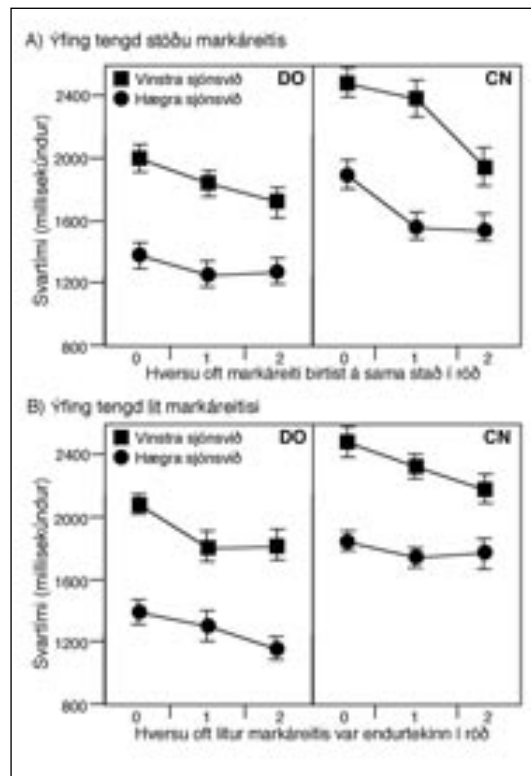
Könnuð voru ýfingaráhrif (7) hjá gaumstols-sjúklingum í sjónleitarverkefni svipuðu því sem Maljkovic & Nakayama (2) notuðu³ (mynd 1).

² Oft getur verið erfitt að skilja á milli slíkra kenninga vegna þess að í mörgum sjúklingum með gaumstol ná skemmdir yfir vítt svæði, bæði í hvirfil- og gagnaugablaði, og erfitt að benda á eitt svæði heilans sem verður að vera skemmt til þess að gaumstol komi fram.

³ Það er rétt að taka fram að í báðum rannsóknunum athuguðum við til samanburðar frammistöðu nokkura heilbrigðra einstaklinga á svipuðum aldri og sjúklingarnir (eða eldri). Þeir sýndu allir mjög venjulegt mynstur ýfingaráhrifa; mjög hlíðstætt yngri einstaklingum sem við prófuðum. Því var útilokað að afbrigðilegt ýfingamyntur væri til komið vegna aldurs þáttakenda en ekki gaumstolsins.



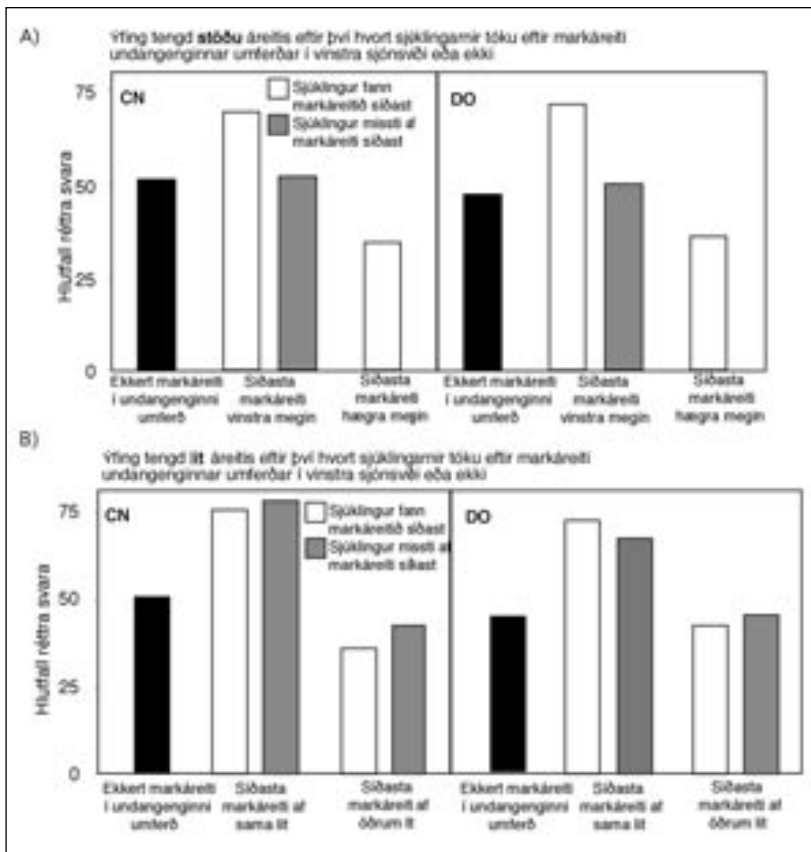
Mynd 2. Skemmdir á hvirfilblaði á sjúklingum sem rannsaðir voru. A sýnir 12 ásneiðmyndir sem sýna skemmd í heila sjúklings DO (í svörtu). B sýnir á sama hátt skemmdir í heila sjúklings CN.



Mynd 3. Frammistaða sjúklinganna tveggja (DO og CN) í fyrri tilraun. Myndin sýnir hversu fljótir þeir voru að svara því hvar skorið var af markáreitinu eftir því hversu oft markáreitið var birt á sama stað í röð frá einni umferð til þeirrar næstu (A) og hversu oft litur markáreitisins var endurtekinn (B). Villumörk sýna staðalvillu fyrir hvert meðaltal.

Notaðar voru tvær mismunandi útgáfur af verkefninu; í fyrri útgáfunni af tilrauninni voru tíglaðir birtir á skjánum þar til sjúklingarnir svöruðu til um hvort skorið hafði verið ofan eða neðan af marktíglinum (sem hafði annan lit en hinir tveir tíglaðir). Athuguð var frammistaða tveggja gaumstolsjúklinga á þessu verkefni. Þeir voru prófaðir nokkrum sinnum í allt, tveimur til fimm mánuðum eftir heilablæðinguna sem olli gaumstolinu. Báðir höfðu skemmdir á neðri hvirfilbleðli (lobulus parietalis inferior) og efri gagnaugagára (gyrus temporalis superior) á mótum hnakka- og gagnaugablaðs (mynd 2) en sjónbörkur beggja var óskemmdur.

Niðurstöðurnar úr þessari fyrri tilraun eru á mynd 3A. Eins og sjá má lækkar svartíminn eftir því sem litur markáreitisins er endurtekinn og jafnframt lækkar svartíminn eftir því sem markáreitið birtast oftast á sama stað hjá þessum tveimur sjúklingum. Þessi ýfingaráhrif virðast því vera ósködduð hjá þessum sjúklingum því ýfingaráhrifin eru til



Mynd 4. Frammistada tveggja sjúklinga með gaumstól í aðgreiningarverkefni í rannsókninni (7) eftir því hvers konar markáreiti birtist í undangenginni umferð. Súlnurn sýna hlutfall réttra svara þegar markáreitið var birt í vinstra sjónsviði, eftir því hvað átti sér stað í undangenginni umferð. Í A er sýnt hlutfall réttra svara fyrir markáreiti í vinstra sjónsviði eftir því hvort síðasta markáreiti var birt hægri eða vinstra megin í sjónsviði eða hvort ekkert markáreiti var birt (svarta súlan). B sýnir hlutfall réttra svara í vinstra sjónsviði eftir því hvort markáreiti í undangenginni umferð var af sama lit og markáreitið eða ekki, eða hvort ekkert markáreiti var birt (svarta súlan).

staðar bæði í óskaddaða sjónsviðinu (því hægri) sem og í því skaddaða (því vinstra) þó svo að svar tímar í vinstra sjónsviði séu töluvert miklu lengri en í því hægri eins og sjá má á mynd 3.

Í seinna verkefninu sem sjúklingarnir framkvæmdu voru sams konar sjónleitaráreiti og áður birt, og aðgreiningarverkefnið var það sama og áður, en í þetta sinn voru sjónleitaráreitin einungis birt í 200 millisekúndur. Þetta var gert í tvennum tilgangi: annars vegar til að athuga hvort augnhreyfingar í átt að markáreitinu gætu útskýrt ýfinguna tengdri staðsetningu í fyrri tilrauninni með því að koma í veg fyrir að augnhreyfingar komi að gagni (200 millisekúndur eru of skammur tími til þess að augnhreyfingar að áreitunum séu mögulegar áður en þau hverfa af skjánum). Megin markmiðið var þó að athuga hvort unnt væri að leggja mat á hvort vitund um eðli og staðsetningu markáreitisins skipti máli varðandi ýfingarhrifin. Það er vel þekkt að þegar sjúklingum sem þjást af vinstra-gaumstoli eru birt tvö áreiti samtímis

í vinstra og hægri sjónsviði í skamma stund, taka þeir oft ekki eftir vinstra áreitunum, og telja að einungis eitt áreiti hafi verið birt. Þetta er kallað *slokknun* (extinction (16, 21)), og tengist gaumstoli og sést oft hjá sömu sjúklingunum, sem og hjá þeim tveimur sjúklingum sem hér voru rannsakadir. Ef sjúklingarnir missa af áreitunum vinstra megin í sjónsviði er samt líklegt að þau hafi verið skynjuð á einhvern ómeðvitaðan hátt vegna þess að augað, sjónbrautir að heila og sjónbörkur í hnakkablaði eru ósködduð (slokknunin tengist vandamálum í eftirtekt, líkt og í gaumstoli, eins og áður var vikið að) (16). Að birta áreitin einungis í skamma stund veitir því kost á að kanna hvort ýfingarhrif komi fram þó svo að þátttakendur taki ekki eftir markáreitunum. Sömu sjúklingar og í fyrri tilraun voru prófaðir og var að þessu sinni veittur kostur á þremur svarmöguleikum: Að skorið hafi verið neðan af marktíglinum; ofan af honum eða að *ekkert markáreiti* hafi verið birt (ekkert markáreiti var til staðar í 20% umferða; þá voru allir tíglarnir af sama lit og ekki skorið af neinum þeirra). Við gátum með þessu móti séð hvort einhver ýfingarhrif kæmu fram vegna áreita sem sjúklingarnir *misstu af* í vinstra sjónsviði.

Öfugt við fyrri tilraunina þar sem niðurstöður voru þær sömu fyrir staðarýfingu og litaýfingu kom fram mikill munur á lita- og staðarýfingu í þessari seinni tilraun. Mynd 4 sýnir hversu oft sjúklingarnir svöruðu rétt til um hvar var skorið af markáreitunum eftir því hvort markáreiti var birt á undan og ef það var birt, hvers eðlis það var. Öll meðaltölín eru fyrir vinstra sjónsvið. Þegar sjúklingar misstu af markáreitunum áttu þeir í engu auðveldara með að greina markáreiti sem birtist á sama stað í næstu umferð á eftir heldur en ef ekkert markáreiti var birt á undan (berid saman svörtu súlnuna og gráu súlnuna fyrir hvorn sjúkling í myndhluta A). Þetta þýðir að við fundum engin merki um *staðarýfingu* þegar sjúklingarnir misstu af markáreitunum. Mynd 4B sýnir hins vegar að töluvert ýfingarhrif tengd *lit* markáreitis komu fram jafnvel þegar sjúklingarnir misstu af undangengnu markáreiti (berid saman svörtu súlnunum, og gráu súlnuna vinstra megin fyrir hvorn sjúkling í 4B). Ýfingarhrifin tengd endurteknum lit markáreitis eru raunar næstum jafn mikil hvort sem þátttakendur tóku eftir markáreitunum á undan eða ekki (gráu og hvítu súlnurnar vinstra megin í myndinni fyrir hvorn þátttakanda í 4B). Þetta bendir til þess að eftirtektarkerfin sem eru skemmd í gaumstoli skipti meira máli í sambandi við staðarýfingu heldur en litaýfingu.

Í heild benda niðurstöður úr þessum tveimur rannsóknum til þess að taugakerfi sem tengjast eftirtekt og skaddast í gaumstol, geti ekki eingöngu

útskýrt yfingarhrif þau sem hér um ræðir. Þó er ljóst að þegar gaumstolssjúklingar missa af áreiti í vinstra sjónsviði eru engin merki um ýfingu tengda staðsetningu, og spurning hvort umrædd eftirtektarkerfi séu nauðsynleg fyrir ýfingu staðar en ekki lita. Það er mögulegt að ýfing tengd lit áreitis tengist jafnframt virkni í öðrum kerfum heilans sem eru ósködduð í gaumstolssjúklingum þeim sem við rannsökuðum. Til þess að svara þessum spurningum var framkvæmd rannsókn þar sem við mældum með starfrænni segulómmyndun (functional magnetic resonance imaging; fMRI) breytingar á blóðflæði í heila þátttakenda eftir því sem yfingarhrif í sjónskynjun byggðust upp (8).

Mælingar á blóðflæði í heila með starfrænni segulómmyndun

Starfræn segulómmyndun hefur á undanförunum árum verið notuð til þess að svara ýmsum spurningum um starfsemi heilans. Mældar eru breytingar á blóðflæði í heila og borið saman við það sem þátttakendur eru að gera hverju sinni (26). Þar sem aukin virkni kallar á aukið súrefni og glúkósa tengist aukið blóðflæði aukinni virkni. Þannig er hægt að álykta um hvaða svæði það eru sem eru sérlega virk þegar eitthvert ákveðið verkefni er framkvæmt (sjá nánar að neðan). Það hefur nokkuð lengi verið vitað að þegar ákveðið áreiti er birt aftur og aftur leiðir það til breytinga á heilastarfi áhorfanda þannig að taugavirkni á þeim svæðum sem eru virk þegar áreitið er birt í fyrsta sinn breytist snarlega og að endurtekning áreitisins leiðir til minni virkni en annars væri. Komið hefur fram að þegar sama áreiti er endurtekið stuttu eftir hið fyrra er blóðflæðisaukning tengd birtingu seinna áreitisins töluvert minni en blóðflæðisaukningin tengd birtingu þess fyrra (22-24)⁴. Þar sem talið er að yfingarhrif tengist sterklega virkni eftirtektar er rétt að taka fram að rannsóknir með starfrænni segulómun (og öðrum aðferðum) hafa sýnt að lykilsvæði í heila varðandi verkan eftirtektar eru í hvirfilblaði og aftarlega í ennisblaði (27).

Verkefnið í segulómmyndunarrannsókninni (8) var svipað því sem lýst var fyrir seinni tilraunina á sjúklingunum; sams konar áreiti og notuð voru þar voru birt á gegnsæjum endurvarpsskjá í 200 millisekúndur og þátttakendur framkvæmdu sama aðgreiningarverkefni og áður á meðan þeir lágu í segulómunartæki (styrkur segulsviðs var 1,5 Tesla). Í svo sterku segulsviði spinnast róteindir í kjarna vetnisfrumeinda að mestu um sama ás að öllu öðru óbreyttu. Þegar rafsegulbylgjum er hleypt í



Mynd 5. Svæði sem sýndu marktæka minnkun blóðflæðis þegar staðarýfing átti sér stað. Svæðin þar sem t-próf á mun eftir því hvort markáreiti birtist á sama stað og í umferðinni á undan eða ekki, sýndi marktæka lækun blóðflæðis (úr SPM niðurstöðum) eru sýnd í svörtu. Þarna má meðal annars sjá svæði í efri hluta hvirfilblaðs og í framheila sem oftast hafa verið talin gegna lykilhutverki í verkan eftirtektarinnar. Einnig má sjá í hægri heilahveli (vinstra megin á myndinni) svæði þau sem nefnd hafa verið í sambandi við athyglisföngun (27) og tengdust sérstaklega staðarýfingu í niðurstöðum okkar.

stutta stund inn í segulsviðið, verður það til þess að þessi samræmi spuni truflast tímabundið og róteindirnar fara að spinnast um marga ólíka ása. Súrefnisríkt og súrefnissnautt blóð aðlagast meginsegulsviði skannans aftur á mislöngum tíma og því mælast missterk merki frá virkum og óvirkum svæðum í heilanum (24). Allur heili þátttakenda var skannaður með 32 2,5 millimetra þykkum sneiðum (bilið á milli sneiða var 1,25 millimetrar). Gagnasöfnun tók 90 millisekúndur fyrir hverja sneið; og því tók hver mæling á öllum heilanum 2,88 millisekúndur (TR = 2,88 sekúndur). Eitt af því sem athuga átti var hvort yfingarhrif tengd endurtekningu litar og endurtekningu stöðu markáreitis komi fram sem minnkað blóðflæði sem bæri vott um minnkaða virkni (23). Eins og áður sagði, þar sem súrefnisríkt og súrefnissnautt blóð aðlagast aftur að meginsegulsviðinu mishratt kemur fram munur á mælingunum í mismunandi heilsvæðum eftir því hvort mikil eða lítil virkni hefur átt sér stað á hverju heilsvæði fyrir sig. Virkni taugafrumna og það ferli sem kemur í kjölfarið þegar þær ná aftur sinni hvíldarspennu krefst glúkósa og súrefnis, og því eykst flutningur á súrefni, og þar með blóðflæði á þeim stöðum sem virkni taugafrumanna er umtalsverð (25).

Niðurstöður fyrir ýfingu tengda endurtekningu þess *hvar* markáreitið birtist (mynd 5 og tafla I) voru þær að marktæk minnkun á blóðflæði kom fram í svæðum sem oft hafa verið tengd verkan eftirtektar (27) í hvirfilblaði (aðallega hvirfilbleðlaskor (sulcus intraparietalis)) og ennisblaði (nánar tiltekið á mótum framanmiðjuskorar (sulcus precentralis) og aftasta hluta fremri enniskorar (sulcus frontalis superior); svæði sem er oft kallað frontal eye fields (28), og tengist að auki framkvæmd augnhreyfinga, sem og verkan eftirtektarinnar). Jafnframt kom fram marktæk minnkun á blóðflæði í svæðum í hægri heilahveli (hliðlægt í ennisblaði og á mótum hvirfil- og gagnaugablaðs) sem virðast sérstaklega virkt þegar eitthvað fangar athygli okkar (27)⁶.

⁵ Marktæk minnkun blóðflæðis samkvæmt t-prófi á aðhvarfsgreiningu (*regression*) þeirri sem gerð er með tölfræðingreiningarhugbúnaðinum Statistical Parametric Mapping www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/

⁶ Svæði sem tengjast því þegar við veitum einhverju athygli meðvitað og í lengri tíma virðast vera ofar í hvirfilblaði og ofar í framheila (frontal eye fields) og ekki einskorðuð við hægri heilahvel. Rétt er að taka fram að þetta svæði er skemmt í langflestum gaumstolssjúklingum.

⁴ Þetta hefur oft verið talið vera til marks um að viðvönun (*habituation*) eigi sér stað (Kandel, 1979). Ég er þeirrar skoðunar að minnkuð virkni tengist að hluta til því að úrvinnsla áreitisins er auðveldari ef sama áreitið er endurtekið.

Tafla 1. Þau svæði þar sem kom fram minnkað blóðflæði þegar staða markáreitis var endurtekin (óháð því í hvaða sjónsviði markáreitið var).

Svæði í heila	Staðsetningarhnit			t-gildi	p-gildi
	x	y	z		
Vinstri hvirfilbleðlaskor	-30	-60	40	6.71	.000
Hægri hvirfilbleðlaskor	24	-66	48	3.87	.001
Fremri ennisakor (vinstri)	-32	-12	54	4.47	.000
Fremri ennisakor (hægri)	28	-8	56	4.61	.000
Hægri miðennisgári	28	26	22	6.30	.000
Vinstri miðennisgári	-34	36	18	4.13	.001
Rákabörkur hnakkablaðs (hægri)	14	-68	20	5.66	.000

Taflan sýnir t-gildi og p-gildið sem tengist því úr SPM niðurstöðunum. Hvert svæði er síðan merkt með x, y og z staðsetningarhnitum og taugalíffærafraðilegu nafni svæðisins.

Mynd 6. Svæði sem sýndu marktæka minnkun á blóðflæði þegar litayfing átti sér stað. Svæðin þar sem t-próf á mun eftir því hvort markáreiti var afa sama lit og í umferðinni á undan eða ekki, sýndi marktæka lækun á blóðflæði (úr SPM niðurstöðum) eru sýnd í svörtu. Þarna má meðal annars sjá svæði í efri hluta hvirfilblaðs og í framheila sem oftast hafa verið talin gegna lykilhutverki við eftirtekt.



Marktæk minnkun á blóðflæði tengd endurtekingu litar markáreitisins (mynd 6 og töflu II) kom fram í hvirfilblaði og ennisblaði; svæðum sem hafa verið tengd verkan eftirtektar (27). Jafnframt kom fram minnkun á blóðflæði með endurtekingu á svæðum í gagnaugablaði sem talin eru tengjast litáúrvinnslu (29, 30), nánar tiltekið í spólugára gagnaugablaðs (fusiform gyrus) og hliðlægum hnakkafloka (lateral occipital complex). Jafnframt sáust áhrif tengd endurtekingu litar markáreitis og stöðu þess á svæðum í sjónberki í hnakkablaði, og er það áhugavert að sjá að þessi áhrif geti komið fram þetta snemma í skynferlinu.

Í heildina sýndu niðurstöðurnar að endurtekingu litar eða stöðu áreitis kom fram sem minnkað blóðflæði til ákveðinna svæða í heilanum líkt og áður hefur komið fram í rannsóknum þar sem áreiti eru endurtekin⁷ (22-24).

Umræða

Það er ljóst að við erum að jafnaði líklegri til að taka eftir eða tökum fyrr eftir áreitum sem við höfum séð nýverið. Í þeim rannsóknum sem er lýst hér var athugað hvernig þessi ýfingarhrif (priming effects) endurspeglast í virkni heilans.

Niðurstöðurnar á ýfingarhrifum hjá sjúklingum með taugakerfisbilunina gaumstol (7) sýndu að þessi ýfingarhrif eru að miklu leyti til staðar þrátt

⁷ Hér er rétt að taka fram að í rannsókninni var lengri tími á milli endurtekingar áreita (3 til 5 sekúndur) en í þeim rannsóknum sem höfðu sýnt fram á minnkað blóðflæði vegna endurtekingar (oftast um 400 millisekúndur).

fyrir eftirtektartruflun. Þetta sýnir að ýfing getur hjálpað sjúklingum að finna áreiti í vinstra sjónsviði þar sem einkenni koma fram. Jafnframt kom í ljós að ýfingarhrif á áreiti í vinstra sjónsviði koma fram vegna áreita í hægri sjónsviði, og jafnframt verða ýfingarhrif frá áreitum vinstra megin í sjónsviði til áreita í hægri sjónsviði. Í seinni tilrauninni á gaumstolssjúklingunum voru áreitin einungis birt í 200 millisekúndur. Þetta varð til þess að þátttakendur misstu af um 50% áreita í vinstra sjónsviði. Þó þeir hefðu misst af þessum markáreitum varð samt sem áður töluverð ýfing vegna litar markáreitis frá áreitum sem þeir höfðu misst af, en hins vegar kom ekki fram nein ýfing vegna staðsetningar. Staðaryfing virðist krefjast þess að þátttakendur taki eftir markáreiti, en litayfing virðist ekki gera það. Því má leiða að því getum að skemmdirnar á hægri heilahveli hjá þessum sjúklingum leiði af sér mun sterkari truflun á úrvinnslu á staðsetningu áreitis, en á hinn bóginn er úrvinnsla litar nokkur og veldur ýfingarhrifum á næstu umferð, þó að áreitið nái aldrei að komast inn í meðvitað hugastarf. Að litayfing eigi sér stað vegna áreita sem misst var af samræmist vel niðurstöðum rannsóknna þar sem sýnt hefur verið fram á að áreiti sem gaumstols-sjúklingar „missa-af“ leiða samt til áhrifa á það hvað þátttakendur skynja (16, 31).

Niðurstöður úr segulómunarrannsókninni (8) sýndu að taugakerfi sem tengdust ýfingarhrifum, og birtust sem minnkuð virkni þegar annaðhvort staða eða litur markáreitis var endurtekin, komu fram í svæðum sem hafa oftast verið tengd verkan eftirtektarinnar eins og til dæmis hvirfilbleðlaskor í hvirfilblaði og í fremri ennisakor. Jafnframt komu fram áhrif tengd staðaryfingu í hægri heilahveli á mótum gagnauga- og hvirfilblaðs og hliðlægt í ennisblaði. Það komu hins vegar ekki fram nein áhrif tengd litayfingu á þessum svæðum. Þessi niðurstaða kemur heim og saman við rannsóknirnar á gaumstolssjúklingunum vegna þess að truflanir á staðaryfingu komu fram hjá gaumstolssjúklingunum sem einmitt hafa skemmdir á mótum gagnauga- og hvirfilblaðs. Litayfing tengdist síðan áhrifum í spólugára gagnaugablaðs og hliðlægum hnakkafloka á svæðum sem hafa oft verið tengd við úrvinnslu litar áreita (29, 30). Það má vera að þetta geti að hluta til útskýrt af hverju litayfingarhrifin eru mikið til ósködduð hjá gaumstolssjúklingum. Að síðustu má nefna að við sáum áhrif tengd ýfingu litar og staðsetningar í sjónberki hnakkablaðs og hlýtur það að teljast athyglisvert að við sjáum ýfingarhrif svona snemma í skynferlinu.

Samantekt

Ýfingarhrif í sjónskynjun virðast tengjast sérstak-

lega eftirtektarkerfum heilans (7,8,11-13). Það er líklegt að eftirtekt dragist frekar að þeim áreitum (eða einstökum þáttum þeirra, eins og staðsetningu eða lit) sem þátttakendur hafa verið að vinna með rétt á undan. Minnkuð virkni í eftirtektarkerfum endurspeglar þá ef til vill að minni orka fer í að finna markáreitid hverju sinni. Staðarýfing er líklega háðari þeim eftirtektarkerfum sem skemmast í gaumstoli vegna þess að litaýfingin virtist nokkuð óskert þó svo að sjúklingarnir misstu af markáreitinu, en staðarýfingin var horfin. Það má vera að litaýfingaráhrif á svæðum eins og í litaúrvinnslusvæðum í gagnaugablaði geti útskýrt þetta að einhverju leyti. Staðarýfing tengdist sérstaklega taugakerfum í hægri heilahveli (hliðlægt í framheila og neðarlega í hvirfilblaði). Það er líklegt að þessi kerfi hafi sterk tengsl við taugakerfi sem eru sködduð í gaumstoli, og myndi það útskýra hvers vegna við sjáum engin merki um staðarýfingu sem rekja má til áreita sem sjúklingar misstu af í vinstra sjónsviði, öfugt við það sem kom fram varðandi litaýfingu.

Heimildir

1. Reisberg D. Cognition. New York: WW Norton 1997.
2. Maljkovic V, Nakayama K. Priming of pop-out: I. Role of features. *Mem Cognit* 1994; 22: 657-72.
3. Kristjánsson Á, Wang D, Nakayama, K. The role of priming in conjunctive visual search. *Cognition* 2002; 85: 37-52.
4. Maljkovic V, Nakayama K. Priming of pop-out: II. Role of position. *Percept Psychophys* 1996; 58: 977-91.
5. Tipper SP. The negative priming effect: Inhibitory priming by ignored objects. *Q J Exp Psychol A* 1985; 37A: 571-90.
6. Schachter D. Implicit memory: History and current status. *J Exp Psychol: Learn Mem Cogn* 1987; 13: 501-18.
7. Kristjánsson Á, Vuilleumier P, Malhotra P, Husain M, Driver J. Priming of color and position during visual search in unilateral spatial neglect. *J Cogn Neurosci, í prentun*.
8. Kristjánsson Á, Vuilleumier P, Husain M, Macaluso E, Driver, J. Neural correlates of priming in vision: Evidence from Neuroimaging and Neuropsychology. *Perception* 2004; 33 (Suppl.): 13a.
9. Treisman A, Gormican S. Feature analysis in early vision: evidence from search asymmetries. *Psychological Review* 1988; 95: 15-48.
10. Wolfe JM. Visual search. Í Pashler H (ritstj.): *Attention*. Hove UK: Psychology Press 1998.
11. Nakayama K, Maljkovic V, Kristjánsson Á. Short term memory for the rapid deployment of visual attention. Í Gazzaniga M (ritstj.): *The New Cognitive Neurosciences, III*. Cambridge MA: MIT Press, 2004.
12. Mack A, Rock I. *Inattention Blindness*. Cambridge MA: MIT Press, 1998.
13. Kristjánsson Á, Nakayama, K. A primitive memory system for the deployment of transient attention. *Percept Psychophys* 2003; 65: 711-24.
14. Treisman A, Gelade G. A feature-integration theory of attention. *Cognit Psychol* 1980; 12: 97-136.
15. Egeth HE, Virzi RA, Garbart H. Searching for conjunctively

Tafla II. Þau svæði þar sem kom fram minnkað blóðflæði þegar litur markáreitis var endurtekinn (óháð því í hvaða sjónsviði markáreitid var).

Svæði í heila	Staðsetningarhnit			t-gildi	p-gildi
	x	y	z		
Vinstri hvirfilbleðlaskor	-26	-62	48	5.71	.000
Hægri hvirfilbleðlaskor	40	-48	58	7.97	.000
Fremri ennisakor (vinstri)	-34	6	52	6.99	.000
Hliðlægur hnakkaflóki (vinstri)	-36	-72	-6	7.24	.000
Spólugári (vinstri)	-44	-56	-16	5.41	.000
Hægri miðennisgári	32	40	26	5.53	.000
Hægri hnakkablað	12	-88	-8	4.64	.001

Taflan sýnir t-gildi og p-gildið sem tengist því úr SPM niðurstöðunum. Hvert svæði er síðan merkt með x, y og z staðsetningarhnitum og taugalíffærafæðilegu nafni svæðisins.

- defined targets. *J Exp Psychol Hum Perceptand Perform* 1984; 10: 32-9.
16. Driver J, Vuilleumier, P. Perceptual awareness and its loss in unilateral neglect and extinction. *Cognition* 2001; 79: 39-88.
 17. Karnath H, Ferber S, Himmelbach M. Spatial awareness is a function of the temporal not the posterior parietal lobe. *Nature* 2001; 411: 951-3.
 18. Halligan PW, Fink GR, Marshall JC, Vallar G. Spatial cognition: evidence from visual neglect. *Trends Cogn Sci* 2003; 7: 125-33.
 19. Hjaltason H, Tegner R, Tham K, Levander M, Ericson K. Sustained attention and awareness of disability in chronic neglect. *Neuropsychologia* 1996; 34: 1229-33.
 20. Hjaltason H, Tegner R. Darkness improves line bisection in unilateral spatial neglect. *Cortex* 1992; 28: 353-8.
 21. Marzi CA, Girelli M, Natale E, Miniussi C. What exactly is extinguished in unilateral visual extinction? Neurophysiological evidence. *Neuropsychologia* 2001; 39: 1354-66.
 22. Buckner RL, Goodman J, Burock M, Rotte M, Koutstaal W, Schacter D, et al. Functional-anatomic correlates of object priming in humans revealed by rapid presentation-recognition event-related fMRI. *Neuron* 1998; 20: 285-96.
 23. Grill-Spector K, Kushnir T, Edelman S, Avidan G, Itzhak Y, Malach R. Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron* 1999; 24: 187-203.
 24. Kourtzi Z, Kanwisher N. Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science* 2001; 293: 1506-9.
 25. Logothetis NK, Pauls J, Augath M, Trinath T, Oeltermann A. Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature* 2001; 412: 150-7.
 26. Buxton RB. *Introduction to Functional Magnetic Resonance Imaging: Principles and Techniques*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2002.
 27. Corbetta M, Shulman GL. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 2002; 3: 201-15.
 28. Paus T. Location and function of the human frontal eye-field: A selective review. *Neuropsychologia* 1996; 34: 475-83.
 29. Hadjikhani N, Liu AK, Dale AM, Cavanagh P, Tootell RB. Retinotopy and colour sensitivity in human visual cortical area V8. *Nat Neurosci* 1998; 1: 235-41.
 30. Bartels A, Zeki S. The architecture of the colour centre in the human visual brain: New results and a review. *Eur J Neurosci* 2000; 12: 172-93.
 31. Berti A, Rizzolatti G. Visual processing without awareness: evidence from unilateral neglect. *J Cogn Neurosci* 1992; 4: 345-51.