

Milkica Nešić

Univerzitet u Nišu

Medicinski fakultet Niš

Jelena Kostić

Klinika za zaštitu mentalnog zdravlja Niš

Svetlana Čičević

Univerzitet u Beogradu

Saobraćajni fakultet Beograd

Laboratorija za saobraćajnu psihologiju i ergonomiju

Vladimir Nešić

Univerzitet u Nišu

Filozofski fakultet Niš

UDK 159.952

159.91

Оригинални научни рад

Примљен: 17. 11. 2011.

NEUROFIZIOLOŠKE OSNOVE PAŽNJE¹

Апстракт

Pažnja je usmeravanje mentalne aktivnosti na određeni sadržaj i zanemarivanje ostalih sadržaja koje registruju naša čula. Pažnja predstavlja kompleksan entitet u čiju su realizaciju uključeni svi elementi centralnog nervnog sistema, od onih najjednostavnijih perifernih struktura (čula), pa sve do najsloženijih centralnih moždanih struktura (moždani centri i putevi). Neuronsku mrežu sistema pažnje čine retikularno-aktivacijska, osetno saznavna, limbičko-motivacijska i izvršno-motorična komponenta. Prema modelu pažnje koji je postulirao LaBerge tri aktivna mesta mozga povezana triangularnim krugom pažnje odgovaraju trima aspektima pažnje: mesto kontrole u prefrontalnom korteksu, mesto ekspresije pažnje u okcipitotemporalnom korteksu i mehanizam pojačanja posredstvom indirektnih veza preko talamičnih jedara. Neurofiziologija ciljem vođene ili endogene orijentacije predstavljena je dorzoparijetalnom mrežom, a stimulusom vođena ili egzogena orijentacija predstavljena je ventroparijetalnom neuronskom mrežom. Pažnja je u osnovi svih ostalih kognitivnih funkcija. U radu se razmatra odnos pažnje i svesti. Neuralni korelati svesti mogu se definisati kao minimalni nervni mehanizmi koji su zajedno dovoljni za bilo koji specifični svesni percept. U radu se razmatraju i neurotransmiterski sistemi, posebno acetilholin, noradrenalin i dopamin koji imaju važnu ulogu u pažnji.

Ključne reči: Pažnja, neurofiziologija, neurotransmiteri

Neurofiziološke osnove pažnje

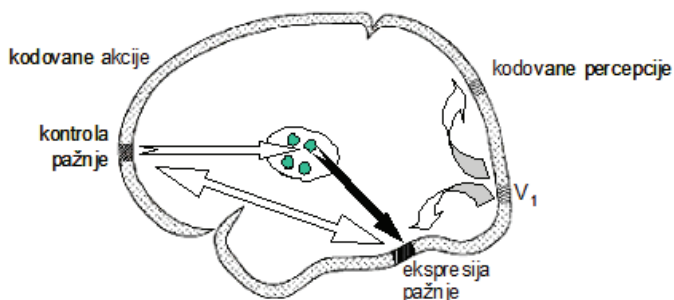
Pažnja je proces kojim organizmi odabiraju odgovarajuću informaciju na koju se fokusiraju za ubrzanu obradu (često u smislu odnosa signal–buka) i integraciju. Pažnja se obično razmatra kroz tri aspekta: orijentacija, filtriranje i pretraživanje, i može se

¹ Rad je finansiran sredstvima ministarstva za nauku i tehnološki razvoj Republike Srbije u okviru rada na projektima 179002d, 36006 i 36022.

fokusirati samo na jedan izvor informacije ili podeliti između nekoliko. Najjednostavniji način selekcije između nekoliko stimulusa je orijentacija naših senzornih receptora ka jednom setu stimulusa i odvratanje pažnje od drugih. Viđenje ili čuvenje obično nisu pasivni, već pre, aktivno gledanje ili slušanje u nameri da se vidi ili čuje. Prototip orijentacionog refleksa je orijentacioni odgovor psa ili mačke na iznenadni zvuk. Životinja brzo prilagođava svoje čulne organe, usmerava uši i pogled, glavu i/ili telo, tako da može optimalno skupiti informacije o događaju. Odgovori poput usmeravanja oka u pravcu zvuka ili perifernog pokreta, kao i podešavanja položaja tela, promene provodljivosti kože, dilatacije zenica, pada frekvencije srca, prestanka disanja, konstrikcije perifernih krvnih sudova događaju se automatski i skupa se označavaju kao refleks orijentacije. Otvoreni odgovor orijentacije na iznenadnu promenu u sredini obično je udružen sa drugim, odgovorom orijentacije koji se ne vidi, usmeravanjem pažnje na događaj ili objekt koji je pobudio refleks. Ova nevidljiva orijentacija pažnje zove se skrivena orijentacija. Kombinacija skrivene i otvorene orijentacije na događaj obično vodi optimalnoj percepciji događaja, uključujući bržu identifikaciju i svest o njenom značaju: npr., možemo pokretati oči ka objektu (*overt attention*) ili premeštati pažnju ka njemu bez pokretanja očiju (*covert attention*).

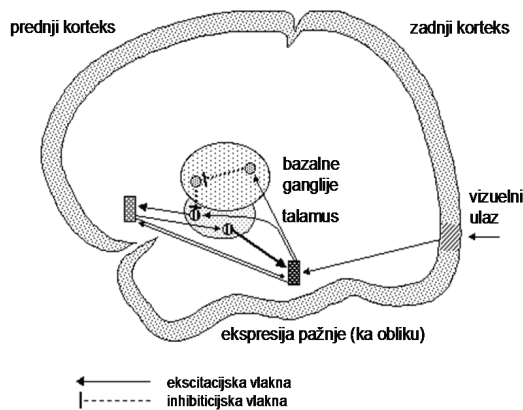
Kada se pažnja usmeri na određeno mesto u prostoru onda je to *fokalna ili spacijalna pažnja*, a kada se usmeri na određeni objekat, bez obzira da li je vizuelni, auditivni, somatosenzorni, mirisni ili je reč o ukusu, naziva se – *na objekt usmerena pažnja*. Bez obzira da li se radi o mestu ili objektu, opseg fokusa pažnje može se kontrolisati na ciljem ili stimulusom vođen način. Što je veći opseg širenja pažnje manje je efikasna obrada informacija u toj oblasti (Laberge i Brown, 1989). Što je stimulus udaljeniji od centra regiona na koji se obraća pažnja manje je efikasna obrada (Eriksen i St. James, 1986). Ovaj efekat se naziva *gradijent pažnje*.

Pažnja deluje kao filter izdvajajući više informacija iz stimulusa na koji se obraća pažnja i suprimujući informacije koje se izdvajaju iz stimulusa na koji se ne obraća pažnja. Supresija može biti tako velika da izazove slepilo zbog nepažnje, koje se odnosi na sve modalitete. Izgleda da se filtriranje pažnje odvija uz aktivnost pulvinara talamusa (Slika 1) pod instrukcijom drugih, verovatno frontalnih, kortikalnih oblasti kao što je frontalno očno polje (FOP) (LaBerge, 1995). Smatra se da je pulvinar subkortikalna oblast važna za uključivanje pažnje i pokazuje povećanu aktivnost kada se pažnja mora koristiti kao filter ometajućih stimulusa (Corbetta i sar., 1991; LaBerge i Buchsbaum, 1990).



Slika 1. Tri aktivna mesta mozga povezana triangularnim krugom pažnje (modifikovano prema LaBerge, 1998).

Pažnja predstavlja kompleksan entitet u čiju su realizaciju uključeni svi elementi centralnog nervnog sistema, od onih najjednostavnijih perifernih struktura (čula), pa sve do najsloženijih centralnih moždanih struktura (moždani centri i putevi). LaBerge smatra da je pažnja izražena relativnim ubrzanjem toka informacija u osobitim putevima u odnosu na tok u okolnim putevima. Danas se pod pažnjom podrazumeva više hijerarhijski organizovanih komponenti (procesa) različite složenosti, zavisnih od različitih i hijerarhijski organizovanih moždanih struktura. Tri aktivna mesta mozga povezana triangularnim krugom pažnje odgovaraju trima aspektima pažnje: mesto kontrole u prefrontalnom korteksu, mesto ekspresije pažnje u okcipitotemporalnom korteksu i mehanizma pojačanja posredstvom indirektnih veza preko talamičnih jedara (LaBerge, 1998). Retikularna jedra talamusa su integralni deo triangularnog kruga. Ona su esencijalna za kompletno razumevanje ovog modela (Newman, 1998).



Slika 2. Motivaciona kontrola triangularnog kruga (modifikovano prema LaBerge, 2000)

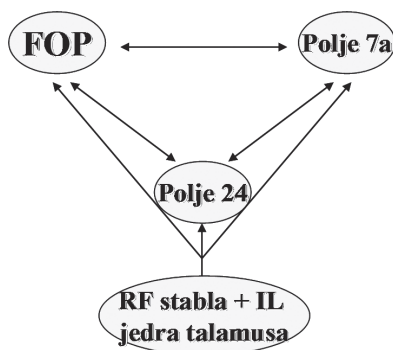
Model je na strani „tačne lokalizacije“ nasuprot „ekvipotencijalnog“ pogleda na funkciju „visoko podeljenog mozga u kome odvojene oblasti mozga izvode određene moždane funkcije“. Pravougaonici koje prezentuju kortikalna mesta kontrole i ekspresije mogli bi se interpretirati ne kao tačno lokalizovano kodiranje ovih funkcija, već pre kao prošireno kodiranje ovih funkcija.

Tako se ovo kontrolno mesto mnogo više širi (ali ne potpuno) kroz frontalnu koru kao proširena mreža, gde osobita kolumna može učestvovati u kodiranju mnogo različitih kognitivnih ajtema. Mesto ekspresije u posteriornom korteksu ne mora biti tačno lokalizovano na klasteru kolumna, ali takođe može uključiti aktivaciju kolumni na nižim nivoima ekstrastrijatne hijerarhije.

Dva recipročna trouglasta kruga reprezentuju odozdo–naviše i odozgo–naniže tok signala sa ekspresije pažnje u posteriornoj kori ka kontroli pažnje u prednjem korteksu. Izlaz iz bazalnih ganglija tonično inhibiše odozdo–naviše trouglasti krug indirektnim putem preko talamusa, ali je ova inhibicija blokirana ako objekt pažnje (kodiran na mestu ekspresije pažnje) aktiviše neurone bazalnih ganglija, koji reprezentuju motivaciono interesovanje za objekt. Blokiranje inhibicije talamusa bazalnim ganglijama omogućuje da se kolumne kontrole pažnje aktivišu signalima odozdo–naviše i da odgovaraju nastavljanjem aktivacije izvora ovih odozdo–naviše

signala na mestu ekspresije pažnje. Signali koji protiču ovom petljom dva trouglasta kruga tako produžavaju stanje pažnje.

Neuronska mreža koja čini sistem pažnje je retikularno-aktivacijska komponenta (ascendentni retikularni aktivirajući sistem (ARAS) i intralaminarna jedra (ILN)) koja omogućuju dovoljan stupanj povišene budnosti, osetno saznavna (polje 7 sa mapom ekstrapersonalnog prostora) komponenta, limbičko-motivacijska komponenta (polje 24) daje motivacijsku komponentu za usmeravanje pažnje i izvršno-motorična (FOP direktno upravlja usmeravanjem pogleda prema zanimljivom predmetu, a okolna prefrontalna i premotorička polja upravljaju svrsishodnim pokretima ruku i ostalih delova tela) (Slika 3). Naravno, moćne uzlazne projekcije iz moždanog stabla i talamusa omogućuju stanje povišene budnosti, pa tako i procese pažnje. Sistem pažnje je mreža razdvojenih, ali funkcionalno povezanih moždanih struktura. Tako je heteromodalni parijetalni korteks povezan s unimodalnim vidnim i somatosenzitivnim, kao i paralimbičkim poljima moždane kore. Prefrontalna i parijetalna heteromodalna polja se projektuju u barem 15 ciljnih područja moždane kore. Neuronska mreža koja se odnosi na prostorne i vremenske karakteristike pažnje podrazumeva povezanost oblasti mozga kao što su: anteriorni (prednji) cingulum (AC), bazalne ganglije (BG), hipokampus (HC), prefrontalni (PF) korteks, posteriorni parijetalni (PP) korteks i temporalni korteks (TC).



Slika 3. Kortikalna polja (7, FOP i 24) međusobno su tesno povezana.

Pažnja se može ispitati dok životinja sedi u stolici nežno fiksirana. Oprema za registrovanje se postavlja kroz lobanju korišćenjem sterilne hiruške opreme nekoliko meseci pre početka registrovanja podataka. Za registrovanje podataka za elektrofiziološki eksperiment mikroelektrode se postavljaju kroz tvrdu moždanicu i arahnoidu u korteks. Ekran i taster za odgovor ispred majmuna koriste se za bihevioralno testiranje. Na ovaj način, pojedinačni neuroni mogu se pratiti dok majmun izvodi specifične kognitivne zadatke. Pokreti očiju su dobar indikator pažnje kod primata. Fiksacija očiju na metu za koju je majmun treniran da obrati pažnju može se koristiti za identifikovanje neurona senzitivnih na pažnju. Neuroni specifičnih oblasti parijetalnog korteksa povećavaju opseg okidanja kada životinja fiksira na meti interesovanja i oni održavaju svoju aktivnost u toku trajanja fiksacije očima. Odgovori ove vrste se takođe nalaze kada se majmun jednostavno fiksira test stimulus koji je povezan sa nagradom u vidu hrane.

Provodljivost za jone odgovorna za ekscitabilnost ćelije udružena je i sa autoritmičkim električnim oscilatornim odlikama. Hemijski ili električni sinaptički kontakti između neurona često imaju za rezultat oscilacije u mreži. Autoritmički

neuroni mogu delovati kao pravi oscilatori (kao pejsmejkeri) ili kao rezonatori (koji odgovaraju uglavnom na izvesne frekvencije okidanja). Pretpostavlja se da oscilacije i rezonanca u CNS-u imaju različite funkcionalne uloge, kao što su određivanje opštih funkcionalnih stanja (npr. spavanje–budnost ili pažnja), uvremenjavanje motorne koordinacije, ili specifikacija povezanosti u toku razvoja CNS-a. Pored toga oscilacije, posebno u talamo-kortikalnim krugovima, mogu biti u vezi sa izvesnim neurološkim ili psihijatrijskim bolestima. Može se pretpostaviti da intrinzična elektroresponzivnost generiše interna stanja koja služe kao referentni okvir, ili kontekst, za dolazeće informacije. To bi značilo da mozak ima dve različite komponente, od kojih je jedna privatna ili „zatvorena“ i odgovorna za kvalitete kao što su subjektivnost i semantika, i druga „otvorena“ komponenta koja je odgovorna za senzorno-motorne transformacije u vezi sa odnosima između privatne komponente i spoljnog sveta. S tim u vezi pažnja i očekivanje (oba su intrinzična funkcionalna stanja) mogu modifikovati značaj datog senzornog stimulusa (Llinás, 1988). Tako, umesto prostog ogledala spoljnog sveta CNS oličava dijalog između internih stanja generisanih intrinzičnom električnom aktivnošću nervnih ćelija i njihovih veza, što reprezentuje interni kontekst, i informacije koje stižu u mozak iz čula. Moguće je da funkcionalna organizacija CNS-a, bazirana delom na intrinzičnoj aktivnosti neurona, može biti ključ za razumevanje prirode subjektivnosti. Intrinzična aktivnost neurona, koja reflektuje zatvoreni referentni sistem, može biti pozornica na kojoj se naše slike eksternog sveta konačno generišu.

Proporcionalan rast protoka krvi u prednjem cingulumu sa povećanjem broja ciljeva koje treba otkriti ukazuju da je ovo polje senzitivno za detekciju ciljeva. Prednji cingulum može imati ulogu u različitim aspektima pažnje: za semantički sadržaj, vizuelnu lokaciju i selekciju. Veze prednjeg cinguluma sa dorzolateralnim frontalnim korteksom, zadnjim parijetalnim režnjem i suplementarnim motornim poljem bitne su za moguću integrativnu ulogu. Treba imati u vidu da levi lateralni frontalni i zadnji korteks učestvuju u semantičkim procesima, posteroparijetalni režanj u spacijalnoj pažnji, a suplementarno motorno polje u planiranju pokreta.

Inhibicija povratka

Inhibicija vraćanja pažnje na objekat prvobitne pažnje traje oko 2 sec i naziva se inhibicija povratka (IP) (Posner i Cohen, 1984; Posner i sar., 1985; Tipper i sar., 1991). To pomaže potragu za informativnim objektima ili lokacijama i događa se za vizuelni, auditivni i taktilni modalitet, kao što važi i za pažnju (Klein, 2000; Spence i Driver, 1998; Ward, 1994) kod novorođene dece od 6 meseci (Rothbart i sar., 1990).

Iako je moguće da IP nastaje zbog inhibicije nekih motornih procesa kao što su pokreti očiju ili manuelni odgovori (Wright i Ward, 2008), nedavni nalaz indikuje da je takođe moguće da nervna ekspresija nastaje tokom perceptualne ili kognitivne obrade stimulusa na poziciji prethodno usmerene pažnje (Prime i Ward, 2004, 2006).

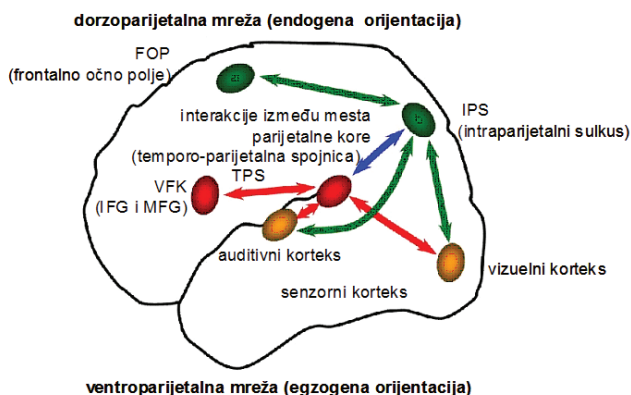
Fenomen koktel partije

Na bučnoj koktel zabavi filtriranje pažnje je vrlo izraženo. Ljudi slušaju konverzaciju, muziku itd. i filtriraju ostatak „buke“. Cherry (1953) je koristio zasenčivanje za istraživanje fenomena auditivne pažnje. Ovom tehnikom, jedan posmatrač treba da ponovi glasno (senka) jedan od dva kontinualna govorna toka. Rezultat zasenčenja je gubitak većine informacije, u neosenčenom toku izuzev ponekad za moćne direktne oznake kao što su nečije ime ili glasna buka, koje mogu dovesti do orijentacije na taj tok. Neosenčena informacija, međutim, pristupa kratkotrajnoj memoriji i može se lako prizvati kada se osenčavanje prekine.

Podeljena pažnja

Podela pažnje između dva (ili više) izvora je vrlo teška. Npr., ljudi ne mogu lako slušati dva simultana zvučna toka ili gledati dva izvora koja se preklapaju u toku detekcije ciljnih događaja u svakom, posebno kada su dva izvora prostorno odvojena. Ponekad je na dva aspekta jednog objekta moguće usmeriti pažnju uspešno, ali ako dva aspekta karakterišu dva prostorno odvojena objekta izvođenje je lošije u uslovima podeljene pažnje (Bonnell i Prinzmetal, 1998). Takođe je lakše podeliti pažnju između dva toka informacija u dva različita senzorna modaliteta, kao što su viđenje i gledanje, ali ako je zadatak teži od jednostavne detekcije stimulusa koji se pojavljuju u ovim kanalima izvođenje je još uvek lošije nego kada se obraća pažnja na samo jedan kanal (Bonnell i Hafter, 1998). Kada je zadatak teži, kada je zadatak samo u jednom modalitetu, kao što je kucanje profesionalnog daktilografa, može se izvesti automatski, a pažnja se može podeliti bez opadanja izvođenja i samo onda ako su modaliteti odgovora malo različiti (npr. profesionalni daktilograf koji kuca tekst – vizuelno-manuelni u toku verbalnog odgovora uvek kada čuje ime u slušnom kanalu – auditivno-verbalnom). Ukoliko se fokusiramo na prostornu pažnju, i proces kognicije prostora uopšte, neki autori (Colby i Olson, 1999) smatraju da su za ove funkcije odgovorna dva glavna lanca: ventralni, koji se završava u temporalnom režnju (oblast TE), i dorzalni, koji vodi do parijetalnog režnja (oblast PG).

Pažnja može biti endogeno ili egzogeno pokrenuta. Neurofiziologija ciljem vođene ili endogene orijentacije predstavljena je dorzoparijetalnom mrežom, a stimulusom vođena ili egzogena orijentacija predstavljena je ventroparijetalnom neuronskom mrežom (Slika 4). Mreža IPS i VFK uključena je u kontrolu vizuelne obrade odozgo-naniže, ali je takođe modulirana kontrolom koja je vođena stimulusom. Veze između TPS i IPS prekidaju tekuću kontrolu odozgo naniže kada se opazi stimulus na koji se nije obratila pažnja. Bihevioralni značaj posredovan je direktnim i indirektnim vezama IPS i TPS. VFK može biti uključen u detekciju novog stimulusa (Corbetta i Shulman, 2002). Moguće je da su interakcije između regiona mozga dorzoparijetalne i ventroparijetalne mreže posredovane sinhronizacijom njihovih aktivnosti na različitim frekvencijama uključujući posebno one u gama (30–70 Hz) i alfa (8–14 Hz) opsezima (Doesburg i sar., 2007; Varela i sar., 2001; Ward, 2003, Fox i sar., 2006).



Slika 4. Oblasti kortikalne pažnje i neuronske mreže (veze strelicama). VFK (IFG i MFG): ventralni frontalni korteks (donja frontalna vijuga i srednja frontalna vijuga). FOP je izgleda uključeno i u voljnu orijentaciju ka auditornim i taktilnim događajima, parijetalnim oblastima (IPS), odgovarajućim kortikalnim i subkortikalnim oblastima (talampus, gornji kolikulus).

Posner je jedan od prvih kognitivnih psihologa koji istražuje pažnju, i to vi-zuo-spacijalnu pažnju. Posner istražuje prikrivene efekte pažnje u vizuelnoj obradi, tj. efekte pažnje koji nisu facilitirani jasnim pokretima očiju. Tipični eksperiment uključuje tri lokacije na ekranu u koje gleda budan subjekt. U sredini ekrana je fiksaciona tačka na koju subjekt fokusira svoj pogled. Sa obe strane fiksacione tačke, pod izvesnim uglom, ekscentrično se nalaze kvadrati. U tipičnom eksperimentu, subjekt prvo fiksira fiksacionu tačku. Zatim je subjekt upozoren prirastom osvetljenja u jednom od kvadrata. Ispitanik se trenira da ne odgovori na prirast osvetljenja sakadom ili bilo kojim drugim motornim odgovorom. Konačno, cilj se, u vidu zvezde, pojavi u jednom od kvadrata. Zadatak subjekta je da odgovori na prisustvo mete, npr. pritiskom na taster, što je brže moguće. Posner je došao do rezultata sa ovom eksperimentalnom procedurom. Ukoliko se cilj pojavi u odgovarajućoj lokaciji unutar 100 msec posle znaka, obrada ove informacije se facilitira u poređenju sa uslovom gde se meta pojavljuje na lokaciji koja nije označena. Ova facilitacija se meri u terminima vremena reakcije. Tako, subjektu je potrebno duže vreme za odgovor kada se meta pojavljuje na nenaznačenoj lokaciji nego kada se pojavljuje na naznačenoj lokaciji.

Posteriorni parijetalni režanj oslobađa pažnju na mesto vizuelnog polupolja istostrane lezije. Oštećenje struktura srednjeg mozga (posebno gornjeg kolikula) utiče na kapacitet promene pažnje u oba pravca pa Posner tvrdi da su ove strukture srednjeg mozga odgovorne za aktuelni pokret sa jednog na drugo mesto pažnje.

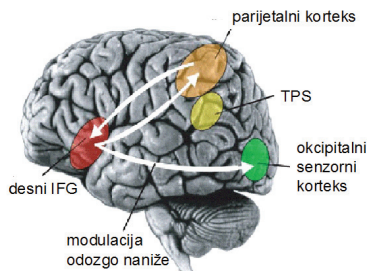
Nalaz analognih lezija navode Posnera da zaključi da su delovi talamusa (pulvinar) odgovorni za operaciju uključivanja, dok je pažnja na novo mesto uključena nakon premeštanja pažnje sa starog mesta.

Prednja mreža pažnje je tamo gde se nemodalno-specifična lingvistički vođena informacija donosi da kontroliše pažnju (Posner i Raichle, 1994). Takva informacija omogućava kontrolisano traganje za koje je potrebna pažnja za mete koje se ne razlikuju od distraktora očiglednim, modalno specifičnim znacima.

Weissman i saradnici (2006) pokazali su da opadanje pažnje počinje smanjenjem aktivnosti prednjeg cingulum i desnih prefrontalnih regiona koji deluju odozgo-na-

dole za uključenje zadnjih senzornih regiona u zadatak obrade relevantnih informacija. Smanjenje aktivacije dogodilo se pre stimulusa korišćenih za testiranje pažnje i udruženo je sa padom senzorne obrade u inferiornom okcipitalnom korteksu.

Prefrontalni regioni modulišu fokusiranje neposredno pre izvođenja (Slika 5).



Slika 5. Neki kortikalni regioni udruženi sa fokusiranjem i greškama pažnje. Strelice indikuju recipročne funkcionalne veze između prefrontalnih i parijetalnih regiona i modulaciju odozgo naniže okcipitalnih senzornih regiona prefrontalnim korteksom. (modifikovano prema Hedden i Gabrieli, 2006). IFG, donja frontalna vijuga; TPS, temporo-parijetalna spojnica.

Istraživanja (Hedrih i Nešić, 2006) ukazuju na razlike u funkciji između hemisfera u pogledu kontrole motornih funkcija, vizuelne pažnje, vizuelnog traženja, opažanja oblika, opažanja prostornih odnosa, opažanja predatora, načina obrade slušnih, olfaktivnih, taktilnih i nociceptivnih informacija.

Anomalije talasa P300 korelišu sa genetskim rizikom za SCH i konstituišu mogući endofenotip za bolest. Smatra se da COMT (katehol-O-metil transferaza) gen utiče na kognitivno izvođenje i da je mogući gen za SCH. Za razliku od dve prethodne studije nije nađen značajan uticaj COMT gena na amplitudu i latenciju P300 kod 189 ispitivanih individua. Uloga COMT gena u katabolizmu dopamina kao i u prefrontalnoj kogniciji utiče na jasnu teorijsku vezu uticaja COMT Val 158 Met polimorfizma na P300 endofenotip. Raspoloživi neurofiziološki nalazi ukazuju da je veza, ukoliko postoji, vrlo suptilna (Bramon i sar., 2006).

Odnos svesti i pažnje

Svest se operacionalno definiše kao set događaja o kojima se može izvestiti sa tačnošću, i za koje se tvrdi da su svesni, pod optimalnim uslovima izveštaja. Ona uključuje kvalitativne sadržaje, kao što su percepti, mentalne slike, unutrašnji govor, osećanje zadovoljstva, bola i afekta; kao i nekvalitativne sadržaje, kao što su koncepti, verovanja, intencije, i očekivanja. Operacionalna definicija daje startnu tačku oko koje se druge odlike mogu okupiti, kao što je činjenica da svesni sadržaji imaju centralni ograničeni kapacitet. Teorijski, svesni događaj se definiše kao mentalna reprezentacija koja je globalna, interno konzistentna, informativna i teži da se izrazi u perceptualnom kodu.

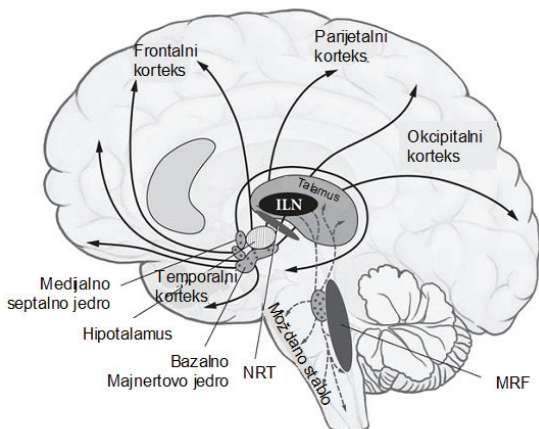
Pažnja je osnova ostalih kognitivnih funkcija (Nešić 2002; Nešić i Nešić, 2003), a posebno je značajan odnos pažnje i svesti. Pažnja i svest svrstani su u kategoriju energijskih psihičkih funkcija kao funkcije koje su direktne manifestacije psihičke energije i preduslov za bilo koju mentalnu aktivnost, a naročito svesnu aktivnost. One su energijska

podloga za kogniciju i konaciju, a njihova posledica je svesnost. Pažnja je žiža (fokus) svesti – budnosti (Desimirović, 1994). Angažovana energija povlači svesnu kognitivnu i konativnu obradu sadržaja prema kome je pažnja usmerena. Osnovni doprinos pažnje psihičkim funkcijama je njena selektivnost. Osobine pažnje su dinamičnost, konstantnost i obim. Ono što je obasjano „sjačem“ pažnje postaje intenzivno svestan sadržaj. Odnos svesti i pažnje je sličan odnosu energije i sile. Kada energija postane vektor i dobije jasnu usmerenost preobraća se u silu. Kada se energija budnosti pretvori u pažnju, onda je energija svesti pretvorena u silu pažnje. Kvalitet opažanja, pamćenja, razmišljanja postaje optimalno visok. Svesnost potrebe i emocionalnog stava postaje kristalno jasna.

Sa aspekta obrade informacija svest je mehanizam (naime, centralni procesor), dok sa fenomenološkog aspekta svest znači eksperimentalne ekvivalente sadržaja i operacija ovog mehanizma. Ista distinkcija može se primeniti na pažnju, koja je u striktnoj vezi sa svesću. Jedna od najvažnijih operacija svesti je premeštanje pažnje na neke kognitivne procese na račun drugih. Svest koristi pažnju da vrši njenu kontrolnu funkciju. Sa aspekta obrade informacija pažnja ima dva značenja: paziti znači selektovati specijalni tip obrade, koji verovatno ima učešće u memorijskom skladištu, zvanom „radna memorija“. Neka istraživanja pažnje postuliraju da paziti znači izvršiti izvesnu količinu ograničenih resursa nekih kognitivnih procesa. Svest može privilegovati neke kognitivne procese, bilo selektujući ih za pristup radnoj memoriji ili premeštajući im resurse koji su ograničeni. Svest koristi pažnju da postigne stratešku kontrolu nad nižim kognitivnim procesima (Umilt, 1988).

Normalna svest objedinjuje nekoliko važnih subkvaliteta kategorizovanih neuropsihološki terminima arousal, pažnja, memorija, simbolička komunikacija i raspoloženje – emocija (Plum, 1994). Nobelovac Francis Krik definiše svest kao sposobnost pažnje i opažanja upotpunjenu kratkotrajnim pamćenjem. Svest zavisi uglavnom od kratkotrajne memorije i od mehanizama pažnje, koji pomaže setovima odgovarajućih neurona da okidaju na koherentni semi-oscilatorni način, verovatno u opsegu 40–70 Hz. Ove oscilacije onda aktiviraju kratkokrajnu (radnu) memoriju (Crick i Koch, 1990). Neuroni sa intrinzičnim oscilatornim kapacitetima omogućuju mozgu da samogeneriše dinamička oscilatorna stanja koja oblikuju događaje izazvane senzornim stimulusima. Ima mišljenja da ciklična aktivnost od 40Hz ne odvaja stanje svesti od stanja nesvesti (Hardcastle, 1998). Nasuprot ranijem mišljenju da su 40 Hz oscilacije dovoljne za svest (Crick i Koch, 1990), Crick i Koch (2003) su sugerisali da svest može zahtevati kompeticiju među „koalicijama“ neurona, u kome koalicija koja pobeđuje određuje sadržaj svesti u dato vreme. Slična je Hebovom konceptu ćelijskog ansambla, ali i konceptu dinamičkog središta. Crick i Koch nude poziciju mreže u kojoj „unutrašnji homunkulus“ ima neurobiološku validnost. „Front“ mozga je „zagledan“ u senzorne sisteme „pozadi“ (Minsky, 1986, Ward, 1992). Takvo uređenje homunkulusa bi moglo da reflektuje zajedničku intuiciju o samosvesti.

Veliki broj aktuelnih pretpostavki (20) o mogućim kognitivnim korelatima svesti, predloženih od istaknutih istraživača, rezimira Chalmers (1996), ističući da većina pretpostavki ima zajedničku osnovu koja se ogleda u centralnoj ulozi interakcija talamusa i korteksa (Slika 6).



Slika 6. Središnje strukture moždanog stabla i talamusa neophodne su za regulaciju nivoa pobudenosti mozga. Male, bilateralne lezije u mnogim od ovih jedara dovode do opšteg gubitka svesti (Koch, 2004).

Paralelno opštoj renesansi u istraživanju svesti tokom prošle dekade obnovljeno je interesovanje za doprinos supkortikalnih struktura CNS-a funkcijama kao što su selektivna pažnja, memorija, neuralno vezivanje itd. Svest globalno aktivnije mozak, a pažnja selektivno. Svest diže aktivnost mozga tonično, a pažnja fazički.

Kao vreme i prostor, svest i pažnja su uvek zajedno, ali mogu varirati nezavisno. Na sličan način može se razlikovati dimenzija svesti, percepcije i radne memorije. Parovi reči kao što su „gledati“ vs. „videti“, „slušati“ vs. „čuti“ i „dodirnuti“ vs. „osetiti“; u prvoj reči parova opisuju način pristupa svesnom perceptivnom iskustvu, dok se druga reč u paru odnosi na rezultat samog iskustva. Razlika je u odabiranju iskustva i svesti selektovanog događaja. Selektivna pažnja i svest se razlikuju operacionalno, takođe. Operacije pažnje uključuju instrukcije da se usmeri ili odvrati pažnja, kontrolu pažnje naspram ulaza koji se nameće, i eksperimentalne manipulacije prednosti selekcije pažnje. Sve ove operacije utiču na verovatnost selekcije izvesnih iskustava. Postoje takođe operacije nesvesnog odabiranja, kao što su neželjena dominantnost značenja reči nasuprot boji reči u Strup efektu (Baars, 1997).

Centralna teorijska tvrdnja je da pažnja kreira put ka svesti. Baars sugerira da je svest neohodna da bi kreirala pristup nesvesnoj obradi resursa kao što su leksikon, autobiografska memorija, rutinske radnje, i čak specifičnim neuronima i populacijama neurona (Baars, 1988, 1997).

Izgleda da je sistem pažnje odvojen od svesti od samog početka. On podrazumeva bar tri funkcije:

- a) orijentaciju na senzorne funkcije, posebno lokaciju u vizulnom prostoru,
- b) detekciju ciljanih događaja, uključujući ideje pothranjene u kratkotrajnoj memoriji, i
- c) održavanje budnog stanja.

Bar prve dve funkcije izgleda da su po prirodi selektivne. „Pobuđivanje vizuelne pažnje“ je selektivni akt, koji Posner vezuje za parijetalni korteks koji deluje preko pulvinarnog jedra. Efekat pobuđivanja pažnje je povećanje brzine okidanja (fi-

ring) senzornih neurona. Ima mišljenja da je temporalna koordinacija povećane brzine okidanja takođe neophodna za svesno senzorno iskustvo. Drugi sistem uključuje „egzekutivnu pažnju“. Egzekutivna kontrola selektivnih procesa uključuje prednji deo girusa cinguli, sa drugim frontalnim kortikalnim ulazom. Ovo se tradicionalno označava kao „voljna pažnja“, jer može uključivati, npr. instrukcije obraćanja pažnje na određeni cilj, ili osobitim aspektima cilja, kao što je boja, oblik ili mesto. Voljna pažnja je svesna kontrola pristupa svesti. Ovaj sistem pažnje je takođe sasvim odvojen od moždanih regiona koje podržavaju senzornu svest.

Vizuelne projekcione oblasti u okcipitalnom i ventralnom temporalnom korteksu podržavaju vizuelnu svest. Četiri nalaza daju potporu ovoj tvrdnji.

1. Kada je prva vizuelna projekciona oblast (oblast V1) izgubljena, ljudi izveštavaju o gubitku vizuelnog svesnog iskustva, iako još uvek mogu tačno „pogoditi“ objekte u koje njihove oči gledaju (Stoerig i Cowey, 1989). Izgleda da samo V1 ima ulogu u svesnoj komponenti viđenja, različitu od nesvesnih procesa viđenja.

2. Kada su vizuelne oblasti stimulisane slabom strujom ispitanici izveštavaju o svesnom viđenju vizuelnih fleševa (fosfena), dok stimulacija bilo gde na drugom mestu ne daje ovaj efekat.

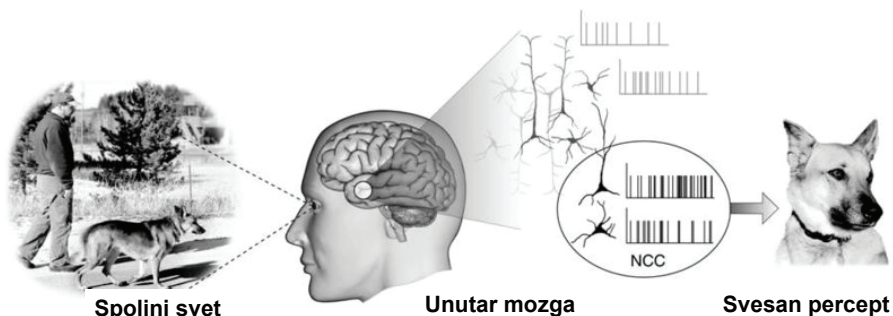
3. Kada su ljudi svesni vizuelnog objekta može se videti da se vizuelne oblasti „pale“ na moždanim skenevima, indikujući određeni lokalni porast neuralne aktivnosti.

4. Grupe pojedinačnih ćelija u vizuelnom korteksu prate svestan tok vizuelne stimulacije u binokularnom suparničkom zadatku na nivou V1, V2, V4. Nesvesni tok takođe provocira neuralno okidanje, ali dva toka informacija mogu se pratiti odvojeno jedan od drugog.

Svest se razmatra kao jedan aspekt sistema sa ograničenim kapacitetom, koji uključuje pažnju, trenutnu memoriju i voljnu kontrolu. U svakom pojedinom momentu selektivna kontrola svesnih sadržaja je pod uticajem mnoštva faktora: motivacionih, sredinskih, baziranih na memoriji, senzornih, navika orijentacije, ličnog i biološkog značaja, itd. U neuralnim terminima, veliki broj regiona utiče na kontrolu pokreta oka (kao konkretni primer selektivnog sistema) što ukazuje na multiple simultane napore. Nasuprot ovome svaki od 7 plus ili minus 2 ajtema klasične kratkotrajne memorije je odmah pristupan svesti. Razmatranja kao što su ova ukazuju da se ograničeni kapacitet može odnositi na sadržaj svesti. Sa perceptualne tačke gledišta, u stvari, nismo ograničeni na sedam, već na samo jedan, koherentni tok perceptualne informacije u svakom momentu.

Kahneman pažnju shvata kao ograničen, nespecifičan kapacitet ili izvor, koji se može dodeliti specifičnim zadacima. Takođe, osoba poseduje određenu količinu kapaciteta za obradu koja je dostupna u svakom datom trenutku, a određena je tekućim nivoom arousala. Način na koji osoba dodeljuje kapacitet obrade je fleksibilan. „Politika dodeljivanja“ određena je trajnim dispozicijama, karakterističnim za nevoljnu pažnju, i trenutnim namerama koje su uslovljene odlukom osobe da se usmeri na određeni zadatak. Kako su „politika dodeljivanja“ i kapacitet za obradu zavisni od nivoa arousala sledi da su i deficiti u procesu koji određuje koliko i kako se informacija obrađuje u funkciji promenjenog nivoa arousala (Gazzaniga, 1984).

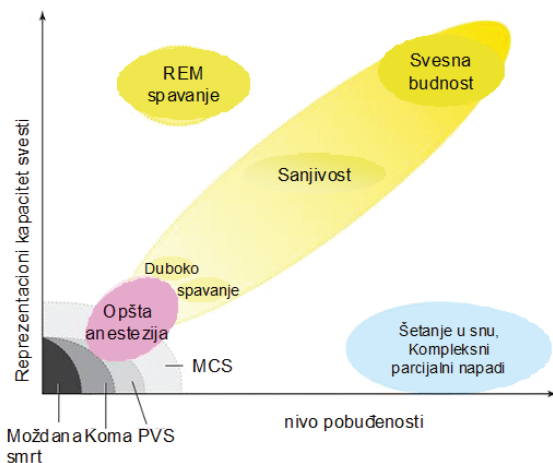
Neuronalni korelati svesti (NCC) mogu se definisati kao minimalni nervni mehanizmi koji su zajedno dovoljni za bilo koji specifični svesni percept (Crick i Koch, 1990).



Slika 7. Neuronski korelati svesti (NCC) su minimalni set neuralnih događaja i struktura – ovde sinhronizovani akcioni potencijali u neokortikalnim piramidalnim neuronima – dovoljni za specifični svesni percept ili svesnu (eksplicitnu) memoriju (Koch, 2004). Gornja definicija NCC ističe atribut minimalnog zbog toga što je ceo mozak dovoljan da nastane svest.

Pitanje je koje su subkomponente važne da produkuju svesno iskustvo. Npr., verovatno je da nervna aktivnost u malom mozgu nije u osnovi svesnog iskustva i samim tim nije deo NCC. Tako, nizovi pikova akcionih potencijala u Purkinje ćelijama (ili njihovom odsustvu) neće indukovati senzorni percept mada oni mogu neizostavno uticati na neka ponašanja (kakvi su pokreti očiju).

Povećanja pobuđenosti se mogu meriti pragom za dobijanje specifičnog ponašanja (npr., prostorna orijentacija na zvuk). Zdravi subjekti imaju 24-časovni ciklus od dubokog spavanja sa niskom pobuđenošću i vrlo niskim svesnim iskustvom, do rastućih nivoa pobuđenosti i svesne senzacije (Slika 8). U REM spavanju, niski nivoi bihejvioralne pobuđenosti idu ruku pod ruku sa jasnom svešću. Suprotno, različite patologije su udružene sa malo ili nimalo svesnog sadržaja (Laureys, 2005, Boly i sar., 2008, Tononi i Massimini, 2008).



Slika 8. Fiziološka i patološka stanja mozga mogu se prikazati dvo-dimenzionalnim grafikom. Rastući nivoi ponašajno određene pobuđenosti – x osa a „bogatstvo“ ili „reprezentacioni kapacitet svesti“ – y osa (Tononi, 2004). PVS - trajno vegetativno stanje, MCS – minimalno svesno stanje.

Neuromedijatori i pažnja

Istraživanja na životinjama pokazuju da manjak dopamina rezultuje u povećanju neuralne „buke“ u bazalnim ganglijama, pa biheviorna konsekvencija može biti da pacijenti sa Parkinsonovom bolešću uvek izvode neki zadatak kao da rade neki drugi zadatak u isto vreme. Sposobnost da odgovore na upozoravajući signal i premeste pažnju su takođe oštećeni (Bloxham i sar., 1987). Istraživanja (Koepp i sar., 1998) pokazuju mogućnost PET da detektuje tok neurotransmitera *in vivo* u toku manipulacije ponašanja. Korišćenjem radioliganda koji se vezuje za D2 receptore i PET može se pratiti oslobađanje endogenog dopamina u strijatumu ljudi u toku motornih zadataka usmerenih ka cilju, kao što je video igra. Vezivanje radioliganda za receptore dopamina u strijatumu je značajno redukovano u toku video igre u poređenju sa vezivanjem u bazalnim uslovima, što odgovara povećanom oslobađanju i vezivanju dopamina za njegove receptore. Redukcija u vezivanju radioliganda u strijatumu je u pozitivnoj korelaciji sa nivoom izvođenja u toku zadatka i najveća je u ventralnom strijatumu. Aktivnost dopamina može uticati na kognitivno izvođenje koje uključuje funkciju frontalnog režnja pa se Strup test smatra senzitivnim na neurotransmiter dopamin (Volkaw i sar., 1998).

Bazalni prednji mozak je važan u određivanju senzornih informacija koje se povećavaju i pojačavaju. Acetilholin (ACh) verovatno facilitira mehanizme kratkotrajne pažnje i povećava dugotrajnu plastičnost. ACh svoje dejstvo u cerebralnom korteksu ispoljava uglavnom preko muskarinskih receptora, dok su nikotinski receptori uključeni za ulaze sa talamusa. ACh akcija se odvija preko vezujućih proteina gvanozin trifosfata što blokira voltažno-zavisne K^+ struje i vodi dugotrajnoj sporoj depolarizaciji koja facilitira ubrzano okidanje piramidalnih neurona. Magnocelularno jedro (nukleus basalis magnocellularis (NBM)) sadrži ne samo holinergične ćelije već i GABA i peptide. Precizni mehanizmi koji remodeluju kortikalne mape nisu jasni. Moguće je da se radi o relativnom učešću „nemih sinapsi“ i promena balansa ekscitacije i inhibicije, kao i remodeliranju i novom rastu kortikalnih struktura (Juliano, 1998). Rezultati istraživanja ukazuju da je holinergični sistem potreban za deklarativnu, ali ne i proceduralnu memoriju (Nissen i sar., 1987). Sistem kortikalnih holinergičnih ulaza reprezentuje važnu komponentu neuronskih sistema koji posreduju funkcije i kapacitete pažnje, i to signalom vođene (odozdo–naviše) nasuprot zadatkom vođene ili kognitivnim (ili odozgo–naniže) modulacijama detekcije signala. Sistem kortikalnih holinergičnih ulaza deluje da optimizuje obradu talamičnih ulaza u kontekstima koji zahtevaju pažnju (Sarter i sar., 2006). Holinergične supstance utiču na ciljem usmerenu orijentaciju, dok noradrenergične supstance modulišu stimulusom vođeno pobuđivanje (Thompson i sar., 2001). Prefrontalna modulacija aktivnosti holinergičnih ulaza za senzorne i senzorno-asocijacione regione može reprezentovati komponentu eferentne mreže prednjeg sistema pažnje koji posreduje odozgo naniže efekte (Sarter i sar., 2005).

Eksperimenti sa lezijama dorzalnih noradrenergičnih struktura ukazuju na oštećenje aktivne pažnje i, posredno, na ometanje konsolidacije tj. trajnog upamćivanja novih materijala. Noradrenergični mehanizmi su važni u filtriranju senzornih informacija, a u vezi sa tim i u nastanku anksioznosti. S obzirom da primarno motivacioni kvaliteti (apetitivno) leže u osnovi nastanka afektivnih odgovora (prijatnost) noradrenalin ima ulogu u strukturisanju afektiviteta i emocionalne reaktivnosti. No-

radrenergične projekcije u amigdaloidni kompleks podržavale bi visceralne i emocionalne asocijativne procese, projekcije u hipotalamus poređenje aktuelnog signala sa očekivanim efektom nagrade, a projekcije u korteks obezbeđivale bi asocijaciju pojedinih stimulusa, kao i povezivanje apetitivnog sa incentivnim.

Noradrenalin je esencijalan za selektivnu pažnju, a gubitak ovog sistema prevenira orjentacione odgovore organizma pa životinja ne odgovara na mnoge stimulse. S druge strane, prekid retikularnih jedara talamusa (nRt) takođe prekida pažnju, a životinja postaje hiperaktivna na sve stimulse, sa malom selekcijom stimulusa. Jasno je da nRt imaju centralno mesto u stanjima pažnje. Pitanje je da li ova jedra propuštaju ili moduliraju signale koji dolaze iz kortikalnih regiona ili periferije i selektivno ih distribuišu ka višim nivoima kortikalne integracije ili se radi o „stražaru“ unutar mnogih regiona koji imaju aferentne ulaze za nRt i sadrže neophodnu kompleksnost integrativnih ulaza koja bi se mogla očekivati za takav centar više kontrole. Greis ističe moćni uticaj izlaza bazalnih ganglija na nRt, posebno onaj koji uključuje krug akumbens-ventralni palidum-nRt/talamus. Jedro akumbensa i strijatum verovatno igraju važnu ulogu u funkciji „stražara“ - oni primaju ulaze iz celog neokorteksa, sa posebno istaknutim ulazima iz regiona prefrontalnog korteksa, što je konzistentno sa ulogom prefrontalnog korteksa u aktivnosti planiranja. Akumbens takođe prima ulaze iz amigdala, što mu omogućava afektivnu naklonost u interpretaciji stimulusa, ulogu, koja je zajedno sa dopaminergičnim ulazima ovom regionu, neophodna za uslovljavanje na nagradu. Uz to, hipokampus ima važnu projekciju na akumbens, koja uz ulaze istim ćelijama u akumbensu koje primaju dopaminergične, ulaze iz prefrontalnog korteksa i iz amigdala, može dati prolaz toku informacija kroz akumbens na način zavistan od konteksta. Takođe je značajno da strijatum/akumbens prima ulaze i iz intralaminarnih jedara talamusa. Tako je akumbens smešten unutar sistema nekoliko važnih petlji koje uključuju više kognitivne funkcije, uslovljavanje nagrade, planiranje, afektivnu reakciju, kontekstualno- i spacijalno-zavisnu selekciju odgovora i talamokortikalnu aktivaciju uopšte. I pored toga, po mišljenju Grejsa, ne bi bilo razumno jednostavno pomeriti funkciju kapije sa retikularnih jedara na akumbens. Umesto toga, funkcija kapije uključuje interakciju i kompeticiju brojnih petlji koje su u međusobnoj vezi čija sposobnost „zapovednika“ svesne pažnje verovatno zavisi od jačine bazičnih nagona, seta uslovljavanja ili emocionalnog konteksta. To bi značilo da kompleksne funkcije zahtevaju kompleksne interakcije među visoko zavisnim neuronalnim sistemima. Svaki sistem ne izvodi „egzekutivnu“ funkciju, već služi jedinstvenoj funkciji koja doprinosi celokupnoj percepciji stimulusa i njenoj važnosti za aktuelno stanje životinje. Ova međuzavisnost funkcije može se observirati u brojnim patološkim stanjima, kao što su shizofrenija, depresija, opsesivno-kompulzivni poremećaj, Alchajmerova bolest, intoksikacija drogom, u kojima je primarno učešće različitih neurotransmiterskih sistema ili moždanih regiona, koji pokazuju zajedničke i jedinstvene setove deficita u domenu svesti (Grace, 1998).

Model „generiranja stanja svesti odgovara izlazu komparatora koji, na bazi moment za momentom, komparira tekuće stanje perceptualnog sveta organizma sa stanjem koje se predviđa“. Srce ovog „sistema komparacije“ je hipotalamus, čije aktivnosti su u uskoj vezi sa bazalnim ganglijama i korteksom (Gray, 1995). Forniks, glavni subkortikalni izlaz (iz hipotalamusa) projektuje se prvo u intralaminarni kompleks i, konačno, u retikularnu formaciju srednjeg mozga. Veruje se da je forniks „pejsmejker“ hipokampalnog teta ritma (Newman, 1995). Grej spekulise da glav-

na veza povezuje izlaz iz hipokampalne formacije (preko subikuluma) za nukleus akumbens sa dopaminergičnim projekcijama iz nukleusa A10 u ventralnoj tegmentalnoj oblasti; a odatle preko nRt-a za talamokortikalne sisteme (Gray, 1998).

Vizuelni evocirani P3 je senzitivn na holinergične, ali ne na adrenergične neurofarmakološke efekte. Auditorni P3 je senzitivn na holinergične, ali ne i na serotonergične manipulacije (Meador i sar., 1987). Holinergični sistem može biti uključen u modulaciju P3. Pošto je holinergični sistem implikovn u mehanizme memorije i P3 abnormalan u mnogim poremeđajima pamćenja, koherentna neuralna aktivnost reprezentovana preko P3 može uticati na registraciju memorije.

Stanja niske pažnje, produkovana faktorima kao što je deprivacija spavanja, smanjuju sposobnost na zadacima održavane pažnje. Ovo se manifestuje povećanim brojem vrlo dugih vremena reakcije ili izostavljanjem odgovora. Iako je arousal verovatno regulisan sa nekoliko neurotransmiterskih sistema, noradrenalin je najvažniji. Moždani noradrenalin je uključen u kontrolu pažnje; pokazano je da aktivacija noradrenergičnih neurona facilitira bihejvioralne odgovore na subsekvectne senzorne ključeve. Noradrenergični neuroni su posebno aktivni u toku visokih stanja arousala, kakvo je ono indukovano ekspozicijom buci. Korišćenjem klonidina, α -2-adrenoreceptor agonista, u malim dozama, deluje se presinaptički na pad okidanja noradrenergičnih ćelija i inhibiciju oslobađanja noradrenalina. Ovi rezultati mogu se blokirati idazoxanom, selektivnim α -2-adrenoreceptor antagonistom. U eksperimentu izbornog vremena reakcije sa dve alternative, koji zahteva fokusiranu pažnju i selektivni odgovor broj padova pažnje je značajno veći pod uslovom klonidina bez buke. Efekt klonidina se sasvim menja idazoxanom, kao i bukom, koja povećava arousal povećanjem oslobađanja noradrenalina (Smith i Nutt, 1996).

Zaključak

Većina autora se složila da je za pažnju neophodno učešće više neuroanatomskih područja, sa posebnim značajem parijetalnog korteksa i brojnih asocijativnih područja koja su sa njim u vezi. Funkcija ovih struktura u velikoj meri je modulisana uticajem brojnih drugih faktora, spoljašnjih (nova ili ponavljana situacija, ometajući faktori u spoljnoj sredini, zamor) ili unutrašnjih (lezije određenih neuroloških struktura, razlike funkcije hemisfera). Posebno važnu ulogu u ovakvim situacijama imaju brojni neurotransmiterski sistemi, kao što su noradrenalin, dopamin i acetilholin. Kompleksnost strukture i funkcije pažnje je neiscrpan izvor materijala za nova i ponovna istraživanja koja mogu imati i praktičan značaj u regulaciji i modifikaciji ljudskog ponašanja, boljoj percepciji i učenju, kao i u drugim naučnim granama (robotika, elektronika).

Literatura

1. Baars, B. (1997). Some essential differences between consciousness - and attention, perception, and working memory, *Consciousness and cognition*, 6, 3, 363–371.
2. Baars, B. J. (1988). *A cognitive theory of consciousness*, Cambridge University Press, New York.
3. Bloxham, C. A., Dick, D. J., Moore, M. (1987). Reaction times and attention in Parkinson's disease, *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 50, 1178–1183.

4. Boly M., Phillips C., Balteau E., Schnakers C., Degueldre C., Moonen G., Luxen A., Peigneux P., Faymonville M-E., Maquet P., Laureys S. (2008). Consciousness and Cerebral Baseline Activity Fluctuations. *Human brain mapping* 29, 868–874.
5. Bonnel, A. M., Hafter, E. R. (1998). Divided attention between simultaneous auditory and visual signals. *Perception & Psychophysics* 60, 2, 179/190.
6. Bonnel, A., Prinzmetal, W. (1998). Dividing attention between the color and the shape of objects. *Perception & Psychophysics*, 60, 113–124.
7. Bramon, E., Dempster E., Frangou S., McDonald C., Schoenberg P., MacCabe J. H., Walshe M., Sham P., Collier D., Murray R. M. (2006). Is there an association between the COMT gene and P300 endophenotypes? *European Psychiatry* 21, 70–73.
8. Chalmers, D. J. (1996). *On the Search for the Neural Correlate of Consciousness. The Conscious Mind*. Oxford University Press.
9. Cherry EC (1953). Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *J Acoust Soc Am* 25, 975–979.
10. Colby C., Olson C. (1999). Spatial attention u: *Fundamental Neuroscience* (Ed) Zigmund M. J., Bloom F. E., Landis S. C., Roberts J. L., Squire L. R. Academic press, 1363–1383.
11. Corbetta M., Miezin FM., Dobmeyer S., Shulman GL., Petersen SE. (1990). Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science* 248, 1556–1559.
12. Corbetta M., Shulman GL. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature reviews | Neuroscience* 3, 201–215.
13. Crick F., Koch C. (2003). A framework for consciousness. *Nature Neuroscience*, 6, 119–126.
14. Crick F. H. C., Koch C. (1990). Towards a neurobiological theory of consciousness, *Seminars in Neuroscience*, 2, 263–275.
15. Desimirović, V. (1994). *Savremena medicinska psihologija*, Nauka, Beograd,.
16. Doesburg SM., Herdman AT., Ward LM. (2007). MEG reveals synchronous neural network for visuospatial attention. Poster presented at the 2007 *Meeting of the Cognitive Neuroscience Society* in New York City.
17. Doesburg SM., Ward LM. (2009). Synchronization Between Sources: Emerging Methods for Understanding Large-Scale Functional Networks in the Human Brain. M. J. L. Perez Velazquez, R. Wennberg (eds.), *Coordinated Activity in the Brain*, Springer Series in Computational Neuroscience 2, DOI 10.1007/978-0-387-93797-7 2, C Springer Science Business Media, LLC.
18. Eriksen, C. W., St. James J. D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: A zoom lens model. *Perception and Psychophysics* 40, 225–240.
19. Fox MD., Corbetta M., Snyder AZ., Vincent JL., Raichle ME. (2006). Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems. *PNAS*, 103, 26:10046–10051.
20. Gazzaniga M. S. (1984). *Handbook of cognitive neuroscience*, New York, Plenum Press.
21. Grace, A. A. (1998). Thalamocortical aspects of consciousness from the perspective of a neurobiologist. <http://www.phil.vt.edu/ASSC/esem1.html>.
22. Gray, J. A. (1995). The contents of consciousness: A neuropsychological conjecture. *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 4, 659–722.
23. Hardcastle, V. G. (1998). Consciousness studies require both psychology and neuroscience. <http://www.phil.vt.edu/ASSC/esem1.html>.
24. Hedden T, Gabrieli JDE. (2006). The ebb and flow of attention in the human brain. *Nature Neuroscience* 9, 863–865 doi:10.1038/nn0706–863

25. Hedrih A., Nešić M. (2006). Funkcionalna asimetrija hemisfera – bihevioralni aspekti. *Godišnjak za psihologiju*, 4 (4–5), 19–40.
26. Juliano, S. (1998). Mapping the sensory mosaic, *Science*, 279, 1653–1654.
27. Klein R. M. Inhibition of return. (2000). *Trends in Cognitive Sciences* 4, 4, 138–147.
28. Koch C. (2004). *The Quest for Consciousness: A Neurobiological Approach*. Roberts & Company Publishers.
29. Koeppe, M. J., Gunn, R. N., Lawrence, A. D., Cunningham, V. J. and all. (1998). Evidence for striatal dopamine release during a video game, *Nature*, 393, 266–268.
30. Laberge D, Buchsbaum MS. (1990). Positron emission tomographic measurements of pulvinar activity during an attention task. *J Neurosci* 10, 613–619.
31. LaBerge, D. (1995). *Attentional processing: The brain's art of mindfulness*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
32. LaBerge, D. (1998). Defining awareness by the triangular circuit of attention, *Psyche*, 4, 7. <http://psyche.cs.monash.edu.au/v4/psyche-4-07-laberge.html>
33. LaBerge, D., Brown V. (1989). Theory of attentional operations in shape identification. *Psychol. Rev.* 96, 101–124.
34. LaBerge D. (2000). Clarifying the Triangular Circuit Theory of Attention and its Relations to Awareness Replies to Seven Commentaries. *Psyche*, 6(06), <http://psyche.cs.monash.edu.au/v6/psyche-6-06-laberge.html>
35. Laureys S. (2005). The neural correlate of (un)awareness: Lessons from the vegetative state. *Trends Cogn Sci* 9, 556–559.
36. Llinás, R. (1988). The Intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: insight into central nervous system function, *Science*, 242, 1654–1664.
37. Meador, K. J., Hammond, E. J., Loring, D. W., Allen, M., Bowers, D., Heilman, K. M. (1987). Cognitive evoked potentials and disorders of recent memory, *Neurology*, 526, 526–529.
38. Minsky. M. 1986. *The Society of Mind*. New York: Simon & Schuster.
39. Nešić M, Nešić V. (2003). Levels of processing, incidental memory and speech in stress condition. in „Language, Reading and Dyslexia: Basic Mechanisms and Disorders“ *Psychology Science*, 45, Sup I, 19–38.
40. Nešić M. (2002). Kognitivni zadaci pažnje, nivoa obrade i nenamernog pamćenja – neurofiziološke implikacije. *Godišnjak za psihologiju*, I(1), 167–181.
41. Newman, J. (1995). Commentary: Reticular-thalamic activation of the cortex generates conscious contents, *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 4, 691–692.
42. Newman, J. (1998). The Missing Link: Commentary on LaBerge's Triangular Circuit, *Psyche*, 4, 18.
43. Nissen, M. J., Knopman, D. S., Schacter, D. L. (1987). Neurochemical dissociation of memory systems, *Neurology*, 37, 5, 789–794.
44. Plum, F. (1994). Consciousness and its clinically important abnormalities, American Academy of Neurology, Annual meeting, Course #248, *Behavioral neurology: consciousness and attention*, 7–16.
45. Posner, M. I., Raichle, M. E. (1994). *Images of mind*. New York: Scientific American Books.
46. Posner, M. I., Raichle, M. E. (Eds.). (1998). Overview: The neuroimaging of human brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 763–764.
47. Posner, M.I., Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. U: *Attention and Performance* Vol. X (Bouma, H. and Bouwhuis, D., eds), 531–556, Erlbaum.
48. Posner, MI, Rafal RD, Choate LS, Vaugah J. (1985). Inhibition of return: neural basis and function. *Cognit. Neuropsychol.* 2, 211–228.

49. Prime, D. J., Ward, L. M. (2004). Inhibition of return from stimulus to response. *Psychological Science*, 15, 272–276.
50. Prime, D. J., Ward, L. M. (2006). Cortical expressions of inhibition of return. *Brain Research*, 1072, 161–174.
51. Rothbart, M. K., Posner, M. I., and Boylan, A. (1990). „Regulatory mechanisms in infant development.“ In J. Enns (Ed.), *The development of attention: Research and theory* (pp. 47–66). Amsterdam: Elsevier.
52. Sarter M, Gehring WJ, Kozak R. (2006). More attention must be paid: The neurobiology of attentional effort. *Brain research reviews*, 51: 145–160.
53. Sarter M., Hasselmo M.E., Bruno J.P., Givens B. (2005). Unraveling the attentional functions of cortical cholinergic inputs: interactions between signal-driven and top-down cholinergic modulation of signal detection. *Brain Res. Rev.*, 48: 98–111.
54. Smith, A., Nutt, D. (1996). Noradrenaline and attention lapses, *Nature*, 380, 291.
55. Spence, C., Driver, J. (1998) Auditory and audio-visual inhibition of return. *Percept. Psychophys.* 60, 125–139.
56. Stoerig, P., Cowey, A. (1989). Wavelength sensitivity in blindsight, *Nature*, 342, 916–918.
57. Thompson, K. G., Bichot, N. P. & Schall, J. D. From attention to action in frontal cortex. In *Visual Attention and Cortical Circuits* (eds) Braun, J., Koch, C & Davis, J. L. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2001, 137–156.
58. Tipper, S. P. Driver JS, Weaver, B. (1991) Object-centred inhibition of return of visual attention. *Q. J. Exp. Psychol.* 43A, 289–298.
59. Tononi G, Massimini M. (2008). Why Does Consciousness Fade in Early Sleep? *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1129, 330–334 New York Academy of Sciences. doi: 10.1196/annals.1417.024 330
60. Tononi G. 2004. An information integration theory of consciousness. *BMC Neurosci.* 5, 42.
61. Umilta, C. (1988) The control operations of consciousness, u: Marcel, A. J. and Bisiach E., (eds.), *Consciousness in Contemporary science*, Clarendon Press, Oxford, 334–356.
62. Varela F, Lachaux JP, Rodriguez E, Martinerie J. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nat Rev Neurosci* 2, 229–239.
63. Volkaw, N., Gur, R., Wang, G-J. and all (1998). Association between decline in brain dopamine activity with age and cognitive impairment in healthy individuals, *American Journal of psychiatry*, 155, 3, 344-349.
64. Ward LM (2003). Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends Cogn Sci* 17, 553–559.
65. Ward, L. M. (1994). Supramodal and modality-specific mechanisms for stimulus-driven shifts of auditory and visual attention. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 48, 242–259.
66. Ward, L.M. (1992). Mind in psychophysics. In D. Algom (Ed.), *Psychophysical Approaches to Cognition* (pp. 187-249). New York: North-Holland.
67. Weissman DH, Roberts KC, Visscher KM, Woldorff MG. (2006). The neural bases of momentary lapses in attention. *Nature neuroscience* 9, 7, 971–978.
68. Wright RD, Ward LM. (2008). *Orienting of attention*. Oxford University Press, New York.

Milkica Nešić, Jelena Kostić, Svetlana Čičević, Vladimir Nešić

NEUROPHYSIOLOGY OF ATTENTION

Abstract

Attention is the cognitive process of directing mental activity to one aspect of the environment while ignoring others. Attention is a complex entity the realization of which engages all the elements of the nervous system, from the simplest peripheral structures (senses) to the most complex central brain structures (brain centers and pathways). Neural network of the attention system is composed of the reticular-activating, sensory-cognitive, limbic-motivational, and executive-motoric components. According to the LaBerge's model of attention, three brain areas are interconnected by a triangular circuit corresponding to three aspects of attention: control in the prefrontal cortex, expression in the occipitotemporal cortex and enhancement through indirect connection by the thalamic nuclei. Neurophysiology of goal-directed or endogenous orientation is represented by the dorsoparietal network, and stimulus-driven or exogenous orientation is represented by the ventroparietal neuronal network. The attention is the basis for all other cognitive processes. The paper analyzes the relation of attention and consciousness. Neural correlates of consciousness may be defined as minimal neural mechanisms forming any specific conscious percept. Neurotransmitter systems, especially acetylcholine, norepinephrine and dopamine, with important roles in the attention, are also considered in the paper.

Key words: Attention, neurophysiology, neurotransmitter