

Neurobiološki korelati svijesti i integrirane percepcije

Prpić, Nikola

Master's thesis / Diplomski rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, School of Medicine / Sveučilište u Zagrebu, Medicinski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:105:226698>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-30**



Repository / Repozitorij:

[Dr Med - University of Zagreb School of Medicine Digital Repository](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

MEDICINSKI FAKULTET

Nikola Prpić

**Neurobiološki korelati svijesti i integrirane
percepcije**

Diplomski rad



Zagreb, 2018.

Ovaj diplomski rad izrađen je na Hrvatskom institutu za istraživanje mozga pod vodstvom
doc. dr. sc. Gorana Sedmaka i predan je na ocjenu u akademskoj godini 2017/2018.

Sadržaj:

Sažetak

Summary

1.	Povijesni pregled.....	1
2.	Moderni pogledi na svijest i problem definicije.....	2
3.	Svijest u sklopu kvantitavnih poremećaja svijesti.....	7
3.1.	Somnolencija.....	7
3.2.	Sopor.....	9
3.3.	Koma.....	10
4.	Pozornost, svjesnost i metakognicija.....	11
4.1.	Čeona moždana kora.....	15
4.2.	Tjemena moždana kora.....	16
4.3.	Sljepoočna moždana kora.....	17
4.4.	Insula.....	17
4.5.	<i>“Large scale networks”</i>	18
4.6.	Noradrenalin.....	18
5.	Integritet percepcije.....	19
5.1.	<i>“Binding”</i> percepcije.....	20
6.	Teoretski i računalno-neuroznanstveni pristupi svijesti.....	20
6.1.	Bayesove mašine.....	21
6.2.	<i>“Integrated information theory”</i>	23
6.3.	<i>“Attention schema theory”</i>	24
	Zahvale.....	26
	Literatura.....	27
	Životopis.....	32

Sažetak

Svijest intrigira ljudsku vrstu već tisućljećima no moderno društvo se još nije dogovorilo oko jedinstvene definicije. Dijelovi svijesti zajednički većini definicija su introspekcija, internalizacija vanjskih objekata, pažnja i integritet percepcije. Filozofske pristupe proučavanju svijesti možemo podijeliti na dualističke i monističke s obzirom na odvojenost mentalnog i fizičkog svijeta. Moderna neuroznanost dokazala je povezanost fizičkog i mentalnog kroz razne studije podupirući monističke pristupe dva aspekta. Spavanje i somnolencija stanja su promijenjene svijesti nastale aktivacijom područja u moždanom deblu i hipotalamusu. Poremećaji funkcije kortikalne površine izazivaju širok spektar ispada funkcija od specifičnih poput izoliranih poremećaja percepcije do opsežnih poput kome. Uzrok takvim ispadima funkcije su specijalizacije funkcije neurona u određenim područjima što ima za posljedicu stvaranje primarnih i sekundarnih senzornih area i naknadno definiranje "p" i "m" puteva percepcije. Raspodjela različitih atributa percipiranih objekata u zasebne puteve postavlja problem ponovne integracije tih atributa prilikom unificirane percepcije objekta. Razumjevanju integriteta percepcije pomažu i teoretski i računalni pristupi neuroznanost poput bayesovih mašina, teorije integriteta informacija i teorije sheme pozornosti.

Ključne riječi: Svijest, percepcija, poremećaji svijesti, teorija uma

Summary

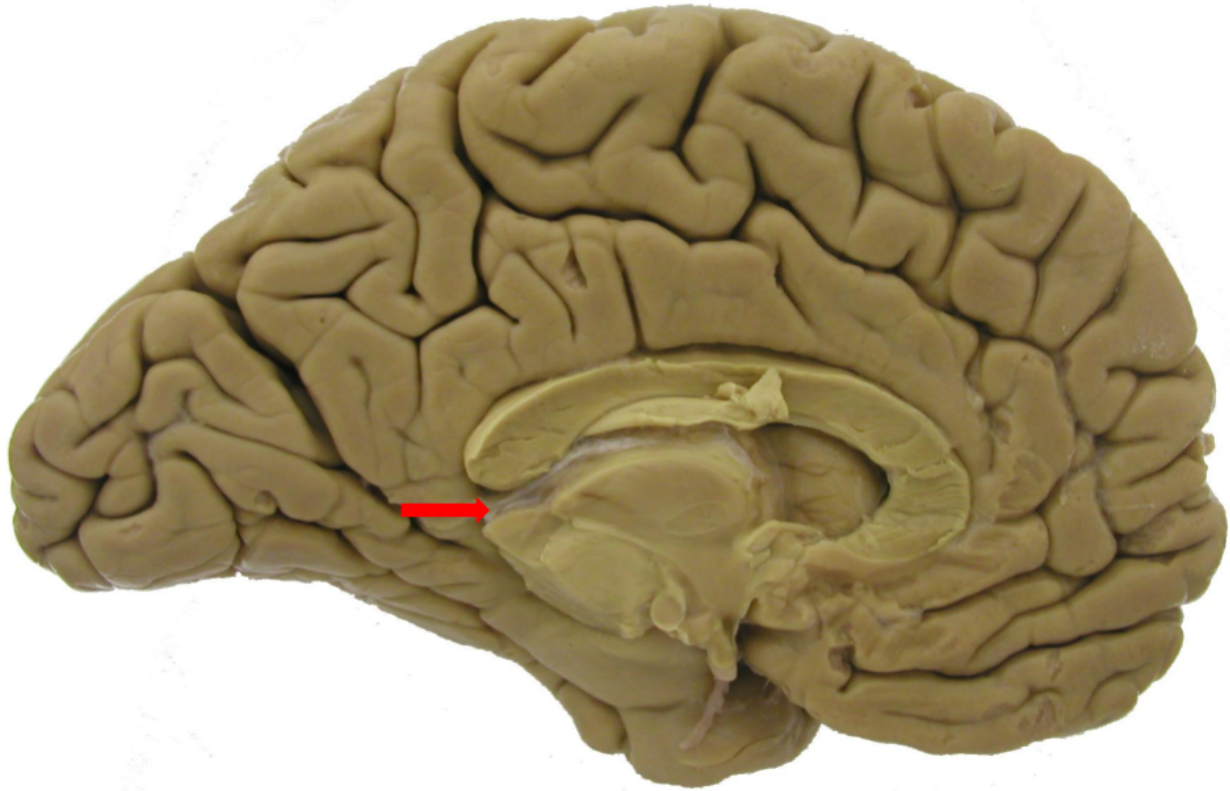
Neurobiological correlates of consciousness and integrated perception

Consciousness has intrigued humans for millenia but modern society still hasn't agreed on a single definition. Parts shared by most definitions are introspection, object internalization, attention and perception integrity. Philosophical investigations can roughly be divided into dualistic and monistic regarding the degree of separation between the mental and physical worlds. Modern neuroscience has proven the connection between the physical and mental through various studies supporting monistic dual aspect approaches. Sleeping and somnolence are two states of changed consciousness induced by changes in the brainstem and hypothalamus. Disorders of cortical function can lead to a wide array of malfunction ranging from isolated problems with perception to global like coma. These disorders can be traced to specialized neuronal cortical masses giving rise to primary and secondary sensory areas and, later on, "what" and "where" streams of perception. Such disseminated distribution of perceived object attributes presents us with an issue regarding reintegration of these attributes in unified perception. Attention schema theory, information integrity theory and bayes machines are all theoretical and computational neuroscientific tools that can help us understand these issues.

Keywords: Consciousness, perception, consciousness disorders, theory of mind

1. Povijesni pregled

Od kada je čovjek evolucijski stekao sposobnost razmišljanja usmjerio je svoje kognitivne napore prema sebi i putem introspekcije pokušao shvatiti što se nalazi u njegovom umu, kako je građen i što ga izdvaja od ostalih. Platon je uveo dualistički pristup teorijama uma, razdvojivši ga na tijelo i dušu. Dualistička teorija prevladavati će zapadnom filozofijom do 20. stoljeća i postaviti temelje kršćanske religije. Platonov učenik, Aristotel, detaljnije je rasčlanio dušu na vegetativni, senzorni i intelektualni dio modelirajući hijerarhiju uma prema hijerarhiji prirode s biljkama, životinjama i ljudima. Kasnije helenističke škole rafinirale su Platonovski i Aristotelovski dualizam poput stoicizma koje je naglasilo jedinstvo duše, za razliku od Aristotelove podjele duše. U srednjem vijeku pod utjecajem neoplatonske filozofije Toma Akvinskog postavlja teoriju da su fizičko tijelo i spiritualna duša oboje emanacije Jednoga. Takva vjerovanja inkorporirana su u službenu kršćansku filozofiju. Tijekom vremena Prosvjetljenja, skoro 2000 godina nakon Aristotela, racionalisti se vraćaju dualizmu učeni primjerom Descartesa. Rene Descartes započeo je svoja promišljanja posvećujući se racionalnom razmišljanju i odbacivanjem slijepog vjerovanja čime je spoznao da ne može biti siguran da posjeduje tijelo, jer ono može biti samo iluzija, no da sigurno posjeduje um/dušu kojom spoznaje, razmišlja i ostvaruje osjećaje. Posljedica tog razdvajanja uma i tijela bilo je vraćanje dualizmu koje je njemu u čast nazvano Kartezijanski dualizam. Postavilo se pitanje kako um djeluje na tijelo, kako ga usmjerava i kako mu miče udove? Filozofi tog vremena pretpostavili su da do njihove interakcije dolazi u epifizi, dijelu epitalamusa, no moderna neuroznanost pobila je takve teorije(1).



SLIKA 1: Slika položaja epifize iz Zagrebačke neuroembriološke zbirke.

Baruch de Spinoza bio je racionalno radikalniji od Descartesa te razvio supstancijski monizam, filozofski smjer koji pretpostavlja da postoji samo jedan bitak, a da su um i tijelo dva aspekta jednoga (2). Tijekom 19. i početkom 20. stoljeća materijalistički monizam (pretpostavlja da je bitak iz Spinozinog monizma, materija) postaje norma podupirana pozitivističkom filozofijom i znanosti koja odbacuje intuiciju i oslanja se isključivo na empirijske dokaze.

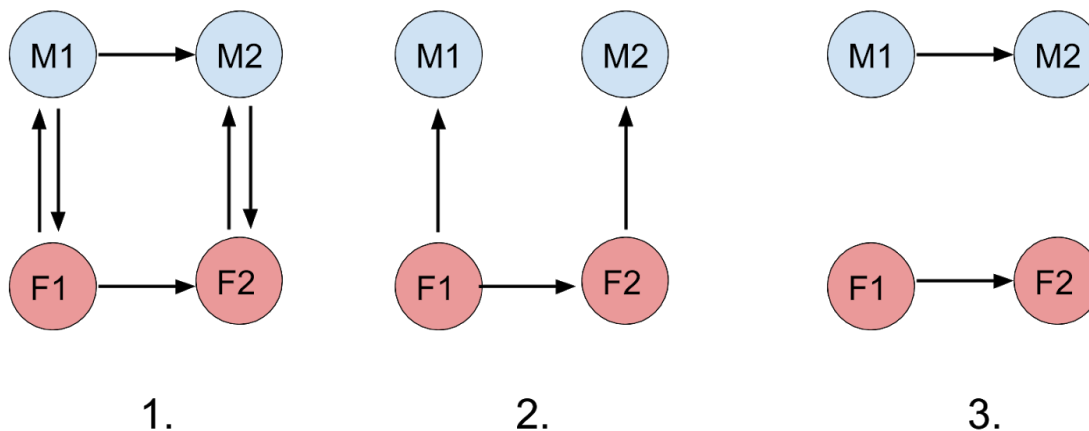
2. Moderni pogled na svijest i problem definicije

Ako želimo proučavati i opisivati fenomen svijesti kao atributa uma moramo ga najprije definirati. Uzmemo li u obzir interes koji je tematika povijesno polučila i individualnu prirodu introspekcije i filozofije uma, očekivano je da postoje varijacije u definiciji. Svijest u različitim izvorima definira

se kao: svjesnost, subjektivitet, sposobnost osjećanja i osjeta, budnost, posjed osjećaja sebstva ili sebe, integritet percepcije, *qualia*, izvršni aparat uma i pozornost. Svjesnost se u ovom okviru referira na subjektivnu dostupnost vanjskih objekata da dobiju mentalnu reprezentaciju u umu. Integritet percepcije opisuje fenomen povezanosti svih modaliteta osjeta, percepcija kiše uključuje i vidni i zvučni i osjetilni doživljaj kapljica kiše na koži, no kišu ne percipiramo kao odvojene doživljaje već kao jedan entitet. *Qualia* opisuje subjektivni doživljaj mentalnih procesa, onaj aspekt doživljaja koji je riječima neopisiv ali svima poznat, način na koji nam se stvari čine. Ponekada se svijest pokušava opisati i kao razliku između čovjeka i filozofskog zombija, kreature koja nije čovjek već samo savršeno oponaša čovjeka bez osjeta *qualie* (3). Ovaj pregledni rad zahtjeva modernu definiciju čiji se elementi mogu dokazati i neuralno korelirati s kortikalnim supstratima ili zadovoljavajuće opisati koristeći pristupe teoretske neuroznanosti stoga definiram svijest kao: sposobnost mentalne reprezentacije vanjskog svijeta i kognitivno sklopovlje s funkcijom interpretacije i mentalnog baratanja reprezentiranim objektima te utjecaj tog sklopovlja na izvršne funkcije tijela. U sklopu te definicije prilažem literaturu i svoje zaključke.

Trenutačni spektar teorija uma pokriva razne smjerove čiji pregled ću pružiti u ovom paragrafu iako se samo jedna teorija nameće kao moguća ako tematici pristupimo sa znanstveno pozitivističke strane, prihvaćajući samo tvrdnje temeljene na dokazima. Podjelu na dualizam i monizam već smo spomenuli no koje moderne dualističke teorije prevladavaju? Interakcijski dualizam slijedi Kartezijanski dualizam te predlaže da um i tijelo međudjeluju no postoje u različitim sferama, izrađeni su od različitih tvari (4). Psihofizički paralelizam pretpostavlja da mentalni procesi teku paralelno s fizičkim procesima no međusobno ne utječu jedni na druge(5). Epifenomenalizam tvrdi da fizička materija i procesi stvaraju mentalne objekte i procese no ti mentalni objekti ne mogu utjecati na odvijanje fizičkih procesa, oni su samo epifenomen povrh

materijalnog svijeta(6). Ne-redukcijski fizikalizam pretpostavlja da mentalni objekti nastaju iz fizikalnog supstrata no ne mogu se na njega reducirati, na taj način filozofski pravac je blizak epifenomenalizmu osim što predlaže da mentalni objekti mogu uzročno djelovati na fizikalni supstrat(7).



SLIKA 2: Sheme vrsta dualizma: M predstavlja mentalna stanja dok F predstavlja fizička. M2 je stanje neposredno nakon M1 stanja. 1. slika predstavlja Kartezijanski dualizam, 2. slika predstavlja epifenomenalizam, a 3. psihofizički paralelizam.

Iako monizam ima nekoliko smjerova npr. idealizam (teorija da postoji samo apstraktna, mentalna, duhovna razina, a sve fizičko je samo iluzija) koji leži u temeljima kineskih i indijskih životnih filozofija, u zapadnoj filozofiji napopularnija je obitelj fizikalističkih monizama koji jednim supstratom smatraju fizikalnu materiju. Biheviorizam je najsnažnija redukcionistička teorija koja u određenoj mjeri ignorira postojanje mentalnih stanja i opisuje samo ponašanje bića (8). Tako bi uzvici sretne osobe bili samo vokalno izražavanje osoba koja tvrdi da je sretna, bez da pokušavamo interpretirati ili razumjeti sam fenomen osjećaja. Funkcionalizam je nadogradnja na biheviorizam te opisuje mentalne procese i svijest samo u terminima prethodnih i naknadnih

mentalnih procesa. Korijene vuče iz teorije informacije i sustavne analize, a stanje osobne sreće gledao bi kroz prizmu koristi tog osjećaja za posljedične mentalne procese poput motivacijskih stanja za rad. Tipski fizikalizam približava se modernim shvaćanjima mentalnih funkcija i tvrdi da mentalna stanja nastaju distinktnim moždanim aktivacijama. Njemu sličan je i fizikalizam primjeraka, jedina razlika je što fizikalizam primjeraka ne zahtjeva da mentalna stanja imaju jedinstvena odgovarajuća fizikalna stanja već različite moždane aktivacije mogu uzrokovati isto mentalno stanje (9). Oba pristupa predstavljaju monizam dva aspekta koji tvrdi da su moždani i mentalni procesi dijelovi istog aparata samo gledanog s dva aspekta, kroz dvije prizme. Eliminativni materijalizam u određenoj mjeri spaja funkcionalizam i tipski fizikalizam no odbacuje trenutačne psihološke introspektivne opise svijesti pretpostavljajući da se mentalna stanja i procesi mogu bolje opisati računalno-informacijski koristeći matrice neuralne aktivacije nego narativnim elementima poput riječi i rečenica. Za eliminativnog materijalista trenutačni opisi svijesti ne uspijevaju uhvatiti srž svijesti već zahtjevaju da pričekamo napredak neurokognitivnih istraživanja da bi uhvatili kortikalne obrasce aktivirane svjesnim doživljajima te će tek oni pouzdano opisati funkcije u korijenu svijesti (10).

supstrata svrstale bi ga u tipske fizikaliste (12). Detalji njegovih teorija će biti obrađeni u kasnijim poglavljima.

Trenutačna neuroznanstvena istraživanja najbolje podržavaju monizam dva aspekta iako kompleksnost razmatranog područja zahtjeva od istraživača da svakom problemu pristupi kroz nekoliko teoretskih okvira kako bi optimalno sagledao sve strane promatranog problema.

3. Svijest u sklopu kvantitavnih poremećaja svijesti

Medicinska struka se od svojih začetaka bavi poremećajima svijesti, a opservacijskim studijama stvorena je klasifikacija koja dijeli poremećaje svijesti u kvantitativne i kvalitativne. Kvantitativni poremećaji svijesti promatraju svijest na spektru od njezine neprisutnosti do pune normalne svijesti. Kvalitativni poremećaji okarakterizirani su prisutnošću svijesti no njena forma i funkciju su abnormalne. Slijedeći primjer Broce koji je zaključio funkciju operkularnog dijela čeonog režnja promatrajući pacijente s ispadom funkcije tog područja, navest ću neuralnu i teoretsku podlogu poremećaja svijesti u nadi da će se tako otkriti i funkcija normalne svijesti (13). Kvantitativni poremećaji svijesti razdvojeni su u 3 kategorije: somnolencije, sopor i koma.

3.1. Somnolencija

Somnolencija predstavlja najniži stupanj kvantitativnih poremećaja svijesti koji pacijenta ostavlja u pospanom stanju, nezainteresiran za okolinu i sniženih kognitivnih reakcija. Potraga za njezinim neuralnim korelatima krenula je tijekom španjolske gripe 1918 kada su neki zahvaćeni pacijenti pali u *encephalitis lethargica*, oblik kome. Constantin von Economo, neuroanatom i patolog primjetio je da specifične lezije u mozgu izazivaju određene poremećaje budnosti. Lezije koje se protežu od mezencefalične retikularne formacije do posteriornog hipotalamusa izazivale su komu dok su lezije anteriornog hipotalamusa i okolnih jezgara izazivale kroničnu nesanicu.

Takva opažanja ponukala su ga da zaključi da je anteriorni hipotalamus odgovoran za pospanost i spavanje. Naknadna istraživanja izazivanja lezija anteriornog hipotalamusa eksperimentalno su dokazala očekivanja von Economa dok su Sterman i McGinty demonstrirali da stimulacije preoptičkog i bazalnog područja induciraju pospanost. San je aktivirao i neurone bazalnog telencefalona, posebice substantiu innominatu i dijagonalni tračak Broce. Elektrofiziološka i lezijska ispitivanja usmjerila su pažnju na GABA neurone ventrolateralne preoptičke areje (VLPO) i mediane preoptičke areje (MnPO) čija vlakna se inhibitorno projiciraju u jezgre neurona aktivnih tijekom budnosti. VLPO i MnPO su inhibirane vlaknima monoaminergičkih jezgara odgovornih za budnost poput noradrenalina. Bazalni telencefalon impliciran u funkcije spavanja projicira kolinergička vlakna kroz cijelu moždanu koru iz dijagonalnog tračka Broce, *substantie innominate* i *nucleus basalis Meynarti*. Uloga acetil-kolina u spavanju je dobro istražena kroz studije ponsa i REM spavanja. Neuroni ponsa su ključni za REM spavanje te pokazuju pojačanu aktivaciju tijekom te faze, mikroinjekcije acetil-kolinskih agonista čak izazivaju karakteristične fenomene REM faze poput desinkronizacije EEG-a i teta valove (14). Obratimo li pozornost na istraživanja posteriornog hipotalamusa vidjet ćemo da lezije tog područja povećavaju pospanost u štakora, mačaka i majmuna. Navedeno područje sadrži i tuberomamilarnu jezgru (TM) čije histaminergične stanice promiču budnost (15). Dokazi, nuspojava mnogih antihistaminika je somnolentnost i *knock-out* miševi kojima nedostaju enzimi potrebni za sintezu histamina, podupiru tezu o ulozi posteriornog hipotalamusa u stanju budnosti. Inhibitorni neuroni VLPO područja projiciraju se u TM neurone koji se potom projiciraju po cijelom mozgu uključujući jezgre koje promoviraju budnost u produženoj moždini (16).

3.2. Sopor

Sopor karakterizira nedostatak motorne, senzorne i kognitivne sposobnosti što se ponekad uspoređuje s dubokim spavanjem iz kojeg je nemoguće probuditi se. Soporozna osoba ne reagira na podražaje osim jačih bolnih na koje pokazuje refleks izbjegavanja. Neurobiološka pozadina može sakrivati više uzroka no najčešće se svodi na poremećenu funkciju ascendentnog retikularnog aktivirajućeg sustava (ARAS) lociranog u retikularnoj formaciji (17). ARAS obuhvaća više jezgara čiji popis je naveden u tablici 1.

TABLICA 1: Jezgre ARAS-a

Vrsta jezgre	Imena jezgri
Dopaminergičke	Ventralna tegmentalna area Substantia nigra pars compacta
Noradrenergičke	<i>Locus coeruleus</i>
Serotoninergičke	<i>Raphe</i> jezgre
Histaminergičke	Tuberomamilarna jezgra
Kolinergičke	Pontine tegmentalne jezgre
Glutamatergičke	Parabrahijalna jezgra i pedunkulopontina jezgra Supramamilarna jezgra
Talamičke	Talamička retikularna jezgra Intralaminarne jezgre

Fukcija ARAS-a istraživala se sredinom 50-ih godina 20. stoljeća kada je zbog nedovoljno razvijene metodologije postavljen privremeni zaključak o njegovoj funkciji kontrole uzlaznih i silaznih kortikalnih puteva putem studija lezija (18). Proučavajući elektroencefalografiju (EEG) u spavanju, stanju sličnom soporu, istraživači su 30-ak godina kasnije došli do novih spoznaja o putevima i neurotransmitorima moždanog debla, talamusa i moždane kore koji utječu na

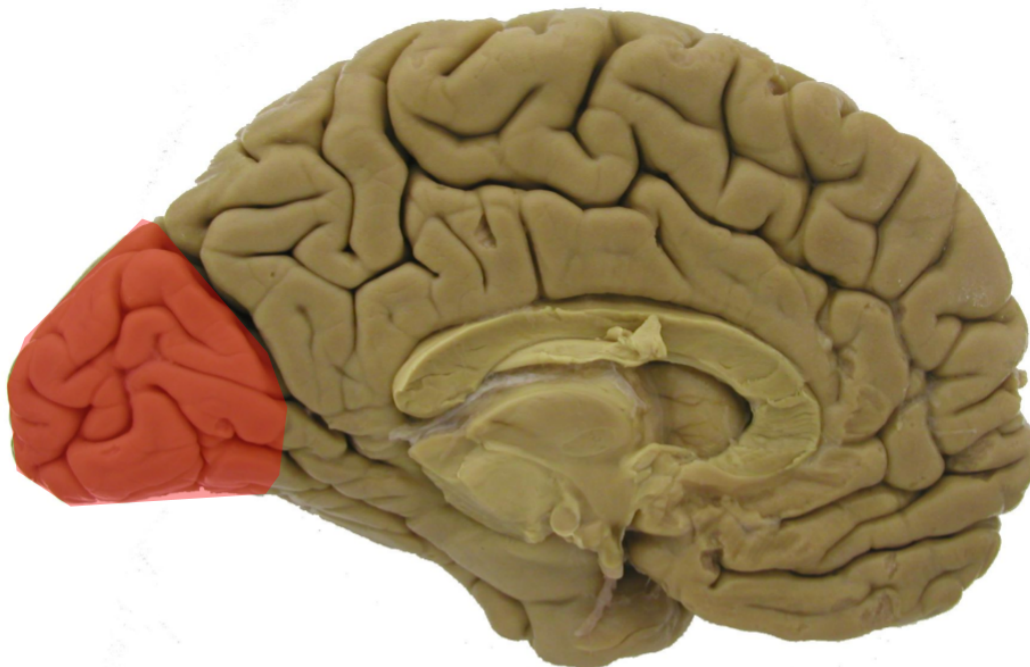
sinkronizaciju EEG-a. Dolaskom funkcionalne magnetske rezonancije (fMRI) u praksu primjećen je i pojačan protok krvi kroz područja u sastavu ARAS-a. Studije lezija u moždanom deblu i intertalamičkim jezgrama na ljudima opisale su soporozna stanja u kliničkom pregledu (19).

3.3. Koma

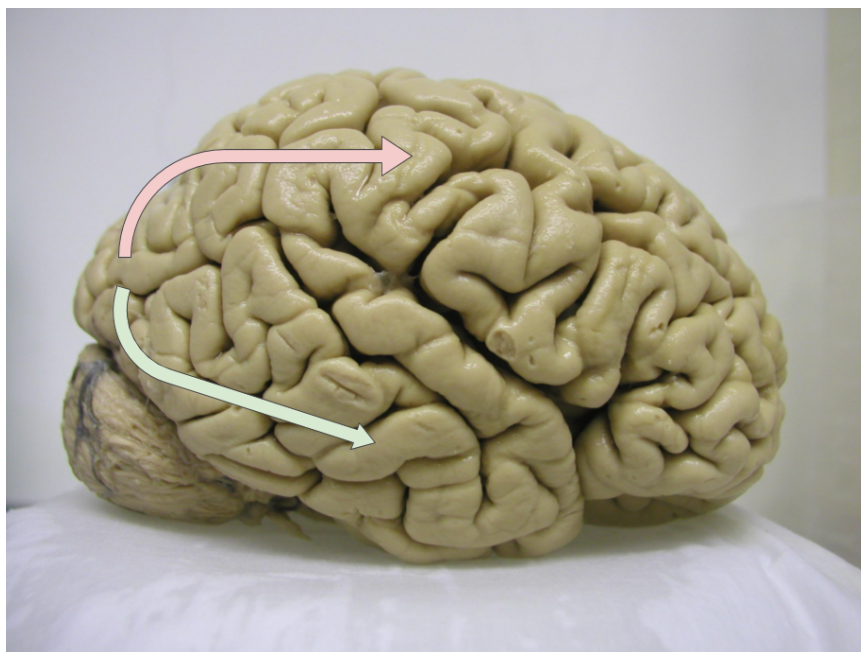
Iako postoje različite vrste kome sve ih karakterizira potpuni nedostatak odgovora na vanjski stimulus i stanje nalik spavanju iz kojega se nemoguće probuditi. Uzroci kome mogu biti različiti i sežu od prethodno opisanih oštećenja na razini hipotalamusa i moždanog debla do difuznog oštećenja kortikalne površine na koje ću se osvrnuti u ovom odlomku. Moždana površina čini najveći dio mozga i samim time obavlja najveći dio obrade i sinteze informacija. Dok ispadi pojedinih dijelova ili mreža moždane kore dovode do upadljive simptomatologije, rijetko fokalna oštećenja mogu dovesti do gubitka svijesti. Jedini primjer lokaliziranog oštećenja koji bi ovdje htio napomenuti je čeona lobotomija (najčešće zapravo leukotomija, prerezivanje vlakana prema i iz prefrontalnog režnja) i njeni pacijenti čija klinička slika je opisivana kao "stanje tek malo iznad biljke" (20). Stanja koja oštećuju velika područja kortikalne površine poput kardijalnog aresta uzrokuju anoksičnu depolarizaciju neurona što za posljedicu ima promjenu sastava unutar i izvan staničnih elektrolita i ATP-a. Porast koncentracije kalcija ometa funkciju mitohondrija koja se teško može oporaviti i nakon ponovne uspostave krvotoka pa tako 95% neurona u mozgu bude oštećeno već nakon 15 minuta ishemije. Oštećenje funkcije svih centara u mozgu onemogućuje obradu dolazećih stimulusa, stvaranje i detekciju različitih kognitivnih procesa kao i inicijaciju motorike i čini pacijenta nesposobnim odgovoriti na vanjski stimulus što daje sliku kome. Iako stanja poput *locked-in* sindroma mogu nalikovati komi uz netaknutu funkciju moždane kore ona ne čine komu pošto su uzrokovana lezijom eferentnih, odlazećih neuralnih puteva koja ograničavaju motoriku zahvaćene osobe (21).

4. Pozornost, svjesnost i metakognicija

Svjesnost ili svijest o nečemu opisuje svojstvo mentalnog aparata da internalizira neki predmet ili situaciju. Svjesnost ne treba miješati s pozornošću, pošto one zapravo stoje u suprotnosti. Što više predmeta osoba osvijesti to manje pozornosti pridaje određenom predmetu. Zbog svoje srodnosti u vezi internalizacije predmeta, pozornost i svjesnost se često zajedno promatraju, no da bi ih uopće razmotrili moramo prvo sagledati obradu različitih modaliteta sensorike. Vidni podržaji prolaze kroz oči do mrežnice gdje se elektromagnetsko zračenje svjetla pretvara u akcijske potencijale koji putuju kroz optički živac. Nakon križanja u hijazmi i prekapčanja u lateralnim genikulatnim tjelešcima vidne informacije dolaze do okcipitalnog režanja gdje se njihovi atributi razdvajaju na dva puta nazvana "m" i "p" put (22). M put vodi parijetalno i sadrži informacije o lokaciji i kretanju promatranog objekta dok p put vodi prema vrhu sljepoočnog režnja i sadrži informacije vezane uz oblik, boju i pripadnost određenoj kategoriji. Razumjeti ovu dihotomiju ključno je, ne samo jer i ostali modaliteti prate tu podjelu atributa stimulusa već i zbog toga što takva neuroanatomska raspodjela pruža dobru osnovu za kasnije više kognitivne funkcije.

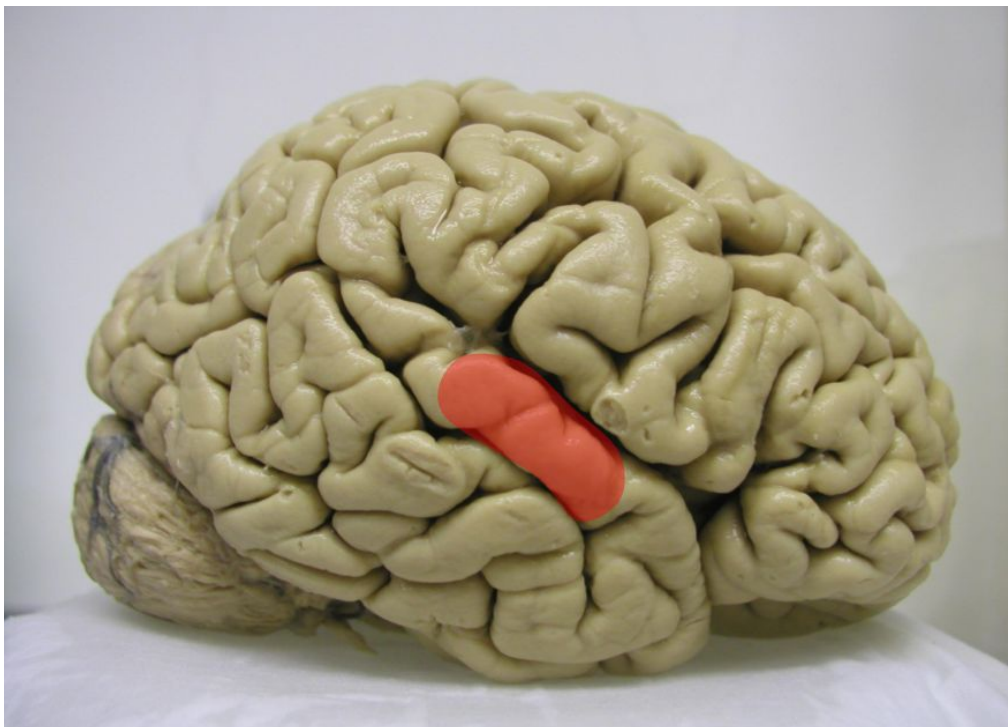


SLIKA 5: Vidna moždana kora označena crveno. Slika iz Zagrebačke neuroembriološke zbirke.



SLIKA 6: P (zeleno) i m (crveno) putevi. Slika iz Zagrebačke neuroembriološke zbirke.

Slušni podražaji tako se prenose timpaničnom membranom i slušnim košćicama do Cortijeva organa gdje ih stanice s dlačicama pretvaraju u neuralna izbijanja koja se VIII. kranijalnim živcem, vestibulokohlearnim, prenose do kohlearne jezgre. U jezgri se obrađuju slušne informacije i šalju u primarnu slušnu koru lociranu u superiorom sljepoočnom girusu (22). P i m put ponovno se formiraju i informacije vezane uz lokaciju i kretanje slušnog podražaja prenose se u tjemeni režanj, a informacije bitne za prepoznavanje izvora zvuka u temporopolarnu regiju. Osjet s površine kože putuje do kralježnične moždine gdje se prekapča i šalje svoja vlakna preko talamusa do postcentralnog girusa u tjemenom režnju. Imamo li u vidu da su receptivna polja postcentralnog girusa već organizirana somatotopno, odnosno da receptivna polja susjednih područja kože stoje jedan pored drugog na površini mozga, lako ćemo shvatiti kako se somatosenzorni podražaji prebacuju na m put susjednih tjemenih area. Ova somatotopna organizacija postcentralne somatosenzorne kore i tjemenog m puta daje nam tragove o evoluciji asocijativnih prostornih područja tjemenog režnja u vidu hipertrofije somatosenzorne aree (23).



SLIKA 7: Slušna moždana kora. Slika iz Zagrebačke neuroembriološke zbirke.



SLIKA 8: Somatosenzorna moždana kora. Slika iz Zagrebačke neuroembriološke zbirke.

Još su ostala tri modaliteta čiju stimulaciju možemo osvjestiti. Njih detektiraju neuroni u vrhu nosnog hodnika te svoja vlakna šalju u primarnu njušnu moždanu koru smještenu medijalno od amigdale. Veze te moždane kore usko su povezane s amigdalom i hipotalamusom preko kojega se vežu na MFB snop, dio centralnog limbičkog kontinuuma (24). Okus se registrira na jeziku i preko više kranijalnih živaca završava u *tractus solitarius* moždanog debla gdje se sastaje s informacijama iz unutarnjih organa (viscerocepcijom) nošenim vagusom. Iz solitarne jezgre informacije se prenose do insularne moždane kore koju čine primarna okusna i viscerceptivna moždana kora (24). Njih, okus i viscerceptivna ne prate pravilo razdiobe atributa na m i p puteve pošto sami senzorni organi nemaju sposobnost prepoznavanja oblika niti lokalizacije vanjskih predmeta. Ovaj pregled senzornih puteva izuzetno je grub i ne dočarava punu

kompleksnost svih osjetnih modaliteta no predstavlja dobar uvod u neuroznanost pozornosti i svijesti.

4.1. Čeona moždana kora

Čeona moždana kora sudjeluje u funkciji radne memorije i planiranju budućnosti svojim prefrontalnim dijelom(25), izvođenju i planiranju motoričkih radnji svojim posteriornim dijelom(26) te u afektivnim procesima svojim orbitalnim i ventromedijalnim dijelovima(27). Unutar motoričkog asocijacijskog područja nalazi se i prednje očno područje (*Frontal eye field*, FEF) zaduženo za pomicanje očiju i implicirano u premještanje pozornosti u prostoru kroz preklapajuće moždane mehanizme(28). U studiji koja je pokušavala ustanoviti može li se poboljšati funkcija pozornosti utjecajima na mozak majmunima je zadan zadatak prostorne pozornosti dok su istraživači električno stimulirali FEF. Nađeno je da je uspjeh majmuna povećan ako je električna stimulacija bila dana u dovoljno maloj količini da ne uzrokuje devijaciju oka i ako je dana u odgovarajuću regiju FEF-a zaduženu za prostor u kojem se nalazio zadatak (29). Prilikom promatranja primarno vizualnih životinja poput ljudi logično je pretpostaviti da centar koji usmjerava pogled istovremeno usmjerava i centar pozornosti. Studija na ljudima koja je proučavala sličan zadatak prostorne pozornosti koristeći fMRI također je otkrila aktivaciju FEF-a i područja anteriornije od njega podupirući studije na majmunima. fMRI je otkrio i aktivaciju ventrolateralne čeone moždane kore čija aktivacija je predložila ulogu u obradi signala vezanih uz usmjeravanje pozornosti (30). Komunikacije asocijativne motoričke aree i prednje cingularne moždane kore također su uključene u usmjeravanje pozornosti (31).



SLIKA 9: Čeono očno područje (FEF). Slika iz Zagrebačke neuroembriološke zbirke.

4.2. Tjemena moždana kora

Gornja tjemena moždana kora sadrži 4 egocentrične mape prostora oko pojedinca u koje smješta sve informacije koje mu dolaze iz m puta (32). Studije stimulacije tih area uzrokuju subjektivno izmicanje predmeta i usmjeravanje pažnje, a studije lezija tjemene moždane kore pokazuju različite sindrome zanemarivanja kontrolateralne strane okoline. Jedan od najdojmljivijih primjera sigurno su pacijenti s ishemijom tjemene moždane kore čiji crteži ne sadrže lijevu ili desnu polovicu i koji ne mogu percipirati objekte koji se smještaju u prostor zahvaćenom stranom mozga (33). Međutim gornja tjemena moždana kora više reagira na vanjski stimulusa nego predviđa njegovu buduću lokaciju, nije toliko odgovoran za usmjeravanje pozornosti koliko je odgovoran za analizu prostornih komponenti centra pozornosti. Donja tjemena moždana kora zato nadomješta taj nedostatak te su fMRI studije pokazale njegovu aktivaciju i prije usmjeravanja pozornosti na cilj zadatka (34).

4.3. Sljepoočna moždana kora

Superiora sljepoočna moždana kora (STK) veže se najčešće uz primarnu slušnu obradu no njegove regijeposteriornije od slušnih centara pokazuju aktivaciju pri zadacima pozornosti u slikovnim studijama mozga čovjeka. Takve nalaze podupiru i studije na majmunima koji su stekli sindrom nemogućnosti usmjeravanja pozornosti nakon lezija u STK (35). Međutim još nije jasno jeli aktivacija STK-a prilikom usmjeravanja pozornosti njezin uzrok ili posljedica, kontrolira li pozornosti ili obrađuje informacije bitne za objekt koji dolazi u centar pozornosti. fMRI studija iz 2000 predstavila je dokaze koji predlažu da STK selektivno aktiviraju informacije o usmjerenosti premještanja pozornosti što daje naslutiti da je sljepoočna moždana kora odgovoran i za kontrolu usmjeravanja (36).

4.4. Insula

Insula čini peti režanj mozga skrivajući se ispod čeonu, sljepoočne i tjemene moždane kore. Njene veze anteriorno s PFC-om i anteriornom cingularnom moždanom korom pružaju mogućnost utjecaja na radnu memoriju i planiranje budućnosti, veze posteriorno s prekuneusom dozvoljavaju utjecaj na autobiografsko razmišljanje, veze s hipotalamusom i središnjim limbičkim kontinuumom utječu na kontrolu homeostaze (24). Ovo su samo neke od veza insule i pokazuju nam da je insula središnje mjesto u integraciji i prosljeđivanju informacija. Iz funkcijskih studija insularna moždana kora pokazuje ulogu u nizu funkcija od viscerocepcije, okusa i boli do kompleksnijih fenomena poput socijalne empatije. Novije studije pokazuju da je insula ključno mjesto za usmjeravanje pozornosti te koristeći veze s anteriornom cingulatnom moždanom korom (ACC), PFC-om i prekunealnom moždanom korom (PCC) posreduje

prebacivanje između “*default mode network*” (DMN) i “*central executive network*” (CEN) preko čega indirektno utječe na prebacivanje pozornosti s unutarnjeg na vanjski svijet i obrnuto (37).

4.5. “*Large scale networks*”

Moždana topologija, područje neuroznanosti koje se bavi proučavanjem međusobne povezanosti područja moždane kore identificirala je dvije velike mreže odgovorne za usmjeravanje pozornosti. “*Ventral attention network*” (VAN) aktivira se prilikom reorijentacije pozornosti kao odgovor na vanjske događaje, dok je “*dorsal attention network*” (DAN) aktivniji pri usmjeravanju pozornosti vođene unutarnjim željama (38). VAN se nalazi ventralnije u mozgu i čine ga ventralna prefrontalna moždana kora i temporo-tjemeni spoj, dok dorzalniji DAN čine čeonno očno polje i intraparietalna brazda. Dihotomija VAN i DAN sustava emblematska je za niz perceptornih sustava u mozgu i dobro prikazuje opoziciju “*bottom-up*” (VAN) i “*top-down*” (DAN) načina procesiranja signala gdje “*bottom-up*” pristup više favorizira dolazeće stimulse, a “*top-down*” predikcije stimulusa. Prikazano na primjeru DAN će se aktivira prilikom pretraživanja vidnog polja za određeni objekt dok će se VAN aktivira u slučaju nenadanih promjena okoliša poput iskakanja objekta u vidno polje.

4.6. Noradrenalin

Istraživanja neurotransmitora noradrenalina i najveće noradrenergičke jezgre-*locus coeruleus* pokazala su da on ima velikih utjecaja na pozornost. Efekt noradrenergičkog sustava očitava se u dva mehanizma djelovanja. Prilikom aktivacije noradrenalina senzorni neuroni gube na spontanoj aktivaciji bez da se smanjuje intenzitet njihova opaljivanja prilikom stimulacije njihovih receptornih polja, odnosno smanjuje se količina buke, a signal ostaje očuvan, “*signal-to-noise*” omjer se poboljšava. Ovaj efekt nije iznenađujuć ako imamo na umu da se noradrenalin luči

prilikom stresnih “*flight-or-fight*” situacija kada je poželjno da jedinka brzo i efikasno analizira dolazeće signale i informacije. Drugi mehanizam djelovanja noradrenalina na pozornost je upravo prebacivanje između aktivnosti VAN i DAN sustava. Prilikom opasnih situacija noradrenalin potiče prebacivanje s “*top-down*” DAN načina percepcije na “*bottom-up*” VAN sustav i na taj način prioritiziraju se vanjski stimuli (39).

5. Integritet percepcije

Problem integriteta percepcije problem je povezivanja različitih aspekata objekta prilikom njegove internalizacije. Nekoliko različitih modaliteta osjeta sudjeluje u procesu analize vanjskog objekta i stvaranja njegove mentalne reprezentacije u mozgu. Različiti modaliteti koriste različite receptorne organe odvojene u prostoru, što predstavlja problem u ponovnom objedinjavanju tih modaliteta u jedinstvenoj mentalnoj reprezentaciji. Taj problem dodatno usložnjavaju i prethodno opisani principi obrade informacije koji razdvajaju različite atribute percipiranog objekta unutar osjetne moždane kore. Uzmimo za primjer prizor lava koji trči; modaliteti uključeni u njegovu percepciju su i sluh i miris no usredotočimo se na vid. Već u mrežnici razdvajaju se samo oblik i boja lava od njegove pozicije i kretnje. U moždanoj kori se pozicija i kretanje dodatno razdvajaju, isto kao i oblik i boja, svaki od tih atributa lava se individualno obrađuje i ponovno spaja. Vidnim informacijama se zatim dodaju i sluh, miris, taktilni osjet kao i ostali modaliteti.

5.1. "Binding" percepcije

Problem bindinga, odnosno povezivanja različitih atributa percipiranog objekta može se razdvojiti u dva podproblema: problem segregacije i problem kombinacije. Problem segregacije bavi se fenomenom u kojem osoba može istovremeno percipirati više različitih objekata i ne pomiješati njihove attribute. Problem kombinacije bavi se fenomenom u kojem se različiti atributi percipiraju kao dio jednine, a ne svaki zasebno (40). Promotrimo te probleme na primjeru stola na kojem se nalaze siva šalica i smeđa olovka; segregacija je svojstvo mentalnog aparata da dodijeli sivu boju šalici, a smeđu olovci, dok je kombinacija svojstvo da olovka ima konture olovke ali pritom i smeđu boju i da to dvoje ne gledamo kao odvojene elemente nego kao dio olovke. Više je teorija koje se bave segregacijskim problemom no ugrubo ih se može podijeliti na dvije struje: vremensku i prostornu. Teorije vremenske struje razmišljanja pretpostavljaju da se analiza različitih objekata odvija u zasebnim vremenskim periodima koji se brzo izmjenjuju te tako stvaraju moždane oscilacije i ritmove (41). Teorije prostorne struje pretpostavljaju da se i u p putu percepcije očuvaju neke prostorne informacije koje onda omogućuju paralelnu analizu percipiranih objekata i dodjeljivanje atributa po ključu prostorne lokacije (42). Problemu kombinacije većina teorija doskače kroz neuroanatomsku konvergenciju signala s više tisuća aksona na dendrite jednog neurona. Na taj način objašnjavaju kako se sve informacije mogu nalaziti u istom neuronu ili grupi neurona, no ne objašnjavaju kako točno dolazi do fenomenološke integracije (43). Tom nedostatku u objašnjenju doskače Dennet s teorijom multiplih nacrti koja negira postojanje jedinstvenog iskustva već postulira da se istovremeno aktivira nekoliko perceptivnih nacrti (44). Dennet je veliki pobornik paralelizma u neuralnoj obradi informacija pa tako pretpostavlja da prilikom percepcije svaka podjedinica mozga (bila ona skup neurona, neuron ili sinapsa) obrađuje njoj dostupne informacije i izaziva kaskadu

posljedičnih reakcija (perceptivnih nacрта), ono što postaje svjesno je samo ono što potakne najveću kaskadu. Teorija multiplih nacрта spretno objašnjava i neke eksperimentalne opservacije ali i podupire teoriju bayesovih mašina.

6. Teoretski i računalno-neuroznanstveni pristupi svijesti

Teorijska i računalna neuroznanost bave se matematičkom i računalnom analizom mozga te pokrivaju područja od moždane topologije, teorije informacija, analize dinamičkih sustava, modeliranja mozga itd. Iako su takvi pristupi obično nepristupačni neuroznanstvenicima bioloških usmjerenja svejedno unose nova saznanja i predstavljaju dobre teorijske okvire za proučavanje mozga i svijesti. Ovo područje ubrzano raste s napretkom tehnologije te se javljaju mnoge teorije no ovdje ću prikazati 3 pristupa za koja vjerujem da postavljaju najkorisnije paradigme.

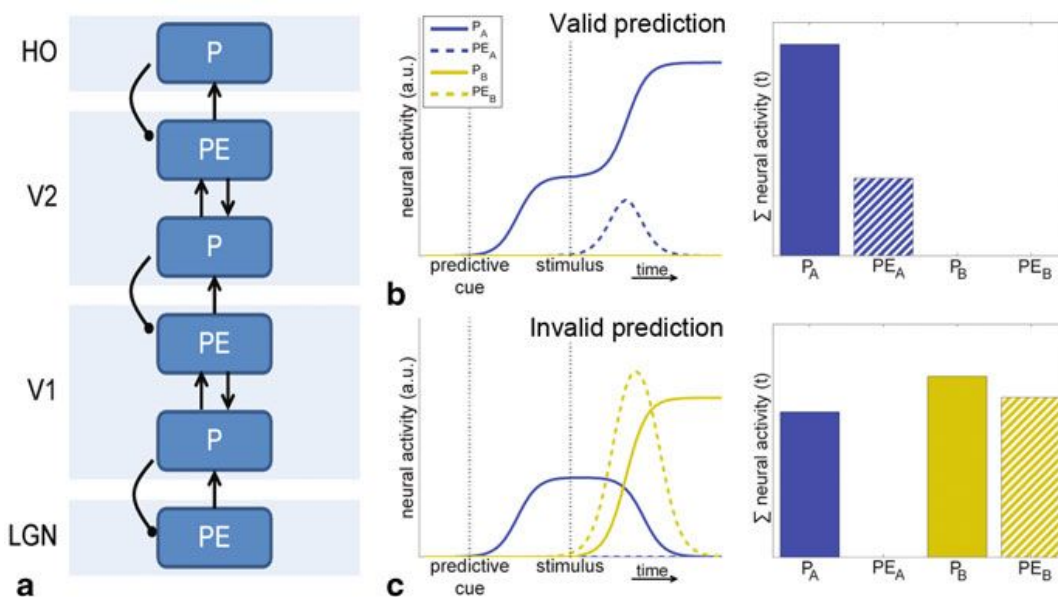
6.1. Bayesove mašine

U području kognitivne neuroznanosti koncept bayesovih mašina pojavio se krajem 20. stoljeća kao način za bolje opisivanje ponašanja ljudskih ispitanika u kognitivnim testovima. Teorija počiva na bayesovoj statistici i niže navedenoj formuli:

$$p(A|B) = \frac{p(B|A)p(A)}{p(B)}$$

koja opisuje da je vjerojatnost događaja A ako je dan događaj B jednaka vjerojatnosti događaja B dano A pomnoženo s vjerojatnost od A kroz vjerojatnost od B. U rječniku bayesovih mašina $p(A|B)$ se zove "posterior", $p(B|A)$ "likelihood", $p(A)$ "prior", a $p(B)$ "evidence". Koristeći ovu formulu možemo opisati sustav koji u sebi ima određenu distribuciju vjerojatnosti koju zatim mijenja koristeći vanjske dokaze. Primjerice prilikom ulaska u prostoriju u kojoj znamo da se nalazi neki objekt naša distribucija vjerojatnosti lokacije tog objekta će biti uniformno

distribuirana, no nakon što vidimo objekt na određenoj lokaciji distribucija će kolabirati na određenu lokaciju i imat ćemo usku distribuciju (45). Ova teorije pokazala se iznimno korisnom u kognitivnoj neuroznanosti oponašajući ljudske mehanizme percepcije. Implementacija ovog sustava u biološki supstrat zahtjeva generiranje predviđanja u više asocijativnim područjima mozga te slanje tog predviđanja “unazad” prema osnovnijim senzornim područjima. Primarna osjetna moždana kora zatim uspoređuje predviđanje i senzorne dokaze te generira grešku u predviđanju koju zatim šalje nazad u centre za predviđanje. Na taj način stvara se petlja koju su lijepo opisali Kok i Lange (46). Predstavljeni mehanizam predviđa metaboličke karakteristike koje govore da će aktivacija primarne senzorne moždane kore u slučaju percepcije neočekivanog stimulusa biti veća nego prilikom očekivanog stimulusa zbog metaboličkih zahtjeva generiranja greške predviđanja. fMRI studije su pokazale točno takve karakteristike i indirektno dale dokaz teorije bayesovih mašina.



SLIKA 9: Shema principa rada bayesovih mašina u mozgu. Vidljivo je kako predviđanje (P) zahtjeva manje metaboličkog rada i energije od pojave greške u predviđanju (PE). Preuzeto iz Kok i Lang (46).

6.2. "Integrated information theory"

Teoriju integrirane informacije (IIT) osmislio je psihijatar Giulio Tononi kako bi opisao i izmjerio svijest baveći se spavanjem. Cilj teorije nije objasniti kako svijest nastaje već opisati njene kvalitete i izmjeriti koliko svijesti je prisutno u ispitaniku što pretpostavlja makroskopski pogled na mozak i opširnu upotrebu kombinatorike i matematike (47). Kako IIT ne želi opisati mehanizam samog nastanka svijesti preuzeo je 5 fenomenoloških aksioma.

1. Intrinzično postojanje postulira da svijest stvarno postoji.
2. Strukturiranost postulira da je svijesno iskustvo sastavljano od pojedinačnih dijelova.
3. Informacijski aksiom postulira da svako iskustvo sadrži određene informacije specifične za njega koje ga odvajaju od drugih iskustava.
4. Integracija podrazumjeva da je iskustvo cjelovito. Iskustvo određene scene se ne može reducirati na iskustvo lijeve i desne polovice zajedno već je ono cijelo.
5. Isključivost postulira kako se iskustvo ne može reducirati tako se ne može niti ekspanirati. Iskustvo određene scene je cjelovito i nije dio nekog većeg iskustva.

Ovi aksiomi su pretpostavljeni i opisuju fenomenološku introspektivnu stranu svijesti no povezivanje svijesti s fizikalnim svijetom zahtjeva of fizičkog sustava da ispunjava postulate.

Postulati pokušavaju povezati apstraktno s konkretnim.

1. Da bi odgovorio na aksiom o intrinzičnoj postojanosti i sam fizikalni sistem mora biti intrinzično stvaran i postojan. Sustav mora imati moć uzroka i posljedice, mora se na njega moći djelovati i on mora moći djelovati na druge stvari.
2. Kao paralelu aksiomu strukturiranosti fizikalni sustav mora imati podjedinice, podsisteme na koji se sustav mora moći podijeliti.

3. Kako bi sustav mogao nositi informacije i biti diferencijabilan, mora imati stanja koja se sastoje od kombinacija podсистema sposobnih zauzimanja diskretnih stanja specifičnog podсистema. Podсистem mora biti takav da je moguće otkriti u kojem stanju se nalazi i odvojiti ga od drugih stanja tog podсистema.
4. Integracija svijesti se implementira u fizikalnom sistemu kroz osiguravanje ne reducibilnosti kombiniranih stanja podсистema. Korelat svjesnog iskustva mora biti takav da ako se od njega odvoji neki podсистem ruši se i svjesno iskustvo. IIT donosi i mjernu jedinicu tog integriteta Φ za ukupni sistem i ϕ za podсистeme.
5. Isključivost zahtjeva od sustava da bude maksimalno ne reducibilan kako bi osigurao da specifično svjesno iskustvo bude objašnjeno samo onim fizičkim korelatima koja su odgovorna za to iskustvo, bez dodatnih fizičkih podсистema i stanja.

Kroz ove aksiome i postulate IIT pokušava intenzivnim matematičkim računima naći korelate svijesti i mehanizme njezine ekspresije. Kroz dvije mjere se ispoljava specifičnost svjesnog iskustva: Φ mjeri kvantitetu svijesti, dok specifična kombinacija aktivacije podсистema opisuje kvalitetu iskustva. Iako teorija zahtjeva tolike količine računalne snage da je trenutačno nemoguće odrediti mjeru integriteta informacija za ljudsku svijest istraživači su uspjeli odrediti razinu svijesti ispitanika koristeći mjernu jedinicu sličnu Φ čime su eksperimentalno podržali IIT.

6.3. "Attention schema theory"

Teorija sheme pažnje pojavila se kao nadogradnja na teoriju tjelesne sheme pa je logično prvo objasniti drugu teoriju, a tek onda prvu. Teorija tjelesne sheme objašnjava susret osobe s vanjskim predmetima kroz razvoj sofisticiranih multidimenzionalnih modela vanjskih predmeta s kojima jedinka interreagira postavljajući predefinirana pravila o interakciji. Pogledajmo primjer osobe koja rukom podiže šalicu; osoba zna i može objasniti kakva je šalica i kakve attribute

posjeduje: koliko je teška, koje je boje, kakav zvuk proizvodi kada zrak struji preko nje. Sve to osoba može objasniti jer prilikom internalizacije šalice stvara sofisticirani model šalice s njenim atributima i pravilima na koji način međudjeluje s rukom koja ju podiže. Kako bi osoba mogla primijeniti ta pravila interakcije, ona mora posjedovati i model vlastite ruke čije atribute poznaje i opisuje jednako kao i one šalice. Teorija tjelesnih shema ili modela odnosi se upravo na konstrukcija tog osobnog modela i korištenje svog modela pri objašnjavanju vanjskog svijeta (48). Teorija sheme pažnje preuzima istu paradigmu samo što na tjelesnu shemu nadograđuje model pažnje, odnosno pretpostavlja da mozak konstruira model vlastite pažnje kao procesa koji usmjerava moždane resurse prema analizi vanjskog stimulusa ili objekta. Percepcija vanjskog objekta zahtjeva analizu njenih raznih atributa i kognitivno baratanje tim atributima, ne samo u svrhu kategorizacije objekta već i u svrhu pohranjivanja objekta u pamćenje ili uklopljivanje objekta u osobne planove i strategije. Ako je mozak svjestan procesa pažnje i percepcije objekta te ima model tog procesa, on može objasniti na koji način je kognitivno povezan s našom šalicom, kako ju može mentalizirati i baratati njome u svome umu. Ova teorija također spretno mehanicistički objašnjava kako neka jedinka može tvrditi da je svjesna i objašnjavati vlastitu svjesnost bez uplitanja ikakvih metafizičkih alata poput duše i apstraktnog uma.

Zahvale

Hvala mentoru doc. sr. sc. Goranu Sedmaku na pomoći u pisanju ovog preglednog rada.

Zahvale Zagrebačkoj neuroembriološkoj zbirci na ustupljenim fotografijama.

Literatura

1. Duncan G. Mind-Body Dualism and the Biopsychosocial Model of Pain: What Did Descartes Really Say? *J Med Philos.* 2000;25(4):485-513.
2. Spinoza B., *The ethics ; Treatise on the emendation of the intellect ; Selected letters.* Indianapolis: Hackett Pub. Co, 1992.
3. Kirk R. *Zombies and Consciousness.* Nottingham:Oxford University Press; 2005
4. Descartes R. *Meditations on first philosophy : in which the existence of God and the distinction of the soul from the body are demonstrated.* Indianapolis: Hackett Publishing Company, 1993.
5. Bawden H.H., *The Functional View of the Relation between the Psychological and the Physical,* *Philos. Review.* 1902;11(1): 474-84.
6. Bailey A. *Zombies, Epiphenomenalism, and Physicalist Theories of Consciousness,* *Can J Phil.* 2006;36: 481-509.
7. Armstrong D., *A Materialist Theory of the Mind,* London: Routledge, 1968
8. Carnap R. *Psychology in Physical Language,* *Erk,* 1932;3: 107-42.
9. Fodor, J.A., *Special Sciences: Or, The Disunity of Science as a Working Hypothesis,* Cambridge, MA: MIT Press, 1981.
10. Beer R., *Dynamical Approaches to Cognitive Science,* *Trends in Cog Sci.* 2000; 4(3), 91-99.

11. Dennett D. From bacteria to Bach and back : the evolution of minds. New York: W.W. Norton & Company, 2017.
12. Damasio AR. Descartes' error and the future of human life. *Sci Am.* 1994;271(4):144.
13. Crick F., Koch C., A framework for consciousness. *Nat Neurosci.* 2003;6(2):119-126.
14. Schwartz MD, Kilduff TS. The Neurobiology of Sleep and Wakefulness. *Psychiatr Clin North Am.* 2015;38(4):615-44.
15. Lin J-S, Dauvilliers Y, Arnulf I, Bastuji H, Anaclet C, Parmentier R, et al. An inverse agonist of the histamine H3 receptor improves wakefulness in narcolepsy: Studies in orexin-/- mice and patients. *Neurobiol Dis.* 2008;30(1):74-83.
16. Zhang D, Tashiro M, Shibuya K, Okamura N, Funaki Y, Yoshikawa T, et al. Next-Day Residual Sedative Effect After Nighttime Administration of an Over-the-Counter Antihistamine Sleep Aid, Diphenhydramine, Measured by Positron Emission Tomography. *J Clin Psychopharmacol.* 2010;30(6):694-701.
17. Edlow BL, Takahashi E, Wu O, Benner T, Dai G, Bu L, et al. Neuroanatomic Connectivity of the Human Ascending Arousal System Critical to Consciousness and Its Disorders. *J Neuropathol Exp Neurol.* 2012;71(6):531-46.
18. Goldfine AM, Schiff ND. Consciousness: its neurobiology and the major classes of impairment. *Neurol Clin.* 2011;29(4):723-37.
19. Steriade M., Arousal--Revisiting the Reticular Activating System, *Science,* 1996;272(5259):225
20. Koskoff YD, Dennis W, et al. The psychological effects of frontal lobotomy performed for the alleviation of pain. *Res Publ Assoc Res Nerv Ment Dis.* 1948;27(1):723-53.

21. Nordgren RE, Markesbery WR, Fukuda K, Reeves AG. Seven cases of cerebromedullospinal disconnection: the locked-in syndrome. *Neurology*. 1971;21(11):1140-1148.
22. Kandel, E.R. Principles of neural science. New York: McGraw-Hill, 2013.
23. Bruner E, Amano H, Pereira-Pedro AS, Ojihara N. The Evolution of the Parietal Lobes in the Genus Homo . Tokyo: Springer Japan; 2018.
24. Nieuwenhuys R, Voogd J, van Huijzen C. The human central nervous system. New York: Springer, 2008.
25. Miller EK, Cohen JD. An Integrative Theory of Prefrontal Cortex Function. *Annu Rev Neurosci*. 2001;24(1):167-202.
26. MacDonald A.W., Cohen J.D., et al. Dissociating the Role of the Dorsolateral Prefrontal and Anterior Cingulate Cortex in Cognitive Control, *Science*, 2000;288(5472):1835-1838.
27. Bechara A, Damasio H, Damasio AR. Emotion, Decision Making and the Orbitofrontal Cortex. *Cereb Cortex*. 2000;10(3):295-307.
28. Paus T. Location and function of the human frontal eye-field: A selective review. *Neuropsychologia*. 1996;34(6):475-83.
29. Moore T, Fallah M. Control of eye movements and spatial attention. *Proc Natl Acad Sci*. 2001;98(3):1273-1276.
30. Moore T, Fallah M. Control of eye movements and spatial attention. *Proc Natl Acad Sci*. 2001;98(3):1273-6.
31. Paus T. Location and function of the human frontal eye-field: A selective review. *Neuropsychologia*. 1996;34(6):475–83.
32. Silver MA, Ress D, Heeger DJ. Topographic Maps of Visual Spatial Attention in Human Parietal Cortex. *J Neurophysiol*. 2005;94(2):1358-1371.

33. Roland PE. Astereognosis. Arch Neurol. 1976 ;33(8):543.
34. Mesulam M-M. A cortical network for directed attention and unilateral neglect. Ann Neurol. 1981;10(4):309-25.
35. Vallar G. Extrapersonal Visual Unilateral Spatial Neglect and Its Neuroanatomy. Neuroimage. 2001;14(1):S52-8.
36. Shapiro K, Hillstrom AP, Husain M. Control of Visuotemporal Attention by Inferior Parietal and Superior Temporal Cortex. Curr Biol. 2002;12(15):1320-5.
37. Menon V, Uddin LQ. Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. Brain Struct Funct. 2010;214(5-6):655-67.
38. Vossel S, Geng JJ, Fink GR. Dorsal and ventral attention systems: distinct neural circuits but collaborative roles. Neuroscientist. 2014;20(2):150-9.
39. Sara SJ. The locus coeruleus and noradrenergic modulation of cognition. Nat Rev Neurosci. 2009;10(3):211-23.
40. Treisman A. Feature binding, attention and object perception. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 1998;353(1373):1295-306.
41. Shadlen MN, Movshon JA. Synchrony unbound: a critical evaluation of the temporal binding hypothesis. Neuron. 1999;24(1):67-77, 111-25.
42. Treisman AM, Gelade G. A feature-integration theory of attention. Cogn Psychol. 1980;12(1):97-136.
43. Baars, B. J., In the Theater of Consciousness New York: Oxford University Press; 1997
44. Dennett D., Consciousness Explained. Boston: Little, Brown & Co., 1991
45. O'Reilly J.X., Mars R.B. Bayesian Models in Cognitive Neuroscience U: Forstmann B.U., Wangemakers E. An Introduction to Model-Based Cognitive Neuroscience, New York: Springer, 2015

46. Kok P., de Lange F.P. Predictive Coding in Sensory Cortex U: Forstmann B.U., Wangemakers E. An Introduction to Model-Based Cognitive Neuroscience, New York: Springer, 2015
47. Tononi G, Boly M, Massimini M, Koch C. Integrated information theory: from consciousness to its physical substrate. *Nat Rev Neurosci*. 2016 Jul 26 [cited 2018 Jun 16];17(7):450-61.
48. Graziano MSA, Webb TW. The attention schema theory: a mechanistic account of subjective awareness. *Front Psychol*. 2015;6(1):500.

Životopis

Nikola Prpić rođen je 17.8.1993. u Zagrebu. 2012. godine završio je XV gimnaziju ("MIOC") u Zagrebu te upisao Medicinski fakultet Sveučilišta u Zagrebu. Tijekom studija 2014. godine ulazi u vodstvo Studentske sekcije za neuroznanost, a 2018. postaje i njezin predsjednik. Interesi mu sežu od biologije i kemije preko medicine do računarstva i teorije informacija, a sve to objedinjuje u računalnoj neuroznanosti.