

DİKKAT MEKANİZMALARI

Emel Güneş*

ÖZET

Dikkat; farklı algısal, bilişsel ve motor görevlerin yerine getirilmesi sırasında karşılıklı olarak birbiriyle ve başka beyin işlevleri ile etkileşebilen beyin işlemlerinin bütününe verilen isimdir. Sinir sisteminin bu işlevi için üzerinde tam olarak uzlaşmış bir sınıflandırma olmakla beraber, dikkat için birbirinden görece bağımsız üç bileşen olduğu kabul edilmektedir. Bunlar seçicilik, uyanıklık ve dikkatin denetimidir. Dikkatin özgün işlemleri için beynin farklı bölgeleri devreye girmektedir. Bu anatomik bölgelerin birbirinden bağımsız olmadığı, aralarında çok yoğun karşılıklı bağlantıların bir nöral ağırlar sistemi oluşturduğu kabul edilmektedir. Araştırmalar, dikkat sürecine katılan beyin bölgelerinin nöroanatomik bağlantılarını içeren iki model üzerinde yoğunlaşmaktadır. Bunlar Mesulam ile Posner ve arkadaşlarının görsel dikkat için geliştirdikleri modellerdir. Her iki model farklılıkları ile gözden geçirilmiştir.

Anahtar Kelimeler: Dikkat, Frontostriatal Devreler, Seçici Dikkat, Uyanıklık, Yürütücü Dikkat,

SUMMARY

Neural Mechanisms of Attention

Attention is the name given to a set of brain processes that can interact, mutually and with other brain processes, in the performance of different perceptual, cognitive and motor tasks. Although there is no completely agreed-upon taxonomy of this neural function, relatively different three components of attention could be accepted as selection, vigilance and control. Different parts of the brain are related to the specific components of attention. However, these parts of the brain are not functionally separated from each other, but have intensive interconnections between those regions that form a complex neural network. Most of the investigations into attention have focused on two neuroanatomical models that include brain regions contribute to the attentive process. There are those of Mesulam and of Posner and colleagues, proposed network models of visual attention. In this review, these two models were discussed in respect to differences.

Key Words: Attention, Executive Attention, Frontostriatal Circuitry, Selective Attention, Vigilans

Dikkatin tanımı

Dikkat, tanım olarak araştırmacıların üzerinde tam olarak uzlaşamadıkları bir kavramdır. Dikkatin tanımlanmasındaki güçlük, dikkatin sinir sisteminin gerçekleştirdiği karmaşık işlemler bütünü olmasından kaynaklanmaktadır.

Dikkat, en yaygın olarak, çevredeki birçok uyarandan sadece o anki ihtiyaçlar ve amaçlar doğrultusundakilerle ilgilenmeyi sağlayan sinir sisteminin bir işlevi olarak tanımlanır (1, 2, 3). Sinir sisteminin bu işlevi, birden çok işlemi yerine getirmek durumundadır. Bunlardan ilki, çevredeki duysal enformasyonun seçici olarak işlenmesidir.

Sinir sistemine, eş zamanlı olarak işleyebileceğinden çok daha fazla duysal enformasyon ulaştığından, bu enformasyonun bir kısmı, o anki amaçlar ve ihtiyaçlar doğrultusunda sinir sistemi tarafından işlenmek üzere seçilirken, bir kısmı da filtrelenmektedir. Tüm duysal modalite kanallarında enformasyonun işlenme sınırlılıkları nedeniyle böyle bir seçicilik gereklidir (1, 4, 5, 6). Dikkatin seçiciliği olmasaydı, organizma, çevresinde bulunan birçok uyarandan tutarlı bir şekilde davranamazdı (2). Kolb'a göre dikkat, enformasyonun seçilmesinin yanı sıra davranış repertuarının seçilmesi ile de yakından ilişkilidir. Canlıların gelişmiş-

* Ankara Üniversitesi Tıp Fakültesi, Fiziyojji Anabilim Dalı Uz. Dr.

lik düzeyi ile orantılı olarak o canlının duysal kapasitesi artarken, buna davranış seçeneklerinin artışı da eşlik etmektedir. Örneğin, solucan gibi basit hayvanlar sınırlı duysal kapasitelerinin yanı sıra sınırlı davranış repertuarına sahipken, memeli hayvanların çok daha mükemmel duysal kapasiteleri ve davranış seçenekleri vardır. Böylece seçicilik, evrimsel olarak duysal-motor kapasite artışı ile birlikte giden beyin hacminin arttığı süreçte, duysal ve motor elemeyi gerçekleştiren bir işlem olarak karşımıza çıkmaktadır (2). Öte yandan dikkatin bu bileşeni sadece dışsal uyarınları değil, içsel uyarınlara da odaklanmayı içermektedir (5).

Davranışsal olarak ilgisiz olan birçok dış uyarının, bellekteki anıların, düşüncelerin arasından davranışsal olarak uygun olanların seçilmesini sağlayan, beynin bu zihinsel yeteneği seçici dikkat olarak tanımlanmaktadır (7).

Bu seçiciliğin amaçlar ve ihtiyaçlar doğrultusunda gerçekleşmesi için, sinir sistemi bir denetim mekanizmasına sahiptir. Seçiciliğin rastgele olmayışı, dikkati sinir sisteminin otomatik işlemlerinden ayırt etmektedir. Amacın ve ihtiyacın devam etmesi durumunda dikkat işlevinin sürekliliğini sağlayan ve koşulların değişmesi ile de bu değişime yanıt olarak yeni koşulların gerektirdiği enformasyonu yine seçici olarak işlemeye aracılık eden bir denetim söz konusudur. Dikkatin denetimi daha az aydınlatılabilmemiş bir dikkat bileşenidir. Bu denetimin beynin enformasyonu işleme süreçlerinin eşgüdümünü sağlayıp yöneten yürütücü işlevler tarafından yerine getirildiği bildirilmektedir (3). Yürütücü işlevler; dikkati yönelten, faaliyetleri izleyen, enformasyon ve aktiviteleri koordine edip düzenleyen enformasyon işleme sisteminin merkezi yürütücüsü olarak kavramlaştırılabilir.

Yürütücü işlevlerin birbiri ile bütün oluşturan üç ayrı komponent içerdiği kabul edilir: dikkatin denetimi, amacın/hedefin sağlanması ve bilişsel esneklik (8). Bu nedenle kimi araştırmacılar, dikkatin diğer bileşenleri üzerindeki bu denetim işlevini, yürütücü dikkat olarak isimlendirmeyi uygun bulmaktadır (9).

Sinir sisteminin tüm bu işlemleri yerine getirebilmesi için organizmanın uyanık tutulması gerekmektedir. Uyanıklık mekanizmalarının, tüm bu işlemler üzerinde modüle edici etkisi vardır. Uyanıklık, sinir sisteminin genel aktivite durumunu yansıtır. Fizyolojik olarak uyanıklık, nöronların

uygun bir şekilde aktive edildiğinde uyarılabilir durumda olması anlamına gelir (6). Sinir sisteminin uyarılabilirliği dikkat işlevi için de ilk koşuldur.

Yeni uyarınlara için tetikte olma (vijilans), yanıt vermeye hazır olma durumunun sürdürülmesini ve dikkatin korunmasını ifade etmektedir. Dikkatin bu işlevi, çevrede rastgele, uzun aralarla ve beklenmedik şekilde ortaya çıkan uyarınları fark etmek ve bunlara yanıt verebilmek için hazır olmayı sağlamaktadır (10). Uyanıklıkla yakından ilişkili olan bu dikkat bileşeni, özellikle klinik bağlamda ve EEG verilerini yorumlamada zaman zaman uyanıklığın yerine kullanılsa da, farklı bir terim olarak tanımlanması ve uyanıklığın ifade ettiği olduğu beynin tümünü kapsayan böyle bir işlevden ayırt edilmesi gerekmektedir (11).

Günümüzde, gerçekten de dikkat işlevi ile ilgili olarak birbirinden görece bağımsız üç önemli dikkat bileşeni olduğu kabul edilmektedir. Bunlar; dikkatin seçiciliği, dikkatin yüksek bilişsel işlevler tarafından denetimi, uyanıklık ve bununla ilişkili olarak yeni uyarınlara için tetikte olma (vijilans) durumunun korunmasıdır. Bu bileşenlerin toplamı, dikkatin bilişsel bir işlev olarak faaliyet göstermesini sağlamaktadır (3).

Dikkat mekanizmaları

Sinir bilimindeki gelişmeler yüksek bilişsel işlevlerin fizyolojik analizini mümkün kılmış ve enformasyonun seçici olarak işlenmesinde rol alan anatomik bölgeler sistemini açığa çıkartmıştır.

Dikkat konusundaki araştırmalar, dikkat işlevinin merkezi sinir sisteminde özelleşmiş bir sistem oluşturduğunu göstermektedir. Bu sistem, pasif olarak girdi veya çıktılardan etkilenen beynin data işleme sistemlerinden anatomik olarak ayrılmıştır. Duysal ve motor sistemler gibi çok farklı beyin bölgeleri ile bağlantılıdır, fakat kendisi bunlardan ayrı bir sistemdir (12). Dikkatin özgün işlemleri için beynin farklı bölümleri devreye girmektedir. Bu anatomik bölgelerin birbirinden bağımsız olmadığı, aralarındaki çok yoğun karşılıklı bağlantıların bir nöral ağlar sistemi oluşturduğu kabul edilmektedir (13). Bu sistemin bir merkezi olmadığı gibi, beynin tümünü de kapsamadığı düşünülmektedir (14).

Yukarıda genel prensipleri tanımlanmış olan dikkat sistemine ilişkin birçok teori geliştirilmiştir.

Burada, mevcut dikkat teorilerinin sunduğu bilgiler ışığında, dikkatin farklı bileşenlerinin bir sistem olarak nasıl işlev gördükleri incelenecektir.

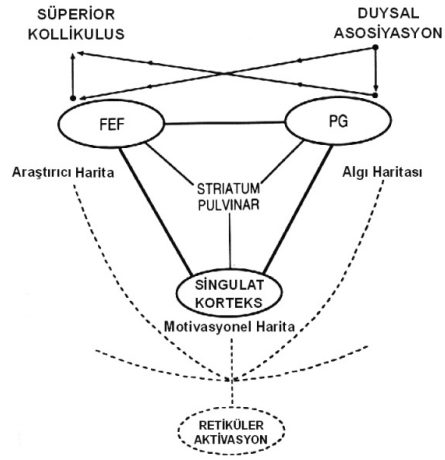
Dikkatle ilgili nöroanatomik modeller

Dikkat konusunu inceleyen çoğu araştırmacının dikkati görsel modalitede çalışmış olmaları ve anatomik, elektrofizyolojik, davranışsal paradigmalardan yararlanılması ile görme sisteminin ayrıntılı bir şekilde incelenmiş olması nedeniyle, burada ağırlıklı olarak görsel dikkat üzerinde durulacaktır.

Dikkat sürecine karışan beyin bölgelerinin nöroanatomik bağlantılarını içeren esas olarak iki model ortaya konmuştur. Bunlar, Mesulam (14) ile Posner ve arkadaşlarının (12, 15) görsel dikkat için geliştirdikleri modellerdir. Her iki model de benzer beyin bölgelerini içeren nöral ağlardan oluşmaktadır, fakat iki modelde bazı ayrıntılar farklılık göstermektedir. Mesulam'ın modeli, nöral ağın kendisine daha fazla anatomik özgüllük sağlarken, Posner'in modeli ise nöral ağın içindeki farklı bileşenlerin yerine getirdiği bilişsel işlevlere daha fazla ağırlık vermektedir. Ancak her iki modelde, dikkat işlevlerinin enformasyonun işlendiği bölgenin spot ışığı ile aydınlatılmasını artırdığına ilişkin klasik görüşe dayanmaktadır (16).

Mesulam'ın önermiş olduğu model

Mesulam, beyin hasarı olan hastalarla yapılan çalışmalar ve insan dışındaki primatlardan elde edilen nöroanatomik verilere dayanarak, farklı kortikal bölgelerin birbirini etkilediği bir dikkat ağı modeli önermektedir. Bu bölgeler posterior pariyetal korteksi (ortasında PG alanının bulunduğu), singulat korteksi ve frontal korteksi (merkezinde FEF'in bulunduğu) içermekte olup tamamı retiküler aktive edici sistem tarafından modüle edilmektedir (Şekil 1).



Şekil 1: Mesulam'ın nöroanatomik dikkat ağı modeli (Mesulam, 1990).

FEF: Frontal göz alanı, PG: Posterior pariyetal korteks

Bu modele göre, uzaysal koordinat sistemi bu bölgelerin her birinde temsil edilmektedir. Pariyetal bileşen dış dünyanın iç temsil haritasını oluşturur; singulat bileşen motivasyonel durumun uzaysal dağılımını düzenler; frontal bileşen ise incelemek, görsel olarak taramak, ulaşmak ve odaklamak için gerekli motor programları koordine eder; retiküler bileşen (noradrenerjik, dopaminerjik ve kolinerjik sistemleri içeren) de gerekli uyanıklık düzeyini sağlamaktadır.

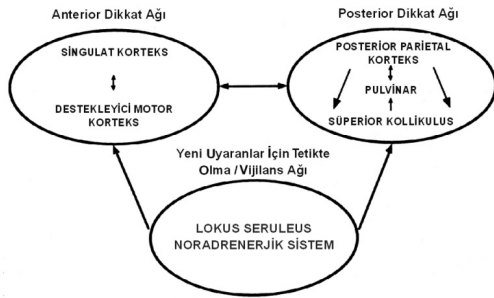
Bu nöral ağ modeli sadece birbiri ile karşılıklı olarak bağlantılı kortikal bileşenlerden oluşmaz, bu bileşenler ayrıca subkortikal yapılarla da bağlantılıdır. Bu yapılar, frontal göz alanları ve pariyetal korteksle bağlantıları olan superior kollikulus, nöral ağdaki tüm üç kortikal bölgelerle bağlantıları olan pulvinar ve striatumdur.

Son olarak bu modelde kortikal alanlar sadece kendi aralarında karşılıklı bağlantı içinde olmayıp, ayrıca inferior temporal korteks ve orbitofrontal korteks gibi kortikal alanlarla da bağlantılar içermektedir. Böylece bu düzenleme, enformasyonun paralel işlenmesi için anatomik bir temel oluşturmaktadır. Fakat dikkatin yöneltilmesinde esas olarak pariyetal, singulat ve frontal alanlar kritik rol oynuyor gibi gözükmektedir. Bu kortikal alanlara gelen afferent girdiler, aynı nöronların akson kolaterallerinden çok, ayrı nöron topluluklarından ulaşmaktadır. Benzer şekilde bu alanlardan hedef yapılara olan çıktılar da neredeyse hiç çakışma-

maktadır. Böylece bu model, birbirine geniş bağlanabilirlik ve integrasyon yeteneği sağlarken, ayrıca paralel devrelerle esnekliğe izin veren bir kapasite tarif etmektedir.

Posner'in önermiş olduğu model

Posner ve arkadaşları tarafından önerilen model, Mesulam'ın önermiş olduğu modeldeki beyin bölgelerini içermesine rağmen, bu bölgeler, dikkatin temel bileşenlerinden ağırlıklı olarak birini yerine getiren ayrı nöral ağlar şeklinde organize olmuştur. Buna göre bu model; posterior dikkat ağı, anterior dikkat ağı ve yeni uyarılar için tetikte olma (vijilans) ağı olmak üzere üç ayrı işlevsel ağdan oluşmaktadır (Şekil 2). Posterior dikkat ağı daha çok seçici dikkatin oluşturulmasında rol alırken, anterior ağ ise yürütücü dikkatten sorumlu tutulmaktadır. Vijilans ağı da diffüz modülatör sistem aracılığı ile uyanıklığı ve dikkat etme durumunu devam ettirmeyi sağlar.



Şekil 2: Posner'in dikkat ağları modeli (Webster ve Underleider'den alınmıştır, 2000).

a) Posterior dikkat ağı

Posterior ağ; pariyetal korteks, pulvinar ve superior kollikulusu içerir. Bu alanlar dikkati uzaysal konuma göre yöneltme görevinde işbirliği yapmaktadır. Bunlardan pariyetal korteksin dikkatin önceki hedefin bulunduğu yerden ilişkisinin kesilmesinden, superior kollikulusun dikkatin spot ışığının beklenen/istenen hedefe doğru taşınmasından, pulvinarın da istenen hedefte dikkatin odaklanmasından / tutulmasından sorumlu olduğu bildirilmektedir (12).

Bu ağın işlevinin ortaya çıkarılması, görsel-uzaysal yönelmenin incelendiği çalışmalar sayesinde olmuştur. Görsel-uzaysal yönelme, genelde hedefin foveaya düşürülmesi olarak tanımlanmaktadır (17). Bir görüntünün görsel taranması sırasında uyarıların foveaya düşürülmesi, hızlı (50 ms

içinde) sakkadik göz hareketleri aracılığı ile sağlanmaktadır. Buna "uyarana açıkça yönelme" (overt visual orienting) denir. Araştırmacı sakkadik göz hareketleri yapmadan da davranışsal olarak önemli stimuluslara dikkat edilebilir. Bu, gözlerin odaklandığı yerden, dikkatin yerinin ayrılabilmesi anlamına gelmektedir. Örneğin gözler bir noktaya fikse durumda iken dikkatin görme alanında herhangi bir yere yöneltmesi mümkündür. Böylece, gözlerin ve başın pozisyonunda değişiklik yapmaksızın, yerleşimine dikkat edilmesi istenen bir stimulusa öncelik tanınabilir (13). Görme alanında birden bire bir stimulus belirdiğinde, sakkadik göz hareketleri olmadan dikkatin istemli veya refleks olarak stimulusun bulunduğu yere doğru yönelmesi işlemine "uyarana gizlice yönelme" (covert visual orienting) denir (7).

Makakların eksantrik görsel stimuluslara dikkat etmeleri sırasında hücre kayıtları alınarak yapılan çalışmalarda, beynin üç bölgesinin seçici olarak daha fazla ateşlendiği ortaya konmuştur (17, 18). Bunlar posterior pariyetal korteks, superior kollikulus ve pulvinardır. Bu üç bölgenin herhangi birinin lezyona uğraması durumunda, dikkatin gizlice kaydırılmasının bozulduğu bulunmuştur (13).

Posner'in geliştirmiş olduğu uyarana gizlice yönelme paradigmasının kullanılması, posterior dikkat ağının içerdiği bileşenlerin işlevlerini ortaya koymayı kolaylaştırmıştır. Bu paradigmanda kullanılan deney kurulumunda, ekranın ortasında bir fiksasyon noktası yer almaktadır. Hedef uyarı ise bu noktanın iki tarafında yer alan karelerden bir tanesinin içinde belirlemektedir. Görsel uyarının sunulmasından önce, hedefin muhtemel yeri konusunda bir ipucu sunulmaktadır. Bu ipucu "endojen" olabilir. Bu durumda, fiksasyon noktasının bulunduğu ekranın ortasında bir ok işareti belirlemektedir. İpucunun "eksojen" olduğu durumda ise fiksasyon noktasının her iki yanında belirlenmiş olan hedefin sunulacağı karelerden biri parlayıp sönerek hedef konusunda bir ipucu sağlamaktadır. Deney dizaynında, ipuçlarının %80'i doğru iken (hedef de aynı taraftan sunulmaktadır), %20'si ise yanlıştır (hedef karşı taraftan sunulmaktadır). Denekten istenen, hedefi görür görmez bir düğmeye basmasıdır. Böylece, stimulusun ekrana sunulmasından yanıt verene kadar geçen reaksiyon zamanı değerlendirilmektedir (2, 5).

Posner, nörolojik olarak sağlıklı deneklerle bu paradigmayı kullanarak yaptığı çalışmalara dayanarak, bir uzaysal konumdan diğerine dikkatin yer değiştirmesinin üç işleve bağlı olduğunu teorize etti. Dikkatin öncelikle odaklandığı yerden ilişkisi kesilmeli; ikinci olarak, yeni uzaysal konuma doğru taşınmalı ve son olarak da dikkat yeni uzaysal konumunda tutulmalıdır. Üç adımdan oluşan bu model, yukarıdaki paradigmada doğru ipuçlu durumda yanlış ipuçlu duruma göre daha hızlı yanıt alınmasını açıklamaktadır. Doğru ipuçlu durumda, ipucu sayesinde dikkat yöneltildiği yerden değişikliğe uğramadığı için görsel uyarının belirmesi ile yeniden dikkatin yer değiştirmesine gerek kalmamaktadır. Aksine, yanlış ipuçlu durumda, ipucu ile belirlenmiş olduğu yerden dikkatin ilişkisi kesilmeli, karşı görme alanına kaydırılmalı ve hedefin olduğu yerde odaklanmalıdır (1, 2).

Beyin hasarı olan hastalarla ve PET görüntüleme yönteminin uygulandığı normallerle yapılan araştırmalar, dikkatin bulunduğu yerden ayrılmasında (ilişkisinin kesilmesinde) posterior pariyetal korteksin birincil rol aldığı, dikkatin spot ışığının istenen hedef yerleşimine doğru taşınmasında superior kollikulusun önemli olduğu, pulvinarın ise istenen hedefte dikkatin odaklanmasından (tutulmasından) sorumlu olduğu görüşünü desteklemektedir (19-22).

b) Anterior dikkat ağı

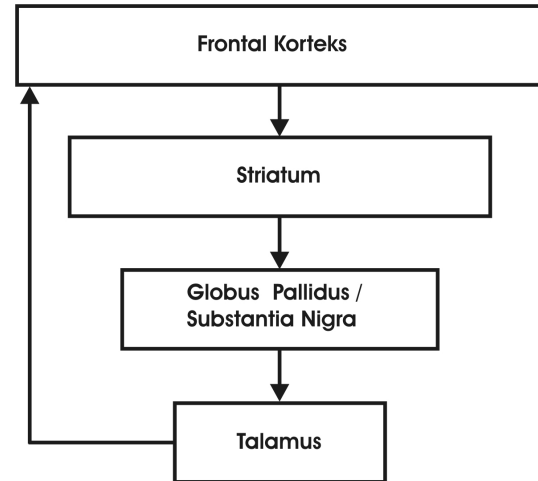
Anterior dikkat ağı, seçiciliğin amaca ve ihtiyaca uygunluğunu denetler. Bu denetimden sinir sisteminin yüksek bilişsel işlevi olarak tanımlanan yürütücü işlevlerin bir bileşeni olan yürütücü dikkat sorumlu tutulmaktadır. Yürütücü dikkat, seçenekler arasından istemli seçim yapmak, uyumsuzlukları çözmek ve emosyonları düzenlemekle ilişkilidir (9).

Yapılan araştırmalar, yürütücü dikkate karışan nöral yapıların entegre bir ağ oluşturduğunu göstermektedir (23). Bu ağ, frontal lobun anterior singulat girusu ve destekleyici motor alanı (DMA) ile bazal ganglionların bir kısmını içermektedir. Nöroradyolojik görüntüleme yöntemleri kullanılarak yapılan çalışmalar, yürütücü dikkat gerektiren durumlarda bu bölgelerin aktive olduğunu desteklemektedir (24, 25). Günümüzde bilişsel ve emosyonel kontrol gerektiren görevlerde singulatın aktive olduğu bilinmektedir (9).

Eldeki kanıtlar, bilişsel işlevlerde bazal ganglionlardan özellikle kaudat çekirdeğin önemli olduğunu göstermektedir. Ayrıca, deney hayvanlarında anterior dorsolateral prefrontal korteks ve kaudat çekirdekte oluşturulan hasarların sonrasında da benzer davranış yetersizlikleri olduğunu gösteren çalışmalar mevcuttur (26).

Alexander ve arkadaşlarının, frontal korteks ile başta bazal ganglionlar olmak üzere subkortikal yapılar arasındaki ayrı paralel frontostriatal devreler kavramını ortaya koyduklarından beri, beyin birçok işlevini anlamak kolaylaşmış bulunmaktadır (27). Frontal- subkortikal devrelerin tanımlanması, bu devrelerin davranışları ve hareketleri nasıl etkilediklerini aydınlatacak bir temel oluşturmaktadır.

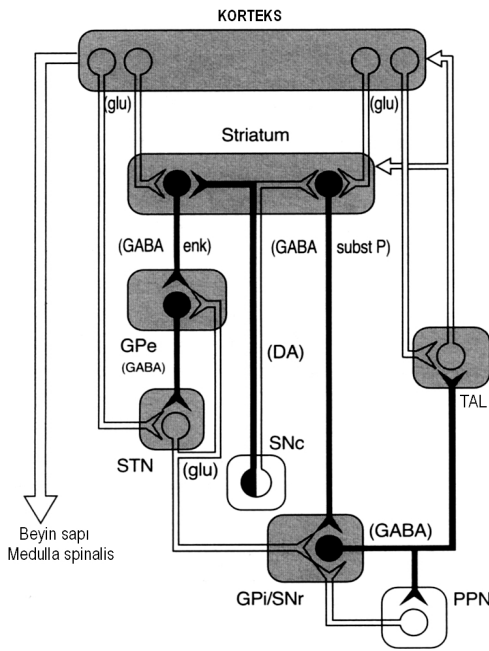
Bu devreler genel olarak ortak yapıları kullanmaktadır. Şekil 3'te görüldüğü gibi frontostriatal devreler frontal loplardan kökenlenip, striatal yapılara projekte olmakta, striatumdan globus pallidus ve substansia nigraya uzanmakta, bu iki yapıdan özgün talamik çekirdeklere projekte olup tekrar frontal loplara geri dönmektedir. Frontal lobun motor ve premotor bölgelerinden, motor devre ve okulomotor devre kökenlenirken, prefrontal bölgeden ise dorsolateral prefrontal devre, orbitofrontal devre ve anterior singulat devre köken almaktadır. (28).



Şekil 3: Frontal subkortikal devrelerin genel yapısı (Cummings, 1993).

Frontostriatal devrelerde striatumdan globus pallidus interna ile substansia nigranın rostral bölümünün oluşturduğu komplekse (Gpi / SNr) ulaşma şekline göre direkt ve indirekt olmak üzere iki

farklı nöral yol tanımlanmıştır. Şekil 4’de görüldüğü gibi, direkt yolu striatumdan çıkıp Gpi / SNr’a uzanan ve nörotransmitteri GABA olan inhibitör nöronlar oluşturmaktadır. İndirekt yolun rotasını ise, striatumdan önce globus pallidus eksterna (GPe)’ya sonra da subtalamik nükleus (STN)’a, oradan da yine GPI / SNr kompleksine ulaşan dolaylı yol oluşturmaktadır. Striatumun direkt yoldaki çıktısı gibi, indirekt yolda da striatumdan çıkan nöronlar GABA-erjik özellikte olup, GPe’de nöron değiştirmektedir. GPe’nin GPI / SNr’ya direkt çıktısı olmadığından buradan çıkan nöronlar, STN’da nöron değiştirerek GPe’ya ulaşmaktadır. Her iki yol da GABA-erjik inhibitör nöronlar aracılığı ile talamusa projekte olur (29, 30).



Şekil 4: Frontostriatal devrelerin direkt ve indirekt yolları ve kullandıkları nörotransmitterler (Alexander, 1990). İnhibitör yollar siyah, eksitator yollar beyaz renkli çizgilerle gösterilmiştir.

DA: dopamin, enk: enkefalin, GABA: γ -amino bütirik asit, glu: glutamat, GPe: globus pallidus eksterna, Gpi: globus pallidus interna, PPN: pedinkulopontin nükleus, SNc: substantia nigra pars kompakta, SNr: substantia nigra pars retikulata, STN: subtalamik nükleus, subst P: substance P, TAL: talamus

Bugün artık bu devreleri oluşturan nöronların taşıdıkları nörotransmitterlere göre eksitator veya

inhibitör tipte oldukları söylenebilmektedir (Şekil 4). GABA-erjik yollar inhibitörken, glutamaterjik yollar ise eksitator'dür. Bu şekil üzerinden direkt yolun inhibitör ve eksitator bağlantıları takip edildiğinde, korteksten striatuma olan eksitator girdilerin, aradaki iki inhibitör sinaps aracılığı ile talamusta disinhibisyona neden olduğu görülmektedir. Böylece talamus üzerinde Gpi / SNr kompleksinin baskısı ortadan kalkar ve sonuç olarak talamustan kortekse eksitator uyarı çıkmış olur. Devrelerin topografik özgünlüğü düşünülürse, bu durumda özgün bir davranışı ve hareketi başlatacak prefrontal korteks devresi fasilite olurken, istenmeyen davranış ve hareketlerde fasilitasyonun olmasına bağlı bir inhibisyon oluşacaktır. İndirekt yolun yaptığı sinapslar takip edildiğinde ise bu yolun talamus ve korteks üzerindeki etkisinin direkt yolun aksine inhibitör olduğu görülmektedir. Bu yolda striatumdan çıkan inhibitör nöronlar GPe üzerinden STN'ta disinhibisyona neden oldukları için STN, Gpi / SNr kompleksini uyarır. Böylece GPI'nin inhibitör nöronları talamusa baskı altında tutma görevini üstlenir. İndirekt yol bu özelliği nedeniyle frontostriatal devrenin fren mekanizması olarak kabul edilir, inhibisyonun tonik düzeyde daha fazla olmasına neden olur (30).

Bütün bu devreler frontal lob, striatum, globus pallidus, substantia nigra ve talamusu içeren ortak yapıları paylaştıkları halde, anatomik olarak kendi ayrılıklarını korumaktadır. Korteksten subkortikal yapılara doğru projeksiyonların giderek daha az sayıda nörona odaklanmasına rağmen, bu ayrım devam etmektedir. Ayrıca bu yapılar, frontostriatal devrelerin dışındaki kortikal alanlar, talamus veya amigdaloid çekirdekten de projeksiyonlar alır ve devrelerin dışındaki bazı bölgelere de kendi projeksiyonlarını gönderir. Bu dış projeksiyonlar anatomik ve işlevsel olarak devrelerle bağlantılıdır (28).

Frontostriatal devrelerin anatomisi ve işlevi hakkındaki bilgi birikimi, pek çok davranış bozukluğunun ortaya çıkışında bu yapılarda oluşan hasarların veya işlev yetersizliklerinin rol alabileceğine ilişkin hipotezlere kanıt sağlamaktadır. Frontostriatal devrelerin anatomik ayrılıkları beraberinde işlevsel ayrımlar da getirmektedir. Bu özellikleri sayesinde her bir devre, bir özelliği kodlayacak şekilde özelleşmiştir. Bu sayede prefrontal devrelere özgün davranış belirtileri tanım-

lanmaktadır. Bunlar genel olarak; dorsolateral prefrontal devre için yürütücü işlevlerde yetersizlik ve motor programlama bozukluğu, orbitofrontal devre için irritabilite ve disinhibisyon, anterior singulat devresi için de apati olarak özetlenebilir. Bir devre içindeki farklı yapıların hasarı benzer davranış belirtilerine neden olurken, devrelerin bu özgülüğü nedeni ile aynı yapı içinde birbirine komşu olan, fakat farklı devrelere dahil olan nöronların hasara uğraması durumunda tümüyle farklı davranış belirtileri ortaya çıkmaktadır. Karmaşık davranış bozukluklarında, birden fazla komşu devrenin etkilenmiş olması gerektiği düşünülmektedir. Buna sıklıkla, subkortikal hasarların veya dejeneratif süreçlerin neden olma olasılığının daha yüksek olduğu düşünülmektedir (28).

c) Uyanıklık ve yeni uyarılar için tetikte olma ağı / Vijilans ağı

Yeni uyarılar için tetikte olma durumunun devam ettirilmesini ve dikkatin sürdürülmesine hizmet eden bu ağ, lokus seruleusun kortekse olan inputlarını içermektedir (16). Lokus seruleusun kortekse olan noradrenerjik inputları, uyanıklık durumunun sürdürülmesinde kritik role sahiptir. Buradan çıkan nöronlar beyindeki en diffüz bağlantılardan bazılarını oluşturur. Bu sistemin tek bir nöronu 250 000'den fazla sinaps yapabilir ve aksunun bir ucu serebral kortekste iken diğeri serebellar kortekste olabilir. Noradrenerjik sistem bu yapısı ile dikkat, uyanıklık, uyku-uyanıklık siklusu, öğrenme ve bellek, anksiyete ve ağrı, beyin metabolizması gibi sinir sisteminin bir çok işlevinin düzenlenmesinde işin içine karışmaktadır (31).

Bu sistemin nöronlarını aktive eden faktörleri incelemek için uyanık maymunlarla yapılan çalış-

malar, lokus seruleus nöronlarının yeni ve beklenmedik, ağrılı olmayan duysal stimuluslarla en fazla aktive edildiğini göstermektedir. Bu çalışmalardan, maymunların yeni uyarılar için tetikte olmadıkları sakin durumlarda ise lokus seruleus nöronlarının en az aktive olduğuna dair bulgular elde edilmiştir. Noradrenerjik sistemin, çevrede dikkat çeken olaylar esnasında beyindeki genel uyanıklığa katıldığı anlaşılmaktadır. Noradrenerjik inputlar serebral korteksteki nöronları dikkat çeken uyarılara daha duyarlı hale getirdiğinden, bu sistemin genel olarak sinir sisteminin cevap verebilirliğini/duyarlılığını artırmaya yönelik işlev gördüğü kabul edilir (31, 32). Uyanık maymunlarla yapılan çalışmalar, uyarıcı işaretler kullanılarak tetikte olmayı artıran durumun, norepinefrini bloke eden ilaçlarla ortadan kaldırıldığını göstermektedir (33).

Yapılan çalışmalar noradrenerjik sistemin beyin sağ hemisferinde daha yoğun aktiviteye sahip olduğuna ilişkin kanıtlar getirmiştir (34). Sağ frontal bölgede lezyonu olan hastalarla yapılan çalışmalar, bu hastaların dikkatlerini devam ettirmede güçlükleri olduğunu göstermektedir (12, 35, 36). Ayrıca, sağ pariyetal lob hasarı olan ve dikkati sürdürme yetersizliği gösteren hastalarla yapılan çalışmalarda, uyarıcı işaretler kullanılarak dikkati sürdürme davranışının iyileştirilmesini amaçlayan deneylerde, bu hastaların başarısız oldukları bulunmuştur (37).

Vijilans ağı, posterior sistem aracılığıyla yönelmenin verimini artırarak ve anterior sistemde devam eden aktiviyi baskılayarak hem posterior hem de anterior dikkat sistemlerini etkilemektedir (16).

KAYNAKLAR

1. Banich MT. Attention. In: Neuropsychology The Neural Bases Of Mental Function, Houghton Mifflin Company, Boston, 1997; 234-73.
2. Kolb B, Winshaw IQ. Attention, Imagery, and Consciosness. In: Fundamentals of Human Neuropsychology, W.H. Freeman and Company, New York, 4. Baskı, 1996; 465-89.
3. Parasuraman R. Issues and Prospects. In: Parasuraman R ed.. The Attentive Brain, Cambridge, MA:MIT Press, 2000; 3-15.
4. Bear MF, Connors BW, Paradiso MA. Language and Attention. In: Neuroscience Exploring the Brain, Williams and Wilkins, Baltimore, 1996; 576-614.
5. Freides D. Attention and its Disorders. In: Developmental disorders: a neuropsychological approach, Blackwell Publishers, Oxford, 2000; 160-92.
6. Heilman KM. Attentional Asymmetries. In Davidson RJ, Hugdahl K eds, Brain Asymmetry. The MIT Press, Cambridge, 1998; 217-34.

7. Corbetta M. Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems? *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998; 95: 831-8.
8. Anderson V, Levin HS, Jacobs R. Executive Functions after Frontal Lobe Injury: A Developmental Perspective. In: *Principles of Frontal Lobe Function*, Oxford University Press, 2002; 504-27.
9. Posner MI, Rothbart MK. Attention, self-regulation and consciousness. *Phil Trans R Soc Lond B*, 1998; 353: 1915-27.
10. Parasuraman R, Warm JS, See JE. Brain Systems of Vigilance. In: Parasuraman R ed. *The Attentive Brain*, Cambridge, MA: MIT Press, 2000; 221-56.
11. Sarter M, Givens B, Bruno JP. The cognitive neuroscience of sustained attention: where top-down meets bottom-up. *Brain Res Rev* 2001; 35: 146-60.
12. Posner MI, Petersen SE. The attention system of the human brain. *Annu Rev Neurosci* 1990; 13: 25-42.
13. Posner MI, Petersen SE, Fox PT, Raichle ME. Localization of cognitive functions in the human brain. *Science* 1988; 240: 1627-31.
14. Mesulam M-M. Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory. *Ann Neurol* 1990; 28: 597-613.
15. Posner MI, Raichle ME. Networks of attention. In: *Images of mind*, New York: Scientific American Library, 1999; 153-79.
16. Webster MJ, Underleider LG. Neuroanatomy of Visual Attention. Parasuraman R, ed. *The Attentive Brain*, Cambridge, MA: MIT Press, 2000; 19-34.
17. Posner MI. Attention in Cognitive Neuroscience: An Overview. Gazzaniga MS, ed. *The Cognitive Neurosciences*, The MIT Press, Cambridge, 1996; 615-24.
18. Colby CL. The neuroanatomy and neurophysiology of attention. *J Child Neurol* 1991, 6 (suppl): S90-S118.
19. Corbetta M, Miezin FM, Schulman L, Petersen SE. A PET study of visiospatial attention. *J Neurosci* 1993; 13: 1202-26.
20. Posner MI, Dehaene S. Attentional networks. *Trends Neurosci* 1994, 17: 75-9.
21. Posner MI, Walker JA, Friedrich FJ, Rafal R. Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *J Neurosci* 1984; 4: 1863-74.
22. Posner MI, Walker JA, Friedrich FJ, Rafal R. How do the parietal lobes direct covert attention. *Neuropsychologia* 1987; 25: 135-45.
23. Posner MI, DiGirolamo GJ. Executive attention: Conflict, target detection, and cognitive control. In: Parasuraman R, ed. *The Attentive Brain*, Cambridge, MA: MIT Press, 2000; 401-23.
24. LaBerge D. Thalamic and cortical mechanisms of attention suggested by recent positron emission tomographic experiments. *J Cognitive Neurosci* 1990; 2: 358-72.
25. Posner MI, Raichle ME. *Past Images. Images of mind*, New York: Scientific American Library, 1999; 1-27.
26. Abdullaev YG, Behtereva NP, Melnichuk KV. Neuronal activity of the human caudate nucleus and prefrontal cortex in cognitive tasks. *Behav Brain Res* 1998, 97:159-77.
27. Alexander GE, DeLong MR, and Strick PL: Parallel organizations of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annu Rev Neurosci*, 9: 357-381, 1986.
28. Cummings JL: Frontal- subcortical circuits and human behavior. *Arch Neurol*, 50: 873-880, 1993.
29. Alexander GE, Crutcher MD: Functional architecture of basal ganglia circuits: neural substrates of parallel processing. *Trends Neurosci*, 13: 266-271, 1990.
30. Rothwell JC: *The basal ganglia*. Ed. F.W.J. Cody, *Studies in physiology 3, Neural Control of Skilled Human Movement*, Portland Press, London, 1995, 13-30.
31. Bear MF, Connors BW, Paradiso MA: *Chemical Control of Brain and Behavior. Neuroscience Exploring the Brain*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1996, 402-430.
32. Posner MI, Raichle ME: *Mental Disorders. Images of mind*, New York: Scientific American Library, 2. Baski, 1999, 205-226.
33. Marrocco RT, Davidson MC. Neurochemistry of Attention. Parasuraman R, ed. *The Attentive Brain*, Cambridge, MA: MIT Press, 2000, 19-34.
34. Glick SD, Shapiro RM: Functional and neurochemical asymmetries. (Ed) Geschwind N, Galaburda AM, *Cerebral Dominance*. Harvard University Press, Cambridge, 1985, 147-166.
35. Rueckert L, Grafman J. Sustained attention deficits in patients with right frontal lesions. *Neuropsychologia* 1996; 34: 953-63.
36. Wilkins AJ, Shallice T, McCarthy R. Frontal lesions and sustained attention. *Neuropsychologia* 1987; 25: 359-65.
37. Robertson IH, Tenger R, Tham K, Lo A ve ark. Sustained attention training for unilateral neglect: Theoretical and rehabilitation implications. *J Clin Exp Neuropsychol* 1995; 17: 416-30.