

A TUDAT ÉS AZ AGY ALAPMŰKÖDÉSI HÁLÓZATÁNAK A KAPCSOLATA

GYULAHÁZI Judit¹, VARGA Katalin²

¹Debreceni Egyetem, Orvos- és Egészségtudományi Centrum, Aneszteziológia és Intenzív Terápiás Tanszék, Debrecen

²Eötvös Loránd Tudományegyetem, Pedagógiai és Pszichológiai Kar, Pszichológiai Intézet, Affektív Pszichológia Tanszék, Budapest

RELATIONSHIP BETWEEN DEFAULT MODE NETWORK AND CONSCIOUSNESS

Gyulaházi J, PhD; Varga K, PhD

Ideggogy Sz 2014;67(1–2):19–30.

Kapcsolódó



click online

A tudat és neuralis korrelációi az idegtudományok központi kérdését képezik. A tudatkutatás új eredményei felvetik, hogy a normál éber tudat feltétele az agy alapműködési hálózatának aktivitása, tagjainak koherens működése. A self (önmagunk) a tudat tárgya. A selfel kapcsolatos észlelési feladatok során az agy alapműködési hálózatának aktivitásfokozódását mutatták ki. A hálózat összeköttetései révén a selfel összefüggő értékelések egy polimodális integráció rendszerét képezhetik, a magasan integrált asszociatív információk finom feldolgozásában vesznek részt. A tudatosság szintje és a praecuneus aktivitás között szoros a kapcsolat. Természetesen (alvás), sérülés, vagy drogok hatására létrehozott módosult tudatállapotban a hálózat aktivitásváltozását mutatták ki. Az agy alapműködési hálózatának aktivitása a tudat neuralis korrelációja. A jövő kutatásainak lesz a feladata annak a kérdésnek a megválaszolása, hogy a hálózat működése az okozója vagy csupán kísérője a humán tudat kialakulásának.

Kulcsszavak: tudat, az agy alapműködési hálózata, self, módosult tudatállapotok

Neural correlation with consciousness represents a main topic of neuroscience studies. New results of consciousness researches proved that based on a coherent function in between its components the default mode network activity is the condition for awake consciousness. The subject of consciousness is self. Tasks related with the self were proving a high default mode network activity. Using connections inside the network, results which were related with self, could be considered to represent a polymodal integration system are they are participating in fine processing of the highly integrated associative information. It could be a result of the convergence of cognitive binding. There is a strong connection between the level of consciousness and praecuneal activation. It was proved that the network activity is changing during sleeping (normal condition), trauma or under drug induced altered consciousness. The default network activity can be considered as the neural correlate of consciousness. Further researches are warranted to answer the question: is the activity of the network the cause or is just accompanying the development of human consciousness?

Keywords: consciousness, default mode network, self, altered consciousness

Levelező szerző (correspondent): Dr. GYULAHÁZI Judit, Debreceni Egyetem, Orvos- és Egészségtudományi Centrum, Aneszteziológia és Intenzív Terápiás Tanszék; 4032 Debrecen, Csanak József utca 14., 1/8. Telefon: (06-30) 355-5986, e-mail: jgyulahazi@gmail.com

Érkezett: 2012. április 21. Elfogadva: 2012. augusztus 9.

www.elitmed.hu

Az idegtudományok és a pszichológia ugrás-szerű fejlődésének köszönhetően a humán tudat mechanizmusának és természetének a vizsgálata a XXI. század legfontosabb tudományos kérdése lett. Az idegtudomány egyik fő célja a tudat neuralis korrelációinak a kimutatása. Neuralis korreláción a speciális tudatállapotot kísérő minimális és specifikus agyi állapotot értjük¹. A tudat és neuralis korrelációi nemcsak az idegtudományok központi

kérdését képezik, de alapvetően fontosak minden olyan klinikus számára, akik módosult tudatállapotú betegekkel foglalkoznak. A tudat egyedül az emberre jellemző sajátosság. Tudatában vagyunk belső és külső környezetünknek, amelynek révén az észlelt események, gondolatok, érzelmek, emlékek az aktuális tudatban reprezentációt nyernek. A monitorizálás mellett a tudat magában foglalja a kontrollt, magatartásunk, kognitív aktivitásunk,

cselekedeteink megtervezését, irányítását a külső és belső ingerfeltételeknek megfelelően. Ezen túl lehetővé teszi, hogy mentális állapotunkat mások felé is kommunikálni tudjuk. A tudat két meghatározó szempontja az *éberség* és a *tudattartalom*. A tudat éberségi szintje kontinuum mentén írható le, amelynek közbülső tartománya tekinthető a normális éber állapotnak. Ennél magasabb arousal konfúziót eredményezhet a személy viselkedésében, míg a normális szint alatti energetikai töltés szintén tudatzavart eredményezhet^{2, 3}. A tudat kialakulásához széles körű agyi aktivitás szükséges, de ez nem jelenti azt, hogy az egész agy aktivitásának homogénnek kellene lennie. Éber, tudatos állapotban, az agyban keresztül-kasul, szétszórtan található aktív területek, ezek együttesen alakítják ki az egységes tudatot, míg tudattalan állapotban az aktivitás lokalizált marad⁴.

Általánosan elfogadott, hogy az objektumok különböző aspektusait különböző agyi területek dolgozzák fel, majd a különböző kvalitások kognitív kötés (binding) révén egységes egészé formálódnak a percepció során. A kognitív kötés több mechanizmus alapján jöhet létre⁴⁻⁶.

1. A konvergencia által javasolt kötés, amikor az agy elsődleges feldolgozást végző helyeiről a magasabb szintű feldolgozást végző régióba vezetődik az információ, míg végül egységgé kötődik. Ez az elmélet azt veti fel, hogy az integráció az agy bizonyos helyéhez kötődik.

2. A sejtsoportok által létrehozott kötés elmélete szerint a Hebbian-sejtsoportok lennének a tudat bázisai. E sejtsoportok az információ feldolgozása közben együttes kisülések következtében erős kapcsolatban álló sejtek együttesét képezik.

3. Az időbeli szinkronitás által létrehozott kötés a neuronális kisülések időbeli koordinációja eredményezi, amely kapcsolódik a neuronok 40 Hz-es (gamma) oszcillációjához. A thalamocorticalis 40 Hz oszcillációt az utóbbi évek kutatási eredményei alapján javasolják a tudat neuralis korrelációjának.

A tárgyalt *egységességen* kívül a tudatot jellemzi a *kontrollálhatóság*, miszerint képesek vagyunk uralni tudatunk tartalmát irányultságát, aktivitási szintjét. Emellett fontos szempont még az *integráltság*, azaz, hogy az egyén tudatának alrendszerai között mekkora az átjárhatóság. Minden emberre jellemző egy *preferált kognitív stílus* (logikus, verbális, analitikus, vagy éppen egészszleges, vizuális, intuitív)^{2, 3}.

Két szembenálló nézet van arra vonatkozólag, hogy milyen módon vesz részt az idegrendszer a tudat kialakításában. A holisztikus megközelítés szerint nem egy specializált, adott helyen lokalizált neuronsoport, hanem az agy minden neuron-

ja együttesen alakítja a tudat neuralis korrelációját. Ezzel szemben a neuronális specificitás megközelítés-elmélet azt állítja, hogy egy specifikus neuronális sejtsoport által létrehozott komplex formáció működése hozható kapcsolatba a tudat kialakulásával. A multiplex agyi régiók magas szintű információintegrációja eredményezné a tudat kialakulását⁴.

A megfelelő tudatműködés kritériumai szerint képesek vagyunk:

- figyelni;
- külső és belső ingereket felvenni, a változást detektálni, és alkalmazkodni hozzá;
- előhívni a memóriában őrzött emlékeinket, és ezeket felhasználni;
- idő, tér és önazonosság reprezentálására;
- e reprezentációk nyelvi szimbólumainak előállítására, használatára;
- érezni;
- cselekedeteinket szándékaink és akaratunk szerint szervezni, viselkedésünket integrált, kontrollált, koherens jelleggel vezérelni;
- célirányosságot és flexibilitást mutatni abban, hogy adott tervet változó feltételek mellett is végrehajtjuk;
- metakognícióra (a self és a megismerési folyamatok ismeretére és kontrolljára).

Az éber, egészszleges tudathoz a felsoroltak mindegyikének zavartalannak kell lennie, ha bármelyik kritérium sérül, tudatzavarról beszélünk.

A nyugalmi állapot

Az utolsó 15 évben a funkcionális agyi ábrázolási technikák ugrásszerű fejlődése lehetővé tette a kutatók számára, hogy mintegy panorámaablakon át betekintsenek az élő, érintetlen koponyájú ember agyába, és pontosan megtervezett kísérleti körülmények között vizsgálják az adott feladatban részt vevő idegrendszeri struktúrákat. Az idegtudományok alaptétele szerint a vizsgált tevékenységben részt vevő terület aktivitása fokozódik. A megnövekedett aktivitású agyi terület anyagcseréje, *regionális véráramlása* nő, ezt a jelet használják fel a PET-vizsgálat során, de az oxigénkínálat nagyobb mértékben nő, mint amennyire az aktív területnek szüksége van, ezért az *aktív terület oxigéntartalma* is nő, ez a BOLD- (blood-oxygen-level dependent) jel az fMR-vizsgálatban. fMRI segítségével a nyugalomban lévő humán agyban spontán agyi fluktuációt mutattak ki. Ez a lassú BOLD-fluktuáció 0,1 Hz és koherens bizonyos agyi hálózatok között. A spontán BOLD-fluktuáció visszatükrözheti az anatómiai kapcsolatokat^{7, 8}.

Az emberi agy soha nem pihen, éppen ezért alapállapotának a definiálása nagy kihívás és számos vita tárgya. Jelenlegi konszenzuson alapuló meghatározása szerint alapállapotként tekintjük azt a helyzetet, amikor a vizsgálati alany éber, nyugodtan, csukott szemmel fekszik és specifikus tevékenységben nem vesz részt. *Raichle* és munkatársai (2001), az agy oxigénfelhasználását alapul véve, definiálták az alapállapotot. A valóban felhasznált és a keringő vér által szállított oxigén aránya az *oxigénextrakciós frakció*, amelynek mérése PET-tel lehetséges. Meglepő térbeli állandóságot figyeltek meg oxigénextrakciós frakció értékében nyugalomban, az agy egész területén. Ezt az átlagos agyi oxigénextrakciós frakcióval jellemezhető állapotot tekinthetjük alapszintnek, amely valamely feladat hatására rövid időre megváltozik^{9, 10}. Energetikai szempontból vizsgálva, amíg az agy valamely környezeti inger által kiváltott aktivitáshoz pusztán az energiaszükségletének a 0,5–1%-át, addig nyugalmi állapotban, az intrinsic aktivitásának a fenntartásához a teljes agyi energiafogyasztás 60–80%-át használja fel. A *precuneus* az agy legnagyobb fogyasztója, a kéreg teljes glükózfelhasználásának 35%-át igényli⁹. Számos célirányos, különböző kognitív feladat kivitelezése során megfigyelték, hogy az agyi régiók állandó összetételű csoportja meglepő módon, az alapszinthez képest rövid időre aktivitáscsökkenést mutat. Az idegrendszer e területeinek csoportját *Raichle* és munkatársai (2001) *default mode network*nek nevezték el, magyarul talán az *agy alapműködési hálózatának (AMH)* hívhatnánk. Hálózatnak (*network*nek) nevezzük a térben egymástól távol lévő agyi régiók csoportját, amelyek aktivitási szintje korrelál, vagy funkcionálisan kapcsolatosak, és együttesen alakítják ki az adott viselkedést, függetlenül attól, hogy a hálózat adott résztvevőjének aktivitási szintje különbözik az egyes feladatok során.

Az *AMH*-t alkotó középvonali agyi területek a *precuneus*, a posterior cingularis kéreg és a medialis prefrontális kéreg⁹. Mások a superior frontális sulcust, a temporoparietális junctiót és a parahippocampalis kéregt is ide sorolták¹¹. A hálózat tagjainak sajátosságai rejtett helyzetüknél fogva a koponya felszínéről elvezetett EEG segítségével nehezen megközelíthetőek. Az utóbbi évek funkcionális idegrendszert ábrázoló technikái segítségével viszont az agynak e rejtett részei vizsgálhatóakká váltak, és a kutatók érdeklődésének a középpontjába kerültek. Felmerült, hogy az *AMH* képezné a tudat neurológiai bázisát.

Irodalmi áttekintésünk célja, hogy e kiemelt fontosságú, de nagyon kevésbé ismert agyi hálózat sajátosságait, funkcióit, valamint a tudattal fennálló

kapcsolatát áttekintsük, elsősorban az idegtudományok tükrében.

Az agy alapműködési hálózatának tagjai és kapcsolatrendszerük

Az agy alapműködési hálózatának a jobb megismerését a majmok felhasználásával kivitelezett állatkísérletek tapasztalatai segítik. A modern tracer technikák eredményei, amelynek során a vizsgált kérgi terület afferens és efferens rostjainak az útját követik, nagy segítséget jelentenek a hálózat kapcsolatrendszerének, feltételezett szerepének megértésében (**1. táblázat**).

Az állatokon szerzett eredmények sajnos csak korlátozottan használhatóak fel a humán tudatkutatásokban. A tudat csak az emberre jellemző sajátosság. Az evolúció során éppen ennek a kialakulásában szerepet játszó agyi területek változtak jelentősen.

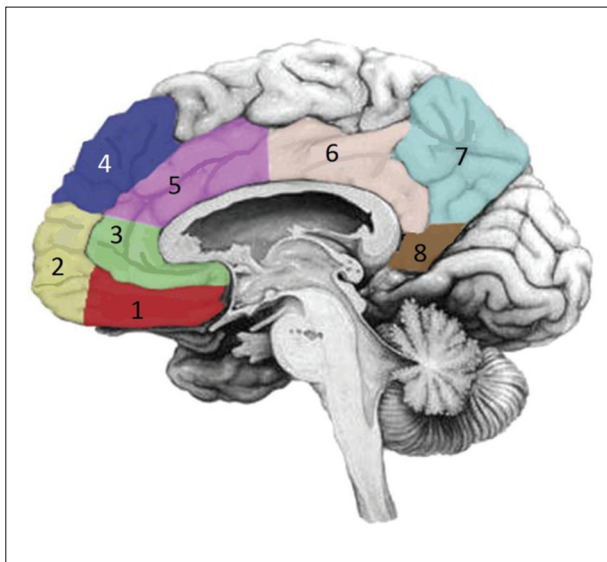
Az agy alapműködési hálózata és a self

A tudat önmagában nem létezik, a self tulajdonképpen a tudat tárgya. Az utóbbi időkben a kutatók az idegábrázolási technikákat hívták segítségül a self neuralis korrelációjának megismeréséhez. *Northoff* és kollégái 2006-ban a 2000–2004 között e témában megjelenő 24, funkcionális idegrendszeri ábrázolási technikát felhasználó tanulmány metaanalízisét végezték el. A selftel kapcsolatos feladatok neuralis korrelációinak ábrázolása közben ezek a vizsgálatok a finom különbségeket nem képesek láthatóvá tenni, de vállalkoztak e területek magrégiójának a meghatározására. Azt tapasztalták, hogy az agykéreg középvonali struktúrái valamennyi, a selftel kapcsolatos kísérleti helyzetben (verbális, térbeli, emocionális, arcfelismerési feladatokban) aktiválódtak. A selftel kapcsolatos feladatokban aktiválódó hálózat tagjai: a medialis orbitalis prefrontális kéreg, a ventromedialis prefrontális kéreg, a prae-, illetve supragenuális anterior cingularis kéreg, a dorsomedialis prefrontális kéreg, a medialis parietális kéreg (*precuneus*), a posterior cingularis és a retrosplenialis kéreg¹⁵. E középvonali struktúrák szorosan és többszörösen összeköttetésben állnak a subcorticalis területekkel, és megfelelnek a *Raichle* és munkatársai által leírt *AMH*-nak⁹ (**1. ábra**).

Nyugalomban ezek a területek nagymértékben aktiváltak, ez a selftel kapcsolatos feldolgozási folyamatok magas szintjét valószínűsíti. A selftel össze nem függő feladatok során ugyanakkor a

1. táblázat. A Default network tagjai, ezek kapcsolatai, feladatai

Név	A terület Brodmann-féle beosztása:	Helye	Része	Összeköttetései	Feladata
Orbitomedialis prefrontális kéreg ¹²	10, 11, 12	A frontális lebeny ventralis felszín	Orbitális prefrontális kéreg	Primer, szekunder érző, szagló, ízező, látó, ventrolaterális prefrontális, kéregterületekkel, az insula, perirhinalis területekkel.	Az objektumok szenzoros kiértékelésének polimodális integrációját végzi.
Proecuneus ¹³	7, 31	A parietális lebeny posterior, medialis része	Medialis prefrontális kéreg	Limbicus struktúrákkal, főleg az amygdala gyrus és sulcus temporalis superior dorsomedialis prefrontális, cingularis kéregterületekkel. Hypothalamus, periaqueductalis szürkeállománnyal.	Szerepe van az érzelmi, az endokrin és a vegetatív szabályozásban.
Gyrus cingularis ¹⁴	23, 24, 25, 31, 32, 33	Az anterior commissura rostralis részétől a corpus callosumot megkerülve a ventralis spleniumig tart. A limbicus lebeny dorsalis része	Perigenualis anterior cingularis kéreg	Frontális, parietális kéreg asszociációs áréai, sulcus temporalis superior, medialis prefrontális, anterior cingularis kéreggel. Striatummal, claustrummal, agyfőrzssel, dorsalis thalamussal (nem specifikus magok) is van kapcsolata. Szoros kapcsolata van az ellenoldali agyféltekével.	Az integrált szomatosenzoros, vizuális, auditoros információk gyűjtőhelye.
			Midcingularis kéreg	Kapcsolatban van a tractus solitariussal, nervus vagussal, paravertebralis szimpatikus dúccokkal, periaqueductalis szürkeállománnyal, amygdalával.	Szerepe van az érzelmi és a vegetatív szabályozásban.
			Posterior cingularis kéreg	Kapcsolatban van az anterior cingularis kéreggel, az anterior thalamusmagokkal.	Szerepe van a kognitív szabályozásban, a releváns motivációk alapján a különböző viselkedések közötti válaszzelekciónban és sketomotoros kontrollban. Szerepe lehet a memóriában és a vizuális térbeli feladatokban.



1. ábra. A self network (Northoff nyomán). 1. orbitomedialis prefrontális kéreg, 2. ventromedialis prefrontális kéreg, 3. prae-, subgenualis anterior cingularis kéreg, 4. dorsomedialis prefrontális kéreg, 5. supragenualis anterior cingularis kéreg, 6. posterior cingularis kéreg, 7. praecuneus, 8. retrosplenialis kéreg

középvonali struktúrák aktivitása csökken. Kimutatták, hogy éber, nyugalmi állapotban, feladat vagy viselkedés hiányában a self és a külső környezet tudatos észlelését végző hálózat (az auditoros, vizuális és a szomatoszenzoros) negatív korrelációt mutat. Valószínűsíthető, hogy ez egy többszörös alrendszerből álló extrinsic rendszer, ami ellentétes aktivitást fejt ki a selfhálózattal. Ez talán magyarázhatja, hogy a külsőleg, vagy a belsőleg irányított feldolgozási folyamatok mindig megzavarják egymást⁷.

A self hálózatában a feldolgozási folyamatot szupramodalitással jellemezhetjük, valamennyi szenzoros modalitásból kap afferenciát. Ráadásul a kiterjedt subcorticalis kapcsolatoknak köszönhetően (insula, olyan agytörzsi területek, mint a hypothalamus, colliculus) az interoceptív feldolgozásból származó ingerekből (belső miliő, proprioceptív, vestibularis) is részesülnek.

A középvonali kérgi struktúrák funkcionálisan specializálódott részei

A klaszter- és faktoranalízis segítségével a hálózatot három alcsoportra osztották, *ventralis*, *dorsalis* és *posterior* területekre. A statisztikai analízis eredményeként kiderült, hogy van funkcionális specializáció a részek között. Ez a specializáció nem köthető olyan specializált feladatokhoz (domainek-

hez), mint például az arcfelismerés vagy szociális kapcsolatok.

A *ventralis rész* (medialis prefrontális kéreg, orbitofrontális kéreg, perigenualis anterior cingularis kéreg) szoros kapcsolatban áll az amygdalával, a basalis ganglionokkal (striatum, nucleus accumbens), valamennyi szenzoros exteroceptív modalitással és az interoceptív feldolgozást végző subcorticalis területekkel. A kapcsolatrendszernek köszönhetően a terület a stimulusok selffel való kapcsolatának a feldolgozását végezheti. Ezek a régiók a selffel összefüggő feladatokban aktivációt, míg a selffel össze nem függőkben aktivitáscsökkenést mutatnak.

A *dorsalis rész* (dorsomedialis prefrontális kéreg, supragenualis anterior cingularis kéreg) erőteljesen összekapcsolt a laterális prefrontális kéreggel. Ez az anatómiai kapcsolat lehet az alapja, hogy a három terület együttes aktivitása figyelhető meg a kogníció során, a selffel kapcsolatos ingerek felmérése, ok-okozat tulajdonítása és az újraértékelés folyamatában, valamint a másokkal kapcsolatos ingerek értékelése esetén.

A *posterior rész* tartalma (medialis prefrontális kéreg, posterior cingularis kéreg, retrosplenialis kéreg) szoros kapcsolatban van az élettörténet rögzítéséért és felidézéséért felelős hippocampussal. Ez lehet az alapja az időbeli kötésért, a selffel összefüggő ingereknek a múltbeli eseményekhez kötéséért. A medialis prefrontális kéreg ráadásul szorosan kapcsolatos a laterális parietalis kéreggel. Ez képezheti az alapját a selffel összefüggő ingereknek és a térbeli kontextuális dimenziójuknak a kapcsolódásával¹⁵.

A funkcionális idegábrázolási eljárásokat használó, selffel kapcsolatos kísérletekben gyakran megfigyelték a laterális prefrontális kéreg aktivációját, elsősorban a nyelvi képességeket is igénylő, magasabb kognitív tevékenységet kívánó feladatokban, az ítéletalkotás, következtetés, imaginációt vizsgáló esetekben, valamint a memóriát vizsgáló feladatokban (kódolás, felidézés, felismerés)¹⁵. Northoff és munkatársai (2004) megkülönböztetik a selffel kapcsolatos feldolgozást a magasabb szintű feldolgozási folyamatoktól. Azt feltételezik, hogy a selffel kapcsolatos feldolgozás filter, amely biztosítja a személy számára releváns információk szűrését, ami aztán bekerül a magas szintű feldolgozás folyamatába. A self irreleváns információi viszont nem dolgozódnak fel. Ha ez a feltételezés helyes, akkor a selffel kapcsolatos feldolgozás átmenet a szenzoros és magas szintű feldolgozás között. A legutóbbi idegábrázolási tanulmányokban a középvonali corticalis struktúrák aktivációs szintje modulálja a magas szintű feldolgozási folya-

matokat. Ellentétes irányú kapcsolat van a selffel kapcsolatos és a magas szintű feldolgozási folyamatok között. A középvonali struktúrák és a selffel kapcsolatos aktiváció a háttérbe szorítja a magasabb szintű feldolgozást és fordítva¹⁶.

A memóriahálózat

A tudat nem létezhet memória nélkül, ahhoz, hogy valami tudatosuljon, szükség van a munkamemóriában elvégzett mentális munkára. E munka magában foglalja a megelőző tapasztalatok, a hosszú távú memóriába raktározott memórianyomok, a jelen percepció és a jövőbeli célok egybefoglalását⁴.

A deklaratív (leíró) memória típusai az epizodikus és a szemantikus memória. A szemantikus memóriatények, általános tudás tudatos felidézését jelenti. Az epizodikus memória felelős a tapasztalati tények, az átélt események felidézéséért, amelynek az adott személyre vonatkozó részét autobiografikus memóriának is nevezik.

A funkcionális idegrendszert ábrázoló eljárások segítségével új ismereteket szerezhethetünk a memóriáért felelős hálózatról. Az új eredmények rámutattak a selfhálózattal fennálló szoros kapcsolatra¹⁷.

A memóriarendszer neuralis korrelációjának a kutatói két nézetet vallanak. Az egyik szerint a különböző memóriatípusok kivitelezését önálló hálózat végzi. Ezt a nézetet elsősorban empirikus bizonyítékok támasztják alá. Például a temporalis-lebény-sérültek autobiografikus memóriája sérült, ugyanakkor a szemantikus nem. Felmerült, hogy a temporalis lebény, elsősorban a hippocampus felelős az autobiografikus memóriáért. A szemantikus memóriadeficit betegek frontotemporalis sérülésben szenvednek, de az autobiografikus memóriájuk viszonylag ép¹⁸⁻²⁰. A másik álláspont szerint a deklaratív memória alapja egységes rendszer. Valamennyi memória ugyanazon rendszer működésének az eredménye, és a deklaratív memória különböző dimenziói kontinuum mentén helyezkednek el (a felidézés hossza, idő, tér, emóciók). Ez a nézet néhány elméleti előfeltevésen alapul. Valamennyi felidézett anyag valamilyen kontextusba ágyazott. Az autobiografikus és szemantikus memória a kontextuális kontinuum két végpontja. Az autobiografikus memória is tartalmaz szemantikus elemeket, a szemantikus is tartalmaz kontextuális komponenseket. Átfedés van a típusok között, és a határok egyáltalán nem tiszták. A funkcionális idegábrázolási tanulmányokat használva *Burianova* és munkatársai (2007) feltárták az egységes deklaratív memóriarendszer magjául szolgáló neuralis hálózata-

tot, amelynek alkotórészei a bal hippocampus, bal lingualis gyrus, és a jobb nucleus caudatus. Funkcionális konnektivitási vizsgálatokat végeztek el a memóriahálózati maggal²⁰. *Negatív korrelációt* találtak a középső occipitalis gyrussal, a kétoldali praecuneusszal, jobb oldali thalamusszal, bal inferior temporalis gyrusszal, a jobb gyrus fusiformis és a kétoldali inferior parietalis lebenyével. Az eredmények felvetik, hogy a területek egységesen alkotnak funkcionális hálózatot, amely biztosítja a deklaratív memóriafeldolgozás komplex folyamatát. Mindez átfedést mutat a külső ingerek által irányított figyelem neuralis háttéréül szolgáló hálózattal. A felidézés belsőleg irányított folyamatai alatt a külsőleg irányított occipito-temporo-parietalis csomópont gátolt²¹.

Pozitív korrelációt találtak az inferior és a medialis frontális gyrus, az anterior és posterior cingularis gyrus, a bal temporoparietalis junctio és sok temporalis terület (kétoldali középső és felső, jobb temporalis pólus), és a magrégió között.

A frontális, temporalis, parietalis az anterior és posterior cingularis kéreg által alkotott egységes hálózat biztosítja a deklaratív memória neuralis háttérét. Átfedést mutat az *AMH*-val⁹. A hálózaton belüli funkcionális kapcsolat nem különbözik jelentősen a különféle memória felidézése során. Persze nincs is tisztán autobiografikus vagy szemantikus memória, átfedő kognitív folyamatok alkotják a deklaratív memóriát, mint például a munkamemória, szelektív figyelem, hibamonitorozás, válaszellenőrzés, a fogalom reprezentációjának az értelmezése, valamint ezek integrációja. A memóriáért felelős hálózat aktivációja, a külső ingerek által irányított figyelem neuralis háttéréül szolgáló hálózat gátlását hozza létre¹⁸. Ezt a negatív korrelációt a self és a külső ingerek feldolgozása során szintén leírták^{7, 22}.

Klinikopatológiai megfigyelések

Klinikusok leírtak néhány olyan betegséget, amelynek a lényege a self-self vagy a self és mások közötti kapcsolat zavara²³ (**2. táblázat**).

A deluzív tévidentifikációs és reduplikációs esetek anatómiai analízise során *Feinberg* és *Keenan* (2005) azt találták, hogy az esetek 96,6%-ában jelen van a jobb, 48,3%-ában pedig a bal oldali frontális lebeny sérülése. Az esetek 31%-ában a jobb, 6,9%-ában a bal oldali temporalis, 44,85%-ában a jobb, 3,4%-ában a bal parietalis lebeny károsodása figyelhető meg²³. Történetileg kialakult nézet, hogy a jobb oldali agyfélteke a kisebb jelentőségű, a bal a domináns a beszédben, a moto-

2. táblázat. Self-self, self és mások kapcsolatavarai, klinikopatológiai megfigyelések

Betegség	Formái	Tünetek	Sérülés
Deluzív tévidentifikáció, reduplikáció	Capgras-szindróma, hipoidentifikáció Asomatognosia Fregoli-szindróma, hiperidentifikáció	Hasítás a személyes kapcsolattrendszerben, problémák figyelhetők meg a self és mások dimenziójában. A betegnek megváltozik a kapcsolata a környezetében lévő helyekkel, tárgyakkal, személyekkel. A beteg a környezetében lévő személyt vagy helyet következetesen és állhatatosan hasonmásnak látja (például a feleségéről vagy az otthonáról azt állítja, hogy az eredeti hasonmása) és nem győzhető meg ennek az ellenkezőjéről. ⁴ A test egy része és a self közötti kapcsolati zavar, a beteg azt hiszi, hogy a bálna bal karja nem az övé. Sokszor metaforával illeti (egy darab rozsdás gép). A beteg a közelében lévő személyről azt állítja, hogy valaki általa jól ismert ember (például az apja).	Jobb oldali frontotemporalis látgyulás, néha parietalislebensy-sérülés is Jobb féltekei sérülés Jobb oldali frontális-lebensy-sérülés következménye. Frontális sérülés következménye
Deluzív reduplikáció, tévidentifikáció nélkül		Nem hibásan azonosít személyeket, hanem azt állítja például, hogy van egy gyereke, pedig nincs (fantomgyerek-szindróma), aki ráadásul az ő betegségében szenved.	

ros képességekben. A jobb oldali félteke, legalábbis a selftudatosság tekintetében egyenrangú a ballal. A jobb oldali félteke, a medialis prefrontális kéreg a laesiós tanulmányok alapján kulcsszerepet játszik a self és mások monitorozása során. A jobb oldali posterior parietalis régió valószínűleg a kulcs az első személyű és a harmadik személyű gondolkodási folyamatok és akciók kivitelezésében²³.

A klinikopatológiai megfigyelések, egybehangzóan a funkcionális idegábrázolási technikákkal jól alátámasztják az agy alapműködési hálózatának a szerepét a tudat tárgyának, a selfnek a kialakításában, hiszen az *AMH* részeinek a sérülései vezetnek a fenti kórképekhez. Bár az *AMH* funkcionális jelentősége vitatott, de hozzá köthetőek a selffel és a memóriával kapcsolatos feldolgozási folyamatok, felvetődik tehát, hogy a hálózat a tudat funkcionális bázisa lehet. Égető kérdés maradt, vajon a tudat létezik-e a hálózat nélkül is?

Az *AMH* tudatmegformálási szerepének a megértéséhez áttekintettük a hálózat sajátosságait a normál éber tudatállapotokban. Az *AMH* aktivitása és tagjai közötti zavartalan kapcsolat az ép tudat feltétele. A praecuneus és a posterior cingularis kéreg feltételezhetőleg a központi csomópont az *AMH*-n belül. Nagyon erős interakció van a praecuneus, posterior cingularis kéregterületek és a bal inferior parietalis kéreg, valamint a praecuneus/posterior cingularis kéreg és a medialis prefrontális kéreg között. Szintén erős interakció mutatható ki nyugalomban a medialis prefrontális lebensy ventralis és dorsalis része között²². Természetesen vagy mesterségesen létrejött módosult tudatállapotokban, illetve a sérüléseket követően kialakult tudatzavarok során az *AMH* jellegzetesen megváltozott képet mutat.

Az agy alapműködési hálózatának aktivitása megváltozott tudatállapotban

Az agysérülések által előidézett tudatzavarok formái különbözőek lehetnek. A *coma* anarousalt, válaszképtelenséget jelent. *Vegetatív állapotban* megőrzött az alvás-ébredés ciklus, látható reflexes viselkedés, de akarattól függő, célirányos viselkedés nem észlelhető. A *minimális tudatállapotú beteg* képtelen a kommunikációra, de a self, illetve a környezet tudatos észlelésének a jeleként megfigyelhető nem reflexes jellegű viselkedés, ez azonban nem állandó. *Míg a Locked in szindrómás beteg* éber és tudatos, de beszédre, mozgásra képtelen. *Van Haudenhuyse* és kollégái 2010-ben fMRI segítségével elvégezték az agysérültek nyugalmi

állapotának, ezen belül az *AMH* tagjainak konnektivitási vizsgálatát. Az volt a céljuk, hogy kapcsolatot találjanak a tudatzavar és a hálózat tagjainak konnektivitási szintje között. Agysérültek vizsgálatakor valamennyi hálózattag konnektivitási szintje negatívan korrelált a tudatzavar szintjével. Az eredményeik szerint a súlyos agysérült betegek esetében az agy alapműködési hálózata tagjainak a konnektivitása csökkent, mégpedig a tudatzavar értékének megfelelő arányban, de nem lineárisan. A *Locked in szindrómás* betegek konnektivitási eredményei nem különböztek szignifikánsan az egészséges kontrolloktól. A *minimális tudatállapotú* betegek esetében viszont a praecuneus konnektivitása erőteljesen és szignifikánsan különbözik a *tudattalan* betegektől. Az elemzés szerint a tudatosság és a konnektivitás szintje közötti vizsgálatban a legnagyobb jelentőségű hálózati alkotórész a praecuneus és posterior cingularis kéreg²⁴. Szoros a kapcsolat a tudatosság szintje és a praecuneus aktivitás között¹⁰.

Az alvás és az agy alapműködési hálózata

Természetesen előforduló módosult tudatállapot az alvás. Az alvás neuralis korrelációit tanulmányozva segítséget kaphatunk az *AMH* és a tudat kapcsolatáról.

NREM-ALVÁS

PET, *fMRI* segítségével vizsgálva az agyat, az alvás NREM-fázisában globális aktivitáscsökkenés látható, amelynek a mértéke körülbelül 40% az ébrenlét-hez viszonyítva. Az aktivitáscsökkenés mértéke nem egyöntetű az egész agyban. Az éber állapothoz képest subcorticalisan az agytörzs, a thalamus, a basalis ganglionok, a basalis előagy, míg corticalisan a prefrontális, az anterior cingularis kéreg és a praecuneus (az agy alapműködési hálózata) mutat nagy aktivitáscsökkenést²⁵⁻²⁷. *Horovitz* és kollégái 2009-ben poliszomnográfia és *fMRI* alkalmazásával megvizsgálták az agy alapműködési hálózata tagjainak a konnektivitását ébren és mély alvás során. Az *AMH* tagjai között a konnektivitás éber, tudatos állapotban nagy. Míg felületes alvás során a frontális posterior koherencia jelen van, addig a mély alvás során a medialis prefrontális és a posterior cingularis és az inferior parietalis kéreg konnektivitása csökkent. Tehát a hálózaton belül anterior-posterior irányú szétkapcsoltság figyelhető meg²⁸.

A *NREM-alvás elektrofiziológiai jellegzetességei*

a skalp-EEG által regisztrált δ -hullámok (1–4 Hz), a lassú oszcilláció (kisebb, mint 1 Hz), a külső ingerek által kiváltott lassú hullámok, a K-komplexumok és az alvási orsók (11–15 Hz). A NREM-alvást jellemző δ -hullám eredete vitatott. A lassú oszcillációról állatkísérletek intracelluláris regisztrációi bizonyítják, hogy corticalis eredetű, és kialakulásához a cortico-corticalis kapcsolatok épsége szükséges. Decorticalt állatban hiányzik, a thalamus eltávolítása után viszont perzisztál. Két fázisból épül fel, a sejtszinten regisztrált szapora kisülések okozta prolongált depolarizáció által jellemzett *up*, és a prolongált hiperpolarizációs *down* fázisból. A lassú hullámokat nagy neuronpopulációk szinkron működése hozza létre, a thalamo-corticalis körök együttes depolarizációjának eredményeként²⁹. Az új funkcionális idegképezési eljárások segítségével következtetni lehet a lassú hullám eredetére. Kimutatták, hogy az a kéregterület, ahonnan a folyamat elindul, az agy alapműködési hálózatának része. High density EEG-t és *fMRI*-t alkalmazva *Massimini* és munkatársai (2004) kiderítették, hogy a lassú hullám kiindulópontja a leggyakrabban prefrontális-orbitofrontális van, zömmel bal oldalon, bár kisebb valószínűséggel az occipitalis és temporalis eredetét is észlelték³⁰. *Dang-Vu* és munkatársai (2008) kimutatták a δ -hullám medialis prefrontális, inferior frontális eredetét²⁵. Alvás alatt a különböző típusú ingerek, de leghatékonyabban a hang kiváltják az agy lassú hullámtevékenységét, ezt a skalp-EEG-n K-komplexumok megjelenése jelzi. *Riedner* és munkatársai kimutatták, hogy a lassú hullámtevékenység megformálásában legnagyobb részt vállaló területek a bal inferior frontális tekervény, az insula, az anterior, a posterior cingularis kéreg és a praecuneus, amely területek jó átfedést mutatnak az agy alapműködési hálózatával³¹.

REM-ALVÁS

Az alvás gyors szemmozgásokkal jellemzett fázisa a REM. *PET*-tel vizsgálva a globális aktivitás szintje szignifikánsan nem különbözik az ébrenléttől, az egyes agyterületek aktivitása viszont nagyon is. Regionális aktivitásnövekedés figyelhető meg a híd tegmentumában, a thalamusban, a basalis előagy, az amygdala, a hippocampus, az anterior cingularis kéreg, a temporooccipitalis területeken. Ugyanakkor REM alatt regionális aktivitáscsökkenés látható a dorsolaterális prefrontális, posterior cingularis kéreg, praecuneus, inferior parietalis kéreg területeken^{27, 32}. Bár REM alatt az alvó tudattalan, az agy globális aktivitása az éberhez hasonló, míg az agy alapműködési hálózatának az anterior és poste-

rior része eltérő viselkedést mutat. Amíg az anterior cingularis kéreg aktív, addig a posterior cingularis kéreg és a praecuneus inaktív.

A tudat tárgyával, a selffel kapcsolatos feldolgozást végző *AMH* tagjai között a konnektivitás éber állapotban nagy. Míg felületes alvás során frontális posterior koherencia jelen van, addig a mély alvás során a medialis prefrontális és a posterior cingularis/praecuneus konnektivitása csökkent, anterior-posterior irányú szétkapcsoltság figyelhető meg²⁸. Bár REM alatt az arousal és az agy globális aktivitása az éberhez hasonló, az *AMH* anterior és posterior része eltérő viselkedést mutat. Amíg az anterior cingularis kéreg aktív, addig a posterior cingularis kéreg, praecuneus inaktív. A természetesen előforduló tudattalan állapot az alvás során úgy tűnik, hogy az agy alapműködési hálózata jellegzetes változásokat mutat.

Az anesztézia neuralis korrelációi a funkcionális idegrendszer-ábrázolás tükrében

Az általános érzéstelenítés során gyógyszerek használatával tudatvesztést, (explicit) amnéziát, fájdalomatlanságot és mozdulatlanságot hozunk létre. Az anesztézia által nyújtott hatalmas előny, hogy bonyolult műtéti eljárások is kivitelezhetőekké váltak. Nem kevésbé fontos lehetőség, hogy az anesztézia modelljét képezheti a tudatkutatásnak. Naponta emberek milliói esetében megbízhatóan, kontrolláltan és reverzibilisen hozunk létre szélsőségesen módosult tudatállapotot, tudatvesztést^{5, 6, 33}. A tudat jobb megértéséhez segítséget nyújthat az anesztetikumok agyra kifejtett hatásának a tanulmányozása, annak feltérképezése, ahogyan létrehozzák a tudatvesztést.

Propofol, halothan, isofluran anesztéziai hatását PET-tel vizsgálva az agy globális aktivitáscsökkenését figyelhetjük meg. Ennek értéke vizsgálatonként eltérő bár, de körülbelül 40-60%-ra tehető. Az egyes agyi területek aktivitáscsökkenése nem homogén, leírják az arousal struktúrák, a thalamus, valamint az *AMH*-hoz tartozó középviszont struktúrák, frontális, parietalis, ezenkívül még a temporális és az occipitalis lebeny aktivitáscsökkenését. Nem írtak le aktivitásnövekedést okozó területet³⁴⁻³⁸. Az anesztézia okozta tudatvesztést kísérő agyi aktivitásváltozások eredetére következtethetünk *Velly* és munkatársai kísérletéből. Huszonöt Parkinson-kóros beteg agyába elhelyezett mélyagyi stimulátor elektróda segítségével igazolták, hogy a sevofluran és a propofol is elsődlegesen a kéreg elektromos tevékenységét változtatja meg, a sub-

corticalis elektrogenézis csak később, és sokkal kisebb mértékben változik³⁹.

Az alvás és az anesztézia neuralis korrelációjának az összehasonlítása

Murphy és munkatársai (2011) high density EEG és forrásmodellezés segítségével kimutatták, hogy a propofol-anesztézia hatására kialakult *tudatvesztés pillanatában* megjelennek a sebészi narkózisra jellemző δ - (0,5–4 Hz) és a >1 Hz frekvenciájú lassú hullámok. Összehasonlítva a propofol által előidézett EEG-változásokat a természetes alvás NREM-fázisának a jellegzetességeivel, azt találta, hogy a lassú hullámok nagyon hasonlítanak a NREM-ben megfigyeltekhez. A lassú hullám az anterior cingularis kéregtől a posterior cingularis kéreg felé tart a spontán alváshoz hasonlóan. Bár a hasonlóság jelentős, megfigyelhetünk néhány különbséget. A propofol által kiváltott lassú hullámok forrását modellezve, az eredetüül szolgáló hely a NREM-alváséhoz képest, ahol bal frontális kiindulópontot láthatunk, diffúzabb. A frontális forrás mellett kiindulópontok figyelhetők meg több posterior területen is, például a posterior temporalis és occipitalis kéregben, ráadásul nem látunk féltékék közötti differenciát. Ez nagy valószínűséggel jelezheti, hogy a propofol kötőhelyéül szolgáló GABA-receptorok az agyban szétszóródva találhatóak, és nem feltétlenül azonosak az alvást szabályozó mediátorok hatáspontjával⁴⁰. Nemcsak az agy aktivitási szintje, de az *AMH* konnektivitása is nagymértékben befolyásolt az anesztézia során. *Boveroux* és munkatársai emberben propofolnarkózis kivitelezése után fMRI segítségével – a spontán BOLD-fluktuációt felhasználva – feltérképezték néhány jól definiálható hálózat konnektivitási mintázatát ébren és mély narkózis alatt. A propofolnarkózis mélyreható funkcionális konnektivitásváltozásokat hoz létre az agyon belül, amelynek elsődleges célpontja a frontoparietális hálózat, amely tartalmazza az agy alapműködési és a kivitelezés-kontroll-hálózatot. A propofolnarkózis egyenlő módon csökkenti a frontoparietális hálózat mindkét tagjának a hálózaton belüli és a velük kapcsolatban lévő területekkel való kapcsolatát. Konnektivitáscsökkenést találtak a posterior cingularis kéreg és a két szomszédos régiója között az *AMH*-ban. Ébren az *AMH*-rész konnektivitása pozitívan korrelál a thalamussal, mély narkózisban viszont negatív korreláció figyelhető meg. Éber tudatos állapotban a frontoparietális hálózat két tagjának a konnektivitása között negatív korreláció mutatkozik, amelynek mértéke mély narkózis alatt csökken. A reziduális

konnektivitás mély narkózis alatt is megőrzött marad két hálózaton belül és a hálózatok között is. A vizuális és az auditoros kéreg konnektivitása mély narkózisban is megőrződött, a thalamocorticalis kapcsolatai is változatlanok. Az agy működés-változása jobban visszatükrözi a magasabbban kapcsolt asszociációs áréák funkcionális gyengülését, mint a kevésbé centralizált kapcsolatú szenzoros áréákat^{11, 41}.

AZ AGY ALAPMŰKÖDÉSI HÁLÓZATÁN BELÜLI
KOHERENCIAVÁLTOZÁS SEVORANANESZTÉZIA HATÁSÁRA

Az agy alapműködési hálózati tagjainak a konnektivitását mérték fMRI-adatokat felhasználva *Deshpande* és munkatársai (2009) nyugalomban, mély (2% kilégzési érték) és felületes (1% kilégzésvégi érték) sevorananesztézia alkalmazása után. A sevorananesztézia csökkenti az agyi lokális konnektivitást. A mély narkózist követően a felületessé váló anesztézia során az átlag integrált lokális koherencia növekedett. A helyi konnektivitás felületes narkózisban a mély narkózishoz képest helyreáll az anterior, a posterior cingularis és a parietalis kéregben, de kifejezetten szétrombolt a prefrontális régiókban⁴².

A narkózis megzavarja az agy időbeli architektúráját, fő célpontja a frontoparietalis hálózat. Konnektivitási változásokat hoz létre az *AMH*-n belül, valamint az *AMH*, és a vele kapcsolatban álló hálózatok között^{11, 42}. Alvás és anesztézia során bekövetkező tudatvesztéskor a thalamocorticalis körök bifázisos üzemmódra váltanak, aminek a jele a skalp-EEG-n a lassú és a δ -hullám. A modern funkcionális idegrendszert ábrázoló technikák segítségével kimutatták, hogy az „üzemmódváltás” az agy alapműködési hálózatának területéről indul, bár amíg az alvás esetében ez viszonylag jól körülhatárolhatóan a bal frontális területekhez köthető, narkózis során a generátorhely diffúzabb, posterior területek is alkotják és nincs oldaldominancia⁴⁰. Valószínűsíthető, hogy a thalamocorticalis neuronkörök bifázisos „üzemmódját” jelző lassú oszcilláció időbeli dinamikája nem teszi lehetővé a tudatos észleléshez szükséges kommunikációt az agyi hálózatok között. A kognitív unbinding következtében az objektumok percepciója során a részinformációk nem kötődnek egységes tartalommal. A külvilágból és a testből származó ingerek nem kötődnek a releváns memórianyomokkal, ezáltal nem alakulhat ki egységes tudattartalom¹¹. Ennek következtében a monitorozási funkció csökken, nincs az ingereknek megfelelő tudatosan kontrollált viselkedéstervezés, kivitelezés és szemantikus memóriarögzülés sem alvás, illetve a narkózis alatti eseményekre vonatkozóan⁶.

Megbeszélés

A tudat egyedül az emberre jellemző sajátosság. Tudatában vagyunk belső és külső környezetünknek, amelynek révén az észlelt események, gondolatok, érzelmek, emlékek az aktuális tudatban reprezentációt nyernek. A monitorizálás mellett a tudat magában foglalja a kontrollt, magatartásunk, kognitív aktivitásunk, cselekedeteink megtervezését, irányítását a külső és belső ingerfeltételeknek megfelelően, és lehetővé teszi, hogy mentális állapotunkat mások felé is kommunikálni tudjunk^{2, 3}. Két szembenálló nézet van arra vonatkozólag, hogy milyen módon vesz részt az idegrendszer a tudat kialakításában. A holisztikus megközelítés szerint az agy minden neuronja együttesen alkotja a tudat neuralis hátterét. Ezzel szemben a neuronalis specificitás megközelítés azt állítja, hogy egy specifikus neuronalis sejtsoport által létrehozott komplex formáció működése hozható kapcsolatba a tudat kialakulásával. Az utóbbi évek idegtudományi kutatási eredményei felvetik, hogy az agy alapműködési hálózata, amelyet *Raichle* és munkatársai 2001-ben default mode networknek neveztek el, lehetne a tudat neuralis bázisa. Az *AMH*-t alkotó középvonali agyi területek a praecuneus, a posterior cingularis kéreg és a medialis prefrontális kéreg⁹. *Boveroux* és munkatársai a superior frontális sulcust, a temporoparietalis junctiót és a parahippocampalis kérget is az *AMH*-hoz sorolták¹¹. Az *AMH* többszörös és reciprok összeköttetésekkel rendelkező, kiterjedt corticalis és subcorticalis struktúrából álló hálózat, amelyek nem a külső ingerek direkt, hanem inkább a magasan integrált asszociatív információk finom feldolgozásában vesznek részt. Szerepük lehet az érzelmi, vegetatív szabályozásban és az ingerfeltételeknek megfelelő válasz szervezésében. *Fransson* és *Marrelec* (2008) konnektivitási vizsgálata szerint az *AMH*-n belül a praecuneus és a posterior cingularis kéreg feltételezhetőleg a központi csomópont²². A tudat önmagában nem létezik, a self tulajdonképpen a tudat tárgya. Az utóbbi időben a kutatók az idegábrázolási technikákat hívták segítségül a self neuralis korrelációjának kutatására. Azt tapasztalták, hogy az agykéreg középvonali struktúrái valamennyi, a selffel kapcsolatos kísérleti helyzetben (verbális, térbeli, emocionális, arcfelismerési feladatokban) aktiválódtak, megfelelnek a *Raichle* és kollégái által 2001-ben leírt *AMH*-nak. Ugyanakkor a selffel össze nem függő feladatok során a középvonali struktúrák aktivitása csökken¹⁵. Tudat nem létezhet memória nélkül. A múlt felidézése és a jövő előrevetítése nélkülözhetetlen a döntéshozatalban, a jutalomvezérelt viselkedésben. A memóriafolyamatokért felelős memóriahálózat

nagymértékű átfedést mutat az agy alaplóműködési hálózatával¹⁷. A neurológusok leírtak néhány olyan betegséget, amelynek a lényege a self-self, vagy self és mások közötti kapcsolat zavara. A *deluzív tévidentifikációs és reduplikációs esetek anatómiai analízise során* azt találták, hogy az *AMH*-nak közel megfelelő területeken a frontális lebeny sérülése, a temporalis lebeny, valamint a parietalis lebeny károsodása figyelhető meg, dominánsan a jobb oldalon. Klinikai megfigyelések²⁸ alátámasztják a funkcionális idegábrázolási technikával szerzett tapasztalatokat²³. Bár az *AMH* funkcionális jelentősége vitatott, de felvetődik, hogy a hálózat a tudat funkcionális bázisa lehet. Égető kérdés maradt, vajon a tudat létezik-e az *AMH* nélkül is? *Vanhauzenhuys*e és munkatársai (2010) vizsgálatai azt mutatják, hogy a súlyos agysérült betegek esetében az *AMH* tagjainak a konnektivitása csökkent, mégpedig a tudatzavar értékének megfelelő arányban, de nem lineárisan. Az analízis szerint a tudat-

tosság és a konnektivitás szintje közötti vizsgálatban a legnagyobb jelentőségű hálózati alkotórész a praecuneus és posterior cingularis kéreg. Szoros a kapcsolat a tudatosság szintje és a praecuneus aktivitás között^{10,24}. Az *AMH* aktivitása és a tagjainak a konnektivitása tudattalan állapotokban, mint NREM-, REM-alvás, anesztézia alatt is csökken^{11,24,28}. Az eredmények azt mutatják, hogy a normál éber tudat feltétele az agy alaplóműködési hálózatának az aktivitása, tagjainak egymással és a partnerterületekkel való koherens működése. Az *AMH* működésének, szerepének, és az ezzel ellentétes helyzet működéskiesésének a vizsgálata egy irányba mutat. Az agy alaplóműködési hálózata a tudat neuralis korrelációja lehet. A tudat kialakulásakor az *AMH* konvergencia alapján történő kognitív kötés helyének tekinthető. A jövő kutatásainak lesz a feladata annak a kérdésnek a megválaszolása, hogy a hálózat működése az előidézője, vagy csupán kísézője a humán tudat kialakulásának.

IRODALOM

1. von der Malsburg C. The correlation theory of brain function. Berlin: Springer; 1994.
2. Varga K. Tudatzavarok és megváltozott tudatállapotok. Budapest: Medicina Kiadó; 2008:41963.
3. Bányai É, Varga K. A tudat kérdésköre a pszichológiában. Budapest: HEFOP; 2006.
4. Negrao B, Viljoen M. Neural correlates of consciousness. African Journal of Psychiatry 2009;(4):265-9.
5. Mashour GA. Integrating the science of consciousness and anesthesia. Anesthesia & Analgesia 2006;103(4):975-82.
6. Mashour GA. Cognitive unbinding in sleep and anesthesia. Science 2005;310(5755):1768-1769; author reply 1768-9.
7. Boly M, Phillips C, Baeteau E, et al. Consciousness and cerebral baseline activity fluctuations. Human Brain Mapping 2008;29(7):868-74.
8. Vincent JL, Patel GH, Fox MD, et al. Intrinsic functional architecture in the anaesthetized monkey brain. Nature 2007;447(7140):83-6.
9. Raichle ME, MacLeod AM, Snyder AZ, et al. A default mode of brain function. Proceedings of the National Academy of Sciences 2001;98(2):676-82.
10. Raichle ME, Snyder AZ. A default mode of brain function: A brief history of an evolving idea. Neuroimage 2007; 37(4):1083-90.
11. Boveroux P, Vanhauzenhuys A, Bruno M-AI, et al. Breakdown of within- and between-network resting state functional magnetic resonance imaging connectivity during Propofol-induced loss of consciousness. Anesthesiology 2010;113(5):1038-53.
12. Price JL. Definition of the Orbital Cortex in Relation to Specific Connections with Limbic and Visceral Structures and Other Cortical Regions. Annals of the New York Academy of Sciences 2007;1121(1):54-71.
13. Cavanna AE, Trimble MR. The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. Brain 2006;129(3):564-83.
14. Brent A. Cingulate neurobiology and disease. Oxford University Press ed; 2009.
15. Northoff G, Heinzel A, de Greck M, et al. Self-referential processing in our brain – A meta-analysis of imaging studies on the self. Neuroimage 2006;31(1):440-57.
16. Wicker B, Ruby P, Royet J-P, Fonlupt P. A relation between rest and the self in the brain? Brain Research Reviews 2003;43(2):224-30.
17. Burianova H, McIntosh AR, Grady CL. A common functional brain network for autobiographical, episodic, and semantic memory retrieval. Neuroimage 2010;49(1):865-74.
18. Temple CM, Richardson P. Developmental amnesia: a new pattern of dissociation with intact episodic memory. Neuropsychologia 2004;42(6):764-81.
19. Vargha-Khadem F, Gadian DG, Watkins KE, et al. Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. Science 1997;277(5324):376-80.
20. Hodges JR, Miller B. The classification, genetics and neuropathology of frontotemporal dementia. Introduction to the special topic papers: Part I. Neurocase 2001;7(1):31-5.
21. Green JJ, Doesburg SM, Ward LM, McDonald JJ. Electrical neuroimaging of voluntary audiospatial attention: evidence for a supramodal attention control network. The Journal of Neuroscience 2011;31(10):3560-4.
22. Fransson P, Marrelec G. The praecuneus/posterior cingulate cortex plays a pivotal role in the default mode network: Evidence from a partial correlation network analysis. Neuroimage 2008;42(3):1178-84.
23. Feinberg TE, Keenan JP. Where in the brain is the self? Consciousness and Cognition 2005;14(4):661-78.
24. Vanhauzenhuys A, Noirhomme Q, Tshibanda LJ-F, et al.

- Default network connectivity reflects the level of consciousness in non-communicative brain-damaged patients. *Brain* 2010;133(1):161-71.
25. *Dang-Vu TT, Schabus M, Desseilles M, et al.* Spontaneous neural activity during human slow wave sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2008;105(39):15160-5.
 26. *Nofzinger E.* Neuroimaging of sleep and sleep disorders. *Current Neurology and Neuroscience Reports* 2006;6(2):149-55.
 27. *Maquet P.* Functional neuroimaging of normal human sleep by positron emission tomography. *Journal of Sleep Research* 2000;9(3):207-31.
 28. *Horowitz SG, Braun AR, Carr WS, et al.* Decoupling of the brain's default mode network during deep sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2009;106(27):11376-81.
 29. *Steriade M, Timofeev I, Grenier F.* Natural Waking and Sleep States: A view from inside neocortical neurons. *Journal of Neurophysiology* 2001;85(5):1969-85.
 30. *Massimini M, Huber R, Ferrarelli F, Hill S, Tononi G.* The sleep slow oscillation as a traveling wave. *The Journal of Neuroscience* 2004;24(31):6862-70.
 31. *Riedner BA, Hulse BK, MM, Ferrarelli F, Tononi G.* Temporal dynamics of cortical sources underlying spontaneous and peripherally evoked slow waves. *Progress in Brain Research* 2011(193):201-18.
 32. *Dang-Vu TT, Desseilles M, Petit D, et al.* Neuroimaging in sleep medicine. *Sleep Medicine* 2007;8(4):349-72.
 33. *Mashour GA, Forman SA, Campagna JA.* Mechanisms of general anesthesia: from molecules to mind. *Best Practice & Research Clinical Anaesthesiology* 2005;19(3):349-64.
 34. *Alkire MT, Haier RJ, Barker SJ, et al.* Cerebral metabolism during Propofol anesthesia in humans studied with positron emission tomography. *Anesthesiology* 1995;82(2):393-403.
 35. *Zhang H, Wang W, Zhao Z, et al.* The action sites of Propofol in the normal human brain revealed by functional magnetic resonance imaging. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 2010;293(12):1985-90.
 36. *Fiset P, Plourde G, Backman SB, Steven L.* Brain imaging in research on anesthetic mechanisms: studies with propofol. *Progress in Brain Research: Elsevier* 2005;245-250:598.
 37. *Alkire MT, Haier RJ, Fallon JH.* Toward a Unified Theory of narcosis: brain imaging evidence for a thalamocortical switch as the neurophysiologic basis of anesthetic-induced unconsciousness. *Consciousness and Cognition* 2000;9(3):370-86.
 38. *Alkire MT.* Probing the mind: anesthesia and neuroimaging. *Clinical Pharmacology & Therapeutics* 2008;84(1):149-52.
 39. *Velly LJ, Rey MF, Bruder NJ, et al.* Differential dynamic of action on cortical and subcortical structures of anesthetic agents during induction of anesthesia. *Anesthesiology* 2007;107(2):202-12.
 40. *Murphy M, Bruno MA, Riedner BA, et al.* Propofol anesthesia and sleep: a high-density EEG study. *Sleep* 2011;34(3):283-91.
 41. *Boveroux P, Bonhomme V, Boly M, et al.* Brain function in physiologically, pharmacologically, and pathologically altered states of consciousness. *International Anesthesiology Clinics* 2008;46(3):131-46.
 42. *Deshpande G, Kerssens C, Sebel PS, Hu X.* Altered local coherence in the default mode network due to Sevoflurane anesthesia. *Brain Research* 2009;1318:110-21.