

DANUTA M. KOWALSKA

*Zakład Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN*

*Pasteura 3, 02-093 Warszawa*

*E-mail: dmk@nencki.gov.pl*

## W POSZUKIWANIU STRUKTURALNEGO PODŁOŻA PAMIĘCI SŁUCHOWEJ

Badania nad pamięcią, czyli zdolnością organizmu do kodowania, przechowywania i przetwarzania informacji oraz jej zaburzeniami fascynują naukowców od wielu lat. Od dawna też badaczy intryguje pytanie, które struktury mózgowe są szczególnie zaangażowane w procesy pamięciowe.

Obserwacje kliniczne wskazują, iż do zaburzeń pamięci, czyli amnezji, mogą prowadzić obustronne uszkodzenia płatów skroniowych (*lobi temporali*), międzymózgowia (*thalamus*) lub okolic przedczołowych (*cortex prefrontalis*) mózgu, spowodowane chorobami, urazami wypadkowymi, bądź też chirurgiczną interwencją. W latach pięćdziesiątych, w Ameryce Północnej, przeprowadzono serię leczniczych zabiegów neurochirurgicznych, polegających na resekcji płatów skroniowych, u pacjentów cierpiących na epilepsję i schizofrenię (SCOVILLE 1954, SCOVILLE i MILNER 1957, PENFIELD i MILNER 1958). Niespodziewanym efektem tych zabiegów okazały się zaburzenia pamięci następcej, określane jako tak zwana amnezja anterogradna, polegająca na braku zdolności zapamiętywania nowych faktów, miejsc i zdarzeń. Zaobserwowano, że nasilenie tych zaburzeń zależało od wielkości uszkodzenia i największe zaburzenia, aż do pojawienia się amnezji globalnej przejawiającej się całkowitym zanikiem pamięci następcej, wystąpiły po dużych uszkodzeniach, obejmujących również struktury położone w głębi przyśrodkowych płatów skroniowych. Obserwacje kliniczne zwróciły uwagę badaczy na rolę płatów skroniowych w procesach pamięci i stanowiły inspirację dla podjęcia badań eksperymentalnych w celu uzyskania podobnego syndromu na zwierzętach. Badania nad modelem amnezji globalnej u zwierząt, szczególnie na małpach,

zaowocowały opracowaniem różnorodnych zadań behawioralnych testujących pamięć. Ponadto znacznie rozszerzyły one dotychczasowe wyobrażenia dotyczące możliwości pamięci u zwierząt.

W porównaniu z badaniami klinicznymi na ludziach, możliwości stosowania testów do badania pamięci u zwierząt są ograniczone. Jednakże opracowane dla zwierząt testy behawioralne badają rozpoznawanie bodźców i ich cech jakościowych, związki pomiędzy bodźcami, jak również pamięć ich przestrzennej lokalizacji. Generalną zasadą w doświadczeniach badających pamięć jest stosowanie uczenia jednopróbowego ze zmieniającymi w każdej próbie bodźcami (ang. trial-unique stimuli). Oznacza to, iż w każdej kolejnej próbie doświadczalnej wprowadzana jest nowa para bodźców, a w całym doświadczeniu stosuje się ich setki, a nawet tysiące. We wstępnej fazie próby doświadczalnej zwierzęta nabywają informację o prezentowanym jednym bodźcu z pary (jego cechach jakościowych, położeniu lub asocjacji z nagrodą), aby po okresie odroczenia (podczas którego informacja jest przechowywana w pamięci) w następnej, testowej fazie próby, dokonać wyboru posługując się zapamiętaną informacją.

W badaniu pamięci u małp najczęściej posługiwano się opracowanym przez M. MISHKINA i J. DELACOURA (1975) testem Dobierania Nie Według Wzoru (ang. Delayed Non-Matching-to-Sample, w skrócie DNMS). W oryginalnej wersji tego testu na początku próby, w fazie nabywania, w centralnej pozycji przed małpą, prezentowano obiekt, pod którym ukryta była nagroda (rodzynek, orzeszek, lub drażetka bananowa). Przesunięcie obiektu przez zwierzę prowadziło

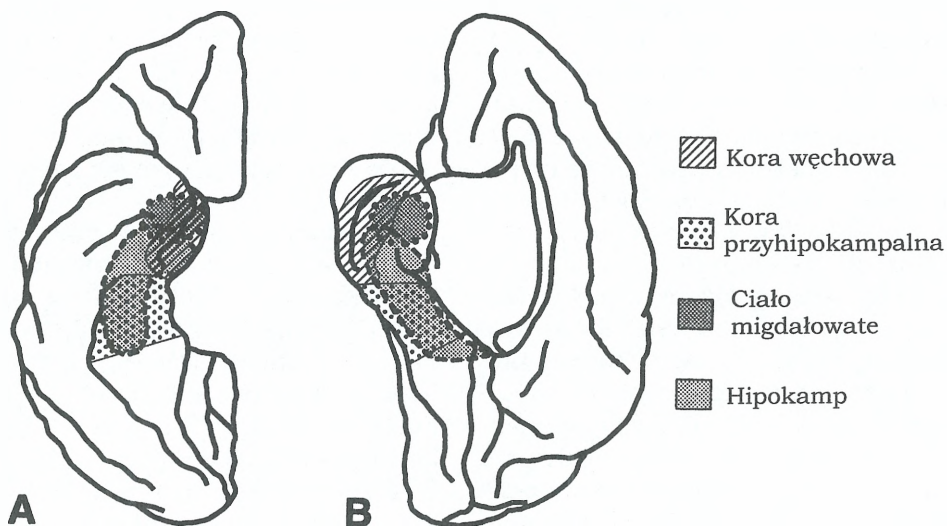
do uzyskania tej nagrody. Następnie po odroczeniu trwającym od 10 do 120 sek. (w zależności od etapu treningu), w fazie testowania, ten sam obiekt wraz z nowym, nie pokazywanym dotąd obiektem, prezentowano równocześnie na dwóch bocznych pozycjach przed małpą. Tym razem nagradzano przesunięcie nowego obiektu. Każdą następną próbę rozpoczynano z zupełnie nową parą obiektów. Tak więc w kolejnej próbie doświadczalnej zwierzę musiało zapamiętać obiekt pokazywany na początku próby, aby go rozpoznać i następnie wybrać nowy obiekt. Stosowano również odmianę testu DNMS, nazwaną testem Dobierania Według Wzoru (ang. Delayed Matching-to-Sample, w skrócie DMS). W teście DMS, po okresie odroczenia, zwierzę nagradzano za wybór obiektu znajomego. Za pomocą obu tych testów badana jest tzw. pamięć rozpoznawcza (ang. recognition memory), która jest zdolnością organizmu do odróżniania znanych zjawisk sensorycznych, od nowych.

Jednakże od czasu dramatycznych doniesień o amnezji wywołanej uszkodzeniami mózgu u ludzi, zdecydowana większość zgromadzonych danych doświadczalnych modelujących na małpach amnezję globalną, dotyczyła zaburzenia pamięci wzrokowej, a tylko ich niewielka część poświęcona była badaniu pamięci dotykowej. Natomiast brakowało danych doświadczalnych dotyczących pamięci słuchowej. Było to spowodowane, z jednej strony trudnościami w opracowaniu odpowiednich testów behawioralnych badających pamięć słuchową, a z drugiej zaś strony faktem, iż małpy w przeciwieństwie do szybkiego opanowywania zadań opartych na

bodźcach wzrokowych, niezwykle trudno uczą się zadań, w których stosowane są bodźce słuchowe.

Wyniki badań prowadzonych na małpach w kilku czołowych laboratoriach na świecie, a szczególnie w Stanach Zjednoczonych w laboratoriach M. Mishkina w Narodowym Instytucie Zdrowia (NIH), w Bethesda oraz w L. Squire'a w San Diego, znacznie rozszerzyły wiedzę dotyczącą roli struktur płata skroniowego w procesach pamięci. Okazało się że u małp, podobnie jak u ludzi, rozległe uszkodzenia przyśrodkowych części płatów skroniowych silnie zaburzały wzrokową pamięć rozpoznawczą. Jednakże, jak wiadomo, płaty skroniowe nie są strukturami jednorodnymi, są zróżnicowane anatomicznie i morfologicznie (Ryc. 1). W tylnej części przyśrodkowego płata skroniowego położona jest formacja hipokampa (*formatio hippocampi*), w przedniej zaś części, do przodu od hipokampa, znajduje się kompleks ciała migdałowatego (*corpus amygdaloideum*). Obie te struktury otoczone są obszarami korowymi, a więc korą gruszkowatą (*cortex piriformis*) i korą okołomigdałowatą (*cortex periamygdaloideum*) okalającymi ciało migdałowate oraz obszarami tak zwanej kory węchowej (*cortex rhinalis*), w skład której wchodzi obszar kory okołowęchowej (*cortex perirhinalis*) rozciągające się wzdłuż bruzdy węchowej (*sulcus rhinalis*), położone przyśrodkowo od tej bruzdy obszary kory śródwęchowej (*cortex entorhinalis*) oraz znajdującej się za nią obszary kory przyhipokampalnej (*cortex parahippocampalis*).

Dane anatomiczne wskazują na zróżnicowany wzorec połączeń neuronalnych struktur



Ryc. 1. Schemat przedstawiający brzuszną (A) i przyśrodkową (B) powierzchnię mózgu małpy (*Macaca mulatta*), na którym jest pokazana przybliżona lokalizacja kory węchowej, kory przyhipokampalnej, ciała migdałowatego i hipokampa (według E. A. MURRAY 1996, zmodyfikowany).



płata skroniowego. Informacja sensoryczna z jednomodalnych i wielomodalnych obszarów korowych płatów skroniowych, czołowych (*lobi frontali*) i ciemieniowych (*lobi parietali*) dociera do kory okołowężowej i przyhipokampalnej, a stamtąd, systemem wzajemnych połączeń zwrotnych, dochodzi do kory śródwężowej i następnie do hipokampa (SQUIRE i ZOLA-MORGAN 1991). Opisano również bezpośrednią projekcję z kory okołowężowej i przyhipokampalnej do obszaru CA1 hipokampa (SUZUKI i AMARAL 1990). Ciało migdałowe natomiast otrzymuje silną projekcję z kory śródwężowej i okołowężowej (AGGLETON i MISHKIN 1986). Ponadto zarówno ciało migdałowe, jak i hipokamp, wysyłają zwrotną projekcję do kory śródwężowej (SAUNDERS i ROSENE 1988).

Nasuwały się więc pytania, jaki jest udział poszczególnych struktur płata skroniowego w pamięci, czy uczestniczą one w równym stopniu w procesach pamięciowych, czy też funkcje ich są zróżnicowane. Odpowiedź na te pytania próbowano uzyskać przeprowadzając ostatnio serię eksperymentów, w których z jednej strony dokonano wybiórczych uszkodzeń tych okolic, z drugiej zaś strony wprowadzano testy badające inne aspekty pamięci. Uzyskane wyniki potwierdziły rolę hipokampa w zapamiętywaniu lokalizacji przestrzennej bodźców wzrokowych i relacji przestrzennych pomiędzy bodźcami (objektami) (dla przeglądu danych patrz KOWALSKA 1997). Z drugiej jednak strony wyniki tych doświadczeń pozwoliły zweryfikować wcześniejszy pogląd głoszący, iż silne zaburzenia pamięci rozpoznawczej (związanej z analizą jakościowych cech bodźca wzrokowego) po rozległych uszkodzeniach płatów skroniowych są efektem łącznego uszkodzenia hipokampa i ciała migdałowego (MISHKIN i współaut. 1982). Tak więc okazało się, że wybiórcze (z użyciem neurotoksyn) uszkodzenia ograniczone jedynie do ciała migdałowego i hipokampa nie zaburzają pamięci rozpoznawczej (MURRAY i MISHKIN 1998). Natomiast silne zaburzenie rozpoznawania wzrokowego obserwowano po uszkodzeniach ograniczonych tylko do obszarów kory wężowej okalającej obie te struktury (ZOLA-MORGAN i współaut. 1989).

Bardziej szczegółowe badania prowadzone obecnie w laboratoriach M. Mishkina i L.R. Squire'a wskazują na dalsze zróżnicowanie funkcji pól korowych otaczających ciało migdałowe i hipokamp w rozpoznawaniu wzrokowym. Okazuje się, iż najbardziej istotna dla wzrokowego rozpoznawania jest kora okołowężowa. Jej uszkodzenie silnie zaburza pamięć wzrokową, podczas gdy uszkodzenie kory śródwężowej powoduje tylko lekkie i przemijające zabu-

rzenie. Podobnie, usunięcie kory przyhipokampalnej pogarsza w lekkim stopniu, lub też wcale nie zaburza, pamięć wzrokową (dla przeglądu danych patrz: MURRAY 1996).

Znaczenie kory okołowężowej dla pamięci wzrokowej rozpoznawczej poparte zostało również badaniami elektrofizjologicznymi przeprowadzonymi przez M. W. Browna z Uniwersytetu w Bristolu w Wielkiej Brytanii, który wraz ze współpracownikami opisał w korze okołowężowej oraz w przedniej części kory skroniowej dolnej dwa rodzaje komórek: 1) neurony „świeżości” (ang. recency neurons), nie reagujące na relatywną znajomość bodźców, lecz obniżające reagowanie, gdy bodziec wzrokowy pokazywany był ostatnio, oraz 2) neurony „znajomości” (ang. familiarity neurons), których reakcje nie zmieniały się na bodźce wzrokowe prezentowane ostatnio. Komórki te zmniejszały częstotliwość wyładowań na bardzo znane bodźce wzrokowe (dla przeglądu danych patrz: BROWN 1996). Opisane właściwości neuronów kory okołowężowej potwierdzają zaangażowanie tego obszaru w procesy pamięciowe związane z rozpoznawaniem wzrokowym.

Podsumowując, w świetle najnowszych danych eksperymentalnych, znaczenie kory wężowej w pamięci rozpoznawczej wzrokowej jest niezaprzeczalne. Podobnie, prowadzone ostatnio w laboratorium Mishkina badania na małpach wskazują na znaczenie tego obszaru korowego dla pamięci dotykowej (MURRAY 1996). Ponadto badania prowadzone na innym modelu zwierzęcym na szczurach, wykazały, iż uszkodzenie kory wężowej silnie zaburza również pamięć wężową. Dane te mogą sugerować, iż okolica ta jest zaangażowana w procesy pamięciowe związane z różnymi modalnościami. Powstaje więc pytanie czy uszkodzenia kory wężowej prowadzą do amnezji globalnej, będącej wielomodalnym, całkowitym zaburzeniem pamięci?

Odpowiedź na to pytanie wymagała wykonania badań opartych na pamięci słuchowej.

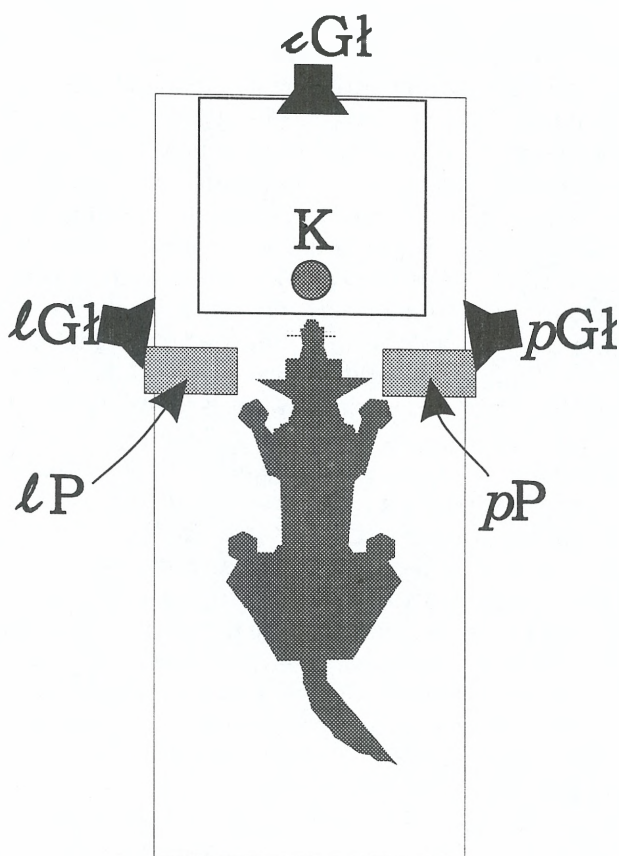
Opierając się na wynikach prezentowanych przez audiogramy różnych ssaków można założyć, iż możliwości percepcyjne używanych w doświadczeniach behawioralnych małp reżysów nie różnią się drastycznie od możliwości percepcyjnych psa (porównaj krzywe słyszenia obu gatunków przedstawione w art. P. KUŚMIERKA w tym numerze KOSMOSU). Wiadomo również, iż sygnały wokalne są ważnym elementem komunikacji u naczelnych. Dlatego też zaskakujący, i do tej pory nie wyjaśniony jest fakt, że zwierzęta te mają duże trudności w opanowaniu nawet prostych testów, w których stosuje się bodźce słuchowe. Eksperymentatorzy prowa-

dzący doświadczenia behawioralne na małpach wiedzą, jak łatwo uczą się one zadań, w których stosuje się bodźce wzrokowe, i jak trudno uczą się zadań, w których zastosowane są bodźce akustyczne. W przeciwieństwie do małp, psy uczą się zadań słuchowych relatywnie łatwo, i znacznie łatwiej niż tych, w których stosuje się bodźce wzrokowe. Wiele danych na ten temat zgromadzili naukowcy z Instytutu Nenckiego w Warszawie. Porównania międzygatunkowe wskazują na szczególną wrażliwość psów na bodźce słuchowe. Dane te mogą sugerować, iż psy mogą również lepiej od małp rozwiązywać zadania oparte na pamięci słuchowej.

We wcześniejszych badaniach pamięci słuchowej posługiwano się testem opracowanym przez J. KONORSKIEGO (1959). W teście tym zazwyczaj stosowano następujące po sobie dwa dźwięki podawane w czterech wariantach: AA, AB, BA lub BB. Zwierzę otrzymywało nagrodę, jeśli wykonało reakcję na kompleks następujących po sobie jednakowych dźwięków (AA lub BB). Wykonanie takiej samej reakcji na prezentowane kolejno dźwięki różne (AB lub BA) nie było nagradzane, zgodnie z wymogami testu „idź–nie idź” (opisanego dokładniej w art. K. ZIELISKIEGO w tym numerze KOSMOSU). Poprawne wykonanie tego zadania wymagało zapamiętania pierwszego dźwięku i porównania z następującym po nim drugim dźwiękiem. Choć Test Konorskiego, wydaje się prosty w swoich założeniach, opanowanie tego zadania przez zwierzęta wymagało tysięcy prób.

Opracowanie testów do jednopróbowego badania pamięci słuchowej, podobnych do testów DNMS lub DMS używanych w badaniu pamięci wzrokowej u małp, okazało się zadaniem niełatwym. W testach stosowanych do badania pamięci wzrokowej i dotykowej istnieje możliwość równoczesnego eksponowania bodźców (nowego i znajomego), w przypadku zadań słuchowych równoczesne podanie dwóch dźwięków może być przez zwierzę odebrane jako nowy złożony dźwięk. Trudność ta została przezwyciężona w teście do badania pamięci rozpoznawczej słuchowej, opracowanym ostatnio przez autorkę niniejszego artykułu (KOWALSKA 1997). Najważniejszymi elementami tego zadania było stosowanie niepowtarzających się z próby na próbę par bodźców akustycznych (różnorodnych naturalnych dźwięków) oraz sposób prezentacji.

W teście tym, opartym na zasadach DMS, w fazie nabywania, z głośnika położonego centralnie (Ryc. 2), prezentowano dźwięk (A) w trzech krótkich 1.5-sekundowych interwałach, przerywany 1.5-sekundowymi okresami ciszy. Następnie po okresie odroczenia od 1.5–90 sek. (w



Ryc. 2. Sytuacja doświadczenia, w której badana jest pamięć słuchowa u zwierząt.

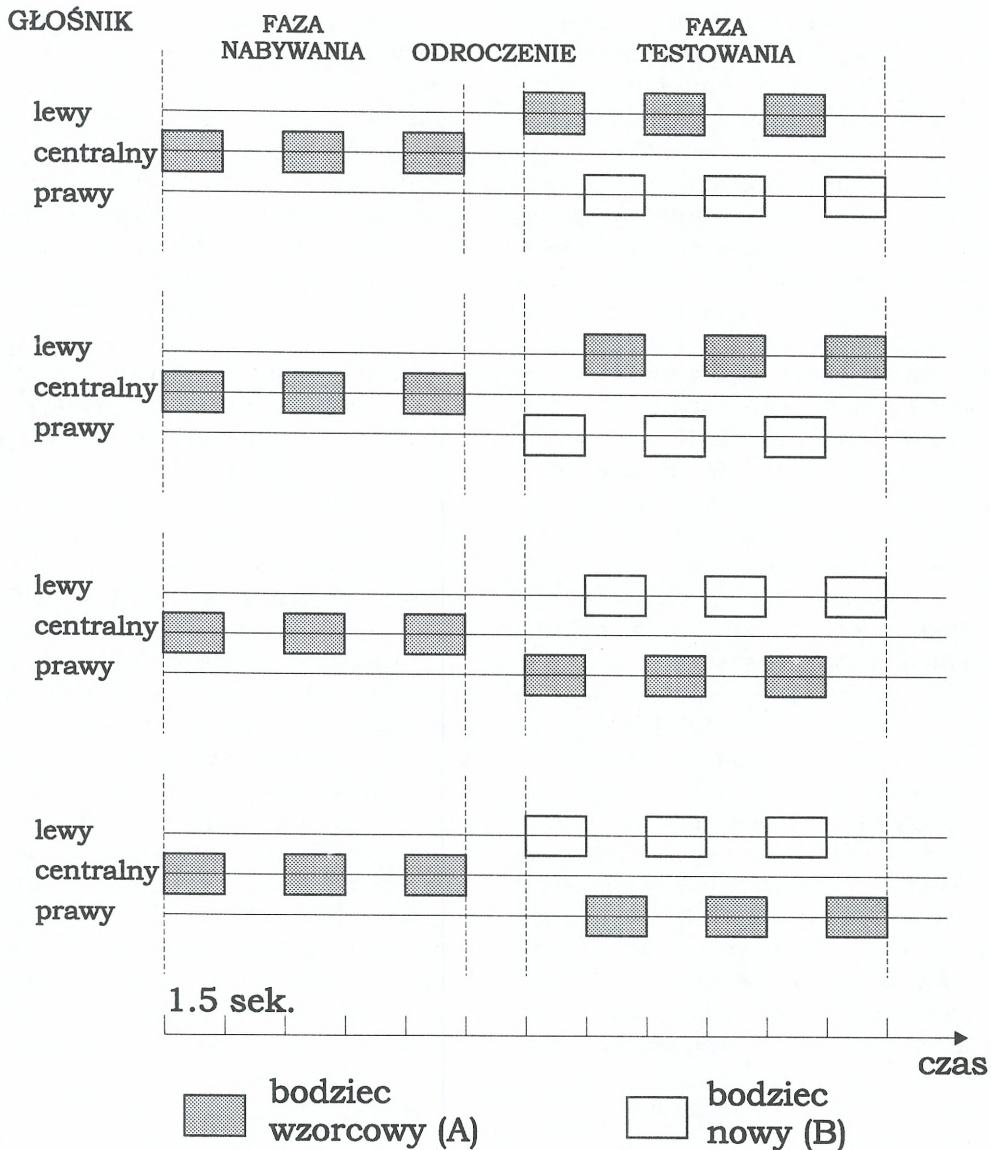
cGł — centralny głośnik, lGł — lewy głośnik, pG — prawy głośnik; lP — lewy pedał, pP — prawy pedał, K — karmnik.

zależności od etapu doświadczenia), w fazie testowania, ten sam dźwięk (A) podawano naprzemiennie z zupełnie nowym dźwiękiem (B) z dwóch głośników położonych bocznie. W tej fazie próby dźwięk B podawany był zamiast występującego wcześniej 1.5-sekundowego okresu ciszy. Oba bodźce słuchowe podawane były w krótkich 1.5 sekundowych sekwencjach powtarzanych 3-krotnie. Sposób prezentacji bodźców słuchowych przedstawia Rycina 3. Poprawna reakcja, polegająca na skierowaniu się zwierzęcia do głośnika emitującego dźwięk znajomy A, (prezentowany w fazie nabywania przed odroczeniem) i naciśnięciu umieszczonego obok pedału, nagradzana była pokarmem.

Tak jak oczekiwano, psy opanowują test znacznie lepiej i szybciej niż małpy, mogą one również dłużej od małp przechowywać ślad pamięciowy bodźca słuchowego (do 90 sek.). Wyniki pilotowych badań prowadzonych przez D. M. Kowalską we współpracy z M. Mishkinem wykazały, że małpy przechowują ślad bodźca słuchowego do 25 sek.

Tak więc, dysponując odpowiednią procedurą doświadczenia do badania pamięci słu-





Ryc. 3. Sposób prezentacji dźwięków w teście do badania pamięci słuchowej, opracowanym przez D. M. KOWALSKĄ (1997).

chowej u zwierząt, postanowiono przebadать jaki jest udział poszczególnych struktur płata skroniowego w rozpoznawaniu słuchowym. Otrzymane wyniki wykazały, że u psów, podobnie jak wcześniej wykazano u małp, wybiórcze uszkodzenia ograniczone do hipokampa nie zaburzają rozpoznawania słuchowego (KOWALSKA i KUŚMIEREK 1996). Zaskakującym jednakże okazał się wynik, iż zaburzenia pamięci słuchowej nie obserwowano u psów również po uszkodzeniach znacznych obszarów kory węchowej. Nawet łączne uszkodzenie hipokampa i kory węchowej nie zaburzało u psów rozpoznawania słuchowego (KOWALSKA i KUŚMIEREK 1997). Opierając się na tych wynikach można postawić następujące hipotezy:

- kora węchowa u psa ma inne funkcje niż kora węchowa u małpy.

- uszkodzenie kory węchowej zaburza pamięć rozpoznawczą wzrokową i dotykową lecz nie prowadzi do zaburzenia pamięci rozpoznawczej słuchowej.

W celu sprawdzenie słuszności tych hipotez prowadzone są obecnie badania przez D. M. Kowalską, we współpracy z W. Milgramem z Uniwersytetu w Toronto, w Kanadzie, który wytrenował psy we wzrokowej wersji testu DNMS. Otrzymane wstępne wyniki wskazują, iż uszkodzenie kory węchowej zaburza pamięć rozpoznawczą wzrokową u psów. Sugeruje to, iż w rozpoznawaniu bodźców wzrokowych kora węchowa u małp i u psów pełni podobne funkcje. Powstaje więc pytanie, czy w rozpoznawaniu słuchowym funkcje tej okolicy są również podobne u obu tych gatunków. Najnowsze pilotowe dane otrzymane w laboratorium M. Mishkina

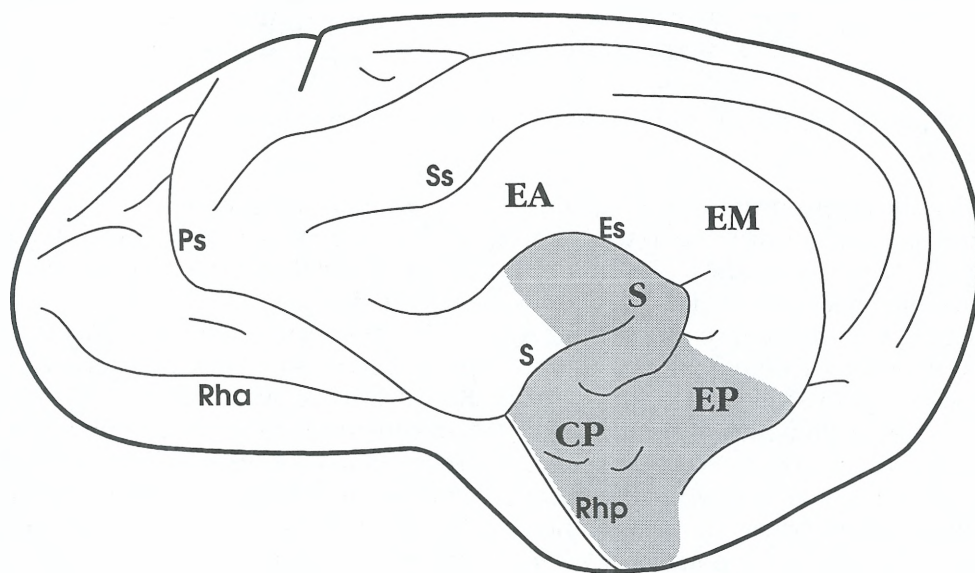
na małpach (SAUNDERS i współaut. 1998) potwierdzają zaskakujący wynik otrzymany wcześniej na psach: uszkodzenie kory węchowej nie zaburza pamięci rozpoznawczej słuchowej.

Wyniki te popierają hipotezę, że pamięć słuchowa jest zorganizowana w odmienny sposób od pamięci opartej na innych modalnościach. Powstaje więc pytanie jak jest zorganizowany korowy system słuchowy oraz czy, i w jaki sposób, współdziała on ze strukturami przyśrodkowych płatów skroniowych, tak istotnych dla procesów poznawczych i pamięciowych, oraz z obszarami korowymi płatów czołowych.

W porównaniu z danymi o organizacji i przetwarzaniu informacji wzrokowej w korze mózgowej, anatomiczna i fizjologiczna organizacja korowego systemu słuchowego jest o wiele mniej poznana. Jednakże z nielicznych stosunkowo prac wykonanych na małpach jak również na psach wynika, iż korowy system przetwarzania informacji słuchowej jest zorganizowany podobnie do systemu wzrokowego (UNGERLEIDER i MISHKIN 1982) i dotykowego (FRIEDMAN i współaut. 1986). U małp system słuchowy począwszy od pierwszorzędowej kory słuchowej, złożony jest z licznych pól korowych zorganizowanych w równoległe biegnące wielosynaptyczne drogi. Jedna droga tworzy tak zwany strumień brzuszny, który biegnie w kierunku korowych obszarów bieguna skroniowego i przyśrodkowej części płata skroniowego oraz brzusznej kory przedczołowej. Natomiast druga dro-

ga tworzy tak zwany strumień grzbietowy kierujący się do kory ciemieniowej i grzbietowych części kory przedczołowej. Posługując się analogią do systemu wzrokowego i dotykowego można przypuszczać, iż strumień brzuszny pośredniczy w analizie jakościowych cech bodźców słuchowych, podczas gdy strumień grzbietowy służy do lokalizowania źródła dźwięków. Jednakże, jak wcześniej pokazano, analogia z innymi systemami nie zostaje zachowana, gdy rozpatrujemy procesy pamięciowe związane rozpoznawaniem bodźców słuchowych. Rozwiązanie tego problemu wymaga przede wszystkim bardzo dokładnego przebadania wzorca korowych połączeń słuchowych. Takie badania są obecnie prowadzone w Instytucie Nenckiego przez A. Kosmał i jej współpracowników (porównaj art. A. KOSMAŁ i M. MALINOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU). Wyniki otrzymane przez tę grupę badawczą pozwoliły na określenie obszarów słuchowej kory asocjacyjnej jednomodalnej u psa, rozmieszczonych w tylnej części zakrętów ektosylwiusza (*gyrus ectosylvius*), w zakręcie złożonym tylnym (*gyrus compositus posterior*) oraz obszarów kory asocjacyjnej wielomodalnej, położonej w grzbietowej części zakrętu Sylwiusza (*gyrus Sylvius*).

Opierając się na danych anatomicznych przeprowadzono doświadczenie, w którym zbadano wpływ obustronnego uszkodzenia asocjacyjnych obszarów korowych na pamięć rozpoznawczą słuchową u psów (Ryc. 4). Okazało się, iż uszkodzenie korowych obszarów asocjacyj-



Ryc. 4. Schemat przedstawiający boczną powierzchnię mózgu psa.

Obszar zakreskowany przedstawia zasięg uszkodzenia kory słuchowej. Ps — bruzda presylwia, S — bruzda Sylwiusza, Es — bruzda ektosylwia, Ss — bruzda suprasylwia, Rha — bruzda węchowa przednia, Rhp — bruzda węchowa tylna, S — zakręt Sylwiusza, EA — obszar przedniego zakrętu ektosylwiusza, EM — obszar środkowego zakrętu ektosylwiusza, EP — obszar tylnego zakrętu ektosylwiusza, CP — obszar zakrętu złożonego tylnego.



nych jednomodalnych i wielomodalnych istotnie zaburza rozpoznawanie słuchowe u psów. Zwierzęta miały trudności nie tylko wykonaniu wyuczonego przed operacją zadania, lecz również gorzej niż przed operacją wykonywały dodatkowe testy pamięciowe, w których wydłużano odroczenie (okres w którym miały przechowywać w pamięci ślad bodźca słuchowego) do 10, 30, 60 i 90 sek. (KOWALSKA i współaut. 1998).

Dalsze badania będą prowadzone w kierunku dokładnego przeanalizowania charakteru obserwowanych zaburzeń i ich strukturalnego podłoża. Ich celem jest poszukiwanie odpowie-

dzi na następujące pytania: Czy obserwowany wynik jest efektem zaburzenia pamięci czy też percepcji słuchowej? Jaki jest udział w tych procesach poszczególnych pól korowych w opracowywaniu informacji słuchowej? Jakie są połączenia tych obszarów z innymi wysoko zorganizowanymi obszarami mózgu, jak na przykład z obszarami kory przedczołowej? Czy obszary te razem z korą asocjacyjną słuchową stanowią system kodowania, przechowywania i odtwarzania informacji słuchowej?

Odpowiedź na te pytania przybliży nam zrozumienie mechanizmów zapamiętywania dźwięków słuchowych.

## IN A SEARCH OF THE NEURAL SUBSTRATE OF THE AUDITORY MEMORY

### Summary

Clinical reports of global anterograde amnesia in patients with bilateral damage to the medial temporal lobe stimulated attempts to reproduce the syndrome in animals. Following the development of the test of one-trial recognition memory for monkeys, it was found that bilateral medial temporal damage did produce a memory impairment in animals. Like the clinical syndrome, it appeared to be global in nature, extending to different sensory modalities. In fact, however, only visual, tactile and olfactory modalities have been so far examined. The results of these experiments

point out a substantial role of the rhinal cortical areas in the recognition memory. The recent data obtained on dogs and monkeys by one-trial task for testing auditory recognition memory, do not confirm that the rhinal cortex plays an important role in auditory recognition as well. On the other hand, the lesions to the auditory association areas (both unimodal and polymodal) did produce impairment of the auditory recognition. These results indicate that the auditory memory in animals is organized differently from their memory in other modalities.

### PIŚMIENNICTWO

- AGGLETON J. P., MISHKIN M., 1986. *The amygdala: sensory gateway to the emotions*. [W:] *Emotions: Theory, Research, and Experience*. Acad. Press, Inc. 3, 281-299.
- BROWN M. W., 1996. *Neuronal responses and recognition memory*. *Seminars in the Neuroscience* 8, 23-32.
- FRIEDMAN D. P., MURRAY E. A., O'NEIL J. B., MISHKIN M., 1986. *Cortical connections of the somatosensory fields of the lateral sulcus of macaques, evidence for a cortico-limbic pathway for touch*. *J. Comp. Neurol.* 252, 323-347.
- KONORSKI J. A., 1959. *A new method of physiological investigation of recent memory in animals*. *Bull. Pol. Acad. Sci. Biol.* 7, 115-119.
- KOWALSKA D. M., 1997. *Anatomiczne podstawy pamięci*. [W:] GÓRSKA T., GRABOWSKA A., ZAGRODZKA J. (red.), *Mózg a zachowanie PWN*, Warszawa, str. 298-318.
- KOWALSKA D. M., 1997. *The methods of training dogs in auditory recognition memory tasks with trial-unique stimuli*. *Acta Neurobiol. Exp.* 57, 345-352.
- KOWALSKA D. M., KUŚMIEREK P., 1996. *Hippocampal lesions without injury to the rhinal cortex do not impair auditory recognition memory in dogs*. *Soc. Neurosci. Abstr.* 22, 443.21.
- KOWALSKA D. M., KUŚMIEREK P., 1997. *Rhinal cortex lesions as well as hippocampal removals do not impair auditory recognition memory in dogs*. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23, 623.6.
- KOWALSKA D. M., KUŚMIEREK P., KOSMAL A., 1998. *The effects of auditory association areas lesions on the sound recognition memory in dogs*. *Soc. Neurosci. Abstr.* 24 (w druku).
- MISHKIN M., DELACOUR J., 1975. *An analysis of short term visual memory in the monkey*. *J. Exp. Psychol., Animal Behav. Processes* 1, 326-334.
- MISHKIN M., SPIEGLER B. J., SAUNDERS R. C., M. ALAMUT B. L., 1982. *An animal model of global amnesia*. [W:] CORKIN S., DAVIS K. L., GROWDEN J. H., USDIN E., WURTMAN R. J. (red.), *Alzheimer's Disease, A report of Progress, Aging*. Vol. 19 Raven Press, NY, str. 135-247.
- MURRAY E. A., 1996. *What have ablation studies told us about the neural substrates of stimulus memory?* *Seminars in the Neuroscience* 8, 13-22.
- MURRAY E. A., MISHKIN M., 1998. *Object recognition and location memory in monkeys with excitotoxic lesions of the amygdala and hippocampus*. *J. Neurosci.* 18, 6568-6582.
- PENFIELD W., MILNER B., 1958. *Memory deficit produced by bilateral lesions in the hippocampal zone*. *Arch. Neurol. Psychiat.* 79, 475-497.
- SAUNDERS R. C., ROSENE D. I., 1988. *A comparison of the efferents of the amygdala and the hippocampal formation in rhesus monkey. I. Convergence in entorhinal, prorhinal, and perirhinal cortices*. *J. Comp. Neurol.* 271, 153-184.
- SAUNDERS R. C., FRITZ J. B., MISHKIN M., 1998. *The effects of rhinal cortical lesions on auditory short term memory (STM) in the rhesus monkey*. *Soc. Neurosci. Abstr.* 24 (w druku).
- SCOVILLE W. B., 1954. *The limbic lobe in man*. *J. Neurosurg.* 11, 64-66.
- SCOVILLE W. B., MILNER B., 1957. *Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions*. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* 20, 11-21.
- SQUIRE L. R., ZOLA-MORGAN S., 1991. *The medial temporal lobe memory system*. *Science* 253, 1380-1386.
- SUZUKI W., AMARAL D. G., 1990. *Cortical inputs to the CA1 field of the monkey hippocampus originate from the perirhinal and parahippocampal cortex but not from the area TE*. *Neurosci. Lett.* 115, 43-48.
- UUNGERLEIDER L. G., MISHKIN M., 1982. *Two cortical visual systems*. [W:] INGLE D. J., MANSFIELD R. J. W., GOODALE

M. A. (red.), *The analysis of visual behavior*. MIT Press, Cambridge, MA, str. 549–586.  
ZOLA-MORGAN S., SQUIRE L. R., AMARAL D. G., SUZUKI W., 1989.  
*Lesions of the perirhinal and parahippocampal cortex*

*that spare the amygdala and hippocampal formation produce severe memory impairment*. J. Neurosci. 9, 4355–4370.