

ANNA KOSMAL Zakład Neurofizjologii, Pracownia Nauroanatomii Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego Pasteura 3, 02-093 Warszawa e-mail: aka@nencki.gov.pl.

POŁĄCZENIA NEURONALNE KORY SKRONIOWEJ LEŻĄCE U PODSTAW OPRACOWYWANIA INFORMACJI SŁUCHOWEJ

Z otaczającego środowiska, informacja słuchowa dociera drogą wstępujących połączeń neuronalnych do wydzielonego obszaru kory skroniowej, odpowiedzialnej za analizę i dalsze opracowanie tej informacji. W przeciwieństwie do zwierząt o gładkiej powierzchni kory mózgowej, na przykład gryzoni (szczur), stosunkowo łatwo jest zlokalizować obszar kory słuchowej u gatunków, których kora mózgowa jest pofałdowana, a na jej powierzchni utworzyły się bruzdy i zakręty, o względnie stałym i charakterystycznym rysunku. I tak u przedstawicieli rzędu mięsożernych (kota, psa), kora słuchowa zlokalizowana jest na powierzchni zakrętu ektosylwiusza leżącego pomiędzy bruzdami suprasylwiusza i ektosylwiusza (SS, AES, PES, Ryc. 1C),

natomiast w mózgach naczelnych kora ta leży w głębi bruzdy bocznej (LS) i na powierzchni zakrętu skroniowego górnego (STG, Ryc. 1A, B). O położeniu kory słuchowej u gryzoni możemy ogólnie powiedzieć, że leży ona w obszarze kory skroniowej na bocznej powierzchni półkul mózgowych (TE, Ryc. 1D). Kompleksowe badania prowadzone różnymi metodami wykazały, że kora słuchowa jest strukturą złożoną, a wyróżnione w jej obszarze pola korowe różnią się pod względem właściwości funkcjonalnych i morfologicznych. Aby określić zróżnicowanie oraz zasięg pól kory słuchowej zarówno u gryzoni, jak i wyższych gatunków ssaków, musimy uciec się do bardziej szczegółowych badań anatomicznych, elektrofizjologicznych i behawioralnych.

POLA KORY SŁUCHOWEJ I METODY ICH IDENTYFIKOWANIA

Pola korowe nie są pojęciem jednoznacznym. Lokalizacja i obszar, jaki one zajmują zależą od stopnia rozwoju filogenetycznego kory mózgowej danego gatunku, jak też kryterium, jakim posługujemy się celem ich zidentyfikowania. Z drugiej jednak strony pola korowe określone według różnych kryteriów w dużym stopniu pokrywają się, ponieważ rozwój funkcjonalny i zróżnicowanie morfologiczne kory mózgowej przebiegały w procesie filogenezy równolegle i wzajemnie się warunkują. Pola korowe mogą więc być wydzielone na postawie specyficznych dla danego obszaru kory właściwości kodowania informacji słuchowej, wyróżniających cech budowy komórkowej (cytoarchitektoniki) czy chemoarchitektoniki, jak też charakterystycznej organizacji połączeń neuronalnych, która stanowi podstawę opracowywania informacji słuchowej.

POLA KOROWE W BADANIACH ELEKTROFIZJOLOGICZNYCH

Prezentowanie w warunkach doświadczalnych tonów o określonej częstotliwości i intensywności, powoduje pojawienie się potencjałów czynnościowych neuronów leżących w strukturach podkorowych i obszarach korowych drogi słuchowej. Aktywność neuronów pobudzanych tonami o danej częstotliwości i intensywności może być wyznaczona poprzez krzywą pobudli-

Cytowane w niniejszym artykule badania połączeń neuronalnych w korze mózgowej mięsożernych (psa) autorstwa A. Kosmal, sponsorowane były przez grant KBN nr 6 6330 9203 p/02, natomiast badania połączeń neuronalnych kory skroniowej u małp, przez grant polsko-amerykańskiego II Fundúszu im.Marii Skłodowskiej-Curie nr MZ/HHS-93-124.

wości charakterystyczną dla każdego neuronu. Odpowiedzi neuronów na tony pojawiające się w otoczeniu są różne, a krzywa zapisu ich aktywności może być ostra (w kształcie odwróconej litery V) lub też płaska. Neurony, których krzywe aktywności są ostre i waskie sa selektywnie wrażliwe na dźwięki o wąskim zakresie częstotliwości i krótkim odroczeniu odpowiedzi. Szerokie i płaskie krzywe zapisu aktywności charakteryzują neurony o niskiej selektywności, reagujące na dźwięki o szerokim zakresie częstotliwości. Reprezentacje neuronów o różnej charakterystyce odpowiedzi znajdują się w kolejnych strukturach podkorowych ośrodkowego układu słuchowego, poczawszy od receptora, aż do kory mózgowej. Powyższa właściwość drogi słuchowej sprawia, że w korze mózgowej możemy mówić o odwzorowaniu dwóch słuchowych systemów funkcjonalnych. Zgodnie z danymi ANDERSENA i współaut. (1980) te dwa systemy dochodzą do funkcjonalnie róż-

nych pól korowych. Jeden z nich, nazywany specyficznym lub środkowym, odnosi się przede wszystkim do kodowania i analizy czystych tonów, z relatywnie ostrą krzywą strojenia. System ten reprezentowany jest w centralnie położonych, tonotopowych polach kory słuchowej. Drugi, określany jako system dyfuzyjny, z przewagą reprezentacji neuronów o szeroko strojonych krzywych i brakiem ścisłej organizacji tonotopowej, charakteryzuje pola korowe leżące na obrzeżu pól tonotopowych.

Pionierskie prace WOOLSEYA (1971), WOOL-SEYA i WALZLA (1942, 1982) oraz MERZENICHA i współaut. (1977) określiły zasadniczy schemat funkcjonalnej organizacji słuchowej kory mózgowej. Badania te prowadzone były metodą elektrofizjologiczną rozkładu potencjałów czynnościowych w zakręcie ektosylwiusza kory skroniowej mózgu kota, wywołanych drażnieniem włókien nerwowych nerwu słuchowego. Schemat organizacji kory słuchowej oparty na reje-



Ryc. 1. Lokalizacja kory słuchowej.

A. Położenie kory słuchowej w mózgu małp makaków w głębi bruzdy bocznej (LS) i na powierzchni górnego zakrętu skroniowego (STG), prawej półkuli mózgowej. Linią przerywaną zaznaczono obszar w głębi bruzdy pokazany w B. **B.** Lokalizacja tonotopowych pół kory słuchowej w mózgu małpy: AI — pierwszorzędowa kora słuchowa; R — pole przednie; L — pole boczne; CM — pole tylne przyśrodkowe; a — pole przednie przyśrodkowe. **C.** Pola kory słuchowej w mózgu kota, pokazane na powierzchni lewej półkuli: AI — pierwszorzędowa kora słuchowa; AII — drugorzędowe pole korowe; AAF — pole przednie; EP — obszar tylny ektosylwiusza; PAF — pole grzbietowe głębi bruzdy ektosylwiusza; VPAF — pole brzuszne głębi bruzdy ektosylwiusza; AES — przednia bruzda ektosylwiusza; PES — tylna bruzda ektosylwiusza; SS — bruzda suprasylwiusza. A — C, Ryc. zmodyfikowane, według CARPENTERA. 1985. **D.** Pola kory słuchowej mózgu szczura, ukazane na powierzchni lewej półkuli: TE1 — pierwszorzędowa kora słuchowa; TE1v, TE2c, TE2d, TE3r — parasensoryczne pola kory słuchowej. D, Ryc. zmodyfikowana, według ROMANSKIEGO i LE DOUX, 1993b.

stracji potencjałów wywołanych zakładał istnienie kilku pól korowych. Autorzy wyróżnili pierwszorzędowe, tonotopowe pola korowe (AI, AAF, Ryc. 1C i 2), położone w środkowej i przedniej części zakrętu ektosylwiusza oraz pola parasensoryczne (AII, EP) leżące poniżej i do tyłu w stosunku do pierwszorzędowej kory słuchowej (Ryc. 1C). W polach tonotopowych, neurony stanowiące reprezentację tonów określonej częstotliwości układają się w linie zorientowane w kierunku grzbietowo-brzusznym (Ryc. 2). Neurony stanowiące reprezentację tonów o niskiej częstotliwości znaleziono w tylnej części pola AI, podczas gdy reprezentację tonów o wyższych częstotliwościach zlokalizowano ku przodowi tego pola. Gradient reprezentacji częstotliwości tonów w polu AAF, stanowi lustrzane odbicie układu tych linii w polu AI (Ryc. 2). Opisany



Ryc. 2. A. Schematycznie przedstawiona tonotopowa organizacja kory słuchowej w mózgu kota.

Obszar kory pokazany na rysunku, obejmuje zakręty ektosylwiusza i sylwiusza, ograniczone przez bruzdę suprasylwiusza (SS). Na powierzchni kory zaznaczono bruzdy zakrętu ektosylwiusza: przednią (AES) i tylną (PES) oraz pola korowe: AI, AII i AAF. Linie ciągłe w polach AI i AAF wyznaczają linie korowych reprezentacji określonej częstotliwości. Naniesione powyżej cyfry odpowiadają wartościom częstotliwości (kHz). Ryc. zmodyfikowana, według MERZENICHA i współaut. (1977).

Ryc. 2 B. Organizacja tonotopowa kory słuchowej mózgu psa.

Strona lewa ryciny: schemat ślimaka z zaznaczonymi punktami drażnienia miejsc reprezentacji tonów różnych częstotliwości. Strona prawa ryciny: trzy pola zakrętu ektosylwiusza: przednie (AES), środkowe (MES) oraz tylne (PES) z naniesionym rozkładem reprezentacji tonów określonej częstotliwości w polach MES i AES. Cyfry powyżej i w polu AES odpowiadają wartościom poszczególnych częstotliwości (kHz). Ryc. zmodyfikowana, według TUNTURIEGO (1962). schemat organizacji kory słuchowej potwierdzony został w ogólnych jego zarysach przez późniejsze badanie elektrofizjologiczne (mapowanie mikroelektrodami), weryfikując obszar niektórych pól korowych. Dodatkowe pola wydzielone przez REALEA i IMIGA (1980) to pole tylne (PAF) i brzuszne (VPAF, Ryc. 1C), położone w zagłębieniu tylnej bruzdy ektosylwiusza, w obszarze kory nie badanym przez wymienionych wcześniej autorów. Pola te, są podobnie jak pola AI i AAF zorganizowane tonotopowo, co daje podstawę do włączenia ich do wspólnego obszaru pierwszorzędowej kory słuchowej (ANDERSEN i współaut. 1980).

U innych przedstawicieli rzędu mięsożernych na przykład u psa, układ pól kory słuchowej wykazuje pewne różnice związane z odmiennym, jak u kota rysunkiem bruzd kory skroniowej. W badaniach prowadzonych w latach 1950–1962 TUNTURI zidentyfikował w zakręcie ektosylwiusza cztery pola kory słuchowej, z których pole środkowej i przedniej części zakrętu ektosylwiusza, podobnie jak u kota, wykazują układ tonotopowy. W tylnym obszarze zakrętu ektosylwiusza zidentyfikowano grupy neuronów pobudzane dźwiękami o szerokim zakresie częstotliwości, jednakże sekwencje tonotopowe nie zostały poznane. Nie zidentyfikowano również pola drugorzędowej kory słuchowej (AII), które w korze skroniowej psa może być inaczej zlokalizowane, na przykład w głębi środkowej części bruzdy ektosylwiusza (Ryc. 2B), która nie istnieje w korze skroniowej kota, a w mózgu psa nie była badana. Znacznie bardziej niż u kota rozwinięta słuchowa kora asocjacyjna leży w mózgu psa w brzusznej części kory skroniowej, zakręcie złożonym tylnym i zakręcie sylwiusza. Jednakże obszar ten został włączony do kory słuchowej na podstawie badań morfologicznych, a nie elektrofizjologicznych, przede wszystkim na podstawie rozkładu połączeń wzgórzowo-korowych, biegnących z jąder obszaru tylnego wzgórza (badania własne).

W mózgach naczelnych kora słuchowa znacznie się rozrasta i różnicuje, szczególnie w obszarach nie-tonotopowych. Centralnie położone pola pierwszorzędowej kory słuchowej otoczone są przez pierwszo-, drugo- i trzeciorzędowe pola asocjacyjne, oraz pola polimodalne (Ryc. 1A, B; Ryc. 4). Nazwy pól tonotopowych: pole przednie (R), przednio-boczne (AL lub RL), boczne (L) i tylno-przyśrodkowe (CM) uwzględniają ich położenie w stosunku do AI. W polu AI reprezentacja tonów o wysokiej częstotliwości znajduje się w tylnej części pola w zagłębionym w bruździe obszarze zakrętu skroniowego, podczas gdy reprezentacja tonów o niskiej częstotliwości zlokalizowana jest ku przodowi pola — w części powierzchniowej zakrętu skroniowego. W tonotopowym polu R, podobnie jak u mięsożernych, układ reprezentacji tonów określonej częstotliwości jest przeciwstawny w stosunku do tego w polu AI. W ostatnio prowadzonych badaniach elektrofizjologicznych (RAUSCHECKER i współaut. 1997), w których rejestrowano odpowiedzi neuronów na czyste tony o różnej częstotliwości oraz na dźwięki złożone, autorzy stwierdzają, że pola AI, R i CM nie są jednorodne. Podczas, gdy neurony pól AI i R zawierają liczne neurony odpowiadające pobudzeniem na prezentowane w warunkach doświadczalnych czyste tony o wąskim zakresie częstotliwości, to neurony w polu CM pobudzane są dźwiękami o szerokim zakresie częstotliwości, jak również dźwiękami o bardzo wysokiej częstotliwości, istotnymi przy lokalizacji źródeł dźwięku w przestrzeni. Podobny typ neuronów zidentyfikowano również w części przedniej zakrętu ektosylwiusza kory skroniowej kota (RAUSCHEC-KER 1997). Na tej podstawie autorzy sugerują, że pole CM naczelnych jest homologiczne z polem przednim kory słuchowej mózgu kota. Pola kory słuchowej położone u naczelnych na powierzchni górnego zakrętu skroniowego stanowią asocjacyjny obszar kory słuchowej i służą analizie dźwięków złożonych. Jednakże charakterystyka funkcjonalna kory asocjacyjnej jest poznana w znacznie mniejszym stopniu w porównaniu z obszarami tonotopowymi tej kory, przede wszystkim ze względu na jej złożone morfofunkcjonalne cechy, ale również dlatego, że nie było odpowiednich metod badawczych. Liczna populacja neuronów kory asocjacyjnej wydaje się być związana z kodowaniem i przetwarzaniem sygnałów związanych z wokalizacją służącą porozumiewaniu się osobników tego samego gatunku. W badaniach elektrofizjologicznych prowadzonych w ostatnich latach przez RAUSCHECKERA i współpracowników (1995) wykazano, że neurony obszaru leżącego w zakręcie górnym skroniowym uaktywniają się na krzyk małpy. W doświadczeniu, w którym dźwięk złożony, jakim jest krzyk, rozbity zostaje na elementy składowe prezentowane oddzielne, potencjał czynnościowy neuronów górnego zakrętu skroniowego nie pojawia się. Z filogenetycznego punktu widzenia kora ta może stanowić odpowiednik pól korowych mózgu ludzkiego, odpowiedzialnych za analizę składowych fonetycznych mowy ludzkiej. Wiadomo, że uszkodzenie tylnego obszaru górnego zakrętu skroniowego w mózgu ludzkim powoduje zaburzenia percepcji mowy. Badania eksperymentalne prowadzone na zwierzętach pozwalają na poznanie mechanizmów kodowania i analizy dźwięków, kierunku rozwoju ewolucyjnego tego

obszaru kory mózgowej, jak też zrozumienia podłoża zaburzeń mowy ludzkiej.

ZRÓŻNICOWANIE CYTOARCHITEKTONICZNE KORY SŁUCHOWEJ

Kora słuchowa ssaków charakteryzuje się, podobnie, jak pozostały obszar nowej kory (isocortex), sześciowarstwowym wzorem budowy. Podstawowy podział na warstwy to: I — warstwa drobinowa, II — warstwa ziarnista zewnętrzna, III — warstwa piramidowa zewnętrzna, IV warstwa ziarnista wewnętrzna, V — warstwa piramidowa wewnętrzna oraz VI — warstwa komórek wielokształtnych (Ryc. 3). Podstawą podziału na sześć warstw korowych były badania Brodmann'a dotyczące struktury komórkowej kory mózgowej w rozwoju ontogenetycznym, kilku gatunków zwierząt, jak też mózgu ludzkiego. Jednakże u osobników dorosłych w



Ryc. 3. Budowa komórkowa pierwszorzędowej kory słuchowej u kota.

Cyframi rzymskimi zaznaczono poszczególne warstwy korowe, cyframi arabskimi oznaczono odległości od powierzchni kory. Metoda Golgi'ego. Ryc. zmodyfikowana, według WINERA (1984a).

obszarach kory rozwijających się wcześniej w procesie filogenezy (allocortex), sześciowarstwowy wzór budowy nie jest zachowany, natomiast w nowej korze (isocortex) pojawiają się liczne podwarstwy. W procesie filogenezy, ma miejsce różnicowanie warstw korowych związane z różnicowaniem typów budowy neuronów, jak też zwiększaniem ich ilości, szczególnie neuronów krótkoaksonalnych (ziarnistych). Są one zgrupowane przede wszystkim w dwóch warstwach korowych II i IV, natomiast pozostałe warstwy korowe (oprócz warstwy pierwszej) zbudowane są głównie z komórek piramidowych. Cechą charakterystyczną tonotopowych pól kory słuchowej u naczelnych jest nagromadzenie krótkoaksonalnych komórek ziarnistych. Jedne z pierwszych badań budowy komórkowej Von Economo i Koskinasa (1925) określają ten typ kory jako "koniocortex", zwracając uwagę na jej specyficzną cechę rozmytej warstwowości, spowodowanej rozproszeniem dużej ilości neuronów ziarnistych we wszystkich górnych warstwach korowych.

We wczesnym okresie badań struktury kory mózgowej stosowano metody barwień komórek nerwowych (perikarionów), jak też metodę barwień zmielinizowanych włókien nerwowych. W oparciu o te metody stwierdzono, że kolumny komórek nerwowych ułożone prostopadle do powierzchni kory poprzedzielane są wiązkami zmielinizowanych włókien nerwowych wnikających do kory z istoty białej mózgu. Promienisty układ kolumn jest szczególnie dobrze widoczny w obszarze pierwszorzędowej kory słuchowej. Im kora słuchowa jest bardziej odległa od pól pierwszorzędowych, tym wspomniana budowa promienista staje się mniej wyraźna. Ponadto, w korze słuchowej obserwuje się wiązki aksonów, które biegnąc równolegle do powierzchni kory, tworzą wewnątrzkorowe połączenia pomiędzy polami korowymi.

Badając przez wiele lat budowę komórkowa kory mózgowej naczelnych, począwszy od prymitywnych form małpiatek do małp człekokształtnych, PANDYA i SANIDES (1973) stwierdzili, że w korze słuchowej naczelnych różnicowanie pól korowych i ogólny wzrost gęstości neuronów obu podstawowych typów: piramidowych i nie-piramidowych, ma miejsce wzdłuż trzech wyróżnionych pasów: wewnętrznego (CiS), środkowego (STP) i bocznego (STG) (Ryc. 4A). Obszarem macierzystym (progenitor zone) procesu różnicowania jest strefa korowa leżąca w sąsiedztwie kory limbicznej, na styku trzech płatów mózgowych: czołowego, skroniowego i wyspy (Ryc. 4A, strzałka). W każdym z tych pasów wyróżniono kilka pól korowych z coraz bardziej zaawansowaną budową warstw korowych i skomplikowaną organizacją połączeń śródkorowych (Ryc. 4B). W pasie wewnętrznym (cis) ukrytym w głębi bruzdy bocznej płata skroniowego (Ryc. 4B), budowa komórkowa jest najbardziej zbliżona do stosunkowo prostej budowy kory limbicznej. Charakterystyczną cechą tego pasa jest wydatna warstwa V z najliczniejszymi neuronami piramidowymi. Kolejne pola korowe charakteryzują się zwiększeniem liczby i różnicowaniem rozmaitych typów neuronalnych. Znajduje to odbicie w zwiększonej gęstości neuronów w kolejnych polach cytoarchite-



Ryc. 4. Schematyczny rysunek powierzchni bocznej mózgu małpy ilustrujący cytoarchitektoniczną organizację kory słuchowej.

A. Trzy pasy różnicowania budowy komórkowej: CiS — pas wewnętrzny, najbliższy korze limbicznej, o najniższym stopniu zróżnicowania komórkowego; STP — pas środkowy, obszar intensywnego wzrostu warstwy IV (obejmuje korę tonotopową); STG — pas boczny, obszar zróżnicowania warstwy III komórek piramidowych (kora asocjacyjna). **B.** Rozkład pól cytoarchitektonicznyh w trzech pasach korowych pokazanych w A. Ryc. zmodyfikowana, według PANDYA i YETERIANA (1985).

ktonicznych. Pas środkowy (STP, Ryc. 4A) położony jest równolegle do bruzdy bocznej, na spłaszczonej powierzchni zakrętu skroniowego, również ukrytej w głębi tej bruzdy. Jego cechą dominującą jest różnicowanie neuronów krótkoaksonalnych warstwy IV, aż do pojawienia się budowy typu "koniocortex". W pasie tym leżą pierwszorzędowe pola kory słuchowej. Pas boczny (STG, Ryc. 4A) położony jest wzdłuż zewnętrznej powierzchni górnego zakrętu skroniowego. Jego cechą charakterystyczną jest intensywne różnicowanie warstwy III z narastającą liczbą neuronów piramidowych różnej wielkości. Różnicowanie budowy komórkowej w obszarze pasa STG staje się zrozumiałe w świetle asocjacyjnej funkcji tej kory. Neurony piramidowe warstwy III, szczególnie liczne w tym polu, tworzą bliskie i odległe połączenia neuronalne (asocjacyjne) z obszarami korowymi zarówno tej samej, jak i przeciwległej półkuli mózgowej.

U przedstawicieli rzędów mięsożernych i gryzoni, zarówno kora słuchowa pierwszorzędowa, jak też jej obszar asocjacyjny, są zdecydowanie mniej zróżnicowane w porównaniu z naczelnymi, zarówno pod względem budowy komórkowej jak też liczby wydzielonych pól korowych, a szczególnie pól asocjacyjnych. W identyfikowaniu pól korowych u tych zwierząt, zasadnicze znaczenie odgrywa charakterystyka funkcjonalna oraz analiza rozkładu połączeń wzgórzowo-korowych.

POŁĄCZENIA NEURONALNE KORY SŁUCHOWEJ

Połączenia neuronalne kory słuchowej tworzone są przez kilka systemów aksonalnych pochodzących z różnych źródeł. Są to: 1) aksony neuronów skupionych w jądrach tylnej części wzgórza, 2) aksony neuronów poza wzgórzowych o określonym charakterze neurochemicznym, które biorą udział w modulacji informacji słuchowej, 3) aksony neuronów pól słuchowych leżących w półkuli przeciwległej i biegnących poprzez spoidło wielkie mózgu (połączenia spoidłowe), oraz 4) połączenia wewnątrz-korowe: biegnące wewnątrz poszczególnych pól korowych, pomiędzy przyległymi polami korowymi, jak też pomiędzy odległymi obszarami kory asocjacyjnej.

UKŁAD ZAKOŃCZEŃ WZGÓRZOWYCH W KORZE SŁUCHOWEJ

Rozkład zakończeń aksonalnych neuronów wzgórzowych w korze słuchowej respektuje podział drogi słuchowej na część centralną lub inaczej specyficzną oraz dyfuzyjną. Część centralna drogi słuchowej prowadzi przez tonotopowo zorganizowane jądra słuchowych struktur podkorowych. Najwyższy poziom w hierarchii podkorowych struktur układu słuchowego zajmują jądra wzgórza (thalamus), a przede wszystkim jądro brzuszne ciała kolankowatego przyśrodkowego (MGB), którego wstępujące połączenia kończą się w tonotopowych polach kory słuchowej. Część dyfuzyjna tej drogi biegnie poprzez nie-tonotopowe jądra tylnego obszaru wzgórza i kończy się w polach korowych leżących na obrzeżu pól tonotopowych.

W mózgach gryzoni, które mają gładką powierzchnię kory, analiza rozkładu połączeń ze "słuchowych" jąder wzgórza, stanowi podstawową metodę zlokalizowania kory słuchowej. Transport odkomórkowy substancji znakującej (metoda PHA-L) wprowadzonej do MGB pozwala prześledzić przebieg aksonów ze wzgórza do kory i oznaczyć rozkład zakończeń aksonalnych w warstwach korowych (ROMANSKI i LE DOUX 1993a). W mózgu szczura, podobnie jak u innych ssaków, centralnie położone pole słuchowe (TE 1, Ryc. 1D) jest głównym polem projekcji jądra brzusznego MGB, natomiast otaczające je pola parasensoryczne (TE 1v, TE 2c, TE 2d, TE 3r i TE 3v, Ryc. 1D) otrzymują zróżnicowane połączenia z przyległych (nie-tonotopowych) jąder wzgórza. Aksony dochodzące do kory tworzą gęste rozgałęzienia w warstwie IV i dolnej III oraz słabsze rozgałęzienia aksonalne na styku warstw V i VI. Autorzy przypuszczają, że rozgałęzienia w głębokich warstwach kory utworzone są przez kolaterale aksonów podążających do wyższych warstw korowych. W warstwach korowych III i IV, końcowe rozgałezienia aksonalne tworzyły rodzaj szerokich kolumn skupionych w nieregularne plamy (ang. patches), które są odpowiednikiem struktur obserwowanych w korze słuchowej wyższych gatunków ssaków. Wykonując iniekcję substancji znakującej do części tonotopowej MGB autorzy stwierdzili, że aksony tonotopowych neuronów MGB wykraczają poza obszar pierwszorzędowej kory słuchowej docierając również do korowych pól parasensorycznych. Powyższy wynik przeczy przyjętemu dotychczas poglądowi o ścisłej segregacji sensorycznych projekcji wzgórzowokorowych i jest związany z wyższą czułością stosowanej metody. Wynik ten jest również dowodem, że wraz z doskonaleniem metod badawczych obraz organizacji połączeń neuronalnych kory mózgowej może ulec zmianie.

W tonotopowych polach kory słuchowej kota rozkład zakończeń aksonów neuronów części brzusznej MGB wiąże się z organizacją kolumnową oraz z liniowym układem grup neuronalnych stanowiących reprezentację dźwięków danej częstotliwości jak też reprezentację neuronów "interakcji obuusznej". W badaniach elektrofizjologicznych stwierdzono, że neurony położone wzdłuż radialnej kolumny, prostopadłej do powierzchni kory, wykazują jednakową wrażliwość na tony o określonej częstotliwości. Kolumny komórek reprezentujące taką samą selektywność na częstotliwość dźwięków, wyrzutowane na powierzchnię kory tworzą struktury liniowe (ang. isofrequency lines). W cytowanych wcześniej pracach elektrofizjologicznych określono, że linie te biegną w kierunku grzbietowobrzusznym, a więc prostopadle do gradientu linii reprezentacji wysokich i niskich częstotliwości (Ryc. 2). W eksperymentalnych pracach MERZENICHA i współaut. (1977) oraz MIDDLEBRO-OKSA i ZOOKA (1983), w których łączono technikę elektrofizjologiczną ze znakowaniem połączeń neuronalnych, badana była również organizacja połączeń wzgórzowo-korowych związana z analizą interakcji obuusznej tonów określonej częstotliwości. Mapowanie mikroelektrodami pola AI kory słuchowej w mózgu kota, ujawniło istnienie wydzielonych pasm korowych, tak zwanych "pasm interakcji obuusznej", związanych z układem grup neuronów różnie reagujących na drażnienie tonami jednego lub obu uszu. Podobnie jak w strukturach podkorowych drogi słuchowej, drażnienie obu uszu tonami tej samej częstotliwości, może wyzwalać w neuronach korowych reakcję "sumacyjna". Taką odpowiedź neuronalną określano jako pobudzeniowo/po- budzeniową (E/E). Jeżeli ipsilateralne pobudzanie jednego ucha tłumiło kontralateralną odpowiedź neuronów korowych, wówczas ten typ odpowiedzi nazwano pobudzeniowo/hamującą (E/I). Systematyczne penetracje mikroelektrodowe pola AI kory słuchowej ujawniły, że wydzielone pasma neuronów E/E i E/I ułożone są na przemian, mniej więcej pod kątem prostym do korowych linii reprezentacji częstotliwości (Ryc. 5). Pasma interakcji obuusznej najlepiej wyrażone były w brzusznej części pola AI. Iniekcje substancji znakujących ograniczone do poszczególnych pasm interakcji obuusznej wykazały, że są one związane z projekcją wydzielonych populacji neuronów blaszek MGB reprezentujących tony określonej częstotliwości. Jednakże projekcja do pasm neuronów E/E i E/I pochodzi z nieco innych części jądra brzusznego MGB (patrz art. M. MALINOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU).



Ryc. 5. Schemat układu przestrzennego korowych linii reprezentacji częstotliwości (ang. isofrequency line) i pasów korowych "interakcji obuusznej" w korze słuchowej pola AI, w mózgu kota.

Korowe linie reprezentacji częstotliwości pokazano jako pionowe linie przerywane, a cyfry naniesione powyżej oznaczają wartości częstotliwości w kHz. Prostopadle do nich zaznaczono leżące naprzemian (E/E i E/I) korowe pasy "interakcji obuusznej". Ryc. zmodyfikowana, według ME-RZENICHA i współaut. (1977).

W badaniach BOWMANA i OLSONA (1988), w których wykorzystano technikę wstecznego transportu aksonalnego substancji znakujących (od zakończeń aksonalnych do perikarionu), określony został rozkład wzgórzowych połączeń neuronalnych w zakręcie ektosylwiusza kory słuchowej mózgu kota. Rozkład zakończeń aksonalnych z poszczególnych jąder wzgórza tworzy nieco odmienny, jak u gryzoni wzór projekcji, zachowując jednak środkowe położenie pól tonotopowych w stosunku do peryferycznie usytuowanych obszarów nie-tonotopowych kory słuchowej. Autorzy wyróżnili trzy obszary kory w zakręcie ektosylwiusza, które otrzymują projekcję z różnych jąder wzgórza. Pierwszy obszar kory odpowiada tonotopowym polom korowym i otrzymuje dominującą projekcję z części brzusznej MGB. W pośrednim pasie kory, leżącym wzdłuż tylnego zakrętu ektosylwiusza, jak również w zewnętrznym pasie kory, leżącym najbardziej ku tyłowi, w sąsiedztwie bruzdy suprasylwiusza, kończą się aksony części nietonotopowej MGB i jąder wzgórza położonych przyśrodkowo i grzbietowo w stosunku do MGB oraz z jąder boczno-tylnych wzgórza. W tym obszarze wzgórza ma miejsce konwergencja informacji słuchowej i wzrokowej. Należy przypuszczać, że pośredni i zewnętrzny pas korowy, stanowiące obszar projekcji z tych jąder, to kora o charakterze asocjacyjnym.

U naczelnych rozkład połączeń wzgórzowokorowych zachowuje podobny układ, jak u mię-

sożernych i gryzoni, zgodny z proponowanym podziałem na dwa systemy funkcjonalne. Najnowsze dane RAUSCHECKERA i współpracowników (1997) uzyskane u małp rezusów, metodami wstecznego transportu aksonalnego barwników fluorescencyjnych, pokazują, że tonotopowe pola korowe AI i R otrzymują aksony neuronów zlokalizowanych w jądrach: brzusznym, grzbietowym i przyśrodkowym MGB. Natomiast projekcja do pola CM pochodząca z tego kompleksu wzgórzowego jest znacznie słabsza i bierze początek z niewielkiego bocznego obszaru jądra grzbietowego oraz z jądra przyśrodkowego. Drugi system funkcjonalny związany jest z kora asocjacyjną leżącą u małp na powierzchni górnego zakrętu skroniowego. Ostatnie badania połączeń tego obszaru korowego (KOSMAL i współaut. 1997) wykazały, że wzdłuż przedniobrzusznej osi zakrętu skroniowego obserwuje się zmniejszający się gradient projekcji wzgórzowo-korowej z jąder tak zwanych "słuchowych" MGB. Równolegle do tego obserwuje się wzrastający gradient połączeń wzgórzowych pochodzących z jąder asocjacyjnych. Tak więc u rezusów obszarem korowym związanym najsilniej z jądrami asocjacyjnymi wzgórza jest przednia część zakrętu skroniowego. W polach korowych leżących w skrajnie przedniej części górnego zakrętu skroniowego (Pro, Ryc. 4), jak też w głębi bruzdy skroniowej górnej ma miejsce konwergencja połączeń neuronalnych pochodzących z asocjacyjnych obszarów wzgórza, jak też konwergencja informacji różnych modalności docierających tu drogą połączeń korowo-korowych. Tak więc kora ta stanowi pole asocjacyjne wyższego rzędu, gdzie ma miejsce integracja informacji polisensorycznej z różnych źródeł.

Interesujące dane o rozkładzie wzgórzowych zakończeń aksonalnych w warstwach korowych uzyskano w badaniach immunocytochemicznych układu słuchowego rezusów, na obecność białek wiążących wapń (parvalbuminy i kalbindyny — 28 kDa). Rozkład zakończeń aksonalnych znakowanych immunohistochemicznie na obecność parvalbuminy wykazuje gradient gęstości zgodny z rozkładem połączeń wzgórzowo-korowych, identyfikowanym opisanymi powyżej metodami. Największe skupienie znakowanych immunohistochemicznie włókien pokrywa się z tonotopowymi polami AI i R jak też z cytoarchitektonicznym obszarem "koniocortex". Wokół tej centralnie położonej strefy obserwowano pola o zmniejszającej się gęstości zakończeń aksonalnych znakowanych na obecność parvalbuminy, aż do całkowitego zaniku aktywności w przednio-brzusznej części kory (Jones i współaut. 1995). Zakończenia

aksonalne układają się w środkowych warstwach korowych w nieregularne skupiska będące wynikiem nierównomiernego rozkładu połączeń neuronalnych, charakterystycznych dla projekcji z tonotopowych jąder wzgórza.

Jak wykazały reakcje immunohistochemiczne, najliczniejsza populacja neuronów charakteryzujących się dodatnią reaktywnością na parvalbuminę zgrupowana była w obszarze brzusznym MGB. W pozostałych jądrach MGB obserwowano przemieszane populacje neuronów znakowanych zarówno na obecność parvalbuminy, jak i kalbindyny (MOLINARI i współaut. 1995). Aksony neuronów kalbindyno-pozytywnych kończą się w korowej warstwie I (HAS-HIKAWA i współaut. 1995). Wynik mówiący o istnieniu różnych populacji neuronów w MGB jest zgodny z danymi uzyskanymi innymi metodami i być może populacje te stanowią morfologiczne podłoże funkcjonalnie różnych systemów drogi słuchowej. Wykonując iniekcję enzymu peroksydazy chrzanowej do pierwszej warstwy korowej u kota w polu AI, MITANI i współaut. (1987) znaleźli wstecznie znakowane neurony w różnych, nie-tonotopowych jądrach MGB. Wielkości ciał komórkowych tych neuronów były statystycznie mniejsze, niż te dające połączenia do warstwy IV. W badaniach elektrofizjologicznych stwierdzono, że neurony projekcji do warstwy I są wolnoprzewodzące. Hipotetycznie mogą one pobudzać nieliczne neurony znajdujące się w warstwie I kory słuchowej, ale jest bardziej prawdopodobne, że modulują one aktywność neuronów warstw niższych wysyłających dendryty szczytowe do warstwy I. W taki sposób mogą one wpływać na aktywność wszystkich typów neuronów korowych: interneuronów szczególnie warstwy II, jak też komórek piramidowych warstw II, III i V. Biorąc pod uwagę miejsca zakończeń aksonalnych w warstwach korowych można przypuszczać, że populacja neuronów immunopozytywnych na parvalbuminę przekazuje informację słuchową dotyczącą podstawowej charakterystyki dźwięków, natomiast funkcją neuronów kalbindyno-pozytywnych jest modulacja tej informacji.

PROJEKCJE ZE STRUKTUR PODKOROWYCH LEŻĄCYCH POZA WZGÓRZEM

Metody immunohistochemiczne zastosowane w badaniach kory słuchowej u małp ujawniły cztery systemy projekcji pochodzące z neuronów struktur podkorowych, o określonym charakterze neurochemicznym (CAMPBELL i współaut. 1987). Pierwsza projekcja bierze początek w neuronach cholinergicznych jądra podstaw-

nego Meynerta. Końcowe rozgałęzienia aksonów cholinergicznych zostały ujawnione w reakcji immunohistochemicznej na obecność ChAT — enzymu syntetyzującego acetylocholinę, specyficznie występującego w neuronach cholinergicznych i ich wypustkach. Rozkład aktywności elementów morfologicznych zawierających ChAT wykazuje w korze słuchowej związek z warstwą I i IV. Warstwa I zawiera gęstą sieć cienkich, bogato rozgałęzionych włókien cholinergicznych tworzący zewnętrzny pas aktywności. Drugi pas cholinergicznych zakończeń aksonalnych skupiony był w warstwie IV i dolnej części warstwy III. Warstwa IV wydaje się być w korze słuchowej najsilniej zaopatrywana w unerwienie cholinergiczne. Pozostałe warstwy, a szczególnie warstwa V i VI są bardzo ubogie w zakończenia włókien cholinergicznych. Silna immunoreaktywność ChAT-pozytywnych zakończeń aksonalnych w warstwach I i IV pokrywa się z lokalizacją zakończeń aksonów wzgórzowo-korowych pochodzących z MGB. Konwergencja połączeń cholinergicznych i wzgórzowych w tych samych warstwach korowych sugeruje udział acetylocholiny w przetwarzaniu informacji słuchowej przekazywanej przez jądra wzgórza do kory.

Druga projekcja pozawzgórzowa bierze początek w neuronach serotoninergicznych (5HT) jąder szwu, leżących w linii środkowej rdzenia przedłużonego i mostu. Immunopozytywne włókna serotoninergiczne obserwowane były we wszystkich warstwach kory słuchowej, w postaci gęstych splotów końcowych. Jedyne różnice w ich rozkładzie w warstwach korowych dotyczyły kierunku przebiegu i średnicy pojedynczych włókien. W warstwie I, podobnie jak w warstwach V i VI, włókna układają się równolegle lub skośnie do powierzchni kory, natomiast w warstwie III dominuje układ promienisty włókien, prostopadły do powierzchni kory, charakterystyczny dla wszystkich włókien tej warstwy. Równomierny rozkład zakończeń serotoninergicznych we wszystkich warstwach korowych sugeruje, że tworzą one zakończenia synaptyczne na dendrytach komórek piramidowych tej kory.

Włókna noradrenergiczne (NA) trzeciej projekcji ujawnione zostały poprzez reakcję immunohistochemiczną na b-hydroksylazę dopaminy (DBH). Projekcja ta pochodzi z noradrenergicznych neuronów miejsca sinawego mostu. Gęstość DBH-immunopozytywnych włókien w korze słuchowej była znacznie niższa niż poprzednich dwóch systemów, cholinergicznego i serotoninergicznego. Największe skupienie tych włókien obserwowano w zewnętrznej warstwie ziarnistej II oraz w warstwach V i VI, natomiast najmniej było ich w warstwie IV. Nieliczne włókna warstwy III zachowują układ promienisty, natomiast w głębokich warstwach korowych włókna te biegną skośnie w stosunku do powierzchni kory.

Włókna czwartej, dopaminergicznej (DA) projekcji biorą początek w neuronach struktur śródmózgowia: strefy brzusznej nakrywki oraz istoty czarnej. Projekcję tę ujawniono metodą immunohistochemiczną używając specyficznego przeciwciała na hydroksylazę tyrozyny (TH). W korze słuchowej małp niezbyt liczne włókna dopaminergiczne miały rozkład odmienny od poprzednio opisanych systemów projekcji. Znaczną gęstością włókien wykazujących obecność TH wyróżnia się warstwa I korowa. Ponadto w głębokich warstwach korowych: V i VI obserwowano niezbyt liczne, skośnie biegnące włókna. W rozkładzie włókien dopaminergicznych obserwowano wyraźny gradient przednio-tylny zmniejszającej się gęstości zakończeń aksonalnych. Można więc przypuszczać, że przednie pola kory słuchowej są znacznie lepiej zaopatrywane przez system włókien dopaminergicznych niż pola tylne.

Mniejsza gęstość włókien noradrenergicznych i dopaminergicznych sugeruje, że unerwiają one mniej liczną populację neuronów korowych jak dwa poprzednie systemy. Układ włókien noradrenergicznych i dopaminergicznych w górnych warstwach korowych wskazuje na to, że mogą one docierać do dendrytów szczytowych neuronów piramidowych warstw nadziarnistych, podczas gdy skośny układ tych włókien w dolnych warstwach kory może sugerować, że ich miejscem docelowym są dendryty podstawne komórek piramidowych tych warstw. Tak więc każda z czterech projekcji ze struktur poza wzgórzowch może mieć inne znaczenie funkcjonalne w przetwarzaniu i modulowaniu informacji słuchowej.

POŁĄCZENIA KOROWE BIEGNĄCE DO PÓŁKULI PRZECIWLEGŁEJ (SPOIDŁOWE)

Szczególny system połączeń korowo-korowych stanowią połączenia biegnące pomiędzy polami kory słuchowej obu półkul. Ogólną zasadą u wszystkich badanych dotychczas gatunków ssaków są silne połączenia pomiędzy homotopowymi (jednoimiennymi) polami korowymi obu półkul mózgowych i słabsze połączenia z obszarami heterotopowymi. Połączenia spoidłowe biegną równolegle w obu kierunkach, jednakże lokalizacja neuronów macierzystych tej projekcji i zakończeń aksonalnych neuronów półkuli przeciwległej nie pokrywają się. Badając połączenia spoidłowe kory słuchowej

kota, CODE i WINER (1985) wykonywali iniekcje HRP-WGA w różnych punktach pierwszorzędowej kory słuchowej. W wyniku dokomórkowego transportu aksonalnego tej substancji uzyskali dane o lokalizacji i typach neuronów biorących udział w tworzeniu połączeń spoidłowych. Znakowane neurony macierzyste połączeń spoidłowych obserwowane były w trzech warstwach III, V i VI kory słuchowej przeciwległej do iniekcji. Większość neuronów tworzących te połączenia grupowało się w warstwie III, natomiast neurony warstw V i VI wyznakowane były mniej licznie. Porównując kontury wyznakowanych neuronów i budowę dystalnych części dendrytów z obrazem i klasyfikacją neuronów opracowaną wcześniej w metodzie Golgi'ego, autorzy określili typy neuronalne tworzące połączenia spoidłowe. Zgodnie z uzyskanymi danymi stwierdzono, że są to głównie neurony piramidowe (65%). W badaniach tych zidentyfikowano również neurony nie-piramidowe wysyłające aksony do półkuli przeciwległej. Były to głównie neurony dwu- i wielobiegunowe. Identyfikacja neuronów nie-piramidowych o tak długim aksonie stanowi nową i zaskakującą informację w świetle dotychczasowej wiedzy o ich budowie i funkcji. Uważano bowiem, że aksony neuronów nie-piramidowych tworzą jedynie krótkie połączenia śródkorowe.

Zakończenia aksonalne połączeń spoidłowych, znakowane H3-proliną, obserwowane by-

ły w środkowych warstwach korowych w postaci nieregularnie rozmieszczonych skupisk, tworzących podobny wzór jak zakończenia połączeń wzgórzowo-korowych (IMIG i BRUGGE 1978), (Ryc. 6, jasne plamy). Neurony macierzyste tych połączeń ułożone były również w nieregularne grupy w III i dolnych (V, VI) warstwach korowych przeciwległej, homolateralnej kory słuchowej. Pojawiło się pytanie, czy podobnie jak w projekcji wzgórzowo-korowej, niejednorodny rozkład grup komórek macierzystych i ich zakończeń aksonalnych w półkuli przeciwległej może być związany z układem neuronów korowych linii reprezentacji częstotliwości, jak też pasm interakcji obuusznej. Hipotezę tę udowodniono w doświadczeniu (IMIG i BRUGGE 1978), w którym testowano rozkład neuronów reprezentacji interakcji obuusznej metodami elektrofizjologicznymi z równoczesnym znakowaniem zakończeń aksonalnych poprzez iniekcję H3-proliny w kontralateralnym polu AI. Pokazano, że zakończenia aksonalne tworzą w korze szerokie kolumny widoczne w formie jasnych plam na skrawkach histologicznych ciętych prostopadle do powierzchni kory (Ryc. 7). Analiza rozkładu zakończeń aksonalnych neuronów typu E/E oraz E/I, wykazuje, że grupy neuronów E/E, charakteryzujących się reakcją "sumacyjną", otrzymują intensywną projekcję z półkuli przeciwległej (Ryc. 7, jasne plamy), natomiast reprezentacja neuronów E/I otrzymuje



Ryc. 6. Zakończenia aksonalne połączeń spoidłowych pola AI mózgu kota, tworzą nieregularne struktury widoczne jako jasne plamy (ang. patches) na przekrojach stycznych do powierzchni kory (na poziomie III i IV warstwy korowej).

Metoda znakowania zakończeń aksonalnych H3-proliną. AES — przednia bruzda ektosylwiusza; PES — tylna bruzda ektosylwiusza; SS — bruzda suprasylwiusza. Ryc. zmodyfikowana, według IMIGA i BRUGGE'A (1978).

słabą projekcję z półkuli przeciwległej (Ryc. 7, ciemne przerwy pomiędzy jasnymi plamami). Nowsze badania połączeń spoidłowych (ROMAN-SKI i LE DOUX 1993b) prowadzone metodą PHA-L w korze skroniowej szczura, wykazały ponadto odmienny rozkład zakończeń aksonalnych pól homo- i heterotopowych. W przypadkach silnych połączeń spoidłowych pól homotopowych końcowe rozgałęzienia aksonalne neurony krótkoaksonalne. Następne etapy mają miejsce w przyległych polach asocjacyjnych jednomodalnych i wreszcie w korowych polach wielomodalnych. Ich podłożem morfologicznym są połączenia neuronalne utworzone głównie przez neurony piramidowe środkowych warstw korowych i ich horyzontalnie biegnące aksony. Udział neuronów poszczególnych warstw korowych w tworzeniu tych połączeń jest różny i



Ryc. 7. Relacja pomiędzy kolumnami znakowanych zakończeń aksonalnych połączeń spoidłowych (jasne plamy), pokazanych na skrawkach czołowych ciętych prostopadle do powierzchni kory, w polu AI kory słuchowej kota (metoda znakowania H3-proliną) a rozkładem kolumn "interakcji obuusznej" wyznaczonych metodą elektrofizjologiczną.

Strzałki z literami A–E oznaczają miejsca, gdzie wykonano mikrouszkodzenia elektrodami celem zaznaczenia granic penetracji elektrodowych. Kolumny zakończeń aksonalnych tworzących silne połączeia spoidłowe (jasne plamy) oraz kolumny "sumacyjnych" reakcji neuronalnych korowych pasm interakcji obuusznej (A–B, C–D) pokrywają się, pozostawiając przerwy wolne od znakowań i reakcji neuronów na pobudzenie obuuszne. Ryc. zmodyfikowana, według IMIGA i BRUGGE'A (1978).

tworzą kolumnę obejmującą wszystkie warstwy korowe (I-VI). Końcowe rozgałęzienia aksonów biegnących pomiędzy polami heterotopowymi rozgałęziają się bardziej obficie w górnych warstwach korowych I-III i znacznie słabiej w głębszych warstwach korowych V i VI.

NEURONY POŁĄCZEŃ WEWNATRZ-KOROWYCH

Opracowanie informacji słuchowej w korze skroniowej odbywa się w kilku etapach. Pierwszy etap stanowi pierwszorzędowa kora słuchowa z tonotopową organizacją połączeń wzgórzowo-korowych. Wewnątrz pól tonotopowych, jak też w mniejszym stopniu w pozostałych polach kory słuchowej (obszar "koniocortex"), podstawowym elementem opracowania informacji słuchowej są połączenia utworzone przez zależy od stopnia rozwoju filogenetycznego kory skroniowej u danego gatunku.

W badaniach struktury komórkowej pierwszorzędowej kory słuchowej najlepiej opisano korę mózgu kota (WINER 1984a, b, c) w oparciu o metodę impregnacji srebrowej (metoda Golgi-'ego), która ukazuje strukturę całego neuronu, łącznie z jego wypustkami dendrytycznymi i aksonem. Poszczególne typy neuronów określane są na podstawie charakterystycznych cech budowy wypustek dendrytycznych i aksonalnych. Autor klasyfikuje wszystkie neurony tej kory na piramidowe i nie-piramidowe. Neurony nie-piramidowe (WINER 1984a) nie tworzą w korze słuchowej kota wyraźnej warstwy IV, tak jak ma to miejsce w mózgach naczelnych, lecz są one wtrącone pomiędzy ciała komórek piramidowych warstwy III i V. Najliczniejsze w korowych warstwach ziarnistych są krótkoaksonalne neurony z dendrytami często ułożonymi w pęczki (ang. tufted neurons). Dendryty tych komórek jak też komórek dwubiegunowych tworzą cylindryczną formę usytuowaną prostopadle do powierzchni kory i stanowią znaczący element organizacji kolumn korowych. Rozgałęzienia aksonalne mogą mieć kilka miejsc docelowych: 1) mogą dochodzić do dendrytów podstawnych i części proksymalnych dendrytu szczytowego komórek piramidowych leżących w warstwie III, 2) do dendrytów szczytowych komórek piramidowych warstwy V (Ryc. 8, patrz krótkie strzałki), 3) mogą tworzyć odgałęzienie wsteczne, biegnące do ciała komórki macierzystej oraz 4) mogą rozgałęziać się w pobliżu, w warstwie IV. Neurony te tworzą więc wewnątrz-



Ryc. 8. Neurony pierwszorzędowej kory słuchowej mózgu kota: mały neuron nie-piramidowy typowy dla warstwy IV, oraz neurony piramidowe warstw III i V.

Akson komórki nie-piramidowej tworzy wewnątrz-korowe połączenie poprzez wstępujące i zstępujące rozgałęzienia biegnące równolegle do szczytowego dendrytu komórki piramidowej warstwy V. Schemat obszaru kory słuchowej w przekroju czołowym ilustruje lokalizację neuronów w korze. Metoda Golgiego. Ryc. zmodyfikowana, według WINERA (1984a). korowe połączenia pomiędzy warstwami tego samego pola korowego.

Neurony piramidowe (WINER 1984c) skupiają się przede wszystkim w warstwach III i V (Ryc. 3 i 8). Podczas, gdy neurony warstwy III związane są przeważnie z tworzeniem połączeń pomiędzy polami korowymi tej samej i przeciwległej półkuli, to główną funkcją komórek warstwy V jest projekcja do odległych struktur korowych i podkorowych, a tylko nieliczne z nich tworzą połączenia wewnątrz-korowe. W korze słuchowej kota, WINER zidentyfikował pięć typów komórek piramidowych. Najczęściej spotykanym typem w warstwie III są neurony piramidowe średniej wielkości (Ryc. 8), których dendryty szczytowe mogą sięgać warstwy I. Aksony tych neuronów schodzą poprzez warstwę III w kierunku istoty białej mózgu natomiast ich kolaterale kierują się do warstwy IV i ku powierzchni kory. Ponadto ich wtórne odgałęzienia tworzą gęstą sieć horyzontalnie ułożonych włókien. Tak wiec możemy powiedzieć, ze neurony piramidowe warstwy III mają dwojakiego rodzaju funkcję, jako neurony lokalnych połączeń wewnątrz-korowych, jak też neuronów tworzących odległe projekcje. Oprócz opisanych powyżej, autor wyróżnia w III warstwie kory słuchowej zmodyfikowany typ neuronów piramidowych — tak zwane komórki gwiaździste. Rozróżnia dwie ich formy: jedną z licznymi kolcami i wyrostkami dendrytycznymi, natomiast drugą formę stanowią neurony o gładkich dendrytach. Ich cienkie i długie dendryty ułożone są sferycznie, a pole dendrytyczne może obejmować duży obszar, od warstwy V do I. Aksony tych neuronów tworzą krótkie połączenia w najbliższym sąsiedztwie ciała neuronu.

POŁĄCZENIA KOROWE TEJ SAMEJ PÓŁKULI (IPSILATERALNE)

Iniekcje substancji znakujących aksony ujawniły, że pierwszorzędowe pola kory słuchowej mają korowe połączenia wyłącznie z polami sąsiednimi. Informacja słuchowa kieruje się systemem krótkich aksonów od pierwszorzędowych pól korowych do pól asocjacyjnych wyższego rzędu. Na podstawie wyników badań połączeń wewnątrz-korowych w korze skroniowej naczelnych, GALABURDA i PANDYA (1983) opracowali koncepcję hierarchii pól korowych i organizacji połączeń stanowiących podłoże kolejnych etapów opracowywania informacji słuchowej. Cztery kolejne etapy przesyłania informacji słuchowej pomiędzy wyróżnionymi polami cytoarchitektonicznymi wzdłuż każdego pasa (Ryc. 4A, B) wykazuje podobny układ połączeń. Aksony biegnące od pola AI lub z pól korowych położonych bliżej tej kory, biorą początek z neuronów warstwy III, i kończą się w formie kolumn, w warstwach III i IV sąsiedniego, dalszego w odniesieniu do AI pola korowego. Natomiast połączenia zwrotne biorą początek w neuronach warstw V i VI, a kończą się w górnych warstwach korowych, głównie warstwie I pola bliższego w odniesieniu do AI. Tak więc główny nurt przepływu informacji słuchowej w kierunku kolejnych pól asocjacyjnych prowadzi poprzez środkowe warstwy korowe, podczas gdy połączenia zwrotne dochodzą do warstw powierzchniowych kory i wydają się mieć znaczenie modulujące.

Słuchowa kora asocjacyjna naczelnych jest również źródłem długich połączeń korowych włączających informację słuchową do systemów opracowania informacji polimodalnej jak też obszarów korowych związanych z procesami pamięci. Przede wszystkim należy wspomnieć o połączeniach kory skroniowej z asocjacyjną korą płata czołowego, filogenetycznie najmłodszym obszarem korowym, nadrzędnym w stosunku do funkcji poznawczych wyższego rzędu, przechowującym ślady pamięciowe procesów poznawczych, jak też włączonym w planowanie różnych form aktywności, w tym aktywności ruchowej. Silna konwergencja połączeń neuronalnych o różnej funkcji, a przede wszystkim połączenia skroniowo-czołowe, stanowiły morfologiczne podłoże pojawienia się w dalszym procesie filogenezy dwóch ośrodków mowy w mózgu ludzkim, słuchowego ośrodka mowy Wernicke'go w płacie skroniowym oraz ośrodka ruchowego Broca w płacie czołowym. Połączenia skroniowo-czołowe u naczelnych rozwijają się w dość wczesnej fazie opracowywania informacji słuchowej, bo już w jednomodalnych obszarach asocjacyjnej kory słuchowej górnego zakrętu skroniowego. Rozkład połączeń skroniowo-czołowych świadczy o znaczącym zróżnicowaniu czynnościowym kory górnego zakrętu skroniowego i był podstawą do wydzielenia w asocjacyjnej korze słuchowej tego zakrętu trzech obszarów asocjacyjnych (AAI, AAII, AAIII, Ryc. 9A). Każdy z nich tworzy połączenia neuronalne kończące się w innym obszarze kory przedczołowej (PANDYA i YETERIAN 1985). Projekcja górnego obszaru asocjacyjnego (AAI) kończył się w grzbietowej części kory przedczołowej, położonej wokół bruzdy łukowatej (AS, Ryc. 9B). Projekcja z środkowego obszaru asocjacyjnego (AAII), kończy się nieco niżej i ku przodowi, w korze przedczołowej położonej po obu stronach bruzdy głównej (PS, 9B). Natomiast dolny słuchowy obszar asocjacyjny (AAIII) wysyła połączenia do kory przedczołowej powierzchni przyśrodkowej i oczodołowej (Ryc. 9B).

Połączenia neuronalne biegnące do kory płata czołowego, jak też połączenia kierujące się do kory polimodalnej (asocjacyjnej wyższego rzędu) położonej w głębi górnej bruzdy skroniowej i w biegunie płata skroniowego, odgrywają istotna rolę w kojarzeniu informacji słuchowej z informacją wzrokową, która jest opracowywana w polach asocjacyjnych leżących u naczelnych w przyległej, dolnej części zakrętu skroniowego. Z obszarów asocjacyjnych kory skroniowej informacja słuchowa przekazywana jest dalej do struktury układu limbicznego, ciała migdałowatego (KOSMAL i współaut. 1997), gdzie ma miejsce dalsza konwergencja informacji sensorycznych, węchowej, czuciowej i wzrokowej, docierających tam podobnie jak informacja słuchowa, wielosynaptycznymi drogami projekcji korowej (AGGLETON i MISHKIN 1986). W ciele migdałowatym określane jest znaczenie emocjonalne napływających informacji. Z drugo- i trzeciorzędowej asocjacyjnej kory słuchowej biegną również połączenia korowe do kory limbicznej zakrętu obręczy (CING, Ryc. 9D), położonej na powierzchni przyśrodkowej półkuli mózgu oraz do kory obszaru parahipokampalnego i kory śródwęchowej, leżących na powierzchni podstawnej półkul. Te ostatnie stanowią obszar korowy, którego neurony tworzą silne połączenia ze starą korą hipokampa, strukturą odpowiedzialną za analizę przestrzenną otoczenia w którym zwierzę, czy też człowiek przebywa.

W korze słuchowej mięsożernych i gryzoni projekcja korowa zachowuje tę samą, co u naczelnych sekwencję połączeń pomiędzy polami, od kory pierwszorzędowej, poprzez pola asocjacyjne pierwszo- i drugorzędowe, ale nie wykazuje tak wyraźnej segregacji połączeń w obu kierunkach (ROUILLER i współaut. 1991, WIN-GUTH i WINER 1986). U gryzoni, a jeszcze wyraźniej u miesożernych obserwuje się zaledwie tendencję organizowania wewnątrz-korowych połączeń według schematu opisanego u naczelnych. Podobnie długie połączenia korowe sa znacznie uboższe niż u naczelnych. Np. pola asocjacyjne słuchowej kory położonej w brzusznej części zakrętu ektosylwiusza i tylnego zakrętu skroniowego w mózgu psa, nie tworzą bezpośrednich połączeń z korą czołową, natomiast połączenia takie obserwowane były pomiędzy przednią częścią zakrętu sylwiusza a grzbietowo-boczną korą przedczołową (MAR-KOW-RAJKOWSKA i KOSMAL 1987). Jest to wiec połączenie pośrednie, utworzone przez kilka kolejnych neuronów.

Tak więc kolejne fazy opracowywania informacji słuchowej w korze skroniowej przebiegają począwszy od pierwszorzędowej kory słucho-



Ryc. 9. Schematy połączeń korowych trzech obszarów asocjacyjnych (AA1, AA2 i AA3) kory słuchowej małp, położonych w górnym zakręcie skroniowym, pomiędzy bruzdami: boczną (LF) i skroniową górną (STS).

A. Rozkład połączenia trzech obszarów asocjacyjnych z asocjacyjną korą czołową. PS — bruzda główna; AS — bruzda czołowa; OS — bruzda oczodołowa. **B.** Rozkład połączeń trzech obszarów asocjacyjnych z korą polimodalną głębi bruzdy skroniowej górnej. **C.** Rozkład połączeń trzech obszarów asocjacyjnych z korą limbiczną parahipokampalną (TH, ENTO) oraz korą zakrętu obręczy (CING). Ryc. zmodyfikowana, według PANDYA I YETERIANA (1985).

wej, ku polom asocjacyjnym jednomodalnym i dalej wielomodalnym. Podłożem morfologicznym opracowywania tej informacji w pierwszorzędowej korze słuchowej jest układ topograficzny zakończeń aksonalnych neuronów wzgórzowo-korowych tworzących mapę tonotopową dźwięków określonej częstotliwości i intensywności, jak też korowych pasm interakcji obuusznej. Organizacja połączeń neuronów krótkoaksonalnych, pomiędzy warstwami korowymi, stanowi podstawę opracowywania informacji słuchowej w pojedynczym polu korowym, określonym na podstawie jego cech funkcjonalnych i morfologicznych. Połączenia neuronalne pomiędzy polami korowymi stanowią podłoże dalszego opracowania informacji słuchowej, zorganizowaną w oparciu o zasadę konwergencji i dywergencji połączeń pomiędzy polami asocjacyjnymi i polami polimodalnymi. Kierunek rozwoju filogenetycznego kory słuchowej, podobnie, jak innych obszarów sensorycznych, wyrażony jest znacznym rozwojem obszarów asocjacyjnych kory mózgowej, pojawianiem się licznych jednostek funkcjonalnych o coraz bardziej skomplikowanym układzie połączeń z wyraźnie zaznaczoną ich topografią.

CONNECTIVITIES WITHIN TEMPORAL CORTEX UNDERLYING AUDITORY INFORMATION PROCESSING

Summary

The auditory cortex, responsible for analysis and processing of auditory information, is situated on the lateral aspect of the temporal lobe. It is a differentiated structure which is divided into several fields. The number of fields depends on the level of evolutionary development of the neocortex of particular mammalian species as well as its morphological and functional properties. The functional characteristics of particular fields was described on the basis of electrophysiological experiments, whereas the anatomical features were characterised by cytoarchitectonic differentiation of the auditory cortex. The auditory information is analysed in the auditory cortex at several stages. The first stage consist of the primary auditory fields which are distinguished by precise topography of the thalamo-cortical connections, represented by the tonotopic map. At the next stages, the auditory information is sent to the first-, and second order of the association cortex. The number of cortical fields at these stages is different in various mammalian species. Finally, the auditory information converges with information of other modalities in associative polymodal fields, from which it is sent to limbic structures and higher, polymodal order of associative cortices. The morphological background of the main stream of cortical processing consists of cortico-cortical connections running through the middle cortical layers, from the primary auditory cortex toward the polymodal fields. The phylogenetic development of the auditory cortex is characterised by increasing differentiation of both cellular structure and cortical connectivity. In primates it is visualised by number of fields in the association cortex which has highly segregated forward and backward intracortical connections and significant projections into the frontal lobe cortex. The last one integrates the auditory information into the high order cognitive processes.

PIŚMIENNICTWO

- AGGLETON J. P., MISHKIN M., 1986. The amygdala: sensory gateway to the emotions. [W:] Emotion: theory, research, and experience, PLUTCHIK R. A., KELLERMAN H. (red.), Academic Press, Orlando str. 281–299.
- ANDERSEN R. A., KNIGHT P. L., M.ERZENICH M. M., 1980. The thalamocortical and corticothalamic connections of AI, AII, and the anterior auditory field (AAF) in the cat: evidence for two largely segregated systems of connections. J. Comp. Neurol. 194, 663–701.
- BOWMAN E. M., OLSON C. R., 1988. Visual and auditory association areas of the cat's posterior ectosylvian gyrus: thalamic afferents. J. Comp. Neurol. 272, 15–29.
- CAMPBELL M. J., LEWIS D. A., FOOTE S. L., M.ORRISON J. H., 1987. Distribution of choline acetyltransferase-, serotonin-, dopamine-b-hydroxylase-, tyrosine hydroxylaseimmunoreactive fibers in monkey primary auditory cortex. J. Comp. Neurol. 261, 209–220.
- CARPENTER M. B. 1985. Core text of neuroanatomy, wyd. Tracy T. M., Waverly Press, Baltimore.
- CODE R. A., WINER J. A., 1985. Commissural neurons in layer III of cat primary auditory cortex (AI): pyramidal and non-pyramidal cell input. J. Comp. Neurol. 242, 485– 510.
- GALABURDA A. M., PANDYA D. N., 1983. The intrinsic architectonic and connectional organization of the superior temporal region of the rhesus monkey. J. Comp. Neurol. 221, 169–184.
- HASHIKAWA T., MOLINARI M., RAUSELL E., JONES E. G., 1995. Patchy and laminar terminations of medial geniculate axons in monkey auditory cortex. J. Comp. Neurol. 362, 195–208.
- IMIG T. J., BRUGGE J. F., 1978. Sources and terminations of callosal axons related to binaural and frequency maps in primary auditory cortex of the cat. J. Comp. Neurol. 182, 637–660.
- JONES E. G., DELL'ANNA M. E., M.OLINARI M., RAUSELL E., HASHIKAWA T., 1995. Subdivisions of macaque monkey auditory cortex revealed by calcium-binding protein immunoreactivity. J. Comp. Neurol. 362, 153–170.
- Kosmal A., M.ALINOWSKA M., KOWALSKA D. M., 1997. Thalamic and amygdaloid connections of the auditory association cortex of the superior temporal gyrus in rhesus monkey (Macaca mulatta). Acta Neurobiol. Exp. 57, 165–188.
- MARKOW-RAJKOWSKA G., KOSMAL A., 1987. Organization of cortical afferents to the frontal association cortex in dogs. Acta Neurobiol. Exp. 47, 137–161.
- MERZENICH M. M., ROTH G. L., ANDERSEN R. A., KNIGHT P. L., COLWELL S. A., 1977. Some basic features of organization of the central auditory system. [W:] Psychophysics and Physiology of Hearing, EVANS E. F., WILSON J. P. (red.), Academic Press, London.
- MIDDLEBROOKS J. C., ZOOK J. M., 1983. Intrinsic organization of the cat's medial geniculate body identified by projections to binaural response-specific bands in the primary auditory cortex. J. Neurosci. 3, 203–224.
- MITANI A., ITOH K., M.IZUNO N., 1987. Distribution and size of thalamic neurons projecting to layer I of the auditory cortical fields of the cat compared to those projecting to layer IV. J. Comp. Neurol. 257, 105–121.

- MOLINARI M., DELL'ANNA M. E., RAUSELL E., LEGGIO M. G., HASHIKAWA T., JONES E. G. 1995. Auditory thalamocortical pathways defined in monkeys by calcium-binding protein immunoreactivity. J. Comp. Neurol. 362, 171– 194.
- PANDYA D. N., SANIDES F., 1973. Architectonic parcellation of the temporal operculum in rhesus monkey and its projection pattern. Z. Anat. Entwickl. Gesch. 139, 127– 161.
- PANDYA D. N., YETERIAN E. H., 1985. Architekture and connections of cortical association areas. [W:] Cerebral cortex, association and auditory cortices, PETERS A., JONES E. G. (red.), Plenum Press, New York 4: 3–61.
- RAUSCHECKER J. P., 1997. Processing of complex sounds in the auditory cortex of cat, monkey, and man. Acta Otolaryngol. 532, 34–38.
- RAUSCHECKER J. P., TIAN B., HAUSER M. 1995. Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex. Science 268, 111–114.
- RAUSCHECKER J. P., TIAN B., P.ONS T., MISHKIN M., 1997. Serial and parallel processing in rhesus monkey auditory cortex. J. Comp. Neurol. 382, 89–103.
- REALE R. A., IMIG T. J., 1980. Tonotopic organization in auditory cortex of the cat. J. Comp. Neurol. 192, 265– 291.
- ROMANSKI L. M., LE DOUX J. E. 1993a. Organization of rodent auditory cortex: Anterograde transport of PHA-L from Mgv to temporal neocortex. Cerebral Cortex 3, 499–514.
- ROMANSKI L. M., LE DOUX J.E., 1993b. Information cascade from Primary Auditory cortex to the amygdala: corticocortical and corticoamygdaloid projections of temporal cortex in the rat. Cerebral Cortex 3, 516–532.
- ROUILLER E. M., SIMM G. M., VILLA A. E. P., DE RIBAUPIERRE Y., DE RIBAUPIERRE F., 1991. Auditory corticocortical interconnections in the cat: evidence for parallel and hierarchical arrangement of the auditory cortical areas. Exp. Brain Res. 86, 483–505.
- TUNTURI A. R., 1950. Physiological determination of the boundary of the acoustic area in the cerebral cortex of the dog. Am. J. Physiol. 160, 395–401.
- TUNTURI A. R., 1962. Frequency arrangement in anterior ectosylvian auditory cortex of dog. Am. J. Physiol. 203, 185–193.
- VON ECONOMO C., KOSKINAS G. N., 1925. Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Springer, Berlin.
- WINER J. A., 1984a. Anatomy of layer IV in cat primary auditory cortex (AI). J. Comp. Neurol. 224, 535–565.
- WINER J. A., 1984b. The non-pyramidal cells in layer III of cat primary auditory cortex (AI). J. Comp. Neurol. 229, 512–530.
- WINER J. A., 1984c. The pyramidal neurons in layer III of cat primary auditory cortex (AI). J. Comp. Neurol. 229, 476–496.
- WINGUTH S. D., WINER J. A., 1986. Corticocortical connections of cat primary auditory cortex (AI): laminar organization and identification of supragranular neurons projecting to area AII. J. Comp. Neurol. 248, 36–56.
- WOOLSEY C. N., 1971. Tonotopic organization of the auditory cortex. [W:] Physiology of the auditory system, wyd.

Sachs M. B., National Educational Consultants, Baltimore 271–282.

- WOOLSEY C. N., WALZL E. M. 1942. Topical projection of nerve fibers from local regions of the cochlea to the cerebral cortex of the cat. Bull. Johns Hopkins Hosp. 71, 315– 344.
- WOOLSEY C. N., WALZL E. M. 1982. Cortical auditory area of Macaca mulatta and its relation to the second somatic sensory area (Sm II): determination by electrical excitation of auditory nerve fibers in the spiral osseous lamina and by click stimulation. [W:] Cortical Sensory Organization, WOOLSEY C. M. (red.), Humana Press, Clifton. N.Y. 3, 231–256.