

10 Λειτουργική οργάνωση του εγκεφάλου

10.1 Βασική λειτουργική ανατομική του εγκεφάλου	153	10.4 Εσωτερική αναπαράσταση του περιβάλλοντος	162
10.2 Αντίληψη	155	10.5 Λήψη απόφασης και ενέργεια	165
10.3 Νευρωνικά κυκλώματα	157		

Ο ανθρώπινος εγκέφαλος έχει μια περίπλοκη αλλά εξαιρετικά αποτελεσματική οργάνωση (Gazzaniga 1995, 1989). Σε όλο τον εγκέφαλο, τα νευρικά κύτταρα είναι περίπου το ίδιο τόσο μορφολογικά όσο και από άποψη λειτουργίας. Οι διασυνδέσεις και τα δίκτυα που προκύπτουν, είναι αυτά που αναδεικνύουν τις διαφορές στη λειτουργία μεταξύ των εγκεφαλικών περιοχών και αυτά που παράγουν τη συμπεριφορά αυτή καθαυτή (Mishkin 1993; Changeux and Dehaene 1993; Lewis and Oeth 1995). Έτσι, αυτή η **θεμελιώδης δομική απλότητα** υποστηρίζει μια **εξαιρετικά πολυπλοκότητα** μέσω των αστρονομικών αριθμών και της εκθετικής ισχύος. Το τελικό αποτέλεσμα, είναι πέρα από την τωρινή κατανόησή μας. Αυτό ισχύει ακόμη και για τα μεσαία επίπεδα (π.χ. κωδικοποίηση και αποθήκευση εξωτερικών ερεθισμάτων), πολύ περισσότερο δε για τα υψηλότερα (π.χ. συνείδηση). Κάποιες πλευρές της λειτουργίας του εγκεφάλου πιθανότατα να είναι πέρα όχι μόνο από την τωρινή μας κατανόηση που οφείλεται σε έλλειμμα γνώσης αλλά και πέρα από τη δυνατότητα κατανόησής μας ανεξάρτητα από τις διαθέσιμες πληροφορίες.

Οι **επτά παρακάτω βασικές αρχές** φαίνεται να διέπουν τη λειτουργική ανατομική του εγκεφάλου και την τοπογραφία του:

- Ανεξάρτητη αισθητηριακή και κινητική επεξεργασία.
- Σχετικός εντοπισμός και επιμερισμός των λειτουργιών. Οι διάφορες λειτουργίες εμφανίζουν εντόπιση, δηλαδή υπάρχουν περιοχές που ασχολούνται κυρίως εκείνες με τη συγκεκριμένη λειτουργία (π.χ. οπτικός φλοιός). Ωστόσο, η εξειδίκευση αυτή δεν αποκλειστική ούτε για την περιοχή ούτε για τη λειτουργία.
- Πλαγίωση και συμμετρία (ταυτόχρονη συμμε-

τρία-ασυμμετρία). Όπως και όσον αφορά την προηγούμενη αρχή, υπάρχει μια εντοπιστική κάθε λειτουργίας κυρίως στη δομή ενός από τα δύο ημισφαίρια (πλαγίωση) ωστόσο και το αντίθετο ημισφαίριο συμμετέχει καθοριστικά, με τις ίδιες περιοχές (συμμετρία).

- Οργάνωση σε ιεραρχικές και παράλληλες διαδικασίες επεξεργασίας της ίδιας εισερχόμενης πληροφορίας.
- Επικάλυψη της ίδιας λειτουργίας από διαφορετικές περιοχές. Η επικάλυψη αυτή είναι πιθανότατα υπόλειμμα της εξελικτικής διαδικασίας και καθώς ανώτερες και πιο εξελιγμένες δομές απέκτησαν τον έλεγχο μιας λειτουργίας, οι πιο αρχέγονες δεν τον απώλεσαν εντελώς.
- Επεξεργασία της ίδιας εισερχόμενης πληροφορίας σε διαφορετικά επίπεδα και με διαφορετικό τρόπο και σκοπό.
- Οικονομία της λειτουργικότητας. Η αρχή αυτή διασφαλίζει ότι τα μέρη του εγκεφάλου είναι τακτοποιημένα τοπογραφικά με τον καλύτερο δυνατό εργονομικό τρόπο και διασφαλίζεται η χαμηλότερη δυνατή κατανάλωση ενέργειας με την υψηλότερη δυνατή απόδοση. Αυτή η αρχή είναι αποτέλεσμα εξελικτικών πιέσεων οι οποίες λειτουργούν κατά το κοινώς λεγόμενο «τόσο-όσο».

10.1 Βασική λειτουργική ανατομική του εγκεφάλου

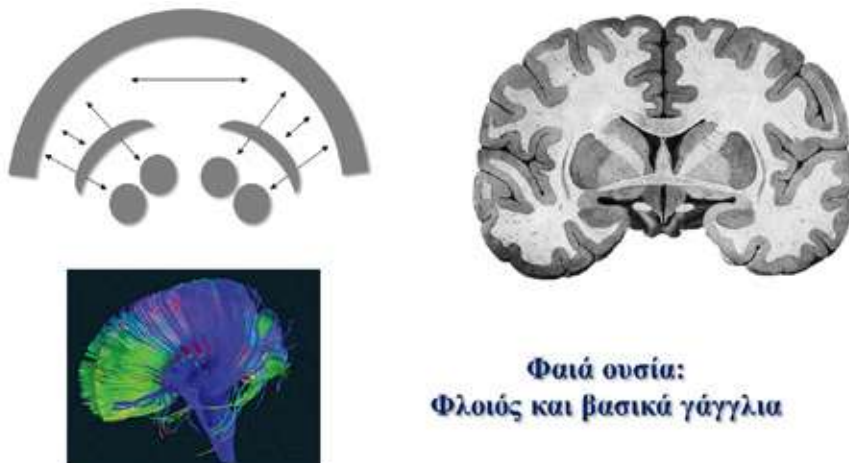
Η **βασική απλουστευτική λειτουργική περιγραφή** της κατασκευής του ανθρώπινου εγκεφάλου (Feneis and Dauber 2000; Kandel 2000; Putz and Pabst 2006; Standing 2016; Ungerleider 1995) είναι αυτή ενός

κράνους με σφαιρίδια στη βάση του (εικόνα 10.1). Τόσο το κράνος όσο και τα σφαιρίδια είναι φτιαγμένα από φαιά ουσία, ενώ ο χώρος μεταξύ τους που είναι ο εσωτερικός χώρος του κράνους είναι γεμάτος από λευκή ουσία. Το κράνος αντιστοιχεί στον φλοιό και τα σφαιρίδια στον θάλαμο, τον υποθάλαμο, την αμυγδαλή, τον ιππόκαμπο και τα βασικά γάγγλια (κερκοφόρο πυρήνα, κέλυφος και ωχρά σφαίρα). Η φαιά ουσία αποτελείται από τα κυτταρικά σώματα των νευρώνων, τα οποία είναι οι επεξεργαστές όπου η πληροφορία αναλύεται και γίνεται αντικείμενο επεξεργασίας, ενώ η λευκή ουσία αντιστοιχεί στους άξονες, οι οποίοι είναι τα καλώδια που συνδέουν τους διάφορους επεξεργαστές. Οι σφαίρες/βασικά γάγγλια ασχολούνται με πιο πρωτόγονες και πρωτογενείς διαδικασίες (βασικά συναισθήματα, ένστικτα, ζωτικές λειτουργίες και συντονισμό κίνησης), ενώ το κράνος/φλοιός ασχολείται με τις ανώτερες νοητικές λειτουργίες ειδικά στις μετωπιαίες περιοχές (λεπτομερής διαδικασία και ανάλυση, αφηρημένη σκέψη και σχεδιασμός). Ολόκληρος αυτός ο σχεδιασμός είναι εξαιρετικά εργονομικός, καθώς επιτρέπει την κυκλοφορία πληροφοριών με τον ταχύτε-

ρο, αποδοτικότερο και πιο οικονομικό δυνατό τρόπο.

Ένα σημαντικό χαρακτηριστικό της εγκεφαλικής οργάνωσης είναι ότι οι εισερχόμενες πληροφορίες **χιάζονται**, δηλαδή περνούν κατά το μεγαλύτερο μέρος τους στην αντίθετη πλευρά του εγκεφάλου και του νωτιαίου μυελού. Συνεπώς, οι αισθητηριακές και κινητικές δραστηριότητες διαμεσολαβούνται κυρίως από το εγκεφαλικό ημισφαίριο της αντίθετης πλευράς. Ο λόγος που συμβαίνει αυτό δεν είναι ακόμη κατανοητός, ενδεχομένως όμως να εξυπηρετεί την τήρηση μέγιστης απόστασης ανάμεσα στον κίνδυνο που αντιμετωπίζεται από το κινητικά κυρίαρχο ήμισυ του σώματος (δεξιό), και στο κυρίαρχο ημισφαίριο του εγκεφάλου (αριστερό). Ωστόσο, αυτό που είναι γνωστό, είναι πως αυτή η ασυμμετρία είναι πιο έντονη στον άνθρωπο σε σχέση με τα πρωτεύοντα και αυτό συμβαίνει λόγω της παρουσίας της πολύπλοκης και συμβολικής σκέψης και συμπεριφοράς.

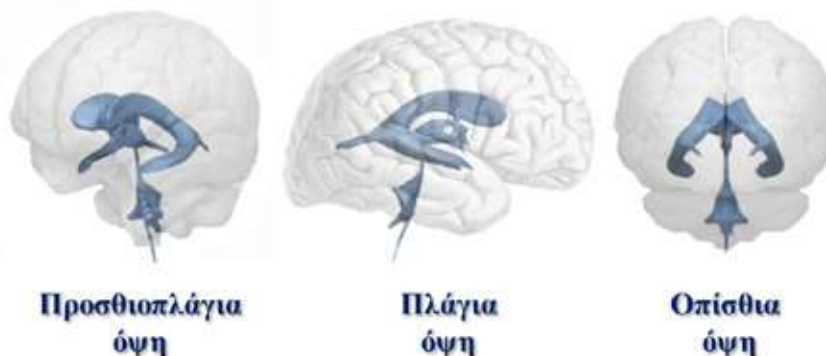
Οι κοιλίες του εγκεφάλου είναι μεγάλες κοιλότητες οι οποίες χρησιμεύουν ως σύστημα ψύξης και βοηθούν επίσης στην απομάκρυνση τοξικών και μεταβολικών αποβλήτων (εικόνα 10.2).



Φαιά ουσία:
Φλοιός και βασικά γάγγλια

Εικόνα 10.1 Βασική απλουστευτική λειτουργική απεικόνιση της κατασκευής του ανθρώπινου εγκεφάλου με τη μορφή αυτή ενός κράνους με σφαιρίδια στη βάση του (copyright KN Fountoulakis 2021)

Σύστημα κοιλιών του εγκεφάλου



Εικόνα 10.2 Το σύστημα των κοιλιών του εγκεφάλου (copyright KN Fountoulakis 2021)

» Βασική λειτουργική ανατομική του εγκεφάλου

- Κράνος με σφαιρίδια στη βάση του
- Φαιά ουσία: κυτταρικά σώματα των νευρώνων (επεξεργαστές)
- Λευκή ουσία: άξονες (καλώδια)
- Φλοιός: ανώτερες νοητικές λειτουργίες
- Εν τω βάθει σχηματισμοί: πιο πρωτόγονες και πρωτογενείς διαδικασίες
- Χιασμός της πληροφορίας
- Πλαγίωση
- Επικρατούν ημισφαίριο
- Αριστερό ημισφαίριο-ψηφιακό, δεξιό ημισφαίριο-fuzzy
- Κοιλίες του εγκεφάλου: ψύξη και αποχέτευση

Είναι επίσης γεγονός πως και τα δύο ημισφαίρια εμπλέκονται στις περισσότερες δραστηριότητες, και αυτό στο οποίο διαφέρουν είναι ο βαθμός και ο τρόπος της συμβολής τους. Οι εγκεφαλικές λειτουργίες φαίνεται να εξυπηρετούνται κυρίως από το ένα ή το άλλο ημισφαίριο, και αυτό το φαινόμενο ονομάζεται **πλαγίωση**. Κλασικά, το **κυρίαρχο ημισφαίριο** σχετίζεται πιο πολύ με τη λεπτομερή σκέψη, την αφηρημένη σκέψη και την ομιλία και συνεπώς και με την εκούσια συμπεριφορά, ενώ το μη κυρίαρχο ημισφαίριο σχετίζεται περισσότερο με τις συναισθηματικές πτυχές της συμπεριφοράς και τη χωρική ανάλυση. Με κάποιο τρόπο θα μπορούσε να ειπωθεί ότι το κυρίαρχο ημισφαίριο είναι το «ψηφιακό», ενώ το μη κυρίαρχο είναι το «αναλογικό» ή καλύτερα το «fuzzy». Στον φυσιολογικό εγκέφαλο, υπάρχει επικοινωνία μεταξύ των δύο ημισφαιρίων και έχει αποδειχθεί πως η ικανότητα ενός ημισφαιρίου να εκτελέσει ένα συγκεκριμένο έργο μπορεί να επιδεινωθεί μετά από διατομή των εγκεφαλικών δεσμών μεταξύ των ημισφαιρίων.

10.2 Αντίληψη

Το πρώτο συστατικό της συμπεριφοράς είναι η αίσθηση του περιβάλλοντος, τόσο του εξωτερικού όσο και του και εσωτερικού. Ο ανθρώπινος εγκέφαλος χρησιμοποιεί πέντε κύριες **αισθήσεις**: την όραση, την ακοή, την όσφρηση, τη γεύση και την αφή (εικόνα 10.3). Χρησιμοποιεί επίσης τον πόνο και την αίσθηση των κινήσεων του σώματος. Συνολικά οι αισθήσεις παρέχουν πληροφορίες για το εξωτερικό και εσωτερικό περιβάλλον. Ένας αριθμός άλλων αισθήσεων παρέχουν επίσης πληροφορίες σχετικά με το εσωτερικό περιβάλλον που είναι φυσικά το ανθρώπινο σώμα.



Εικόνα 10.3 «Η αλληγορία των πέντε αισθήσεων» πίνακας του Pietro Paolini (1603-1681)

Σχετικά με το εξωτερικό περιβάλλον, στην επιφάνεια του σώματος υπάρχει εξειδικευμένος εξοπλισμός και κύτταρα-υποδοχείς που λαμβάνουν ερεθίσματα και κωδικοποιούν τις πληροφορίες. Ουσιαστικά, **μετατρέπουν τα εξωτερικά φυσικά φαινόμενα (π.χ. ήχο, φως, πίεση κλπ.) σε νευρωνικά φαινόμενα** και με αυτόν τον τρόπο καταγράφουν την έντασή τους, όπως και τα χρονικά και χωρικά χαρακτηριστικά τους.

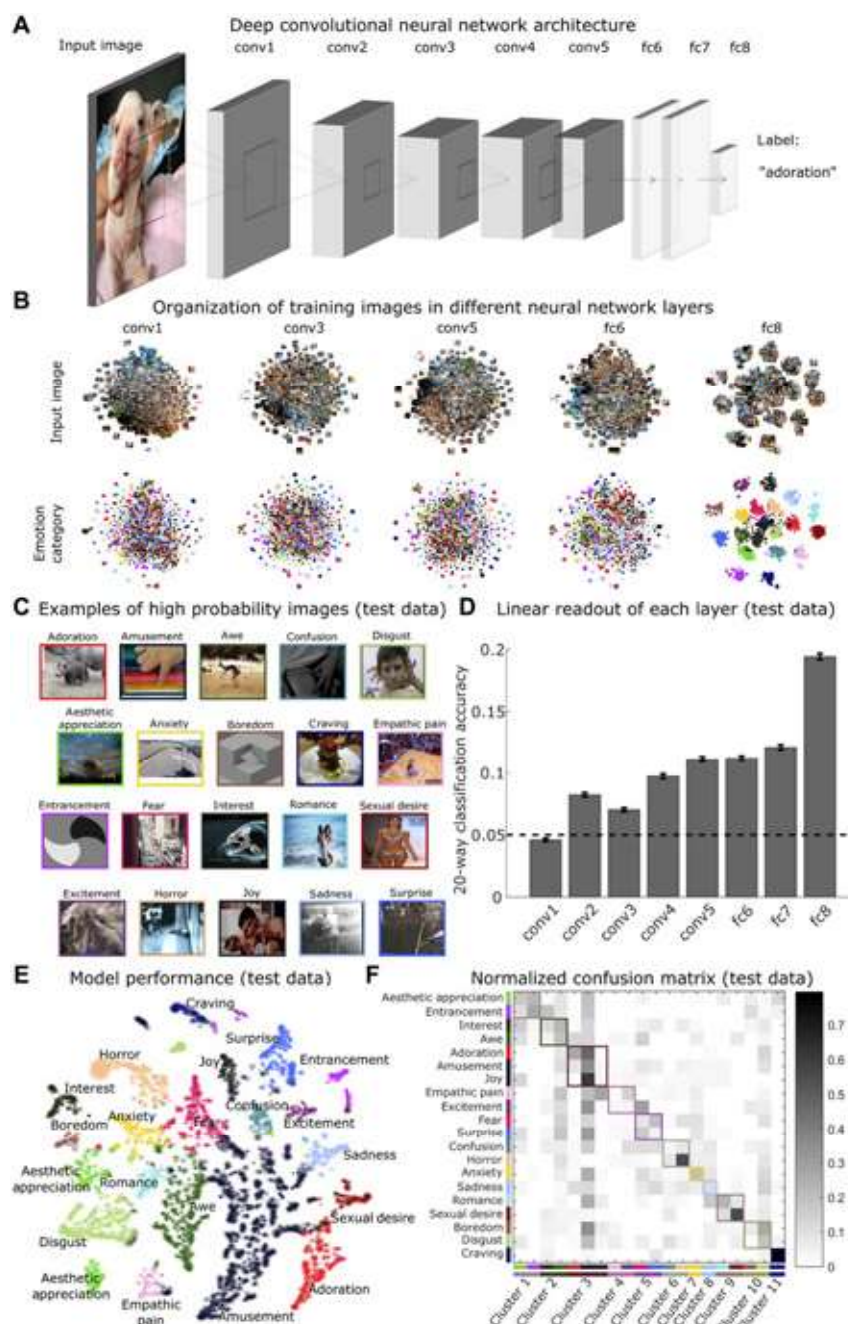
» Αισθητηριακή αντίληψη και φλοιική αναπαράσταση

- Πέντε κύριες αισθήσεις:
 - Όραση
 - Ακοή
 - Όσφρηση
 - Γεύση
 - Αφή
- Πόνος, αίσθηση των κινήσεων του σώματος, αίσθηση εσωτερικού του σώματος
- Αισθητήρια όργανα
- Κύτταρα-υποδοχείς που μετατρέπουν τα εξωτερικά φυσικά φαινόμενα σε νευρωνικά φαινόμενα
- Αναλυση ερεθισμάτων στα χαρακτηριστικά τους και χαρτογραφική απεικόνιση στο φλοιό του εγκεφάλου

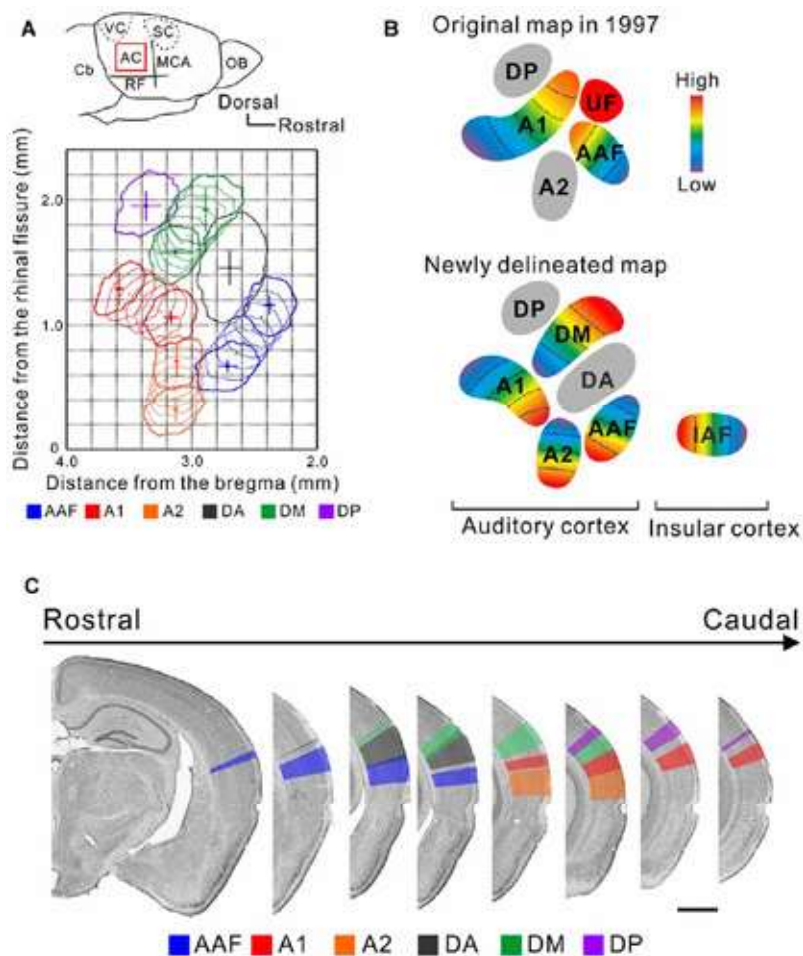
Ένα σημαντικό χαρακτηριστικό αυτών των αισθητηρίων οργάνων είναι πως έχουν την τάση να **εστιάζουν και να ιεραρχούν** συγκεκριμένα χαρακτηριστικά του ερεθίσματος. Για παράδειγμα, η όραση έχει υψηλή ανάλυση μόνο σε μικρό τμήμα του οπτικού πεδίου (χωρική εστίαση, προτεραιότητα σε οπτικά ερεθίσματα που βρίσκονται ακριβώς μπροστά),

ενώ το οπτικό χρωματικό φάσμα είναι περιορισμένο (άλλα είδη έχουν διαφορετικό οπτικό φάσμα πιθανώς ως αποτέλεσμα της εξελικτικής διαδικασίας και της φυσικής επιλογής). Επίσης, οι αισθήσεις από το πρόσωπο ή τα δάχτυλα είναι πιο λεπτομερείς όσον αφορά την πληροφορία σε σχέση με τις αισθήσεις του κορμού και των ποδιών. Ως αποτέλεσμα, τα κύτταρα-υποδοχείς στα αισθητήρια όργανα είναι διατεταγμένα με ένα «τοπογραφικό» τρόπο ο οποίος αντικατοπτρίζει αυτή την εστίαση και ιεράρχηση. Αυτή η **τοπογραφική διάταξη** διατηρείται μέσω των διαδοχικών σταδίων επεξεργασίας. Με αυτό τον τρόπο ένας συνεπής νευρωνικός χάρτης πληροφοριών δημιουρ-

γείται και διατηρείται σε όλα τα επίπεδα από τη δεκτική επιφάνεια και σε κάθε διαδοχικό επίπεδο στον εγκέφαλο (εικόνα 10.4). Ο χάρτης αυτός αναλύει την οπτική πληροφορία στα βασικά χαρακτηριστικά της που είναι η χωροταξική αίσθηση με βάση το οπτικό πεδίο, η κίνηση, το χρώμα και άλλα παρόμοια χαρακτηριστικά (Penfield and Rasmussen 1950). Σε αντιστοιχία, άλλες αισθήσεις έχουν χαρτογράφηση πάνω στον φλοιό που αντανακλά τα ιδιαίτερα τους χαρακτηριστικά, όπως π.χ. ο κοχλίας αναλύει τη συγγότητα του ήχου, ή οι σωματικές αισθήσεις κατανέμονται πάνω στο ανθρώπινο σώμα (εικόνα 10.5).



Εικόνα 10.4 Νευρωνικοί χάρτες οπτικής αντίληψης σε διάφορα επίπεδα του ανθρώπινου οπτικού συστήματος (Kragel et al, Science Advances 2019;5(7):eaaw4358, κατόπιν αδείας)



Εικόνα 10.5 Νευρωνικοί χάρτες σε διάφορα επίπεδα του ακουστικού συστήματος σε τρωκτικά (Tsukano et al, Front. Neural Circuits, 2017;11:14, κατόπιν αδείας)

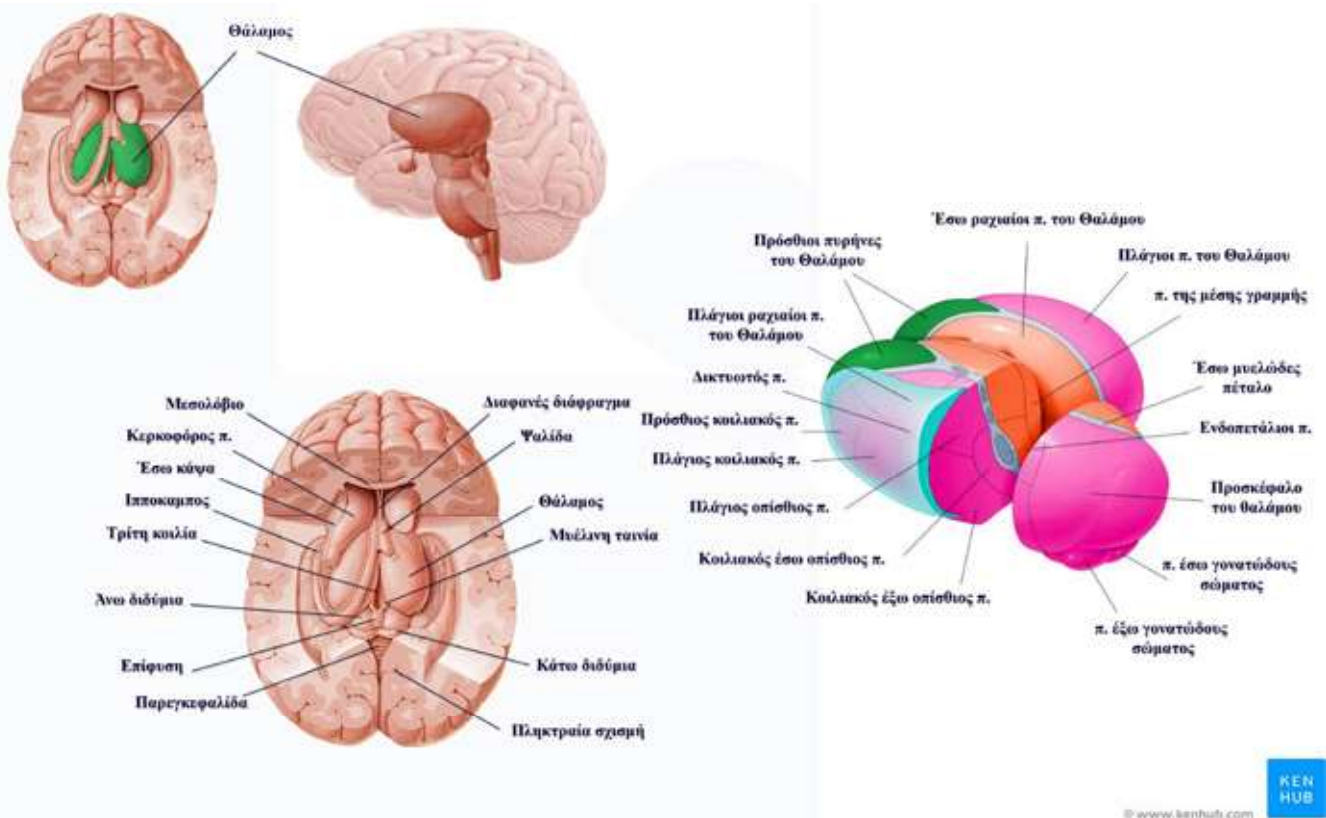
10.3 Νευρωνικά κυκλώματα

Η επεξεργασία των αισθητηριακών πληροφοριών πραγματοποιείται σε πολλά παράλληλα μονοπάτια, καθένα από τα οποία διαχειρίζεται διαφορετικό πακέτο πληροφοριών που αφορούν συγκεκριμένες αισθήσεις. Αυτό αυξάνει την υπολογιστική ισχύ. Σημαντικό σε αυτήν τη διαδικασία είναι η εμπλοκή ενός αριθμού νευρωνικών κυκλωμάτων που συμβάλλουν στην κωδικοποίηση και επεξεργασία της πληροφορίας. Υπάρχουν τρία τέτοια κύρια νευρωνικά συστήματα:

- Το πρώτο είναι ο **θάλαμος** (εικόνα 10.6) που είναι η μεγαλύτερη δομή στον διεγκέφαλο και αποτελείται από έναν αριθμό πυρήνων, η τοπογραφική κατανομή των οποίων έχει ήδη περιγραφεί προηγουμένως (δες και κεφάλαιο 2, εικόνα 2.7). Αυτοί οι πυρήνες κατατάσσονται στους αναμεταδίδοντες, τους ειδικούς αναμεταδίδοντες, τους συσχετιστικούς αναμεταδίδοντες και τους πυρήνες με διάχυτες προβολές. Ένας από αυτούς είναι ο δικτυωτός πυρήνας που ρυθμίζει

τη λειτουργική σχέση μεταξύ των θαλαμικών πυρήνων, καθώς δέχεται ερεθίσματα και αλληλεπιδρά μόνο με αυτούς.

Ο θάλαμος λαμβάνει εισερχόμενες πληροφορίες από τον νωτιαίο μυελό με την **πλάγια φλοιοθαλαμική οδό**, η οποία μεταφέρει πληροφορίες πόνου και θερμοκρασίας, και με την **πρόσθια (ή κοιλιακή) φλοιοθαλαμική οδό** η οποία μεταφέρει ακατέργαστες πληροφορίες αφής και πίεσης. Επίσης, δέχεται πληροφορίες από όλα τα αισθητηριακά συστήματα (με εξαίρεση το οσφρητικό) καθένα από τα οποία περιλαμβάνει έναν θαλαμικό πυρήνα που δέχεται τα αισθητήρια σήματα και τα στέλνει στη σχετική πρωτοταγή περιοχή του φλοιού. Ο θάλαμος είναι επίσης πολλαπλά συνδεδεμένος με τον ιππόκαμπο μέσω του **μαστιοθαλαμικού δεματίου** (Carlesimo et al. 2011; Stein et al. 2000) και αυτή η σχέση εξυπηρετεί τη σύνδεση μεταξύ των μηχανισμών μνήμης και των νέων ερεθισμάτων. Τα βασικά γάγγλια επίσης δίνουν στον θάλαμο είσοδο πληροφοριών που αφορούν τις κινήσεις.



Εικόνα 10.6 Ο Θάλαμος και οι πυρήνες του (κατόπιν αδειάς από kenhub.com)

Η προβολή στον εγκεφαλικό φλοιό γίνεται μέσω των **θαλαμοφλοιωδών ακτινοβολιών** (Briggs and Usrey 2008). Αυτές οι οδοί, παρέχουν είσοδο πληροφοριών από τις αισθήσεις στον φλοιό, αλλά επίσης αναμεταδίδουν στις κινητικές περιοχές του φλοιού τις εισερχόμενες στον θάλαμο πληροφορίες από τα βασικά γάγγλια και την παρεγκεφαλίδα (Asanuma et al. 1983; Evarts and Thach 1969). Συνοψίζοντας, ο θάλαμος φιλτράρει και επεξεργάζεται τόσο την αισθητήρια εισροή στον φλοιό κατά τα πρώτα στάδια της διαδικασίας, όταν δηλαδή η πληροφορία προέρχεται από το περιβάλλον αλλά επίσης, φιλτράρει και επεξεργάζεται τις κινητικές αποκρίσεις από τα βασικά γάγγλια πριν αυτές εισέλθουν στον κινητικό φλοιό, κατά τη διάρκεια δηλαδή των πρώιμων σταδίων της απόκρισης, αφού ολοκληρωθεί η διαδικασία των αισθητηριακών πληροφοριών. Με τη σύνδεση του θαλάμου με τον ιππόκαμπο γίνεται δυνατό στον εγκέφαλο να καταγράφει αυτές τις διαδικασίες με τη μορφή ενός τύπου μνήμης.

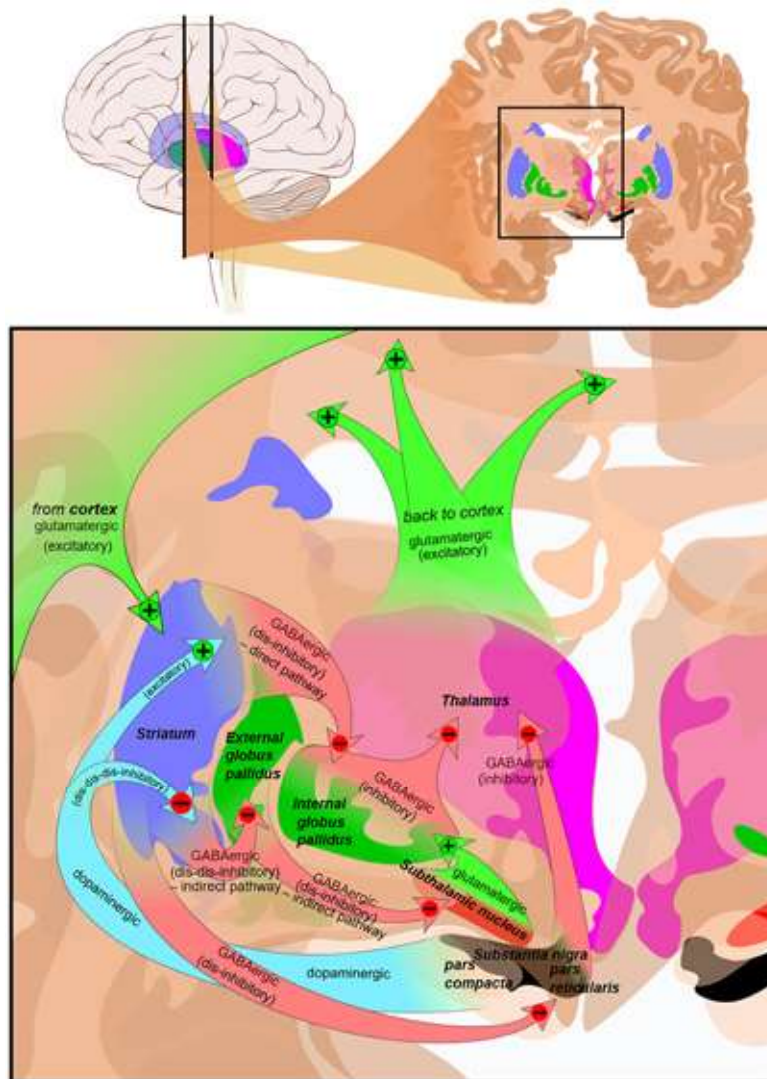
» Θάλαμος

- Αναμεταδίδοντες πυρήνες
- Ειδικοί αναμεταδίδοντες πυρήνες
- Συσχετιστικοί αναμεταδίδοντες πυρήνες
- Πυρήνες με διάχυτες προβολές (π.χ. δικτυώτος πυρήνας)
- Εισερχόμενες πληροφορίες από
 - Νωτιαίο μυελό (πλάγια φλοιοθαλαμική οδό και πρόσθια ή κοιλιακή φλοιοθαλαμική οδό)
 - Αισθητηριακά συστήματα (με εξαίρεση το οσφρητικό)
 - Ιππόκαμπο (μέσω του μαστιοθαλαμικού δεματίου)
 - Βασικά γάγγλια
- Προβολή στον εγκεφαλικό φλοιό γίνεται μέσω των θαλαμοφλοιωδών ακτινοβολιών

- Τα **βασικά γάγγλια** (εικόνα 10.7) (Lanciego et al. 2012; Ward et al. 2013; O'Connor 1998) είναι οι πυρήνες του τελικού εγκεφάλου, και αποτελούν ομάδες νευρικών κυττάρων (φαία ουσία) στη βάση του κάθε εγκεφαλικού ημισφαιρίου, που ρόλος τους είναι κυρίως ο έλεγχος της στάσης και των εκουσίων κινήσεων. Περιλαμβάνουν:
 - Το ραβδωτό σώμα (κερκοφόρος πυρήνας και φακοειδής πυρήνας που αποτελείται από το κέλυφος και την ωχρά σφαίρα)
 - Το προτείχιμα ή ταινιοειδή πυρήνα
 - Την αμυγδαλή (αμυγδαλοειδές σώμα)
 Διαφορετικές υποδιαίρεσεις αφορούν το νεοραβδωτό σώμα (κεφαλή κεφαλή του κερκοφόρου πυρήνα και το κέλυφος), παλαιοραβδωτό (ωχρά σφαίρα) και αρχαιοραβδωτό σώμα (αμυγδαλή ή αμυγδαλοειδές σώμα).

» Βασικά γάγγλια

- Ραβδωτό σώμα
 - Κερκοφόρος πυρήνας
 - Φακοειδής πυρήνας
 - ✓ Κέλυφος
 - ✓ Ωχρά σφαίρα
- Προτείχιμα ή ταινιοειδής πυρήνας
- Αμυγδαλή (αμυγδαλοειδές σώμα)
- Νεοραβδωτό σώμα
 - Κεφαλή κεφαλή του κερκοφόρου πυρήνα
 - Κέλυφος
- Παλαιοραβδωτό
 - Ωχρά σφαίρα
- Αρχαιοραβδωτό σώμα
 - Αμυγδαλή ή αμυγδαλοειδές σώμα



Εικόνα 10.7 Τα βασικά γάγγλια (εικόνα του Mikael Häggström, βασισμένη σε εικόνες των Patrick J. Lynch και Andrew Gillies, 2010). Τα πράσινα βέλη αντιστοιχούν σε διεγερτικές οδούς του γλουταμικού, τα κόκκινα σε ανασταλτικές οδούς του GABA και τα γαλάζια σε ντοπαμινεργικές οδούς οι οποίες είναι άλλοτε διεγερτικές και άλλοτε ανασταλτικές.

- Ανάλογα με τον συγγραφέα, το **λιμβικό (μεταιχμιακό) σύστημα** (εικόνα 10.8) περιλαμβάνει την έλικα του προσαγωγίου (υπερμεσολόβια), τους οσφρητικούς βολβούς, τον ιππόκαμπο, τον υποθάλαμο, την αμυγδαλή, την ψαλίδα, τα μαστία, το διαφανές διάφραγμα, τον σύνδεσμο της ηνίας, την παραιπποκάμπια έλικα (η οποία αποτελεί συνέχεια προς τα πίσω και έσω της υπερμεσολόβιας) και τις λιμβικές (μεταιχμιακές) περιοχές του μεσεγκέφαλου. (Morgane et al. 2005). Ουσιαστικά, περιλαμβάνει τις δομές όπου εδρεύει η παραγωγή της διάθεσης (αμυγδαλή), του συναισθήματος (πρόσθια υπερμεσολόβια έλικα) και της μνήμης (ιππόκαμπος). Το σύμπλοκο του ιπποκάμπου περιλαμβάνει την οδοντωτή έλικα, τον ιππόκαμπο και το υπόθεμα του ιπποκάμπου. Τμήμα της παραιπποκάμπιας έλικας είναι και ο πολύ σημαντικός ενδορρινικός φλοιός.

Υπάρχει μεγάλος αριθμός συνδέσεων, μεταξύ αυτών των δομών και του θαλάμου και του μετωπιαίου συνειρμικού φλοιού και μερικές από αυτές είναι αμοιβαίες, δημιουργώντας δύο βασικά παλλόμενα κυκλώματα που στο κέντρο τους έχουν το σύμπλοκο ιππόκαμπος-αμυγδαλή, και το ένα εμπλέκει τα βασικά γάγγλια, ενώ το άλλο εξασφαλίζει την επικοινωνία με τον φλοιό και κυρίως με την πρόσθια υπερμεσολόβια έλικα (εικόνα 10.9).

» Λιμβικό (μεταιχμιακό) σύστημα

- Έλικα του προσαγωγίου
- Οσφρητικός βολβός
- Ιππόκαμπος
- Υποθάλαμος
- Αμυγδαλή
- Ψαλίδα
- Μαστία
- Διαφανές διάφραγμα
- Σύνδεσμος της ηνίας
- Παραιπποκάμπια έλικα
- Λιμβικές (μεταιχμιακές) περιοχές του μεσεγκέφαλου
- Διάθεση (αμυγδαλή)
- Συναισθημα (έλικα του προσαγωγίου)
- Μνήμη (ιππόκαμπος).

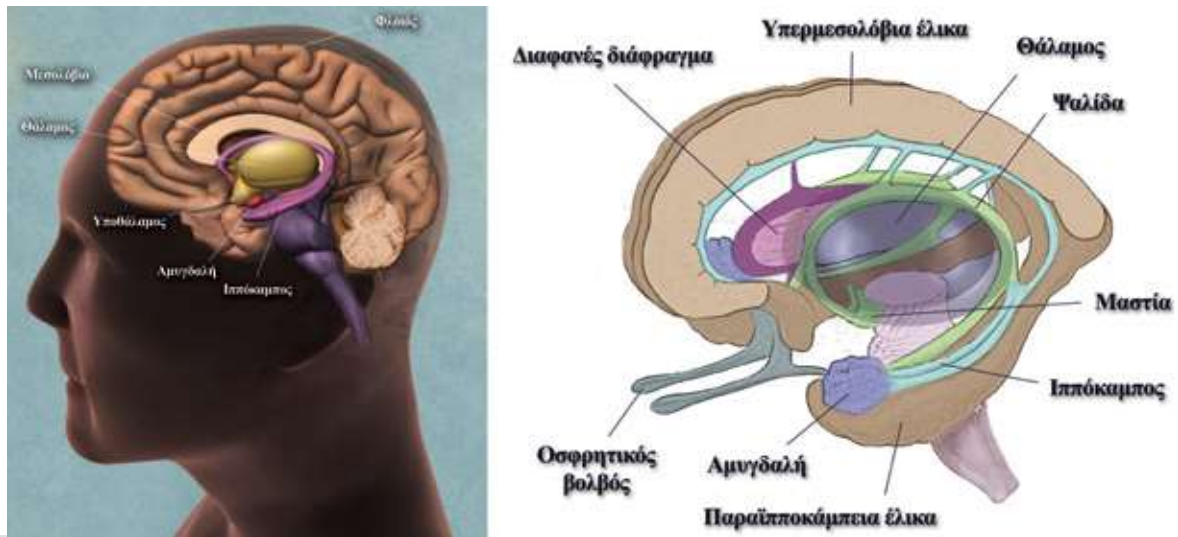
- Ο **υποθάλαμος** (εικόνα 10.10) βρίσκεται κάτω από τον θάλαμο και περιλαμβάνει έναν μεγάλο αριθμό πυρήνων με ποικιλία λειτουργιών. Ο κύριος ρόλος του είναι η διασύνδεση του εγκεφάλου με το ενδοκρινικό σύστημα και είναι υπεύθυνος για τη ρύθμιση διεργασιών που αφορούν

τον μεταβολισμό συμπεριλαμβανομένης της λήψης τροφής και νερού, του ύπνου, της κόπωσης και των κερκάδιων ρυθμών. Ο υποθάλαμος παίζει επίσης ρόλο στη θερμορύθμιση καθώς και σε συμπεριφορές γονεικότητας και προσκόλλησης (Saper et al. 2005; Adan et al. 2008; Chaudhri et al. 2006; Benarroch 2010; Saper et al. 2002; Williams et al. 2001; Gao and Horvath 2007; Kampe et al. 2009). Στους πυρήνες του συντίθενται οι υποθαλαμικές ορμόνες οι οποίες διεγείρουν ή αναστέλλουν την έκκριση ορμονών από την υπόφυση οι οποίες με τη σειρά τους ελέγχουν τη λειτουργία των ενδοκρινών αδένων του σώματος.

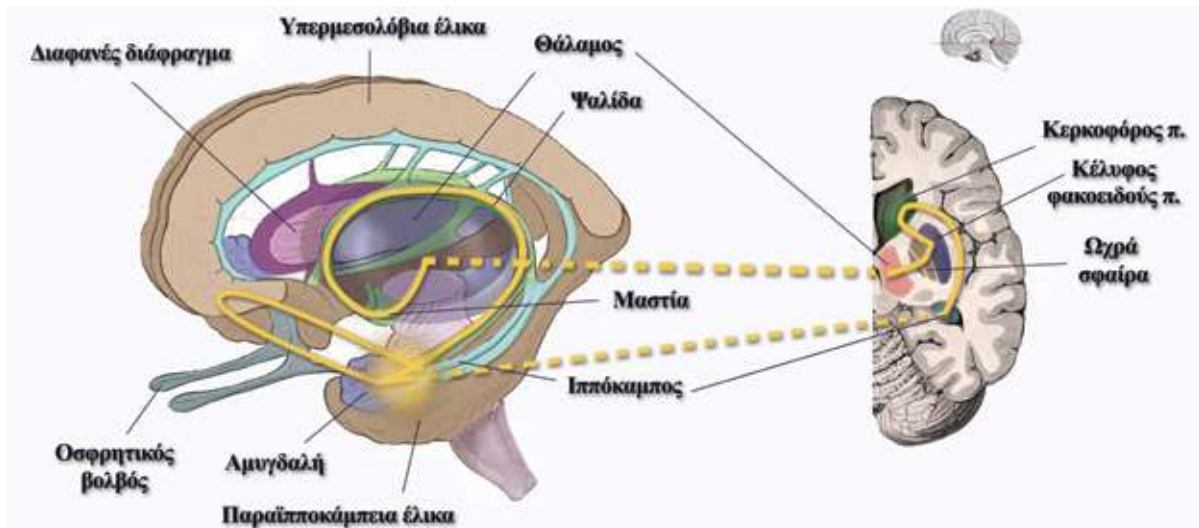
» Υποθάλαμος

- Διασύνδεση του εγκεφάλου με το ενδοκρινικό σύστημα
- Λήψη τροφής και νερού
- Ύπνος
- Κώπωση
- Κερκάδιοι ρυθμοί
- Θερμορύθμιση
- Συμπεριφορές γονεικότητας και προσκόλλησης
- Έκκριση υποθαλαμικών ορμονών
- Έσω ζώνη ή μεσαίος υποθάλαμος
 - Προοπτική περιοχή
 - Υπερχιασματική περιοχή
 - Υπεροπτική περιοχή
 - Περιοχή του Φαιού φύματος
 - ✓ Μέσο έπαρμα
 - ▶ Μίσχος της υπόφυσης
 - ❖ Πρόσθιος και οπίσθιος λοβός της υπόφυσης
 - Μαστική Περιοχή. Η περιοχή του φαιού φύματος συνεχίζει προς τα κάτω και την δημιουργεί
 - Έξω ζώνη ή πλάγιος υποθάλαμος

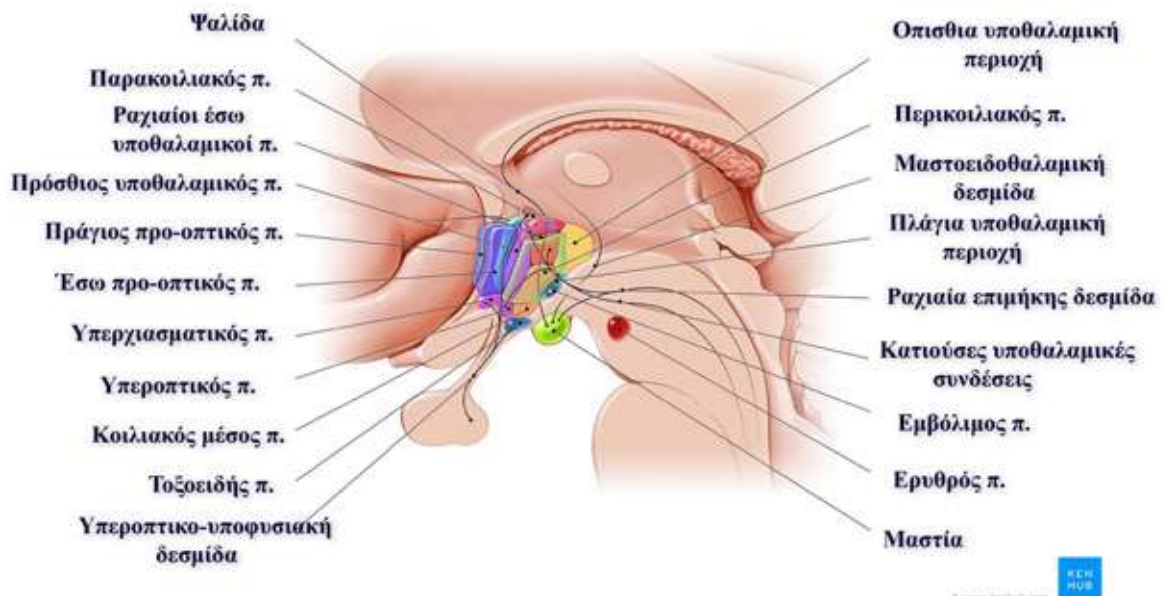
Ο υποθάλαμος διαιρείται σε 2 ζώνες ή χώρες, την **έσω ζώνη ή μεσαίος υποθάλαμος** και την **έξω ζώνη ή πλάγιος υποθάλαμος**. Η έσω ζώνη περιλαμβάνει την Προοπτική, την Υπερχιασματική την Υπεροπτική, την περιοχή του Φαιού φύματος και τη Μαστική Περιοχή. Η περιοχή του φαιού φύματος συνεχίζει προς τα κάτω και δημιουργεί το μέσο έπαρμα, το οποίο μεταπίπτει στον μίσχο της υπόφυσης, η οποία περιλαμβάνει πρόσθιο και οπίσθιο λοβό.



Εικόνα 10.8 Το λιμβικό (μεταιχμιακό) σύστημα (αριστερή εικόνα από National Institute on Aging, National Institutes of Health)



Εικόνα 10.9 Οι συνδέσεις μεταξύ των μερών του λιμβικού (μεταιχμιακού) συστήματος (copyright KN Fountoulakis 2021)



Εικόνα 10.10 Ο υποθάλαμος και οι πυρήνες του (κατόπιν αδείας από kenhub.com)

Τοπογραφικά, η θέση της **έσω κάψας** είναι εξαιρετικά σημαντική, καθώς αφορά τη δίοδο των ινών της λευκής ουσίας ανάμεσα από τον θάλαμο, τον κερκοφόρο και τον φακοειδή πυρήνα. Από τη δίοδο αυτή διέρχονται με μεγάλη πυκνότητα ίνες που αφορούν ολόκληρο το σώμα, με αποτέλεσμα βλάβες στην περιοχή της έσω κάψας να έχουν ως αποτέλεσμα σοβαρή σημειολογία.

Το **δίκτυο αυτόματης λειτουργίας** (default mode network -DMN), που αναφέρεται στην αυτόματη λειτουργία του εγκεφάλου ανατομικά αναφέρεται και ως μέσο μετωποβρεγματικό δίκτυο (M-FPN), αποτελείται από τον μέσο προμετωπιαίο φλοιό, την οπίσθια υπερμεσολόβια έλικα και την αγκιστρωτή έλικα. Είναι ενεργό όταν το άτομο δε δρα αλλά είναι απορροφημένο στον εαυτό του ή σκέφτεται, αναπολεί ή σχεδιάζει για το μέλλον (Buckner et al. 2008; Sormaz et al. 2018; Spreng 2012; Murphy et al. 2018; Uddin et al. 2019; Broyd et al. 2009), ενώ απενεργοποιείται όταν το άτομο δρα. Άλλες ονομασίες του δικτύου αυτού είναι γλωσσικό δίκτυο, σημασιολογικό σύστημα, ή λιμβικό (μεταιχμιακό) δίκτυο. Ένας μάλλον λάθος όρος είναι επίσης ο 'αρνητικό ως προς στόχο δίκτυο' (Spreng 2012).

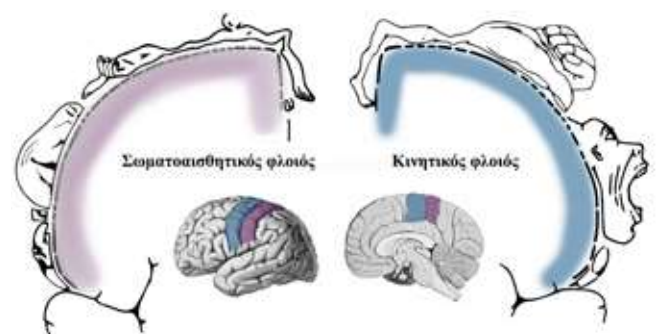
Στον αντίποδα του δικτύου αυτού βρίσκεται το **ραχιαίο δίκτυο της προσοχής (DAN)**, το οποίο επίσης ονομάζεται και ραχιαίο μετωποβρεγματικό δίκτυο (D-FPN), το οποίο περιλαμβάνει τη διαβρεγματίο αύλακα και τα μετωπιαία οφθαλμικά πεδία (FEF). Ο κύριος ρόλος του είναι ο βουλευτικός προσανατολισμός της οπτικοχωρικής προσοχής για τον έλεγχο της δράσης. Ονομάζεται επίσης και 'θετικό ως προς στόχο δίκτυο' (Fox et al. 2006; Farrant and Uddin 2015; Kincade et al. 2005; Corbetta and Shulman 2002; Fox et al. 2005).

10.4 Εσωτερική αναπαράσταση του περιβάλλοντος

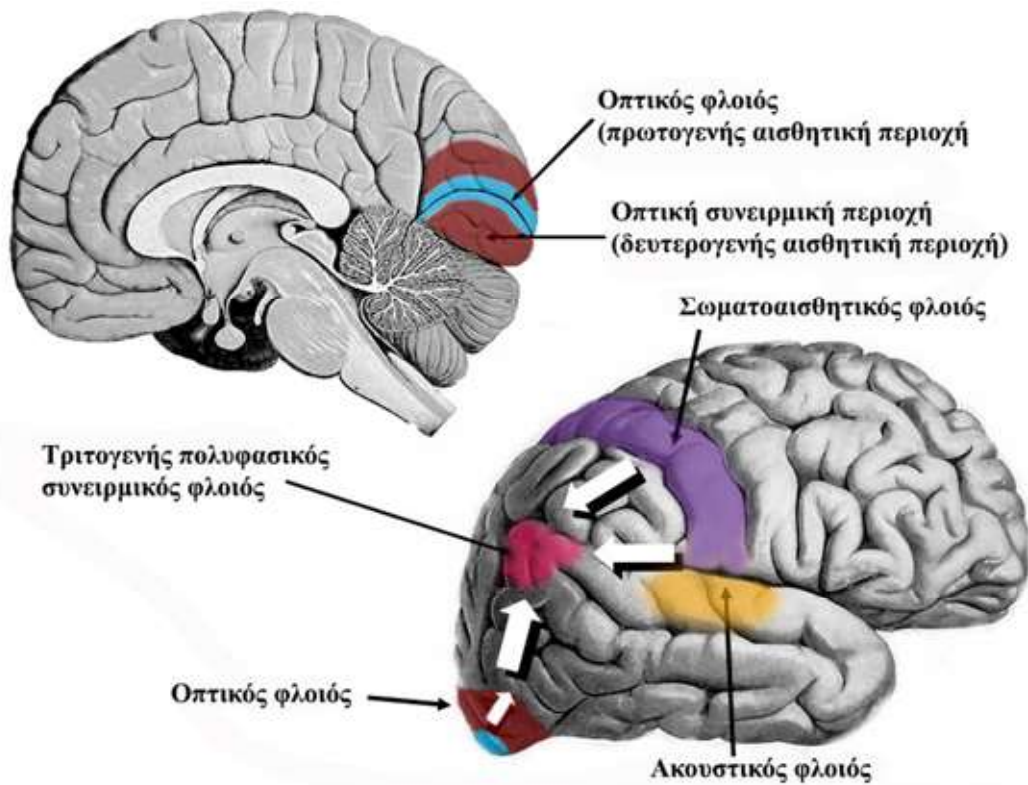
Μετά τον πρώτο μετασχηματισμό των εξωτερικών ερεθισμάτων σε νευρωνικά σήματα από τα αισθητήρια όργανα και την είσοδο της πληροφορίας στον εγκεφαλό, η πληροφορία αυτή δέχεται επεξεργασία και μετασχηματίζεται σε κάθε βήμα. Σε κάθε στάδιο ο κάθε μετασυναπτικός νευρώνας λαμβάνει συνήθως εισροές από χιλιάδες προσυναπτικούς νευρώνες. Τελικά, οι αισθητηριακές πληροφορίες προβάλλονται στον φλοιό, σε ειδικές για την κάθε αίσθηση περιοχές. Αυτές οι περιοχές στον φλοιό ονομάζονται **πρωτοταγείς συνειρμικές περιοχές** και το κύριο χαρακτηριστικό τους είναι πως λαμβάνουν εισερχόμενες πληροφορίες από μία μόνο αίσθηση και λόγω αυτού χαρακτηρίζονται ως **μονοφασικές**. Οι περιοχές που καθεμιά από τις πέντε αισθήσεις προβάλλει είναι επαρκώς γνωστές. Για την όραση είναι ο πόλος του ινιακού λοβού (πληκτραία σχισμή), για την

ακοή είναι οι έλικες του Heschl στον κροταφικό λοβό και για τις σωματοαισθητικές αισθήσεις, η οπίσθια κεντρική έλικα στον βρεγματικό λοβό. Δίπλα ή γύρω από τον πρωτοταγή συνειρμικό φλοιό, βρίσκεται μια παρακείμενη, υψηλότερης τάξης περιοχή που είναι επίσης μονοφασική, η **δευτεροταγής συνειρμική περιοχή**. Η έννοια των συνειρμικών περιοχών εισήχθη από τον John Hughlings Jackson (1835-1911).

Ένα σημαντικό χαρακτηριστικό είναι πως η προβολή στον φλοιό γίνεται με τάξη δημιουργώντας έτσι, όπως έχει ήδη ειπωθεί, ένα είδος **τοπογραφικού χάρτη**. Αυτός ο χάρτης αντιστοιχεί σε χαρακτηριστικά μιας συγκεκριμένης αίσθησης (π.χ. ελαφρύ άγγιγμα έναντι πόνου στην ίδια περιοχή του δέρματος), είναι χωροταξικός για την όραση και τις σωματικές αισθήσεις και προσανατολισμένος στην ανάλυση της συχνότητας και άλλων ανάλογων χαρακτηριστικών για τους ήχους των οποίων όμως την προέλευση επίσης μπορεί να εντοπίσει (Clark et al. 1988; Kaas et al. 1979; Jenkins et al. 1990; Meldrum 2000). Επίσης, ο χάρτης αυτός χαρακτηρίζεται από τη διαφορική ανάλυση (και συνεπώς από τη σημασία) που δίνεται σε κάθε τμήμα του αισθητηριακού ερεθίσματος από τους εξωτερικούς αισθητήρες. Έτσι, ο τοπογραφικός χάρτης δεν είναι μια ακριβής αλλά μάλλον μια παραμορφωμένη αναπαράσταση του φυσικού ερεθίσματος, ανάλογα με τη σπουδαιότητα που δίνεται από τις αισθήσεις. Αντικατοπτρίζει τόσο την **πραγματική τοπογραφία όσο και την πυκνότητα των αντιληπτικών πληροφοριών και την ανάλυσή τους**. Για παράδειγμα, στον σωματοαισθητικό φλοιό, το πρόσωπο, η γλώσσα και τα δάκτυλα καταλαμβάνουν μια πολύ μεγαλύτερη επιφάνεια και νευρώνες και συνεπώς μεγαλύτερη επικέντρωση κατά την επεξεργασία σε σύγκριση με τον κορμό ή τα πόδια (εικόνα 10.11). Στο οπτικό πεδίο το κέντρο της όρασης (βοθρίο) καταλαμβάνει πολύ μεγαλύτερη περιοχή σε σύγκριση με τα περιφερειακά τμήματα του οπτικού πεδίου (Fox et al. 1987; Penfield and Rasmussen 1950). Αυτού του είδους οι χάρτες φαίνεται ότι μεταβάλλονται με την εμπειρία (Mogilner et al. 1993; Jenkins et al. 1990; Ramachandran 1993).



Εικόνα 10.11 Τοπογραφικοί χάρτες στο σωματοαισθητικό και τον κινητικό φλοιό (copyright KN Fountoulakis 2021)



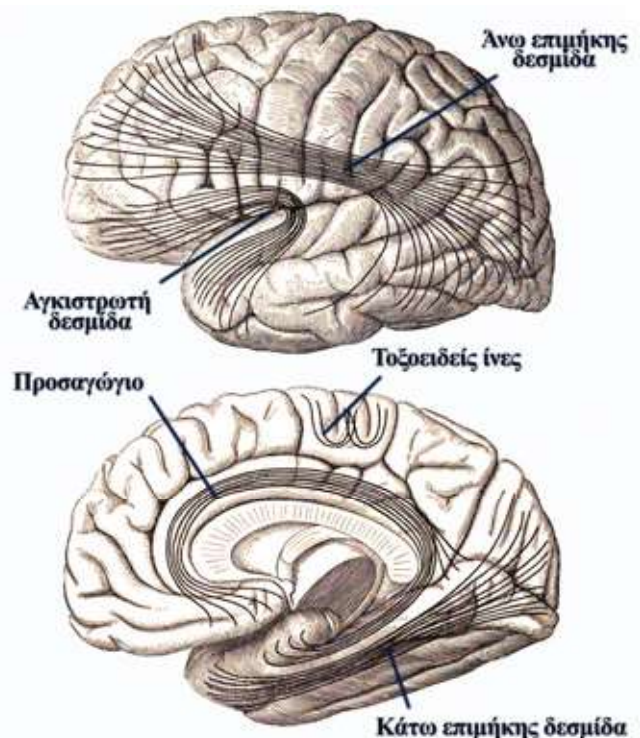
Εικόνα 10.12 Συναϊρμικές περιοχές και ροή πληροφοριών (copyright KN Fountoulakis 2021)

Όλες οι δευτεροταγείς συναϊρμικές περιοχές προβάλλουν σε μία από τις τρεις **τριτοταγείς κύριες πολυφασικές συναϊρμικές περιοχές**. Σε αυτές τις περιοχές λαμβάνει χώρα η σύνθεση δύο ή περισσότερων αισθητηριακών οδών και δημιουργείται μια εσωτερική νευρωνική αναπαράσταση του εξωτερικού περιβάλλοντος (Van Hoesen 1993).

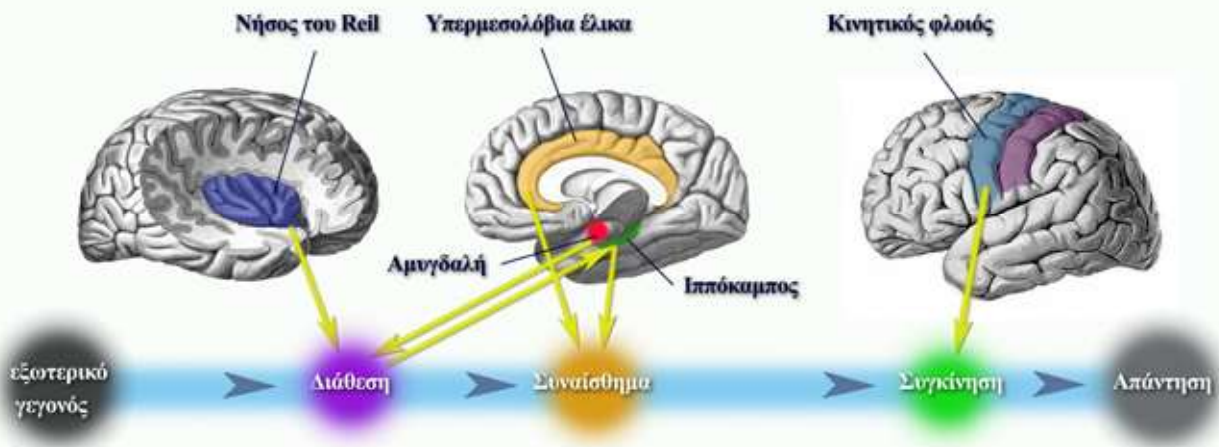
Υπάρχουν τρεις πολυφασικές συναϊρμικές περιοχές που είναι εξαιρετικά σημαντικές:

- Η **οπίσθια συναϊρμική** περιοχή που βρίσκεται στα όρια του βρεγματικού, κροταφικού και ινιακού λοβού. Αυτή η περιοχή λαμβάνει πληροφορίες από αρκετές αισθητηριακές οδούς (εικόνα 10.12)
- Η **λιμβική (μεταιχμιακή) συναϊρμική περιοχή** που περιλαμβάνει τον πρόσθιο πόλο του κροταφικού λοβού και τη μέση άκρη του εγκεφαλικού ημισφαιρίου και σχετίζεται με το συναίσθημα και την αποθήκευση της μνήμης
- Η **πρόσθια συναϊρμική περιοχή (προμετωπιαίος φλοιός)** βρίσκεται έμπροσθεν της οπίσθιας κεντρικής έλικας (εικόνα 10.12). Σχετίζεται με τις εκτελεστικές λειτουργίες, την κρίση, τον σχεδιασμό για το μέλλον, τη διατήρηση και οργάνωση συμβάντων από τη μνήμη για ενδεχόμενη δράση (εργαζόμενη μνήμη) καθώς και με τον σχεδιασμό της κίνησης (Goldman-Rakic 1996, 1992). Η συναϊρμική λειτουργία και η απαρτίωση της δια-

δικασίας υπηρετείται από ένα δίκτυο νευροαξονικών δεσμίδων που συνδέουν μεταξύ τους απομακρυσμένες περιοχές του εγκεφάλου, αλλά επίσης και γειτονικές (εικόνα 10.13).



Εικόνα 10.13 Οι σημαντικότερες συναϊρμικές οδοί του εγκεφάλου (από Sobotta, 1909)



Εικόνα 10.14 Από την είσοδο του ερεθίσματος μέχρι την τελική απόφαση διαμέσου σταδίων επεξεργασίας με συμμετοχή μνημονικών εγγραφών και συναισθημάτων (copyright KN Fountoulakis 2021)

» Συνειρμικές περιοχές

- Πρωτοταγείς συνειρμικές περιοχές (μονοφασικές)
- Δευτεροταγείς συνειρμικές περιοχές (μονοφασικές)
 - Η προβολή στον φλοιό γίνεται με ένα είδος τοπογραφικού χάρτη
 - Ο χάρτης αυτός χαρακτηρίζεται από διαφορική ανάλυση
- Τριτοταγείς συνειρμικές περιοχές (πολυφασικές).
 - Οπίσθια συνειρμική περιοχή
 - Λιμβική (μεταιχμιακή) συνειρμική περιοχή
 - Πρόσθια συνειρμική περιοχή (προμετωπιαίος φλοιός)
 - Σύνθεση δύο ή περισσότερων αισθητηριακών οδών
 - Δημιουργείται εσωτερική νευρωνική αναπαράσταση του περιβάλλοντος

Οι αισθητηριακές πληροφορίες προβάλλονται στην **αμυγδαλή**, η οποία προσθέτει ένα **συναισθηματικό στοιχείο** το οποίο είναι ουσιαστικά ένα είδος πρωτόγονης αξιολόγησης και απόφασης (π.χ. ο φόβος όταν βλέπουμε ένα φίδι) και στον **ιππόκαμπο** ο οποίος αποθηκεύει εκδοχές της αντίληψης στη μακροχρόνια μνήμη και παρέχει ανατροφοδότηση από προηγούμενες **εμπειρίες και μνήμες** (εικόνα 10.14) (Fountoulakis et al. 2008). Φαίνεται ότι η πρόσθια **υπερμεσολόβιος έλικα** φιλοξενεί τις διαδικασίες του **συναίσθηματος**, ενώ η οπίσθια υπηρετεί γνωσιακές και ψυχοκινητικές διεργασίες που σχετίζονται με τη διάθεση και το συναίσθημα (Mayberg 1997; Mayberg et al. 1999). Με αυτόν τον τρόπο μορφοποιείται μια

περιεκτική συνολική εσωτερική αναπαράσταση του εξωτερικού περιβάλλοντος. Ο ιππόκαμπος είναι υπεύθυνος για τον σχηματισμό μακροχρόνιων αναμνήσεων αλλά δεν είναι ο μόνιμος χώρος αποθήκευσής τους. Εάν υπάρξει βλάβη στον ιππόκαμπο, το άτομο χάνει την ικανότητα να δημιουργήσει καινούριες μνήμες, αλλά μπορεί να διατηρήσει τις παλιές. Γενικά, ο ρόλος αυτών των συνδέσεων είναι να προσδίδουν συναίσθημα στη διαδικασία της επεξεργασίας της πληροφορίας και στη λήψη αποφάσεων, να αναπτύσσουν και να αποθηκεύουν μνήμες και να τις ανακτούν επιλεκτικά βάσει της τρέχουσας αισθητηριακής εισόδου και της συναισθηματικής κατάστασης (Van Hoesen 1993). Λόγω αυτής της σύνθετης συναισθηματικής-μνημονικής λειτουργίας έχει προταθεί πως ο ιππόκαμπος είναι η έδρα του «κοινωνικού εγκεφάλου» (Brottehrs 1990).

Σε πρωτεύοντα έχει ανακαλυφθεί μια λειτουργική συστοιχία νευρώνων σε διάφορες περιοχές του εγκεφάλου που ονομάστηκαν «**κατοπτρικοί νευρώνες**» και οι οποίοι φαίνεται να πυροδοτούνται, όταν το ζώο εκδηλώνει μια συμπεριφορά το ίδιο αλλά επίσης και όταν την παρατηρεί (Prather et al. 2008; Keysers 2009; Rizzolatti and Craighero 2004). Στον άνθρωπο τέτοιοι νευρώνες έχουν ανακαλυφθεί στον προκινητικό φλοιό, στην πρωτογενή σωματοαισθητική περιοχή και στον κατώτερο βρεγματικό λοβό (Molenberghs et al. 2009), αλλά ο πραγματικός τους ρόλος στον άνθρωπο αμφισβητείται (Dinstein et al. 2008; Hickok 2009).

Με αυτόν τον περίπλοκο τρόπο και τη σύνδεση επεξεργασμένης πληροφορίας από την αντίληψη εξωτερικών ερεθισμάτων με προηγούμενες μνημονικές εγγραφές και συναισθηματικά στοιχεία, μορφοποιείται μια περιεκτική εσωτερική αναπαράσταση του εξωτερικού περιβάλλοντος και προετοιμάζεται η μετάβαση στη διαδικασία της απόφασης.

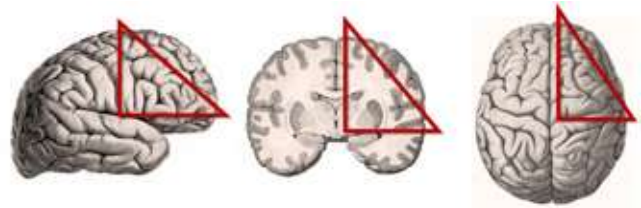
10.5 Λήψη απόφασης και ενέργεια

Όπως έχει προαναφερθεί, οι περισσότερες πληροφορίες διέρχονται από τον θάλαμο ο οποίος λειτουργεί ως **θυροφύλακας της εισόδου πληροφοριών στον εγκεφαλικό φλοιό**. Ο θάλαμος, μαζί με το λιμβικό (μεταιχμιακό) σύστημα αποτρέπει ή ενισχύει τη διέλευση συγκεκριμένων πληροφοριών, την ανάκτηση σχετικών αναμνήσεων, και την αποθήκευση νέων, ανάλογα με τη συμπεριφορική κατάσταση του οργανισμού.

Μια απλουστευτική λειτουργική περιγραφή του μετωπιαίου λοβού θα μπορούσε να τον θεωρήσει μια πυραμίδα με τρεις πλάγιες επιφάνειες, με τη βάση της προς τον βρεγματικό λοβό και με την κορυφή της να αντιστοιχεί στον μετωπιαίο πόλο. Μία από τις πλάγιες επιφάνειες, είναι οριζόντια και αντιστοιχεί στον κογχικό φλοιό ενώ οι άλλες δύο αντιστοιχούν στην εξωτερική και εσωτερική μέση επιφάνεια του λοβού. Οι δύο πλάγιες επιφάνειες που αντιστοιχούν στον κογχικό και την εσωτερική μέση επιφάνεια εφάπτονται δημιουργώντας μια γωνία 90° (εικόνα 10.15).

- Η εξωτερική επιφάνεια (**ραχιαία προμετωπιαία συνειρμική περιοχή**) αντιστοιχεί σε ό,τι είναι πιο κοντά στη RAM των σύγχρονων υπολογιστών και φιλοξενεί την εργαζόμενη μνήμη καθώς και το τριτοταγές συνειρμικό κέντρο.
- Η εσωτερική-μέση επιφάνεια (**μέσος προμετωπιαίος φλοιός**) σχετίζεται με την παραγωγή του συναισθήματος
- Η κογχική επιφάνεια (**κοιλιακός κογχομετωπιαίος φλοιός**)

αίος φλοιός) σχετίζεται με τα νευρωνικά κυκλώματα των αποφάσεων.

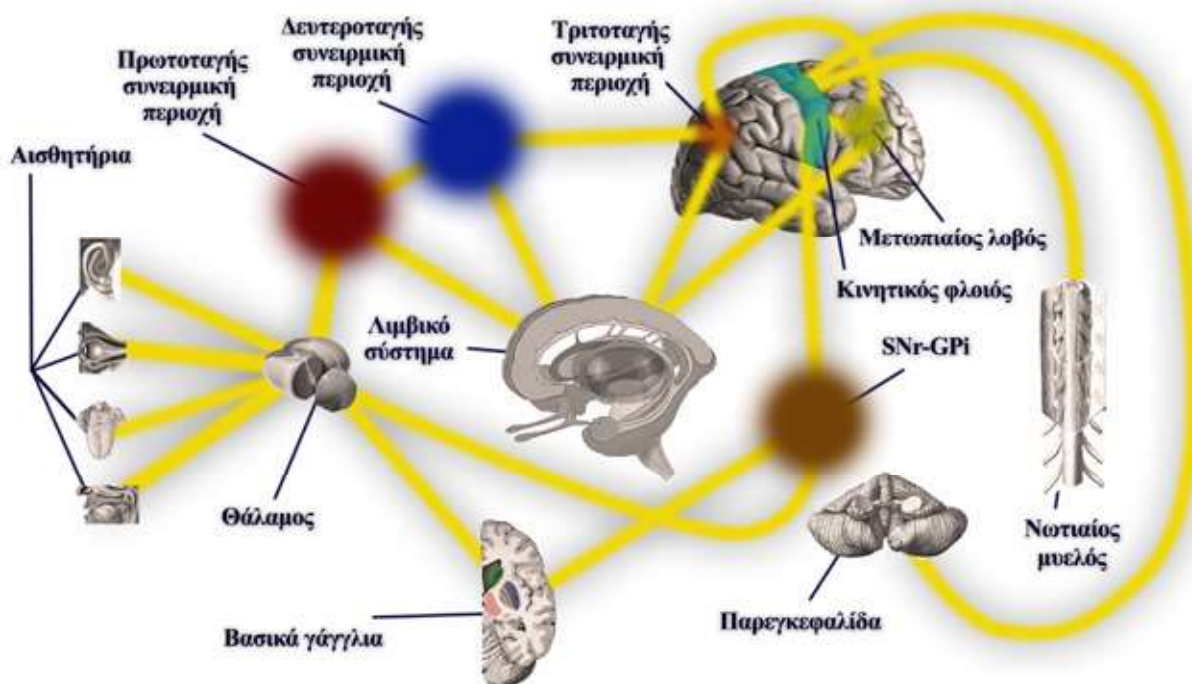


Εικόνα 10.15 Το απλοποιημένο σχήμα πυραμίδας του μετωπιαίου λοβού (copyright KN Fountoulakis 2021)

Η απόφαση λαμβάνεται ακριβώς στη βάση της αλληλεπίδρασης των τριών αυτών περιοχών του εγκεφάλου οι οποίες λόγω της τριγωνικής τους σχέσης στον χώρο εμφανίζουν υψηλότερη δυνατότητα αντίρασης και αλληλεπίδρασης.

» Απόφαση

- Εισοδος πληροφορίας στο φλοιό μέσω θαλάμου και λιμβικού (μεταιχμιακού) συστήματος
- Μετωπιαίος λοβός
 - Εξωτερική επιφάνεια (ραχιαία προμετωπιαία συνειρμική περιοχή): εργαζόμενη μνήμη και τριτοταγές συνειρμικό κέντρο.
 - Εσωτερική-μέση επιφάνεια (μέσος προμετωπιαίος φλοιός): συναισθημα
 - Κογχική επιφάνεια (κοιλιακός κογχομετωπιαίος φλοιός): απόφαση



Εικόνα 10.16 Αφαιρετική αναπαράσταση της ροής της πληροφορίας και η διεργασία της μέσω διαφορετικών περιοχών του εγκεφάλου (copyright KN Fountoulakis 2021)

Μετά τη λήψη της απόφασης, ενεργοποιούνται προβολές στον **προκινητικό φλοιό** (εικόνα 10.16). Κάθε απόφαση συνεπάγεται την έναρξη μιας συμπεριφοράς η οποία εμπεριέχει σχεδόν πάντα ένα κινητικό κομμάτι, είτε αφορά τη δράση είτε την ακινησία. Στον κινητικό φλοιό υπάρχει επίσης ένας τοπογραφικός χάρτης (εικόνα 10.11). Αυτός ο χάρτης, όπως ακριβώς και οι αισθητηριακοί χάρτες, δεν αντιπροσωπεύει με τον ίδιο τρόπο όλα τα μέρη του σώματος, αλλά δίνει ιδιαίτερη έμφαση στα επιμέρους μέρη που αντικατοπτρίζουν τη λεπτότητα του ελέγχου που απαιτείται για την κινητική λειτουργία αυτών των συγκεκριμένων μερών του σώματος.

Ο **πρωτοταγής κινητικός φλοιός** περιέχει το «λογισμικό» της κίνησης και βρίσκεται προσθίως της κεντρικής αύλακας και συνδέεται με το κινητικό σύστημα του νωτιαίου μυελού. Η φλοιονωτιαία οδός αποτελείται από περίπου ένα εκατομμύριο άξονες και το 40% αυτών προέρχονται από τον κινητικό φλοιό. Ολόκληρη η προβολή λέγεται «πυραμιδική οδός».

Σε αυτήν τη διαδικασία υπάρχουν εισερχόμενες πληροφορίες από τα βασικά γάγγλια τα οποία αποτελούν βασικές δομές για τη σχεδίαση της κίνησης. Υπάρχουν δύο κύριες οδοί με προβολές από και προς τα βασικά γάγγλια (εικόνα 10.16):

- Η **«άμεση» οδός** η οποία μεταφέρει προβολές από τα φλοιικά κύτταρα στο ραβδωτό σώμα μέσω του συμπλέγματος SNr-GPi το οποίο με τη σειρά του προβάλλει στον θάλαμο μέσω της ανασταλτικής οδού της φακοειδούς αγκύλης και τελικά ο θάλαμος προβάλλει στον κινητικό φλοιό που με τη σειρά του προβάλλει στο εγκεφαλικό στέλεχος που τελικά κινητοποιεί μυϊκές ίνες μέσω της πλάγιας φλοιονωτιαίας οδού.
- Η **«έμμεση» οδός** προέρχεται επίσης από το ραβδωτό σώμα και μετά τη διέγερση από τον φλοιό προβάλλει στο έξω τμήμα της ωχράς σφαίρας, η οποία με τη σειρά της προβάλλει στον υποθαλάμιο πυρήνα ο οποίος προβάλλει στο σύμπλεγμα SNr-GPi το οποίο αναστέλλει τον θάλαμο. Η έμμεση οδός ρυθμίζει την αναστολή του κινητικού φλοιού από τον θάλαμο. Και οι δύο οδοί βασίζονται σε μια σειρά διαδοχή ανασταλτικών και διεγερτικών προβολών που οδηγούν σε ένα τέλειο λεπτό συντονισμό. Γενικά, η άμεσος και η έμμεσος οδοί λειτουργούν ανταγωνιστικά και αυτός ο ανταγωνισμός ρυθμίζεται από τη συμπαγή μοίρα της μέλαινας ουσίας και εξυπηρετεί την ισορροπία και τον λεπτό συντονισμό των σωματικών κινήσεων.

Είναι σημαντικό για τη μακροχρόνια προσαρμογή και επιβίωση, εκείνες οι αποφάσεις, επιλογές και απαντήσεις που είχαν θετικό αποτέλεσμα για το άτομο,

να **ιεραρχηθούν** υψηλότερα στην εκτίμηση κατά τον σχεδιασμό μελλοντικών αποφάσεων και να τους δοθεί περισσότερο βάρος και ταχύτητα σε καταστάσεις που χαρακτηρίζονται από ασάφεια. Με άλλα λόγια, οι επιτυχημένες συμπεριφορές είναι και συμπεριφορές ανταμοιβής και αυτό καταγράφεται όχι μόνο με όρους βασικών μνημονικών καταγραφών αλλά επίσης και σε ένα χαμηλότερο ασυνείδητο επίπεδο. Γενικά, οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες του μεσεγκεφάλου διαμεσολαβούν στις διεργασίες της ανταμοιβής μιας συμπεριφοράς.

» Μάθηση συμπεριφορών

- Οι επιτυχημένες συμπεριφορές είναι και συμπεριφορές ανταμοιβής
- Η ωχρά σφαίρα και η μέλαινα ουσία ασκούν συνεχή αναστολή του θαλάμου
- Κύκλωμα επιλογής:
 - Νεοραβδωτό σώμα, επικλινής πυρήνας, κοιλιακή μοίρα καλύπτρας
 - Μνήμες και πρότυπα από τον προμετωπιαίο φλοιό
 - Συναισθημα
 - Το ανωτέρω κύκλωμα, δοκιμάζει μια ποικιλία εισερχόμενων προτύπων
- Αποτέλεσμα:
 - Αρση αναστολής ωχράς σφαίρας και μέλαινας ουσίας σε περιοχές του θαλάμου επιλεκτικά

Το κύκλωμα των βασικών γαγγλίων πιθανώς εξυπηρετεί στην **επιλογή και επιβολή συμπεριφορών που οδηγούν στην ανταμοιβή**. Αυτό επιτυγχάνεται χρησιμοποιώντας τις προηγούμενες εμπειρίες για να προβλέψει ποια εισερχόμενα πρότυπα από τον νεοφλοιό στον θάλαμο θα οδηγήσουν σε ανταμοιβή. Για να εκτελεστεί αυτή η λειτουργία, τα κύτταρα της ωχράς σφαίρας και της μέλαινας ουσίας πυροδοτούνται με τονικό τρόπο παράγοντας έτσι μια συνεχή αναστολή των νευρώνων στον θάλαμο και στο άνω διδύμιο. Στην περίπτωση που αυτή η αναστολή σταματήσει, οι νευρώνες σε αυτές τις περιοχές απελευθερώνονται και απαντούν σε διεγερτικά εισερχόμενα ερεθίσματα που σε άλλη περίπτωση θα ήταν υποουδικά. Η κεντρική θέση της ωχράς σφαίρας στον σχηματισμό των βασικών γαγγλίων συνεπάγεται επίσης και έναν κεντρικό ρόλο στη λειτουργικότητα. Αποτελεί το εσωτερικό μέρος του φακοειδούς πυρήνα και μαζί

με το κέλυφος δημιουργούν μια κωνοειδή δομή με το άκρο της να κατευθύνεται προς το εσωτερικό. Η πλειονότητα των προβολών από το νεοραβδωτό σώμα (τον οποίο λαμβάνει εισερχόμενα από τον νεοφλοιό, το θάλαμο και τη μέλαινα ουσία) είναι προς την ωχρά σφαίρα η οποία χρησιμεύει ως ενδιάμεσο κέντρο επεξεργασίας (Wilson 2004). Ο ρόλος του επικλινούς πυρήνα και της κοιλιακής μοίρας της καλύπτρας στη διαδικασία της επιλογής και εγκατάστασης συμπεριφορών είναι εδραιωμένος αρκετά καλά. Έχει βρεθεί πως πολλά πράγματα στα οποία οι άνθρωποι βιώνουν ανταμοιβή, όπως οι εθιστικές ουσίες, το καλό φαγητό, και η σεξουαλική επαφή ενεργοποιούν το ντοπαμινεργικό σύστημα στην κοιλιακή μοίρα της καλύπτρας. Το ανωτέρω δίκτυο, πιθανότατα δοκιμάζει μια

ποικιλία εισερχόμενων προτύπων που αφορούν τόσο την ερμηνεία όσο και τις επιλογές απόκρισης με βάση τα πρότυπα και ίσως τις εσφαλμένες μνήμες που προέρχονται από τον προμετωπιαίο φλοιό, με σκοπό να επιλέξει τα εισερχόμενα εκείνα που συστηματικά και αξιόπιστα θα προκαλέσουν αντιδράσεις ανταμοιβής στον εγκέφαλο. Ο προμετωπιαίος φλοιός παρέχει τα πρότυπα για δοκιμή, αλλά από την άλλη πλευρά είναι ο ίδιος που αναστέλλει ή τροποποιεί τις «αποφάσεις» των βασικών γαγγλίων. Γι' αυτό παρά το ότι η διάθεση, το συναίσθημα και οι αρχικές τάσεις προς δράση δεν είναι εκούσιες και δεν μπορούν να επηρεαστούν, το τελικό αποτέλεσμα (εξωτερικευμένη συμπεριφορά) εξαρτάται από εκούσιο έλεγχο μέσω της προσπάθειας ρύθμισής τους.

Βιβλιογραφία

- Adan RA, Vanderschuren LJ, la Fleur SE (2008) Anti-obesity drugs and neural circuits of feeding. *Trends in pharmacological sciences* 29 (4):208-217. doi:10.1016/j.tips.2008.01.008
- Asanuma C, Thach WT, Jones EG (1983) Cytoarchitectonic delineation of the ventral lateral thalamic region in the monkey. *Brain research* 286 (3):219-235. doi:10.1016/0165-0173(83)90014-0
- Benarroch EE (2010) Neural control of feeding behavior: Overview and clinical correlations. *Neurology* 74 (20):1643-1650. doi:10.1212/WNL.0b013e3181df0a3f
- Briggs F, Usrey WM (2008) Emerging views of corticothalamic function. *Current opinion in neurobiology* 18 (4):403-407. doi:10.1016/j.conb.2008.09.002
- Brotchrs L (1990) The Social Brain: A Project for Integrating Primate Behavior and Neurophysiology in a New Domain. *Concepts Neurosci* 1:27-51
- Broyd SJ, Demanuele C, Debener S, Helps SK, James CJ, Sonuga-Barke EJ (2009) Default-mode brain dysfunction in mental disorders: a systematic review. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 33 (3):279-296. doi:10.1016/j.neubiorev.2008.09.002
- Buckner RL, Andrews-Hanna JR, Schacter DL (2008) The brain's default network: anatomy, function, and relevance to disease. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1124:1-38. doi:10.1196/annals.1440.011
- Carlesimo GA, Lombardi MG, Caltagirone C (2011) Vascular thalamic amnesia: a reappraisal. *Neuropsychologia* 49 (5):777-789. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.01.026
- Changeux J, Dehaene S (1993) Formal Neuronal Models For Cognitive Functions Associated With the Prefrontal Cortex. In: Poggio T, Glaser D (eds) *Exploring Brain Functions- Models in Neuroscience*. John Wiley and Sons, Chichester, pp 249-267
- Chaudhri O, Small C, Bloom S (2006) Gastrointestinal hormones regulating appetite. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 361 (1471):1187-1209. doi:10.1098/rstb.2006.1856
- Clark SA, Allard T, Jenkins WM, Merzenich MM (1988) Receptive fields in the body-surface map in adult cortex defined by temporally correlated inputs. *Nature* 332 (6163):444-445. doi:10.1038/332444a0
- Corbetta M, Shulman GL (2002) Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 3 (3):201-215. doi:10.1038/nrn755
- Dinstein I, Thomas C, Behrmann M, Heeger DJ (2008) A mirror up to nature. *Current biology : CB* 18 (1):R13-18. doi:10.1016/j.cub.2007.11.004
- Evarts EV, Thach WT (1969) Motor mechanisms of the CNS: cerebrotocerebellar interrelations. *Annual review of physiology* 31:451-498. doi:10.1146/annurev.ph.31.030169.002315
- Farrant K, Uddin LQ (2015) Asymmetric development of dorsal and ventral attention networks in the human brain. *Dev Cogn Neurosci* 12:165-174. doi:10.1016/j.dcn.2015.02.001
- Feneis H, Dauber W (2000) *Pocket Atlas of Human Anatomy*. 4th edn. Thieme, Stuttgart, New York
- Fountoulakis KN, Giannakopoulos P, Kovari E, Bouras C (2008) Assessing the role of cingulate cortex in bipolar disorder: neuropathological, structural and functional imaging data. *Brain research reviews* 59 (1):9-21. doi:10.1016/j.brainresrev.2008.04.005
- Fox MD, Corbetta M, Snyder AZ, Vincent JL, Raichle ME (2006) Spontaneous neuronal activity distinguishes human dorsal and ventral attention systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (26):10046-10051. doi:10.1073/pnas.0604187103
- Fox MD, Snyder AZ, Vincent JL, Corbetta M, Van Essen DC, Raichle ME (2005) The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (27):9673-9678. doi:10.1073/pnas.0504136102
- Fox PT, Miezin FM, Allman JM, Van Essen DC, Raichle ME

- (1987) Retinotopic organization of human visual cortex mapped with positron-emission tomography. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 7 (3):913-922
- Gao Q, Horvath TL (2007) Neurobiology of feeding and energy expenditure. *Annual review of neuroscience* 30:367-398. doi:10.1146/annurev.neuro.30.051606.094324
- Gazzaniga MS (1989) Organization of the human brain. *Science* 245 (4921):947-952. doi:10.1126/science.2672334
- Gazzaniga MS (1995) Principles of human brain organization derived from split-brain studies. *Neuron* 14 (2):217-228. doi:10.1016/0896-6273(95)90280-5
- Goldman-Rakic PS (1992) Working memory and the mind. *Scientific American* 267 (3):110-117. doi:10.1038/scientificamerican0992-110
- Goldman-Rakic PS (1996) Regional and cellular fractionation of working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93 (24):13473-13480. doi:10.1073/pnas.93.24.13473
- Hickok G (2009) Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *Journal of cognitive neuroscience* 21 (7):1229-1243. doi:10.1162/jocn.2009.21189
- Jenkins WM, Merzenich MM, Ochs MT, Allard T, Guic-Robles E (1990) Functional reorganization of primary somatosensory cortex in adult owl monkeys after behaviorally controlled tactile stimulation. *J Neurophysiol* 63 (1):82-104. doi:10.1152/jn.1990.63.1.82
- Kaas JH, Nelson RJ, Sur M, Lin CS, Merzenich MM (1979) Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates. *Science* 204 (4392):521-523. doi:10.1126/science.107591
- Kampe J, Tschop MH, Hollis JH, Oldfield BJ (2009) An anatomic basis for the communication of hypothalamic, cortical and mesolimbic circuitry in the regulation of energy balance. *The European journal of neuroscience* 30 (3):415-430. doi:10.1111/j.1460-9568.2009.06818.x
- Kandel E (2000) The brain and behavior. In: Kandel E, Schwartz J, Jessell T (eds) *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill, pp 5-18
- Keyser C (2009) Mirror neurons. *Current biology : CB* 19 (21):R971-973. doi:10.1016/j.cub.2009.08.026
- Kincade JM, Abrams RA, Astafiev SV, Shulman GL, Corbetta M (2005) An event-related functional magnetic resonance imaging study of voluntary and stimulus-driven orienting of attention. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 25 (18):4593-4604. doi:10.1523/JNEUROSCI.0236-05.2005
- Lanciego JL, Luquin N, Obeso JA (2012) Functional neuroanatomy of the basal ganglia. *Cold Spring Harbor perspectives in medicine* 2 (12):a009621. doi:10.1101/cshperspect.a009621
- Lewis D, Oeth K (1995) Functional Neuroanatomy. In: Kaplan H, Sadock B (eds) *Comprehensive Textbook of Psychiatry*. 6th edn. Williams and Wilkins, Baltimore, pp 4-24
- Mayberg HS (1997) Limbic-cortical dysregulation: a proposed model of depression. *The Journal of neuropsychiatry and clinical neurosciences* 9 (3):471-481. doi:10.1176/jnp.9.3.471
- Mayberg HS, Liotti M, Brannan SK, McGinnis S, Mahurin RK, Jerabek PA, Silva JA, Tekell JL, Martin CC, Lancaster JL, Fox PT (1999) Reciprocal limbic-cortical function and negative mood: converging PET findings in depression and normal sadness. *Am J Psychiatry* 156 (5):675-682. doi:10.1176/ajp.156.5.675
- Meldrum BS (2000) Glutamate as a neurotransmitter in the brain: review of physiology and pathology. *The Journal of nutrition* 130 (4S Suppl):1007S-1015S. doi:10.1093/jn/130.4.1007S
- Mishkin M (1993) Cerebral Memory Circuits. In: Poggio T, Glaser D (eds) *Exploring Brain Functions- Models in Neuroscience*. John Wiley and Sons, Chichester, pp 113-127
- Mogilner A, Grossman JA, Ribary U, Joliot M, Volkman J, Rapaport D, Beasley RW, Llinas RR (1993) Somatosensory cortical plasticity in adult humans revealed by magnetoencephalography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90 (8):3593-3597. doi:10.1073/pnas.90.8.3593
- Molenberghs P, Cunnington R, Mattingley JB (2009) Is the mirror neuron system involved in imitation? A short review and meta-analysis. *Neuroscience and biobehavioral reviews* 33 (7):975-980. doi:10.1016/j.neubiorev.2009.03.010
- Morgane PJ, Galler JR, Mokler DJ (2005) A review of systems and networks of the limbic forebrain/limbic midbrain. *Progress in neurobiology* 75 (2):143-160. doi:10.1016/j.pneurobio.2005.01.001
- Murphy C, Jefferies E, Rueschemeyer SA, Sormaz M, Wang HT, Margulies DS, Smallwood J (2018) Distant from input: Evidence of regions within the default mode network supporting perceptually-decoupled and conceptually-guided cognition. *NeuroImage* 171:393-401. doi:10.1016/j.neuroimage.2018.01.017
- O'Connor WT (1998) Functional neuroanatomy of the basal ganglia as studied by dual-probe microdialysis. *Nuclear medicine and biology* 25 (8):743-746. doi:10.1016/s0969-8051(98)00066-3
- Penfield W, Rasmussen T (1950) *The Cerebral Cortex of Man: A Clinical Study of Localization of Function*. Macmillan, New York
- Prather JF, Peters S, Nowicki S, Mooney R (2008) Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature* 451 (7176):305-310. doi:10.1038/nature06492
- Putz R, Pabst R (2006) *Sobotta Atlas of Human Anatomy*. 22nd edn. Elsevier GmbH, Munich
- Ramachandran VS (1993) Behavioral and magnetoencephalographic correlates of plasticity in the adult human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90 (22):10413-10420. doi:10.1073/pnas.90.22.10413
- Rizzolatti G, Craighero L (2004) The mirror-neuron system. *Annual review of neuroscience* 27:169-192. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230

- Saper CB, Chou TC, Elmquist JK (2002) The need to feed: homeostatic and hedonic control of eating. *Neuron* 36 (2):199-211. doi:10.1016/s0896-6273(02)00969-8
- Saper CB, Scammell TE, Lu J (2005) Hypothalamic regulation of sleep and circadian rhythms. *Nature* 437 (7063):1257-1263. doi:10.1038/nature04284
- Sormaz M, Murphy C, Wang HT, Hymers M, Karapanagiotidis T, Poerio G, Margulies DS, Jefferies E, Smallwood J (2018) Default mode network can support the level of detail in experience during active task states. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115 (37):9318-9323. doi:10.1073/pnas.1721259115
- Spreng RN (2012) The fallacy of a “task-negative” network. *Frontiers in psychology* 3:145. doi:10.3389/fpsyg.2012.00145
- Standing S (2016) *Gray's anatomy*. 41st edn. Elsevier,
- Stein T, Moritz C, Quigley M, Cordes D, Haughton V, Meyerand E (2000) Functional connectivity in the thalamus and hippocampus studied with functional MR imaging. *AJNR American journal of neuroradiology* 21 (8):1397-1401
- Uddin LQ, Yeo BTT, Spreng RN (2019) Towards a Universal Taxonomy of Macro-scale Functional Human Brain Networks. *Brain topography* 32 (6):926-942. doi:10.1007/s10548-019-00744-6
- Ungerleider LG (1995) Functional brain imaging studies of cortical mechanisms for memory. *Science* 270 (5237):769-775. doi:10.1126/science.270.5237.769
- Van Hoesen GW (1993) The modern concept of association cortex. *Current opinion in neurobiology* 3 (2):150-154. doi:10.1016/0959-4388(93)90202-a
- Ward P, Seri, Cavanna AE (2013) Functional neuroanatomy and behavioural correlates of the basal ganglia: evidence from lesion studies. *Behavioural neurology* 26 (4):219-223. doi:10.3233/BEN-2012-120264
- Williams G, Bing C, Cai XJ, Harrold JA, King PJ, Liu XH (2001) The hypothalamus and the control of energy homeostasis: different circuits, different purposes. *Physiology & behavior* 74 (4-5):683-701. doi:10.1016/s0031-9384(01)00612-6
- Wilson C (2004) Basal ganglia. In: Shepherd G (ed) *The synaptic organization of the brain*. Oxford University Press, Oxford, pp 361-413