

Ο Εγκέφαλος

Φιλοσοφική Σχολή ΕΚΠΑ
Τμήμα Μουσικών Σπουδών

Μεταπτυχιακό Πρόγραμμα Μουσικής Τεχνολογίας

Μάθημα: Μουσική και Γνωσιακές Επιστήμες I
Διδάσκων: Γιώργος Κωστελέτος

Ο Εγκέφαλος



Όψεις: Κάτοψη, Οπίσθια, Πλάγια



Ερωτήματα

- **Localism/Holism/Grand-Mother Cells/Connectionism**
 - **Localism:** Συγκεκριμένες ομάδες νευρώνων είναι επιφορτισμένες αυστηρά με την τέλεση συγκεκριμένων νοητικών λειτουργιών
 - **Holism:** Δεν υφίσταται αυστηρή εξειδίκευση των νευρώνων. Μια ομάδα νευρώνων μπορεί να βρεθεί να καλύπτει τελείως διαφορετικές ανάγκες σε διαφορετικές στιγμές. Επιπλέον, σε μια δεδομένη στιγμή μια λειτουργία μπορεί να επιτελείται ταυτόχρονα από πολλές διαφορετικές ομάδες νευρώνων.
 - **Grand-Mother Cells (gnostic cells):** Για κάθε πολύπλοκο-ανώτερου επιπέδου ερέθισμα (π.χ. η εικόνα της γιαγιάς μας) υπάρχει ένας συγκεκριμένος νευρώνας υποδοχής (Πλατωνισμός των Νευρώνων).
 - **Connectionism:** Συγκερασμός της τοπικιστικής και της ολιστικής άποψης. Στο χαμηλό επίπεδο των βασικών λειτουργιών (πρωτεύουσα αισθητηριακή/κινητική κλπ) έχουμε σημαντική εξειδίκευση. Στο επίπεδο των ανώτερων λειτουργιών (Γλώσσα/Μνήμη/Αναγνώριση προτύπων) έχουμε συνεργασία νευρωνικών ομάδων.

Ερωτήματα



- Υπάρχει ‘Μουσικός Εγκέφαλος’;
 - Υπάρχουν εγκεφαλικές δομές και λειτουργίες που αφορούν αποκλειστικά στη Μουσική;
 - Αν όχι, τότε οι γενικότερης χρήσης δομές-λειτουργίες που επιστρατεύονται είναι πάντα οι ίδιες;
 - Αν όχι, πού οφείλεται η διαφοροποίηση; Μήπως υπάρχει διαφοροποίηση ανάλογα με το είδος του μουσικού ερεθίσματος, με το βαθμό συγκέντρωσης ή με κάποιο άλλο παράγοντα;

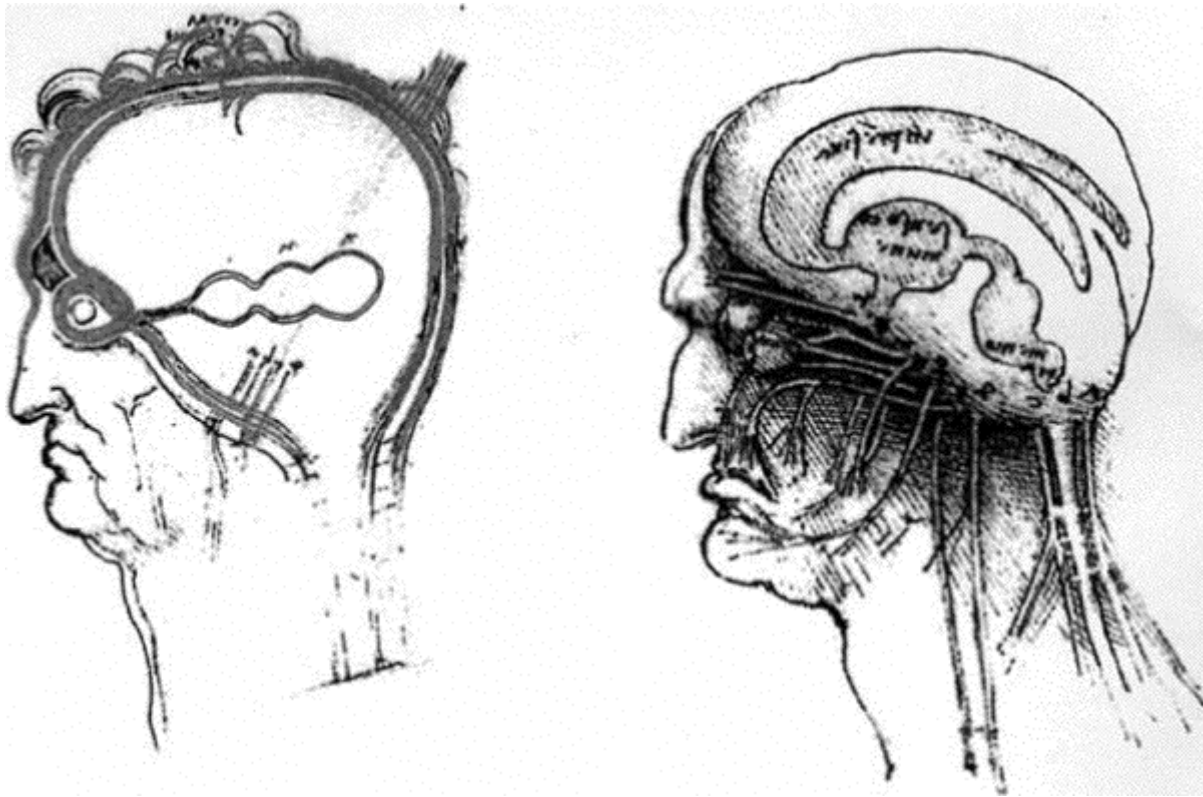
Ερωτήματα

- Υπάρχει σχέση Μουσικής-Γλώσσας;
 - Επιστρατεύουν τις ίδιες ή διαφορετικές εγκεφαλικές δομές-λειτουργίες;
 - Έχουμε εξειδικευμένες γλωσσικές και εξειδικευμένες μουσικές δομές;/γλωσσικές δομές που επιστρατεύονται και για τη μουσική;/ μουσικές δομές που επιστρατεύονται και για τη γλώσσα;/ανώτερες γενικές δομές που επιστρατεύονται τότε για τη γλώσσα και τότε για τη μουσική;

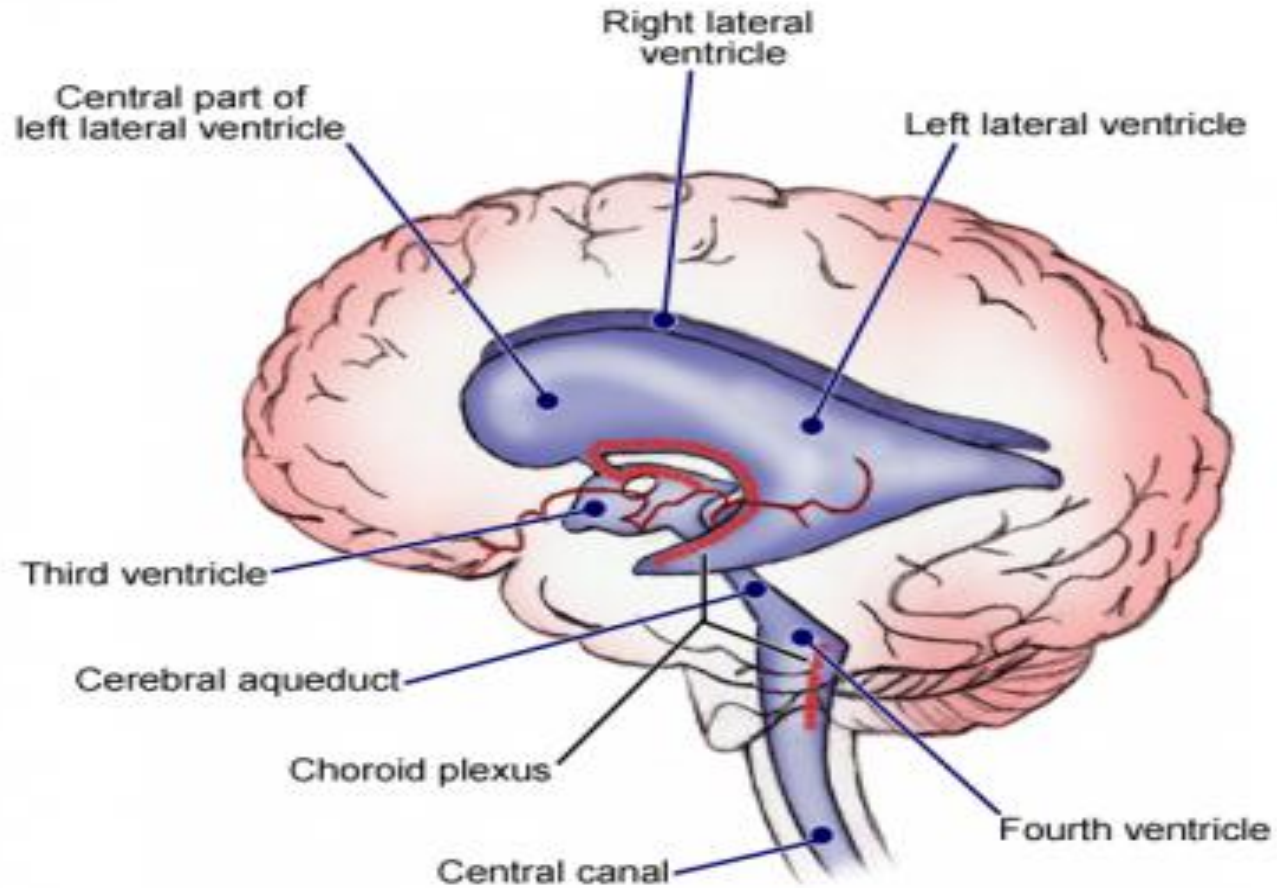
Ο Εγκέφαλος

- Ο εγκέφαλος έχει βάρος 1250-1600gr
- Αποτελείται από περίπου:
 - 23 δισ. νευρώνες (Άνδρες)
 - 19 δισ. νευρώνες (Γυναίκες)
 - Ποντίκι 4 εκατ. νευρώνες
 - Σκύλος 160 εκατ. νευρώνες
 - Γάτα 300 εκατ. νευρώνες
 - Φάλαινα 37,2 δισ. Νευρώνες
- Αιματώνεται από 2 αρτηρίες έσω καρωτίδων και 2 σπονδυλικές αρτηρίες
- Περιβάλλεται από εγκεφαλονωτιαίο υγρό που παράγεται στις εγκεφαλικές κοιλίες

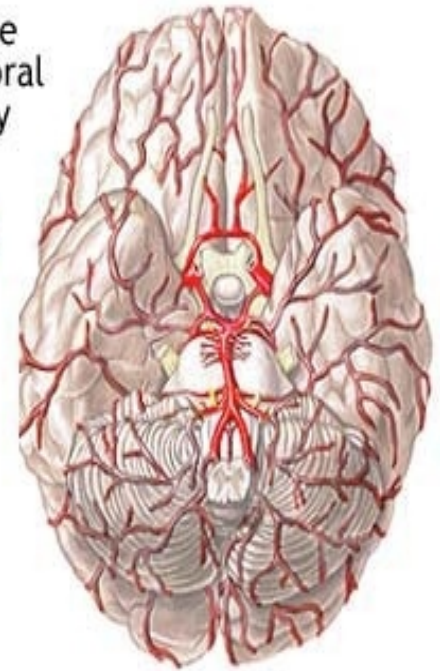
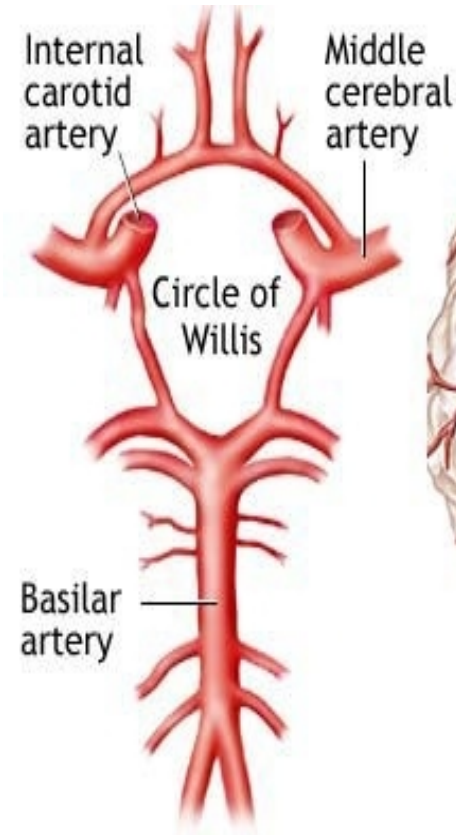
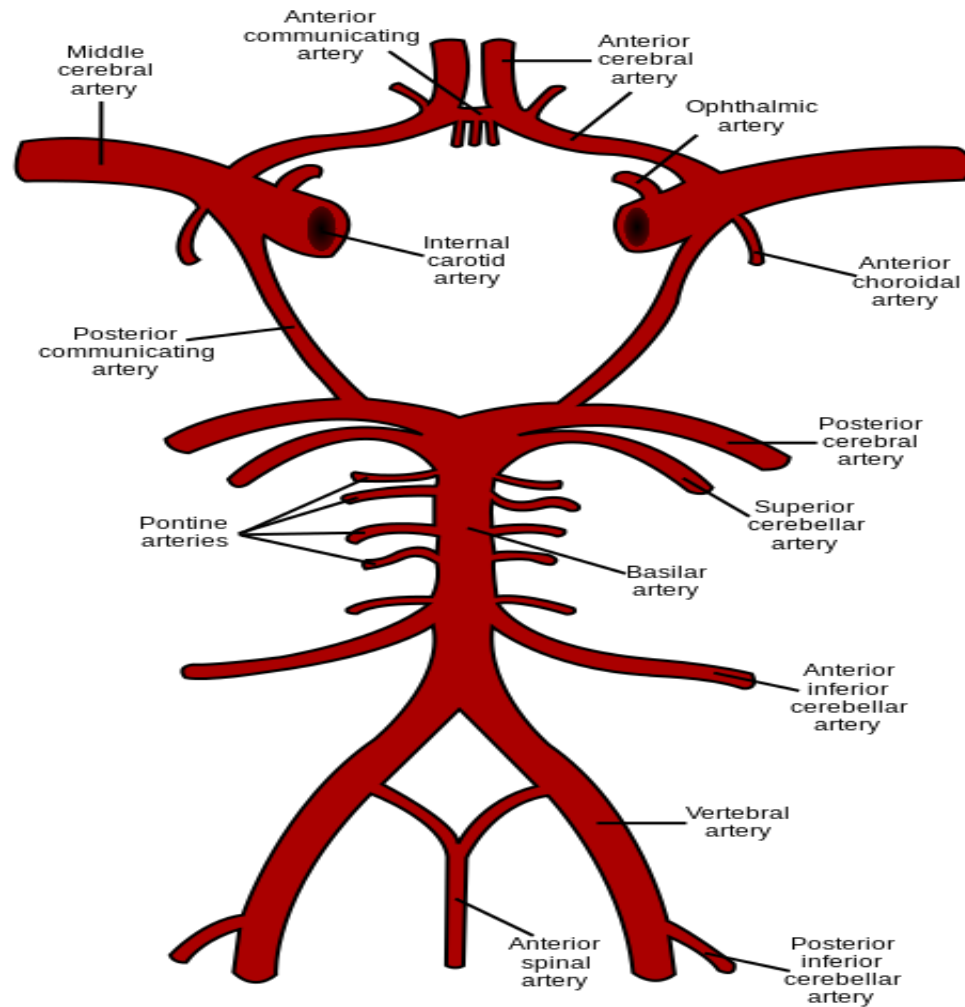
Οι εγκεφαλικές κοιλίες Leonardo Da Vinci



Οι Εγκεφαλικές κοιλίες



Εγκεφαλικές αρτηρίες

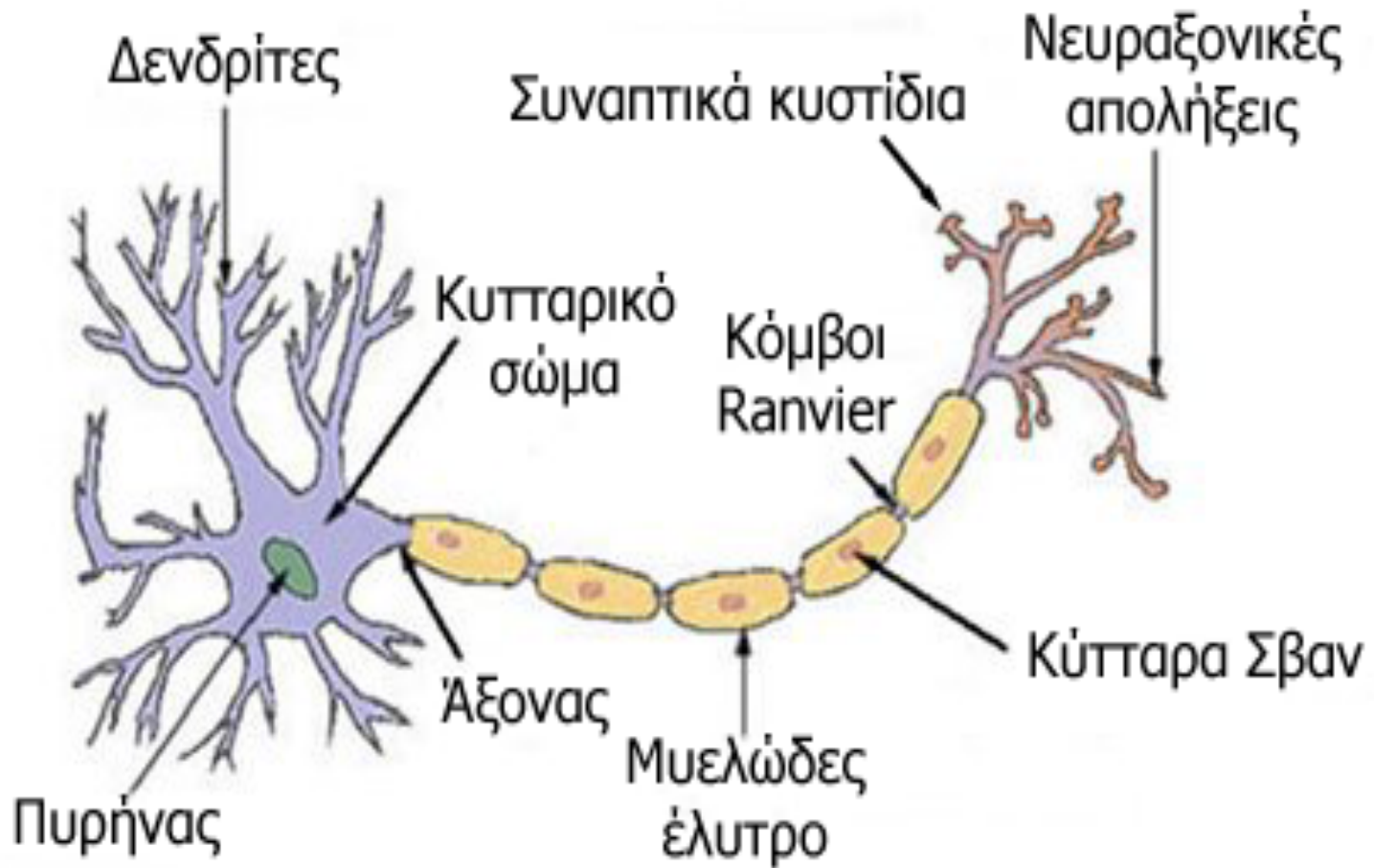


Bottom view of brain

Νευρώνες

- Αποτελούν τη βασική 'δομική μονάδα' του κεντρικού νευρικού συστήματος (The Neuron Doctrine, Ramon y Cajal, 1894)
- Αποτελούνται από:
 - 1) Το κυτταρικό σώμα (το οποίο περιλαμβάνει τον πυρήνα και πλήθος άλλων οργανιδίων).
 - 2) Τους δενδρίτες (δενδριτικές παραφυάδες)
 - 3) Τον νευρικό άξονα. Ο νευρικός άξονας καλύπτεται με μυελώδες έλυτρο αποτελούμενο από κύτταρα Schwann ώστε να διασφαλίζεται η διάδοση των ηλεκτρικών παλμών.

Βασικά Τμήματα Νευρώνα



Νευρώνες

- Η κυτταρική μεμβράνη περιέχει ιοντικά κανάλια στα οποία υπάρχει υψηλή συγκέντρωση καλίου, νατρίου, χλωρίου και ασβεστίου
- Η πόλωση αυτών των στοιχείων δημιουργεί ιόντα που με τη σειρά τους προκαλούν διαφορά δυναμικού με αποτέλεσμα τη δημιουργία ηλεκτρικών παλμών που διαδίδονται κατά μήκος του νευρο-άξονα
- Τί δημιουργεί την πόλωση;

Νευρώνες

- Η διέγερση ενός νευρώνα μπορεί να οφείλεται σε εξωτερικό ερέθισμα ή σε εσωτερικά χαοτικού χαρακτήρα αίτια (όπως στα όνειρα).
- Ένας αρχικά διεγχειρόμενος νευρώνας προσπαθεί να μεταβιβάσει τη διέγερσή του στους υπόλοιπους νευρώνες με τους οποίους συνδέεται
- Η σύνδεση επιτυγχάνεται κάνοντας ένα 'αίτημα φιλίας' το οποίο αν γίνει αποδεκτό οδηγεί σε μια σύναψη μεταξύ δύο του διεγχειρόμενου και ενός γειτονικού νευρώνα.

Χημικές Συνάψεις

- Η άφιξη του action potential στο τέλος του προσυναπτικού νευρο-άξονα οδηγεί σε depolarization της εκεί κυτταρικής μεμβράνης και στο άνοιγμα ιοντικών καναλιών ασβεστίου και στην απελευθέρωση στο μεσοσυναπτικό χάσμα ιόντων ασβεστίου αλλά και κυστιδίων εντός των οποίων βρίσκονται μόρια του νευροδιαβιβαστή.
- Η υποδοχή αυτών των κυστιδίων από τις πρωτεΐνες υποδοχείς του μετασυναπτικού νευρώνα οδηγεί στο άνοιγμα των εκεί ιοντικών καναλιών και στη ροή ιόντων στη μεμβράνη του εν λόγω νευρώνα.
- Αυτή η ροή ιόντων οδηγεί στην τοπική εκπόλωση της μεμβράνης και στη γέννηση ενός action potential που έπειτα θα ταξιδέψει κατά μήκος του μετασυναπτικού νευρο-άξονα .

Χημικές Συνάψεις

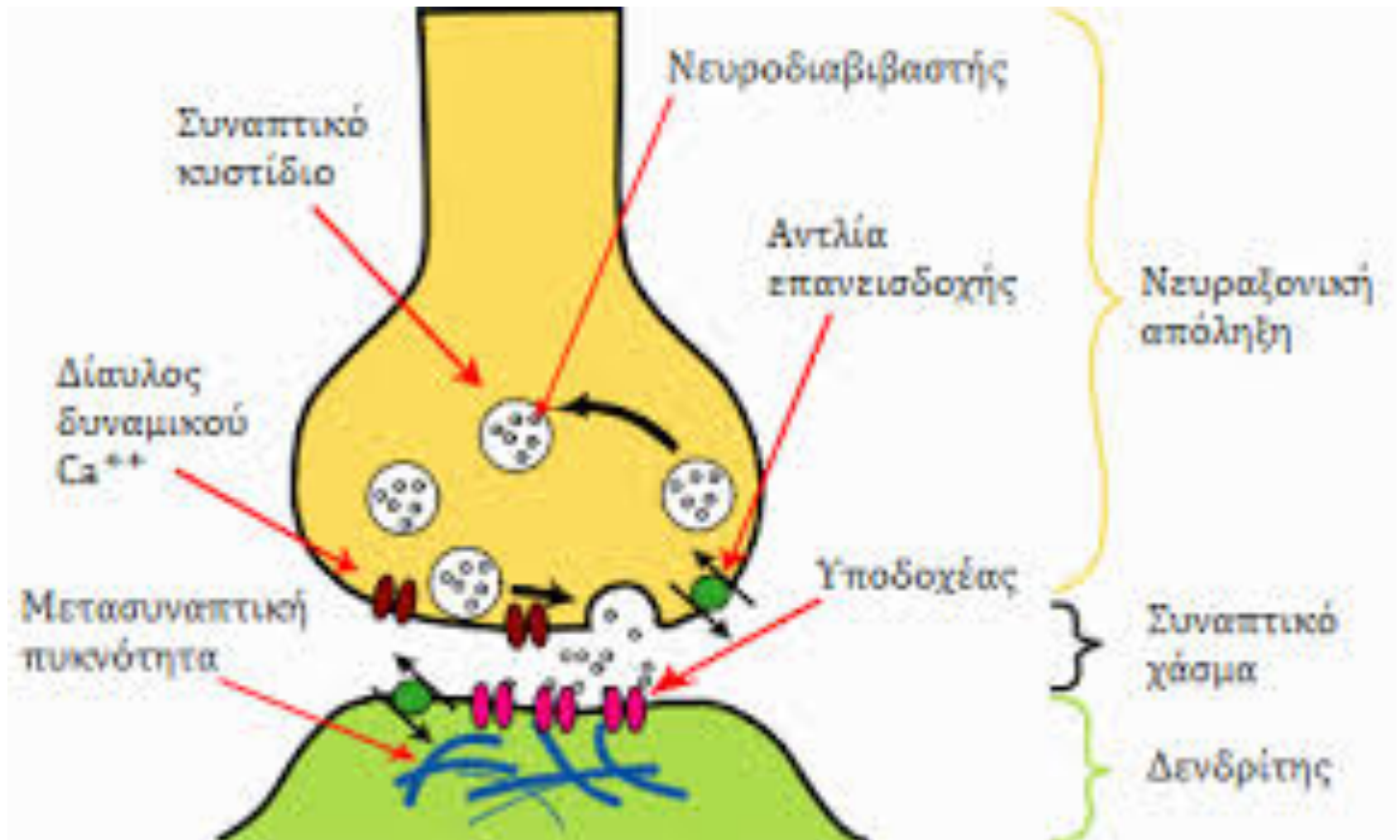
Νευροδιαβιβαστές

- Είναι οι χημικοί μεσάζοντες των ηλεκτρικών σημάτων μεταξύ των νευρώνων
- Είναι βιοχημικές ενώσεις δύο ειδών:
 - **Αμινοξέα** (Σεροτονίνη, Ακετυλοχολίνη, Οκυτοκίνη κλπ)
 - **Νευρο-πεπτίδια** (περισσότερα από 100 νευρο-πεπτίδια δρουν στους εγκεφάλους των θηλαστικών)
- Κάποιοι νευρώνες εκκρίνουν μόνο ένα τύπο νευροδιαβιβαστή ενώ κάποιοι άλλοι εκκρίνουν πολλούς διαφορετικούς νευροδιαβιβαστές, ταυτόχρονα ή μη (ανάλογα με τις συνθήκες διέγερσής τους).
- Η επίδραση ενός νευροδιαβιβαστή επί του firing rate του μετασυναπτικού νευρώνα καθορίζεται όχι από το νευροδιαβιβαστή αλλά από την πρωτεΐνη υποδοχέα.
- Λειτουργικά οι νευροδιαβιβαστές διακρίνονται σε:
 - **Non conditional:** Δρουν διεγερτικά ή κατασταλτικά επί του μετασυναπτικού νευρώνα και αυτή η δράση είναι προδιαγεγραμμένη, δε ρυθμίζεται.
 - **Conditional:** Το πρόσημο της δράσης τους εξαρτάται από περιφερειακούς παράγοντες όπως η ύπαρξη και άλλου νευροδιαβιβαστή στη σύναψη

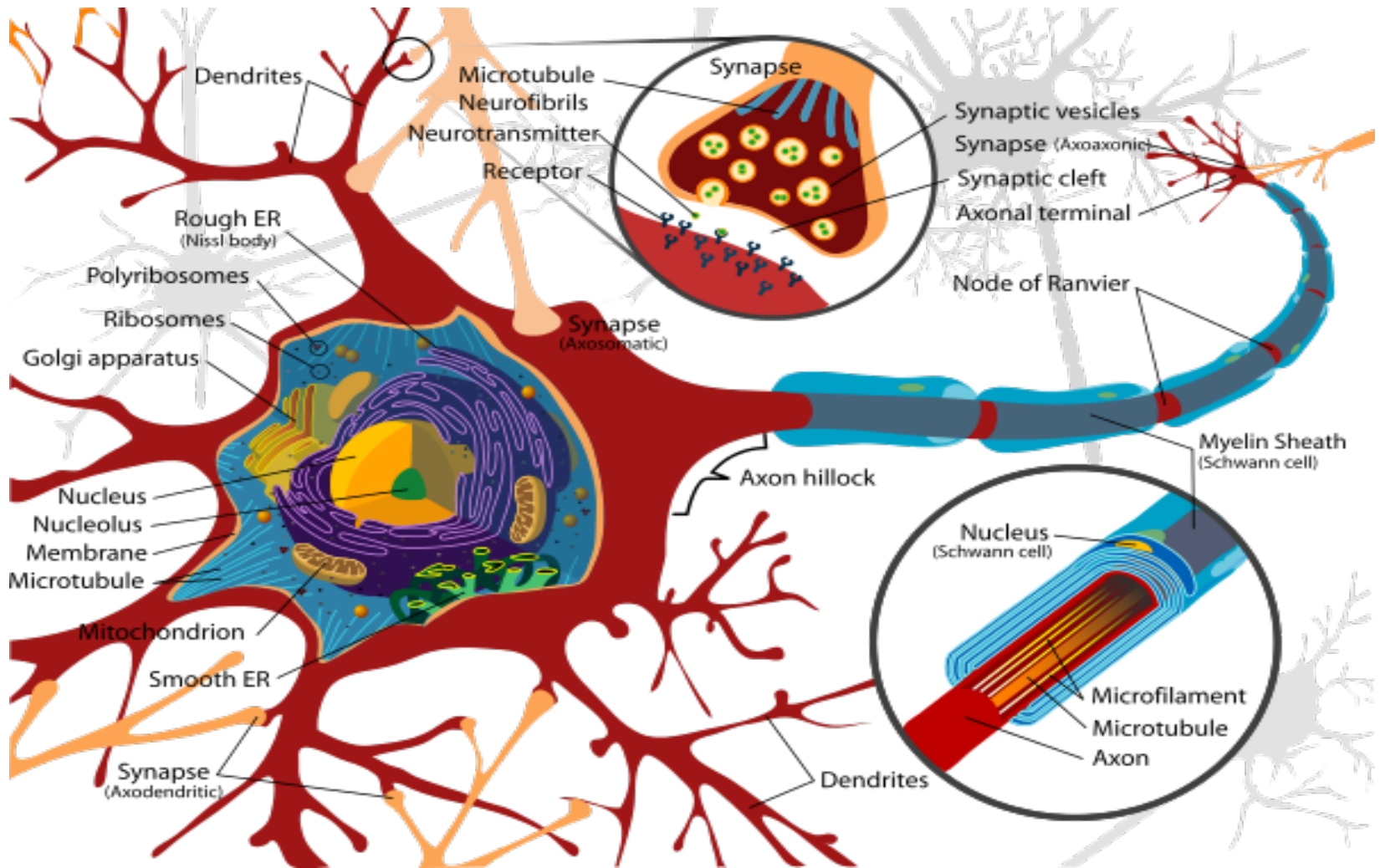
Ηλεκτρικές Συνάψεις

- Σε μια ηλεκτρική σύναψη δεν υπάρχει μεσοσυναπτικό χάσμα. Οι δύο νευρώνες είναι διαρκώς σε επαφή.
- Για την ακρίβεια, οι κυτταρικές μεμβράνες ενώνονται σε ειδικά σημεία (gap junctions) με αποτέλεσμα το κυτόπλασμα των δύο νευρώνων να είναι συνεχές.
- Αυτές οι gap junctions είναι πόροι που τελικά συνιστούν ηλεκτρικά κανάλια.
- Έτσι οι δύο νευρώνες είναι διαρκώς ισοδυναμικοί (isopotential) με αποτέλεσμα οποιαδήποτε ηλεκτρική μεταβολή συμβαίνει στον έναν να συμβαίνει και στον άλλον.
- Ωστόσο, το ηλεκτρικό σήμα εξασθενεί καθώς διαδίδεται από τον ένα νευρώνα στον άλλο. Εδώ δεν υπάρχει η δυνατότητα ενίσχυσης σήματος μέσω ειδικών νευροδιαβιβαστών.
- Επιπλέον οι ηλεκτρικές συνάψεις δεν παρουσιάζουν την 'πλαστικότητα' των χημικών συνάψεων.
- Πάντως, οι ηλεκτρικές συνάψεις έχουν το πλεονέκτημα της τάχιστης διάδοσης του ηλεκτρικού σήματος. Αυτό είναι απαραίτητο στην επίτευξη reflex movements από έναν οργανισμό. Ως εκ τούτου ηλεκτρικές συνάψεις απαντώνται σε νευρώνες των μυών.
- Οι ηλεκτρικές συνάψεις είναι επίσης χρήσιμες όταν θέλουμε συναθροίσεις νευρώνων να επιδείξουν συγχρονισμένη λειτουργία.

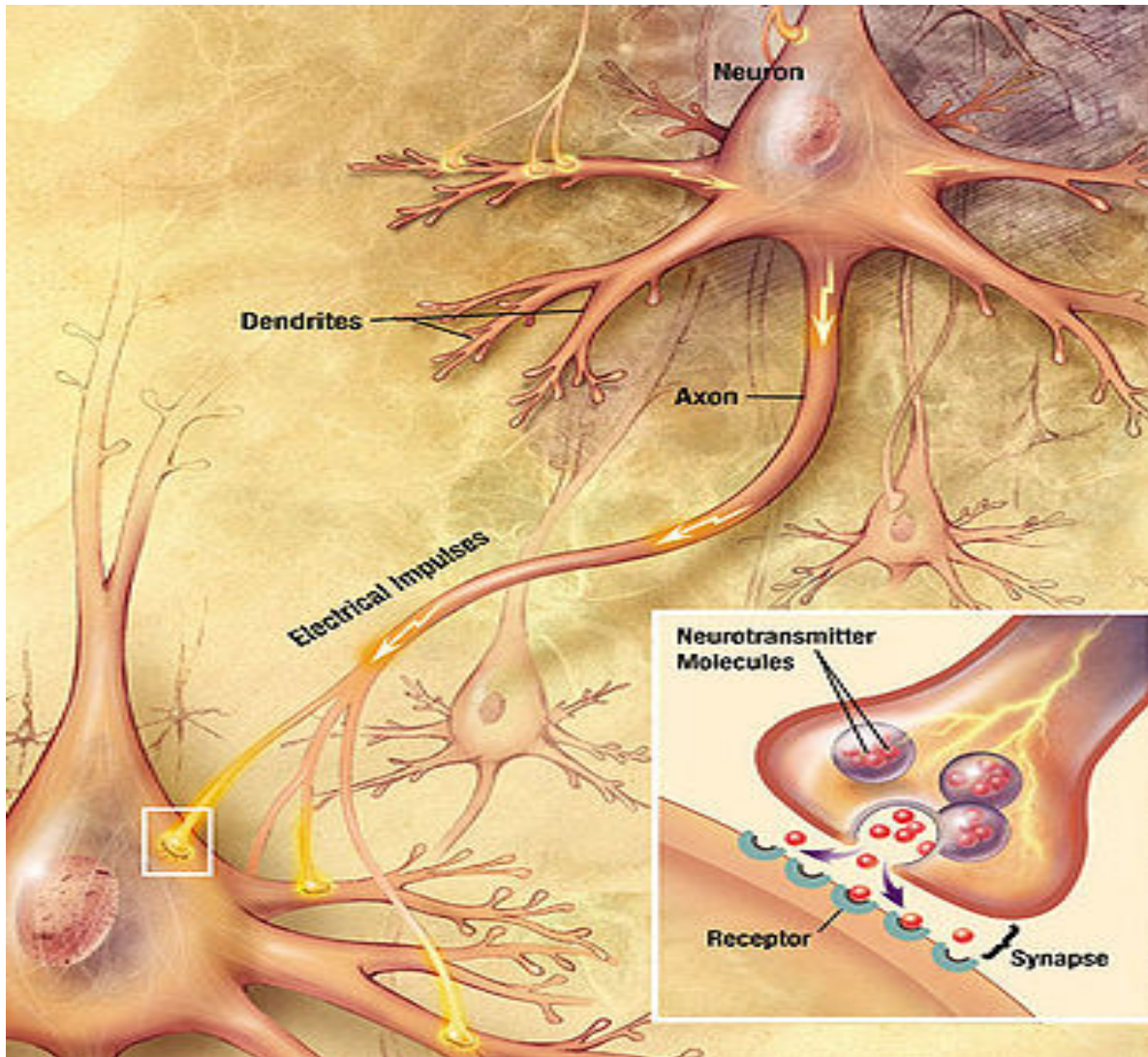
Χημική Σύναψη



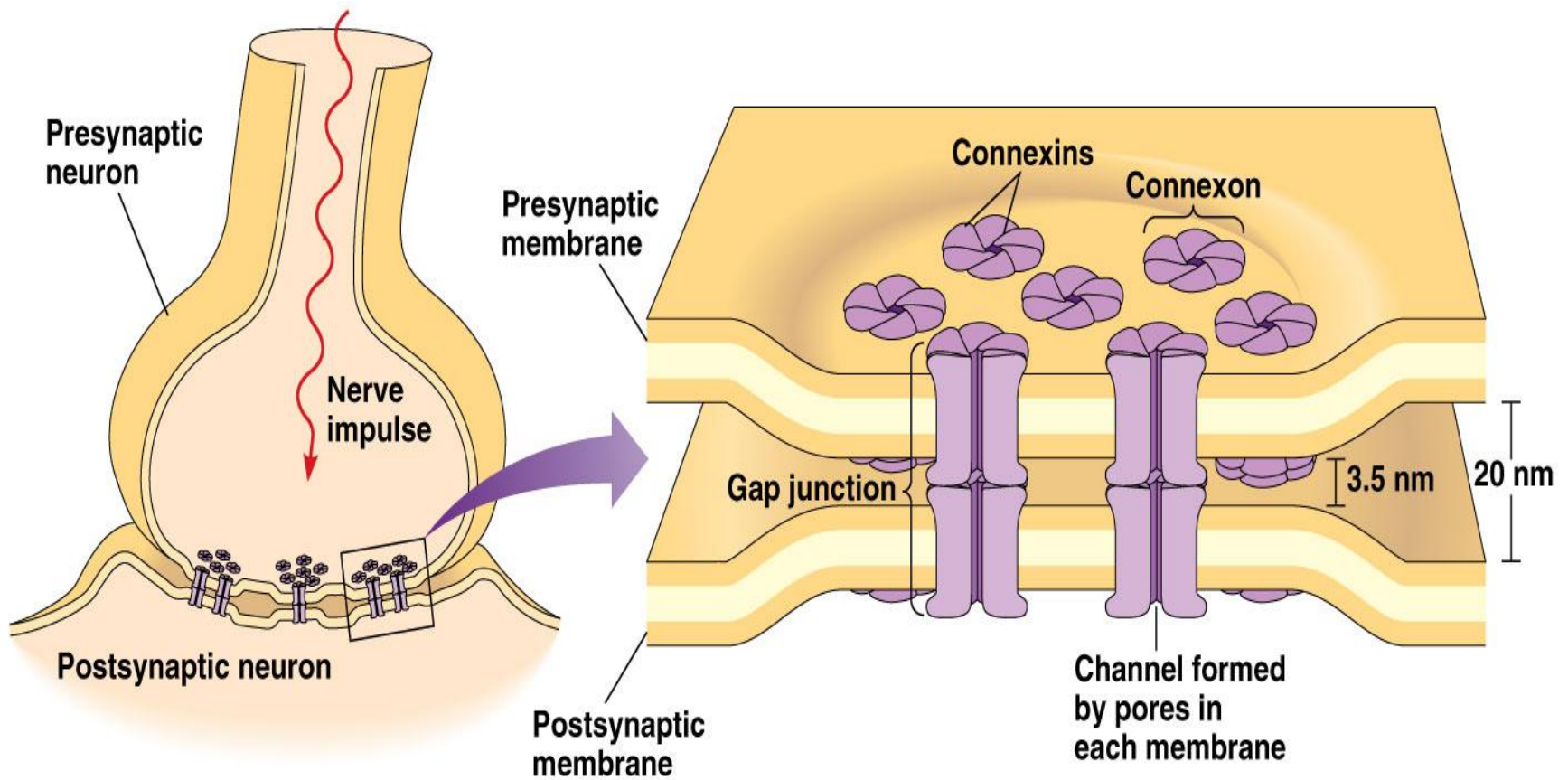
Χημική Σύναψη



Χημική Σύναψη



Ηλεκτρική Σύναψη

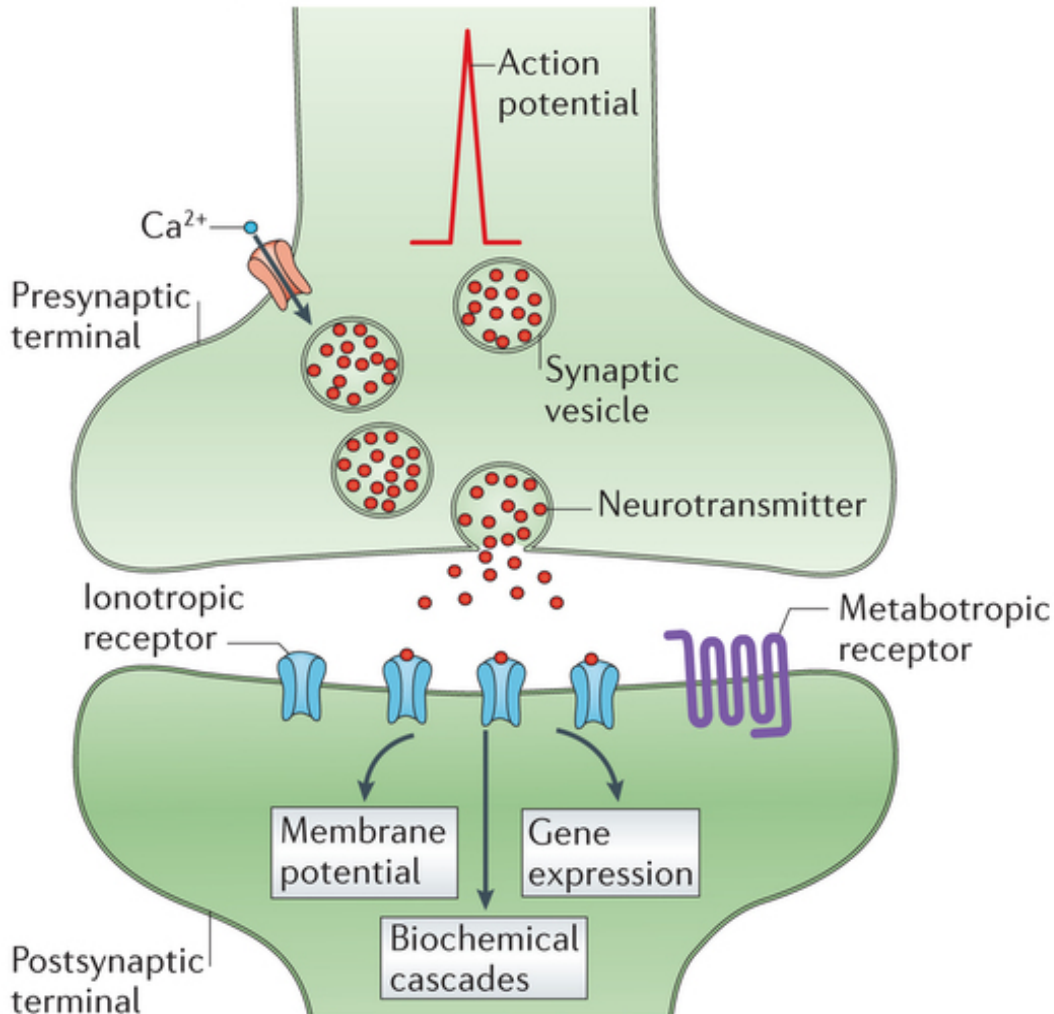


(a) An electrical synapse

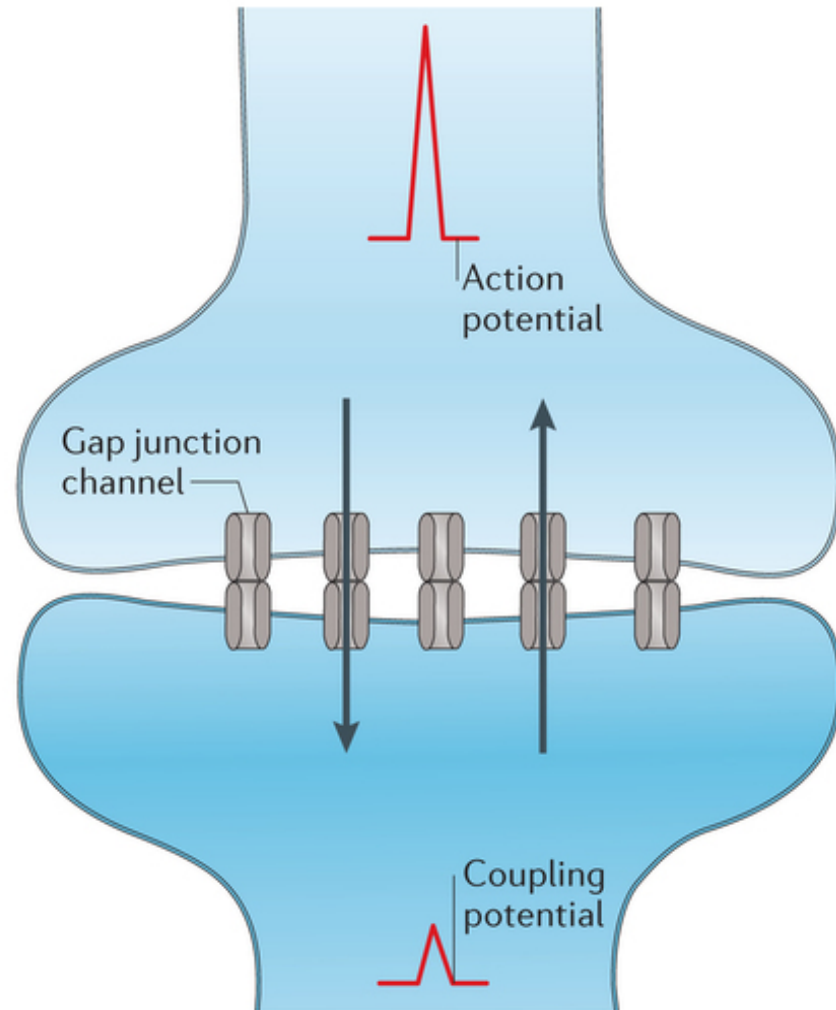
(b) Gap junctions

Χημική/Ηλεκτρική Σύναψη

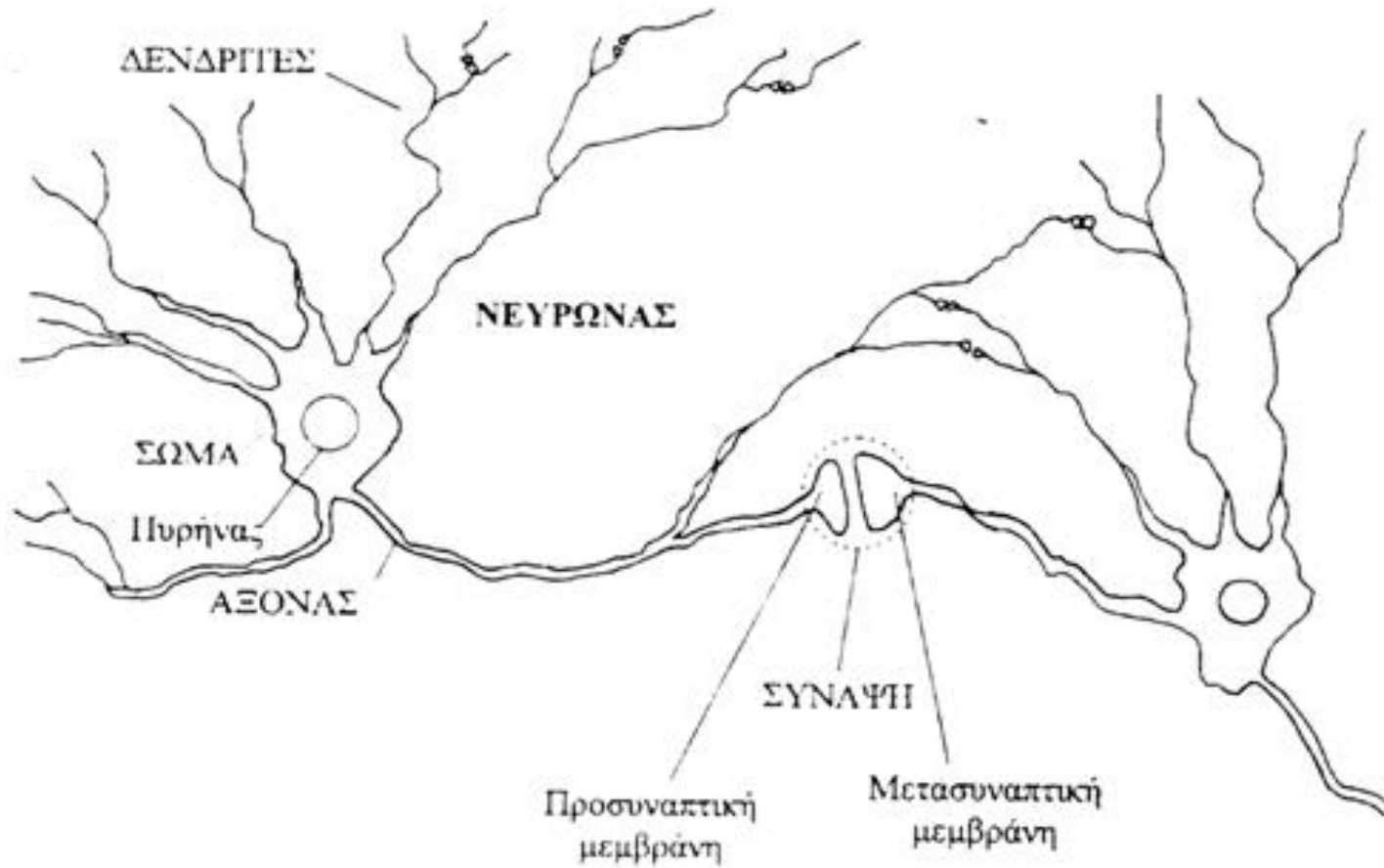
a Chemical synapse



b Electrical synapse



Χημική Σύναψη



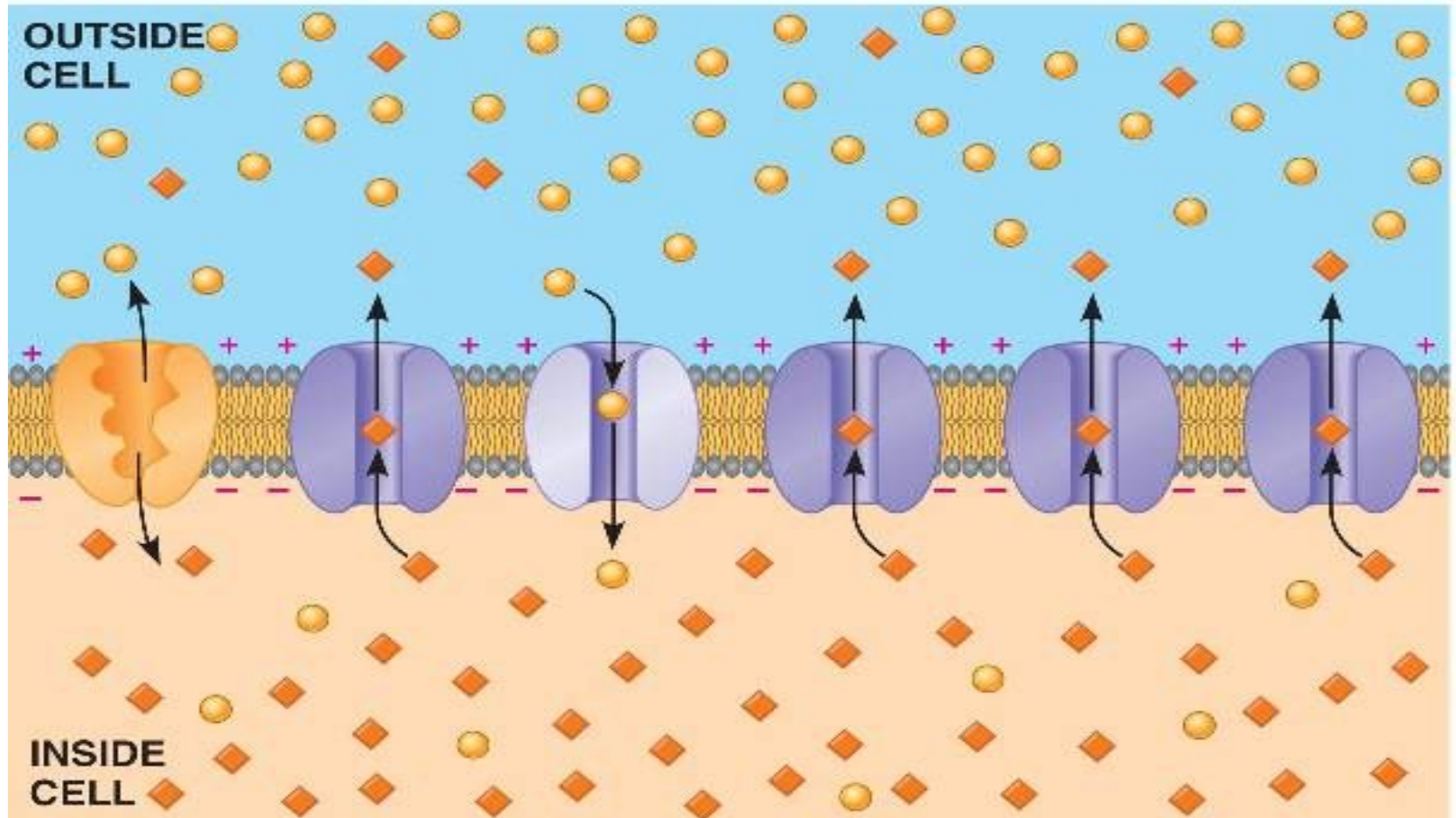
Παλμός (spike)

- Σχηματίζεται με την τάχιστη ανάπτυξη δυναμικού (action potential) στον διεγχειρόμενο νευρώνα και φτάνει μέχρι τα 100mV.
- Προκαλείται αν το ερέθισμα αναγκάσει το δυναμικό της μεμβράνης να αυξηθεί από το resting potential (-70mV) και να ξεπεράσει ένα κρίσιμο κατώφλι (threshold) δυναμικού (ουδός πυροδότησης -55mV).
- Η δημιουργία ενός spike (εκπόλωση- αναπόλωση -υπερπόλωση - ηρεμία) διαρκεί περίπου 4msec. Ένας νευρώνας μπορεί να 'γεννήσει' μέχρι και 200 action potentials ανά δευτερόλεπτο.
- Είναι της τάξης **“όλα ή τίποτα”** , δηλαδή ή θα παραχθεί στην πλήρη μορφή του (μέγιστο δυνατό πλάτος) ή δε θα παραχθεί καθόλου.
 - Συνεπώς το **πλάτος** του παλμού δε μας λέει τίποτα για την **ένταση του ερεθίσματος**. Η ένταση του ερεθίσματος κωδικούεται στο **firing rate** των action potentials από το νευρώνα.
- Το ηλεκτρικό σήμα διαδίδεται κατά μήκος του νευρώνα με τη διαδοχική δημιουργία action potentials σε διαδοχικά σημεία του νευρο-άξονα.
- Ο νευρο-άξονας είναι εμβαπτισμένος σε μυελίνη (υλικό που περιορίζει τις απώλειες ηλεκτρικού σήματος), με αποτέλεσμα το εκάστοτε action potential να διασχίζει ένα μεγαλύτερο μήκος του άξονα από ό,τι δίχως τη μυελίνη. Έτσι ο νευρώνας δε χρειάζεται να γεννήσει πάρα πολλά action potentials.
- Για την ακρίβεια, τα action potentials χρειάζεται να προκύπτουν στα σημεία που διακόπτεται η μυελινική μόνωση, δηλαδή στους κόμβους Ranvier. Έτσι το action potential φαίνεται να κινείται αναπηδώντας από τον ένα κόμβο στον άλλο (saltatory conduction).

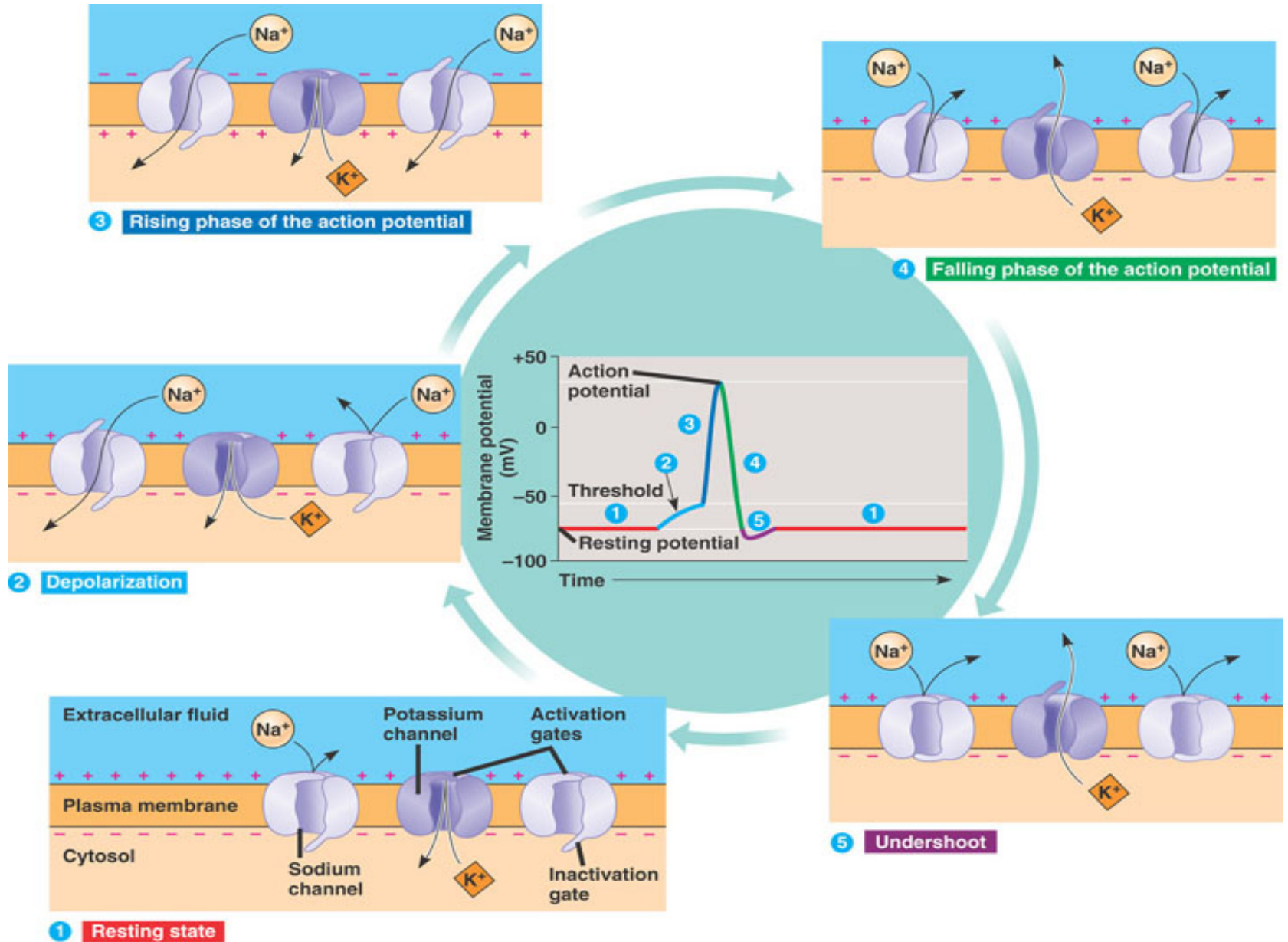
Παλμός (spike)



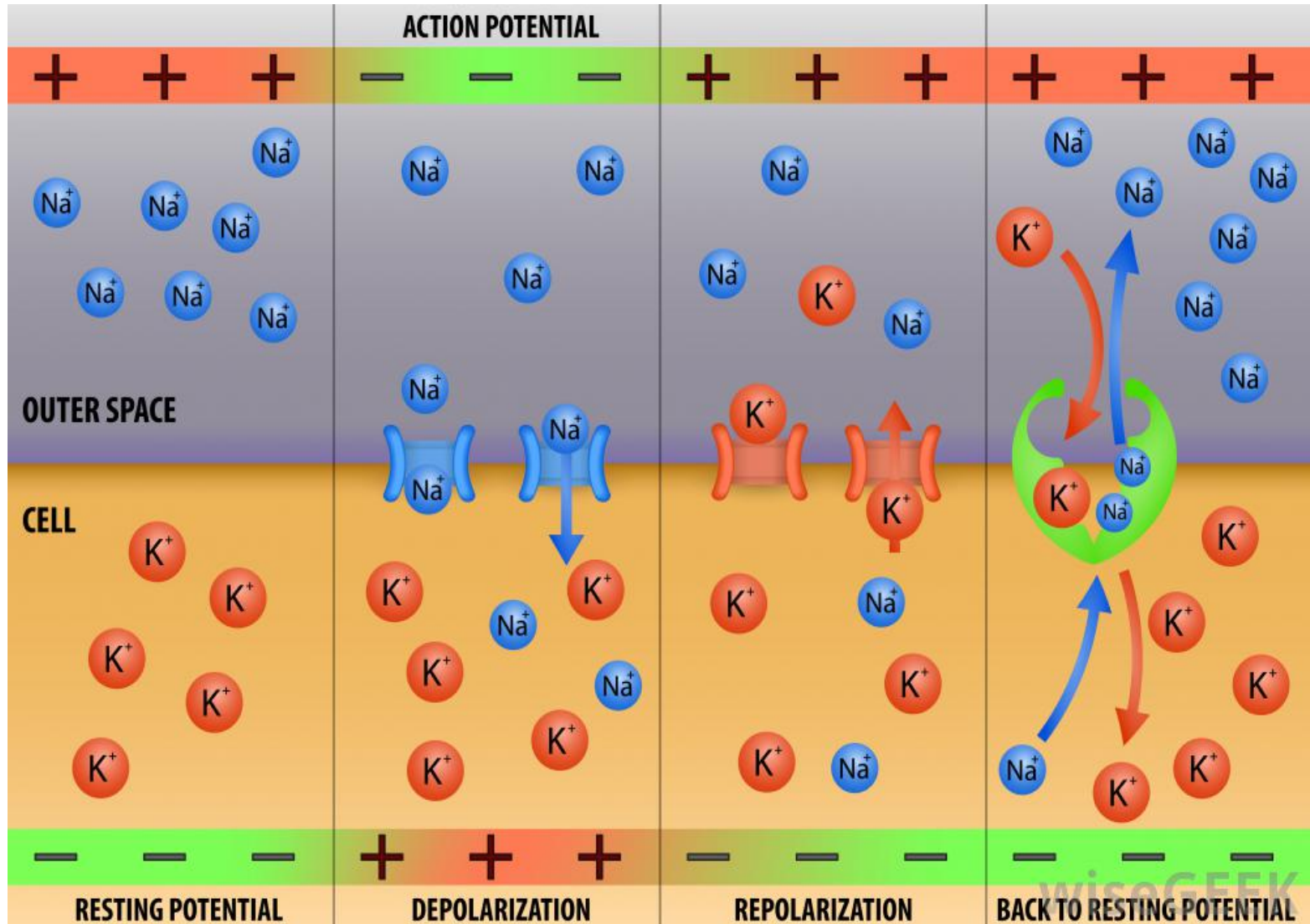
Είδη Ιοντικών καναλιών στην κυτταρική μεμβράνη



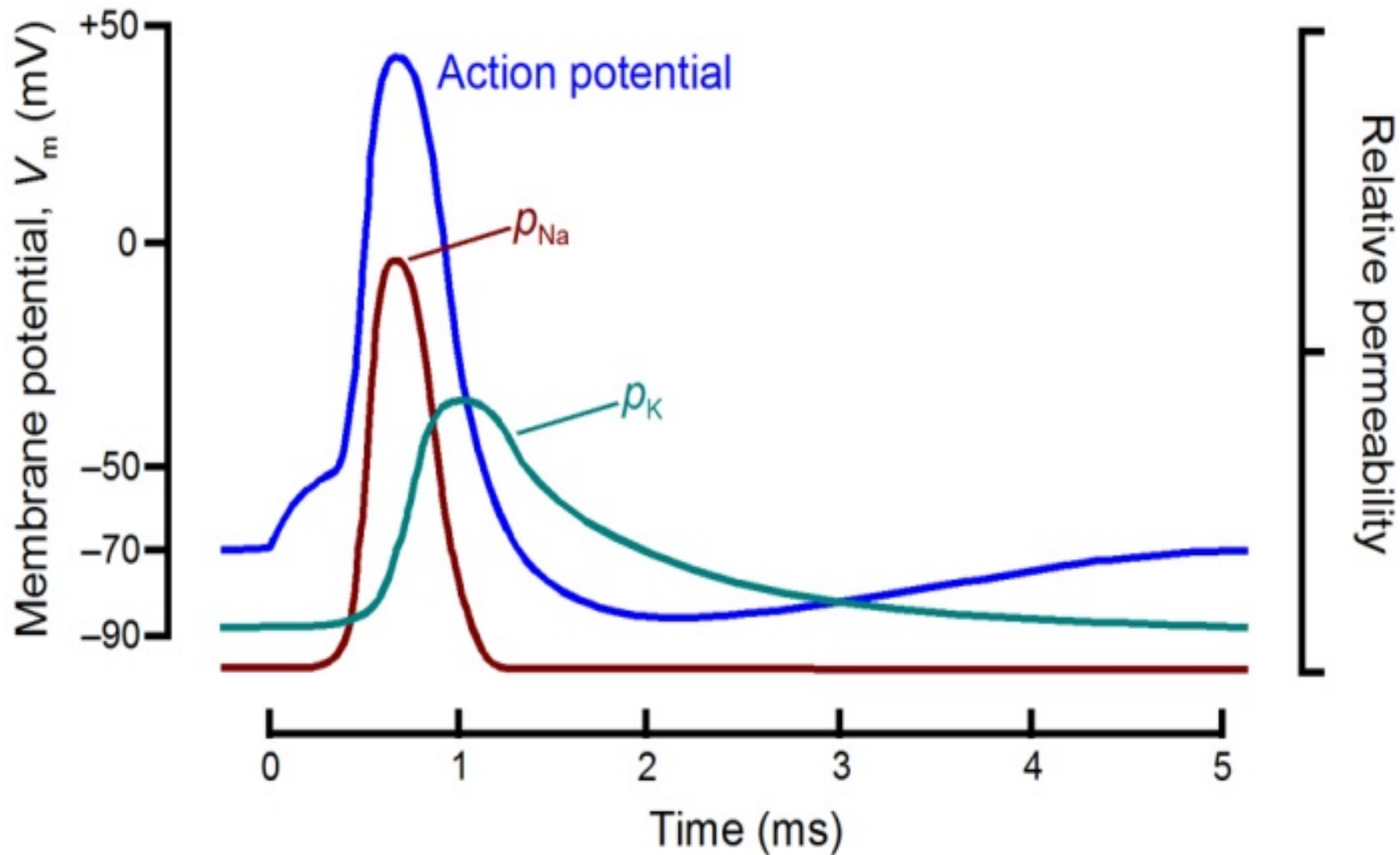
Στάδια δημιουργίας του παλμού



Στάδια δημιουργίας του Παλμού



Χρονοδιάγραμμα δημιουργίας παλμού



Propagation of an Action Potential

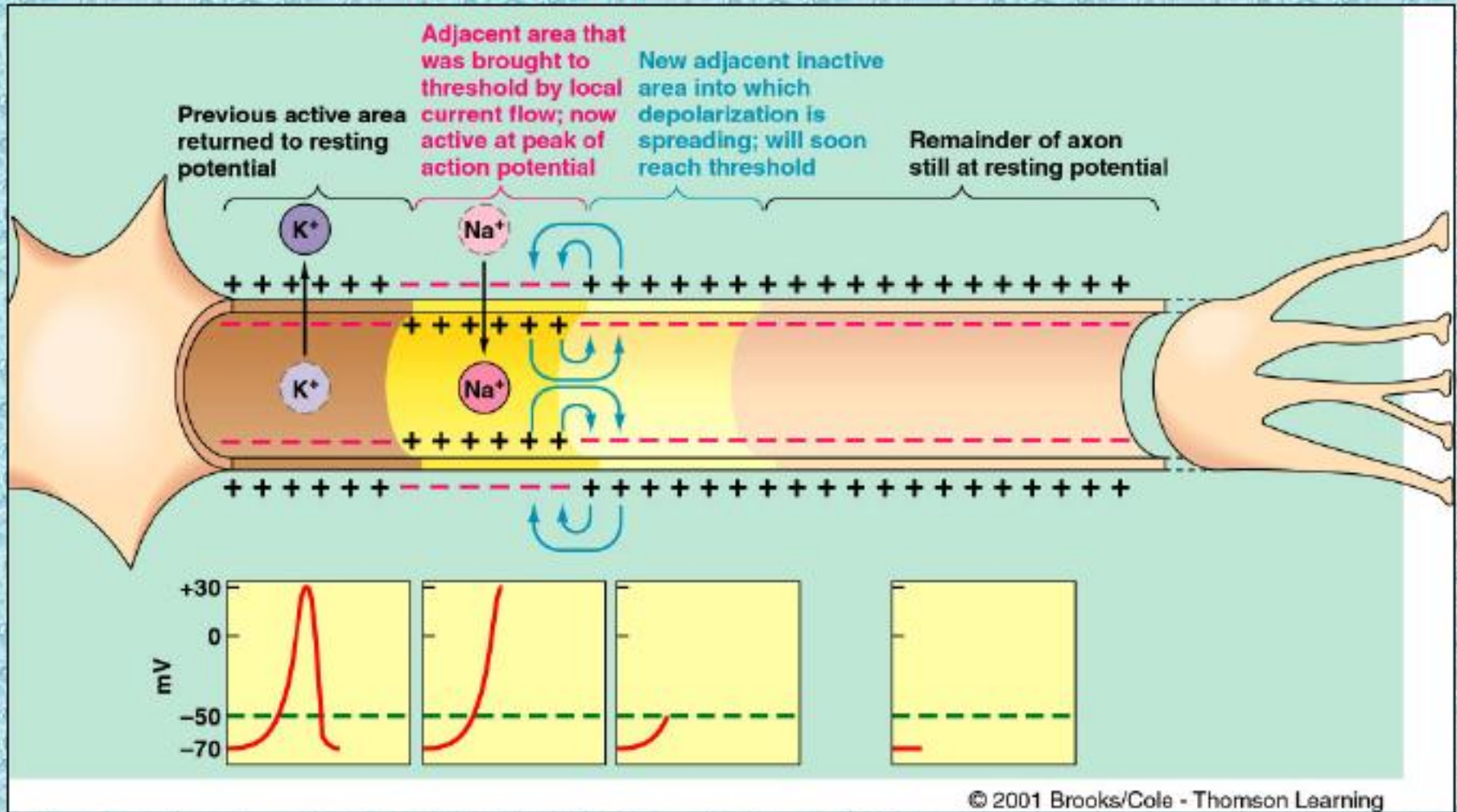


Fig 4-12

Η νευρωνική αρχιτεκτονική του Λόγου

Η 'μόνιμη ανώτερου πληροφορία' δε βρίσκεται στην παλμικότητα των ηλεκτρικών σημάτων αλλά στα **συναπτικά πρότυπα**

Νευρωνικός Δαρβινισμός - τον διαιτητεύει το γονιδίωμα
(έμφυτο)

Νοητικός Δαρβινισμός- τον διαιτητεύει το περιβάλλον
(επίκτητο)

- Συγκερασμός nativist/non nativist theories
- Πλαστικότητα εγκεφάλου

Κατηγορίες Νευρώνων

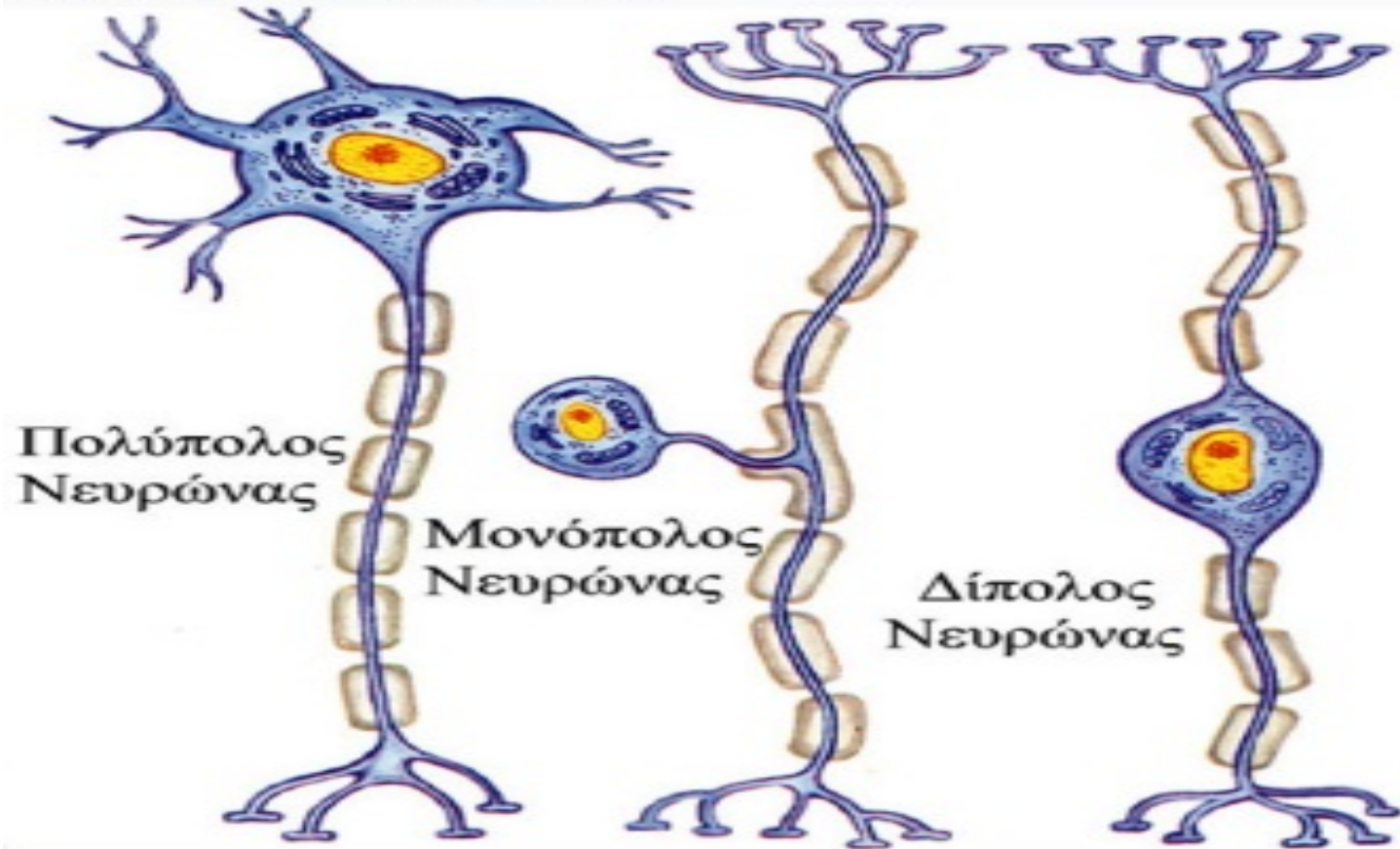
Μορφολογική κατηγοριοποίηση

- Μονόπολοι (unipolar)
 - Με μια αποφυάδα που χωρίζεται σε δύο κλάδους
- Δίπολοι (bipolar)
 - Με σώμα από το οποίο εκφύονται ένας άξονας και ένας δενδρίτης από αντίθετους πόλους (κύτταρα αμφιβληστροειδούς)
- Πολύπολοι Νευρώνες
 - Με έναν άξονα και πολλούς δενδρίτες
 - Η πλειοψηφία των νευρώνων είναι πολύπολοι.
 - Υποκατηγορία των πολύπολων νευρώνων είναι οι πυραμοειδείς νευρώνες που απαρτίζουν των εγκεφαλικό φλοιό

Κατηγορίες Νευρώνων

Μορφολογική κατηγοριοποίηση

Ένθετο 29: Τρεις κατηγορίες νευρώνων με κριτήριο τη δομική συγκρότηση.
Πηγή: ΕΕΕ: "Γενική Βιολογία", Εκδ. Αθηνών, 1989.



Κατηγορίες Νευρώνων

Μορφολογική κατηγοριοποίηση

Basic Neuron Types



Bipolar
(Interneuron)



Unipolar
(Sensory Neuron)



Multipolar
(Motoneuron)



Pyrimidal
Cell

Πυραμοειδής νευρώνας

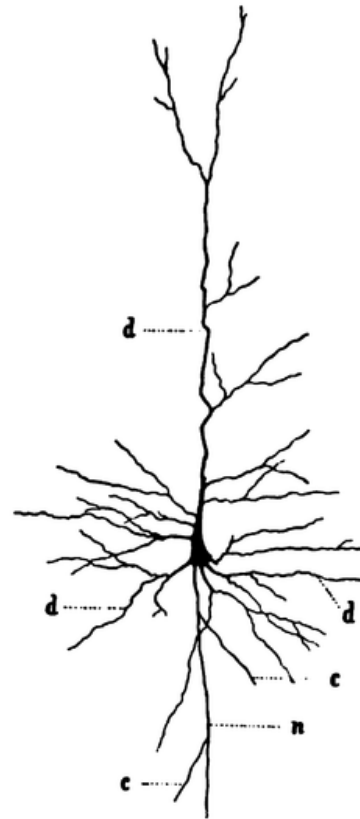
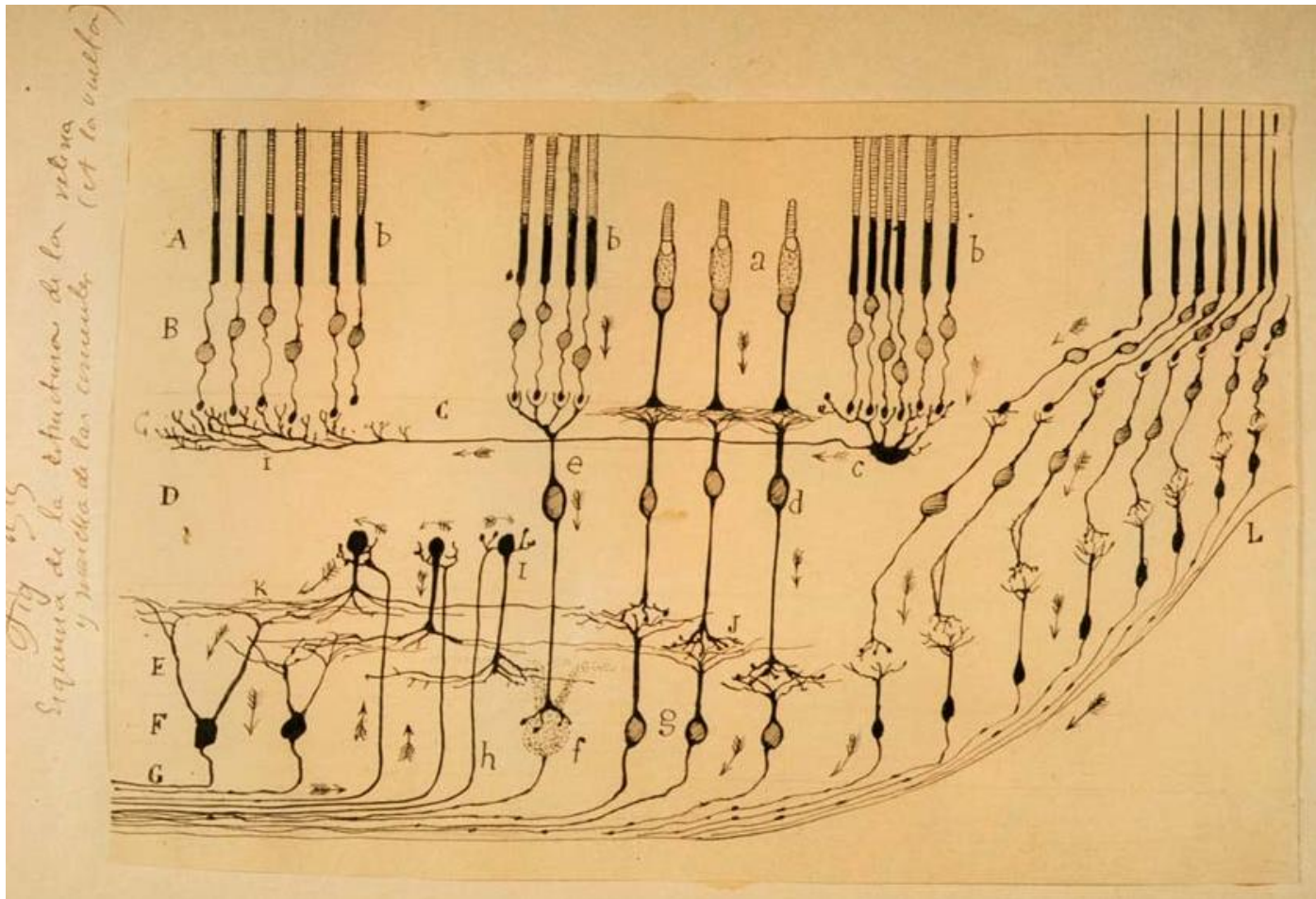


Fig. 33.—A pyramidal cell of the cerebral cortex of man. × 90. *c*, Collaterals; *d*, dendrites; *n*, neuraxis.

Δίπολοι Νευρώνες Αμφιβληστροειδούς (Σχέδιο του Ramon y Cajal)



Συνάθροιση Πυραμοειδών νευρώνων



Νευρώνες Πιθήκου

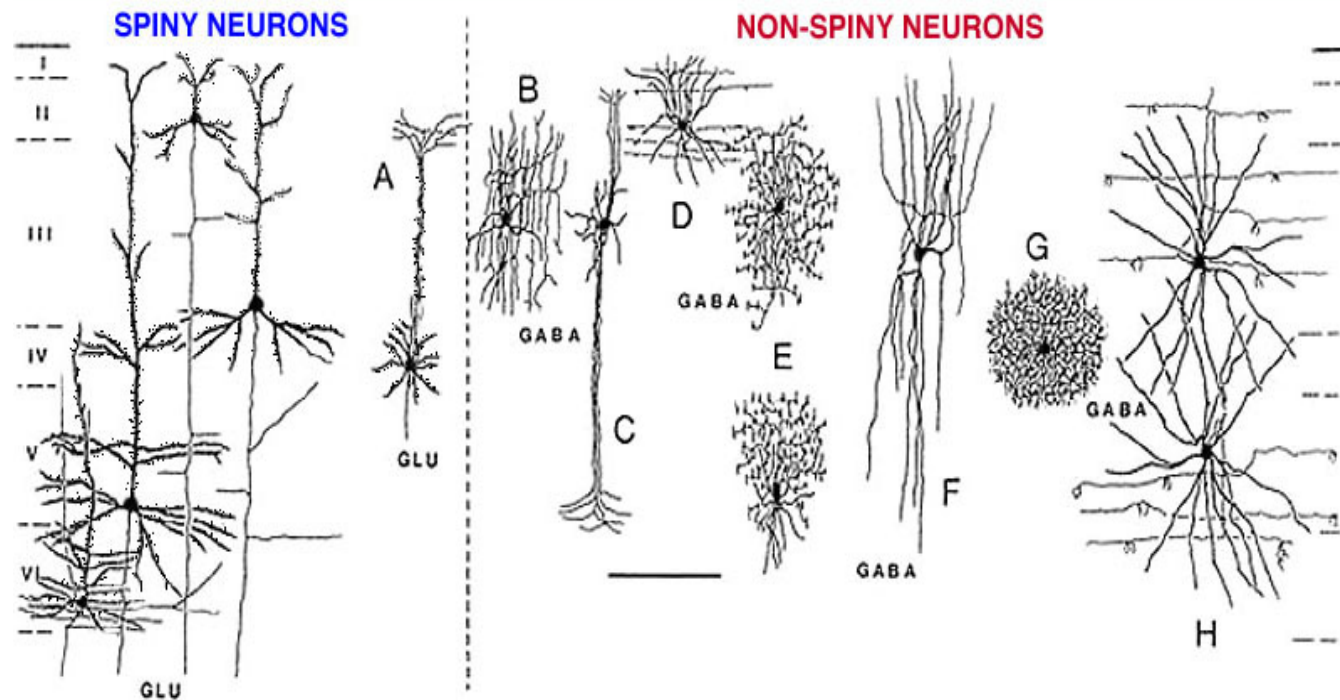


Figure 12. Basic cell types in the monkey cerebral cortex. Left: spiny neurons that include pyramidal cells and stellate cells (A). Spiny neurons utilize the neurotransmitter glutamate (Glu). Right: smooth cells that use the neurotransmitter GABA. B, cell with local axon arcades; C, double bouquet cell; D, H, basket cells; E, chandelier cells; F, bitufted, usually peptide-containing cell; G, neurogliaform cell.

Κατηγορίες Νευρώνων

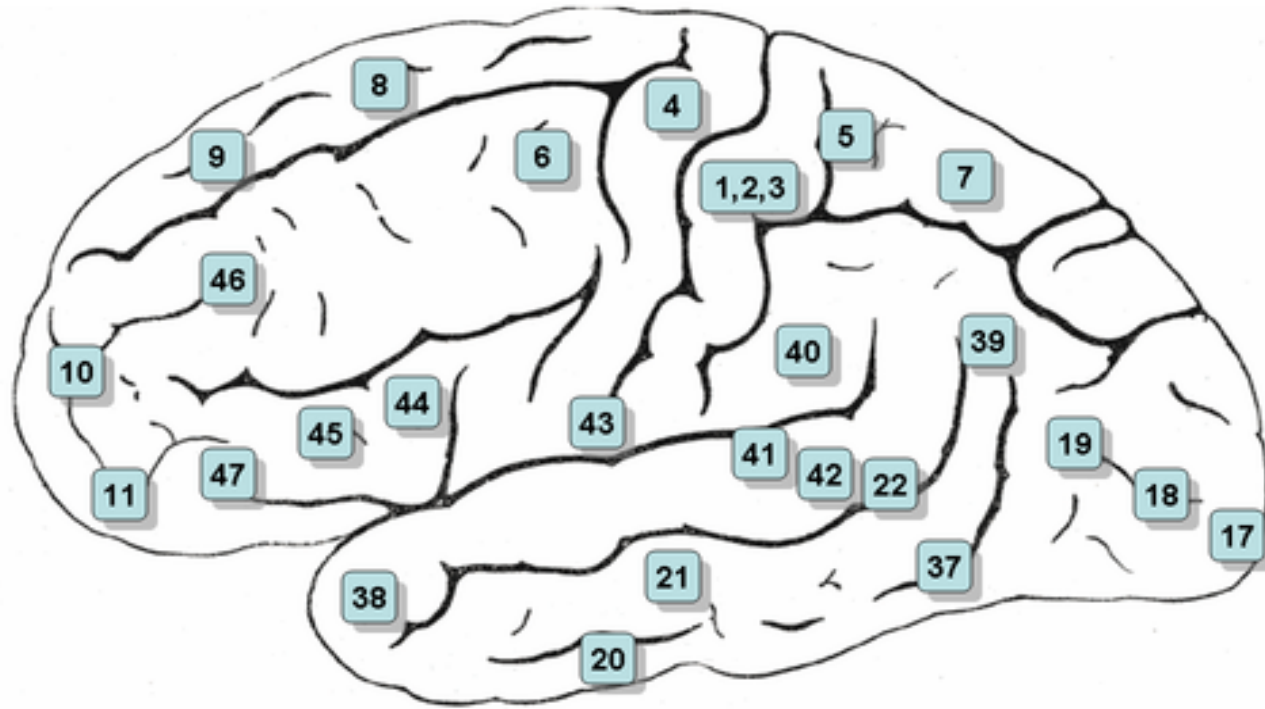
Λειτουργική κατηγοριοποίηση

- Αισθητήριοι ή Efferent (προσαγωγείς) νευρώνες-Sensory neurons
 - Λήψη ερεθισμάτων και μεταφορά πληροφορίας από τα αισθητήρια όργανα στον εγκέφαλο
- Ενδιάμεσοι ή συνδετικοί νευρώνες-Inter neurons
 - Στο εσωτερικό του ΚΝΣ, συνδέουν του αισθητήριους με τους απαγωγούς νευρώνες και γενικότερα συνδέουν μεταξύ τους διάφορες εξειδικευμένες συναθροίσεις νευρώνων
- Απαγωγοί ή κινητήριοι νευρώνες-Efferent (απαγωγείς) ή motor neurons
 - Μεταφέρουν μηνύματα από το ΚΝΣ στα δραστικά κύτταρα (π.χ. σωματικά άκρα, βλέφαρα, οφθαλμικούς βολβούς) προς πρόκληση μυϊκών συσπάσεων
 - Για παράδειγμα οι νευρώνες κάποιων εκ των nerve fibers που ενώνονται με τα outer hair cells στο αυτί. Χρησιμεύουν για να φέρνουν τα outer hair cells σε κατάσταση ετοιμότητας όταν πρόκειται να φωνάξουμε ώστε να προστατευτούν από μηχανική φθορά ρυθμίζοντας το μήκος των stereocilia.

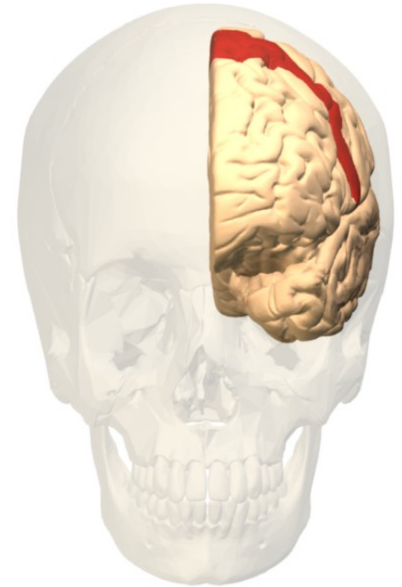
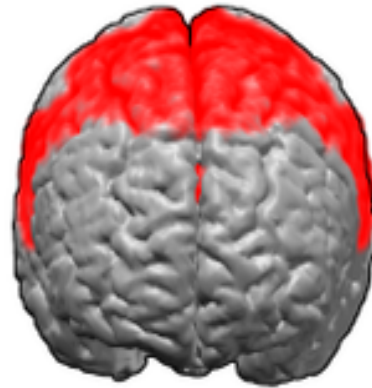
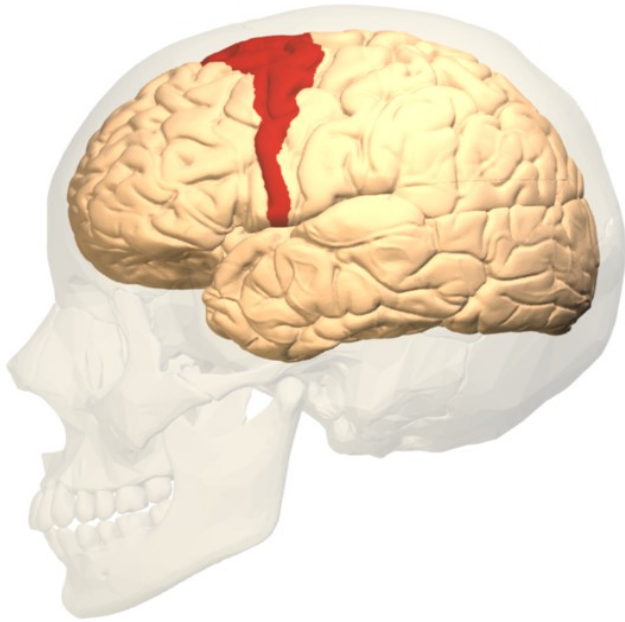
Κατοπτρικοί Νευρώνες (Mirror neurons)

- Κατοπτρικός είναι ένας νευρώνας όταν διεγείρεται τόσο όταν το υποκείμενο κάτοχός του προβαίνει σε μια κίνηση όσο και όταν το εν λόγω υποκείμενο παρατηρεί ένα άλλο υποκείμενο να κάνει την ίδια κίνηση.
- Κατοπτρικοί νευρώνες υπάρχουν σε όλα τα πρωτεύοντα θηλαστικά
- Στους ανθρώπους κατοπτρικοί νευρώνες έχουν εντοπιστεί στον **προ-κινητικό φλοιό** (premotor cortex) ήτοι στην **Brodmann area 6**
- Η Brodmann area 6 σχετίζεται με τον **έλεγχο της συμπεριφοράς** αλλά και με τη δυνατότητα **συμπαθητικής σύζευξης**

Brodmann area 6



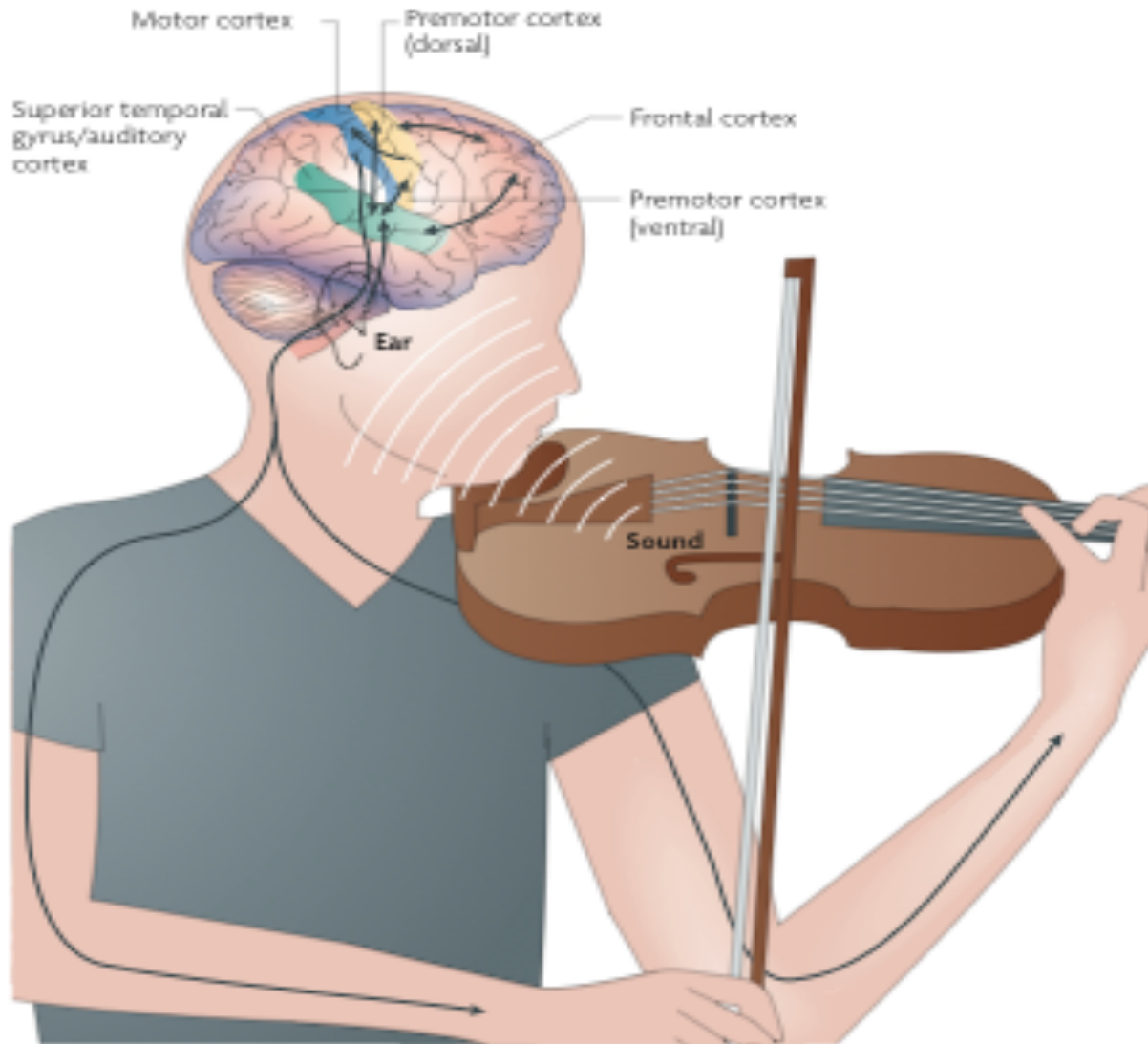
Brodmann area 6



Ακουστικοί κατοπτρικοί νευρώνες (auditory mirror neurons)

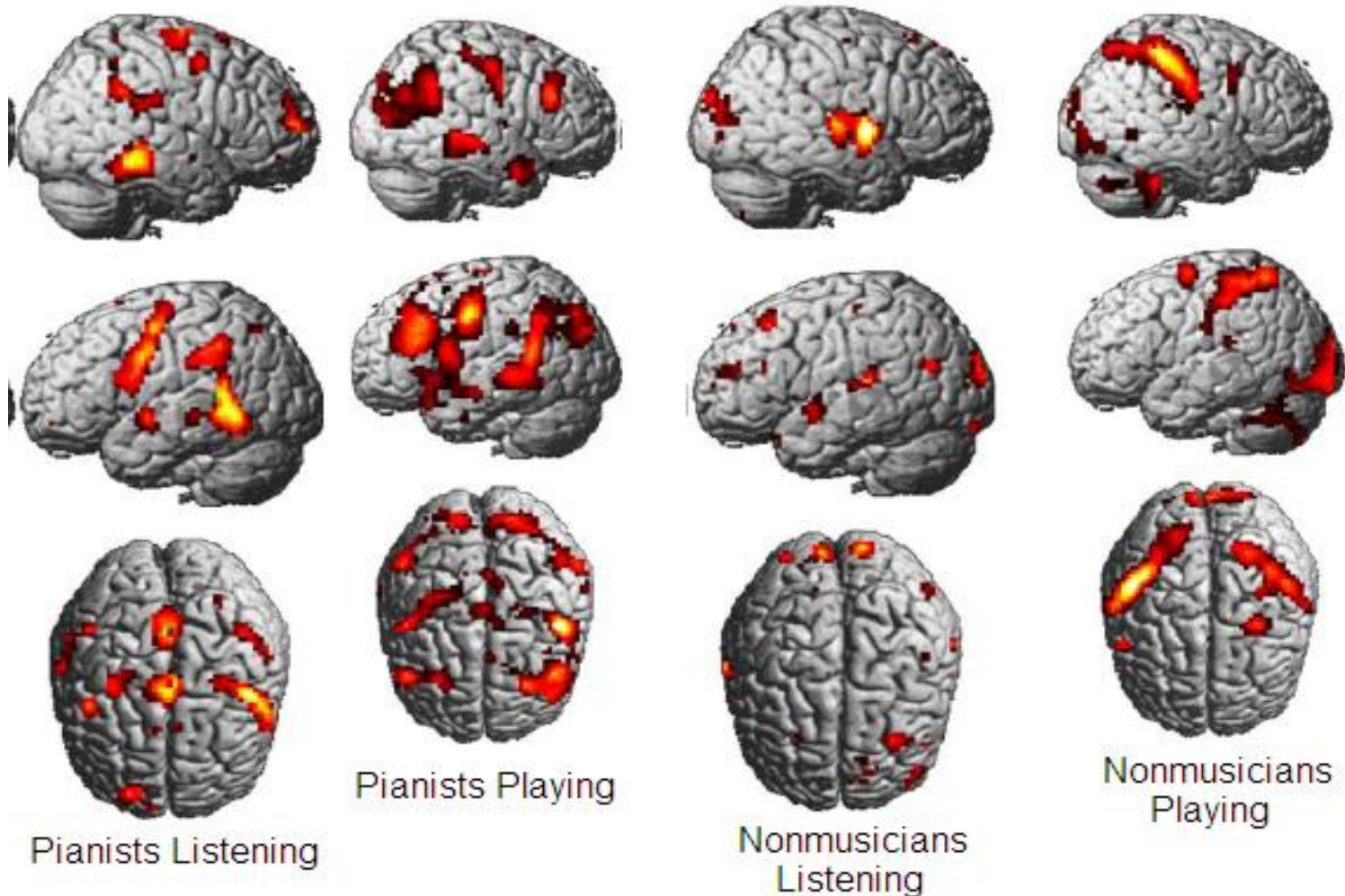
- Έρευνες σε πιθήκους έδειξαν ότι υφίσταται μια υποκατηγορία κατοπτρικών νευρώνων που είναι ευαίσθητοι στα ηχητικά ερεθίσματα
- Πειράματα έδειξαν ότι οι εν λόγω νευρώνες διεγείρονται τόσο όταν ο πίθηκος προβαίνει σε μια ηχοπαραγωγική πράξη όσο και όταν ακούει τους ήχους αυτής της πράξης επιτελούμενης από έναν άλλο πίθηκο
- Η έρευνα έχει επεκταθεί και σε ανθρώπους-μουσικούς

Ακουστικοί κατοπτρικοί νευρώνες και μουσική



Ακουστικοί κατοπτρικοί νευρώνες

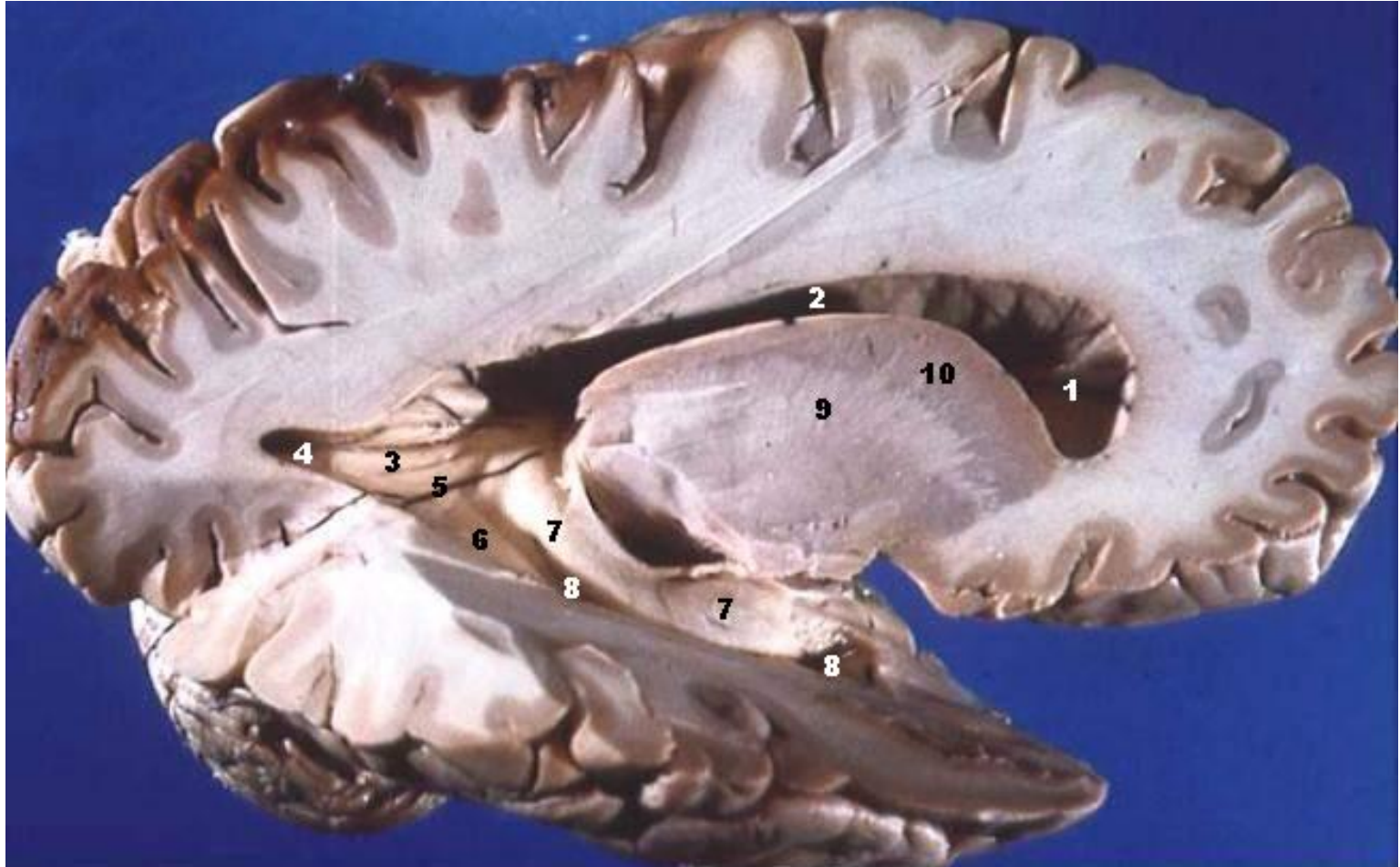
(Gazzola V, Aziz-Zadeh L, Keysers C (2006) *Empathy and the somatotopic auditory mirror system in humans.* Current Biology 16)



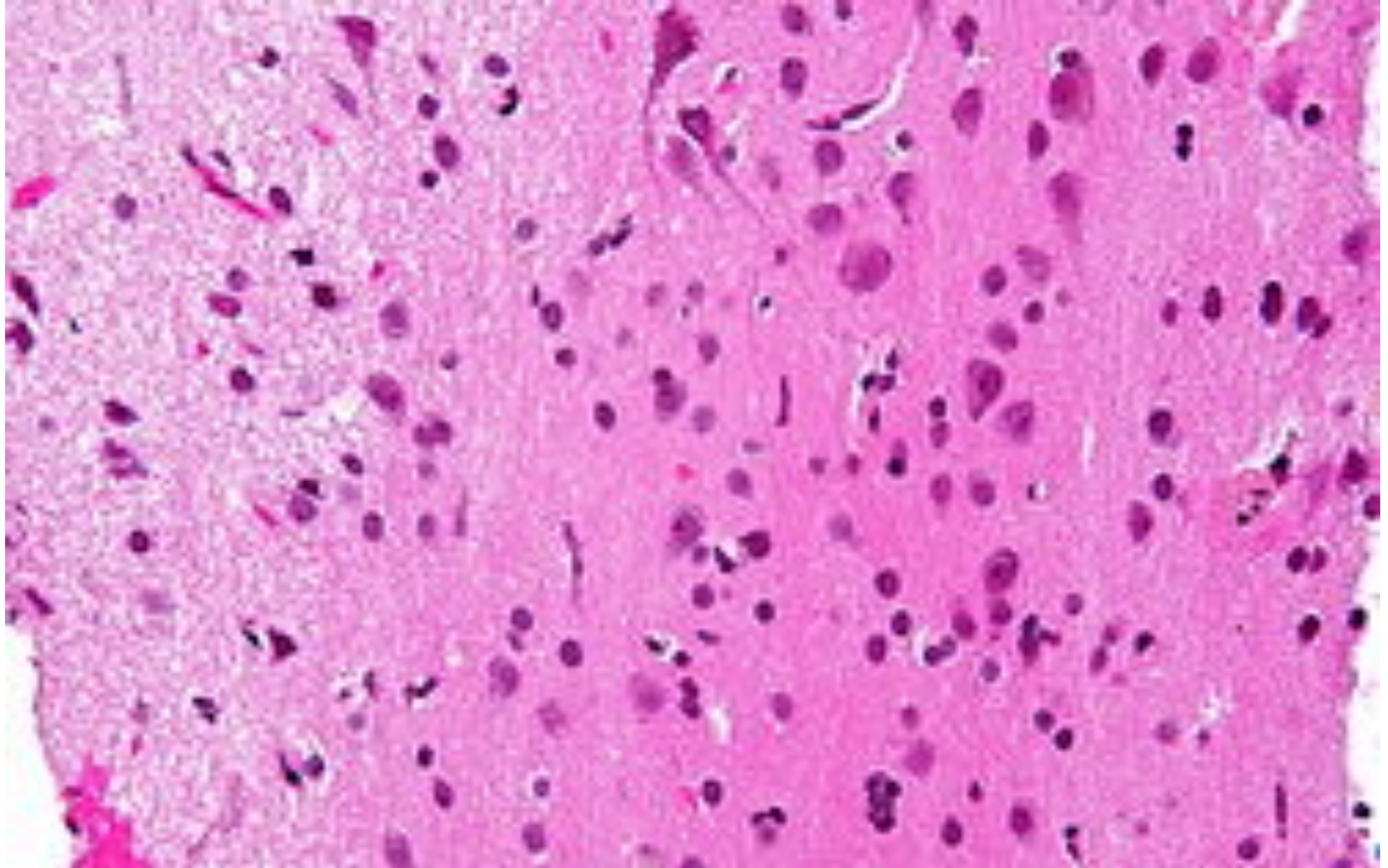
Φαϊά/Λευκή ουσία

- Φαϊά ουσία:
 - Περιέχει τα σώματα των νευρωνικών κυττάρων. Αυτά βρίσκονται σε πυκνή διάταξη εξ ου και το σκούρο χρώμα της φαϊής ουσίας
 - Βρίσκεται στην εξωτερική πλευρά του εγκεφάλου σχηματίζοντας τις έλικες και τις αύλακες
 - Μικρότερες δομές φαϊάς ουσίας βρίσκονται διάσπαρτες στο εσωτερικό του εγκεφάλου εντός της λευκής ουσίας (εγκεφαλικοί πυρήνες)
- Λευκή ουσία:
 - Περιέχει τις ίνες των νευρωνικών κυττάρων δηλαδή τους νευρο-άξονες η διάταξη των οποίων είναι αραιή εξ ου και το λευκό χρώμα της εν λόγω ουσίας

Φαία ουσία/Λευκή ουσία/Κοιλίες



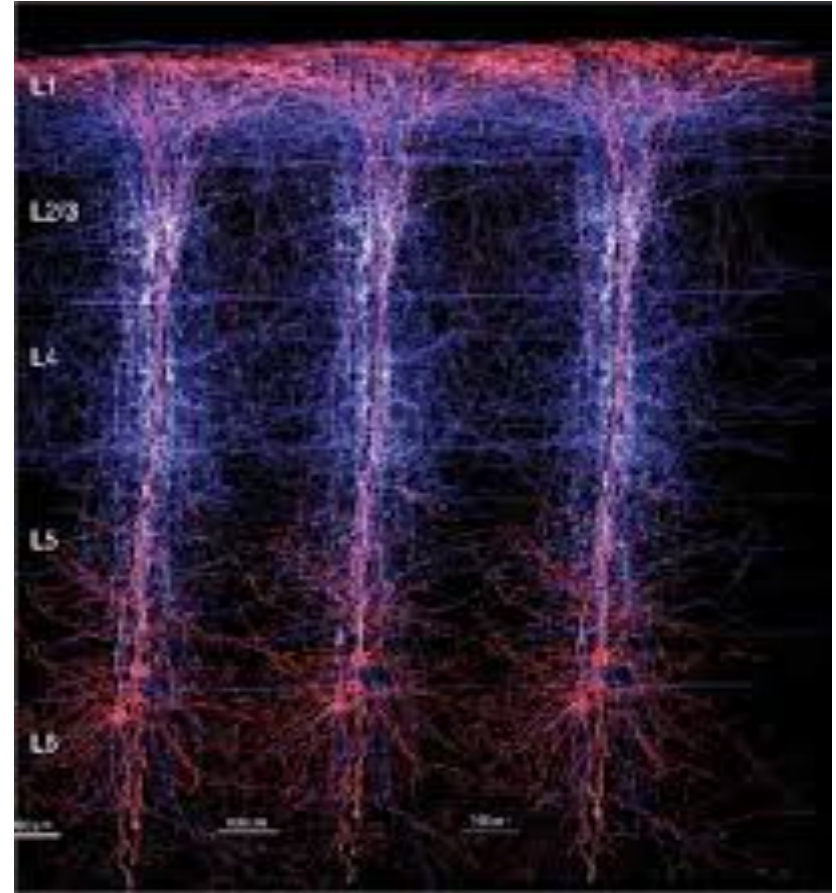
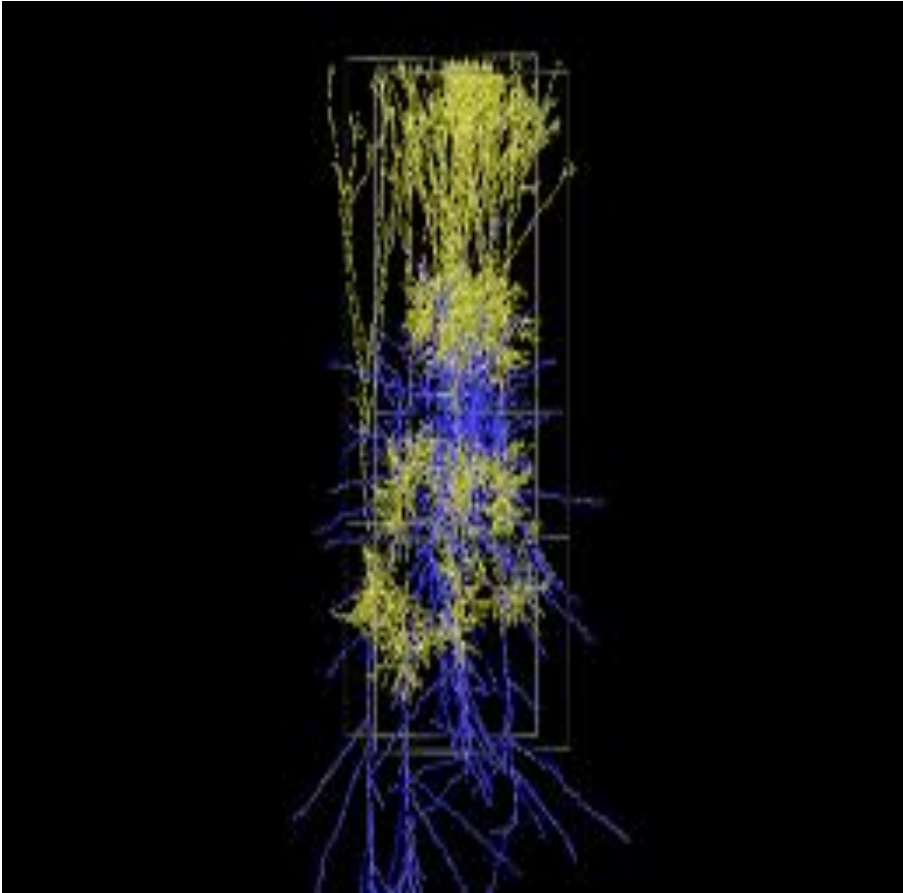
**Λευκή ουσία (λευκότερη περιοχή αριστερά της εικόνας)
Φαία Ουσία-Εγκεφαλικοί πυρήνες**



Cortical Column (Φλοιώδης Στήλη)

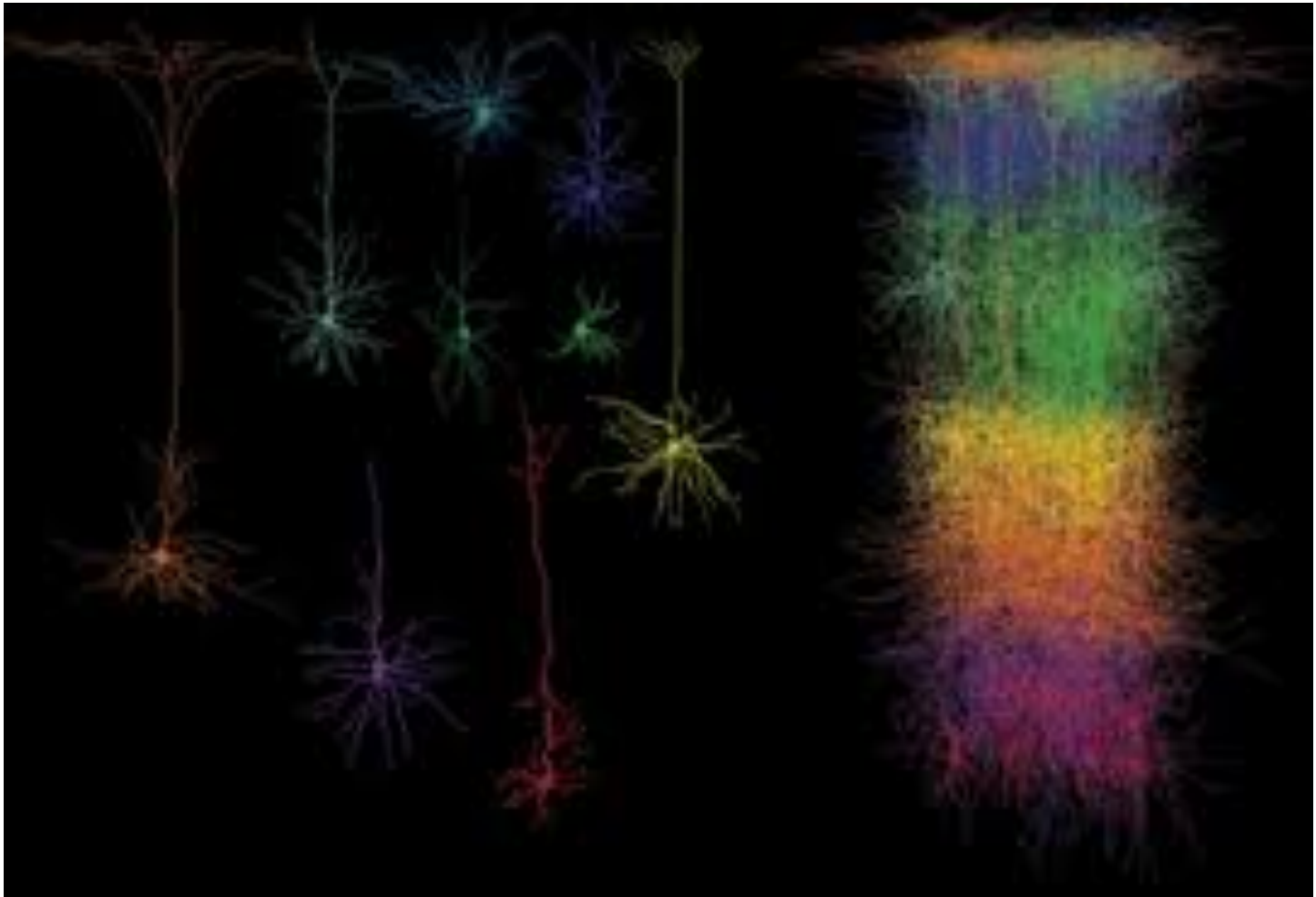
- Ο εγκεφαλικός φλοιός έχει πάχος 2.4 mm
- Ξεκινώντας από την εξωτερική επιφάνεια του εγκεφάλου και προχωρώντας κάθετα προς τα μέσα, ο εγκεφαλικός φλοιός αποτελείται από στήλες νευρώνων (cortical columns, cortical modules, macro columns).
- Οι στήλες αυτές είναι κάθετης διάταξης συναθροίσεις νευρώνων .

Cortical Column (Φλοιώδης Στήλη)



Cortical Column (Φλοιώδης Στήλη)

αποτελούμενη από νευρώνες διαφορετικών ειδών

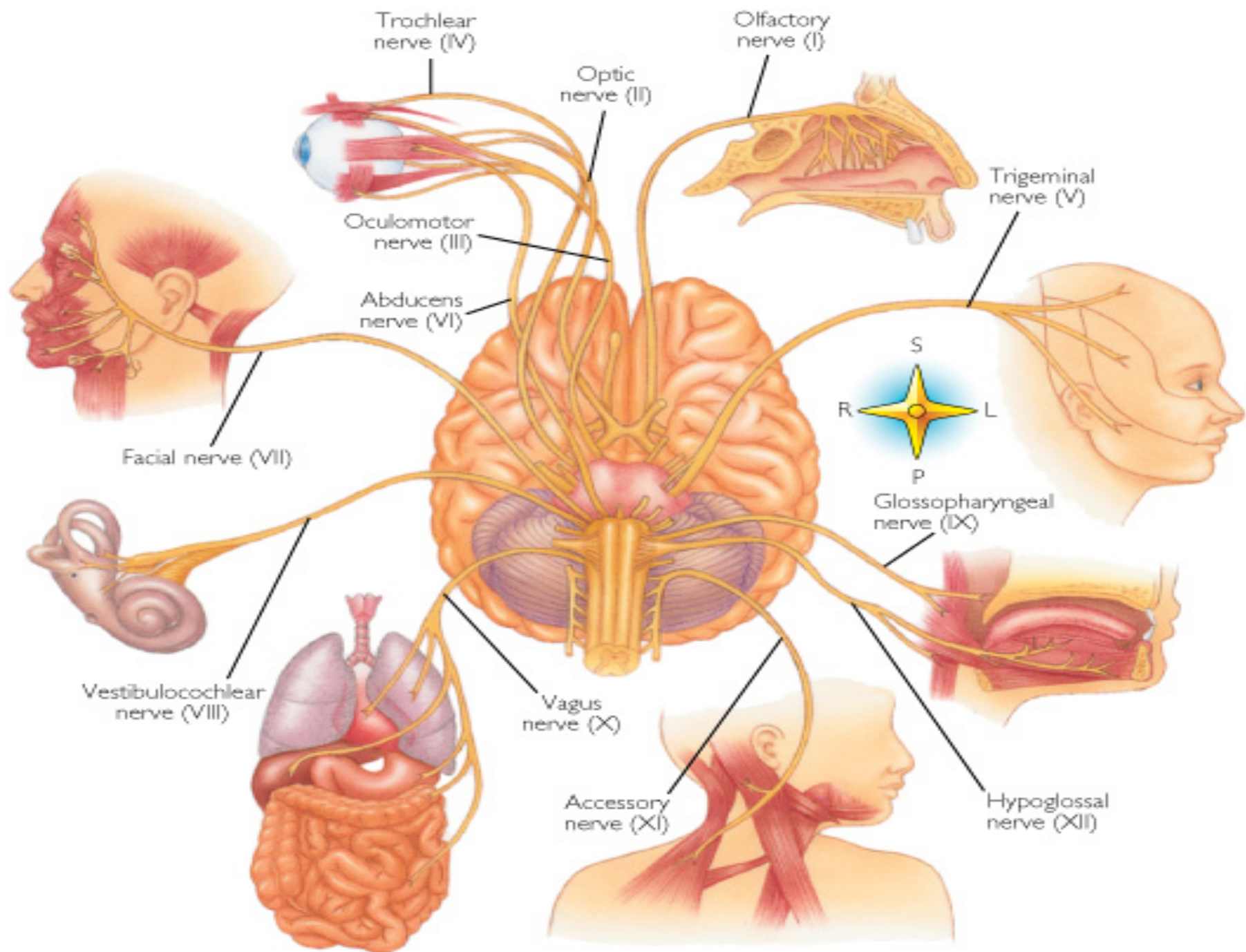


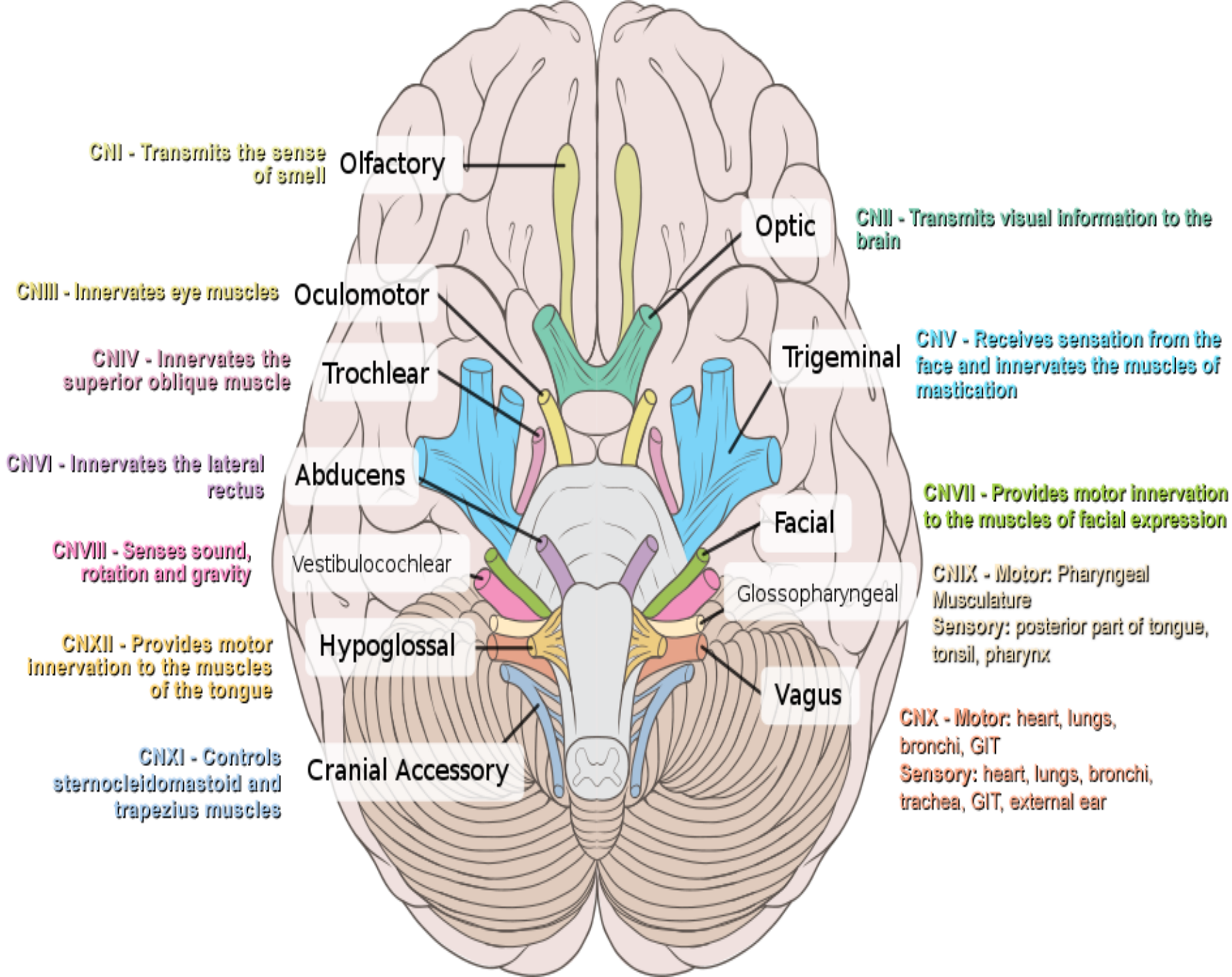
Κρανιακά (εγκεφαλικά) Νεύρα

- Από τον εγκέφαλο εκφύονται 12 βασικά νεύρα συνδέοντας τον εγκέφαλο με τα σωματικά άκρα, τα σπλάχνα και διάφορες μυϊκές συζυγίες.
- Κάποια από αυτά μεταφέρουν αισθητηριακή πληροφορία, κάποια κινητική πληροφορία και κάποια έχουν 'μικτή' λειτουργία.

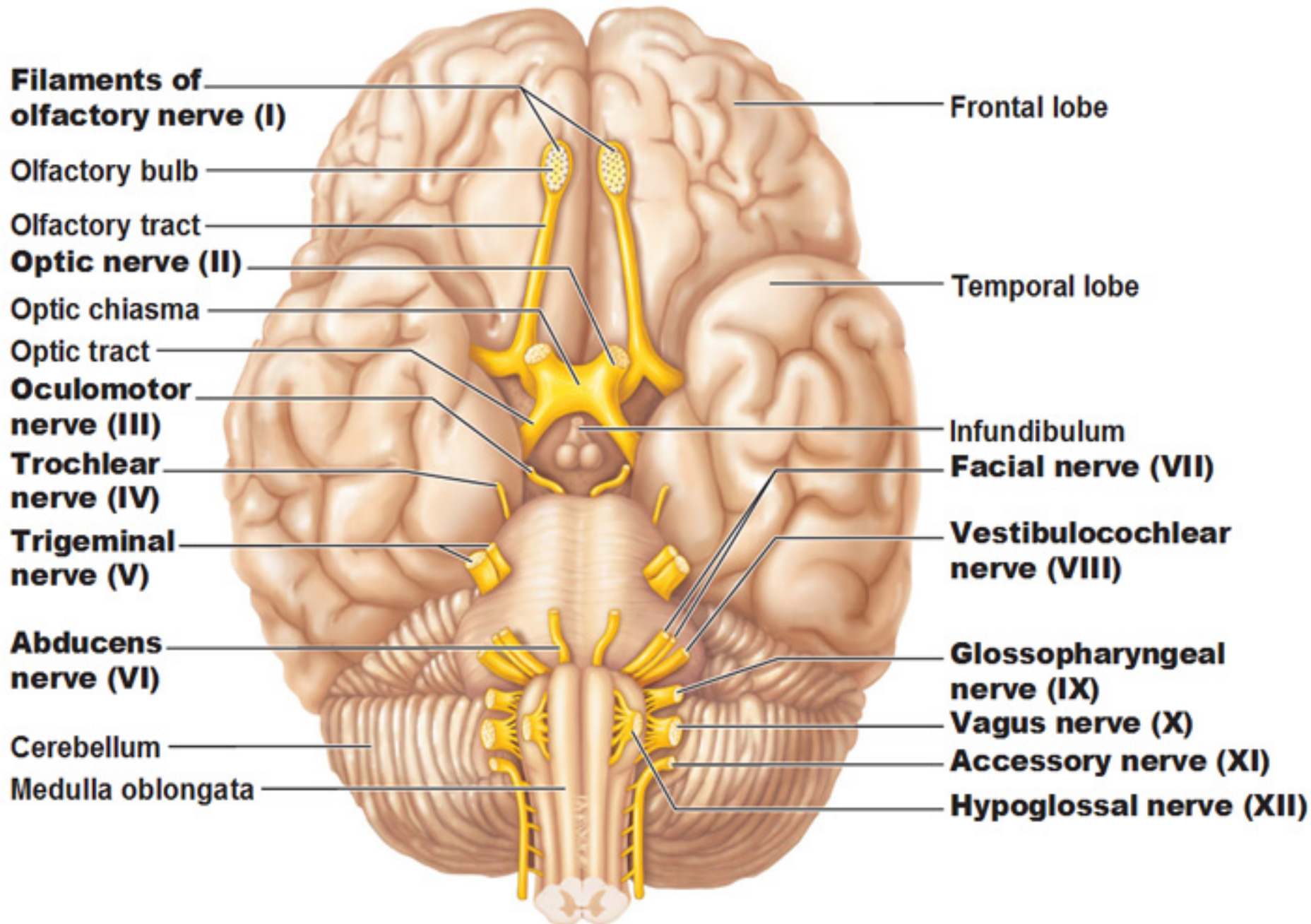
Τα 12 Κρανιακά Νεύρα

- **I Οσφρητικό νεύρο** (Αισθητικό)
- **II Οπτικό νεύρο** (Αισθητικό)
- **III Κοινό κινητικό** (Κινητικό) Κίνηση βλεφάρων και οφθαλμικού βολβού
- **IV Τροχλιακό νεύρο** (Κινητικό) Κίνηση οφθαλμικού βολβού
- **V Τρίδυμο νεύρο** (Μικτό) Αισθητική νεύρωση προσώπου, νεύρωση μυών μάσησης
- **VI Απαγωγό νεύρο** (Κινητικό) Νεύρωση οφθαλμικού βολβού
- **VII Προσωπικό νεύρο** (Μικτό) Νεύρωση μιμικών μυών του προσώπου, αίσθηση γεύσης στα πρόσθια 2/3 της γλώσσας, εκκριτική νεύρωση σιελογόνων αδένων
- **VIII Στατικο-ακουστικό νεύρο –vestibulocochlear nerve** (Αισθητικό) Αίσθηση ακοής, αίσθηση θέσης στο χώρο, ισορροπία, περιστροφή
- **IX Γλωσσο-φαρυγγικό νεύρο** (Αισθητικό) Αίσθηση γεύσης στο οπίσθιο 1/3 της γλώσσας, εκκριτική νεύρωση παρωτίδας
- **X Πνευμονο-γαστρικό νεύρο** (Μικτό) Νεύρωση μυών φάρυγγα και λάρυγγα. Παρασυμπαθητική νεύρωση θωρακικών και κοιλιακών σπλάχνων. Αίσθηση γεύσης από επιγλωττίδα
- **XI Παραπληρωματικό νεύρο** (Κινητικό) Νεύρωση του στερνοκλειδομαστοειδούς και των τραπεζοειδών μυών
- **XII Υπογλώσσιο νεύρο** (Κινητικό) Νεύρωση μυών γλώσσας

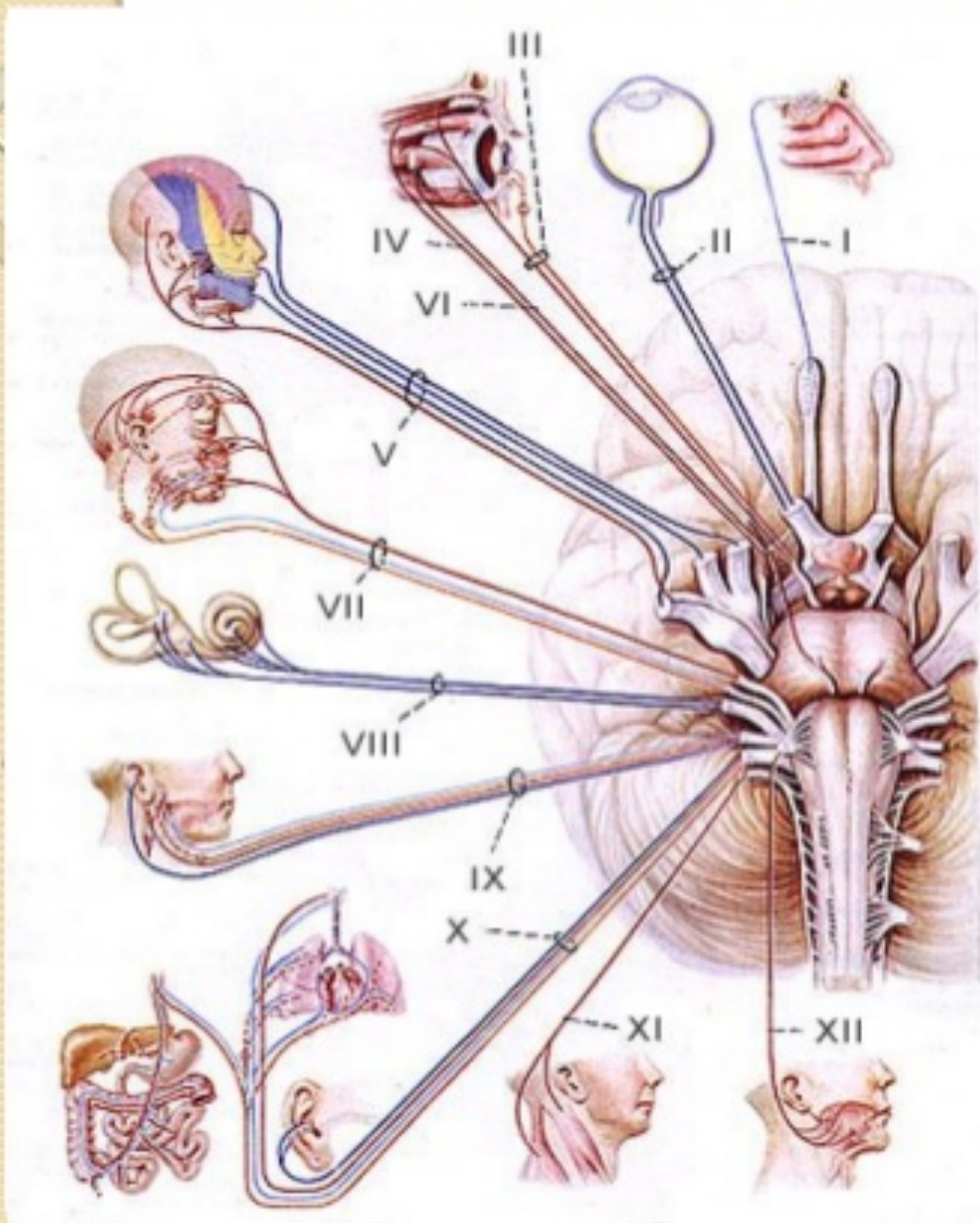




The Cranial Nerves



CRANIAL NERVES



- I Olfactory
- II Optic
- III Oculomotor
- IV Trochlear
- V Trigeminal
- VI Abducens
- VII Facial
- VIII Vestibulo-cochlear
- IX Glossopharyngeal
- X Vagus
- XI Accessory
- XII Hypoglossal

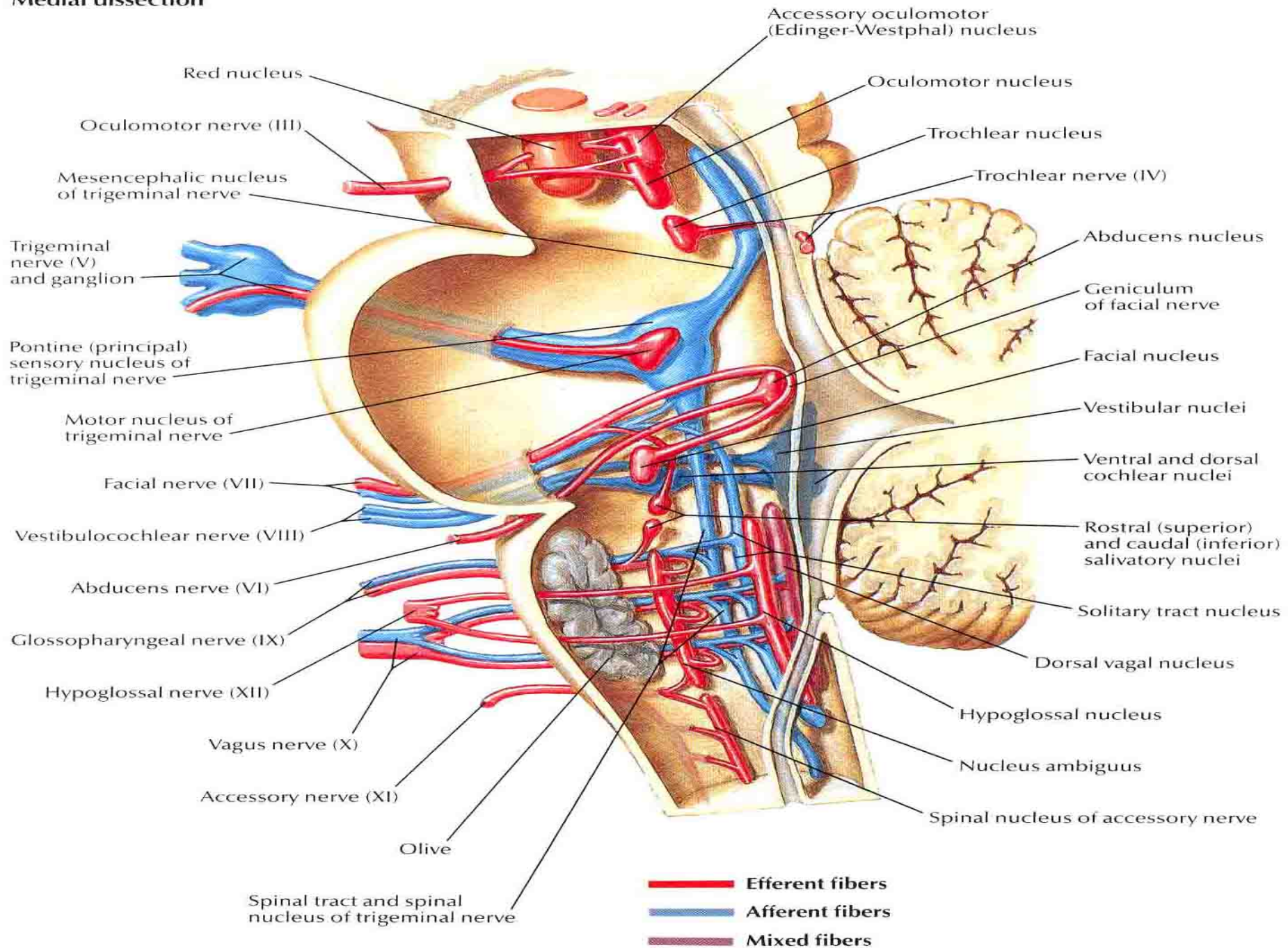
CEREBRAL HEMISPHERE

MIDBRAIN

PONS

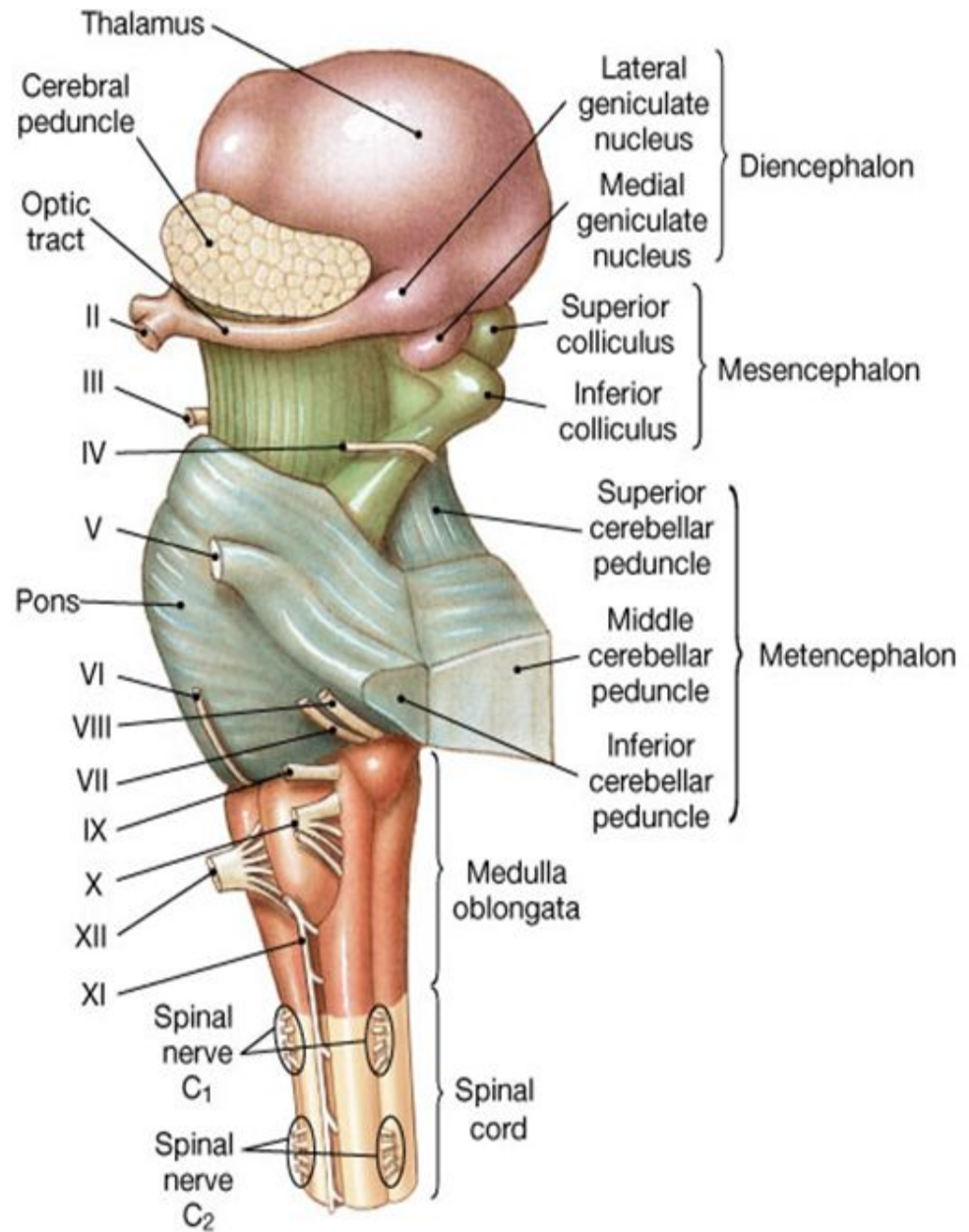
MEDULLA

Medial dissection



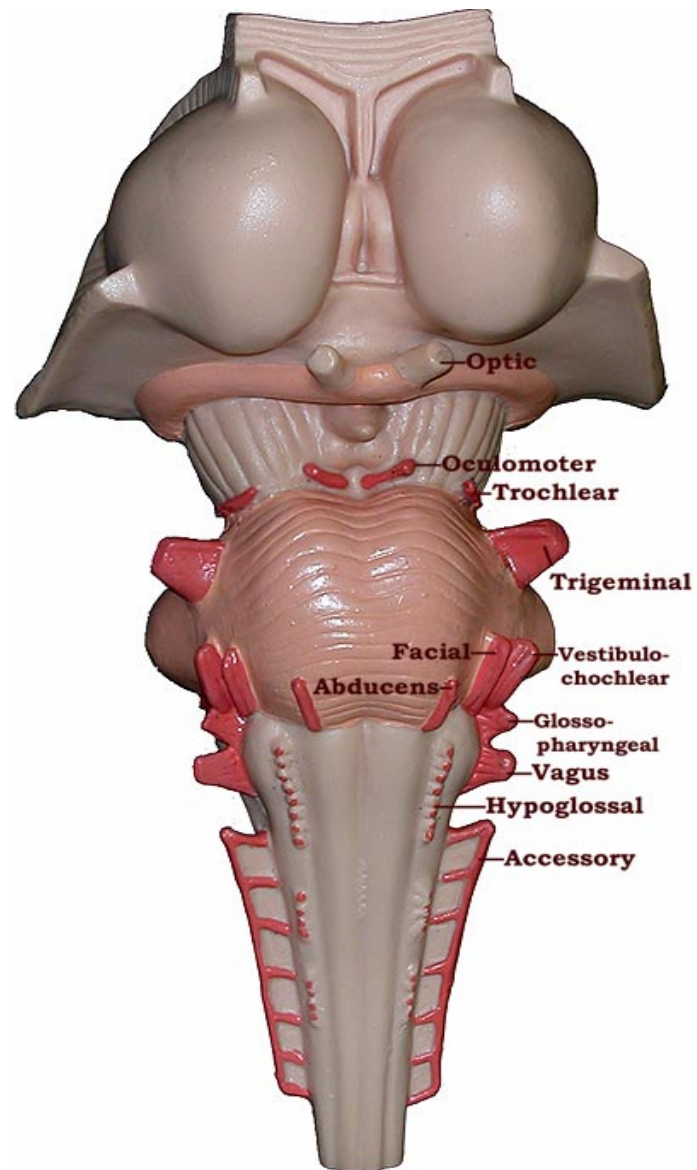
Anatomy: Brain stem

Most **cranial nerves** are located in the brain stem

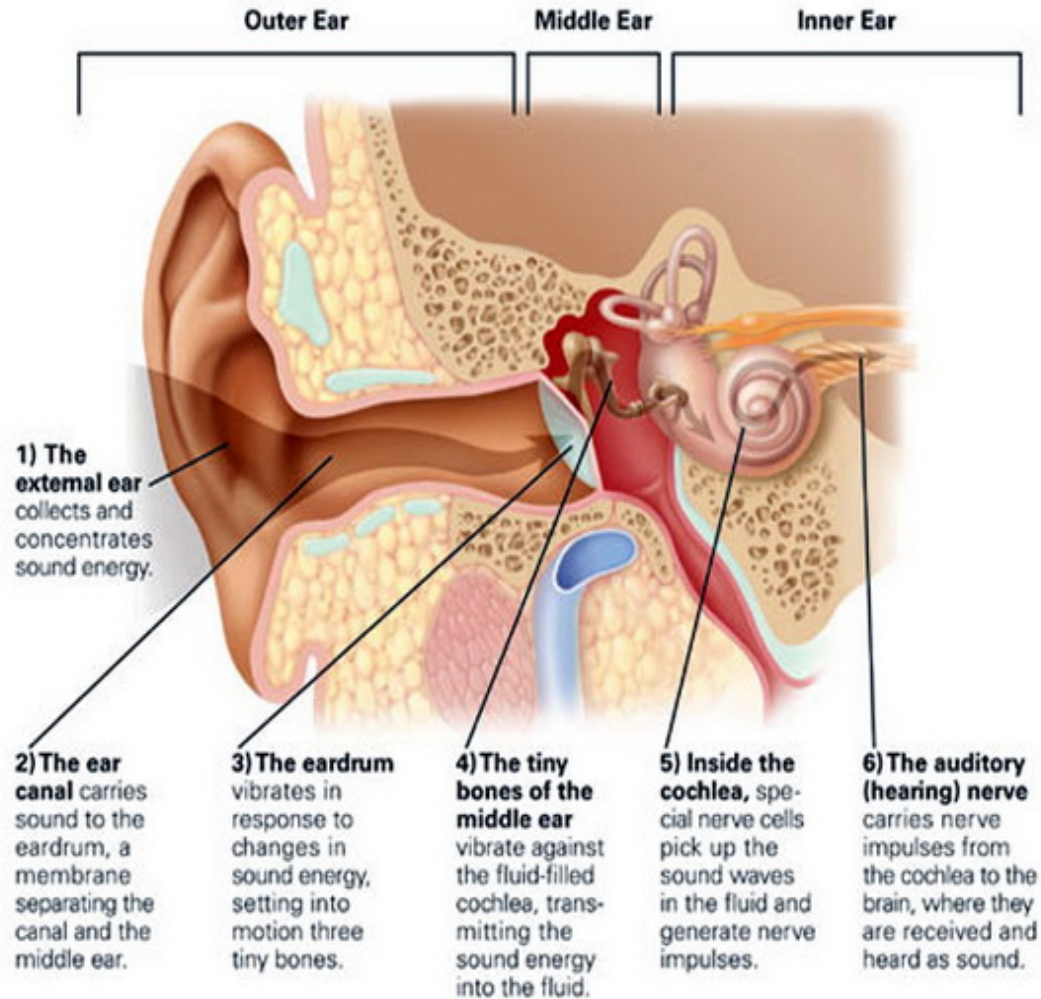


(a) Lateral view

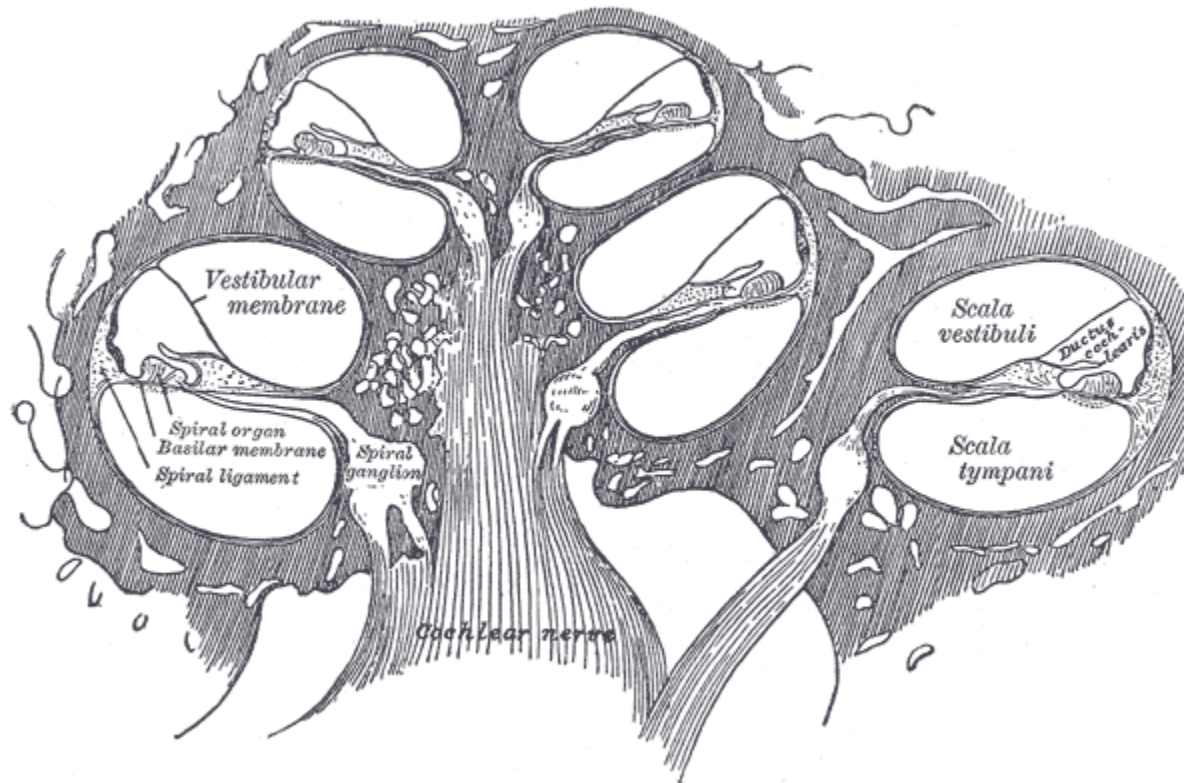
Cranial nerves mid-brain terminals



Στατικό-ακουστικό νεύρο

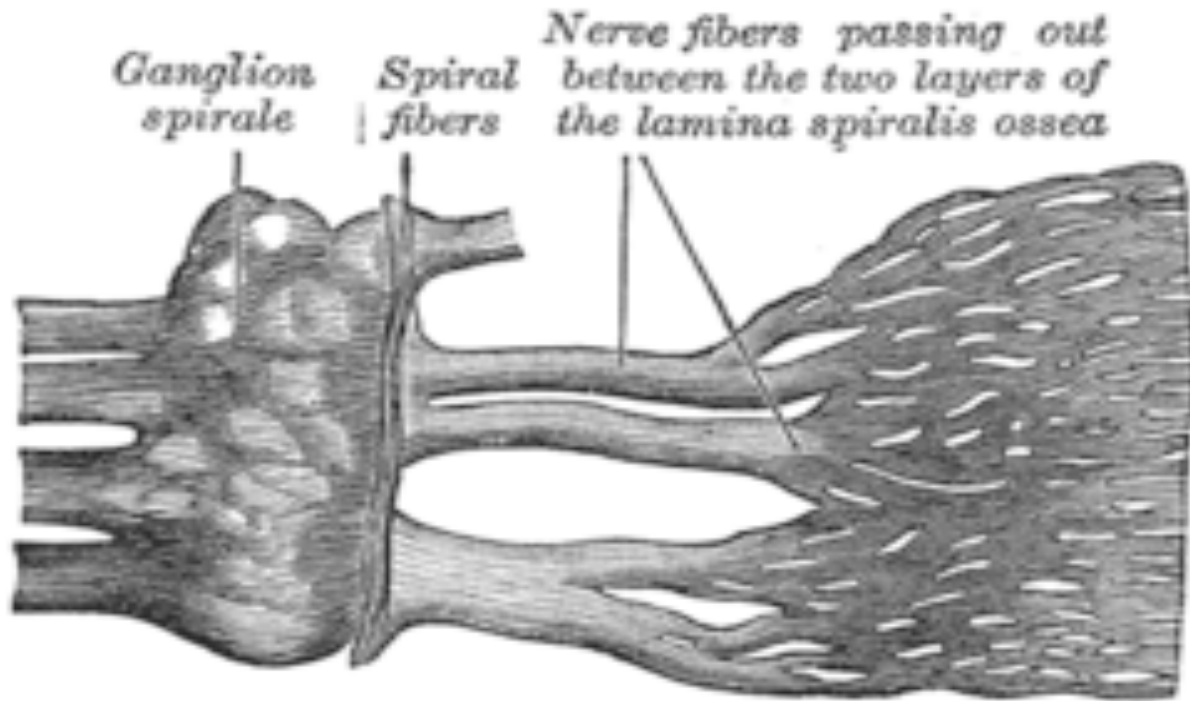


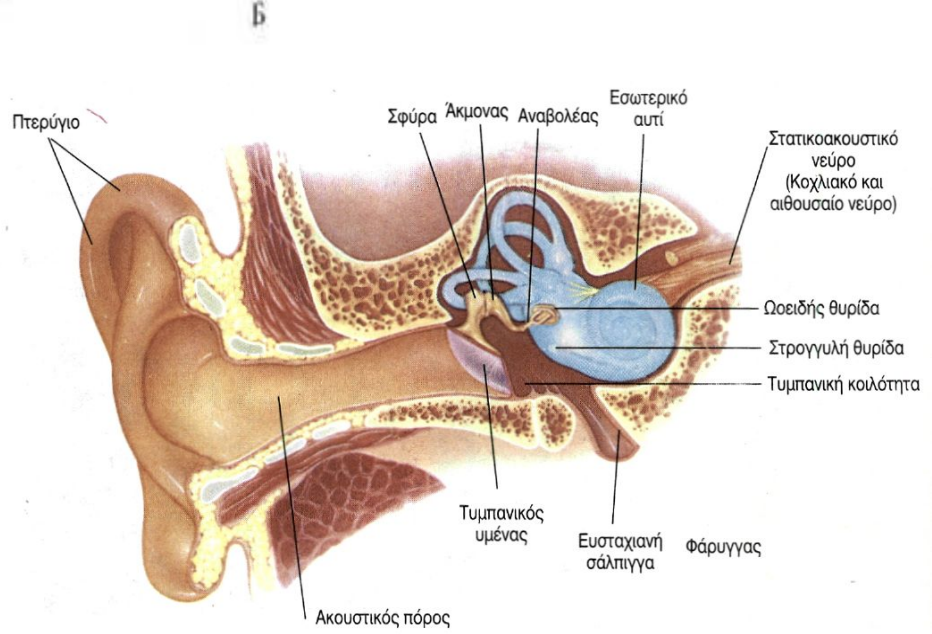
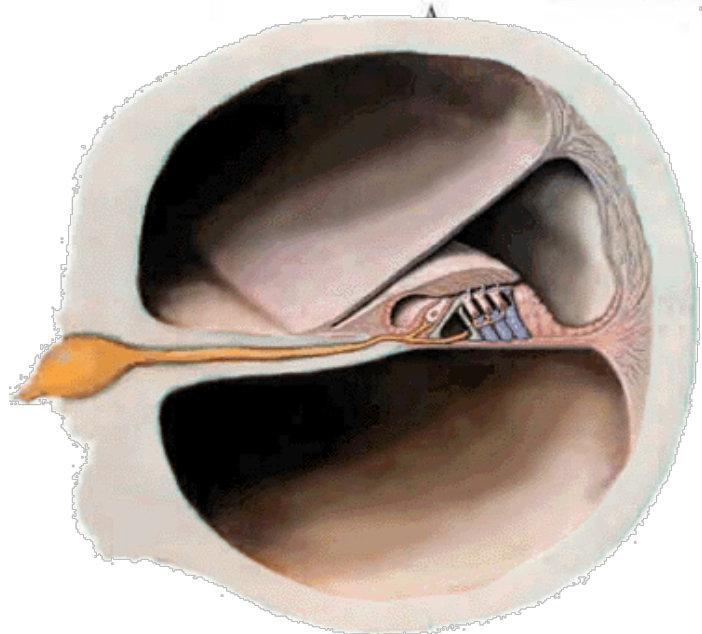
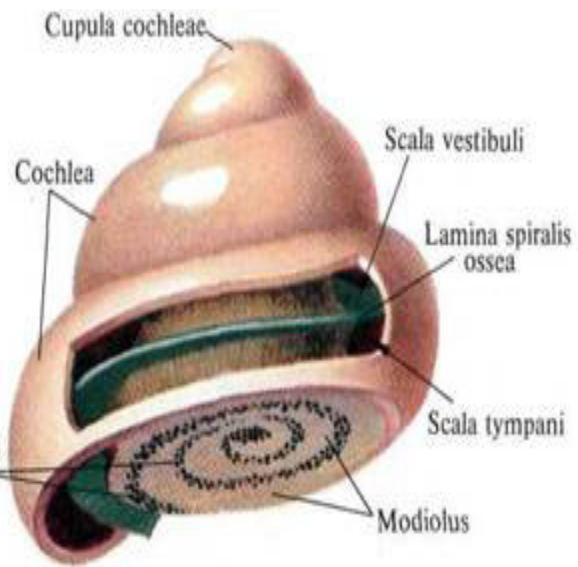
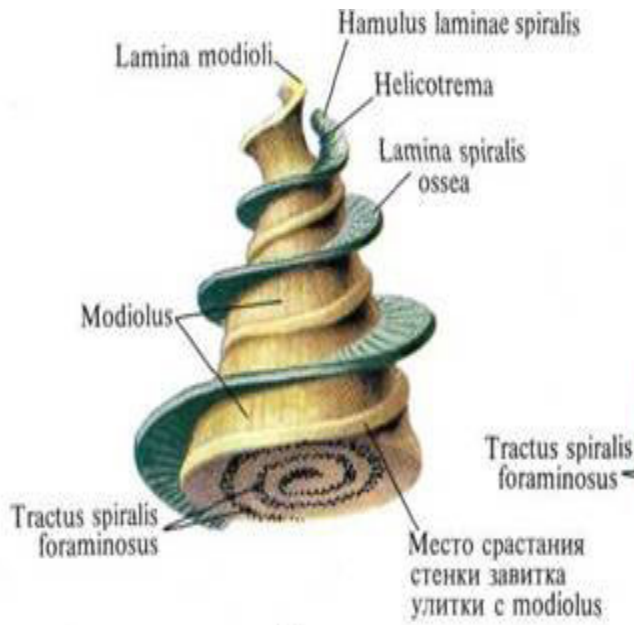
Στατικο-ακουστικό νεύρο (κοχλίας σε τομή)



Στατικο-ακουστικό νεύρο

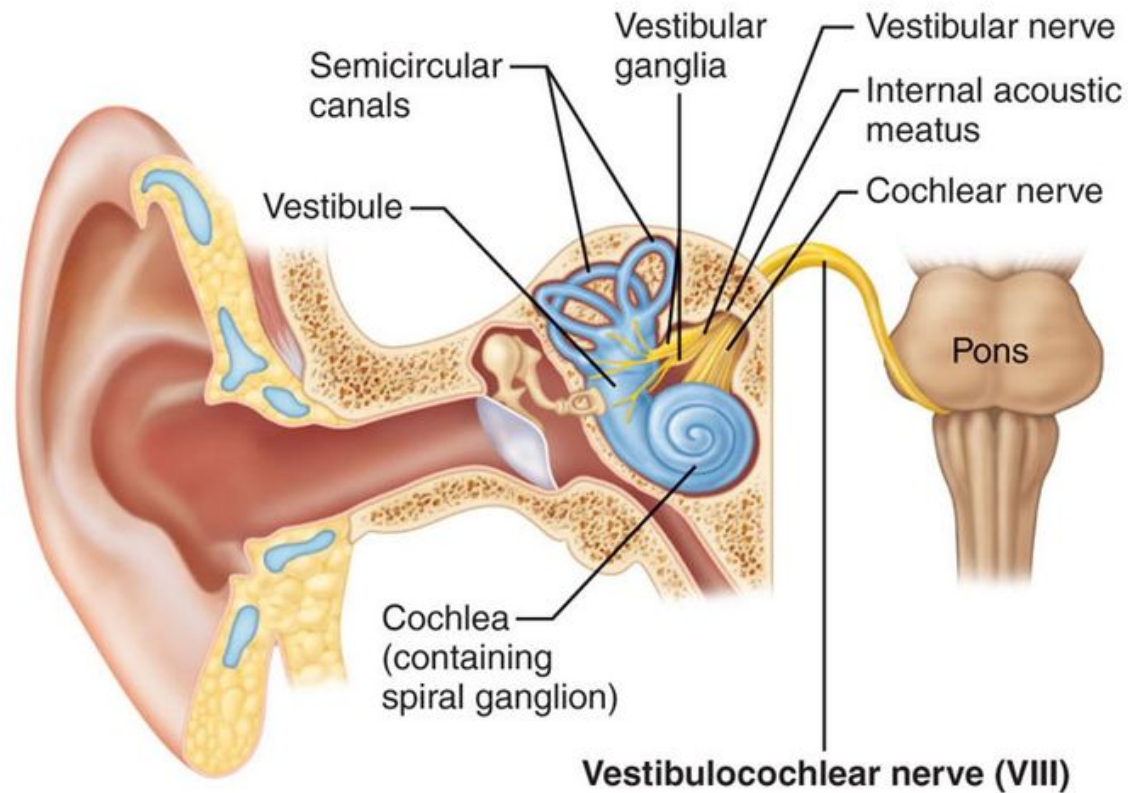
Πλάγια τομή



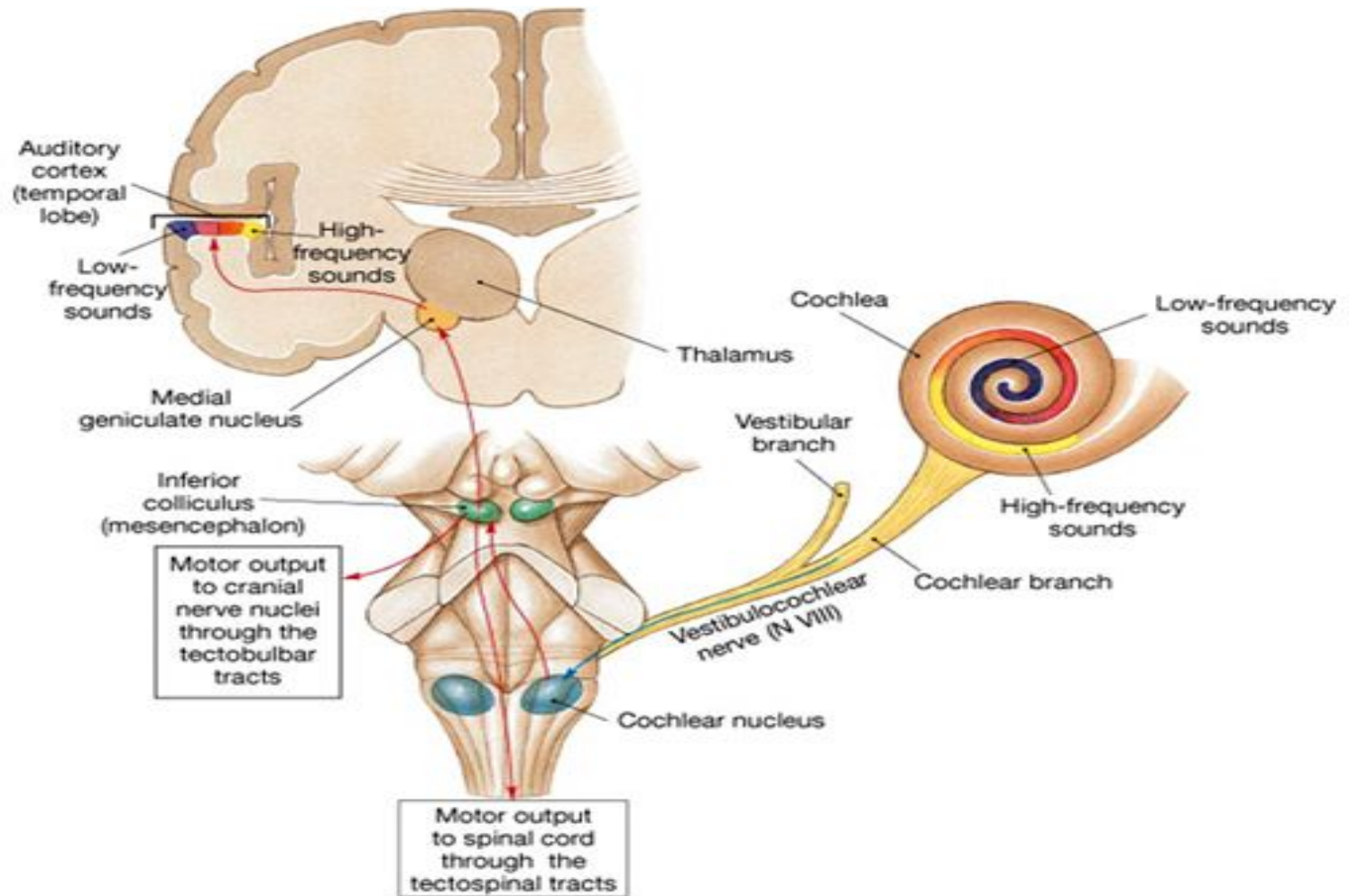


Στατικο-ακουστικό νεύρο και Εγκεφαλικό Στέλεχος (Οπίσθιος Εγκέφαλος: Γέφυρα)

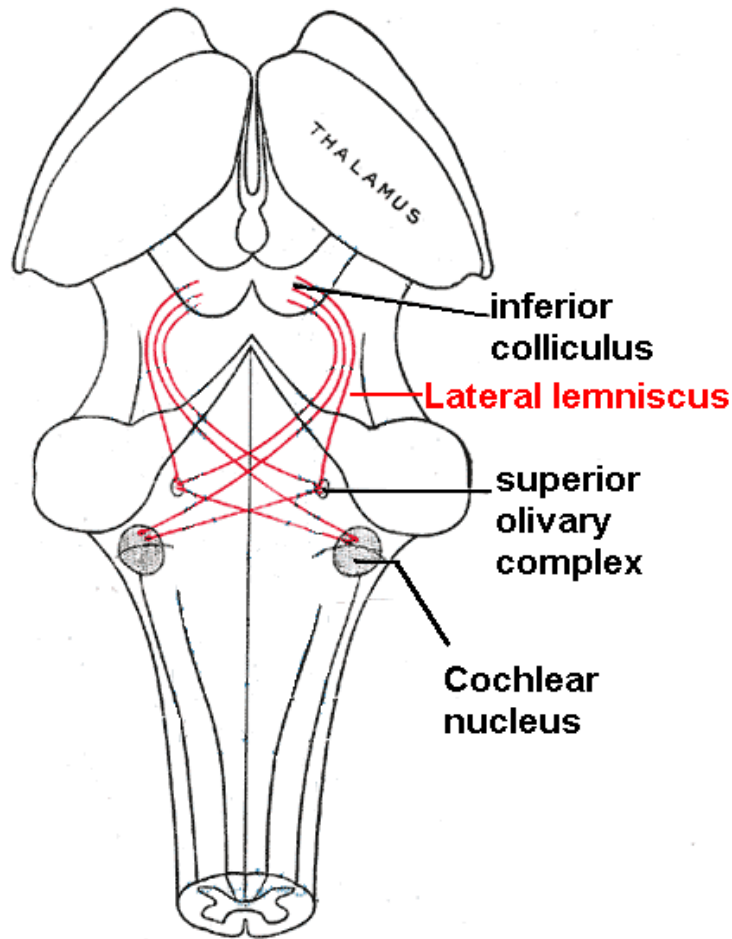
The Vestibulocochlear Nerves - VIII



Στατικο-ακουστικό νεύρο και Εγκεφαλικό Στέλεχος (Μέσος Εγκέφαλος: κάτω διδύμιο του τετράδυμου πετάλου)



Στατικο-ακουστικό νεύρο και Εγκεφαλικό Στέλεχος (Μέσος Εγκέφαλος: κάτω διδύμιο του τετράδυμου πετάλου)

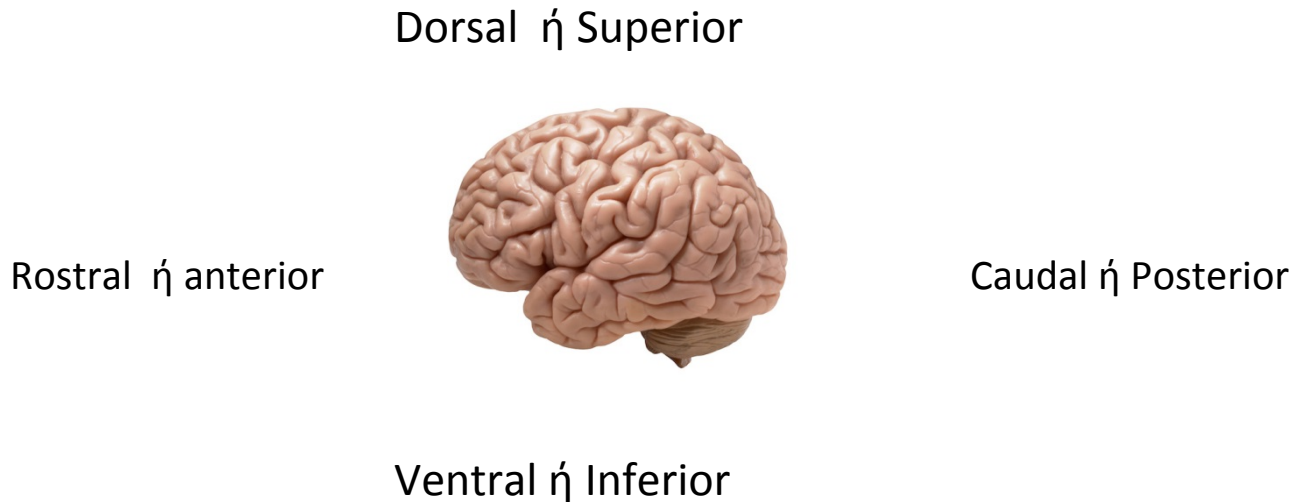


Η Κάθετη Οργάνωση του Εγκεφάλου

- Παρακολουθώντας τη διαδρομή των ακουστικών σημάτων δε μπορούμε παρά να αντιληφθούμε την **κάθετη οργάνωση του εγκεφάλου τόσο σε λειτουργικό όσο και μορφολογικό (ανατομικό) επίπεδο**
- Όσον αφορά στο **λειτουργικό επίπεδο** η κάθετη οργάνωση αντανακλάται όχι μόνο στις **οδούς των διαφόρων σημάτων** αλλά και σε **γνωσιακές λειτουργίες** αρκετές εκ των οποίων είναι σύνθετες
- Η **συνεργασία μεταξύ των διαφόρων τμημάτων** γίνεται τόσο **κατά ύψος** (δομές διαφορετικών επιπέδων) όσο και **κατά πλάτος** (δομές του ίδιου επιπέδου)
- Η δε **μορφολογία** μαρτυρά τη γενικότερη **λειτουργική ιεράρχηση** καθώς είναι προφανές ότι έχουμε τη **στήριξη του εγκεφαλικού φλοιού** τόσο μέσα από την **προετοιμασία των ανώτερων γνωσιακών λειτουργιών** (π.χ. μέσω του 'φιλτραρίσματος' των ανερχόμενων σημάτων) του όσο και μέσα από τη **δημιουργία ενός γνωσιακού υποβάθρου** (π.χ. συναισθήματα, μνήμη κλπ) πάνω στο οποίο σμιλεύονται οι ανώτερες γνωσιακές λειτουργίες (πχ. Συνειρμική σκέψη, μαθηματική σκέψη, καλλιτεχνική δημιουργικότητα κλπ)

‘Τοπογραφικοί’ Χαρακτηρισμοί

- Η περιήγηση κάποιου στις διάφορες δομές του εγκεφάλου, είτε σε μακροσκοπικό, είτε σε πιο τοπικό επίπεδο είναι σαν την περιήγηση σε έναν γεωγραφικό χάρτη. Πρέπει να ξέρουμε που είναι ο Βορράς και ο Νότος, η Δύση και η Ανατολή. Οι χαρακτηρισμοί που χρησιμοποιούμε για τοποθετήσουμε ‘γεωγραφικά’ την εκάστοτε εγκεφαλική δομή ή μέρη αυτής. Οι ‘γεωγραφικοί’ χαρακτηρισμοί που χρησιμοποιούμε είναι οι ακόλουθοι:



- Χρησιμοποιούνται επίσης οι όροι Lateral (πλάγιος) και Frontal (μπροστινός)

Τομές του Εγκεφάλου



CORONAL PLANE

Τομές του Εγκεφάλου



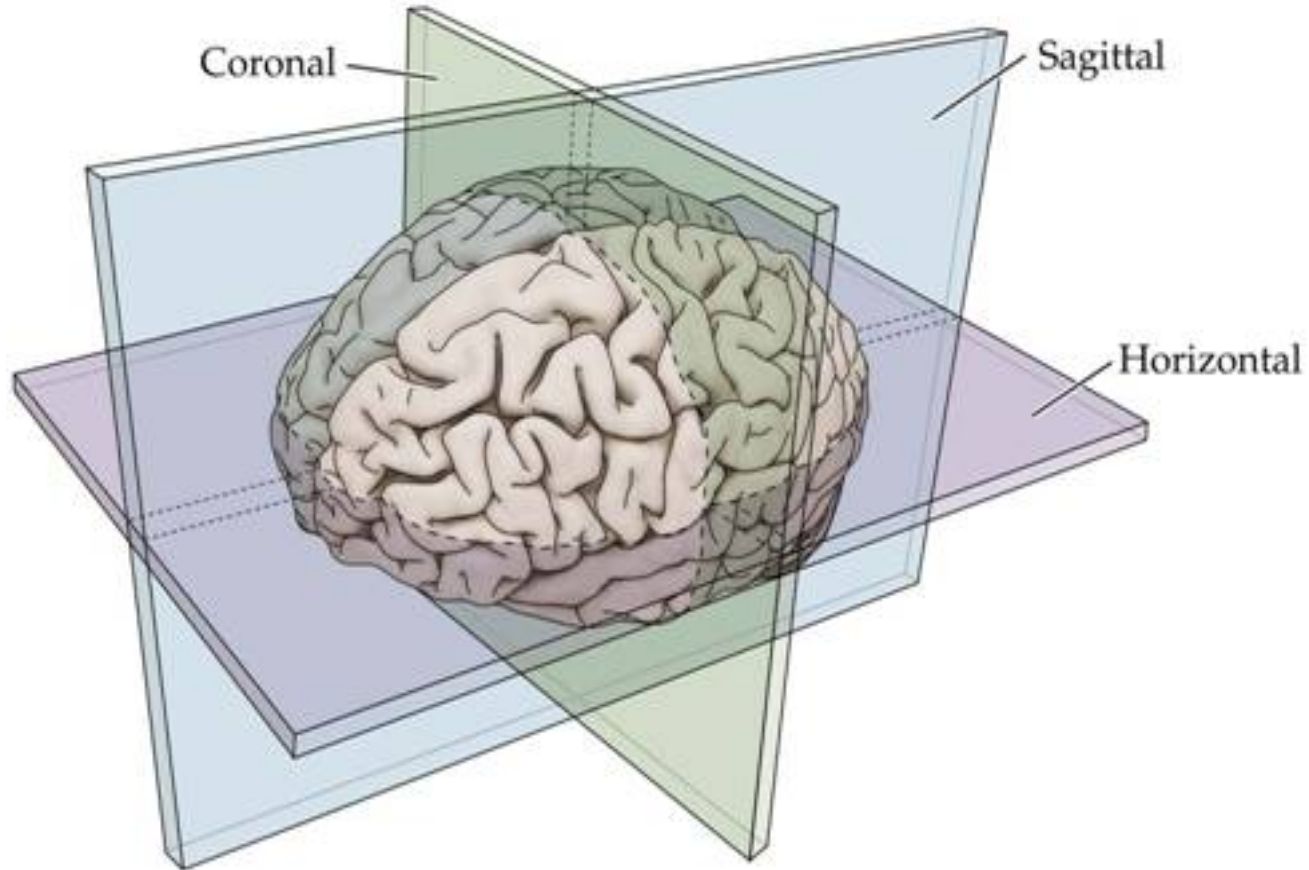
SAGITTAL PLANE

Τομές του Εγκεφάλου

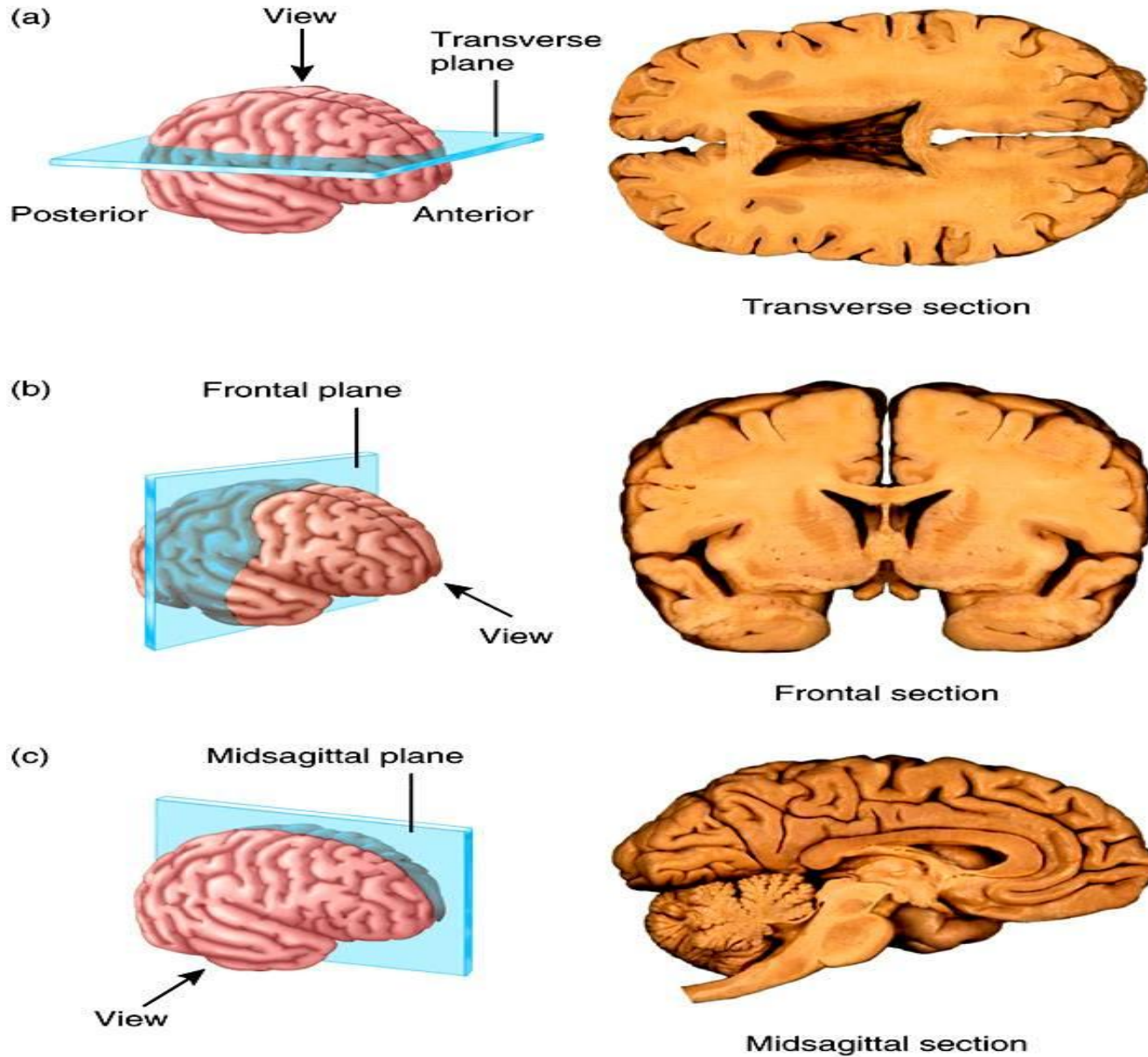


HORIZONTAL PLANE

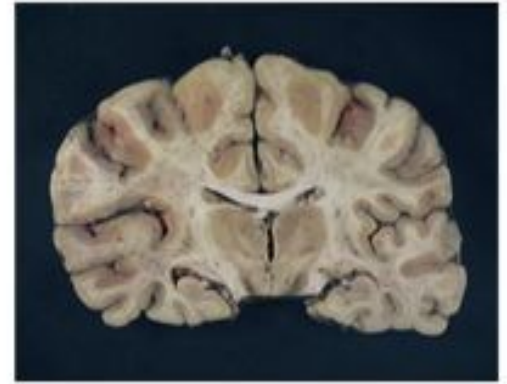
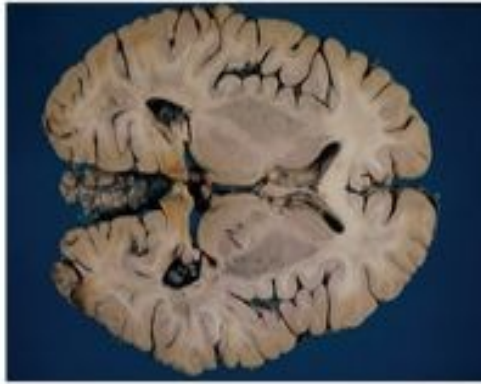
Τομές του Εγκεφάλου



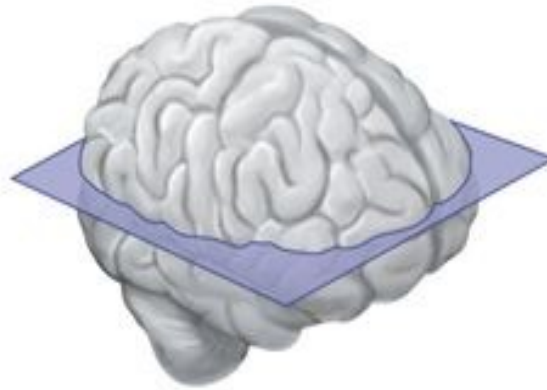
Τομές του Εγκεφάλου



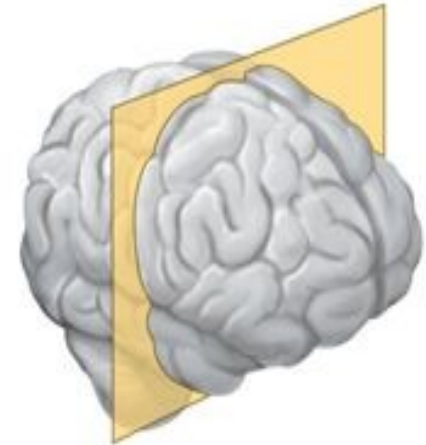
Τομές του Εγκεφάλου



(a)



(b)

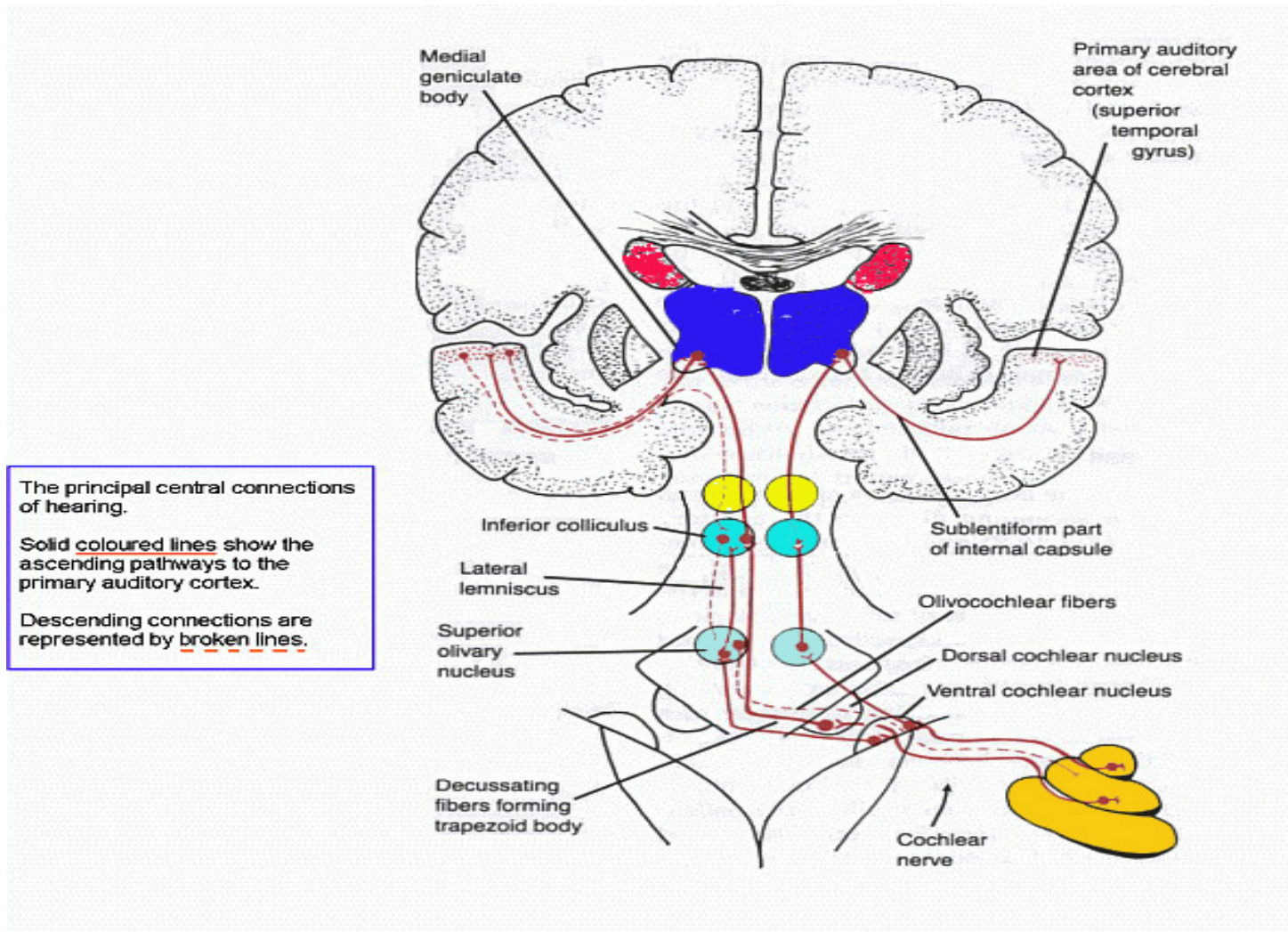


(c)

Τομές του Εγκεφάλου

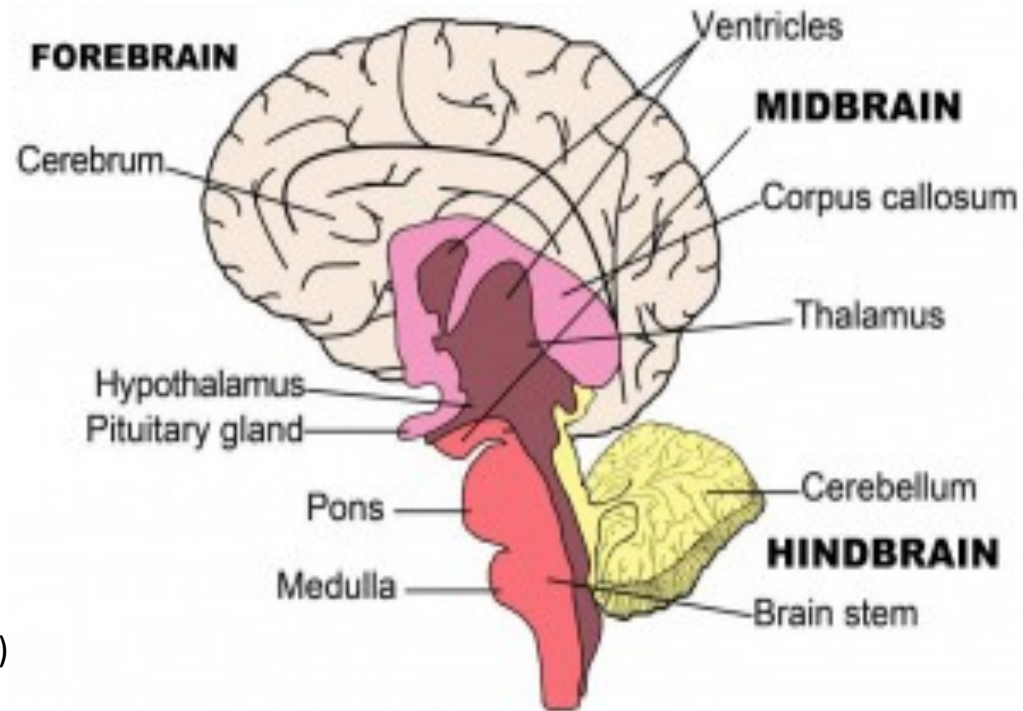
- Παρατηρήστε ότι στις προηγούμενες εικόνες οι όροι horizontal και transverse χρησιμοποιούνται με τον ίδιο τρόπο. Την ίδια σημασία έχει και ο όρος axial.
- Επίσης ο όρος coronal υποκαθίσταται κάποιες φορές και από τον όρο frontal (Σημειώστε ότι ο όρος frontal όταν χρησιμοποιείται για τις τομές του εγκεφάλου έχει άλλη σημασία από τη συνήθη)

Στατικο-ακουστικό νεύρο και Εγκεφαλικό Στέλεχος (Μέσος Εγκέφαλος: κάτω διδύμιο του τετράδυμου πετάλου)



Τα Τμήματα του Εγκεφάλου

- Εγκεφαλικό στέλεχος
 - Έσχατος εγκέφαλος
 - Προμήκης μυελός (medulla oblongata)
 - Οπίσθιος Εγκέφαλος (Metencephalon ή Hind brain)
 - Γέφυρα (pons)
 - Παρεγκεφαλίτιδα (cerebellum)
 - 4^η κοιλία (4th ventricle)
 - Μέσος εγκέφαλος (Mesencephalon ή Mid Brain)
 - Τετράδυμο πέταλο φαιάς ουσίας
 - Εγκεφαλικά σκέλη (90 πεπλατυσμένες ταινίες λευκής ουσίας) cerebral pendants
- Πρόσθιος εγκέφαλος
 - Διάμεσος εγκέφαλος
 - Θάλαμος (Thalamus)
 - Υποθάλαμος (Hypothalamus)
 - Επιθάλαμος-επίφυση (pineal gland)
 - 3^η κοιλία (3rd ventricle)
 - Τελικός εγκέφαλος
 - Ημισφαίρια
 - Σύνδεσμοι ημισφαιρίων (π.χ. μεσολόβιο-corpora callosa)
 - Ρινικός εγκέφαλος (π.χ. οσφρητικός λοβός)

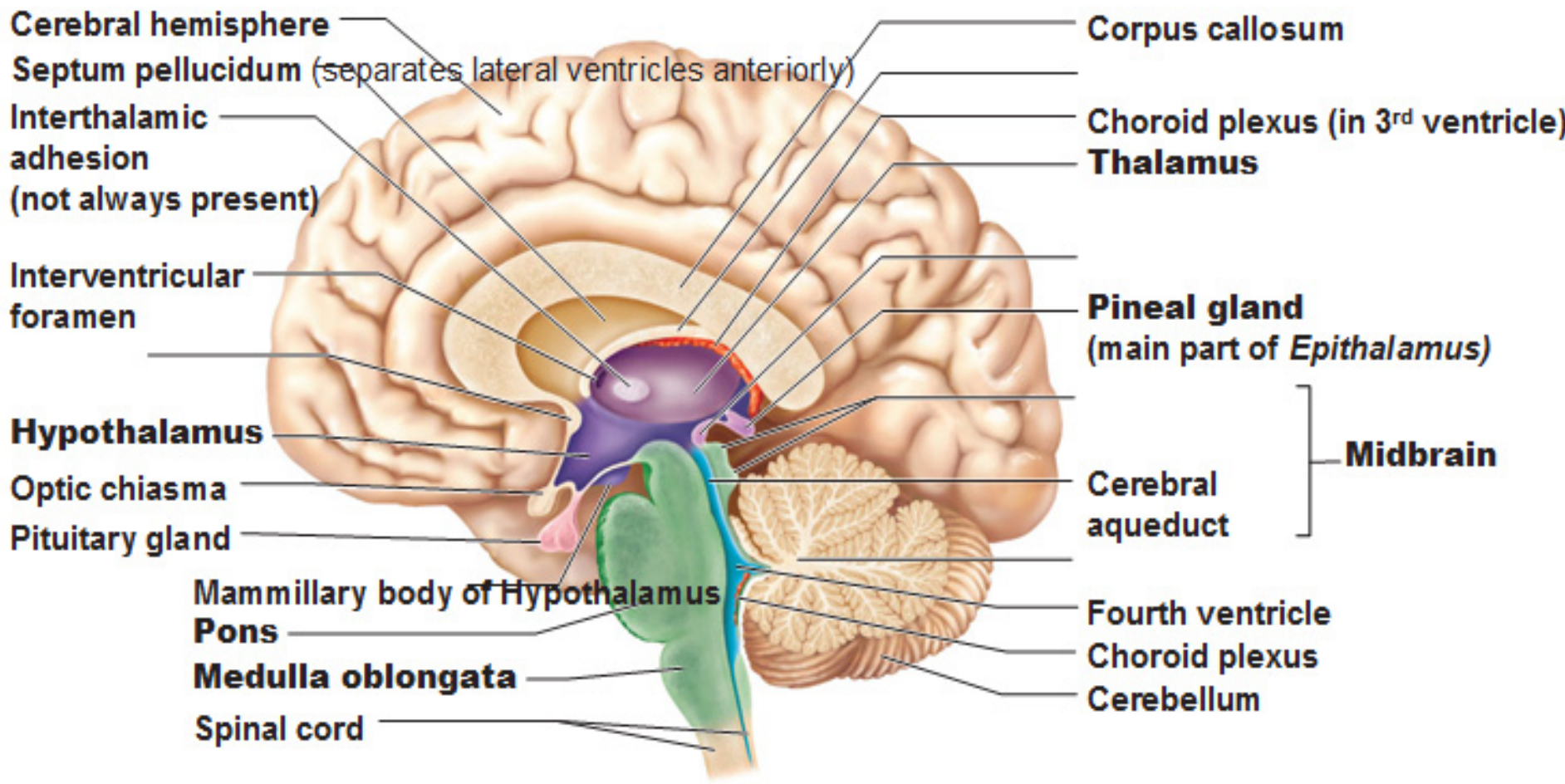


Brain maps site

- Εδώ θα βρείτε αναλυτικότερους εγκεφαλικούς χάρτες και φωτογραφίες πραγματικών εγκεφάλων και των επιμέρους τμημάτων τους

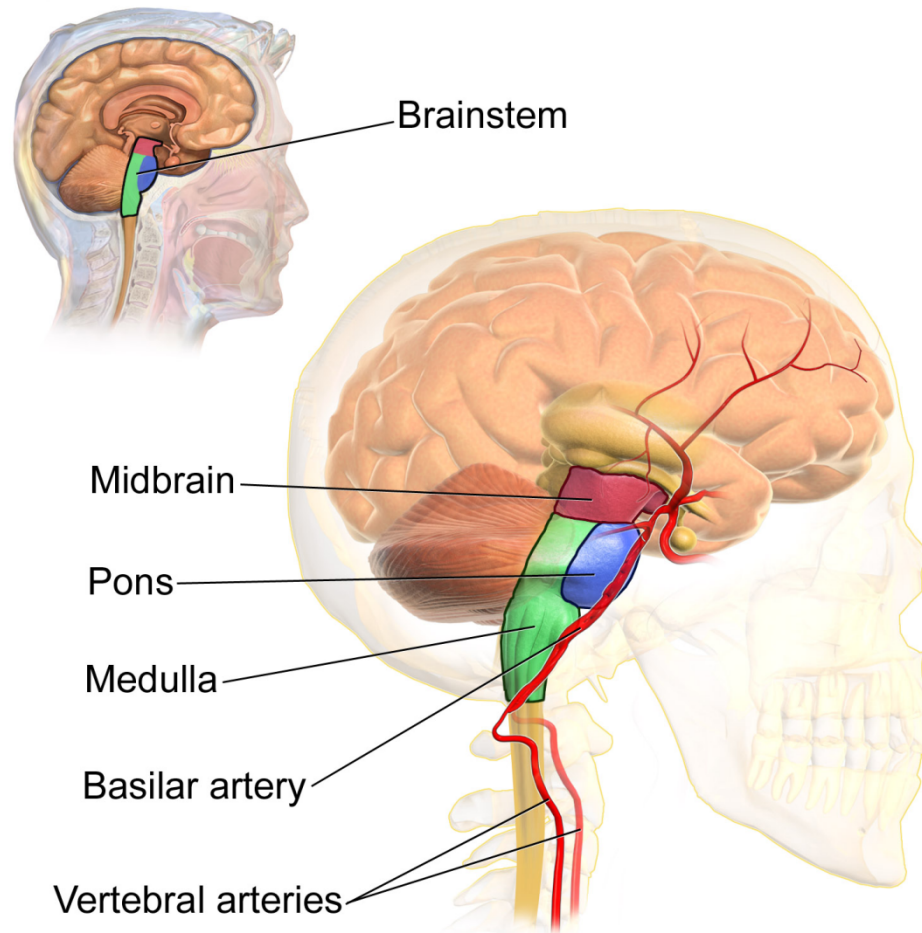
<http://brainmaps.org/index.php>

The Diencephalon (and Brainstem)



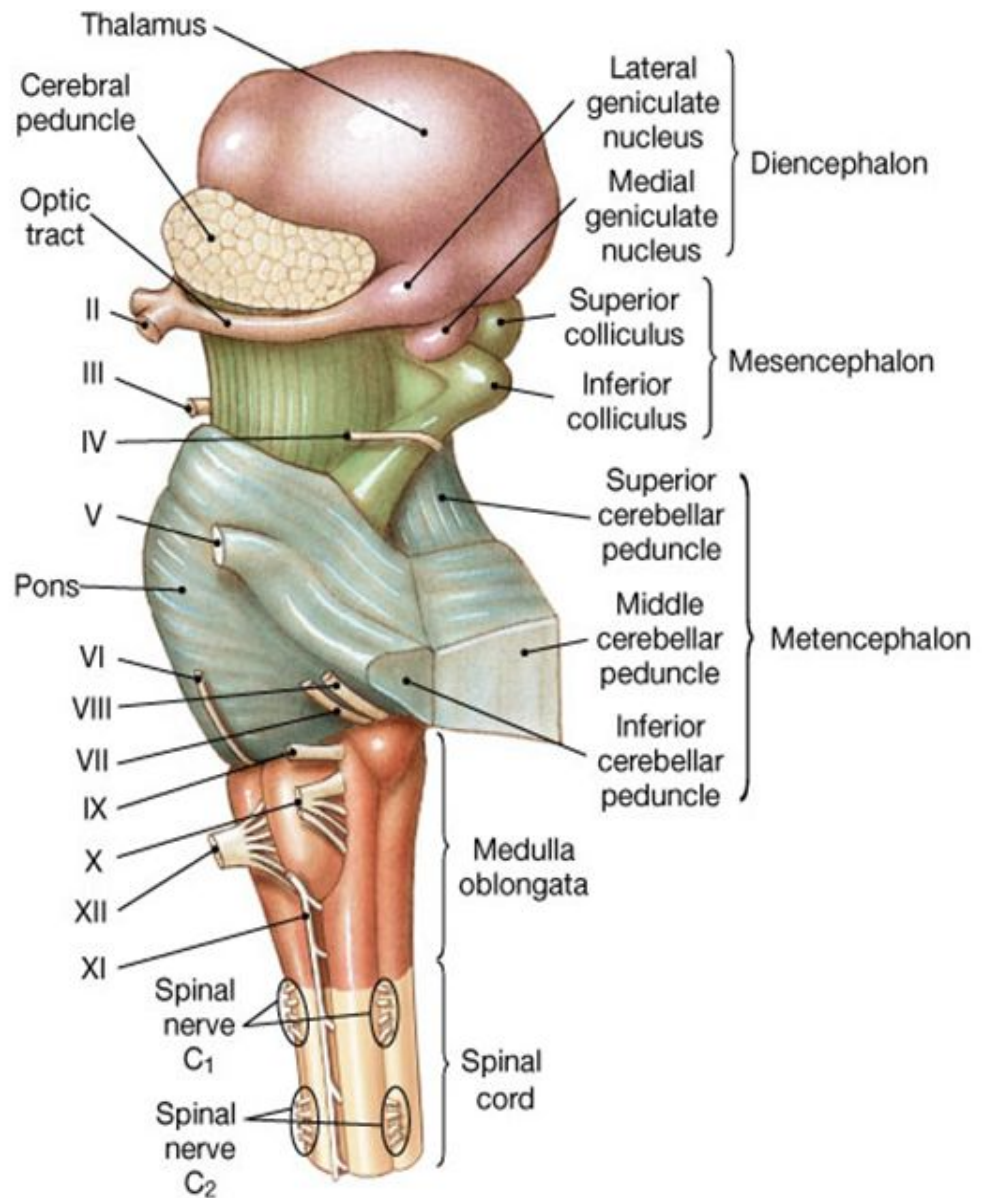
(a)

Το εγκεφαλικό Στέλεχος (Brainstem)



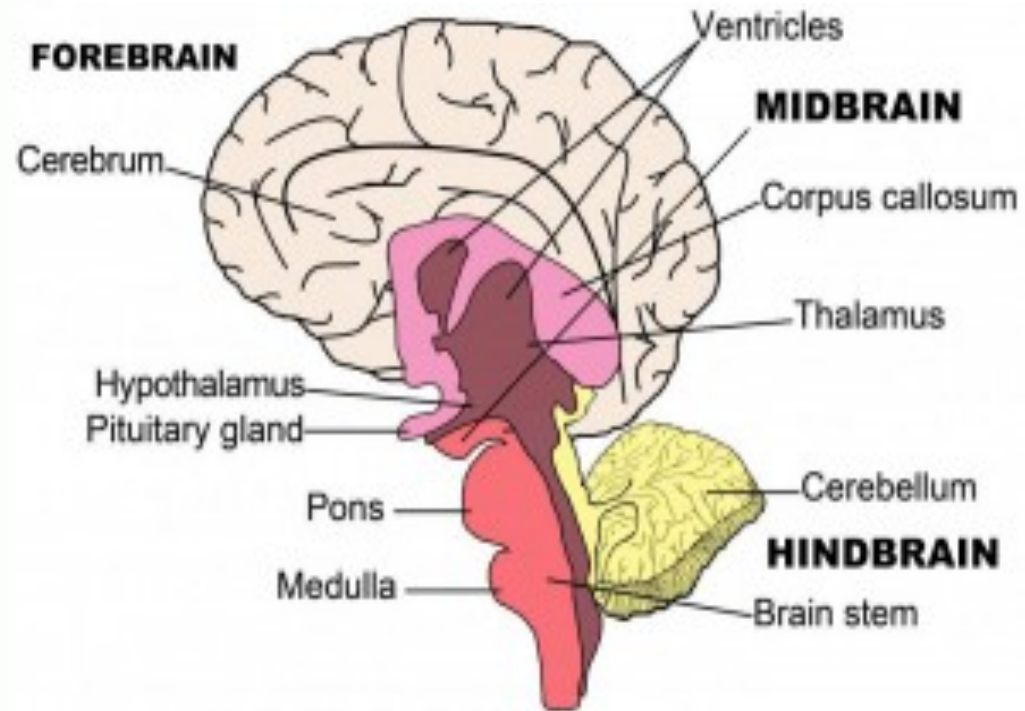
Anatomy: Brain stem

Most **cranial nerves** are located in the brain stem



(a) Lateral view

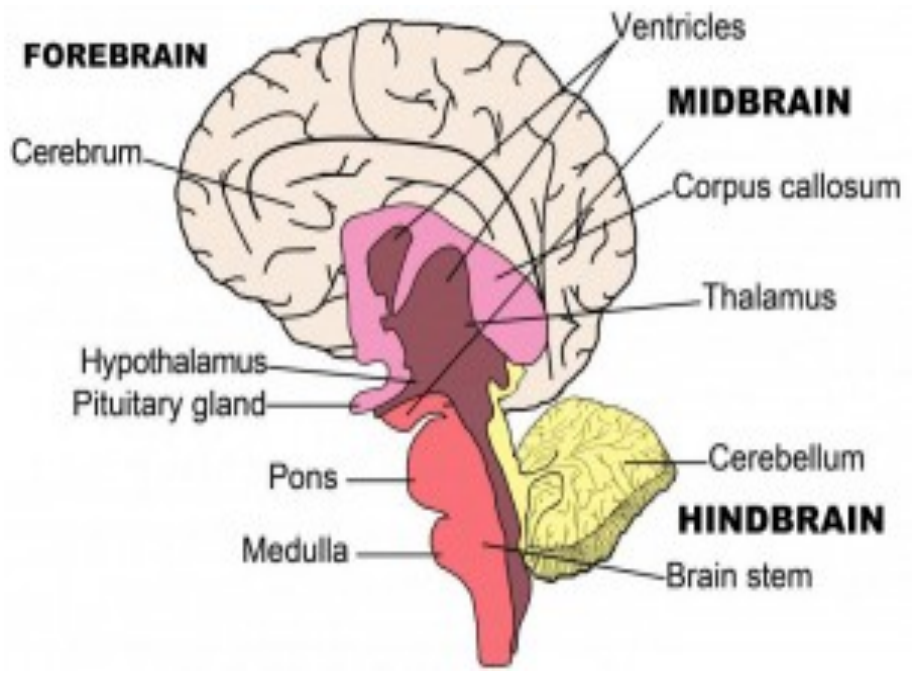
Έσχατος Εγκέφαλος: Προμήκης μυελός



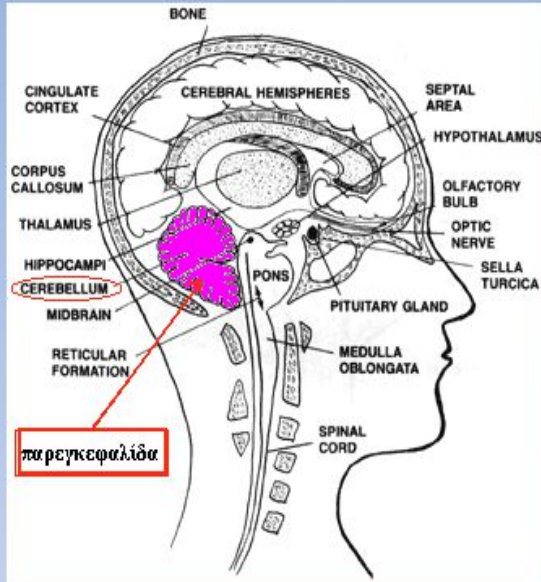
Έσχατος Εγκέφαλος: Προμήκης μυελός

- Προς τα πάνω συνδέεται με τη Γέφυρα και προς τα κάτω με το νωτιαίο μυελό (σπονδυλική στήλη)
- Αποτελείται τόσο από λευκή όσο και από φαιά ουσία (δηλ. παρόμοια δομή με νωτιαίο μυελό)
- Από τον προμήκη μυελό διέρχονται τόσο ανιούσες όσο και κατιούσες νευρικοί οδοί (Γλωσσοφαρυγγικό, Αισθητικές οδοί, Κινητικές οδοί)
- Είναι υπεύθυνος για διάφορες 'αυτόματες' λειτουργίες όπως η αναπνοή, οι καρδιακοί παλμοί, η αγγειακή πίεση αλλά και το φτάρνισμά ή ο εμετός

Οπίσθιος Εγκέφαλος: Παρεγκεφαλίδα

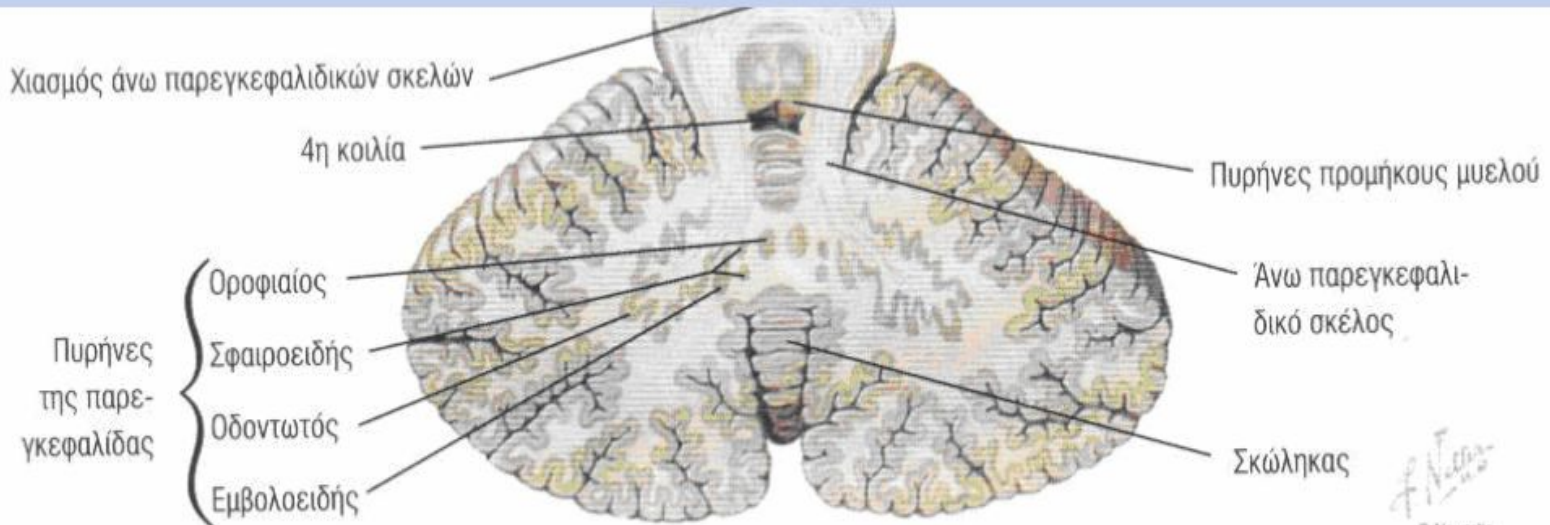


3. Παρεγκεφαλίδα



- Αποτελείται από:

- δύο ημισφαίρια που συνδέονται μεταξύ τους με μια δομή που ονομάζεται σκώληκας
- αποτελείται στο μεγαλύτερο μέρος από λευκή ουσία και στον φλοιό από φαιά ουσία



Τομή στο επίπεδο του άνω παρεγκεφαλιδικού σκέλους

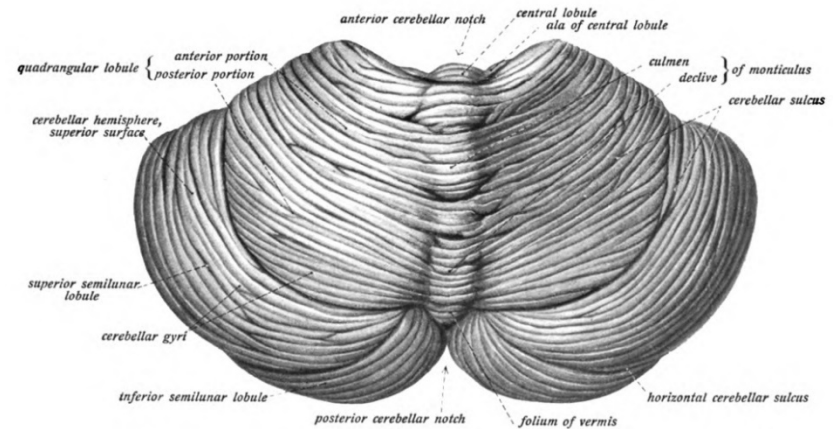
Οπίσθιος Εγκέφαλος: Παρεγκεφαλίδα

- Είναι υπεύθυνη για την ισορροπία και το συντονισμό των κινήσεων (συντονισμός των μυών)
- Δέχεται αισθητικές πληροφορίες και ακολούθως επηρεάζει τις νευρικές οδούς ώστε να προκαλέσει συνδυασμό κινήσεων
- Επιπλέον συνεισφέρει στη χρονική ακρίβεια των κινήσεων
- Ενδέχεται να συνδέεται και με ανώτερες γνωσιακές λειτουργίες όπως η Γλώσσα και η συγκέντρωση
- Ζημιές ή αλλοιώσεις στην παρεγκεφαλίδα προκαλούν διαταραχές στη στάση του σώματος, στην ακρίβεια των κινήσεων, στην ισορροπία αλλά και στην εκμάθηση κινήσεων (motor learning)

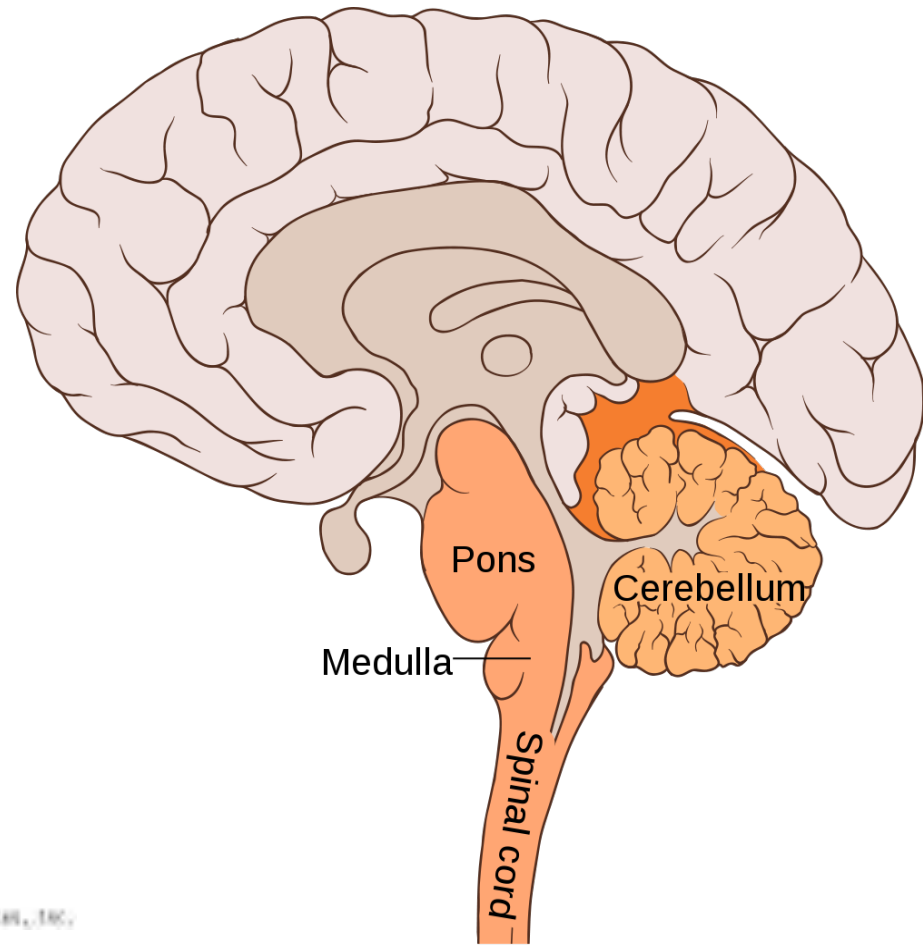
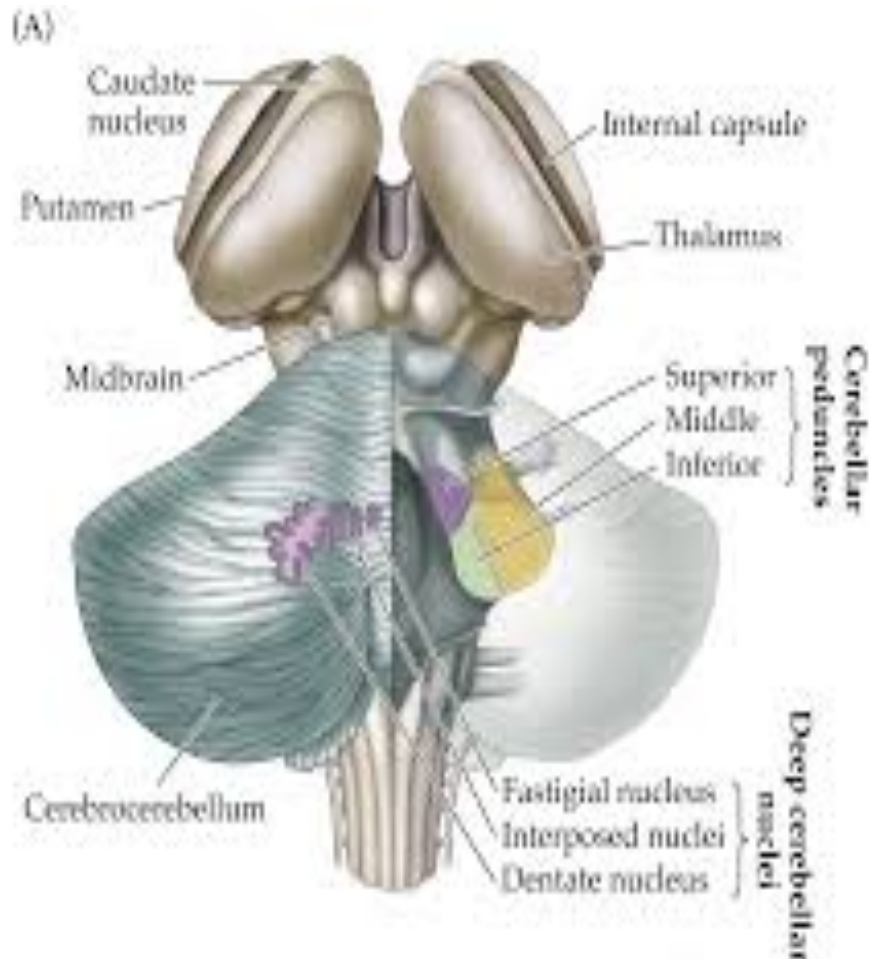


Οπίσθιος Εγκέφαλος: Παρεγκεφαλίδα

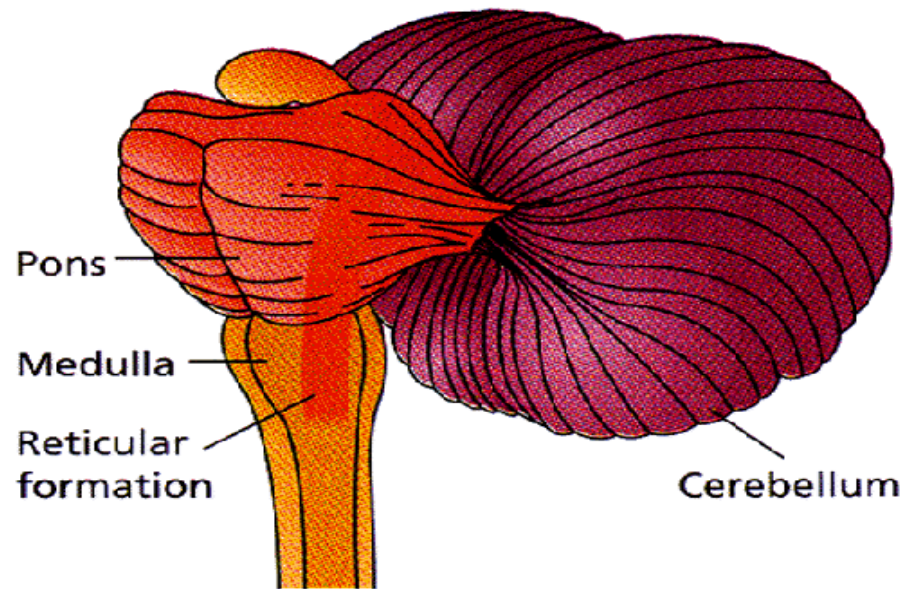
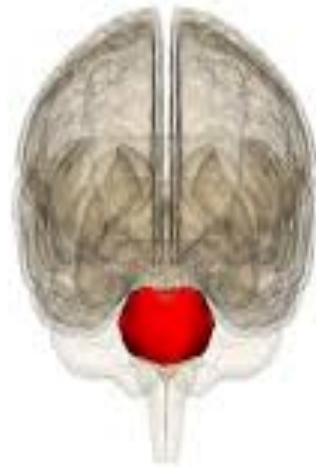
- Οι ραβδώσεις της επιφάνειάς της καταδεικνύουν ότι ο φλοιός της είναι ένας συνεχής λεπτός υμένας μέσα στον οποίο βρίσκονται διάφορα είδη νευρώνων όπως τα granule cells (κοκκώδη κύτταρα)
- Τα granule cells είναι από τους πιο μικρούς νευρώνες του ΚΝΣ. Είναι οι πιο πολυπληθείς στον εγκέφαλο (50δισ.). Είναι υπεύθυνοι για τη διάδοση 'λεπτών σημάτων', επομένως έχουν ρόλο στον έλεγχο 'λεπτών κινήσεων'



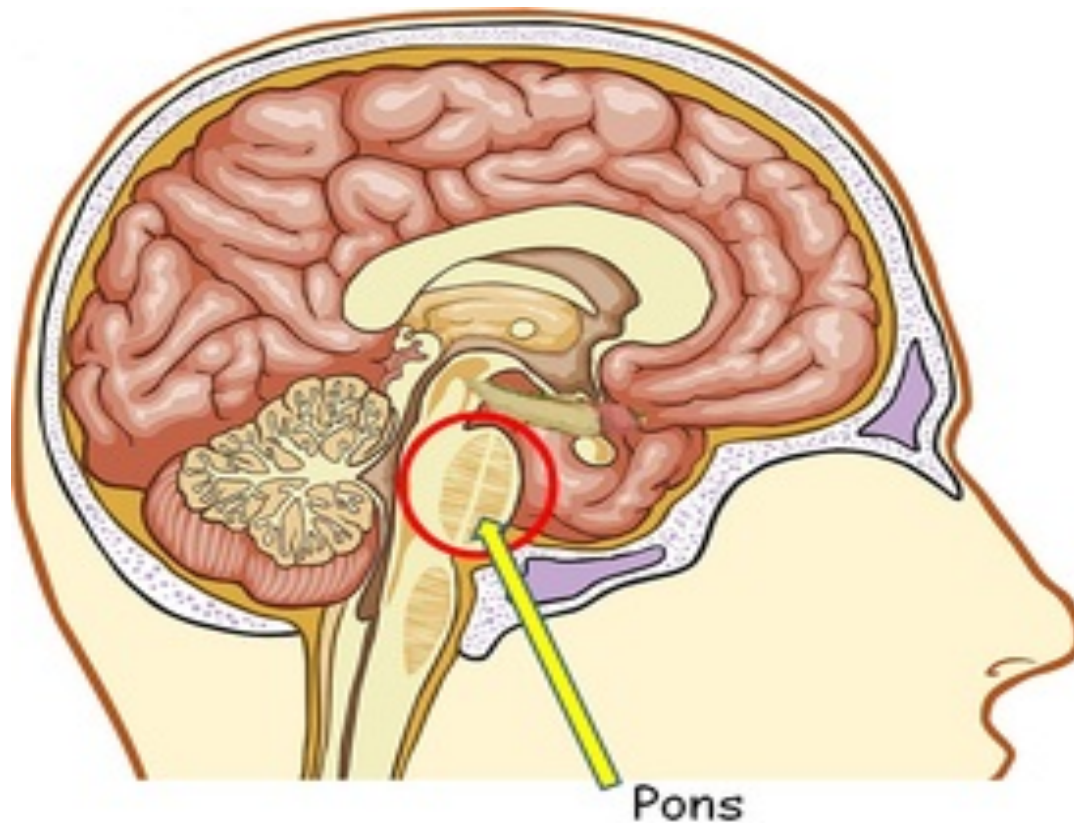
Οπίσθιος Εγκέφαλος: Γέφυρα



Οπίσθιος Εγκέφαλος: Γέφυρα



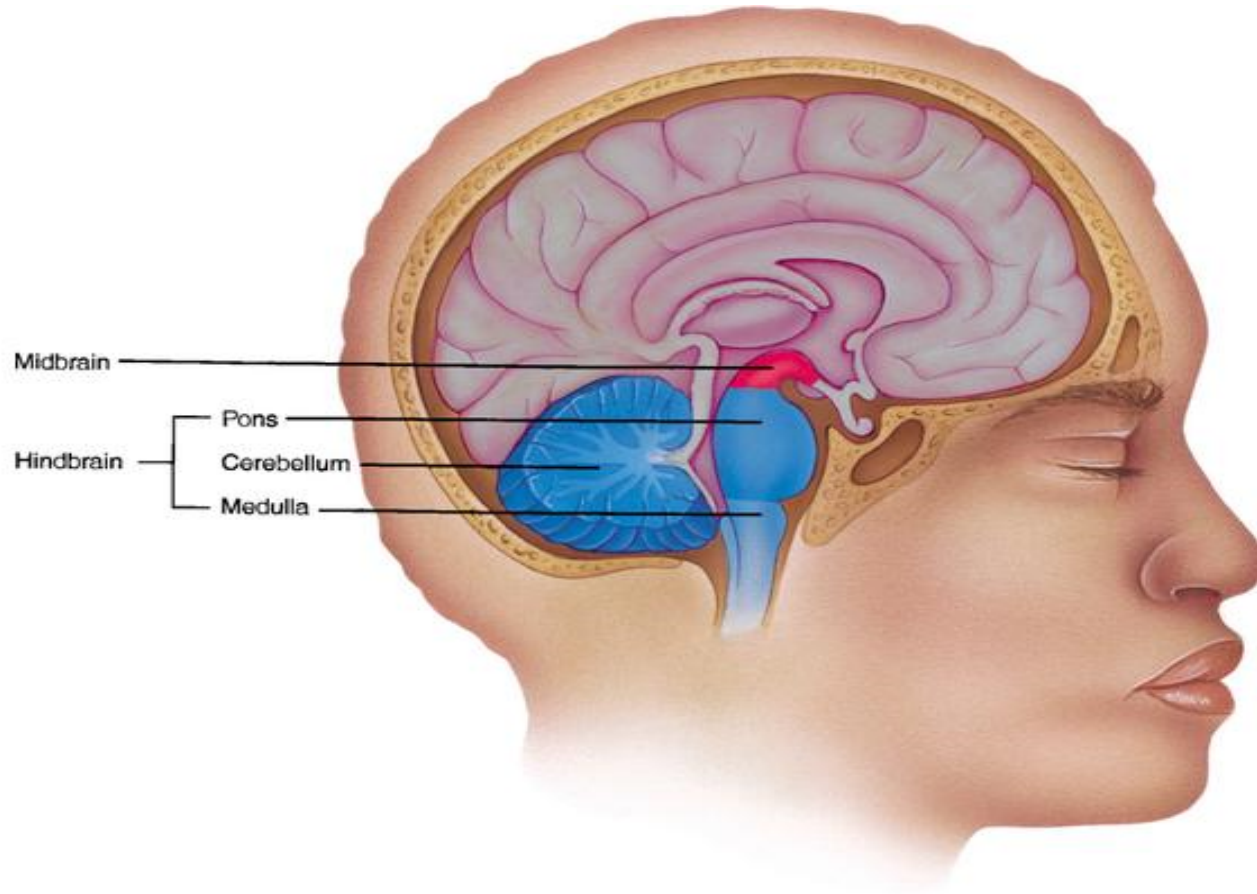
Οπίσθιος Εγκέφαλος: Γέφυρα



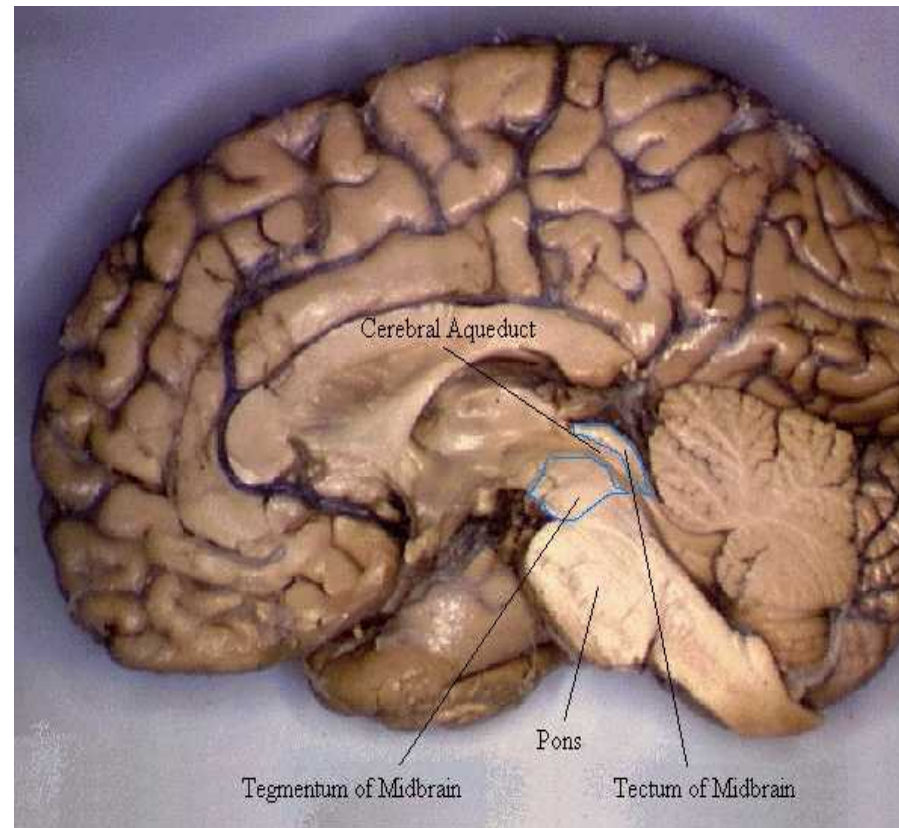
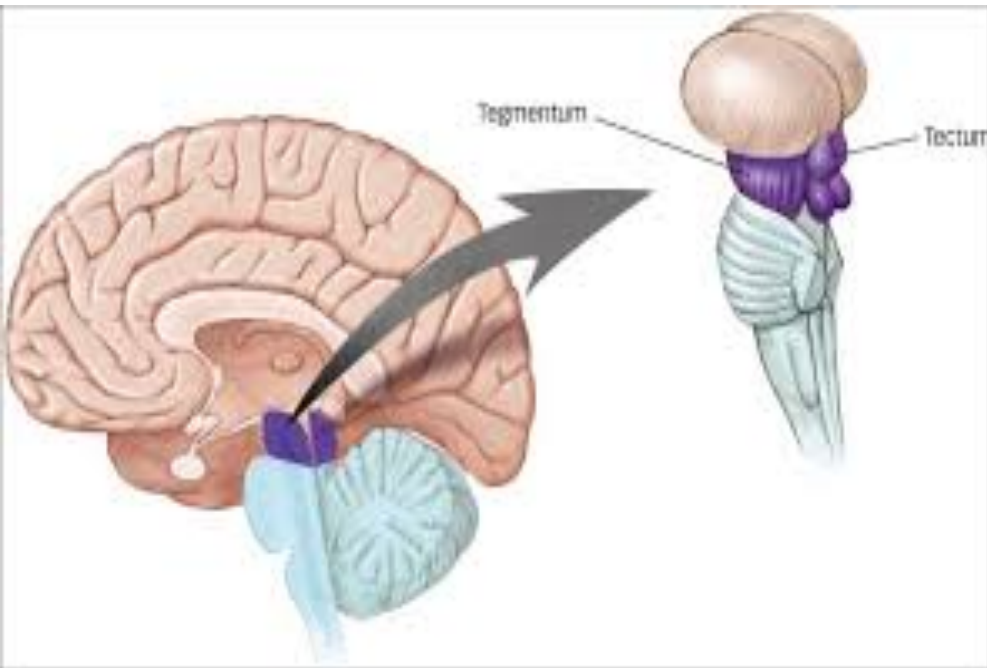
Οπίσθιος Εγκέφαλος: Γέφυρα

- Είναι το μεσαίο τμήμα του εγκεφαλικού στελέχους και συνδέει των προμήκη μυελό με τον μέσο εγκέφαλο
- Είναι κεντρικός κόμβος διέλευσης πληροφοριών και μεταξύ άλλων περιλαμβάνει:
 - Το δεξί και αριστερό **superior olivary complex**. Αυτή είναι μια σημαντική δομή για τη χωρική ανάλυση (sound localization) και την αμφίδρομη διάδοση της ακουστικής πληροφορίας. Είναι δε τονοτοπικά οργανωμένη καθώς οι νευρώνες της εμφανίζουν συχνοτική εξειδίκευση .
 - Τον δεξιό και αριστερό **lateral lemniscus nucleus**. Ως lateral lemniscus ονομάζουμε μια δέσμη νευρικών αξόνων αμφίδρομης διάδοσης ακουστικής πληροφορίας που φτάνει ως τον μέσο εγκέφαλο και συγκεκριμένα το κάτω διδύμιο. Η πληροφορία που διαδίδεται μέσω του lateral lemniscus nucleus είναι τόσο χωρική (sound localization) όσο και συχνοτική. Για αυτό και οι νευρώνες που τον απαρτίζουν παρουσιάζουν ξεκάθαρη τονοτοπική οργάνωση
- Το όνομα 'γέφυρα' της δόθηκε επειδή φαίνεται να ενώνει τα δύο ημισφαίρια της παρεγκεφαλίδας
- Από τη Γέφυρα διέρχονται πολλά νεύρα όπως το Απαγωγό (οφθαλμικοί μύες), το Προσωπικό και το Στατικο-ακουστικό

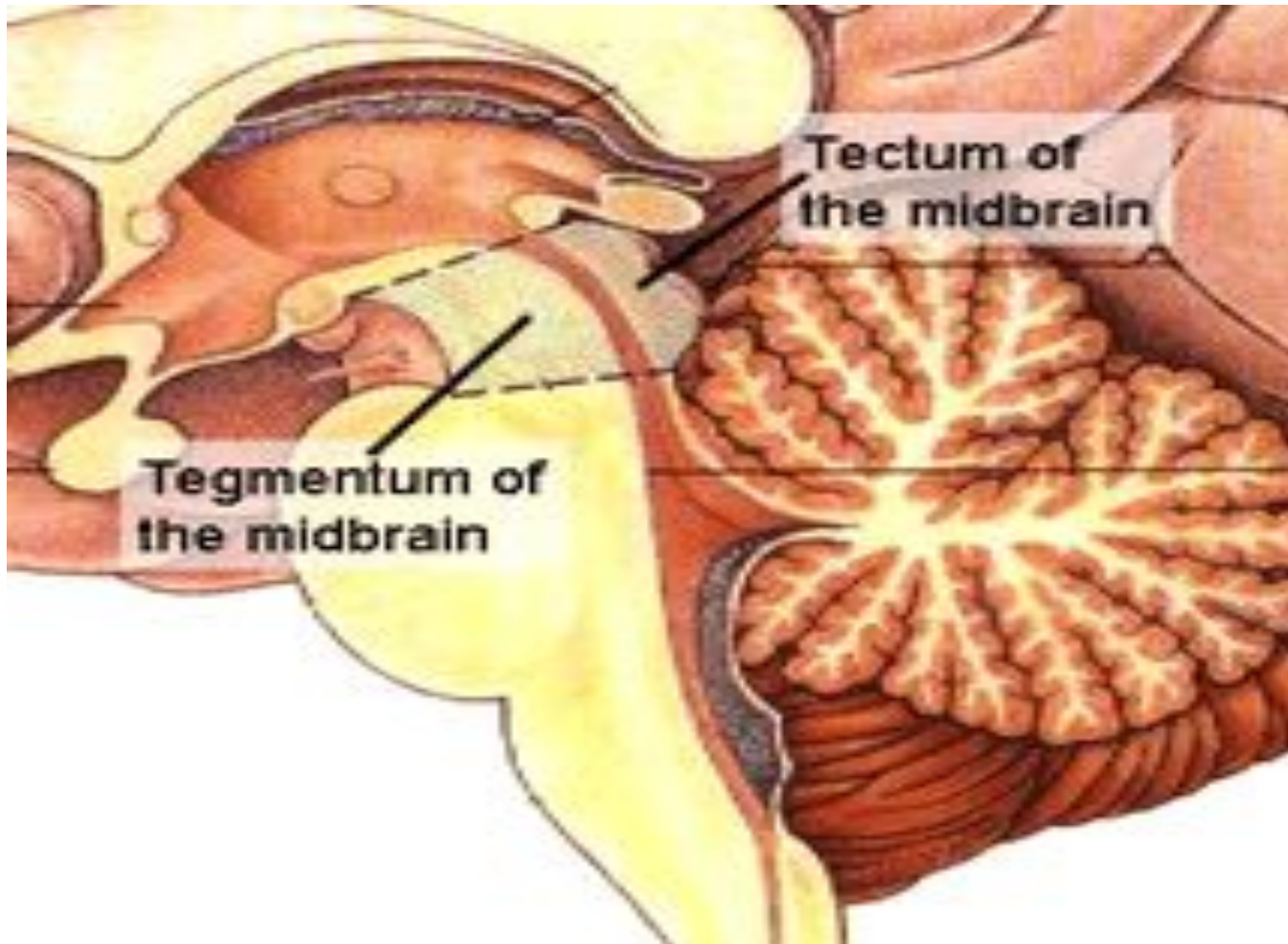
Μέσος εγκέφαλος



Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (mid-brain tectum ή quadrigeminal plate)



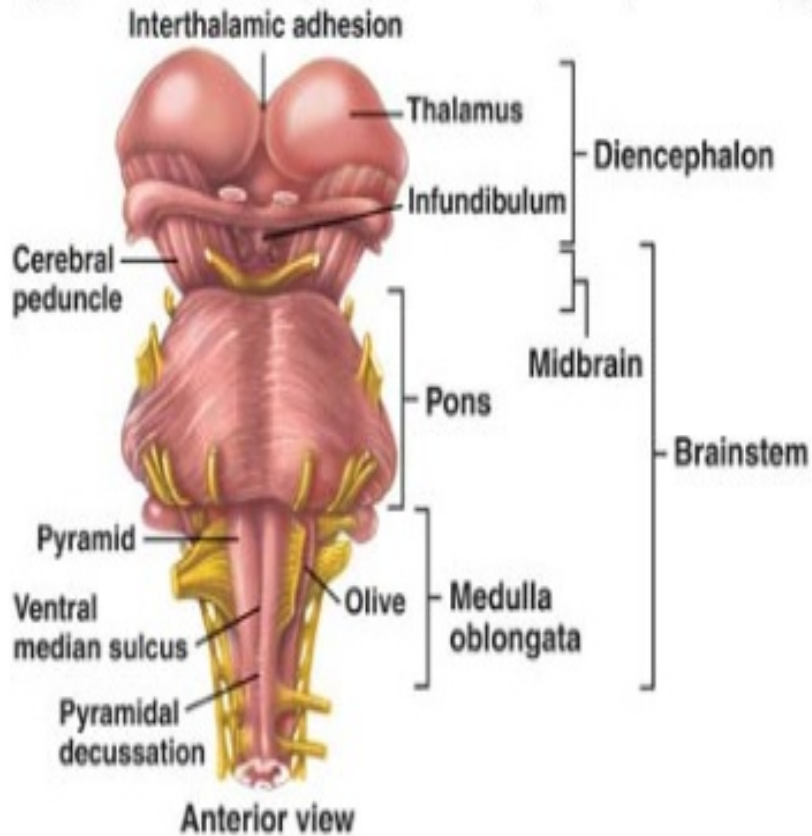
Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο



Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (quadruplet bodies/mid-brain tectum)

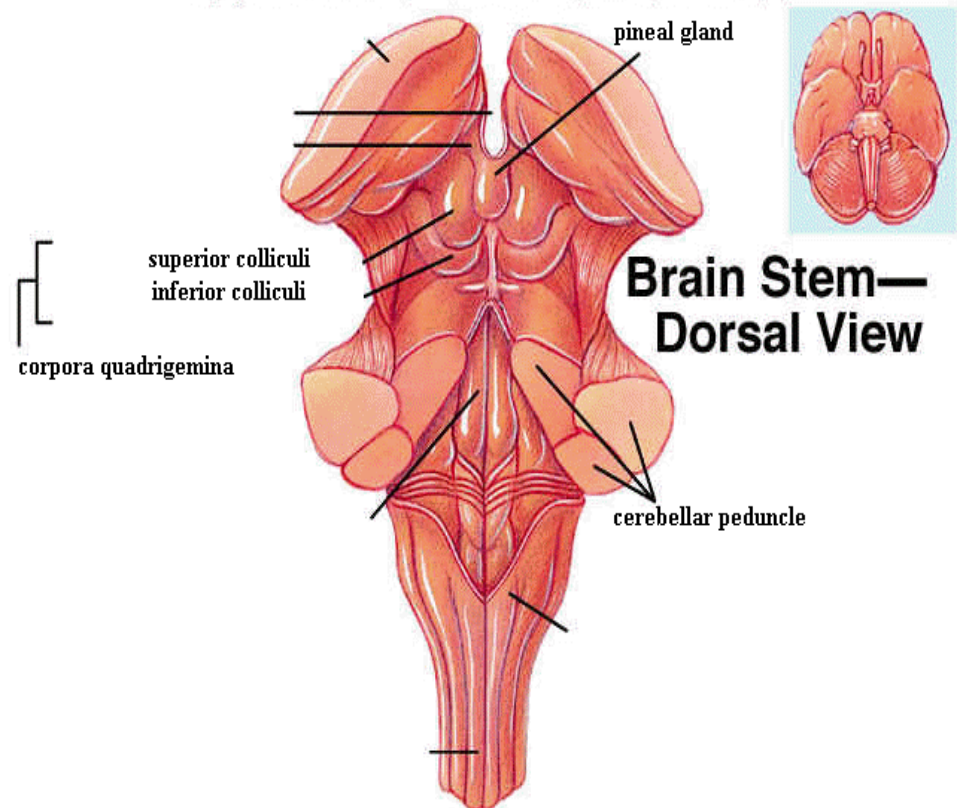
Πρόσθια Όψη

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



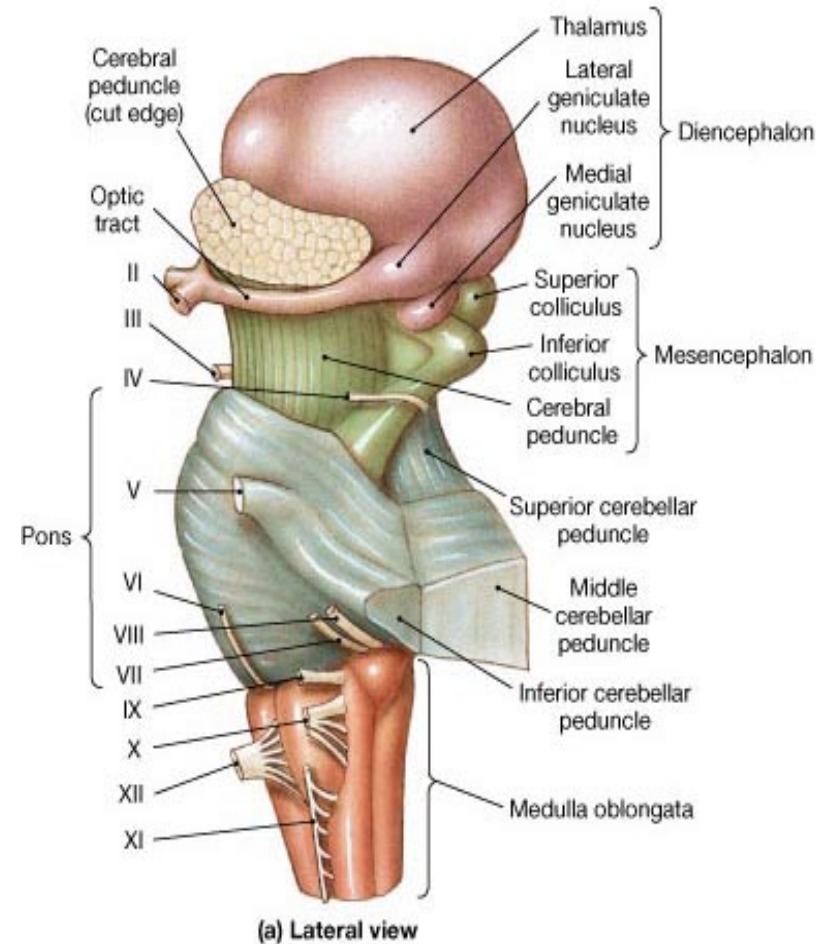
Οπίσθια Όψη

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

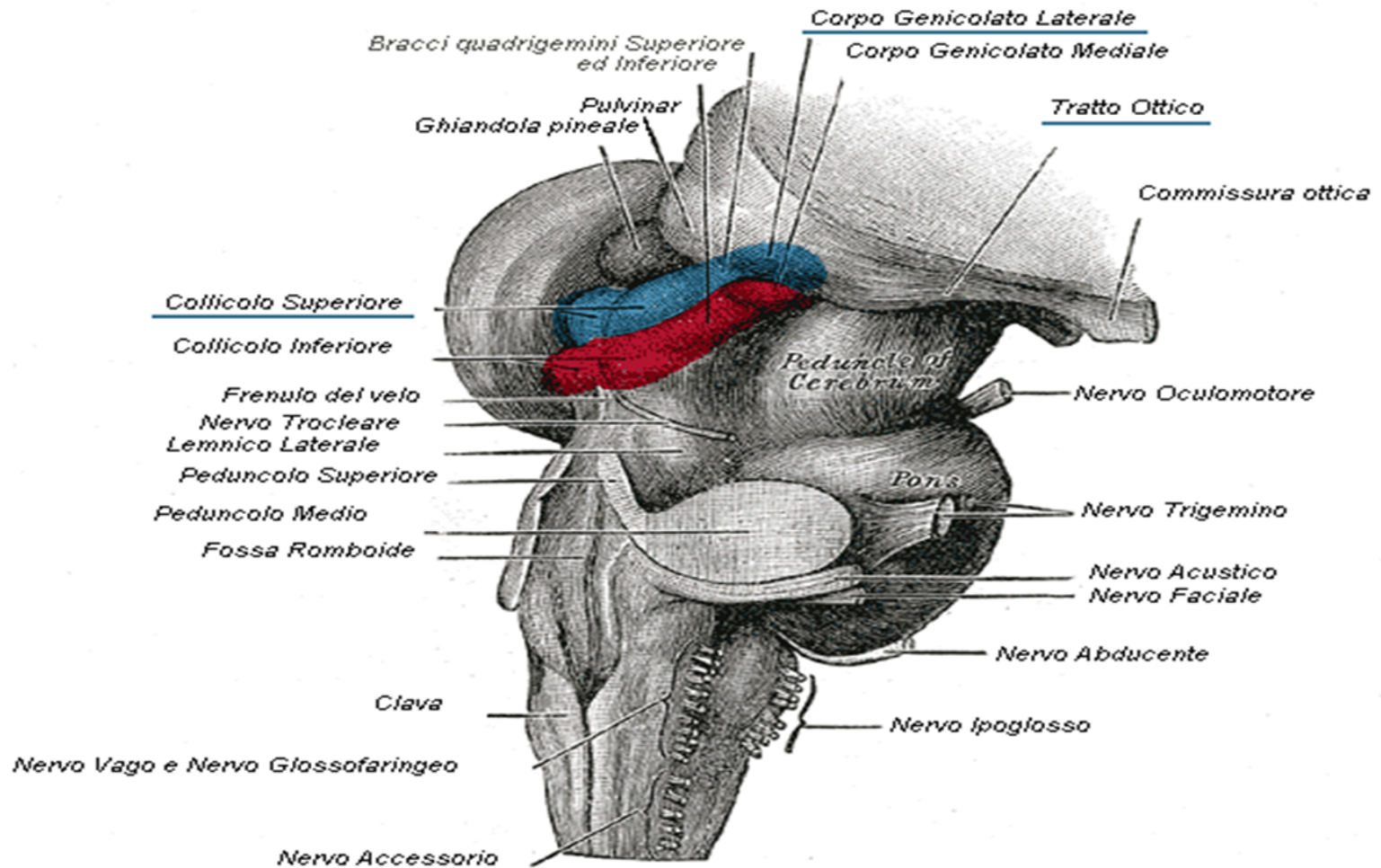


Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (quadruplet bodies/mid-brain tectum)

- Το τετράδυμο πέταλο αποτελείται από το άνω και το κάτω διδύμιο (superior-inferior colliculus)
- Το άνω διδύμιο σχετίζεται με την όραση
- Το κάτω διδύμιο σχετίζεται με την ακοή

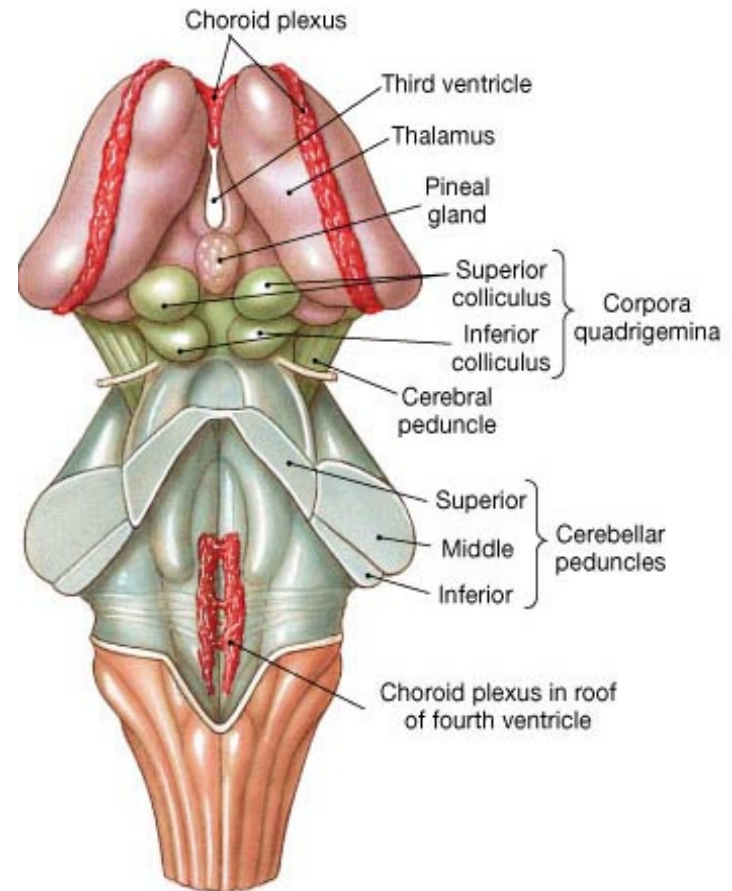


Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (quadruplet bodies/mid-brain tectum)



Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (quadruplet bodies/mid-brain tectum)

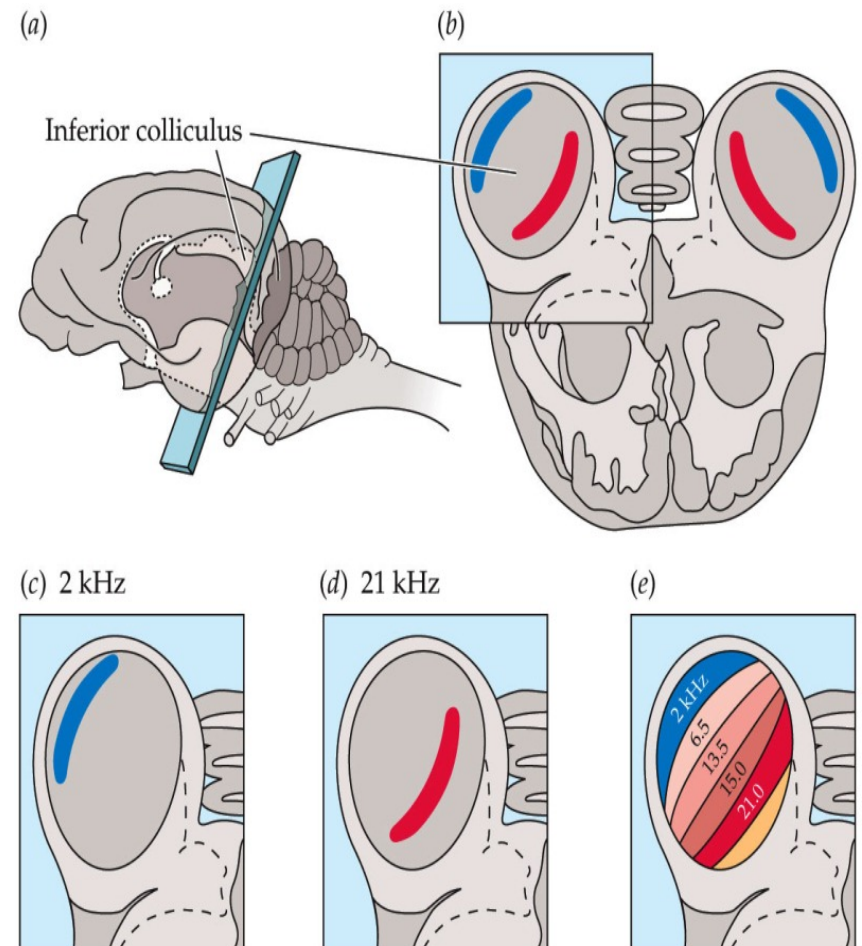
- Το άνω διδύμιο εμπλέκεται στην επεξεργασία οπτικών ερεθισμάτων και στον έλεγχο της κίνησης των οφθαλμών
- Το κάτω διδύμιο εμπλέκεται με την επεξεργασία ακουστικών ερεθισμάτων. Λαμβάνει σήματα από διάφορα μέρη του εγκεφαλικού στελέχους και τα προωθεί στο έσω γονάτιο (medial geniculate body) του Θαλάμου ο οποίος με τη σειρά του προωθεί την ακουστική πληροφορία στον πρωτεύοντα ακουστικό λοβό (primary auditory cortex)



(c) Posterior view

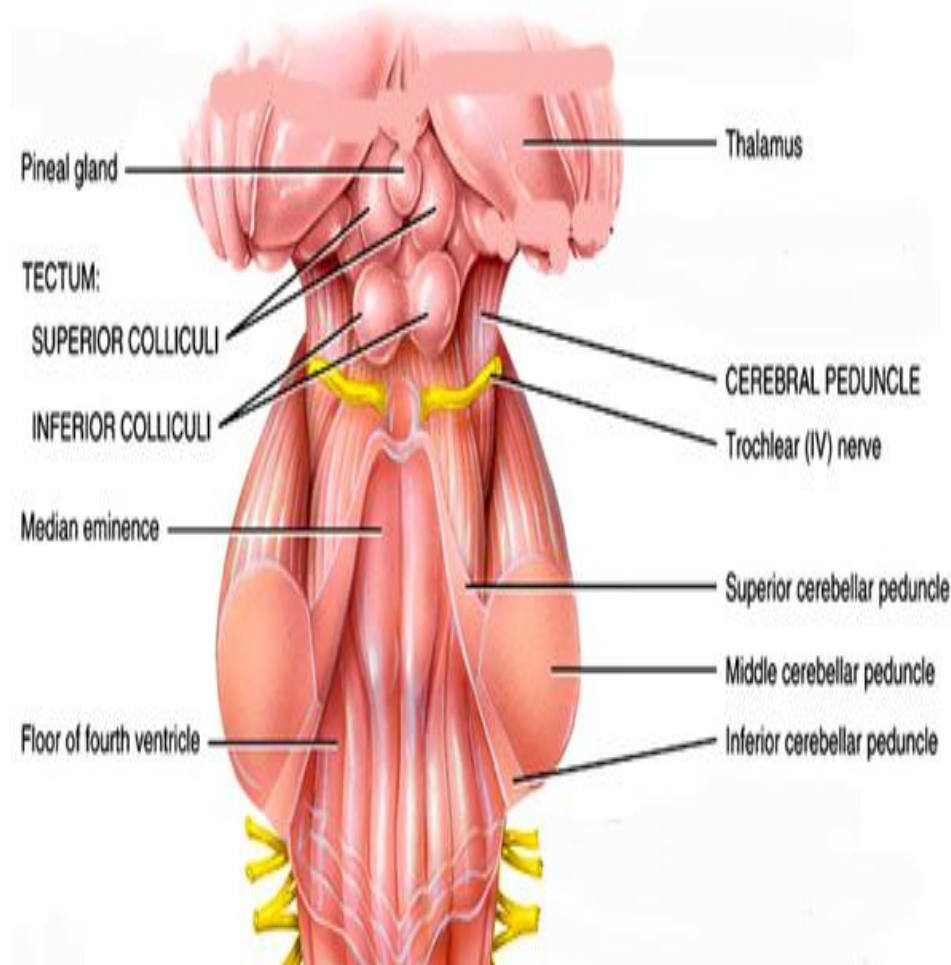
Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (quadruplet bodies/mid-brain tectum)

- Είναι ενδιαφέρον ότι το κάτω διδύμιο παρουσιάζει μια τοπολογική εξειδίκευση ανά συχνότητα, δηλαδή διαφορετικές περιοχές του είναι ευαίσθητες στη διέγερση σημάτων που αντιστοιχούν δε ηχητικά ερεθίσματα διαφορετικών συχνοτήτων

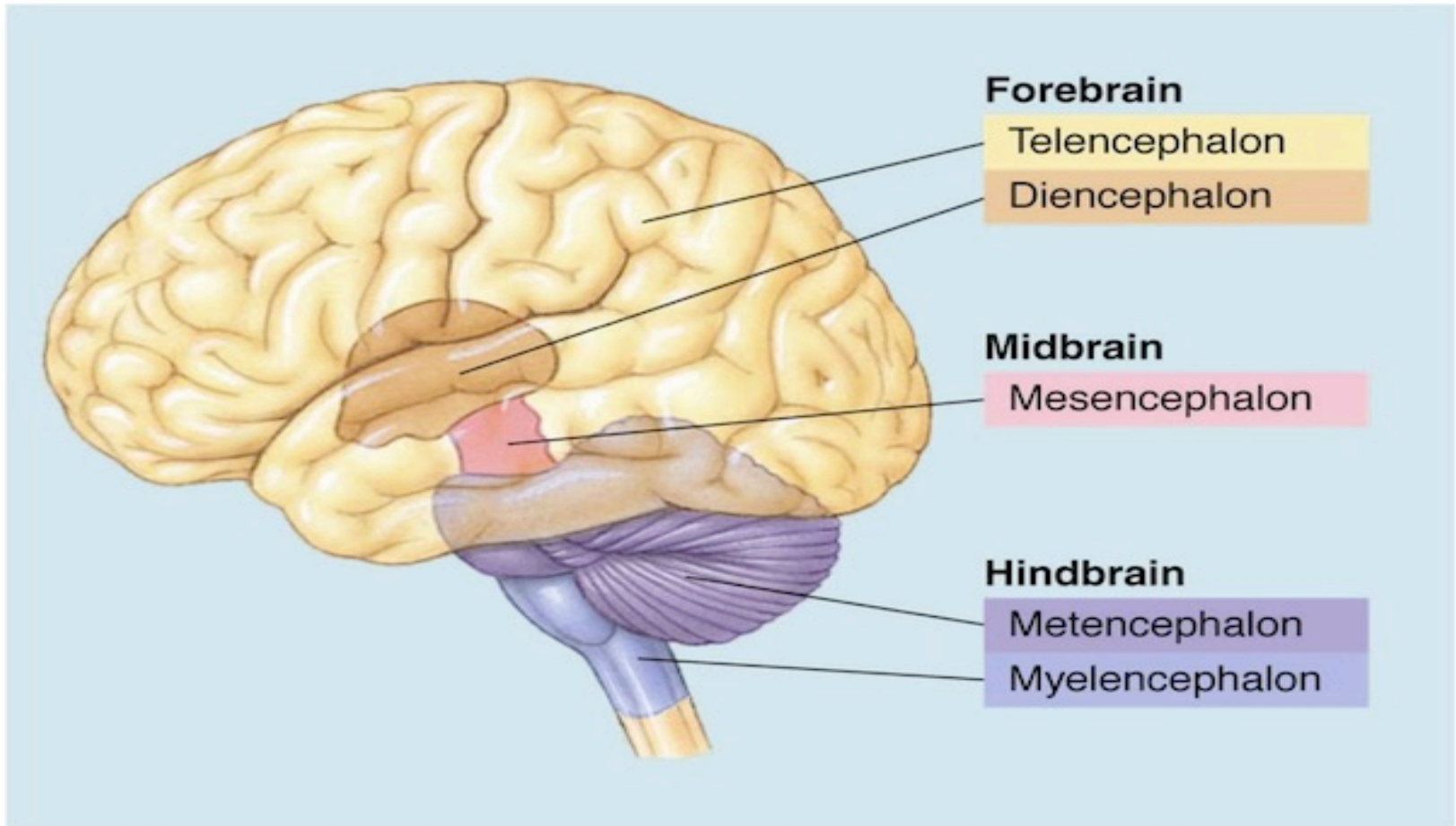


Μέσος εγκέφαλος: Τετράδυμο πέταλο (mid-brain tectum)

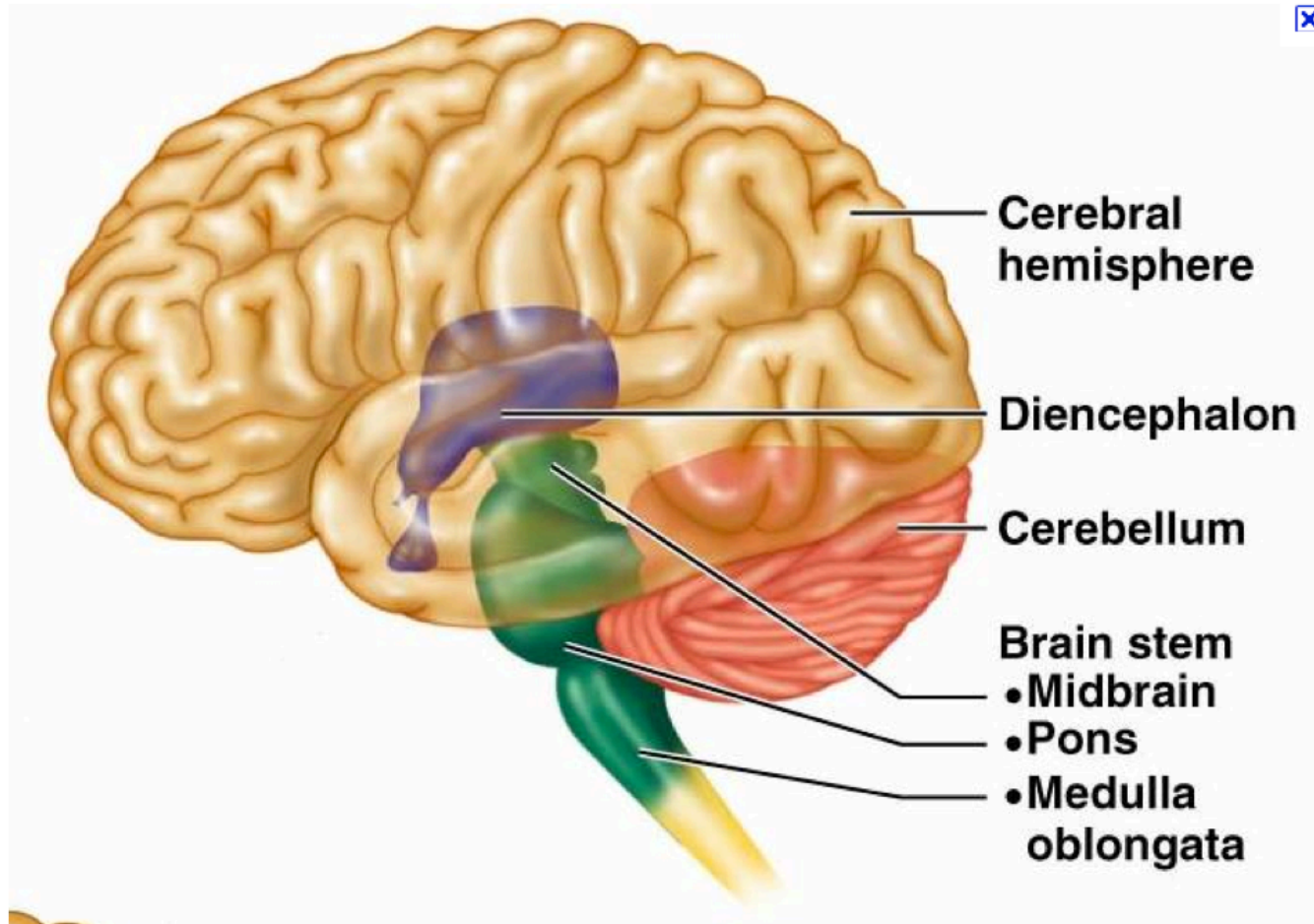
- Κάτω από τα διδύμια αναδύεται το Τροχιλιακό Νεύρο (κίνηση οφθαλμικού βολβού)
- Στο τετράδυμο πέταλο βρίσκεται και ο πυρήνας του Τριδύμου Νεύρου (αισθητική νεύρωση προσώπου, νεύρωση μυών μάσησης)



Διάμεσος Εγκέφαλος (Diencephalon)

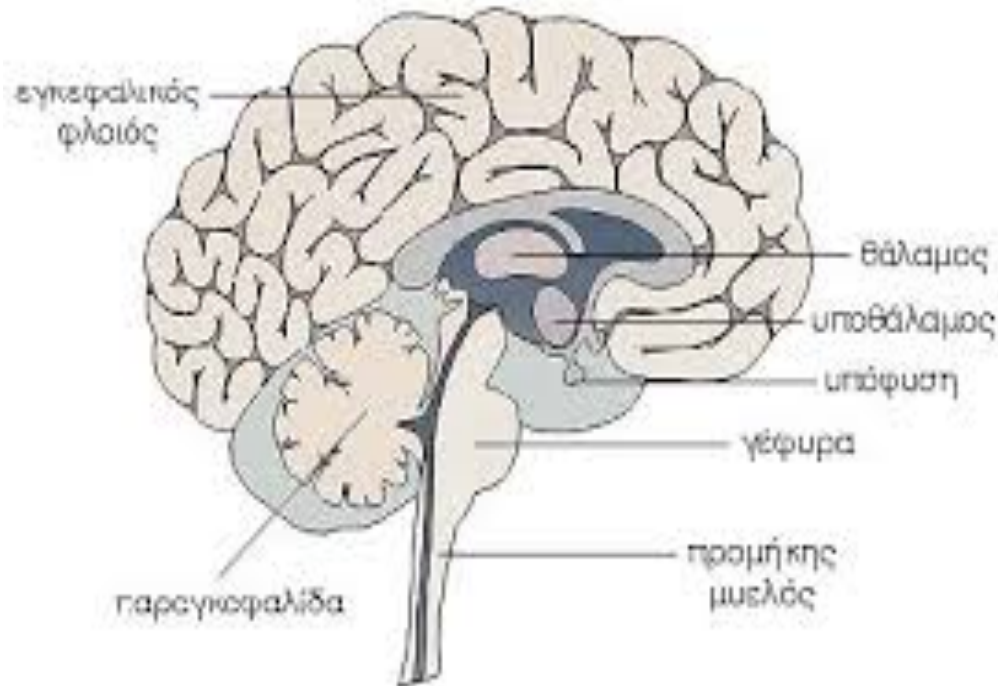


Διάμεσος Εγκέφαλος (Diencephalon)

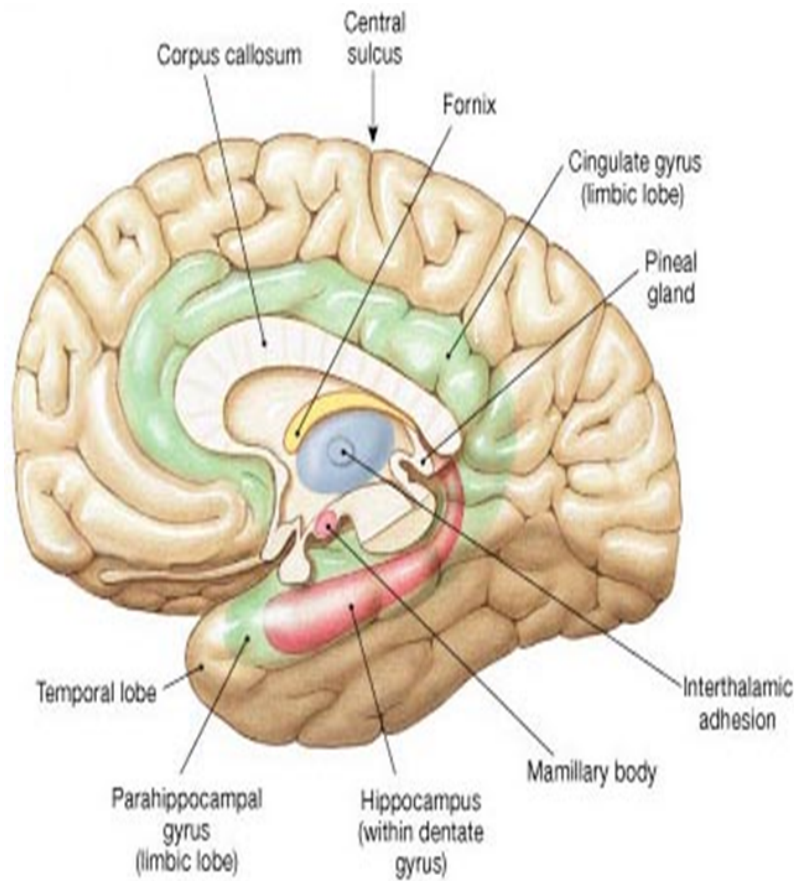


Διάμεσος Εγκέφαλος (Diencephalon)

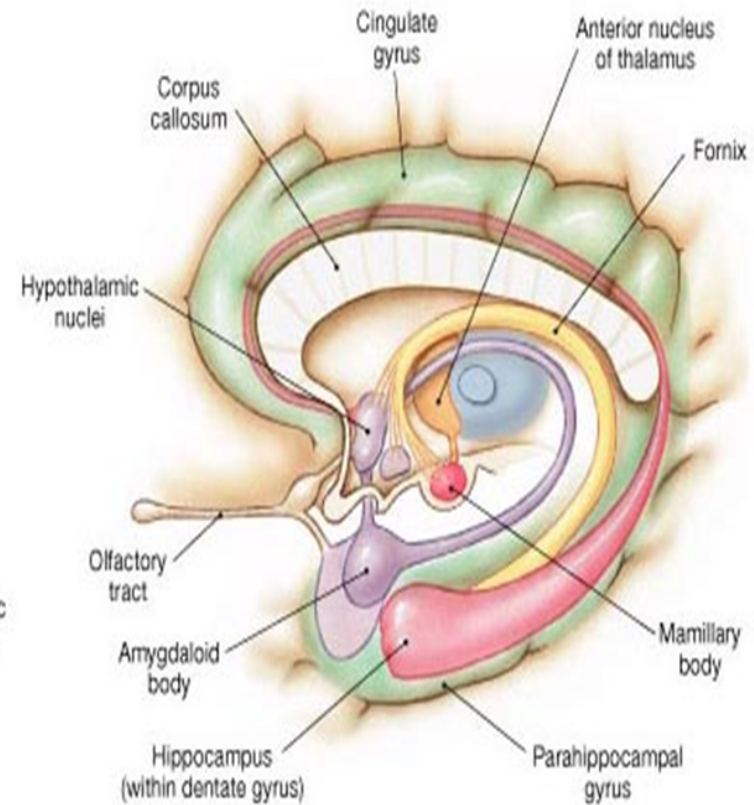
- Μέρη του Διάμεσου Εγκεφάλου είναι:
 - Ο Θάλαμος
 - Ο Υποθάλαμος
 - Ο Επιθάλαμος-Επίφυση
 - Μέρη του Μεταιχμιακού συστήματος



Διάμεσος εγκέφαλος-μέρη του Μεταιχμιακού συστήματος

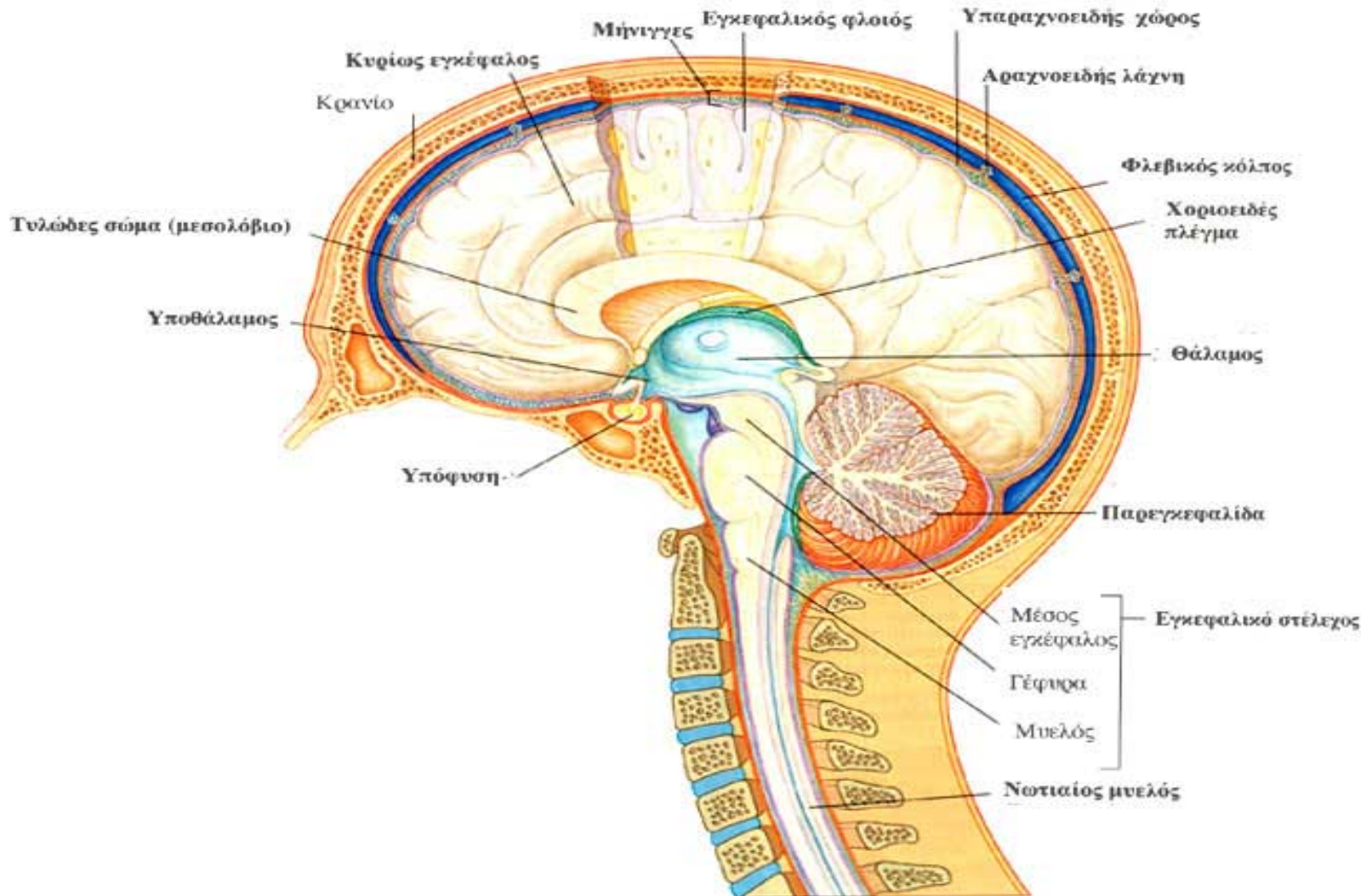


(a)



(b)

Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος

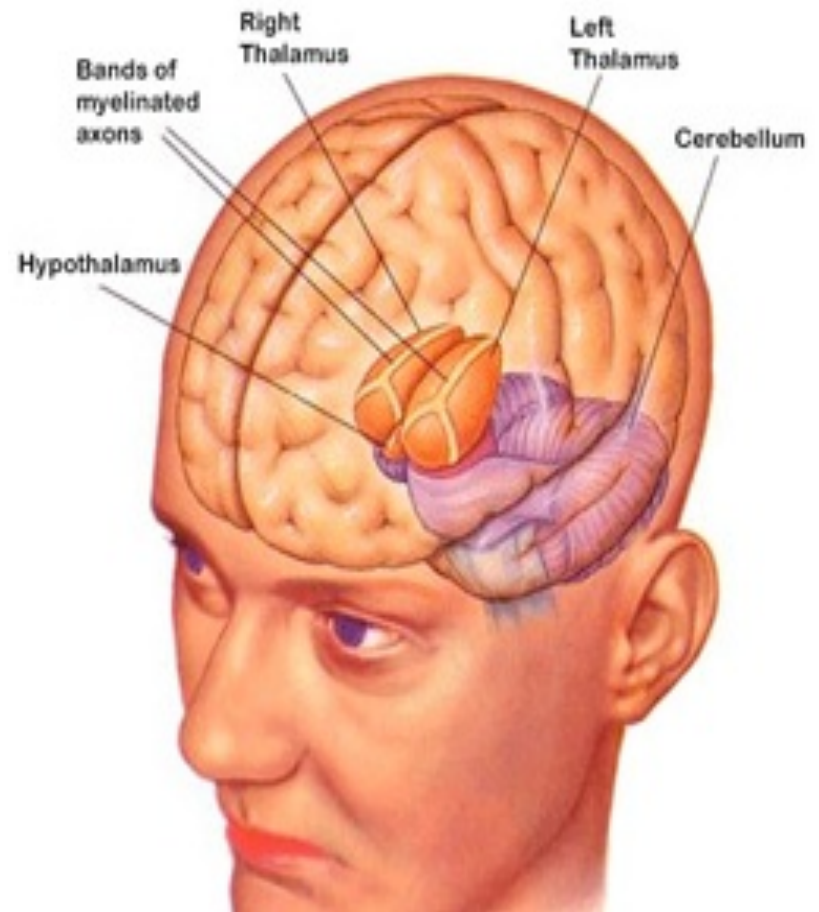


Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος



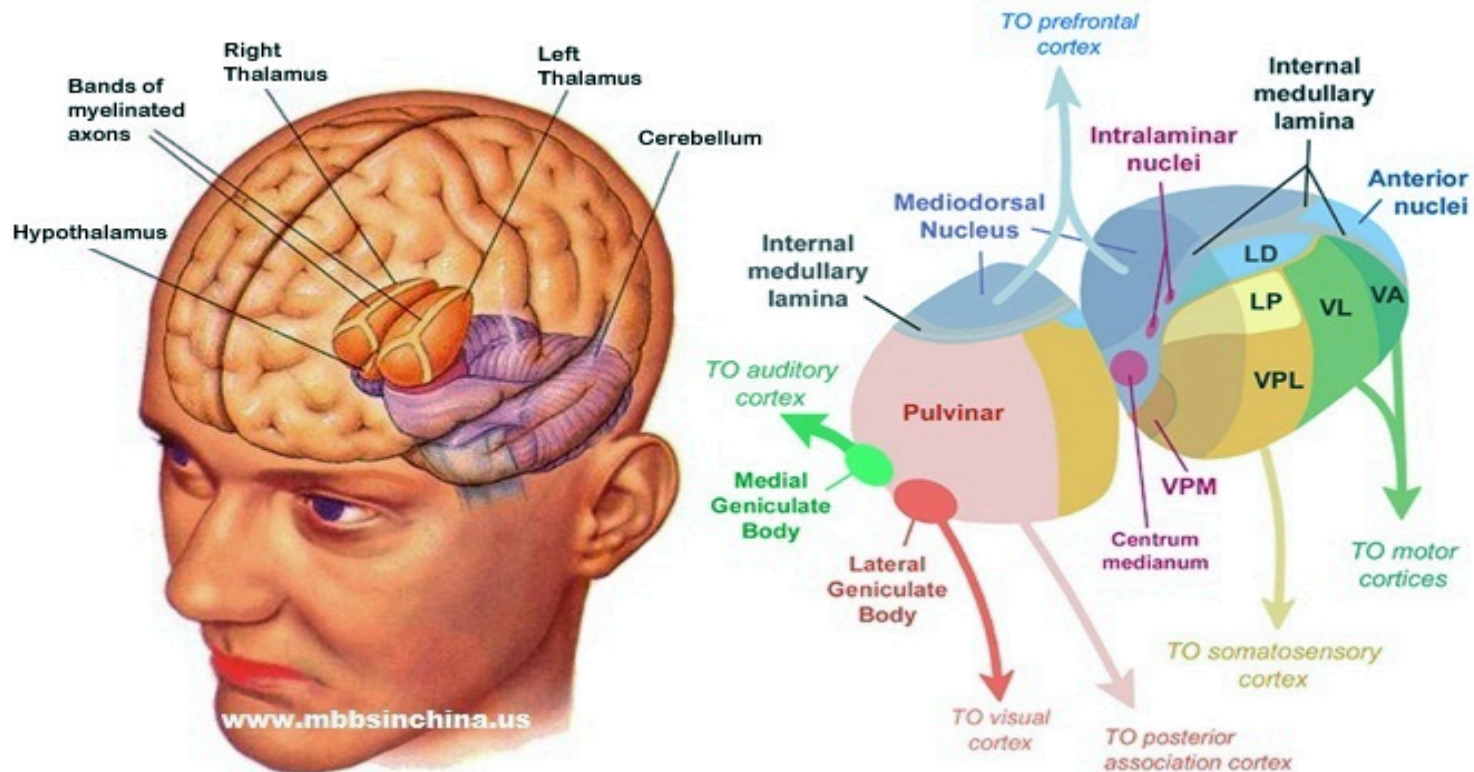
Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος

- Ο Θάλαμος σχετίζεται με τη ρύθμιση της συνειδησιακής κατάστασης και της εγρήγορσης
- Ρυθμίζει τα στάδια του ύπνου



Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος

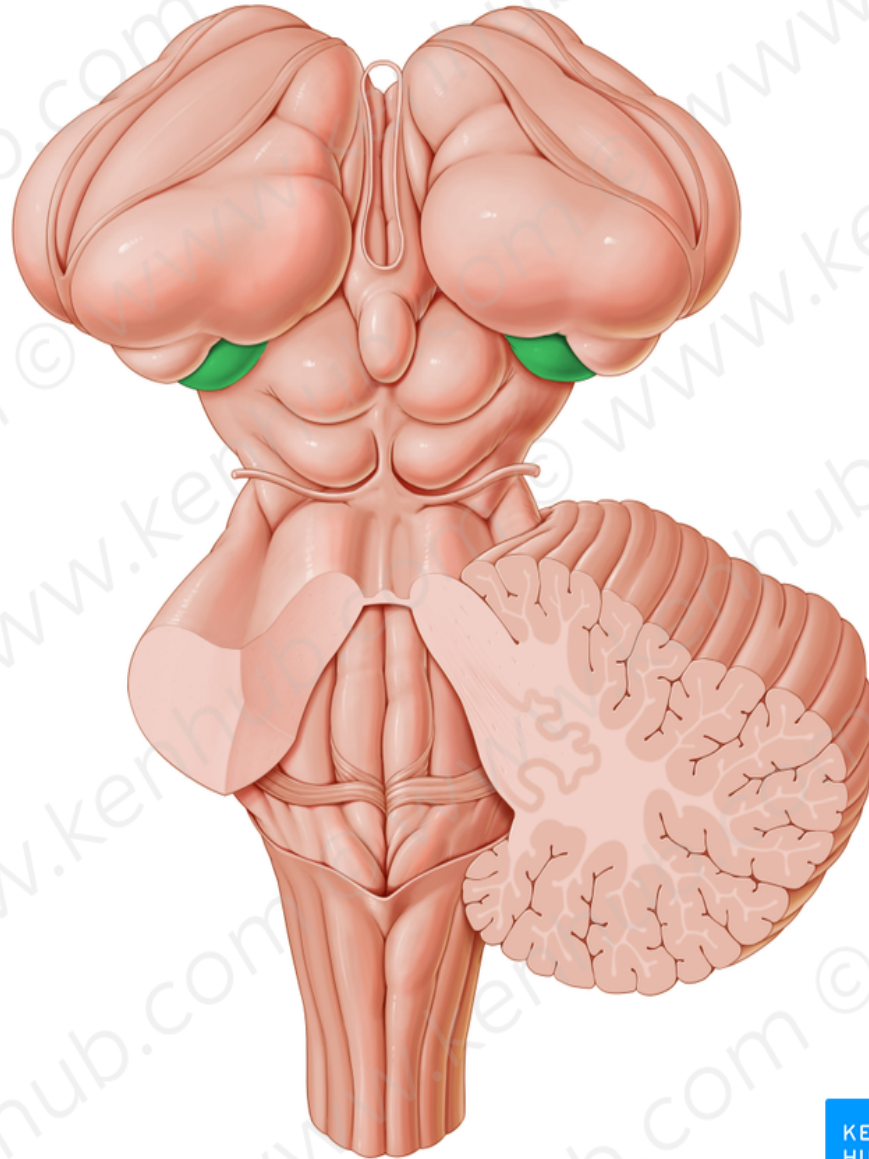
- Ο Θάλαμος έχει νευρικές καλωδιώσεις που προβάλλονται σχεδόν προς κάθε τμήμα του εγκεφαλικού φλοιού
- Είναι λοιπόν ένα είδος “hub of information”, ο μεσάζων διαφόρων υποφλοιικών περιοχών με τον εγκεφαλικό φλοιό.
- Πρακτικά κάθε αισθητηριακό σύστημα (πλην του οσφρητικού) συνδέεται με τον Θάλαμο, ο οποίος λαμβάνει τα σήματά τους και τα προωθεί στην αντίστοιχη περιοχή του εγκεφαλικού φλοιού



Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος-Έσω Γονατώδες Σώμα

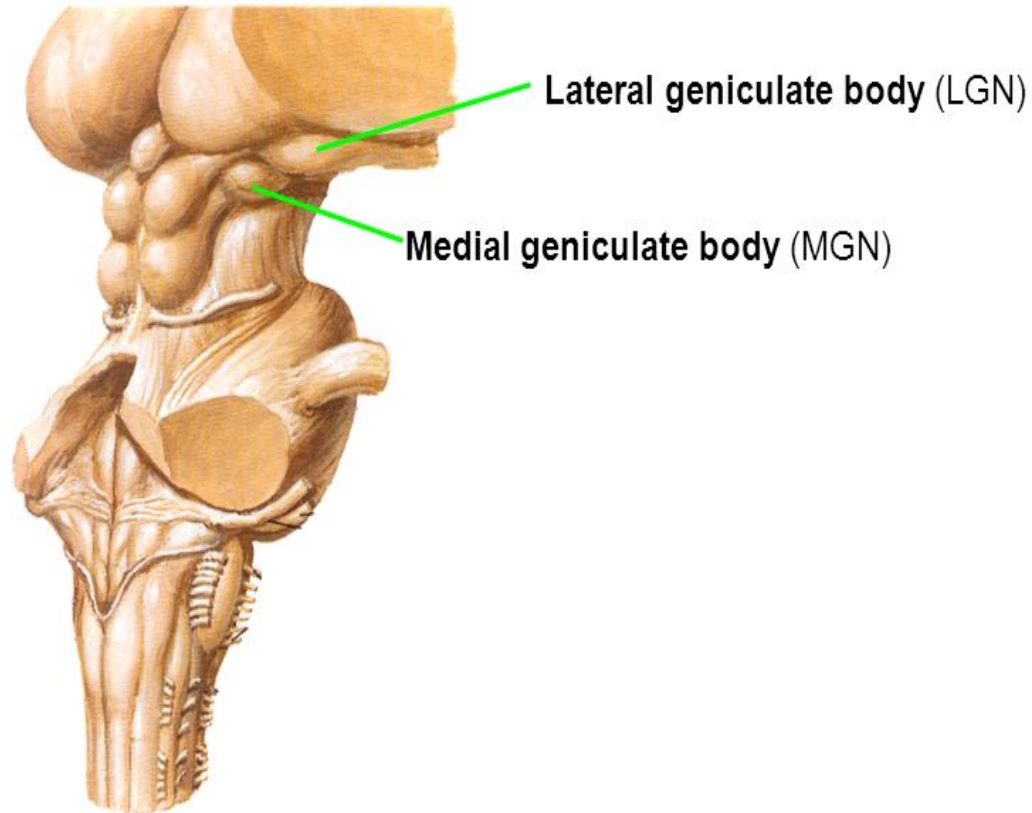
- Παράδειγμα: Στην περιοχή του Θαλάμου που ονομάζεται **Σώμα Έσω Γονατίου** ή **Έσω Γονατώδες Σώμα** (medial geniculate body) ο Θάλαμος λαμβάνει τα **σήματα ακουστικής πληροφορίας** που του στέλνει το **κάτω διδύμιο** (inferior colliculus) του Τετράδυμου Πετάλου (tectum) και τα προωθεί στην περιοχή του εγκεφαλικού φλοιού που είναι επιφορτισμένη με την ανάλυση και επεξεργασία των ακουστικών σημάτων (ακουστικός φλοιός-auditory cortex) αλλά και στην Αμυγδαλή.
- Οι νευρώνες στο κατώτερο μέρος του έσω γονατώδους σώματος παρουσιάζουν αυστηρή συχνотική εξειδίκευση και έτσι η εν λόγω περιοχή διατηρεί ξεκάθαρη τονοτοπική οργάνωση. Ως εκ τούτου το έσω γονατώδες σώμα συμμετέχει στη συχνотική ανάλυση των ακουστικών σημάτων.
- Το έσω γονατώδες σώμα λαμβάνει εκτός από ανιόντα σήματα (από το κάτω διδύμιο) και κατιόντα σήματα (από το auditory cortex).
- Το γεγονός ότι το έσω γονατώδες σώμα συνδέεται με την Αμυγδαλή αποτελεί ένδειξη ότι έχει κομβικό ρόλο στην έγερση συναισθημάτων από ήχους και επομένως από τη Μουσική.

Έσω γονατώδες σώμα



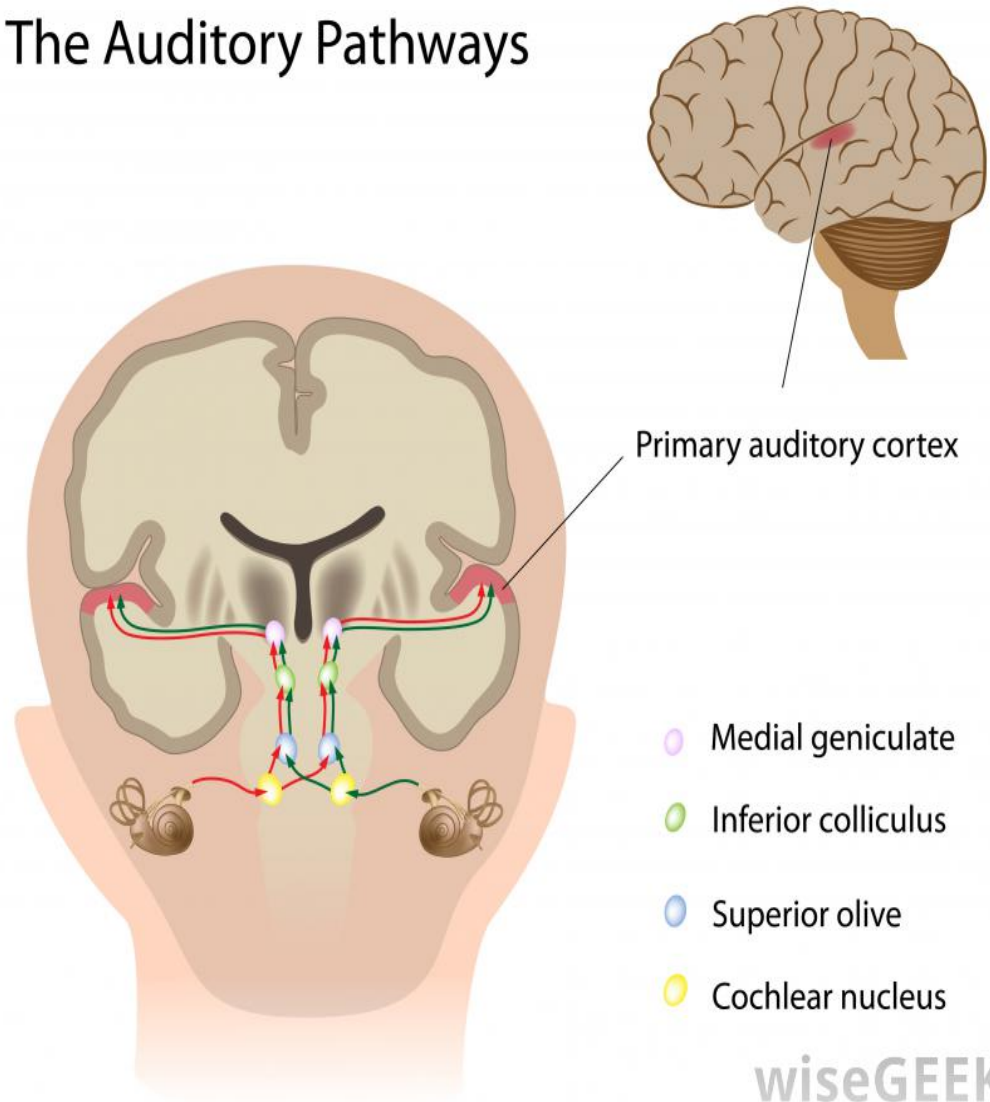
Έσω γονατώδες σώμα

Metathalamus

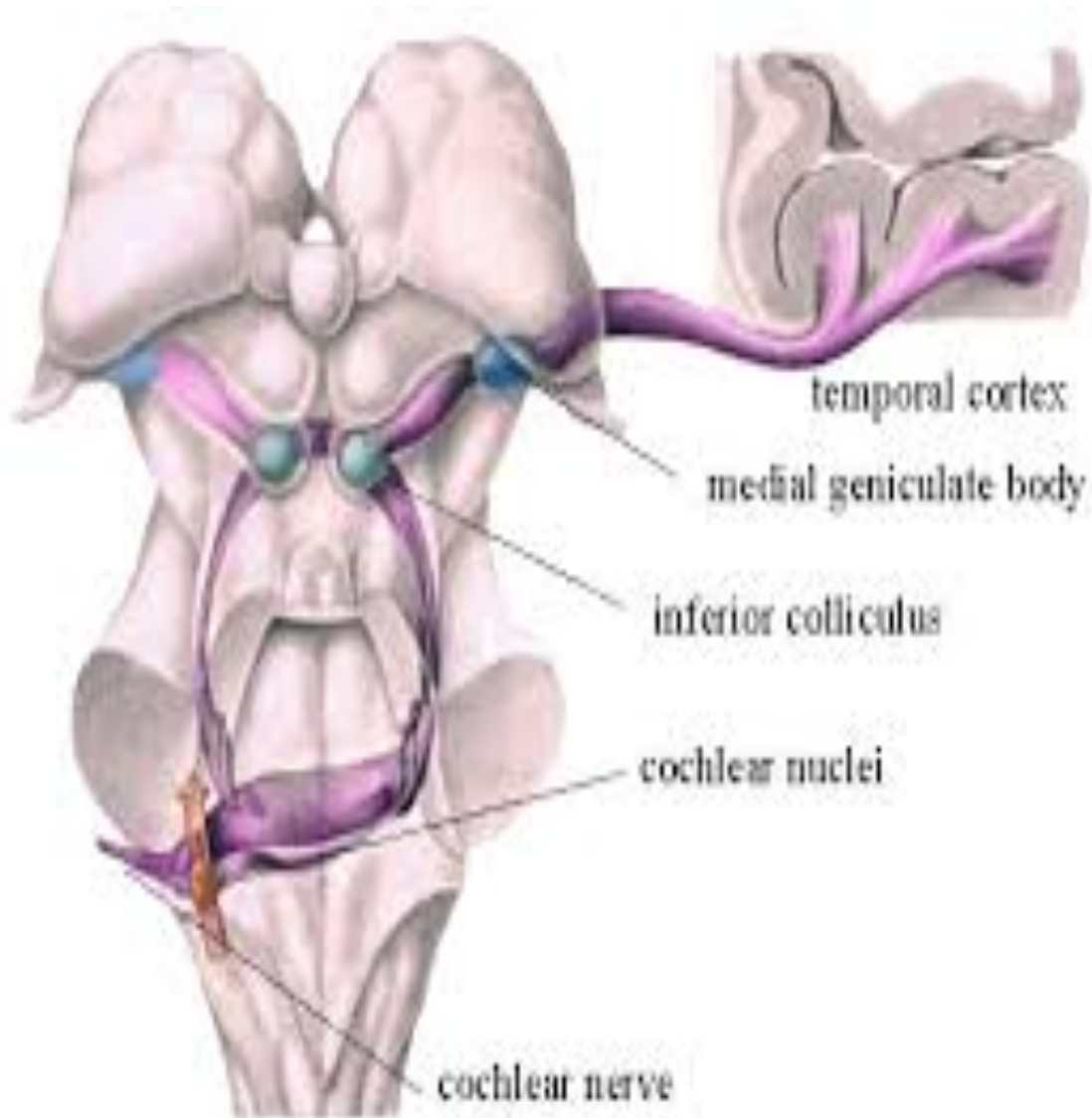


Έσω γονατώδες σώμα-auditory pathway

The Auditory Pathways



Ἐσω γονατώδες σώμα-auditory pathway

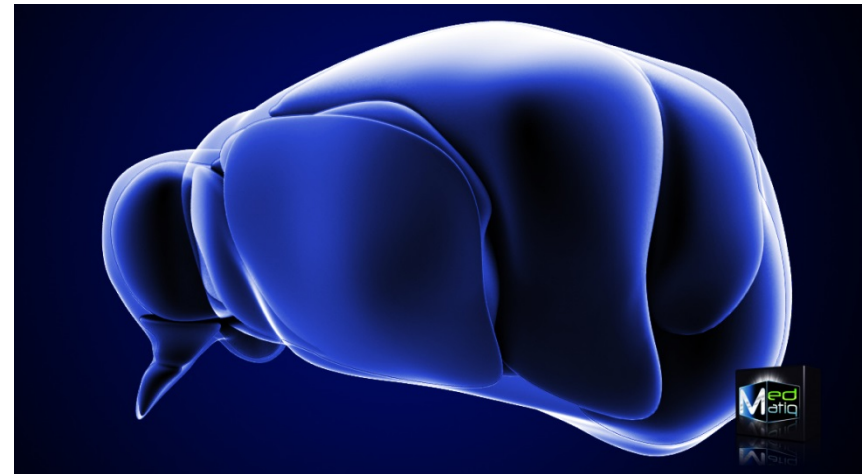


Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος

- Πρόσφατες έρευνες δείχνουν ότι η θάλαμος δεν είναι απλώς ένα hub of information αλλά ένα **‘φίλτρο’** πληροφορίας, καθώς ο τρόπος με τον οποίο προωθεί τα προερχόμενα από τον έσχατο, οπίσθιο και μέσο εγκέφαλο σήματα στον εγκεφαλικό φλοιό είναι **επιλεκτικός**.
- Ένα ακόμα ενδιαφέρον στοιχείο είναι ότι ο Θάλαμος **λειτουργεί αμφίδρομα**. Δεν προωθεί μόνο σήματα από ‘κάτω προς τα πάνω’ αλλά και αντίστροφα. Συνεπώς συμμετέχει στο **feedback** από τον τελικό (ανώτερο) εγκέφαλο προς τα υπόλοιπα μέρη του σώματος

Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος

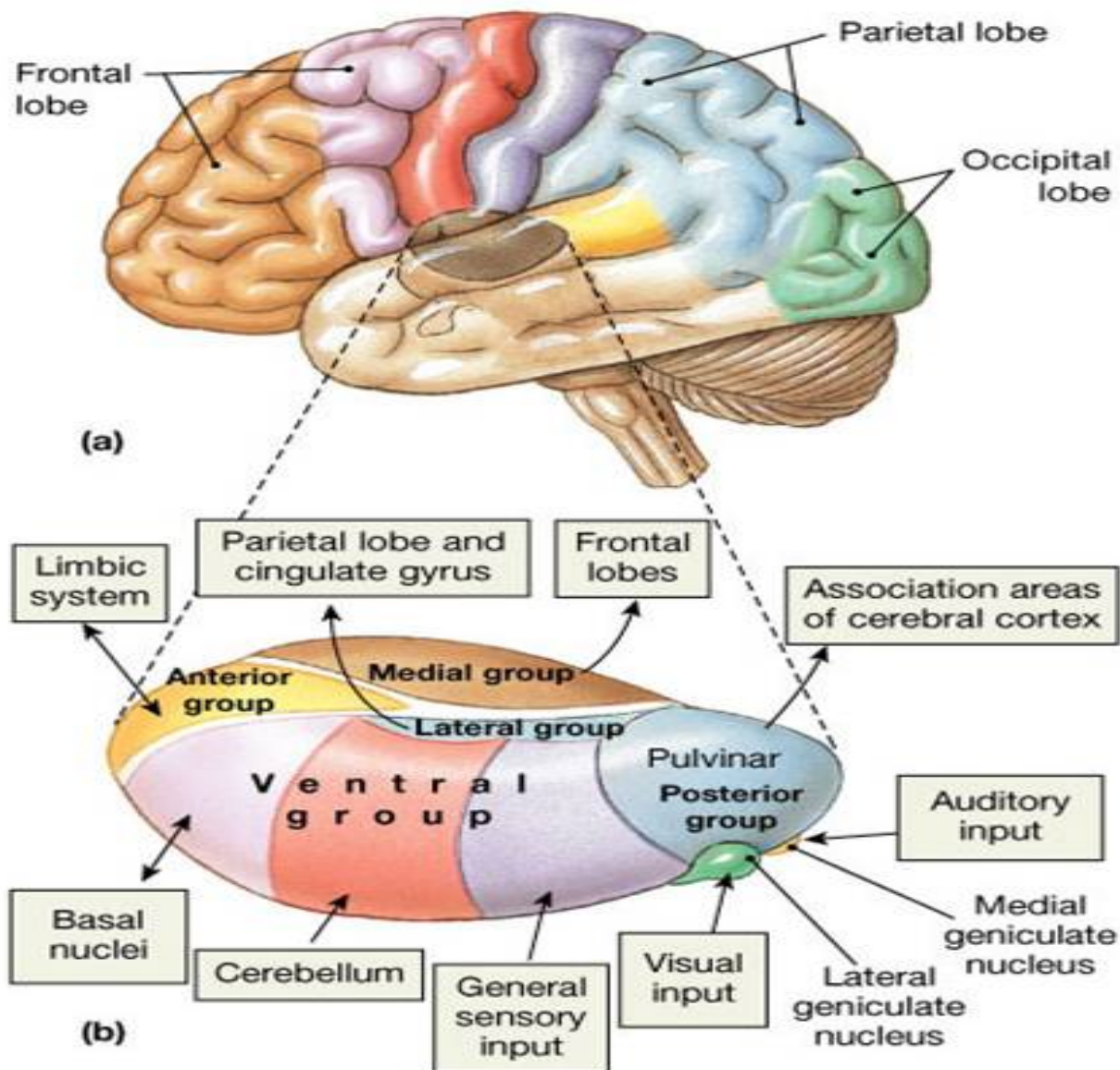
- Κάθε ημισφαίριο έχει από ένα Θάλαμο.
- Ο ένας Θάλαμος ενώνεται με τον άλλο με τη δια-θαλαμική πρόσφυση (inter-thalamic adhesion), η οποία έχει μήκος 1cm και αποτελείται από νευρικά κύτταρα και νευρικές ίνες.
- Το πίσω μέρος του Θαλάμου είναι διογκωμένο και ονομάζεται Προσκέφαλο.
- Κάτω από το Προσκέφαλο βρίσκονται το Έσω και Έξω Γονατώδες σώμα που σχετίζονται με την ακοή και την όραση αντίστοιχα.



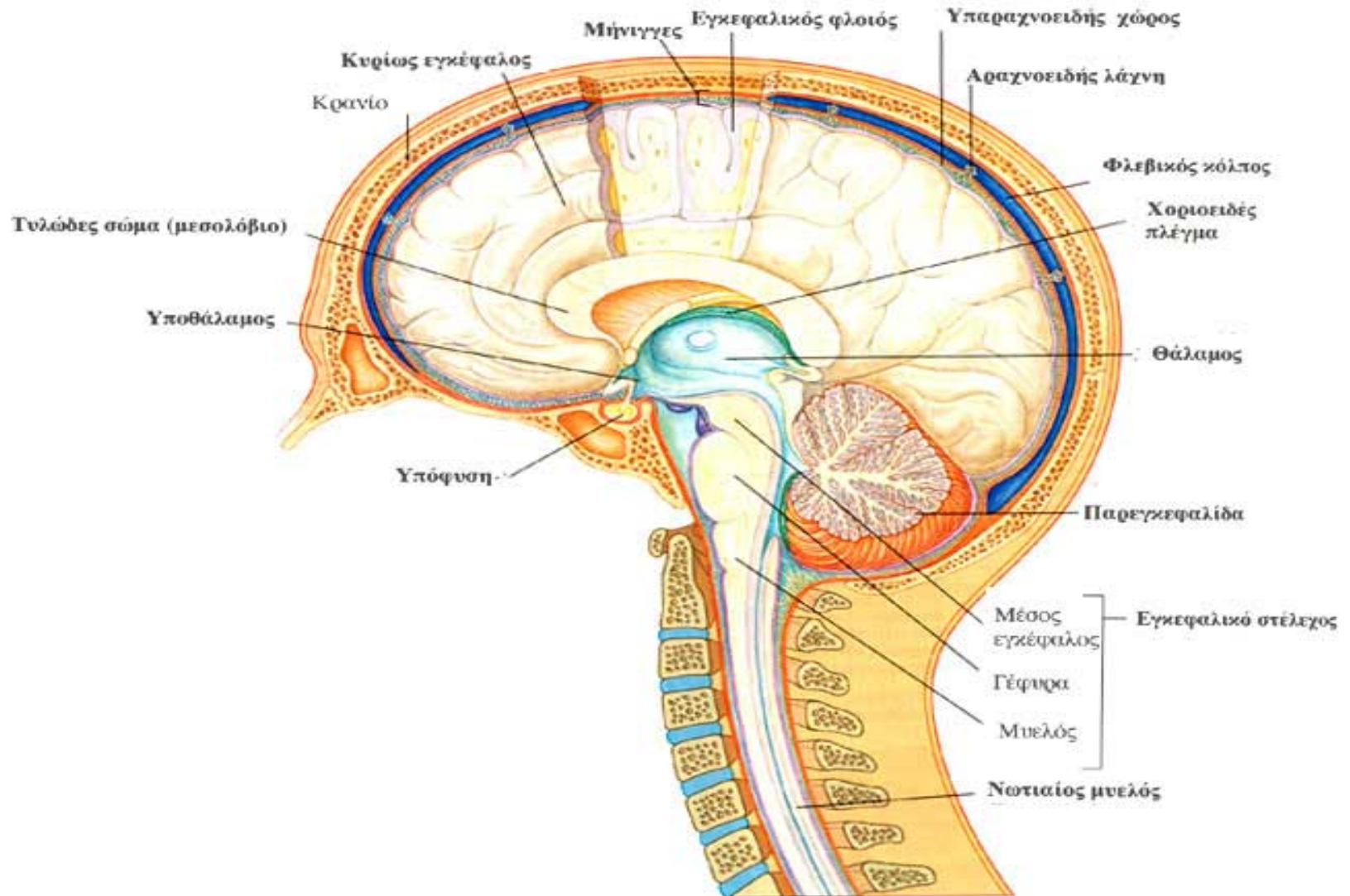
Διάμεσος Εγκέφαλος: Θάλαμος

- Ένας ακόμα σημαντικός ρόλος του Θαλάμου φανερώνεται από το γεγονός ότι είναι ισχυρά καλωδιωμένος με τα εγκεφαλικά (φλοιικά) κέντρα της Κίνησης και της Γλώσσας. Ως εκ τούτου φαίνεται ότι ο Θάλαμος σχετίζεται με την ανάλυση και κατανόηση γλωσσικών και φυσικών (σωματικών) χειρονομιών, ίσως και 'μικτών' χειρονομιών.
- Ο Θάλαμος είναι συνδεδεμένος ισχυρά και με τον Υποθάλαμο.

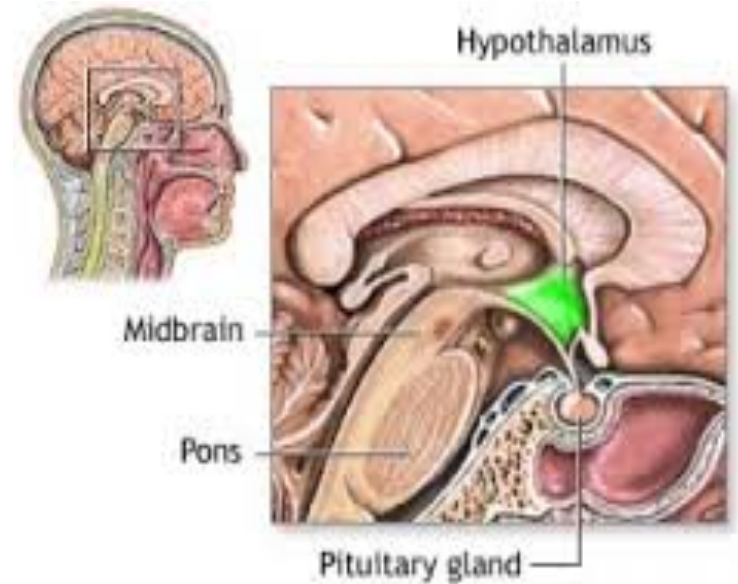
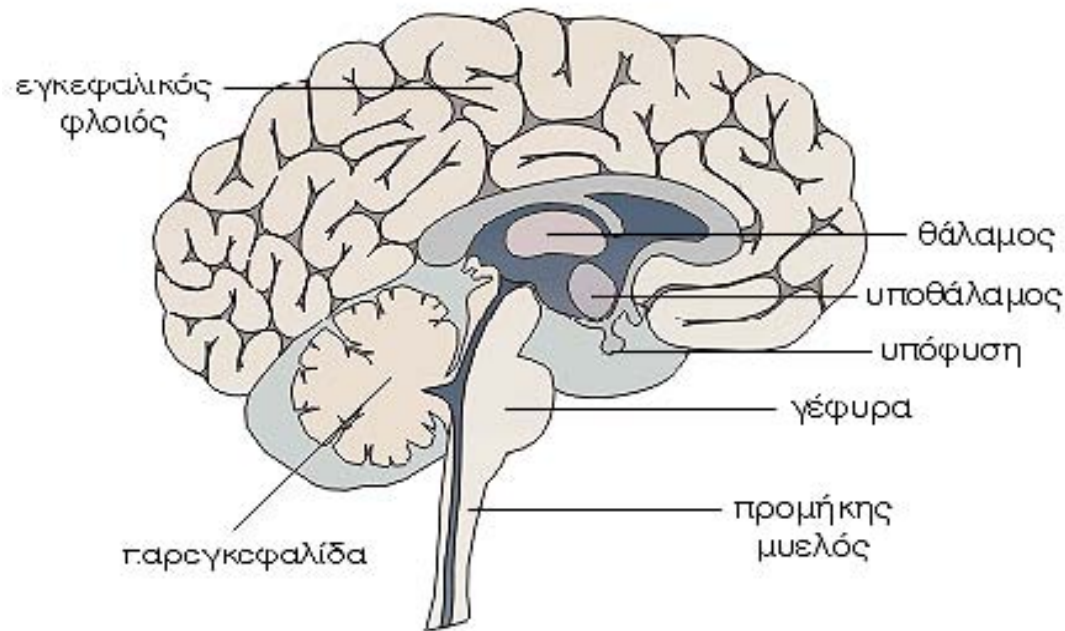
Οργάνωση Θαλάμου



Διάμεσος Εγκέφαλος: Υποθάλαμος

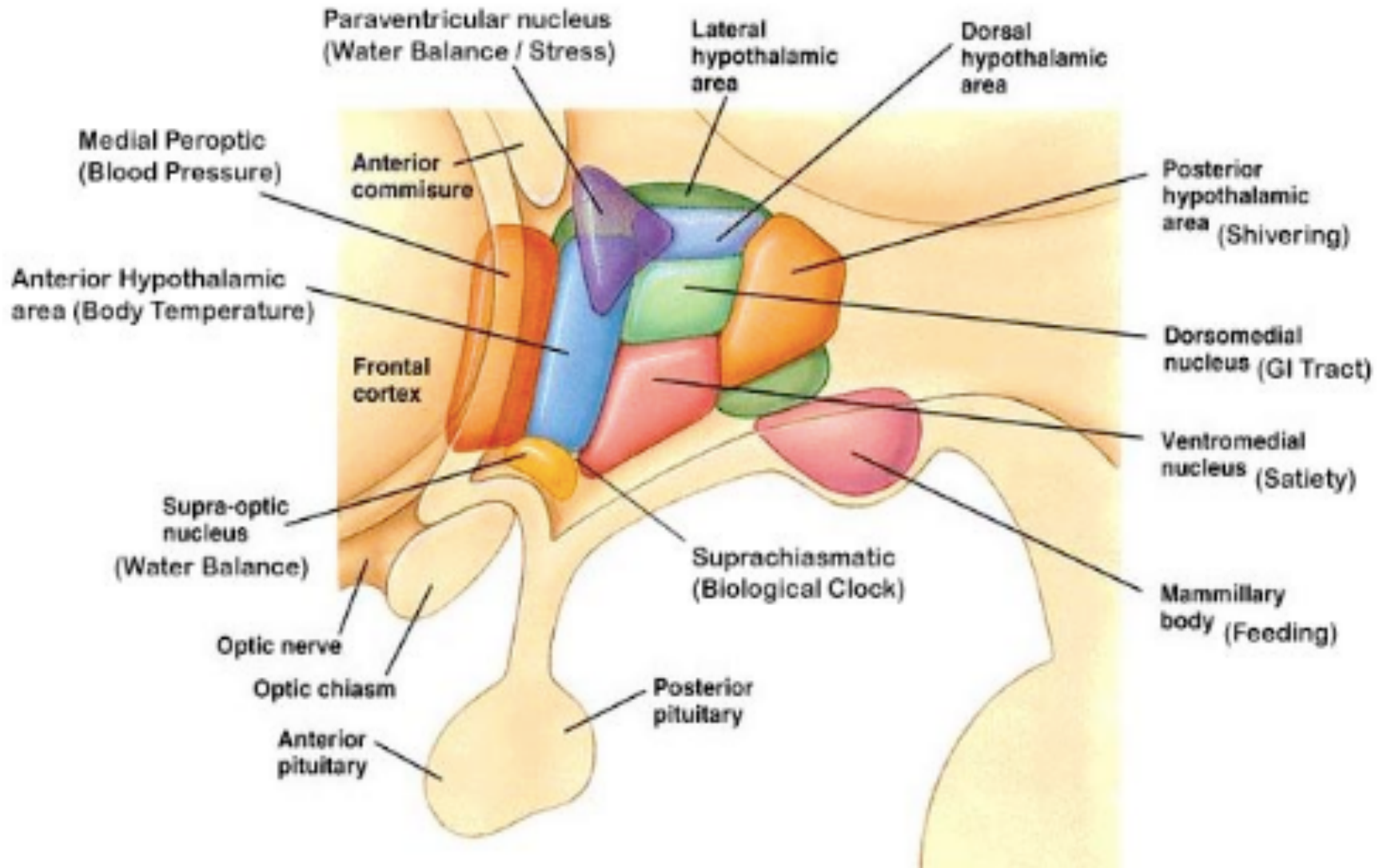


Διάμεσος Εγκέφαλος: Υποθάλαμος



Οργάνωση Υποθαλάμου

► Nuclei of the Hypothalamus

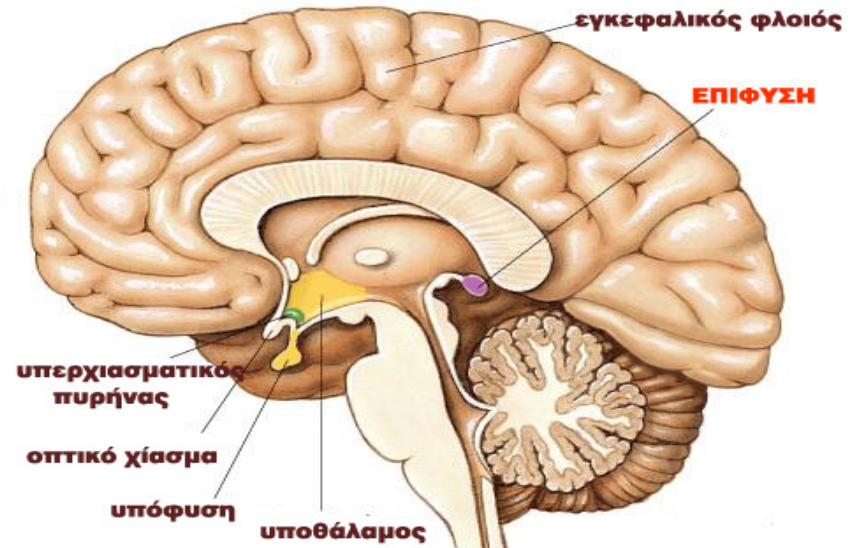


Διάμεσος Εγκέφαλος: Υποθάλαμος

- Έχει αμφίδρομες οδούς επικοινωνίας με όλα τα επίπεδα του Μεταιχμιακού Συστήματος
- Γενικότερα, οι οδοί του Υποθαλάμου είναι αμφίδρομες. Έτσι, ο Υποθάλαμος και τα δικτυωμένα μαζί του τμήματα του Μεταιχμιακού Συστήματος στέλνουν σήματα τόσο στον μέσο εγκέφαλο, στη Γέφυρα και στον Προμήκη Μυελό, όσο και σε διάφορες περιοχές του εγκεφαλικού φλοιού.

Διάμεσος Εγκέφαλος: Υποθάλαμος

- Μέρος του Υποθαλάμου είναι και η Επίφυση (pineal gland ή pineal body ή conarium)
- Ο Descartes πίστευε ότι είναι το σημείο συνάντησης Ψυχής –Σώματος
- Οι σύγχρονες έρευνες δείχνουν ότι στην Επίφυση παράγονται ορμόνες με διάφορες δράσεις (π.χ. ωκυτοκίνη)
- Οι έκκριση ορμονών από την Επίφυση ελέγχεται από ουσίες που εκκρίνει ο Υποθάλαμος. Έχουμε έτσι ένα είδος 'χημικού modulation'.
- Η Επίφυση μετατρέπει τα σήματα του νευρικού συστήματος σε ενδοκρινή (χημικά) σήματα. Άρα είναι ένας electro-to-chemical converter (ή compiler)



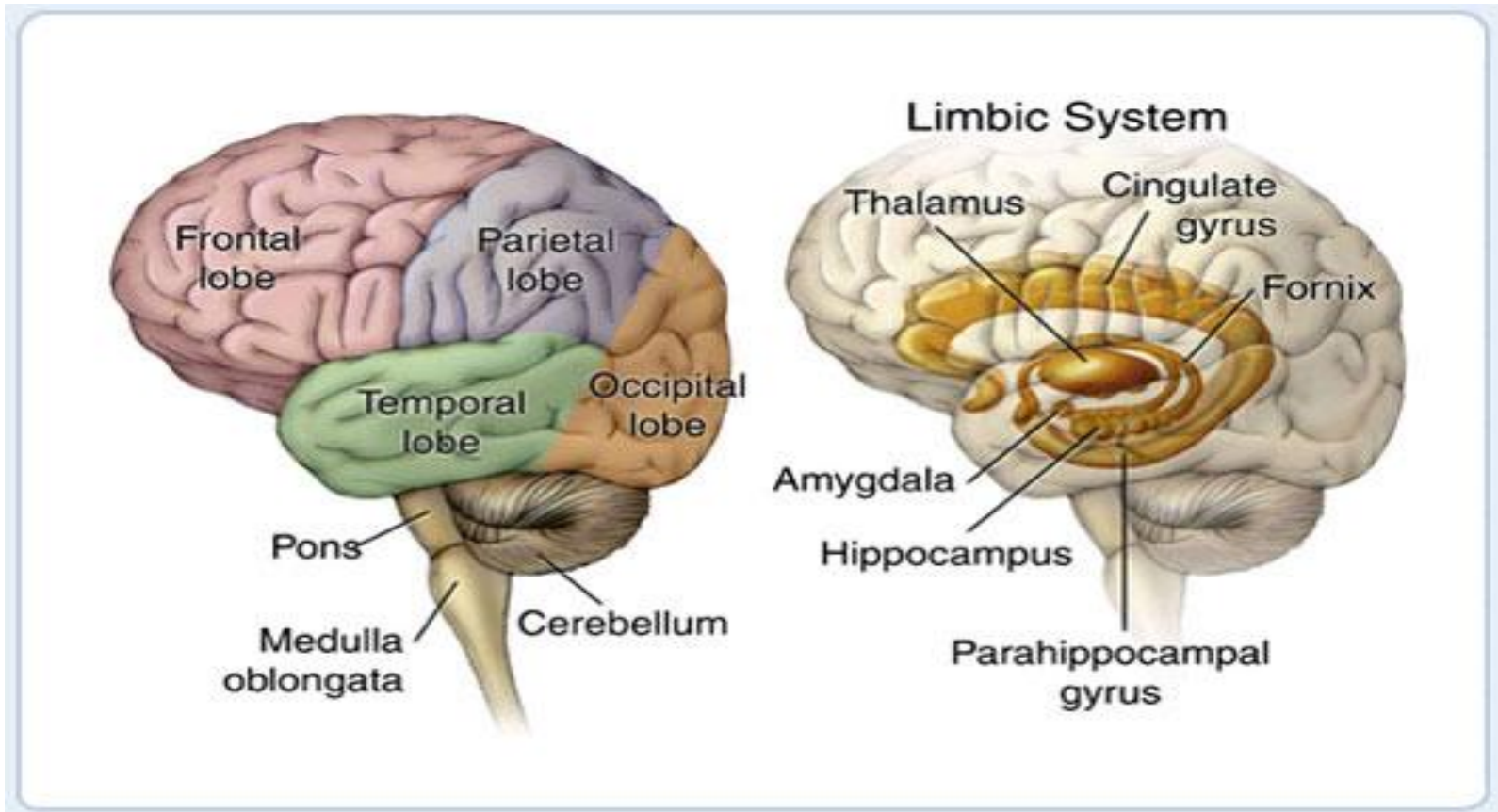
Διάμεσος Εγκέφαλος: Υποθάλαμος

- Από τον Υποθάλαμο προέρχονται οι περισσότερες ενδοκρινικές και φυτικές (αυτόματες) λειτουργίες του σώματος όπως:
 - Η ρύθμιση του καρδιαγγειακού
 - Η ρύθμιση της σωματικής θερμοκρασίας
 - Η ρύθμιση της ποσότητας νερού στο σώμα μέσω της δημιουργίας της αίσθησης της δίψας
 - Ρύθμιση συναισθηματικής συμπεριφοράς (ο Υποθάλαμος έχει παρατηρηθεί ότι σχετίζεται με το γενικό επίπεδο εγρήγορσης, τη σεξουαλική επιθυμία, την ψυχική κατάσταση της γαλήνης κλπ)

Διάμεσος Εγκέφαλος: Μετ αιχμιακό Σύστημα (limbic system)

- Είναι ένα σύνολο δομών ευρισκόμενο μεταξύ φλοιού και υποθαλάμου. Ανήκει δηλαδή στον Διεγκέφαλο, στον Τελικό και στον Μέσο εγκέφαλο.
- Ονομάζεται και Παλαιο-θηλαστικός φλοιός (Paleo-mammalian cortex), γεγονός που φωτογραφίζει τη βαθμιαία ανάπτυξη του εγκεφάλου αλλά και τη προ-νοηματική και κατά βάση συναισθηματική νοημοσύνη των πρώτων ανθρωποειδών.
- Μέρη του είναι:
 - Ο Υποθάλαμος
 - Ο Ιππόκαμπος (x 2)
 - Η Αμυγδαλή (x 2)
 - Τα Μαστία (mammillary bodies)
 - Η Ψαλίδα ή Γέφυρα (Fornix)
 - Οι Πρόσθιοι Θαλαμικοί πυρήνες
 - Η Έλικα του Προσαγωγίου (Υπερμεσολόβιος έλικα-cingulate gyrus)

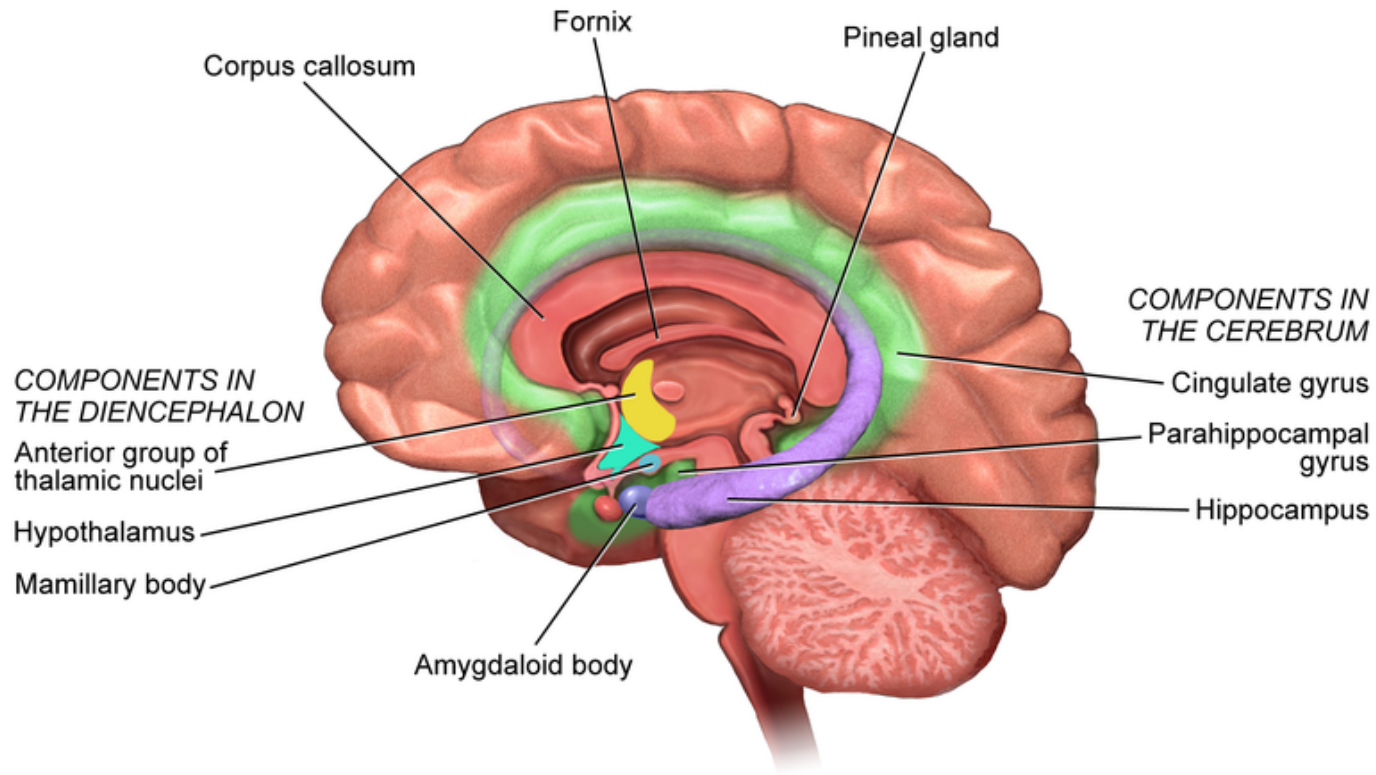
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)



Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταίχμιακό Σύστημα

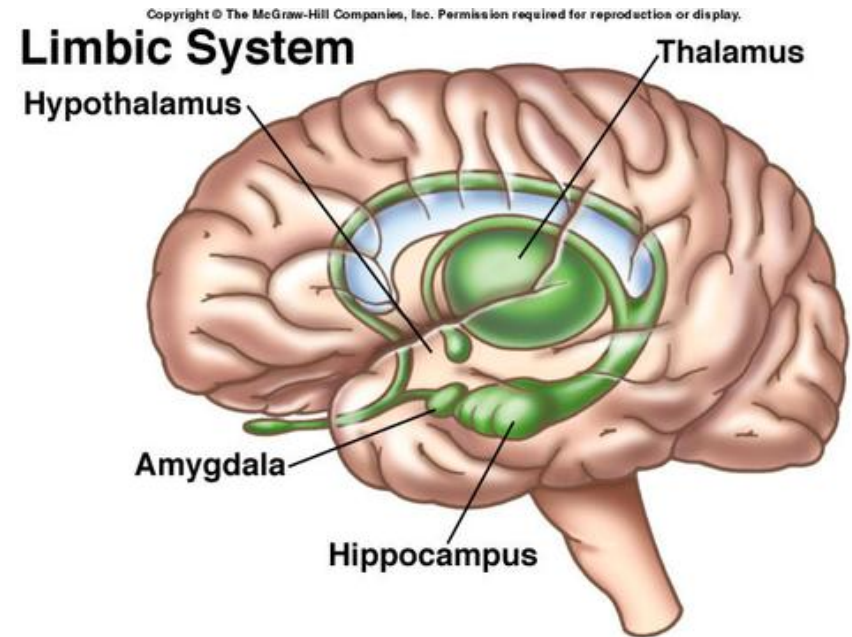
(Εκτείνεται σε διαφορετικά τμήματα του εγκεφάλου)

The Limbic System



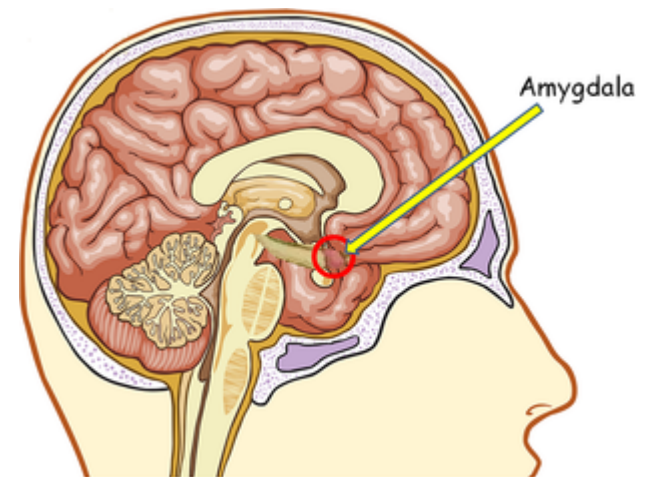
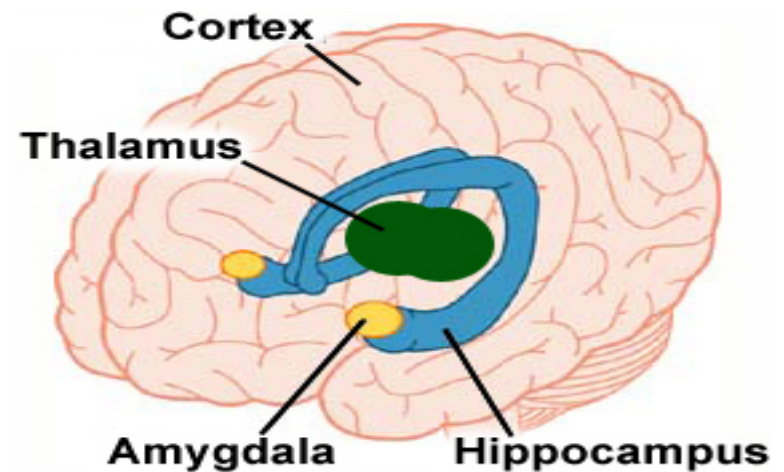
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)

- Σχετίζεται με τον έλεγχο των συναισθημάτων και της συμπεριφοράς
- Θεωρείται το κέντρο της απόλαυσης καθώς σχετίζεται με το αίσθημα της ανταμοιβής και της σεξουαλικής διέγερσης
- Συνδέει την ενστικτώδη με την εκλεπτυσμένη συμπεριφορά
- Σχετίζεται με τη μνήμη (spatial memory, episodic-autobiographical memory ήτοι ανάκληση προσωπικών δεδομένων) και τη μάθηση



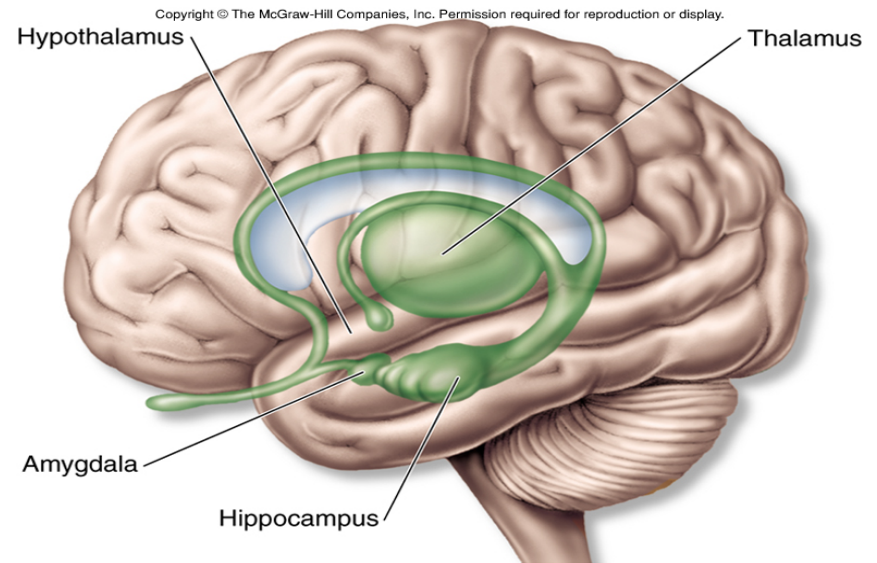
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)

- Η Αμυγδαλή συνδέεται με Θάλαμο, Υποθάλαμο, Ιππόκαμπο
- Σχετίζεται:
 - Με την επεξεργασία μνήμης και με το σχηματισμό της long-term memory
 - Με τον έλεγχο της συμπεριφοράς και τη λήψη αποφάσεων. Είναι μέρος του πρωτόγονου εγκεφάλου οπότε συμμετέχει στην ανάκληση ενστικτωδών αποφάσεων
 - Σχετίζεται με τις συναισθηματικές αντιδράσεις και τον φόβο (negative feedback)



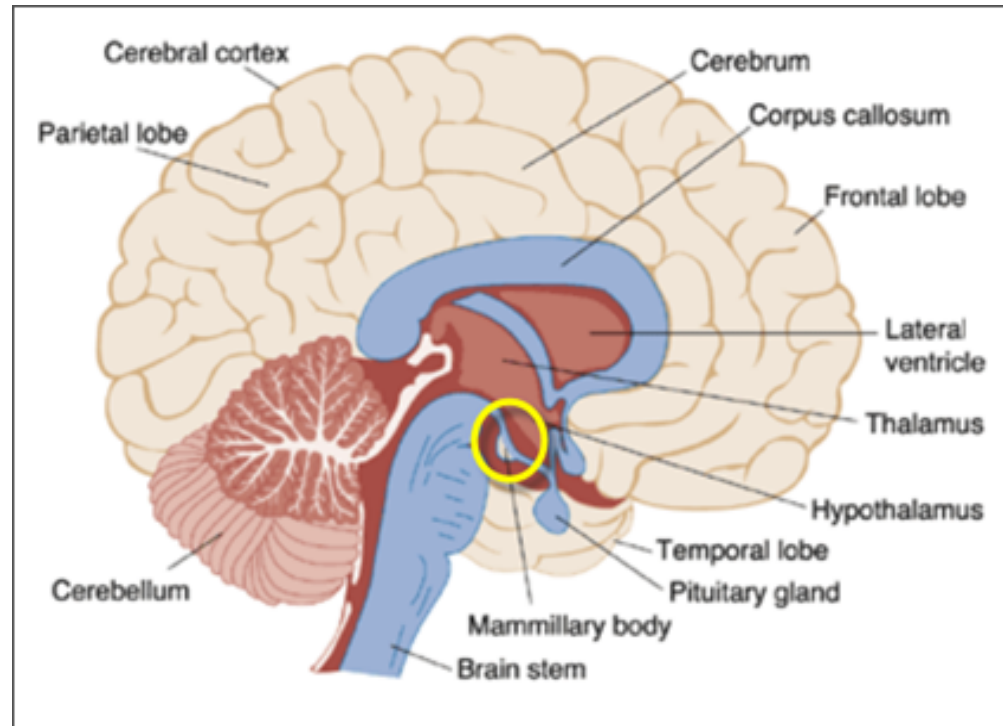
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)

- Ο Ιππόκαμπος σχετίζεται με τη μεταφορά πληροφορίας από τη βραχυπρόθεσμη στη μακροπρόθεσμη μνήμη, επομένως με τη μάθηση αλλά και μη την ικανότητα πλοήγησης στο χώρο
- Ο όγκος του Ιππόκαμπου σχετίζεται με τη μνημονική ικανότητα
- Στον Ιππόκαμπο έχουν εντοπιστεί τα grandmother cells



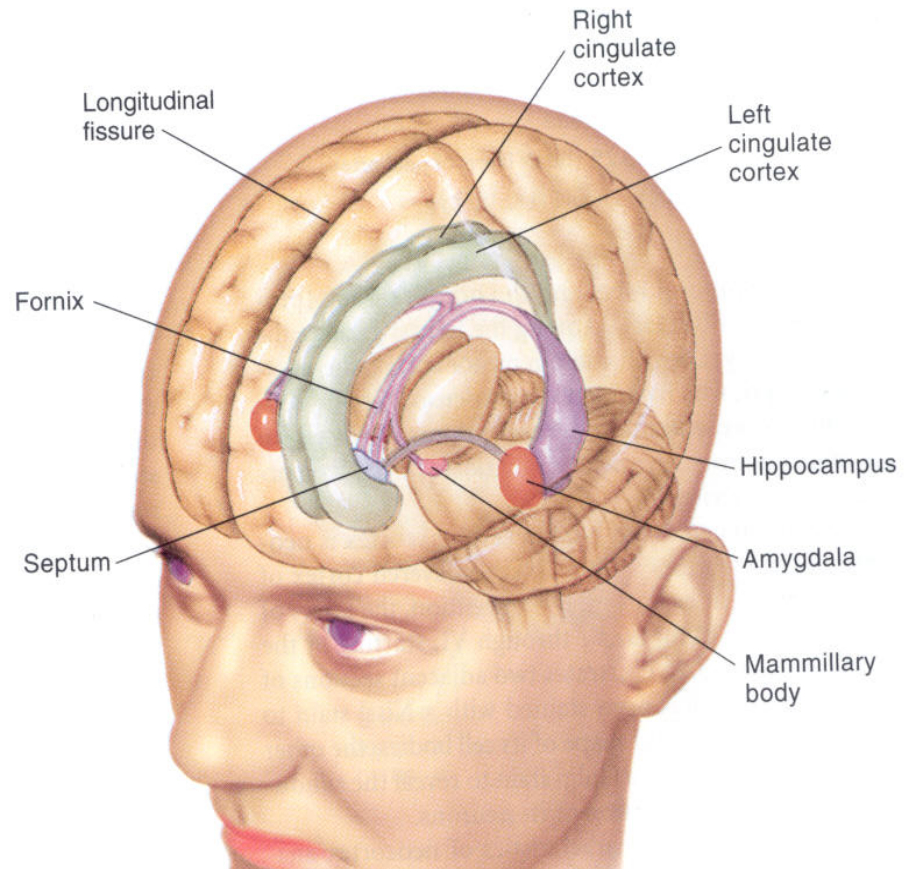
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)

- Τα Μαστία (mammillary bodies) χρησιμεύουν στην προώθηση σημάτων από την Αμυγδαλή και τον Ιππόκαμπο στον Θάλαμο
- Συμμετέχουν στην ανάκληση της μνήμης και στην χωρική μνήμη (spatial memory)



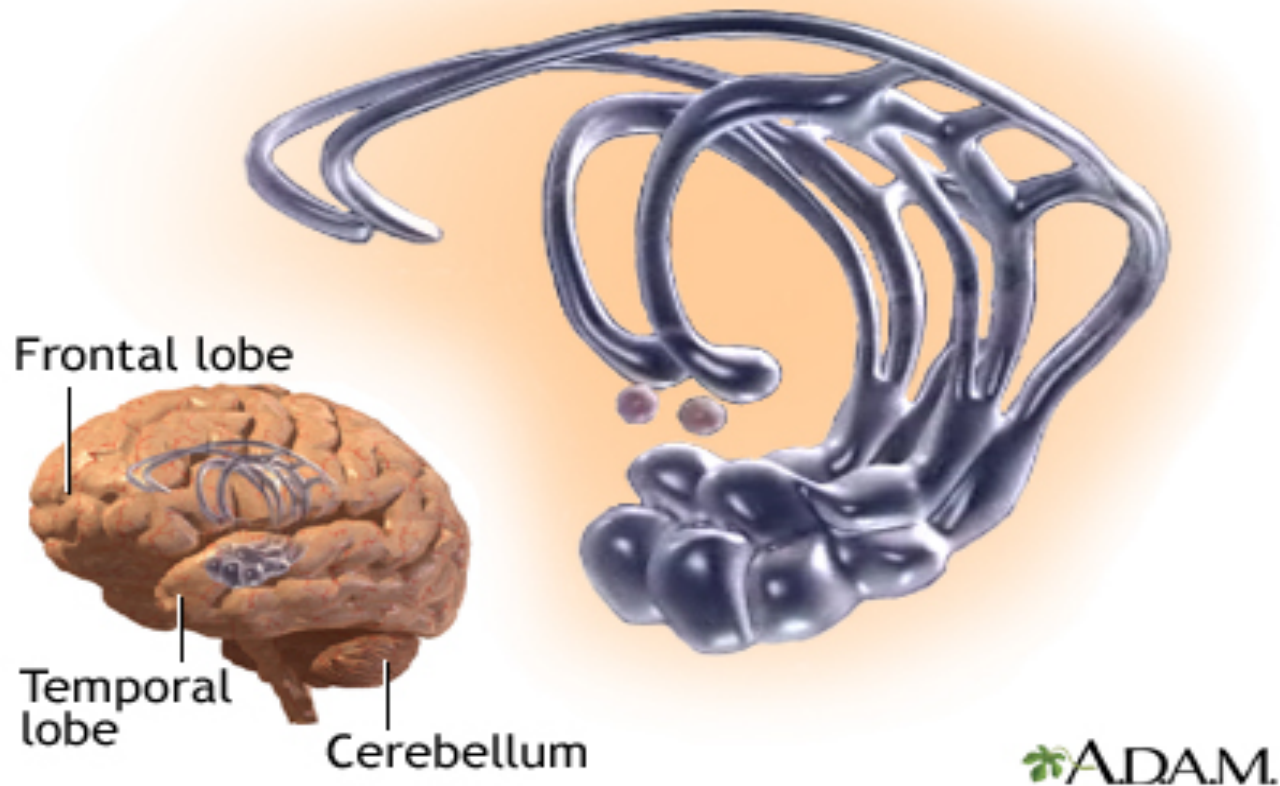
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)

- Η Γέφυρα (fornix) είναι δομή λευκής ουσίας (δέσμη από νευρικούς άξονες) που μεταφέρει σήματα από τον Ιππόκαμπο στα Μαστία και στα ραχιαία τμήματα του Θαλάμου
- Η λειτουργία της δεν έχει ακόμα αποσαφηνιστεί πλήρως. Πάντως αλλοιώσεις στη Γέφυρα σχετίζονται με την απώλεια μνήμης (με την ανάκληση ή την αναγνώριση μνημονικών επεισοδίων δεν είναι ακόμα σίγουρο)



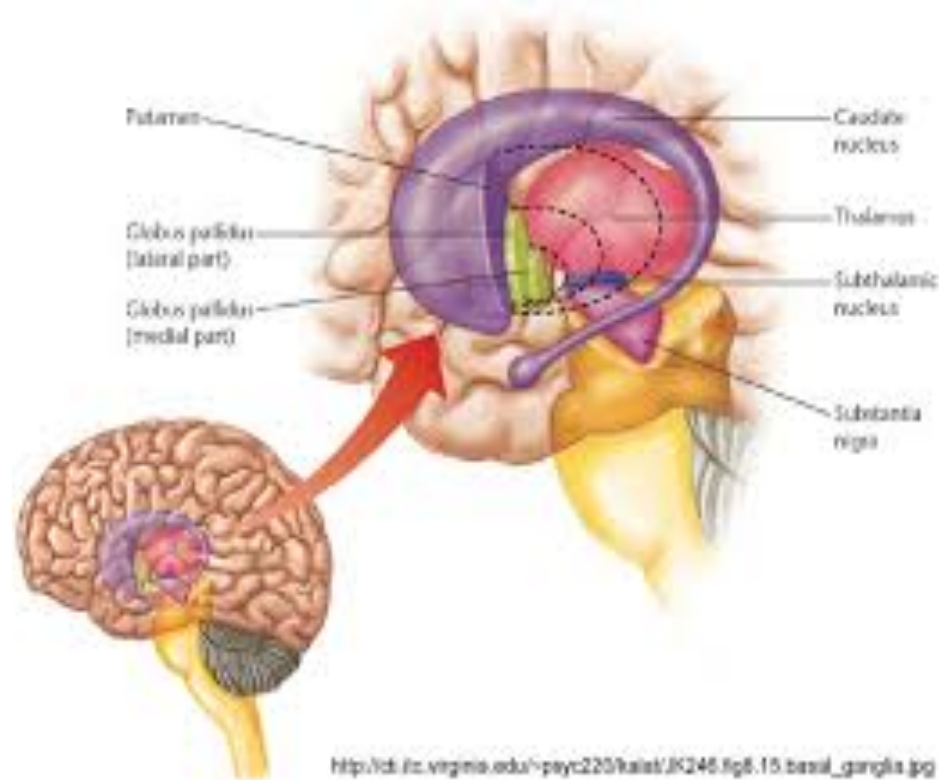
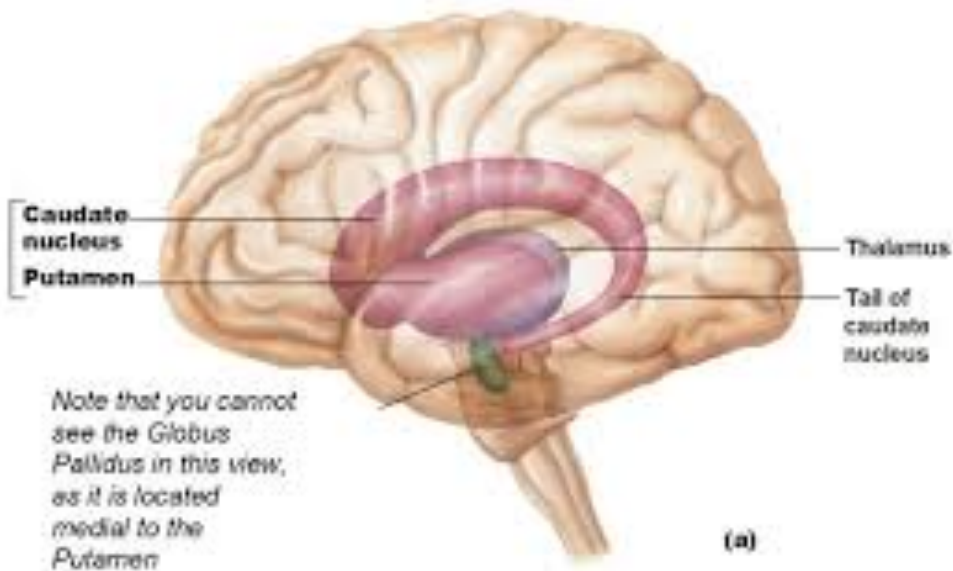
Διάμεσος Εγκέφαλος: Μεταιχμιακό Σύστημα (limbic system)

Hippocampus and fornix (limbic system)



Τα Βασικά Γάγγλια (Basal Ganglia)

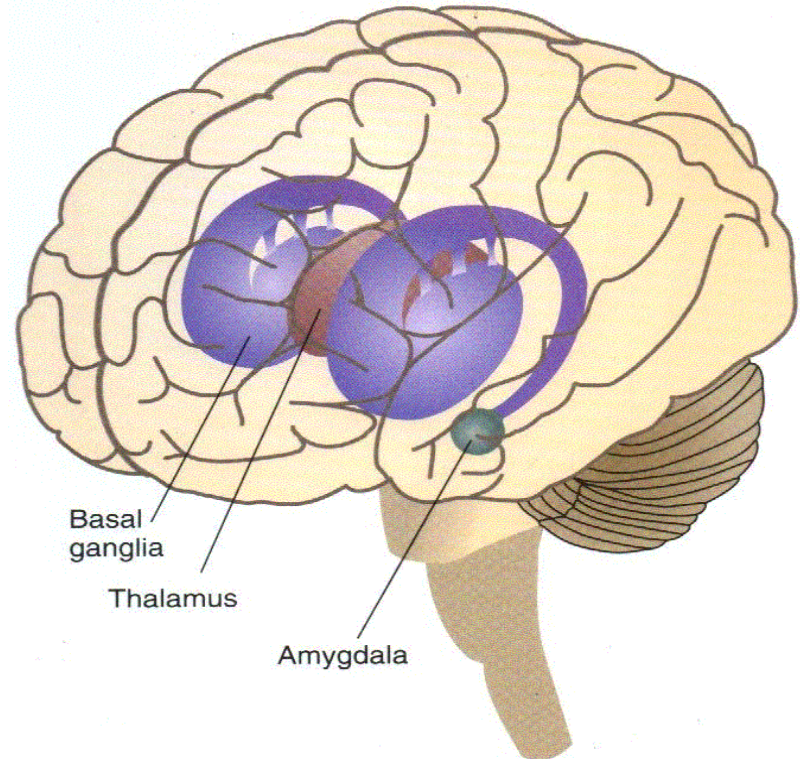
Basal Ganglia



Βασικά Γάγγλια (Basal Ganglia)

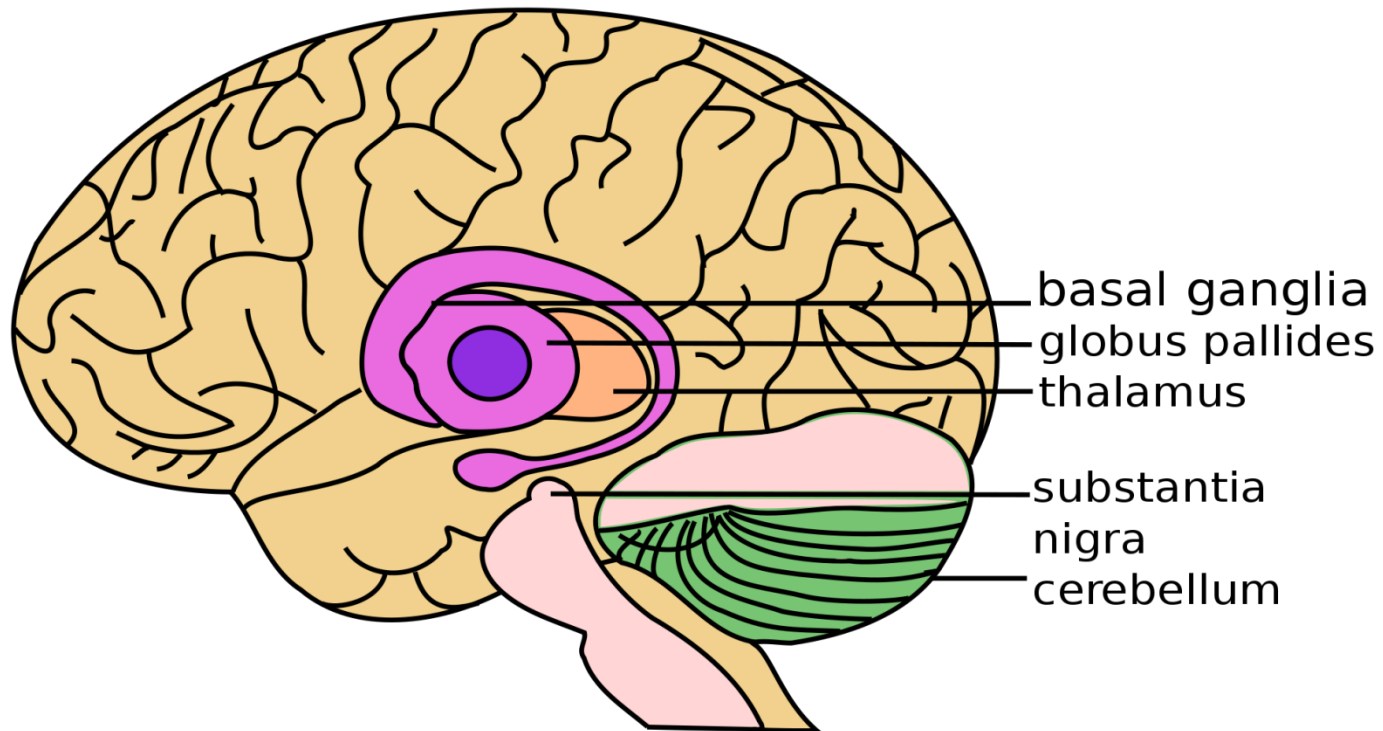
- Βρίσκονται στη βάση του Πρόσθιου Εγκεφάλου
- Συνδέονται με τον Εγκεφαλικό Φλοιό, τον Θάλαμο, το Εγκεφαλικό Στέλεχος
- Σχετίζονται με πλήθος γνωσιακών λειτουργιών όπως:
 - Έλεγχος εθελούσιων κινήσεων και με την πρόκληση κινήτρων (positive feedback)
 - Μάθηση δια της επανάληψης (procedural learning)
 - Συμπεριφορές ρουτίνας (ασύνειδες συνήθειες όπως τρίξιμο δοντιών, φάγωμα νυχιών κλπ)
 - Έλεγχος κίνησης ματιών (δια της σύνδεσης των Βασικών Γαγγλίων με τον Άνω Διδύμιο του τετράδymου Πετάλου

The Location of the Basal Ganglia in the Human Brain



Βασικά Γάγγλια και σχετιζόμενες με αυτά περιοχές

Basal Ganglia and Related Structures of the Brain



Τελικός Εγκέφαλος



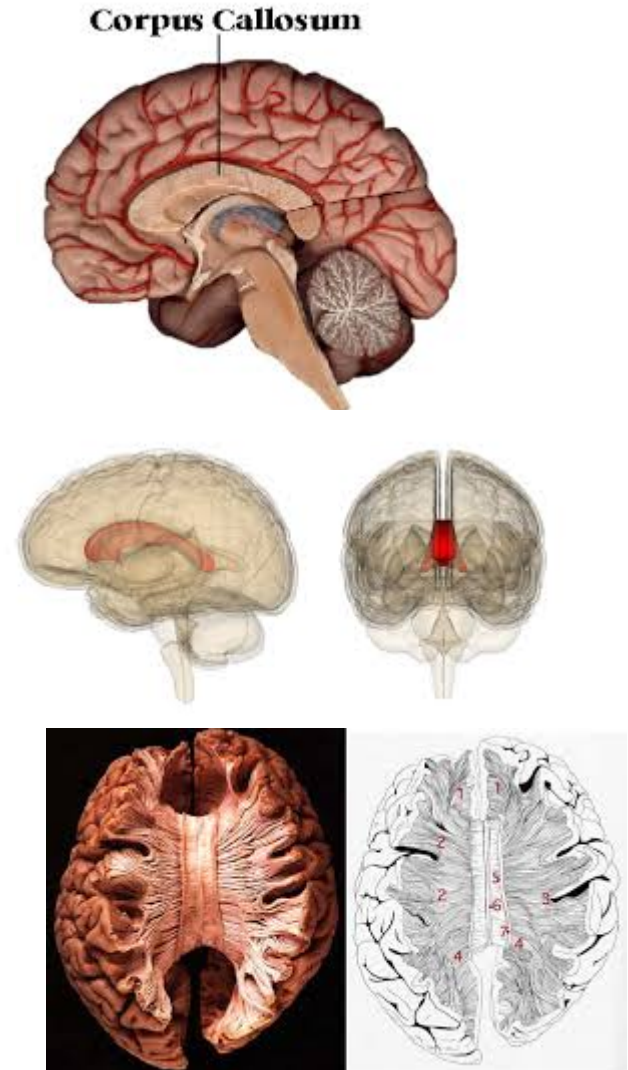
Τα δύο Ημισφαίρια

- Τα δύο ημισφαίρια χωρίζονται από τη Διαμήκη Σχισμή (longitudinal fissure) και συνδέονται με το Μεσολόβιο (corpus callosum), μια πυκνή διάταξη νευρο-αξόνων που επιτρέπει την ανταλλαγή πληροφοριών μεταξύ των ημισφαιρίων



Τα δύο Ημισφαίρια

- Τα δυο ημισφαίρια φιλοξενούν διαφορετικές δεξιότητες και αντιληπτικές ικανότητες
- Στον φλοιό τους φιλοξενούνται οι ανώτερες και πιο σύνθετες των δεξιοτήτων-ικανοτήτων



Τα δύο Ημισφαίρια

- Ως προς τις αισθήσεις και την κίνηση το κάθε ημισφαίριο ελέγχει τη 'χιαστί' αντίθετη πλευρά του σώματος
- Αν κοπεί το μεσολόβιο τα δύο ημισφαίρια μπορούν να λειτουργήσουν ανεξάρτητα και μάλιστα το ένα να αναπληρώσει μερικώς τις λειτουργίες του άλλου (Ενδιαφέρον στοιχείο neuro-plasticity)

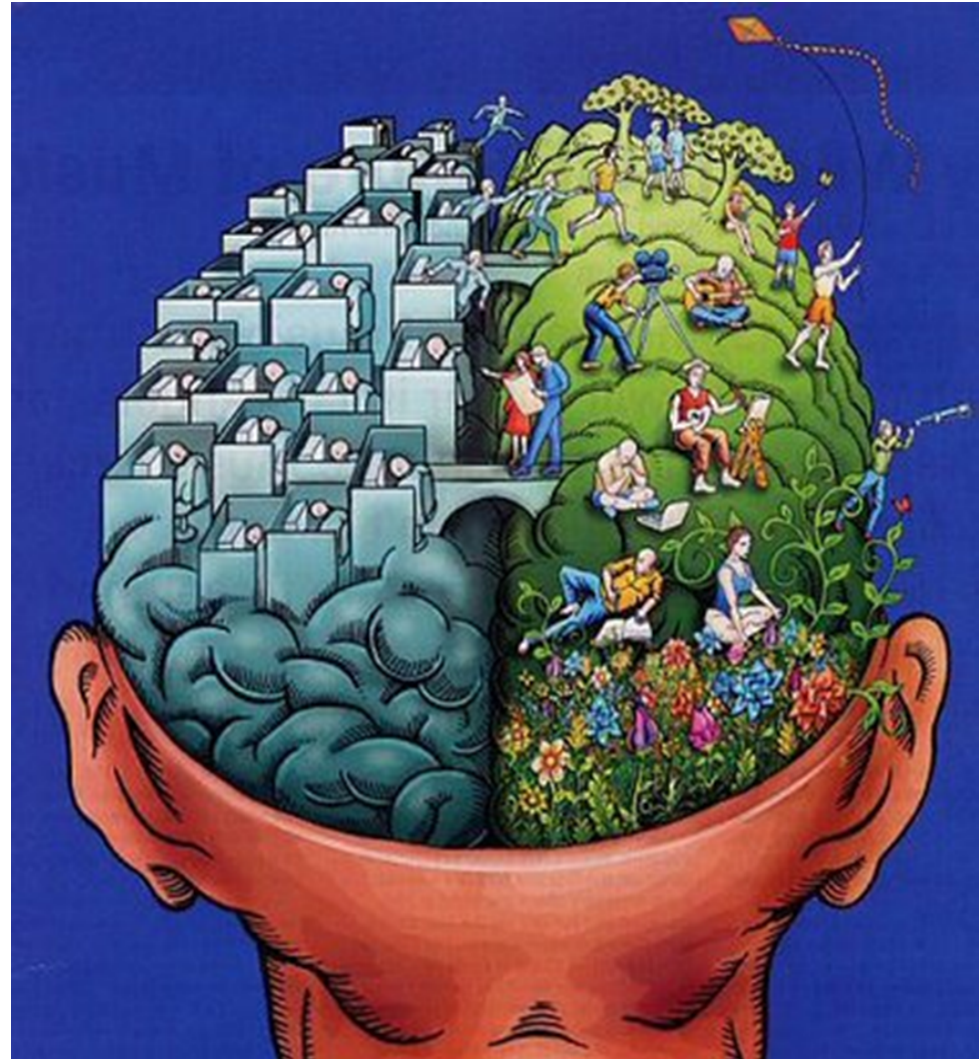


Πλαγίωση



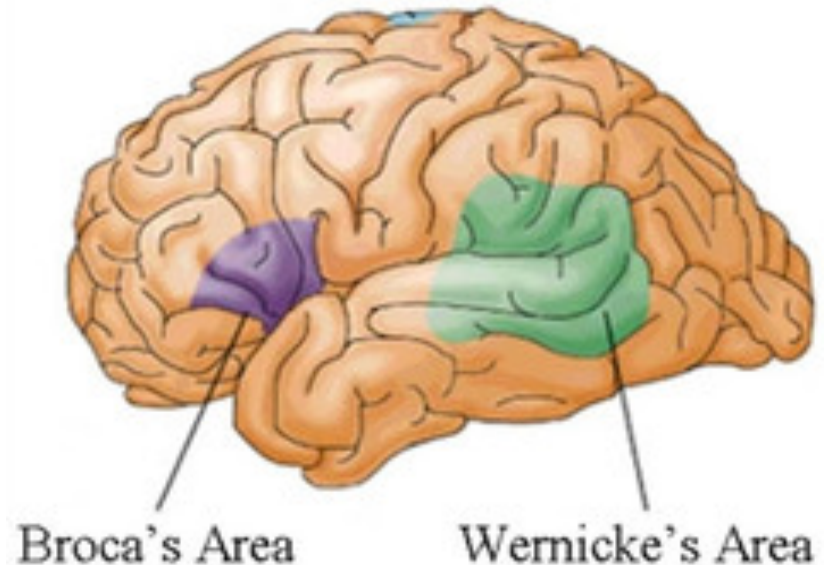
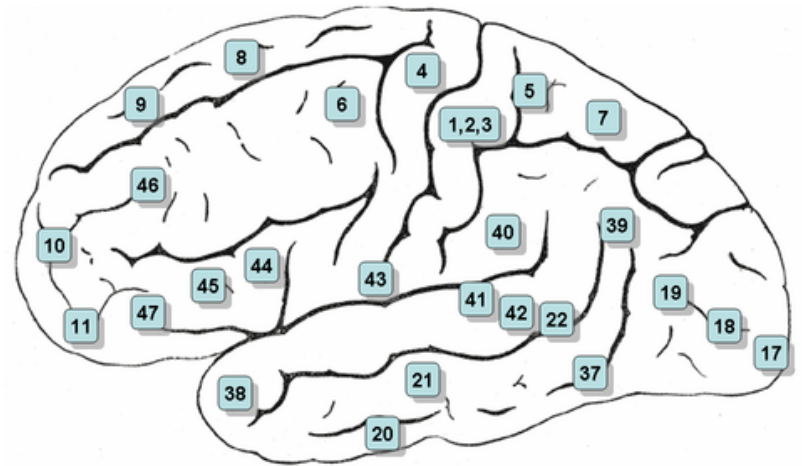
Πλαγίωση

- Αναφέρεται στο διαχωρισμό των νοητικών λειτουργιών στα δύο ημισφαίρια
- Στο κάθε ημισφαίριο τείνουν να είναι κυρίαρχες συγκεκριμένες γνωσιακές λειτουργίες



Πλαγίωση

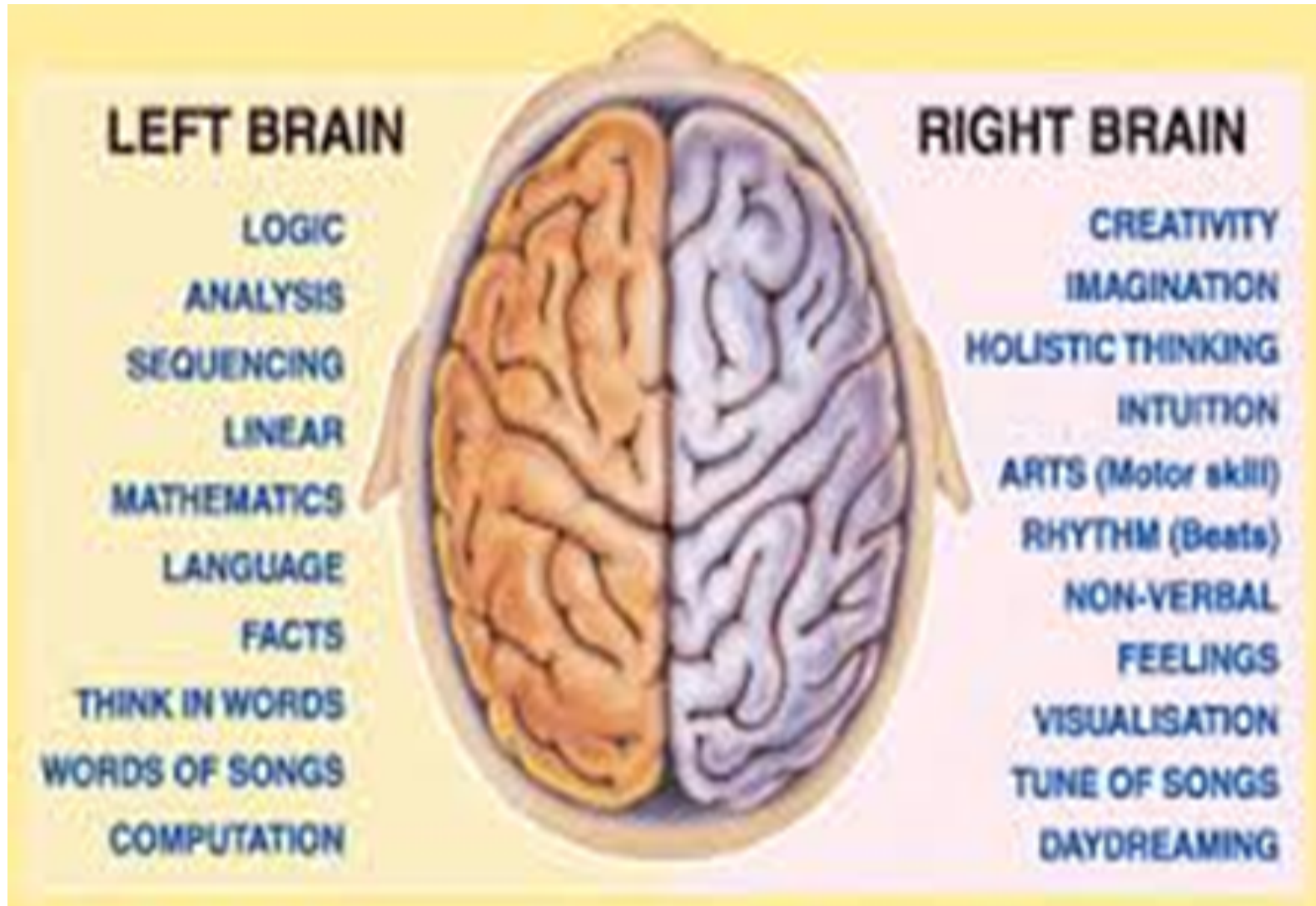
- Παράδειγμα διαχωρισμού των λειτουργιών σε ημισφαίρια είναι η Γλώσσα
- Βασικές περιοχές επεξεργασίας είναι οι περιοχές Broca (BA 44,45) και Wernicke (BA 22)
- Αυτές βρίσκονται στο αριστερό ημισφαίριο στο 95% των δεξιόχειρων και στο 70% των αριστερόχειρων
- Πάντως στο αντιδιαμετρικό σημείο της Wernicke έχουμε την κατανόηση αμφίσημων λέξεων (π.χ. Bank=τράπεζα ή όχθη;)



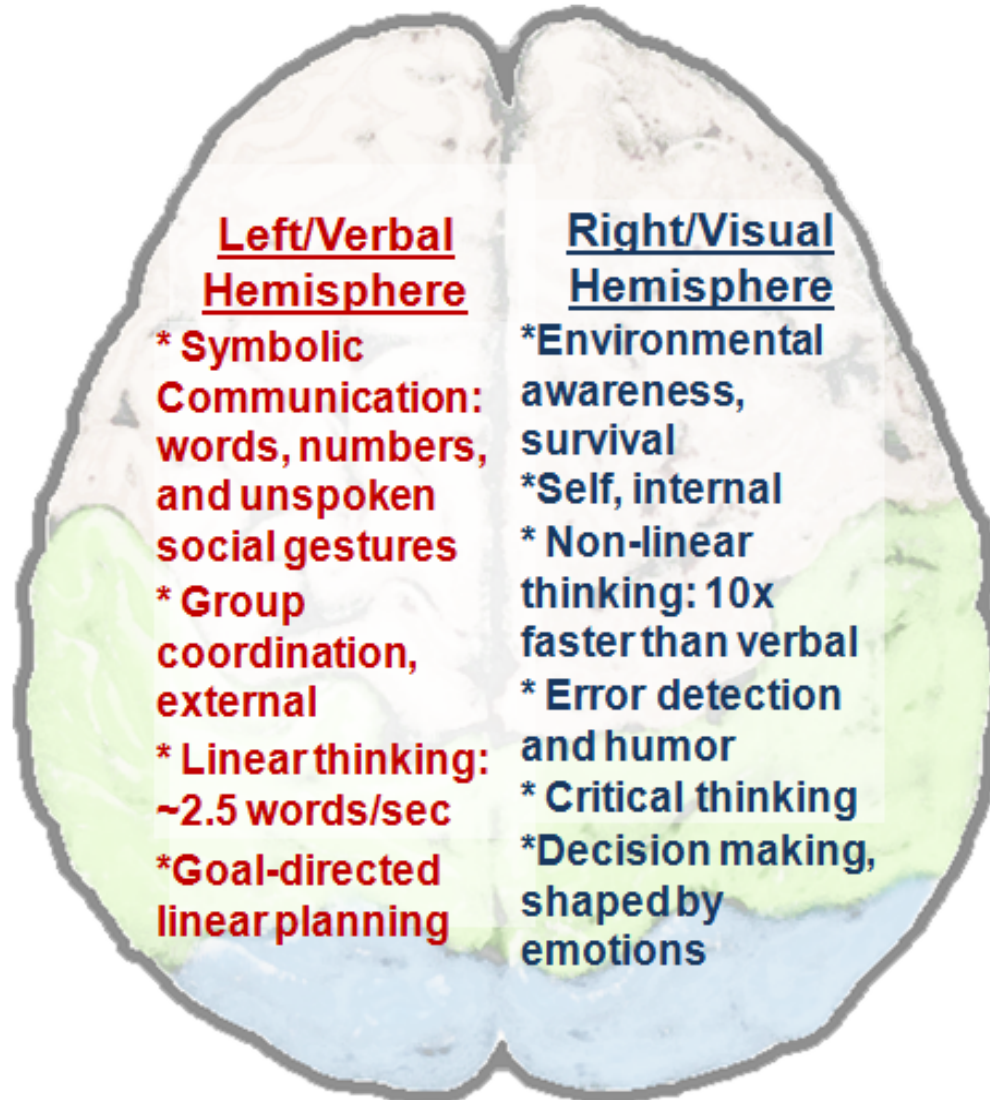
Πλαγίωση

- Αριστερό Ημισφαίριο
 - Γλωσσικές, αναλυτικές και λογικές διεργασίες
 - Ομιλία, γραφή, πρόσληψη-κατανόηση του λόγου, λεκτική μνήμη, κυριολεκτική κατανόηση λόγου
 - Αναλυτική σκέψη, μαθηματική σκέψη, γραμματική ανάλυση
 - Αντίληψη χρόνου
 - Πρόκληση ελεγχόμενης συμπεριφοράς
 - Επεξεργασία ακουστικών ερεθισμάτων
- Δεξί Ημισφαίριο
 - Οπτική αντίληψη του χώρου
 - Μεταφορική λειτουργία του λόγου, χιούμορ, συσχέτιση και σύνθεση λεγομένων
 - Προσωδιακή κατανόηση του λόγου, κατανόηση του τόνου φωνής
 - Κατανόηση εκφράσεων προσώπου και εξω-λεκτικής κινησιολογική κατανόηση (γλώσσα του σώματος)
 - Πρόκληση παρορμητικής συμπεριφοράς
 - συναισθηματικότητα
 - Φαντασία, δημιουργικότητα

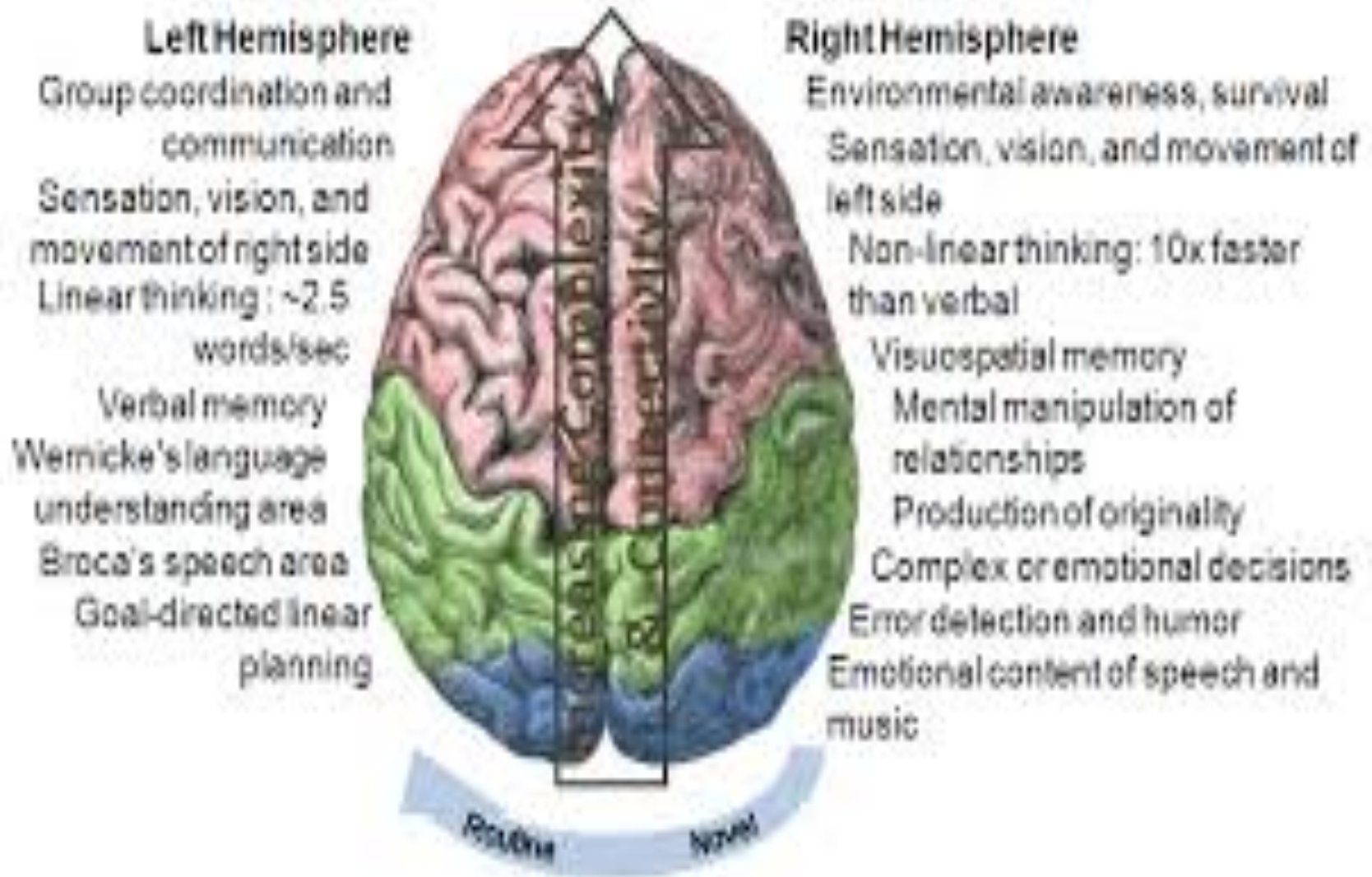
Πλαγίωση



Πλαγίωση



Πλαγίωση

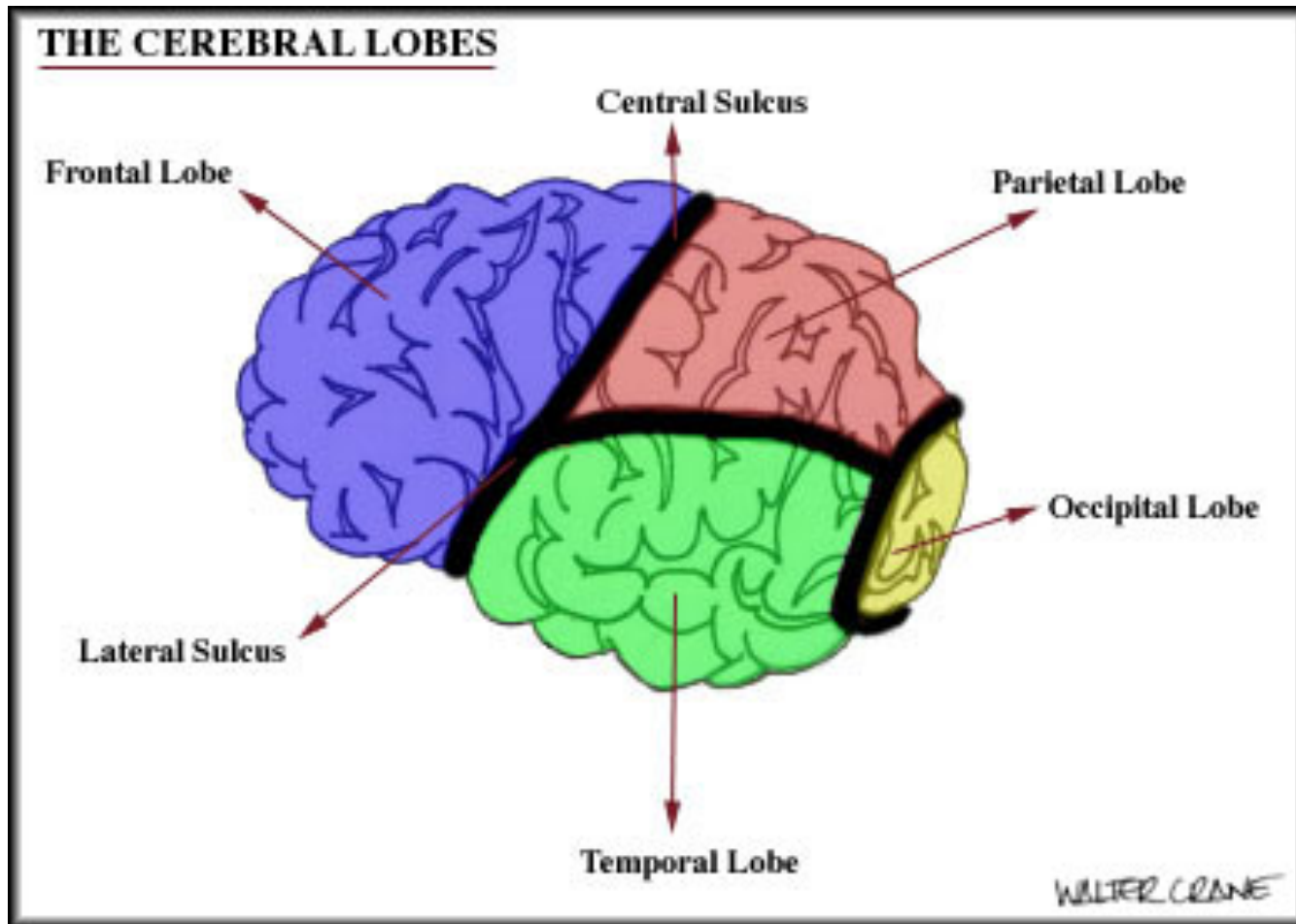


Τελικός Εγκέφαλος: Οι εγκεφαλικοί λοβοί

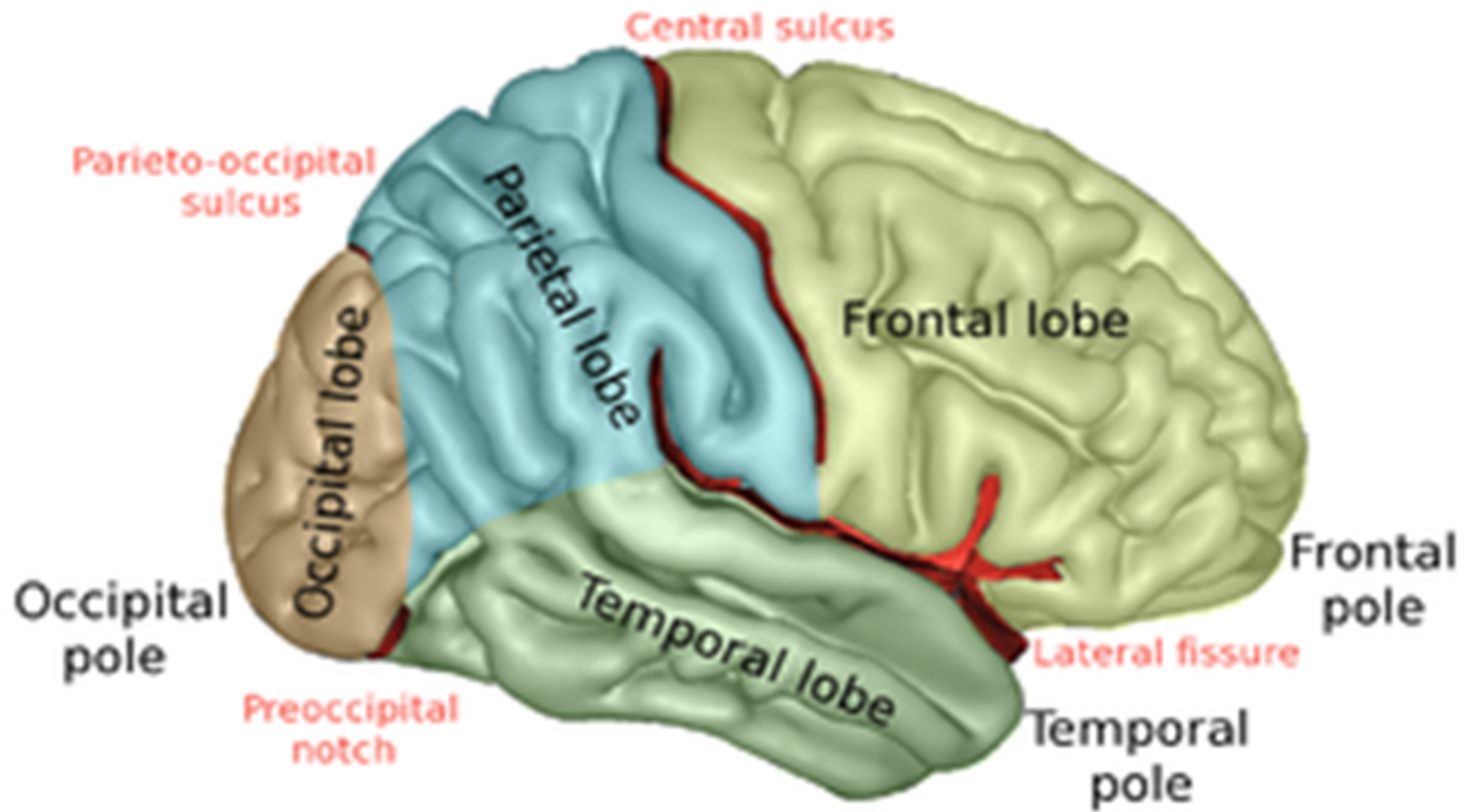
- **Μετωπιαίος λοβός (frontal lobe)**
 - Συνειδητή σκέψη, σχεδιασμός δράσης
- **Βρεγματικός λοβός (parietal lobe)**
 - Σωματο-Αισθητική πληροφορία (Homunculus), έλεγχος κινήσεων, χειρισμός αντικειμένων, οπτικο-αισθητική ανάλυση, συνειρμική σκέψη
- **Κροταφικός λοβός (temporal lobe)**
 - Οσφρητική πληροφορία, Ακουστική πληροφορία (primary auditory cortex), γλωσσική πληροφορία (αριστερό ημισφαίριο, Broca, Wernicke), επεξεργασία περίπλοκων ερεθισμάτων όπως εικόνες προσώπων, συνειρμική σκέψη
- **Ινιακός λοβός (occipital lobe)**
 - Οπτική πληροφορία, συνειρμική σκέψη
- **Λιμπικός λοβός (limbic lobe)**
 - Μνήμη, συναίσθημα
- **Νησιωτικός λοβός (insular lobe)**
 - Ομοιόσταση, συναίσθημα, συνείδηση



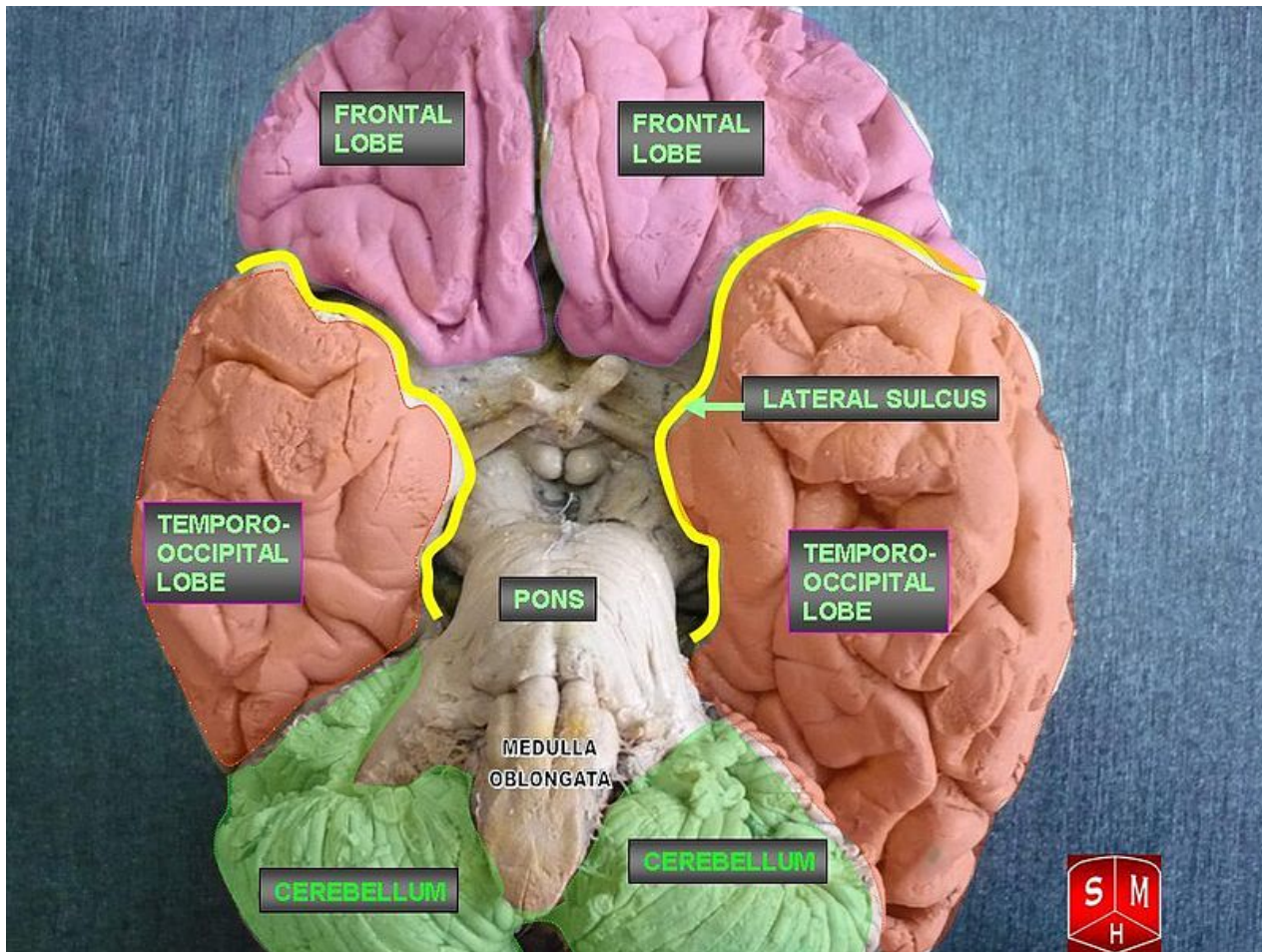
Τελικός Εγκέφαλος: Οι εγκεφαλικοί λοβοί



Τελικός Εγκέφαλος: Οι εγκεφαλικοί λοβοί

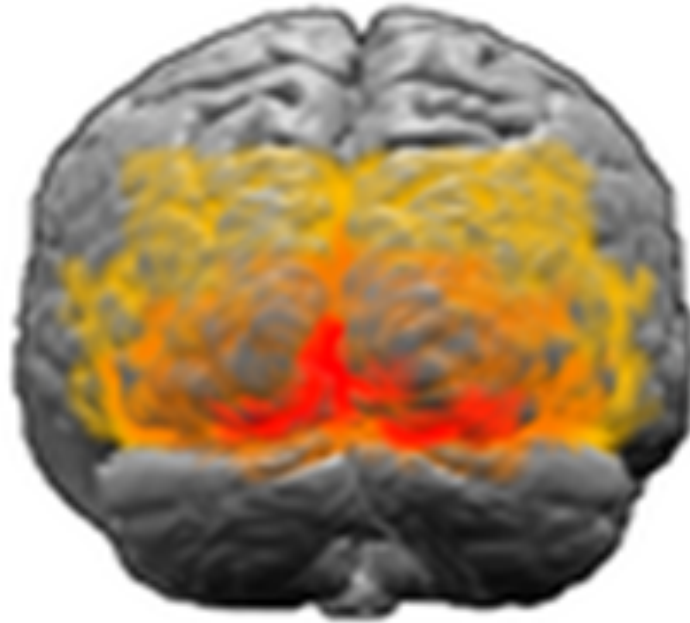


Τελικός Εγκέφαλος: Οι εγκεφαλικοί λοβοί (όψη από κάτω)



Ινιακός λοβός

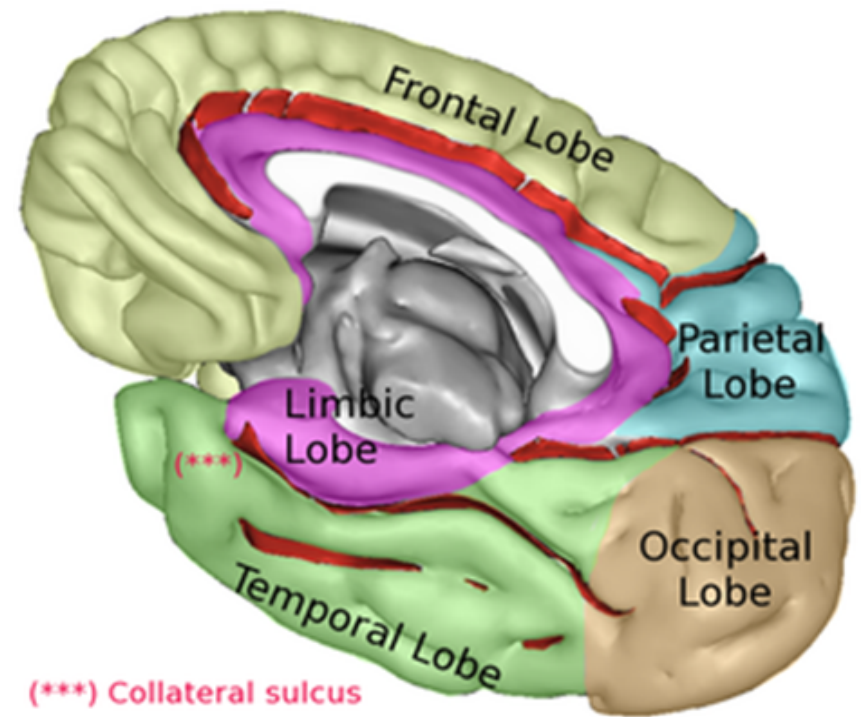
Διέγερση περιοχών του ινιακού λοβού κατά την πρόσληψη κάποιου οπτικού ερεθίσματος



Λιμπικός Φλοιός

- Πλάγια όψη

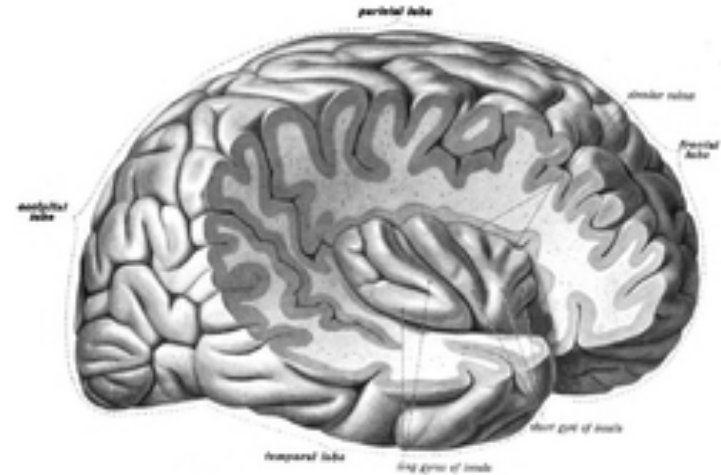
- Όψη από κάτω



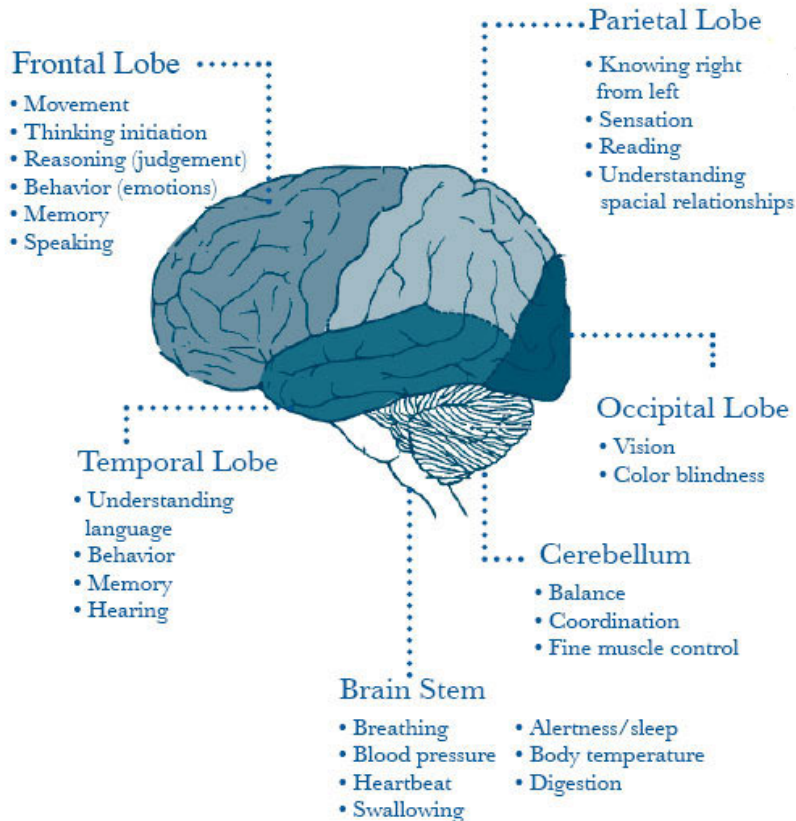
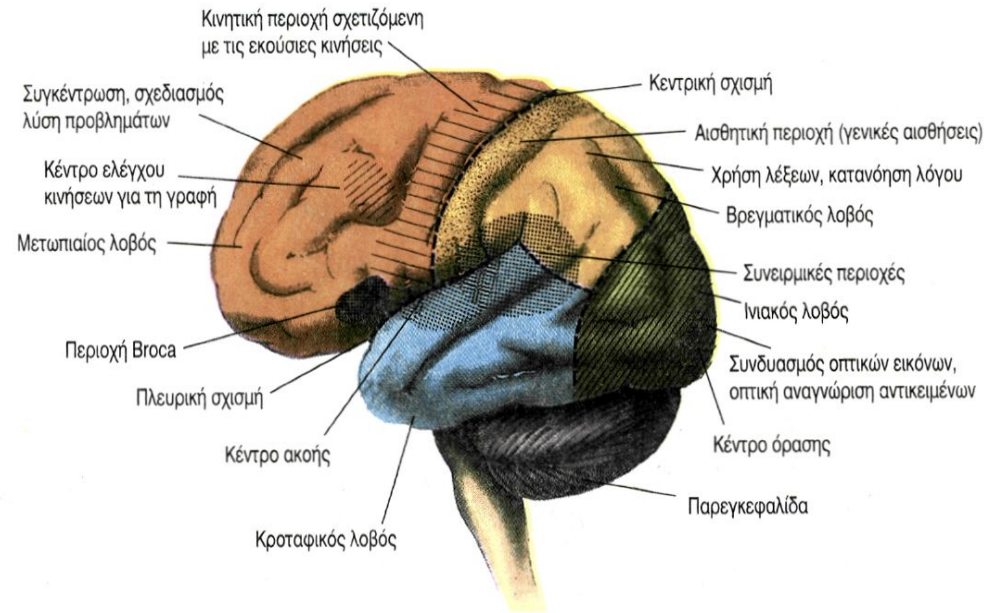
(***) Collateral sulcus

Νησιωτικός Λοβός

- Βρίσκεται βαθιά στην πλευρική αύλακα (αύλακα του Sylvius ή lateral sulcus).
- Σχετίζεται με το συναίσθημα, την ομοιόσταση (ρύθμιση καρδιαγγειακής πίεσης και καρδιακών παλμών, τη συνείδηση-αίσθηση του εγώ, τον έλεγχο των κινήσεων, τη διαπροσωπική εμπειρία)
- Συνδέεται με τον Θάλαμο και την Αμυγδαλή

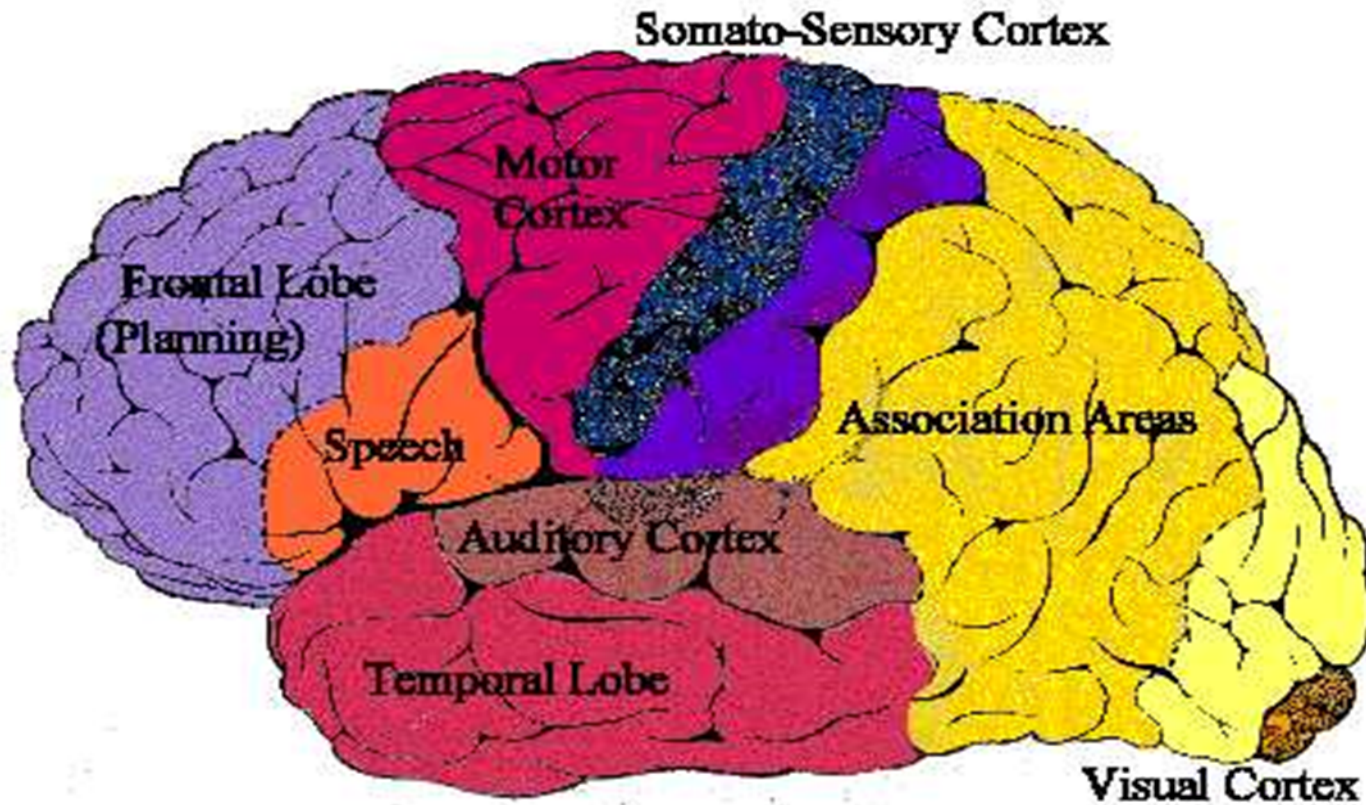


Εγκεφαλικοί λοβοί: λειτουργίες

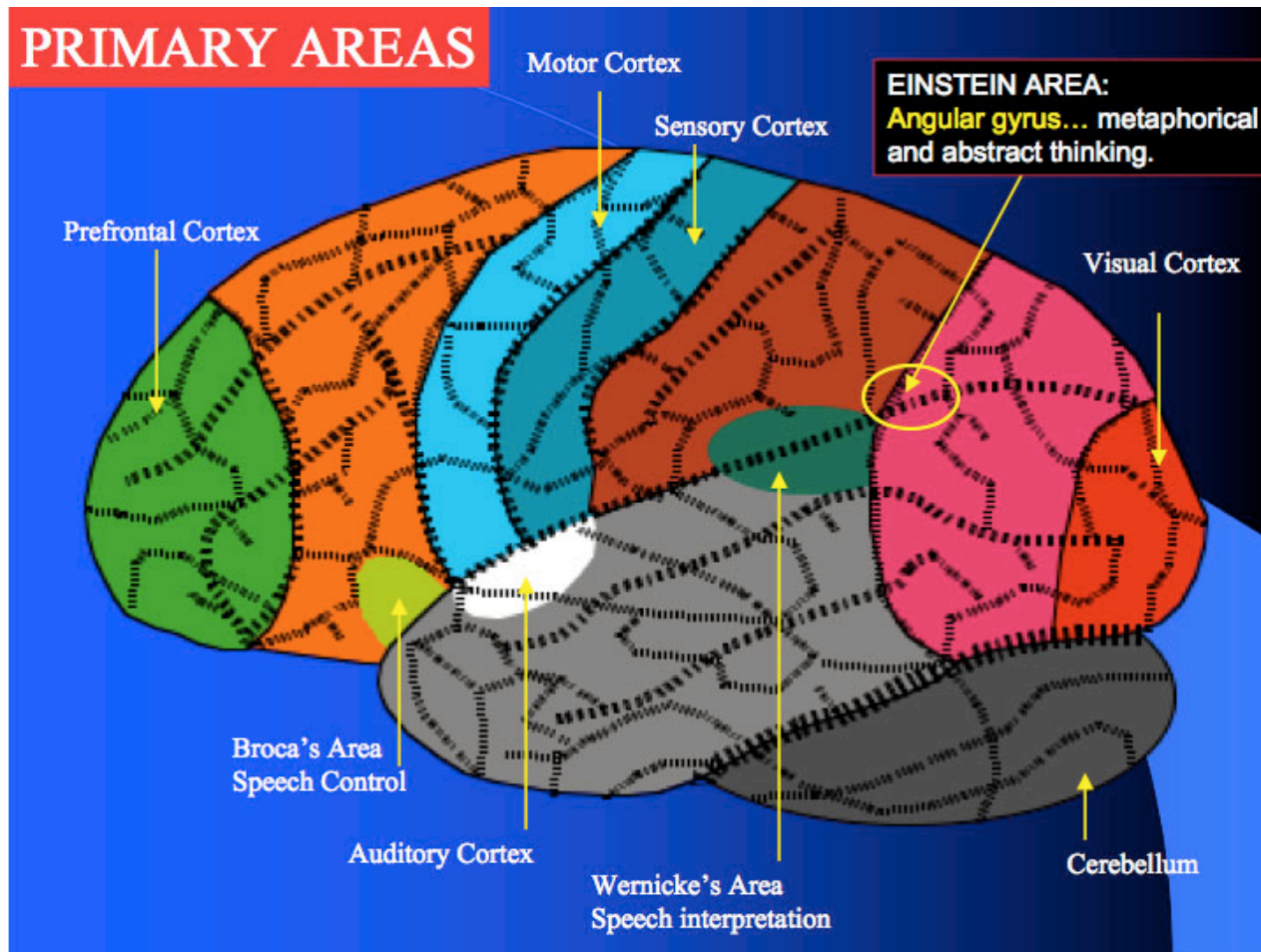


Τελικός Εγκέφαλος: Οι εγκεφαλικοί φλοιοί

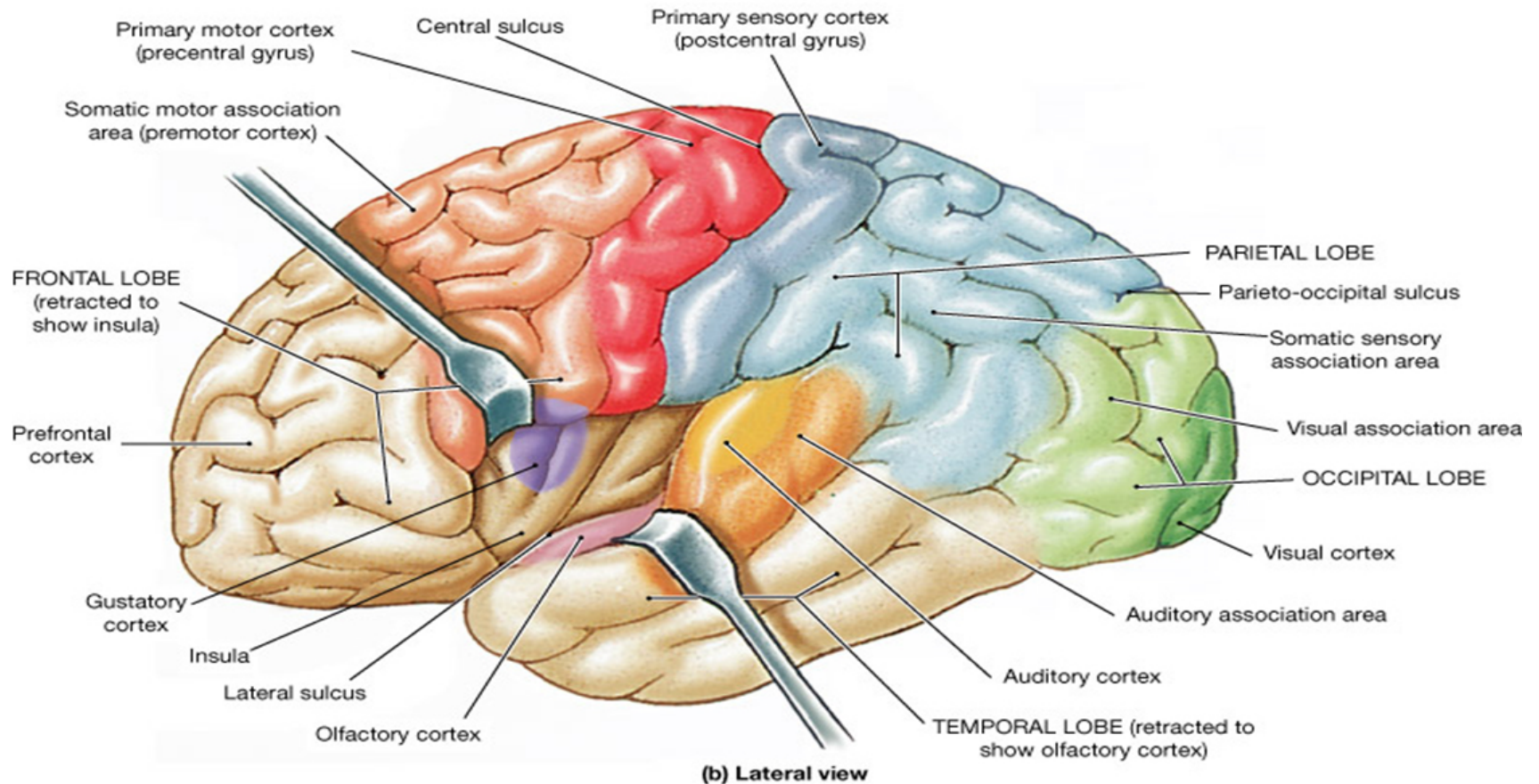
- Καθώς οι λειτουργίες των λοβών επιμερίζονται, οι λοβοί αναλύονται περαιτέρω σε φλοιούς



Τελικός Εγκέφαλος: Οι εγκεφαλικοί φλοιοί

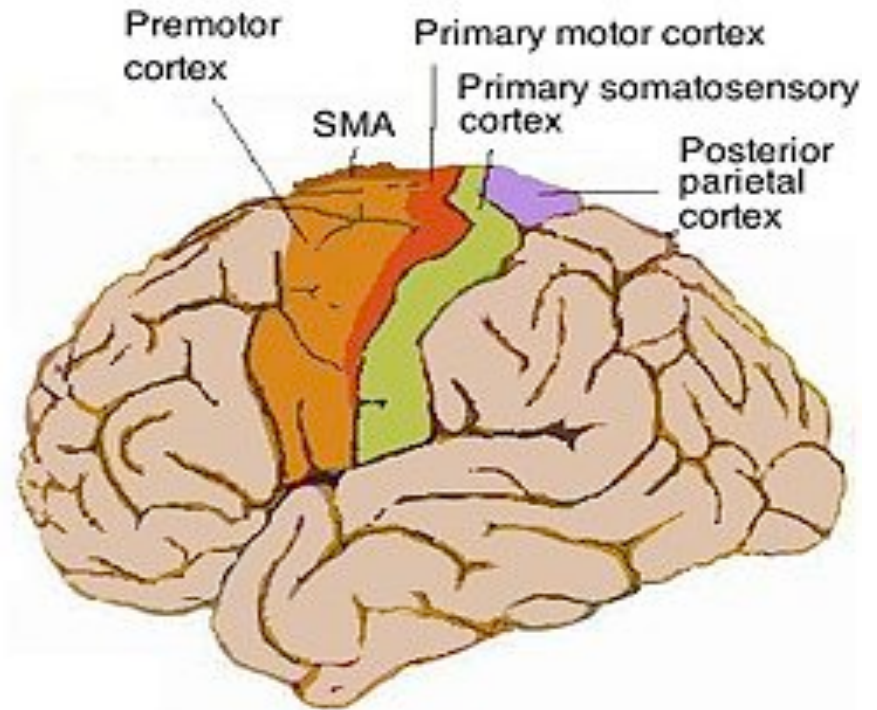


Νησιωτικός λοβός: Γευστικός (Gustatory) φλοιός-Οσφρητικός (Olfactory) φλοιός

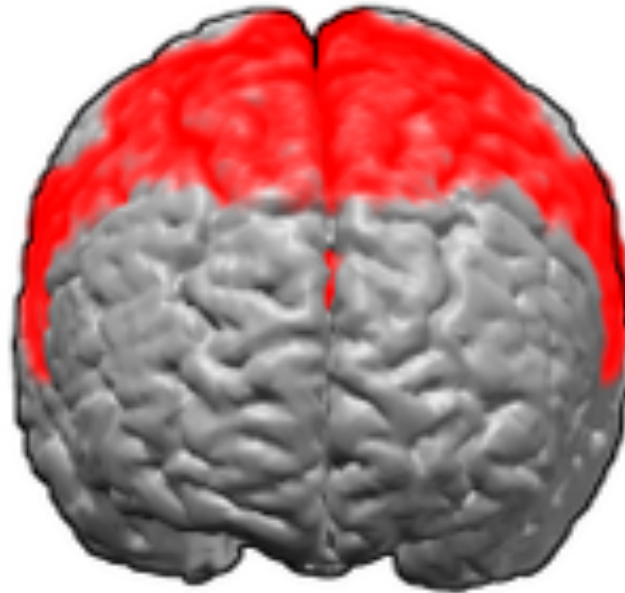


Κινητικός Φλοιός

- Διακρίνεται σε:
 - **Κύριο κινητικό φλοιό (primary motor cortex)**
Σχεδιασμός και έλεγχος των κινήσεων
 - **Προ-κινητικό φλοιό (pre-motor cortex)**
Προετοιμασία κίνησης, αισθητική και χωρική καθοδήγηση κίνηση
 - **Supplementary motor area**
 - Σωματο-αισθητικός φλοιός (Somatosensory cortex)
 - Οπίσθια βρεγματική περιοχή (posterior parietal cortex): είναι 'συνδετική' παρά κινητική περιοχή καθώς μετασχηματίζει αισθητηριακές πληροφορίες σε κινητικές εντολές

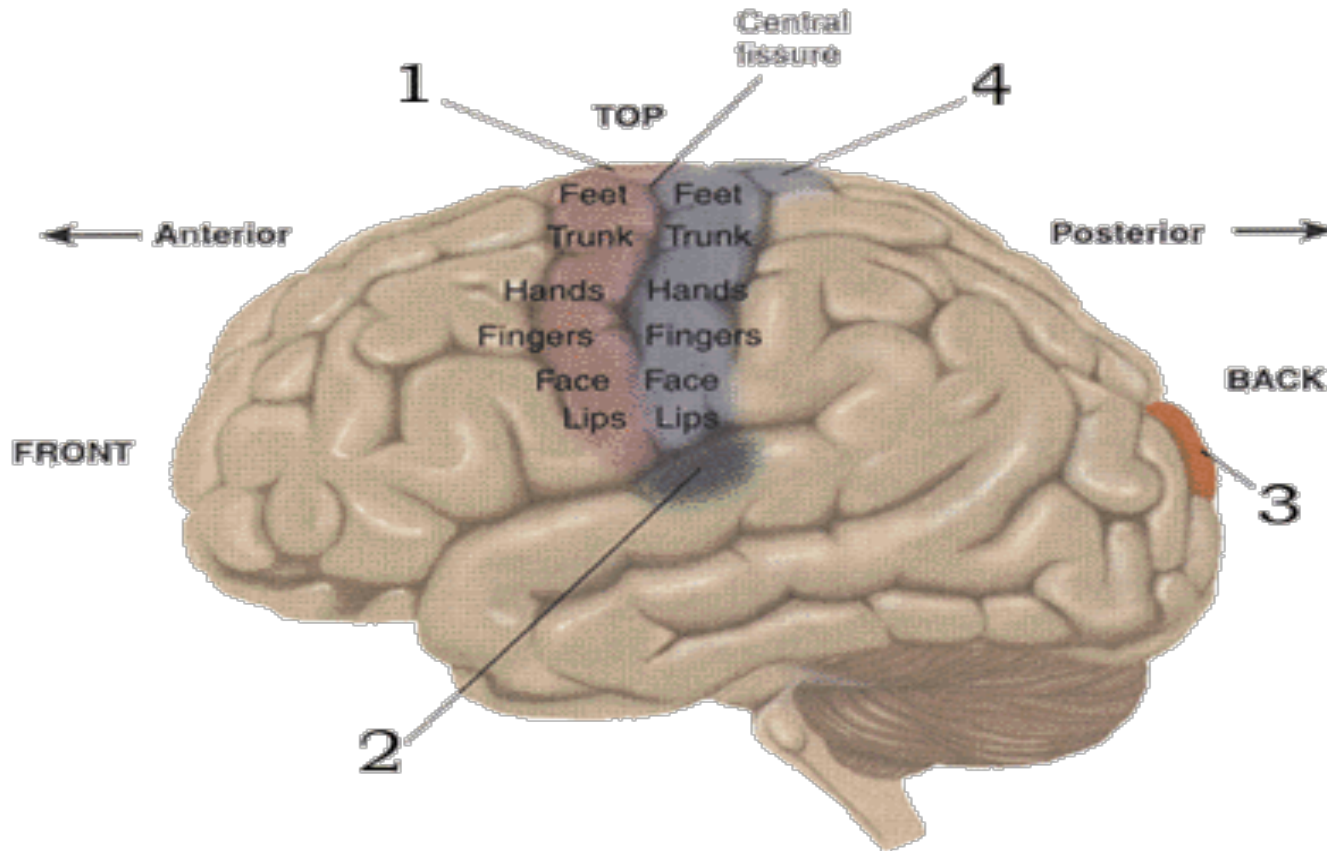


Προ-κινητικός Φλοιός (BA 6)



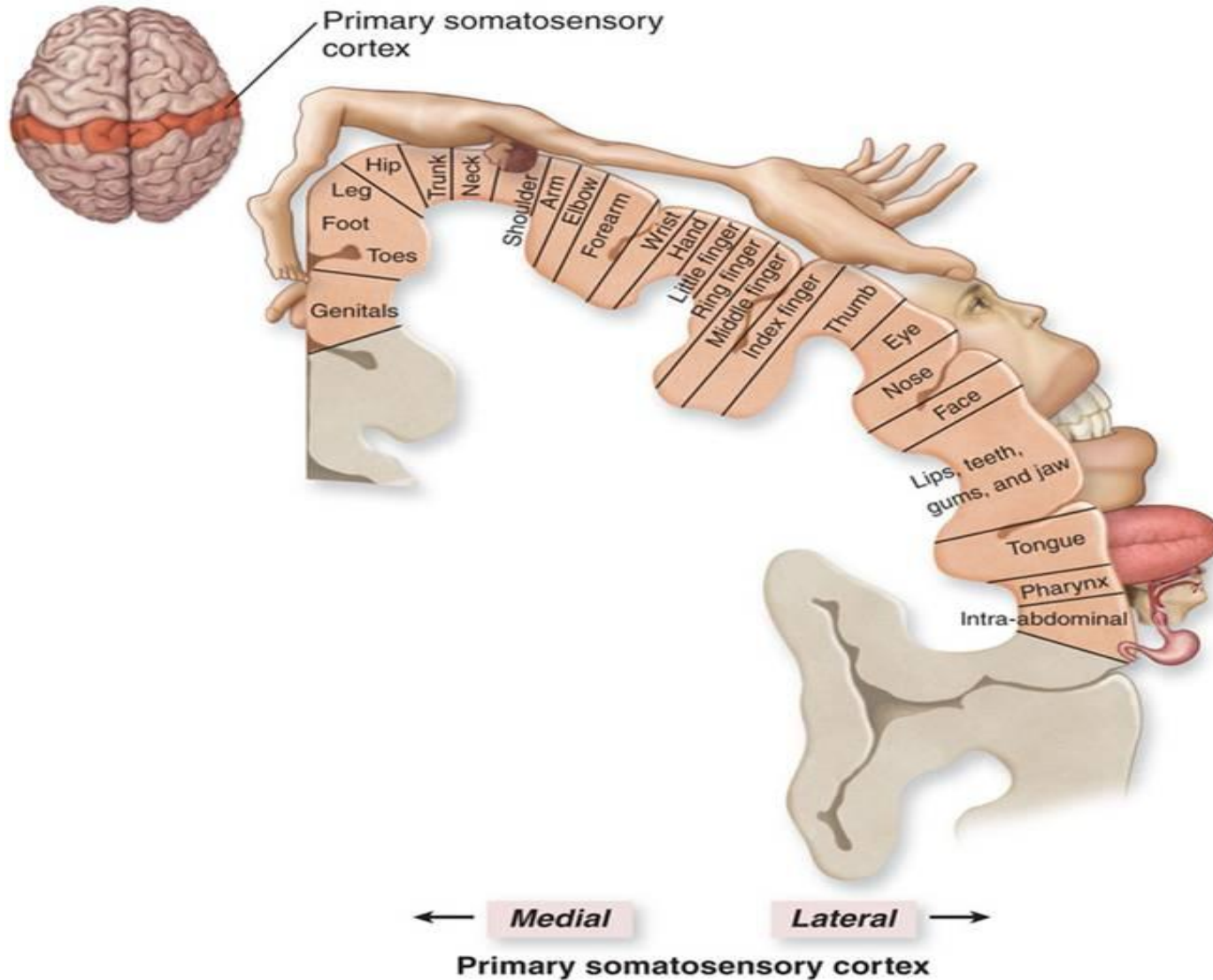
Σωματο-αισθητικός φλοιός

Σωματο-κινητικός φλοιός



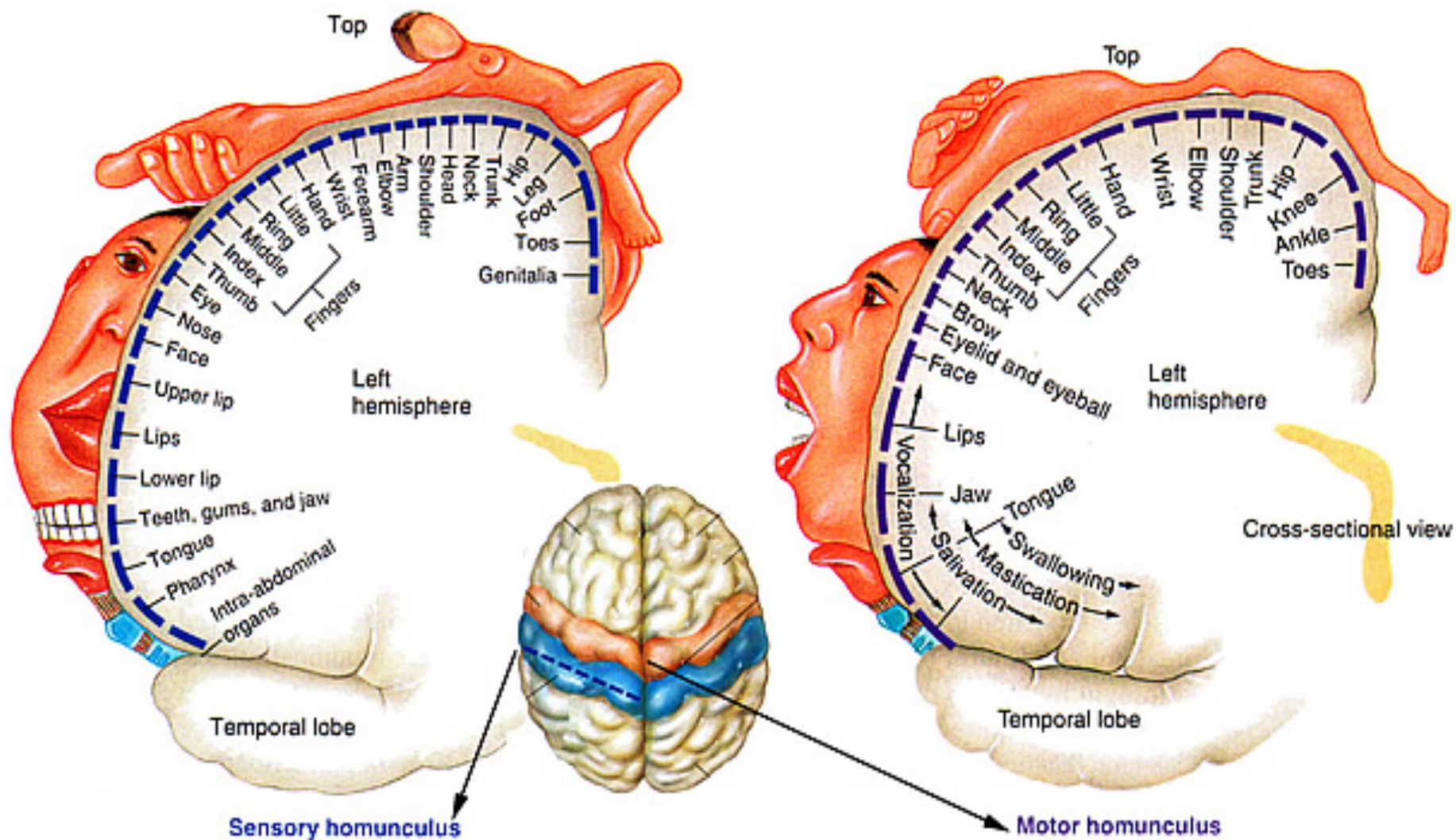
Σωματο-αισθητικός φλοιός: Homunculus

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Σωματο-αισθητικό Homunculus

Κινητικό Homunculus



Εγκεφαλική Πλαστικότητα neuroplasticity ή brain plasticity

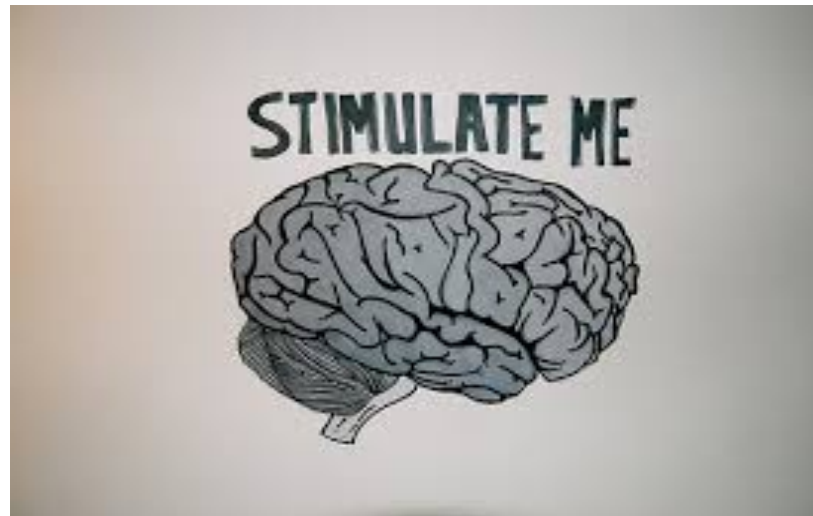


Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Σύγχρονες έρευνες καταδεικνύουν ότι ο εγκέφαλος δεν είναι τόσο εύτακτος όσο πιστευόταν μέχρι τώρα και σε καμία περίπτωση στατικός
- Σε περιπτώσεις αλλοιώσεων ή τραυματισμών κάποιου σημείου του ενός ημισφαιρίου παρατηρήθηκε ότι το αντίστοιχο σημείο του άλλου ημισφαιρίου αναλάμβανε να αναπληρώσει τις χαμένες λειτουργίες
- Σε περιπτώσεις ημισφαιριο-εκτομής (hemispherectomy) παρατηρήθηκε ότι το παραμένον ημισφαίριο αναλάμβανε να αναπληρώσει πολλές από τις λειτουργίες του απολεσθέντος ημισφαιρίου
 - Ασθενείς με χρόνιες ισχυρές επιληπτικές κρίσεις υποβάλλονται σε ημισφαιριοεκτομές. Έχει παρατηρηθεί ότι σε περιπτώσεις αφαίρεσης του αριστερού ημισφαιρίου το δεξί ημισφαίριο κατορθώνει να καλύψει μέρος των γλωσσικών δεξιοτήτων.
 - Σε μια περίπτωση ασθενή που υπεβλήθη σε ημισφαιριοεκτομή όταν ήταν 5μιση ετών, παρατηρήθηκε σχεδόν πλήρης αναπλήρωση των γλωσσικών δεξιοτήτων (με δυνατότητες ανώτερης γραμματικής ανάλυσης). Μάλιστα το εν λόγω άτομο αποφοίτησε από το πανεπιστήμιο με υψηλό βαθμό.
- Ήδη από τη δεκαετία του '60 ο Michael Gazzaniga, μελετώντας split-brain patients (είχαν υποστεί τομή του μεσολοβίου), παρατήρησε τη μερική αναπλήρωση των γλωσσικών λειτουργιών από το δεξί ημισφαίριο (μερική δυνατότητα γλωσσικής ανάλυσης) .

Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Όλα αυτά καταδεικνύουν τη δυναμική φύση του εγκεφάλου και κυρίως την προσαρμοστικότητά του.
- Αυτά τα στοιχεία του εγκεφάλου χαρακτηρίζονται ως 'πλαστικότητα'.
- Η 'πλαστικότητα' μπορεί να προκληθεί από περιβαλλοντικές επιδράσεις, από επαναλαμβανόμενη συμπεριφορά (π.χ. εξάσκηση σε ένα μουσικό όργανο), από τη σκέψη και από συναισθήματα.



Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Βάσει των αποτελεσμάτων της, η εγκεφαλική πλαστικότητα χωρίζεται σε:
 - **Θετική πλαστικότητα:** περιπτώσεις κατά τις οποίες η ‘πλαστική’ φύση του εγκεφάλου λειτουργεί προς αναπλήρωση απολεσθέντων λειτουργιών, ενίσχυση των ήδη υπαρχόντων λειτουργιών ή απόκτηση νέων λειτουργικών δυνατοτήτων
 - **Αρνητική πλαστικότητα:** περιπτώσεις κατά τις οποίες η ‘πλαστική’ φύση του εγκεφάλου οδηγεί σε απομείωση ή και απώλεια κάποιων δυνατοτήτων (χαρακτηριστική περίπτωση το synaptic pruning λόγω γήρανσης)

Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Βάσει του επιπέδου στο οποίο επιδρά, διακρίνεται σε:
 - **Λειτουργική πλαστικότητα:** πλαστικότητα στο συνδυασμό, αναπλήρωση ή ενίσχυση των εγκεφαλικών λειτουργιών
 - **Μορφολογική πλαστικότητα:** η λειτουργική πλαστικότητα συχνά οδηγεί σε μορφολογικές αλλαγές τμημάτων του εγκεφάλου.
 - Παράδειγμα η έρευνα του G.Schlaug που κατέδειξε διαφορές στο μέγεθος της παρεγκεφαλίδας μεταξύ μουσικών/μη μουσικών.
 - Η Μορφολογική πλαστικότητα μπορεί να περιλαμβάνει και το φαινόμενο της neurogenesis που λαμβάνει χώρα από νευρωνικά βλαστο-κύτταρα (stem cells) και προγονικά κύτταρα (progenitor cells) στον Ιππόκαμπο, στην Οδοντωτή Έλικα του Ιπποκάμπου (dentate gyrus), στον οσφρητικό λοβό, τον Υποθάλαμο, στη Subventricular zone και την Παρεγκεφαλίδα.

Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Η Λειτουργική πλαστικότητα διακρίνεται σε:
 - **Συναπτική πλαστικότητα:** αφορά σε αλλαγές που λαμβάνουν χώρα στις συνδέσεις μεταξύ νευρώνων και συναθροίσεων νευρώνων.
 - Συγκεκριμένα αφορά σε αυξομείωση των υποδοχέων ή με την ποσότητα των εκκρινόμενων νευροδιαβιβαστών .
 - Η συναπτική πλαστικότητα επηρεάζει τη μνήμη, τη μάθηση αλλά και πλήθος άλλων δεξιοτήτων όπως οι γλωσσικές και οι μουσικές.
 - **Μη Συναπτική πλαστικότητα:** αφορά σε αλλαγές λειτουργία των ιοντικών καναλιών που βρίσκονται στο εσωτερικό των νευρώνων.
 - Η μεταβολή της χωρητικότητας των ιοντικών καναλιών οδηγεί σε αλλαγές στη γέννηση και διάδοση των ηλεκτρικών παλμών μέσω των νευρώνων αλλά και στο σχηματισμό και μονιμοποίηση των συνάψεων.
 - Η μη συναπτική πλαστικότητα επηρεάζει λειτουργίες όπως η ομοιόσταση, η μνήμη και η μάθηση.

Εγκεφαλική Πλαστικότητα

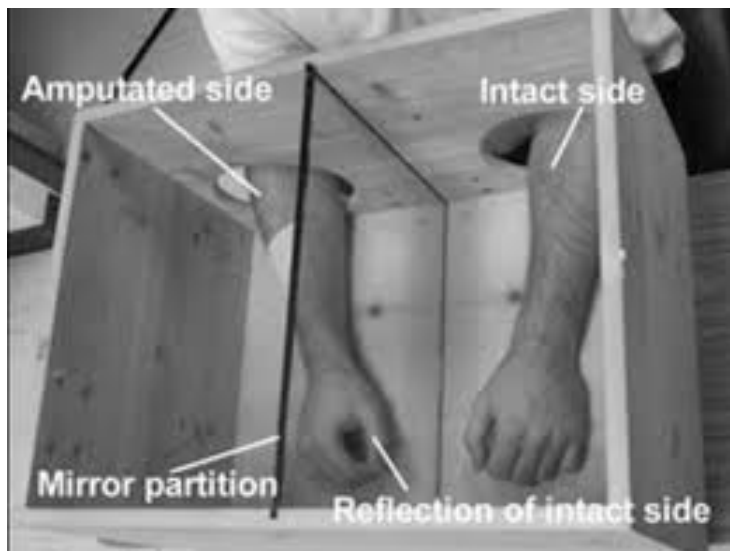
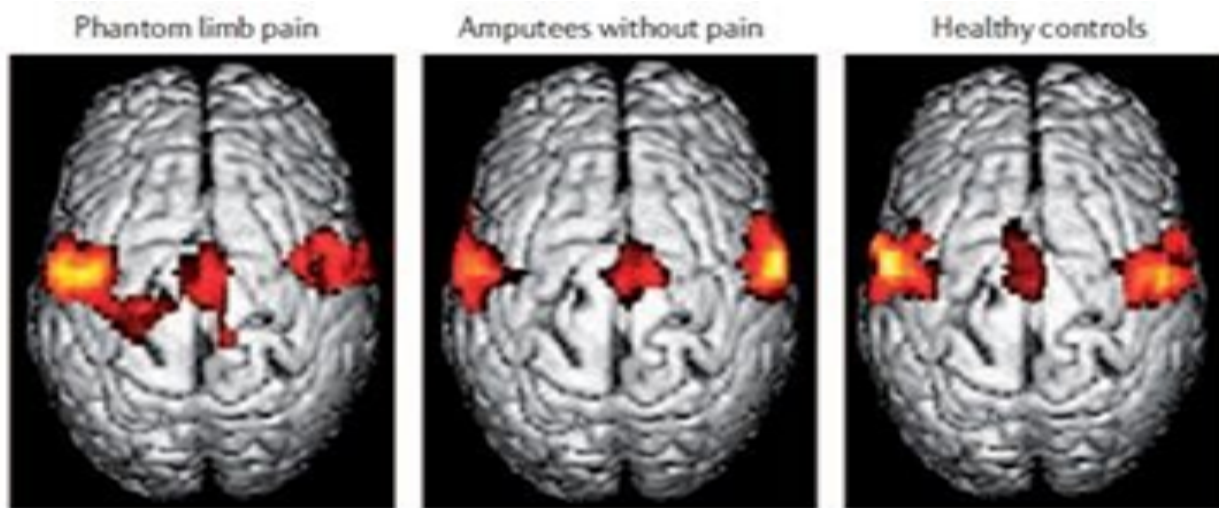
- Στοιχείο εγκεφαλικής πλαστικότητας είναι και η κατάληψη μιας φλοιικής αισθητηριακής περιοχής του homunculus από γειτονικές περιοχές
 - Αυτό συνήθως συμβαίνει έπειτα από ακρωτηριασμό
 - Τα ‘μέλη φαντάσματα’ είναι μια αντίστοιχη περίπτωση καθώς η αίσθηση ότι εξακολουθούμε να έχουμε το ακρωτηριασμένο μέλος μας (να το αισθανόμαστε) οφείλεται στη δημιουργία συνάψεων της αντίστοιχης περιοχής του αισθητηριακού και κινητικού homunculus με γειτονικές της περιοχές. Έτσι όταν αυτές διεγείρονται, διεγείρεται και η εν λόγω περιοχή του ακρωτηριασμένου μέλους.

Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Η περίπτωση των ‘μελών φαντασμάτων’ μας βοήθησε στην περαιτέρω κατανόηση του τρόπου με τον οποίο η πλαστικότητα θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί θεραπευτικά και ενισχυτικά δια της άσκησης του εγκεφάλου
 - Προσπαθώντας να θεραπεύσει τους χρόνιους πόνους στα ‘μέλη φαντάσματα’ ο V.S.Ramachandran συνέλαβε ένα πείραμα που βασιζόταν στην παραπλάνηση του εγκεφάλου και ταυτόχρονα στην άσκησή του.

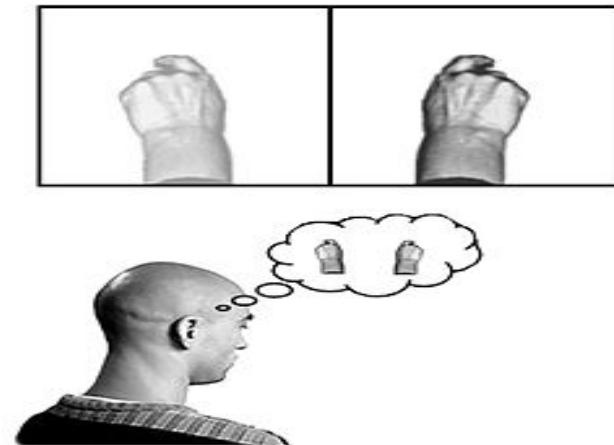
Εγκεφαλική Πλαστικότητα: Πείραμα Ramachandran

Ενεργοποίηση περιοχής του μέλους φαντάσματος από γειτονικές περιοχές



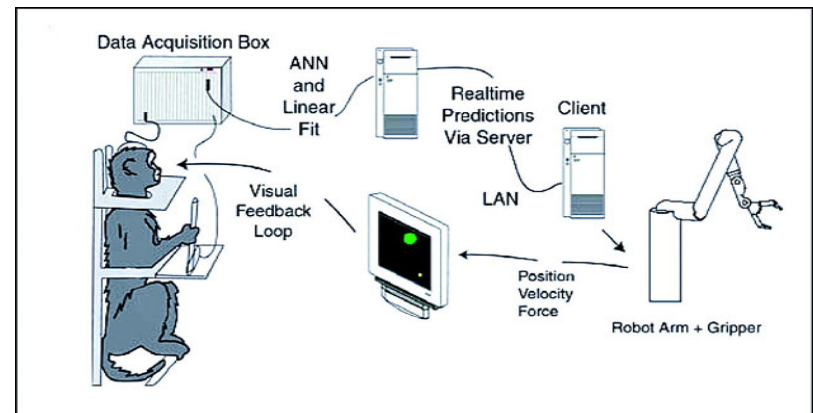
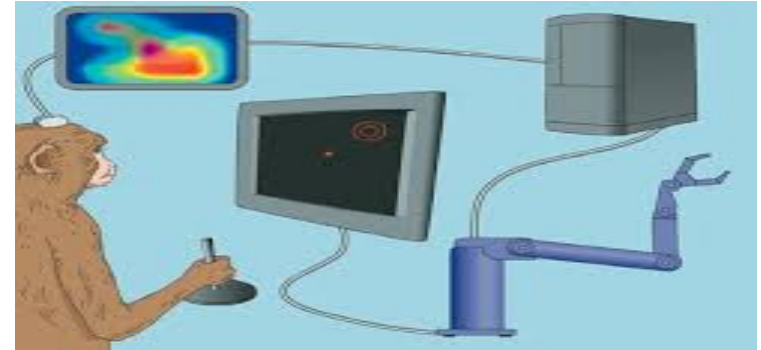
Εγκεφαλική Πλαστικότητα: Πείραμα Ramachandran

Η άσκηση του εγκεφάλου με τον καθρέπτη οδήγησε στην ολοκληρωτική κατάληψη της σωματο-αισθητικής περιοχής του ακρωτηριασμένου μέλους από τους νευρώνες της γειτονικής περιοχής που ανήκε στο μη ακρωτηριασμένο μέλος.



Εγκεφαλική Πλαστικότητα

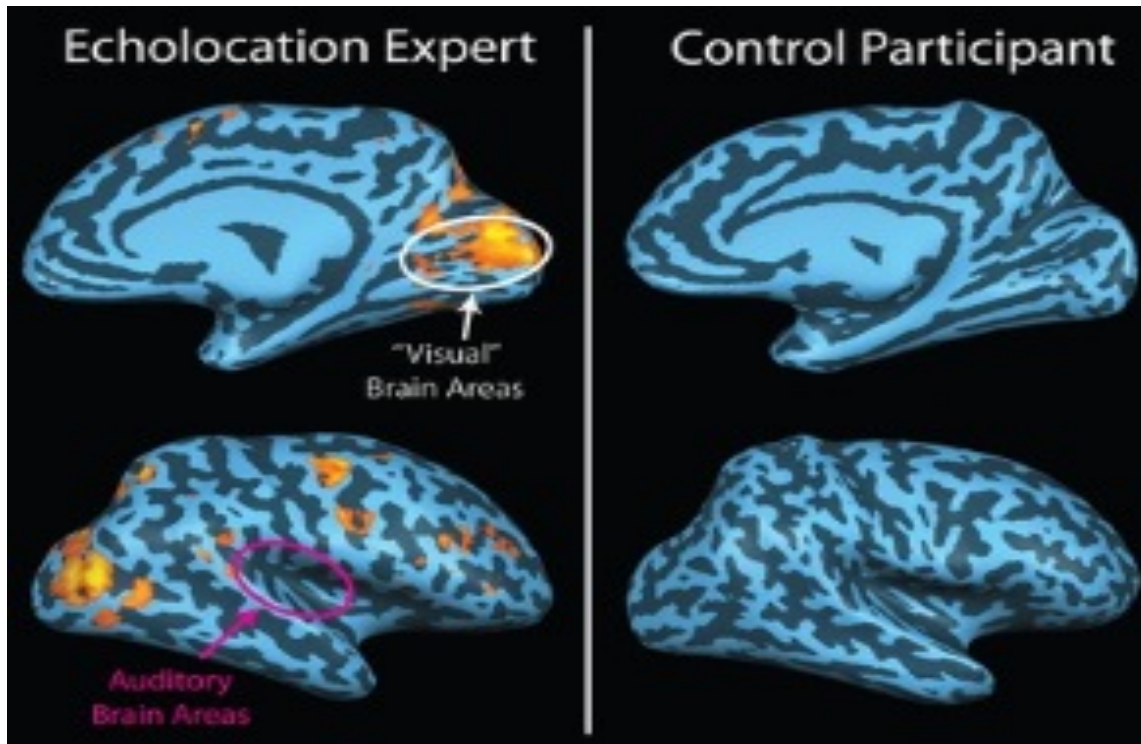
- Μια ακόμα ενδιαφέρουσα μαρτυρία πλαστικότητας είναι τα πειράματα brain-machine interfaces που έγιναν σε πιθήκους
 - Οι εγκέφαλοι των πιθήκων είχαν καλωδιωθεί με μηχανικούς βραχίωνες. Οι πίθηκοι μπορούσαν να χειρίζονται τους βραχίωνες και με ειδικό joystick. Στην πορεία παρατηρήθηκε ότι οι πίθηκοι παρέκαμψαν τη χρήση του joystick και κινούσαν τους βραχίωνες αποκλειστικά με τον εγκέφαλό τους.
 - Αυτό έδειξε ότι στον εγκέφαλο των πιθήκων είχαν σταδιακά δημιουργηθεί νευρωνικές συνάψεις που απέδιδαν τη σχέση χεριού-joystick-βραχίωνα και παρέκαμπταν τις παραδοσιακές κινητικές συνάψεις. Είχε δηλαδή επανασχεδιαστεί ο 'χάρτης' της αισθησιο-κινητικής περιοχής του εγκεφάλου τους.



Εγκεφαλική Πλαστικότητα

- Μια ακόμα περίπτωση μαρτυρίας της εγκεφαλικής πλαστικότητας είναι οι αυξημένες δυνατότητες ηχο-εντοπισμού (echolocation) που παρουσιάζουν οι τυφλοί.
 - Εγκεφαλικές περιοχές που σχετίζονται με την επεξεργασία οπτικών ερεθισμάτων έχουν δεσμευτεί για τη λειτουργία του ηχο-εντοπισμού, δηλαδή διεγείρονται με ερεθίσματα ηχούς. Πρόκειται για περίπτωση αποίκισης μιας εγκεφαλικής περιοχής (τμήματα του ινιακού λοβού) από μίαν άλλη (primary auditory cortex)

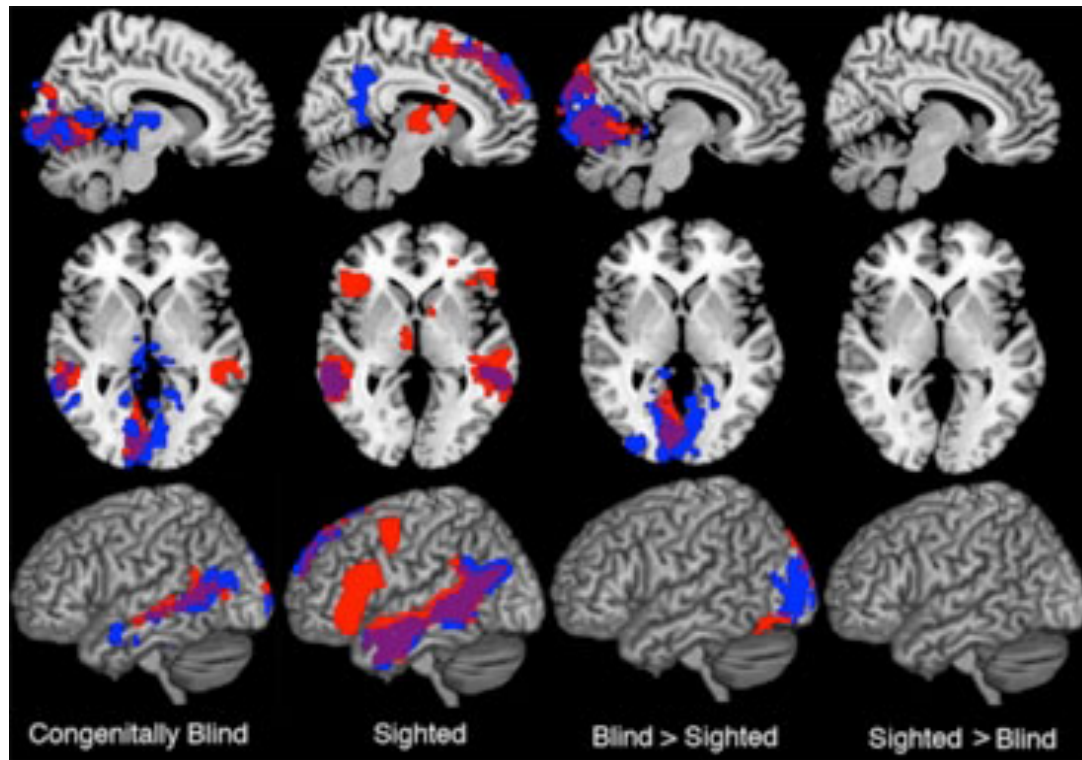
Δέσμευση οπτικών περιοχών για επεξεργασία ακουστικών σημάτων



Αριστερά: Απόκριση τυφλών σε ηχογραφήσεις ηχούς διαφόρων αντικειμένων (η ηχώ προκλήθηκε από μικρά ηχητικά 'κλικ'). Ενεργοποίηση ινιακού (οπτικού) λοβού προς επεξεργασία ακουστικού σήματος αλλά και μετωπιαίου λοβού καθώς το ακουστικό σήμα μετατρέπεται σε μια 'αναπαράσταση' με νόημα για τους τυφλούς (αναγνώριση των αντικειμένων)

Δεξιά: Εγκέφαλοι ανθρώπων που βλέπουν και επομένως δεν είναι ασκημένοι στον ηχο-εντοπισμό. Ακούγοντας την ηχογραφημένη ηχώ διαφόρων αντικειμένων, οι εγκέφαλοί τους δεν αντέδρασαν καθόλου (δεν υπήρξε ενεργοποίηση κανενός τμήματος του εγκεφάλου)

Πλαστικότητα



Ανάλογη δέσμευση περιοχών του ινιακού λοβού έχει παρατηρηθεί στους εγκεφάλους τυφλών ανθρώπων και κατά την πρόσληψη γλωσσικής πληροφορίας (1,2: διέγερση με προφορικό λόγο/3,4: ανάγνωση κειμένων με μέθοδο Braille).

Έρευνα της Rebecca Saxe, MIT lab, fMRI images

Ανατομία αυτιού

- Το αυτί αποτελείται από τρία τμήματα:
 1. Το εξωτερικό αυτί
 2. Το μέσο αυτί
 3. Το εσωτερικό αυτί

Εξωτερικό περὺγο του αυτιού

Ακουστικά οστέρια (ισφύρα, άκμονας και αναβολέας)

Καχλίας

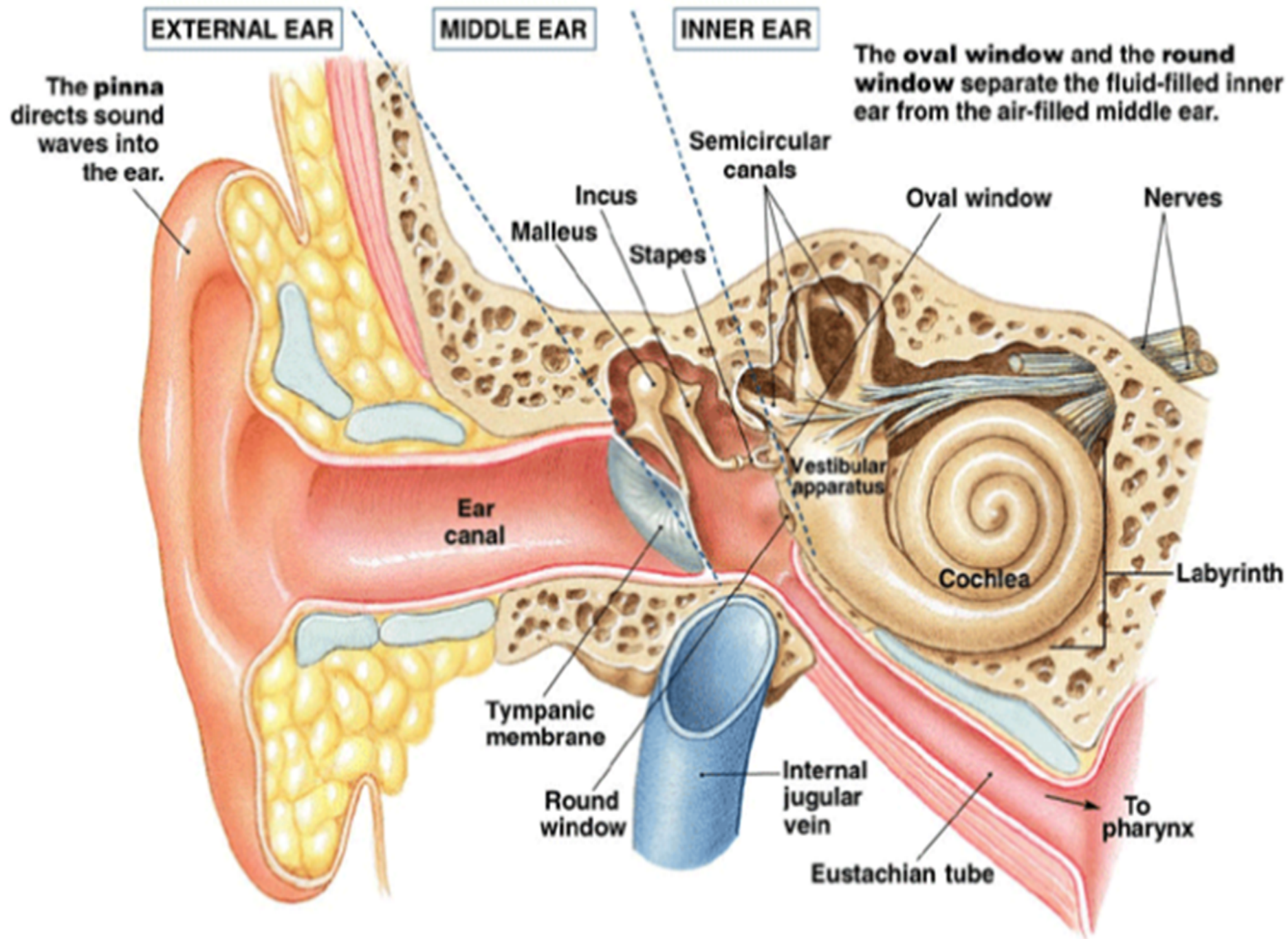
Ακουστικό νεύρο



Ακουστικός πόρος

Τύμπανο

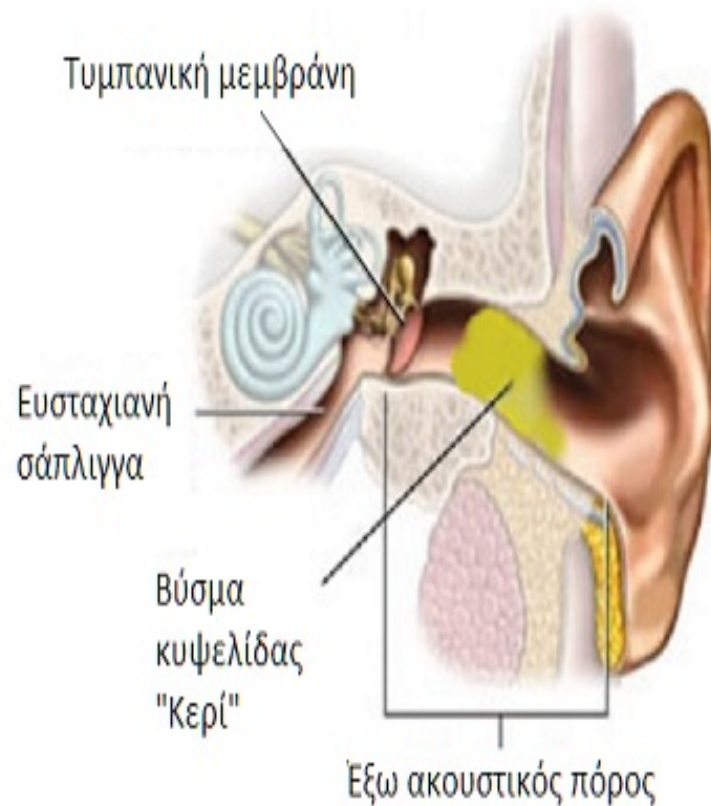
Έξω αυτί, Μέσω αυτί, Έσω αυτί



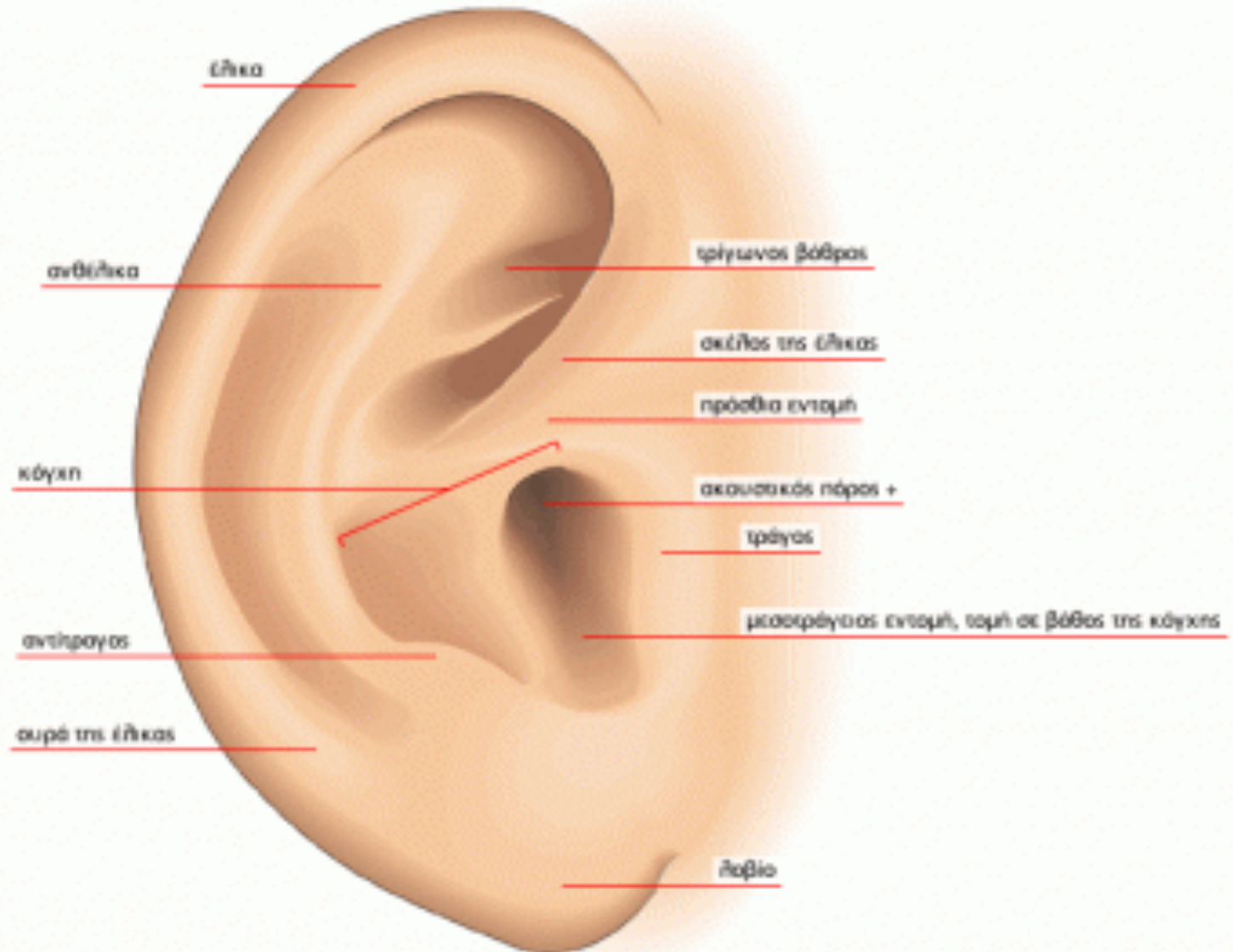
Ανατομία αυτιού

Εξωτερικό Αυτί

- Το εξωτερικό αυτί αποτελείται από:
 1. Το πτερύγιο
 2. Τον ακουστικό πόρο
- Η είσοδος του ακουστικού πόρου είναι επενδυμένη με τριχίδια και κύτταρα που εκκρίνουν κυψελίδα για προστασία του αυτιού από σκόνη κλπ
- Το πτερύγιο συλλέγει τους ήχους από το περιβάλλον και στύνει στον ακουστικό πόρο
- Στο τέλος του ακουστικού πόρου οι ήχοι συναντούν τον τυμπανικό υμένα τον οποίο θέτουν σε περιοδική κίνηση (ταλάντωση)



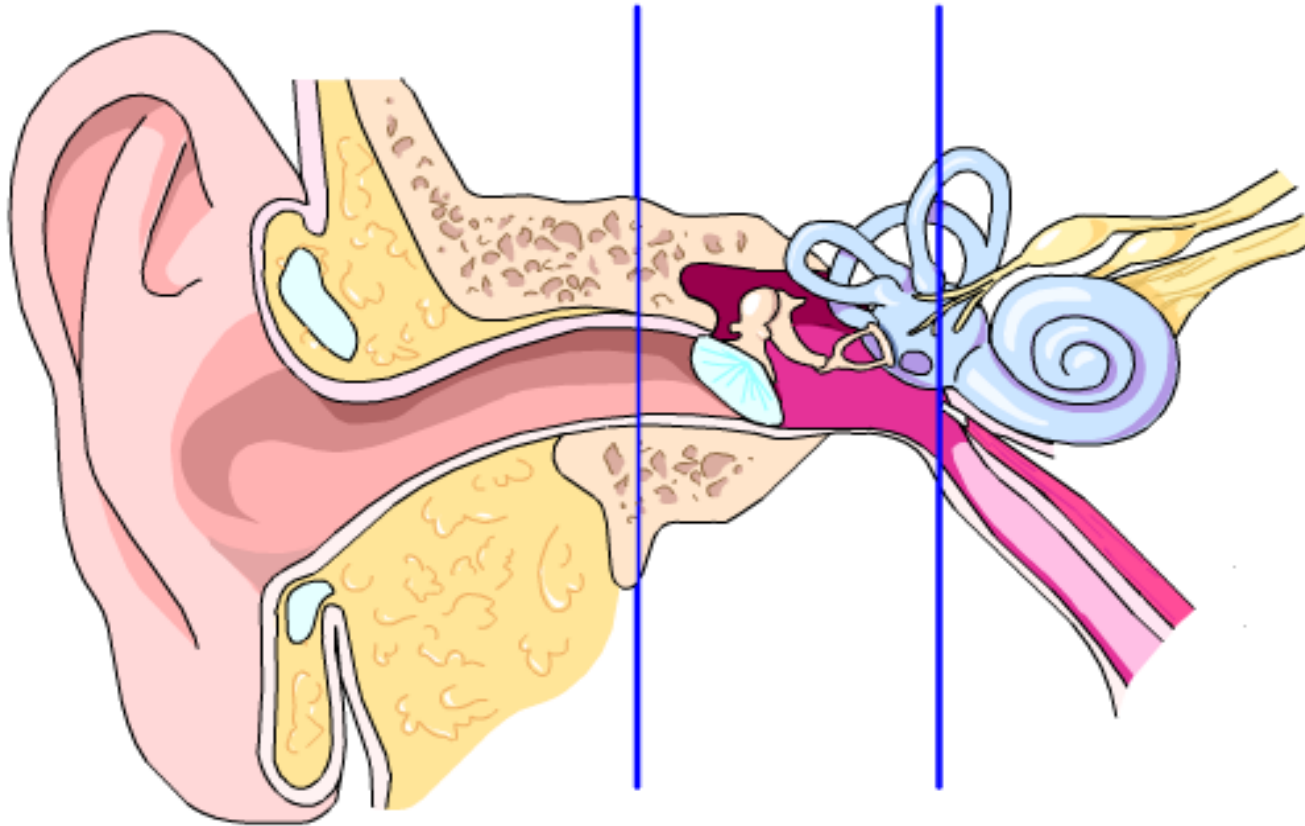
Ανατομία αυτιού: Εξωτερικό Αυτί (περύγιο)



Ανατομία αυτιού: Μέσο αυτί

- Το μέσο αυτί αποτελείται από:
 1. Την τυμπανική κοιλότητα
 2. Τον τυμπανικό υμένα
 3. Τα τρία οστάρια (σφύρα, άκμονας, αναβολέας)
 4. Την ευσταχιανή σάλπιγγα (συνδέει το μέσο αυτί με τον ρινοφάρυγγα)

Ανατομία αυτιού: Μέσο αυτί



Έξω αυτί

- Πτερύγιο
- Έξω ακουστικός πόρος

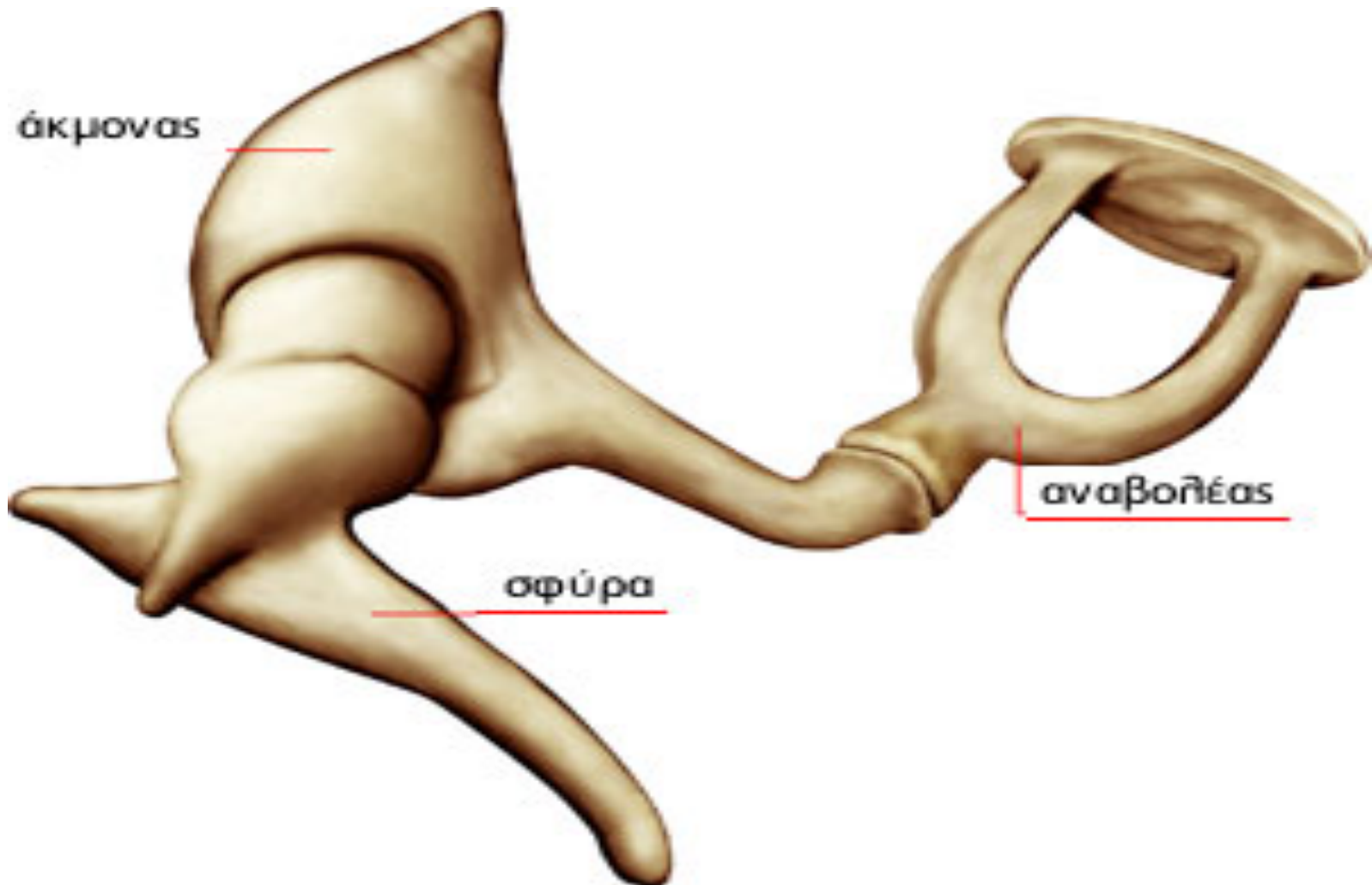
Μέσο αυτί

- Τύμπανο
- Ακουστικά οστάρια
(σφύρα, άκμονας, αναβολέας)
- Ευσταχιάνη κοιλότητα

Έσω αυτί

- ωοειδής θυρίδα
- στρογγυλή θυρίδα
- Κοχλίας
- Ημικύκλιοι σωλήνες

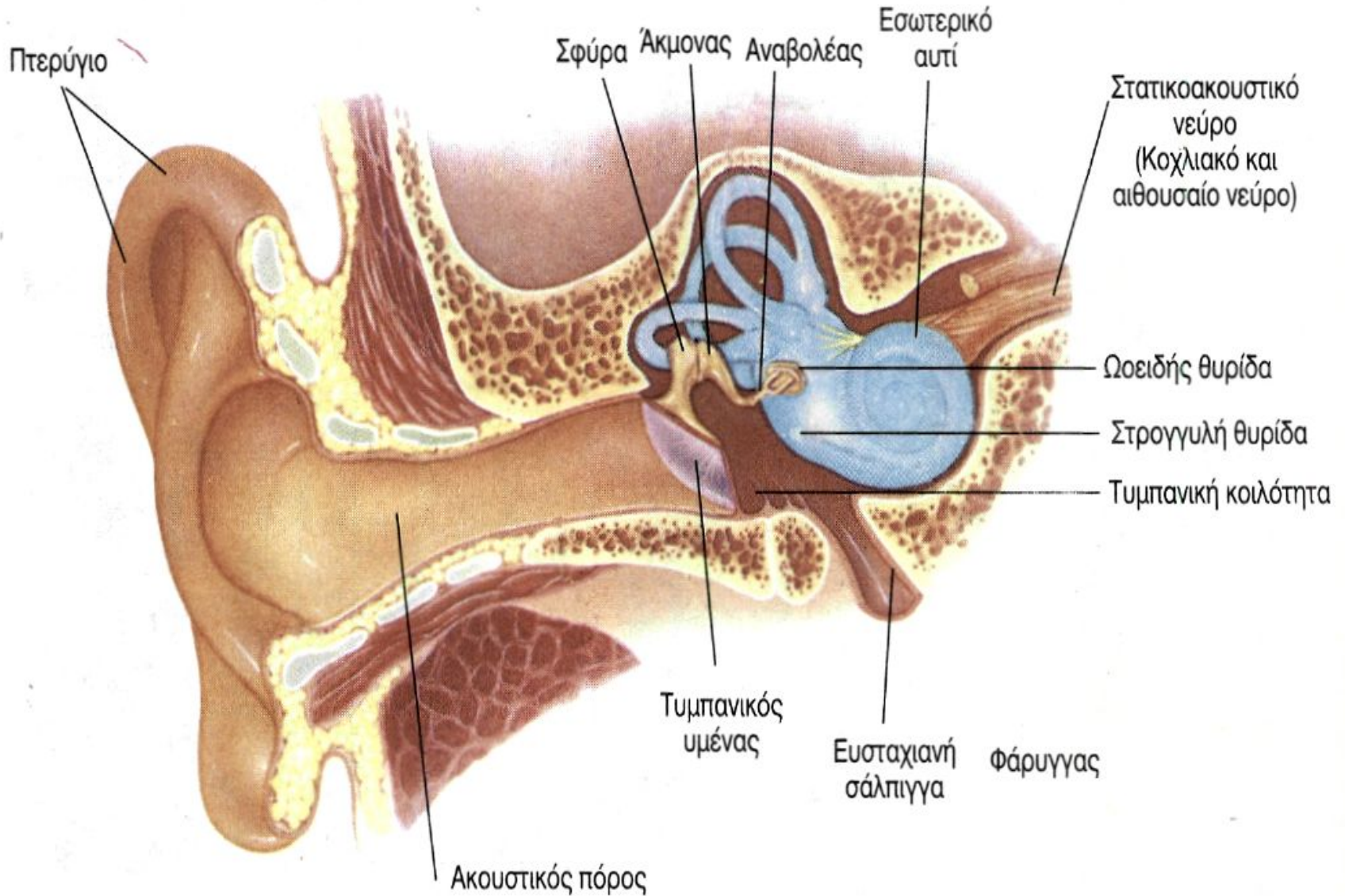
Ανατομία αυτιού: Μέσο αυτί (τρία οστάρια)



Ανατομία αυτιού: Μέσο αυτί

- Η **τυμπανική κοιλότητα** είναι γεμάτη αέρα και χωρίζει το εξωτερικό αυτί από το εσωτερικό αυτί που είναι γεμάτο με μεσοκυττάριο υγρό (λέμφος: βρίσκεται στο λεμφικό σύστημα και γύρω από τους ιστούς των σπονδυλωτών).
- Η **ευσταχιανή σάλπιγγα** βοηθά στη διατήρηση ίσης πίεσης στις δύο πλευρές του τυμπανικού υμένα
- Τα **τρία οστάρια** μεταδίδουν τις κινήσεις του τυμπανικού υμένα στο έσω αυτί. Συγκεκριμένα η σφύρα βρίσκεται σε επαφή με τον τυμπανικό υμένα και μέσω του άκμονα μεταφέρει τις δονήσεις στον αναβολέα. Αυτός συνδέεται με την ωοειδή μεμβράνη η οποία καλύπτει την **ωοειδή θυρίδα**, ένα άνοιγμα στην βάση του κοχλίου

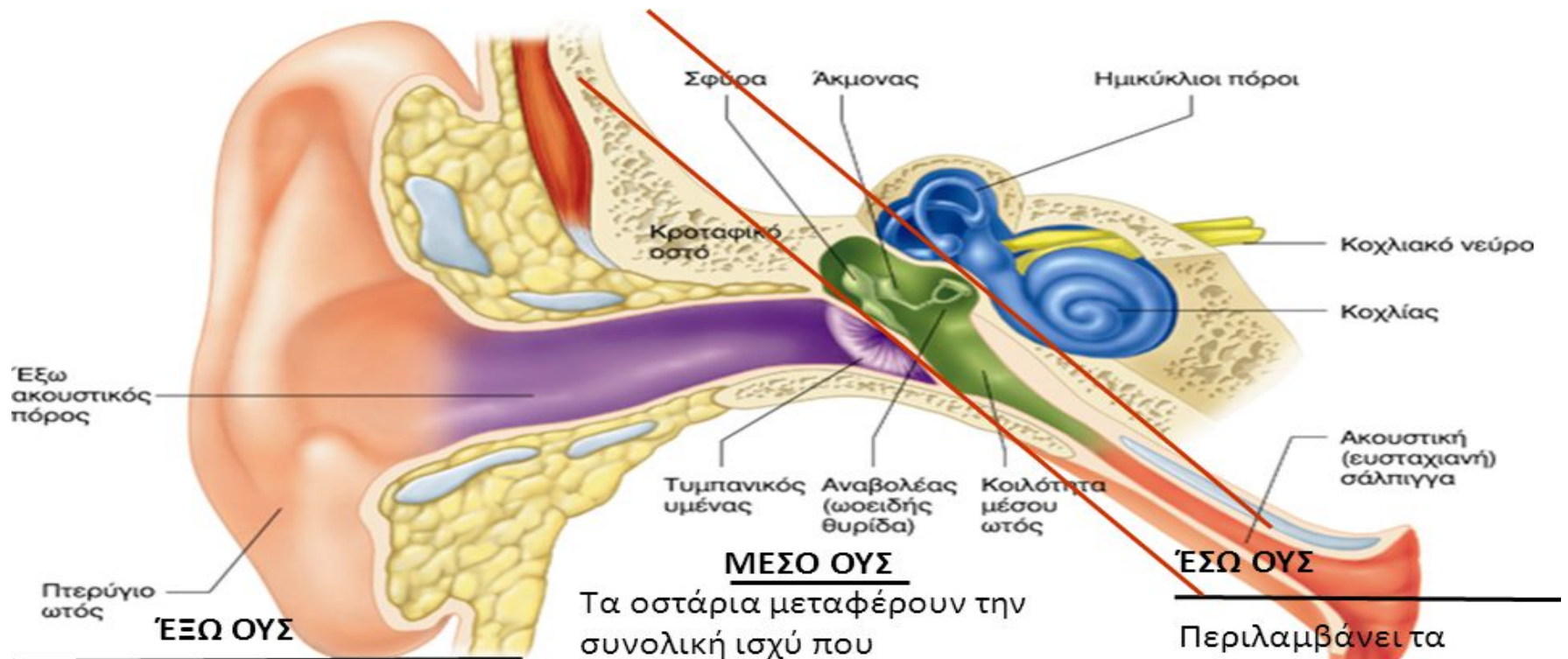
Ανατομία αυτιού: Μέσο αυτί



Ανατομία αυτιού: Σύνδεση Μέσο αυτιού-Έσω αυτιού

- Η **στρογγυλή θυρίδα** τροφοδοτεί με υγρό τον κοχλία και εξισορροπεί την υδραυλική πίεση στο εσωτερικό του κοχλία με την ατμοσφαιρική πίεση στο μέσο αυτί
- Η **ωοειδής θυρίδα** μεταφέρει τις δονήσεις από τα οστάρια στο έσω αυτί και συγκεκριμένα στον κοχλία
 - Η περιοδική δύναμη που ασκείται στην ωοειδή θυρίδα μέσω του αναβολέα είναι 15-20 φορές μεγαλύτερη από την περιοδική δύναμη που ασκούν τα ηχητικά κύματα στη μεμβράνη του τυμπάνου. Συνεπώς **τα τρία οστάρια είναι ο ενισχυτής σήματος του αυτιού μας.**

Ανατομία αυτιού: Σύνδεση Μέσο αυτιού-Έσω αυτιού



Βοηθά στην ενίσχυση και την κατεύθυνση του ήχου. Ο τυμπανικός υμένας δονείται με συχνότητα ίδια με αυτή των ηχητικών κυμάτων.

Τα οστάρια μεταφέρουν την συνολική ισχύ που εφαρμόζεται στον Τυμπανικό (ΤΥ) στην ωσειδή θυρίδα (ΩΘ). Αυξάνεται η δύναμη στην επιφάνεια της ΩΘ 15-20 φορές.
Μυς: Ο τείνων το τύμπανο και ο μυς του αναβολέα.

Περιλαμβάνει τα αισθητήρια όργανα του ήχου (κοχλίας) και της Ισορροπίας (ημικύκλιοι πόροι)

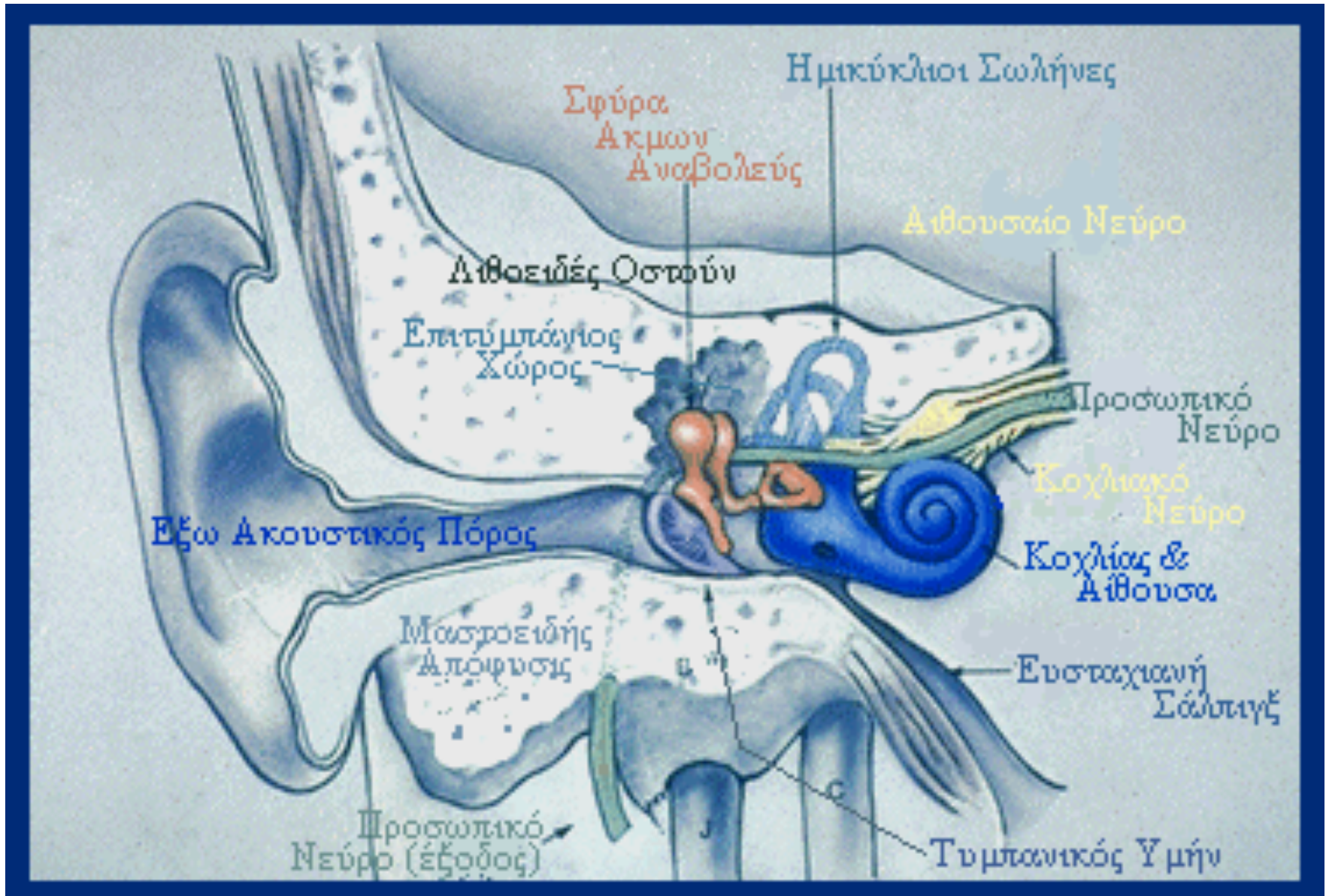
Ανατομία αυτιού: Σύνδεση Μέσο αυτιού-Έσω αυτιού



Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

- Το έσω αυτί αποτελείται από:
 1. Τον Κοχλία
 2. Την Αίθουσα
 3. Τους τρεις ημικυκλικούς σωλήνες

Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

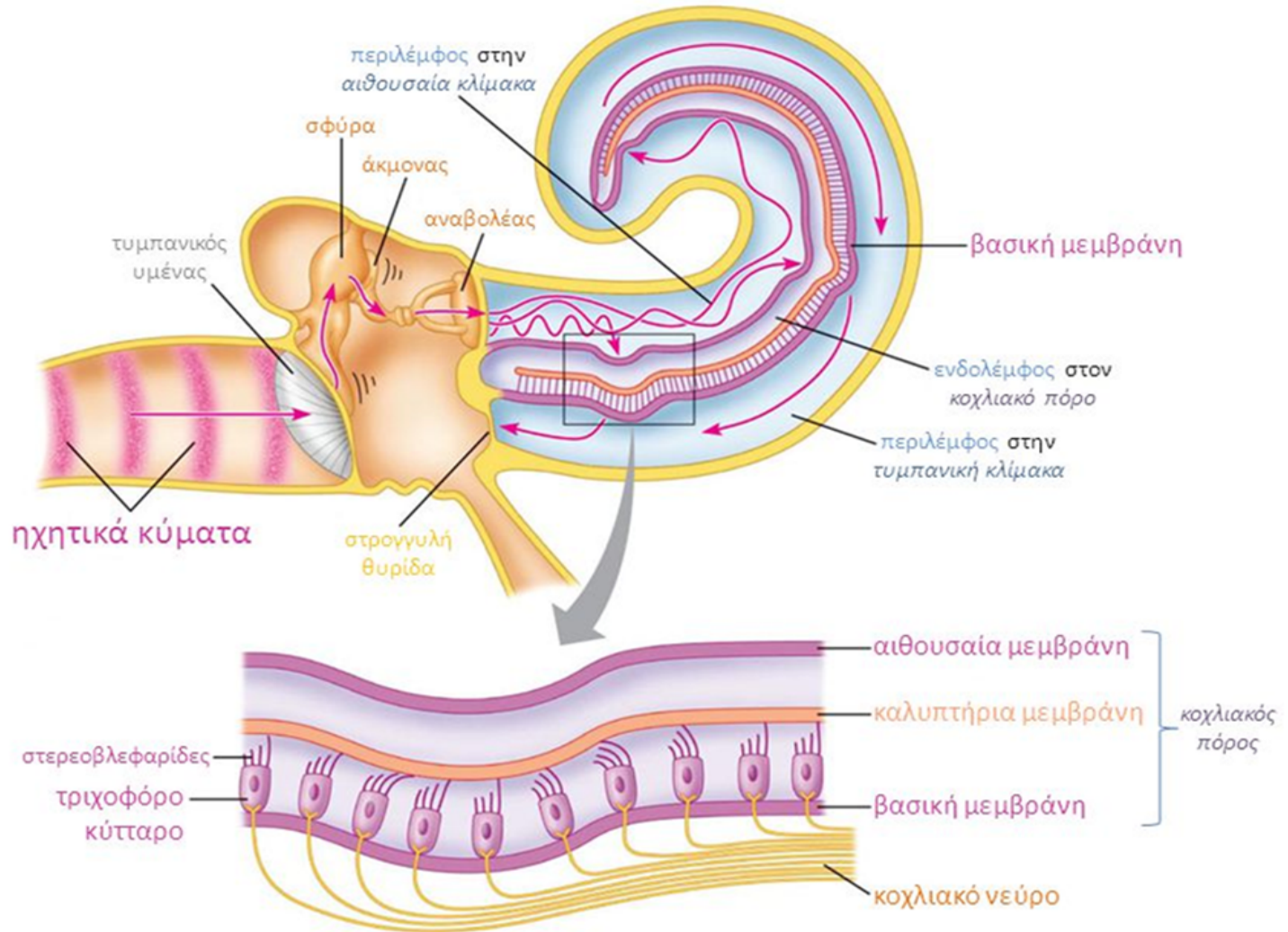


Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

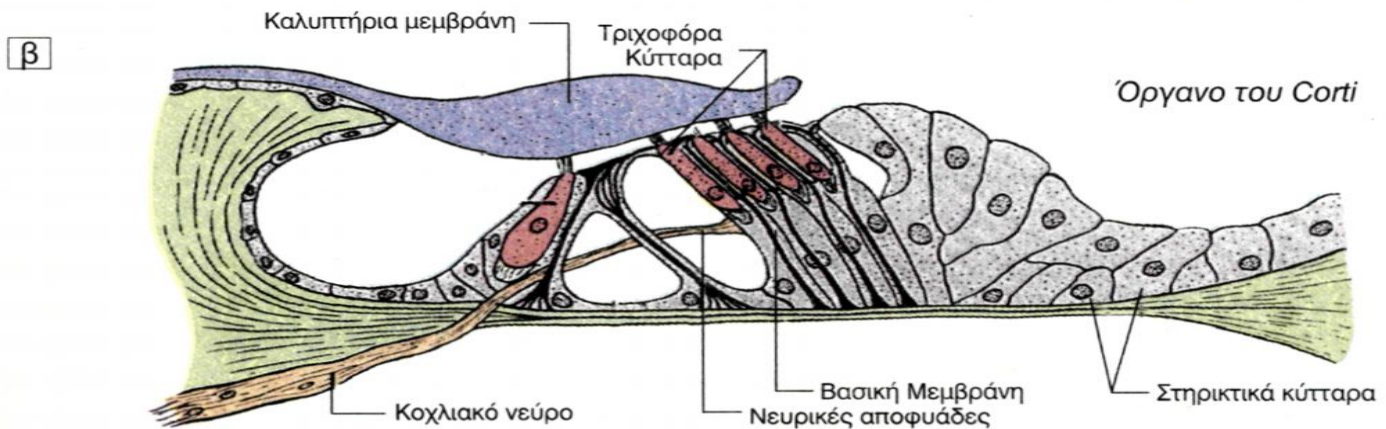
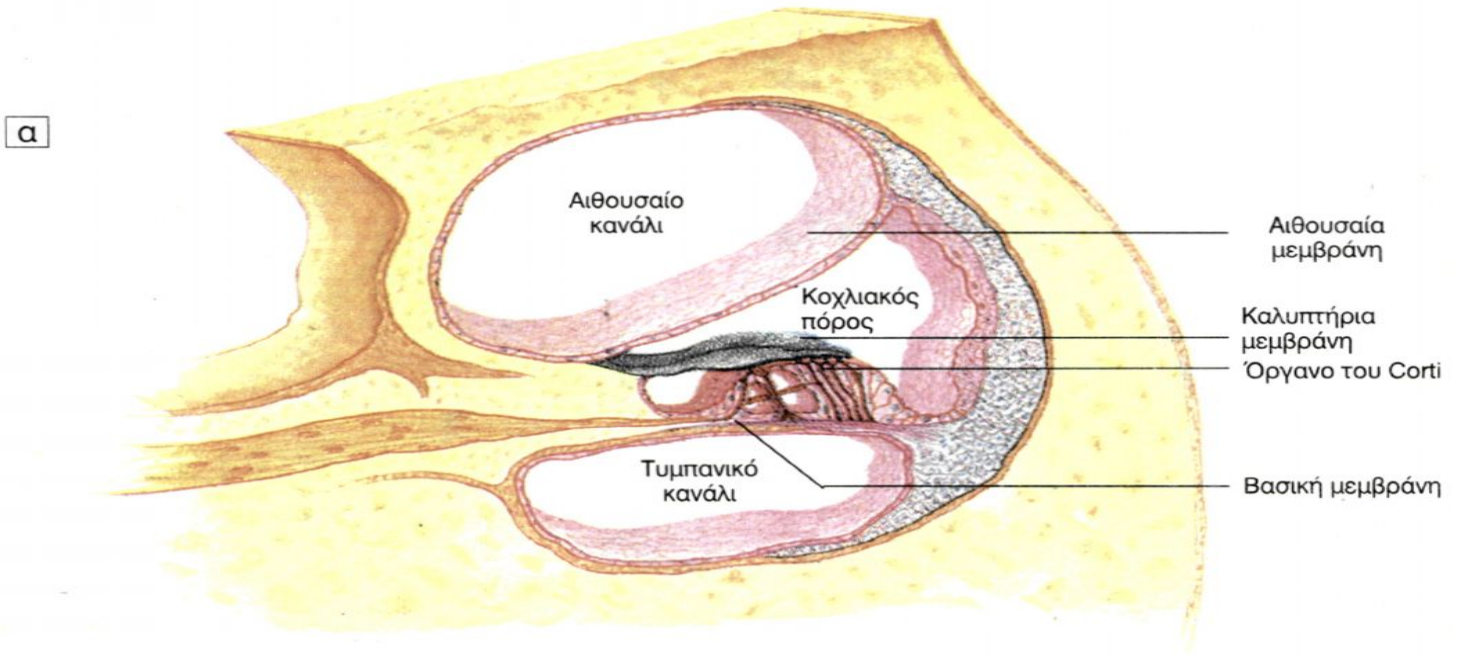
Ο Κοχλίας

- Ο Κοχλίας έχει εσωτερικά και σε όλο του το μήκος τρία κανάλια γεμάτα με υγρό:
 1. Το αιθουσαίο κανάλι (scala vestibuli) το οποίο ξεκινά από την ωοειδή θυρίδα
 2. Το τυμπανικό κανάλι (scala tympani) το οποίο ξεκινά από τον τυμπανικό θόλο και συγκεκριμένα από τη στρογγυλή θυρίδα
 3. Τον κοχλιακό πόρο (scala media) Το τυμπανικό κανάλι και ο κοχλιακός πόρος χωρίζονται με τη βασική μεμβράνη (basilar membrane).
- Το τυμπανικό κανάλι ενώνεται με το αιθουσαίο κανάλι στην κορυφή του κοχλίου (τέλος της κοχλιακής σπείρας - Helicotrema).
- Ο Κοχλιακός πόρος χωρίζεται από το αιθουσαίο κανάλι μέσω της Αιθουσαίας μεμβράνης (Reissner's membrane)

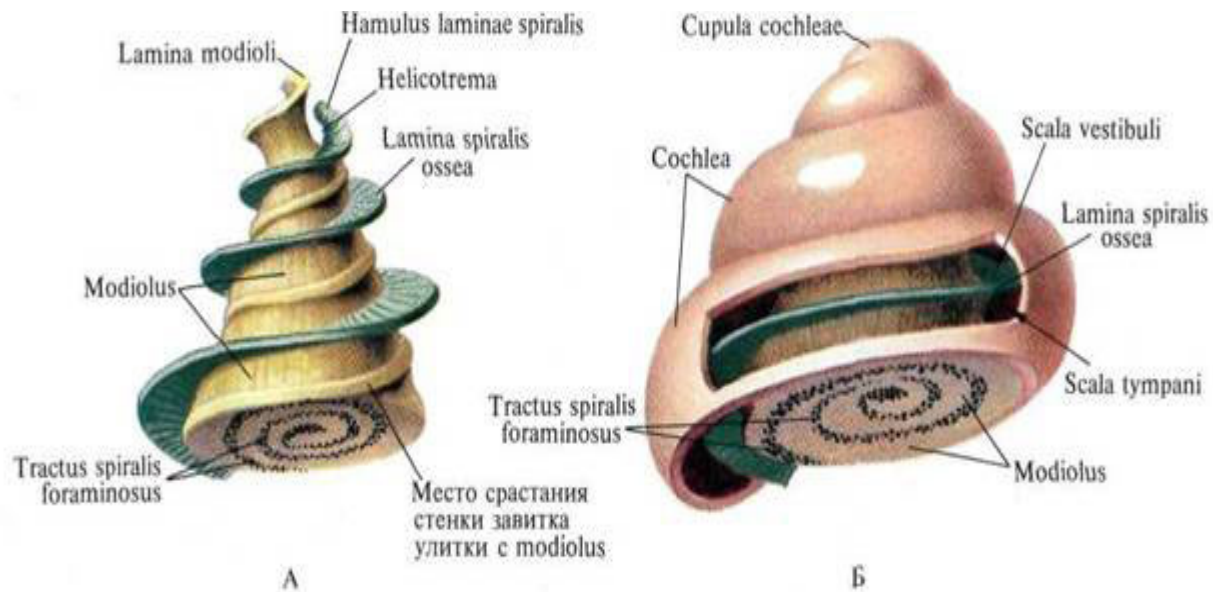
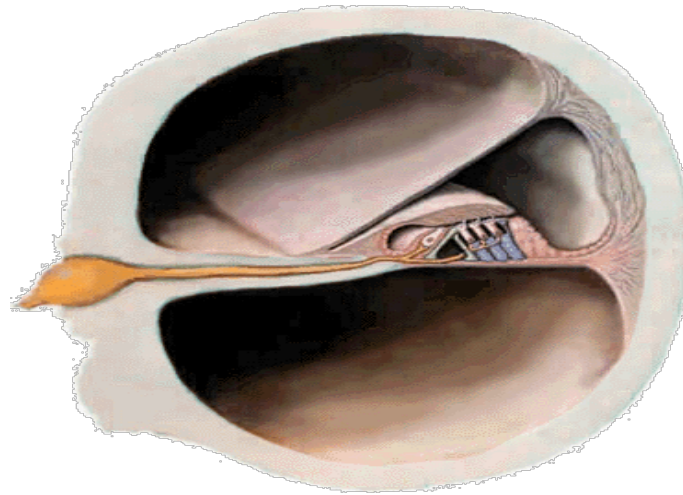
Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί Ο Κοχλίας



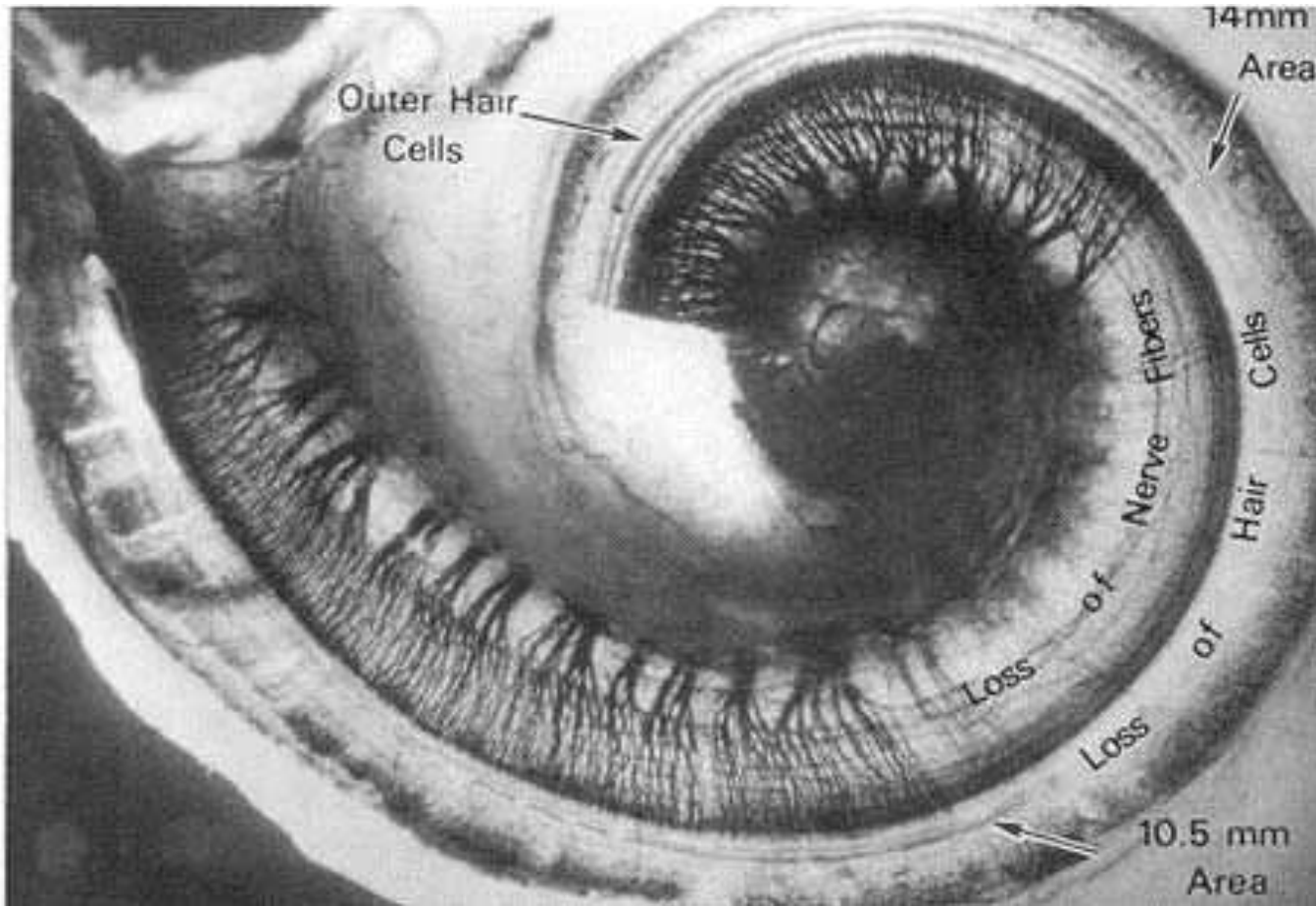
Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί Ο Κοχλίας



Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί Ο Κοχλίας



Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί Ο Κοχλίας

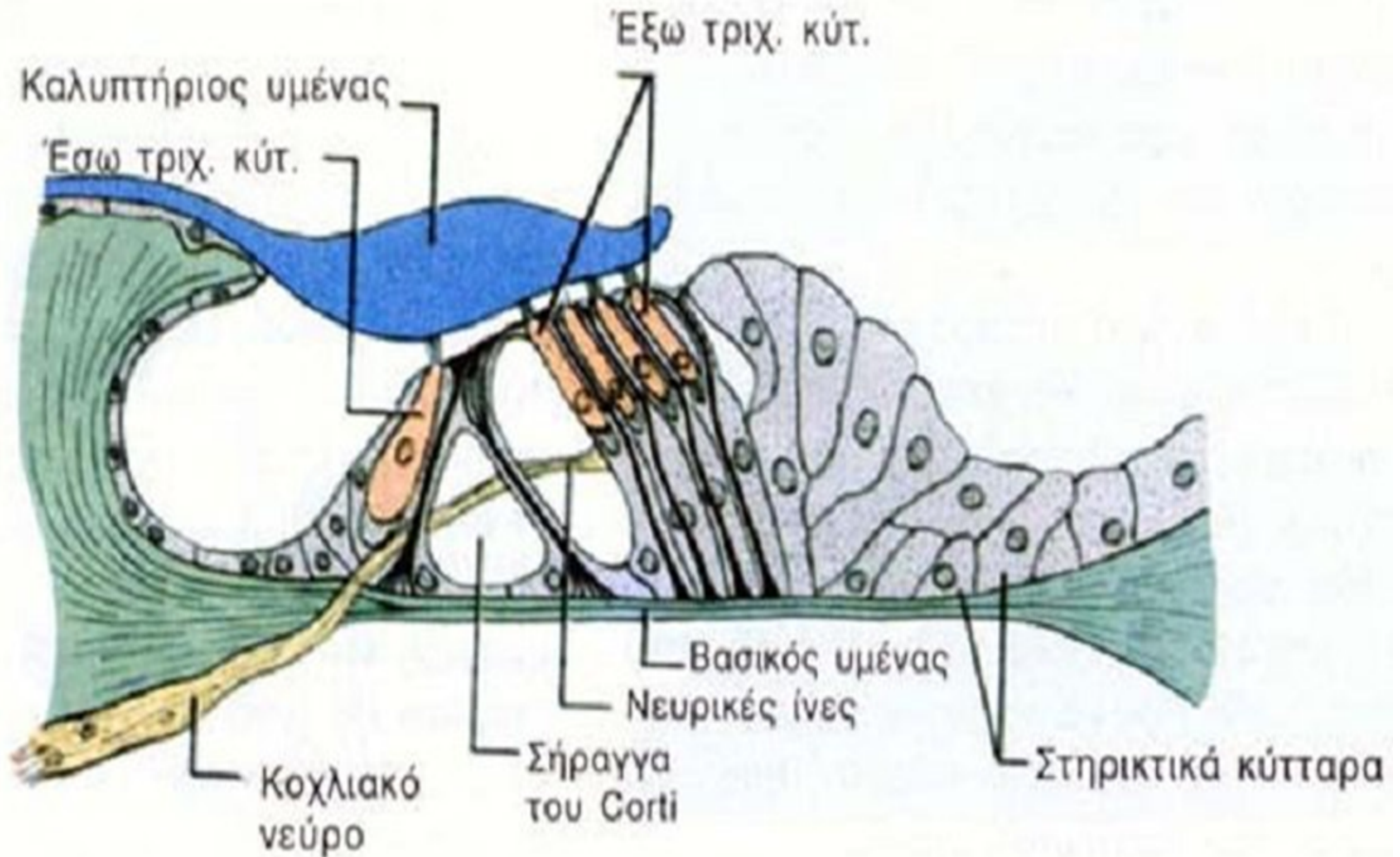


Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

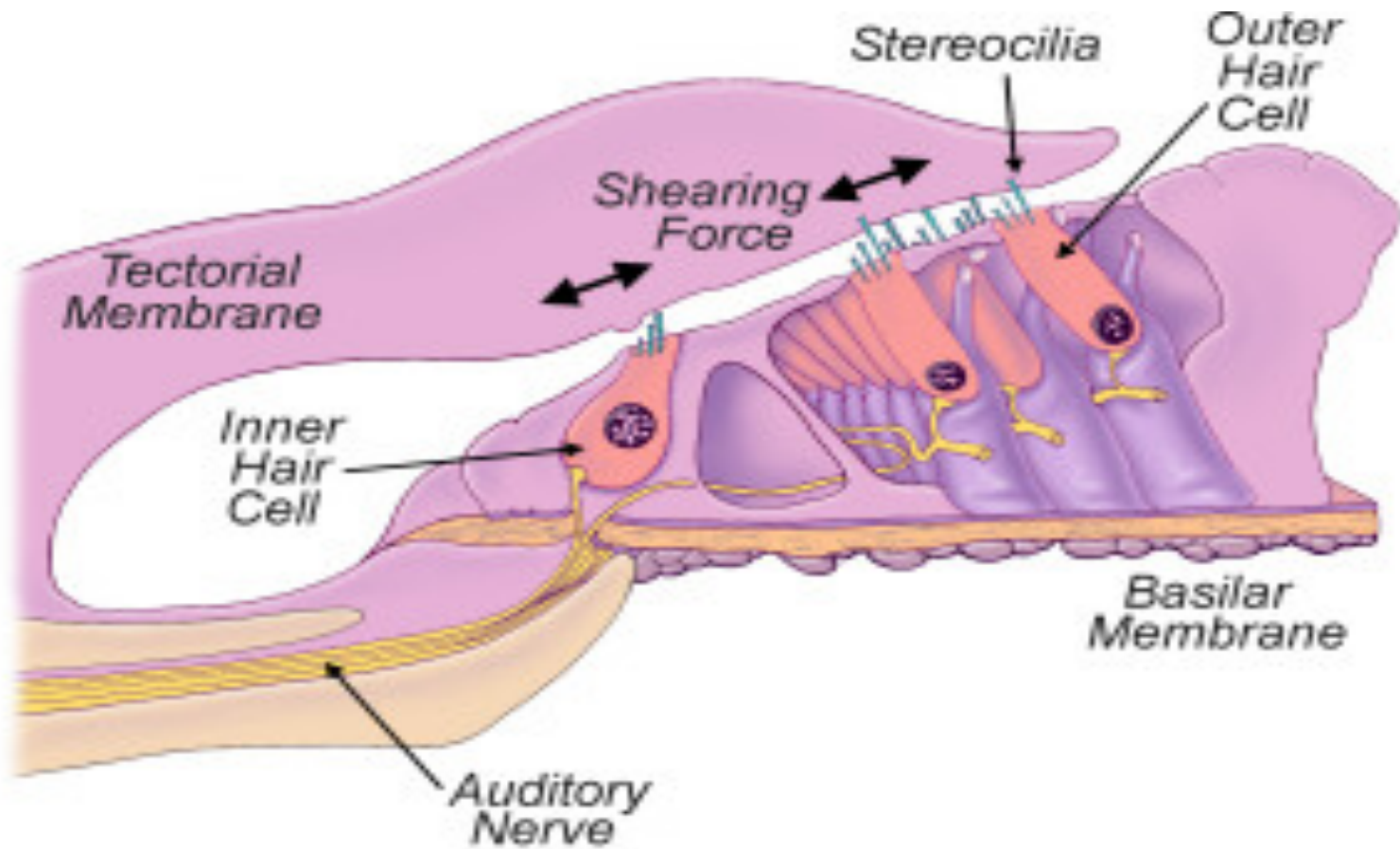
Όργανο Corti

- Το όργανο Corti αποτελεί τη βασικότερη δομική μονάδα του έσω αυτιού
- Είναι ο **‘μετατροπέας σήματος’** του αυτιού μας καθώς μετατρέπει το αρχικό **μηχανικό σήμα** (μηχανικές ταλαντώσεις) σε **ηλεκτρικό σήμα** (ηλεκτρικές ταλαντώσεις) και τέλος σε **χημικό σήμα** (έκκριση νευροδιαβιβαστών) προς διέγερση νέου ηλεκτρικού σήματος στο ακουστικό νεύρο
- Θα λέγαμε ότι το όργανο Corti είναι ένας **mechanical-to-electrical-to-chemical convertor** (MECC)

Όργανο Corti: hair cells

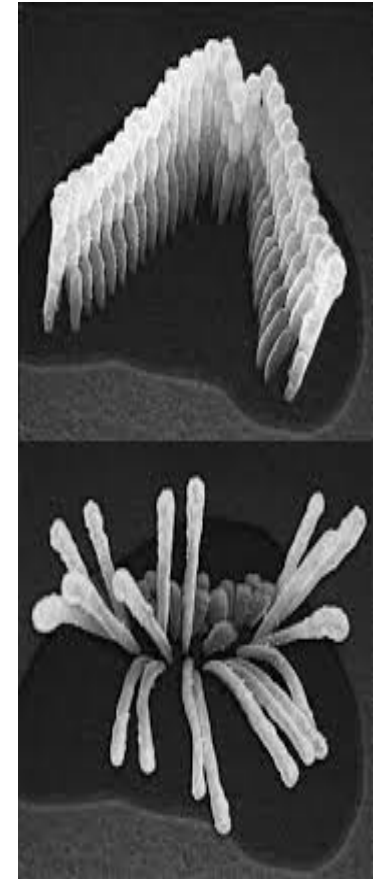
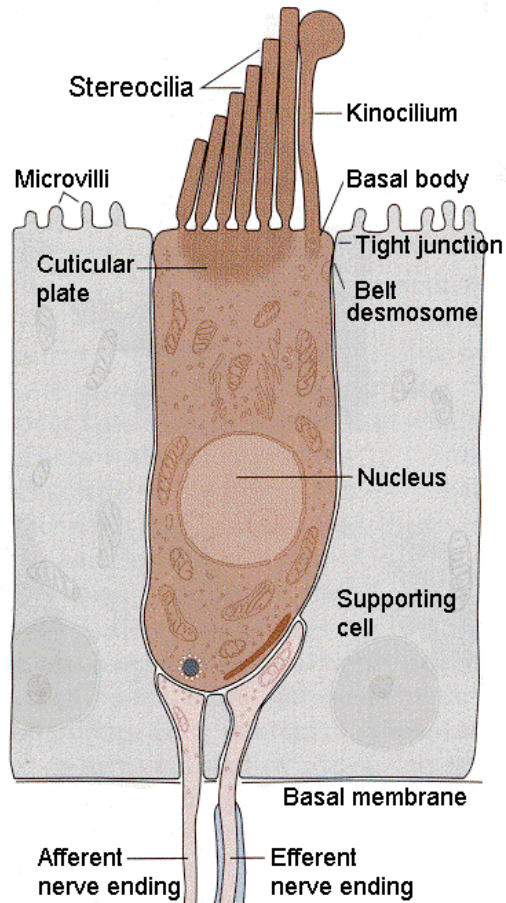


Όργανο Corti (στερεοκροσσοί-stereocilia)



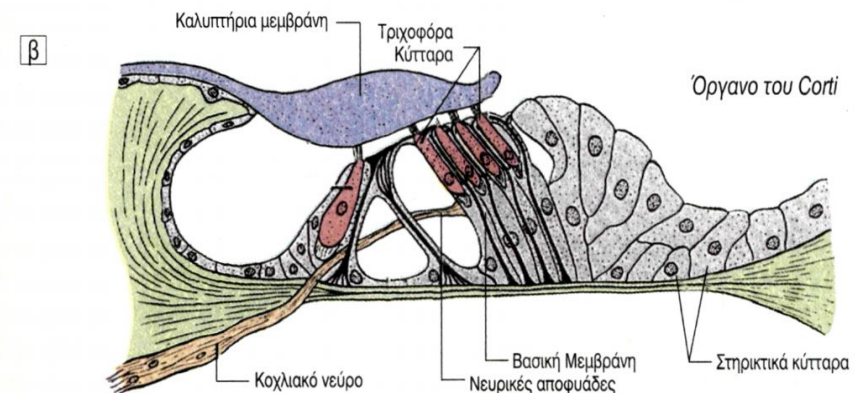
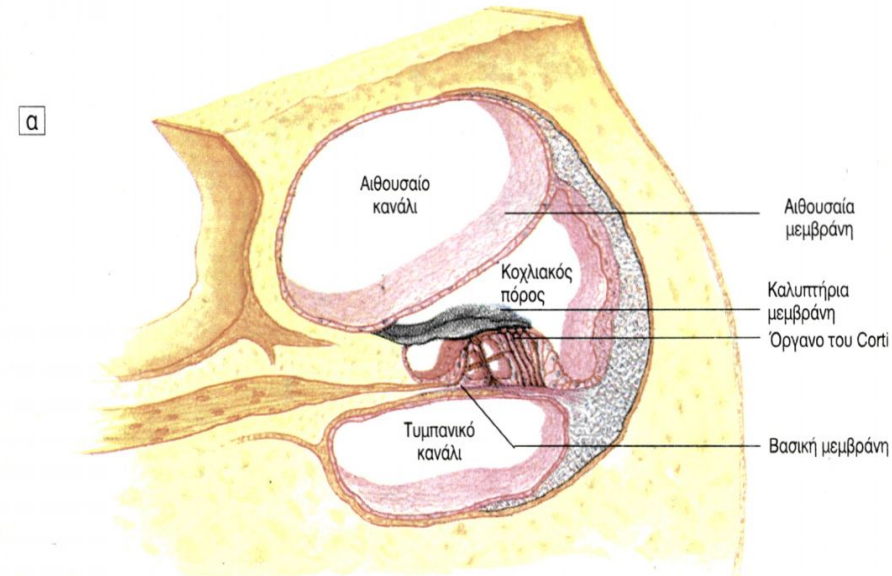
The Organ of Corti

Όργανο Corti: hair cells

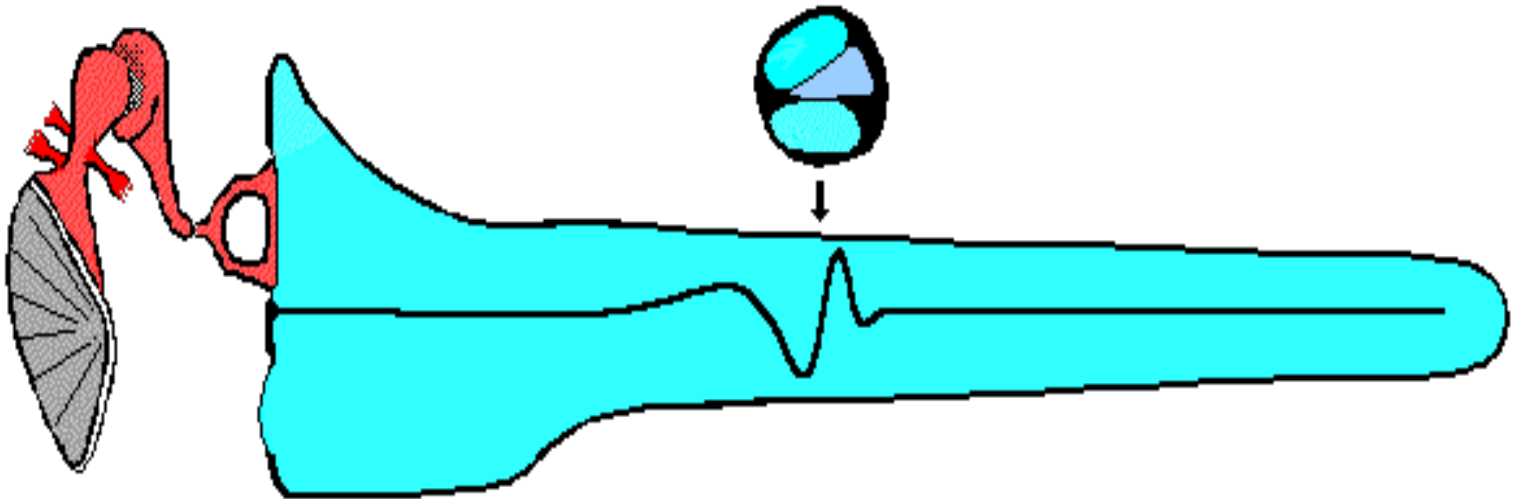


Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

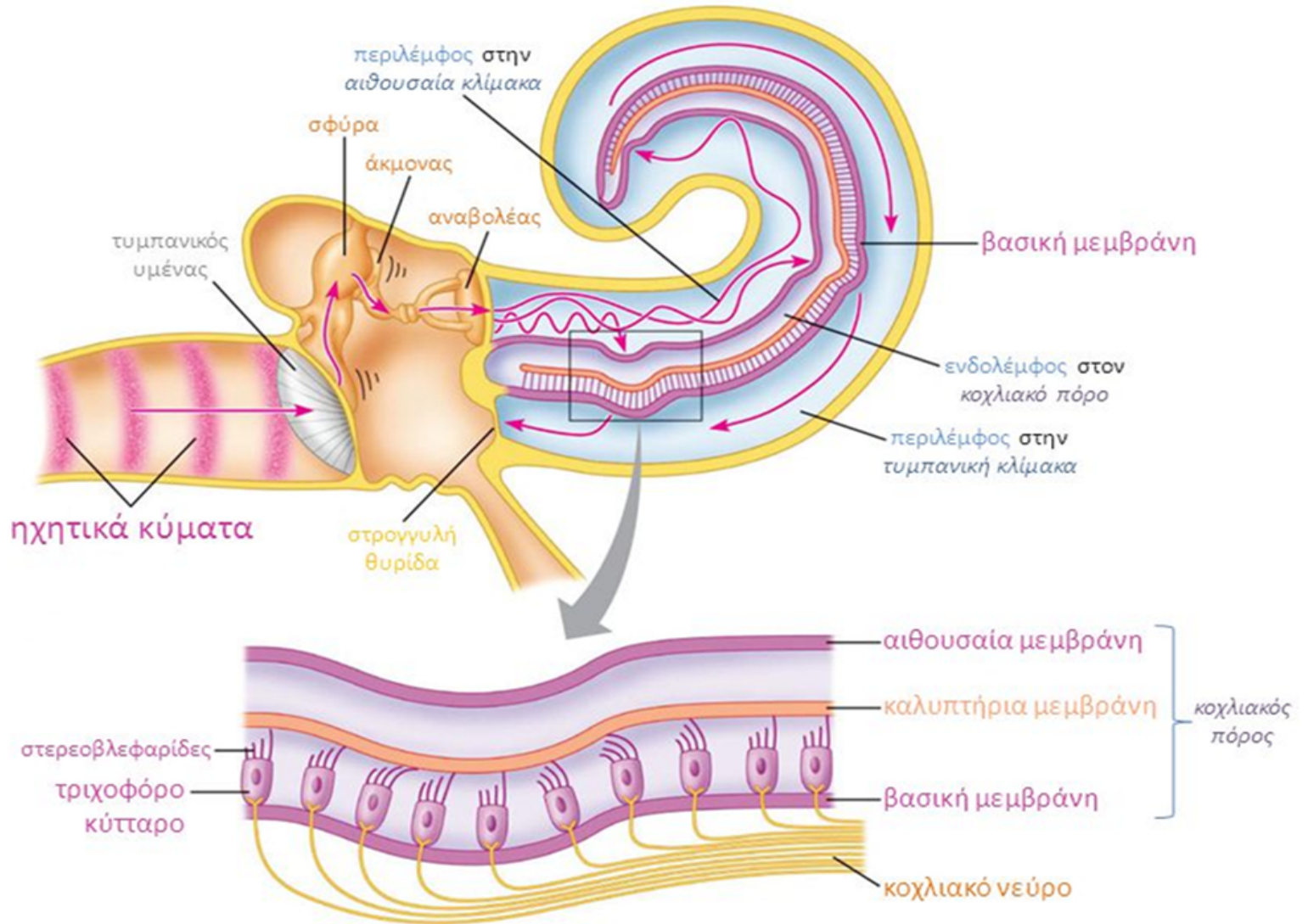
- Οι δονήσεις του τυμπανικού υμένα μεταφέρονται στα τρία οστά και μέσω του αναβολέα στη μεμβράνη της ωοειδούς θυρίδας.
- Οι δονήσεις της εν λόγω μεμβράνης προκαλούν αντίστοιχες δονήσεις στο εσωτερικό του Κοχλίου και συγκεκριμένα στο λεμφικό υγρό του αιθουσαίου καναλιού και του τυμπανικού καναλιού.
- Οι δονήσεις του λεμφικού υγρού στο τυμπανικό κανάλι προκαλούν αντίστοιχες δονήσεις στη βασική μεμβράνη, (δηλαδή στη μεμβράνη μεταξύ τυμπανικού καναλιού και του κοχλιακού πόρου).
 - Η δονούμενη βασική μεμβράνη προκαλεί ταλαντώσεις του οργάνου Corti το οποίο στηρίζεται πάνω της
- Οι δονήσεις του λεμφικού υγρού στο αιθουσαίο κανάλι προκαλούν αντίστοιχες δονήσεις στην αιθουσαία μεμβράνη (δηλαδή στη μεμβράνη μεταξύ του αιθουσαίου καναλιού και του κοχλιακού πόρου)
- Οι δονήσεις της αιθουσαίας μεμβράνης προκαλούν δονήσεις στο υγρό του κοχλιακού πόρου που με τη σειρά τους προκαλούν δονήσεις της καλυπτήρια μεμβράνης
 - Η δονούμενη καλυπτήρια μεμβράνη προκαλεί δονήσεις στις άνω άκρες των hair cells του οργάνου Corti



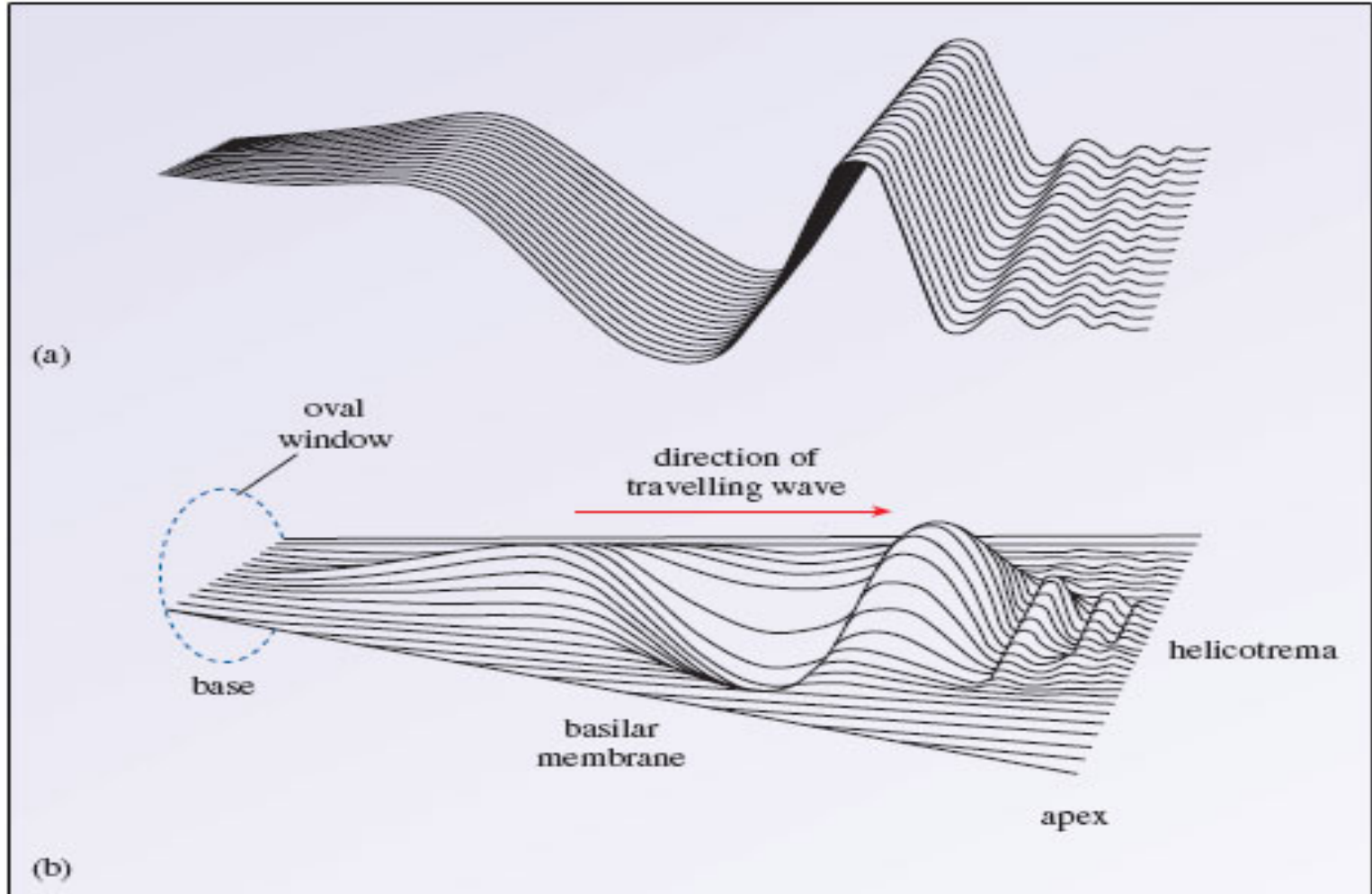
Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί



Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

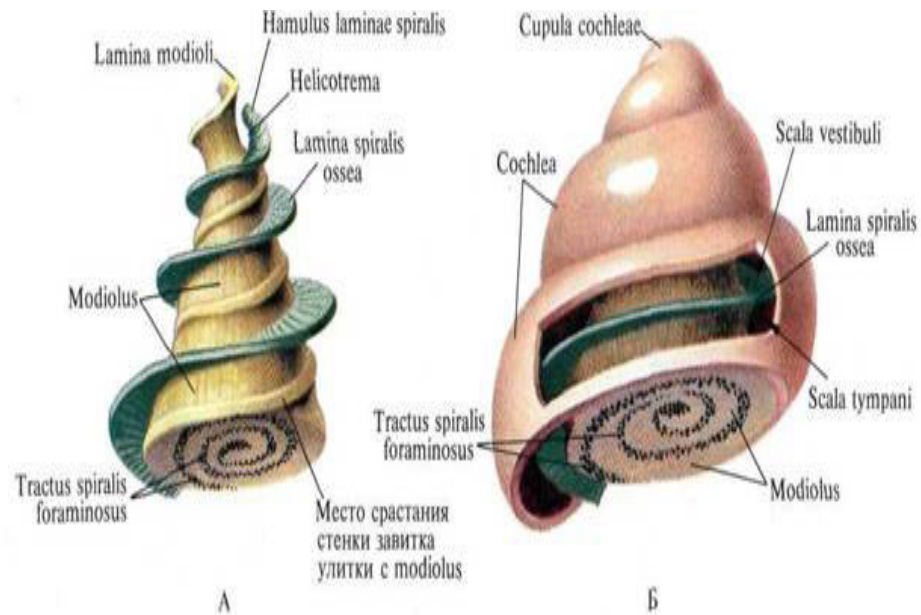


Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

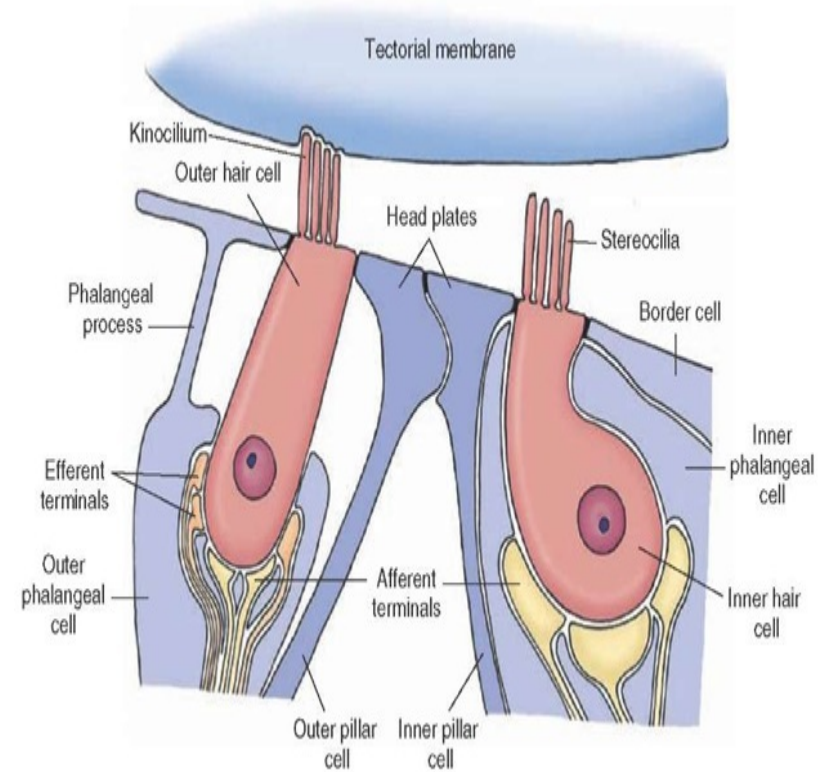
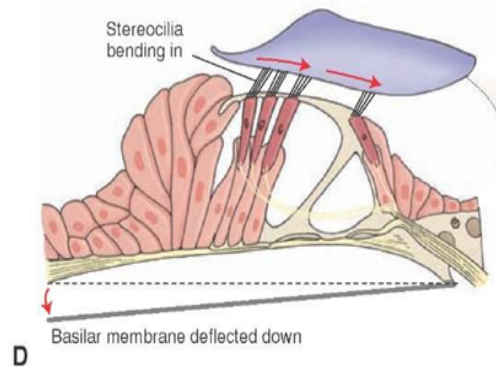
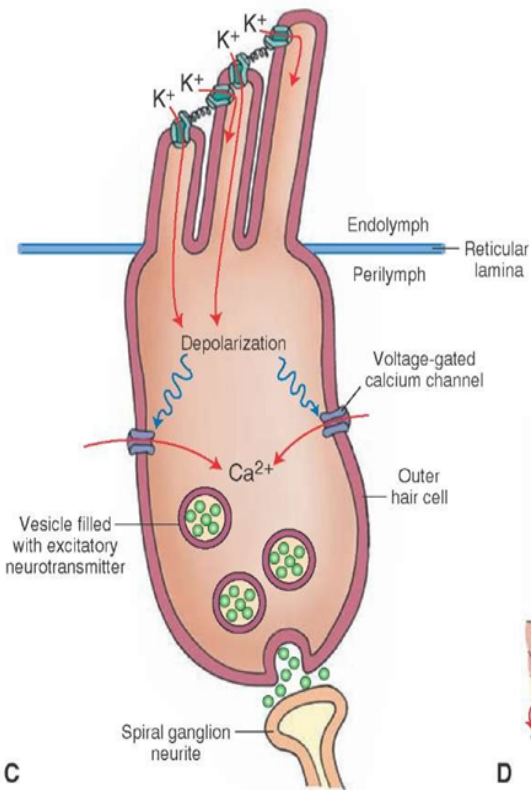
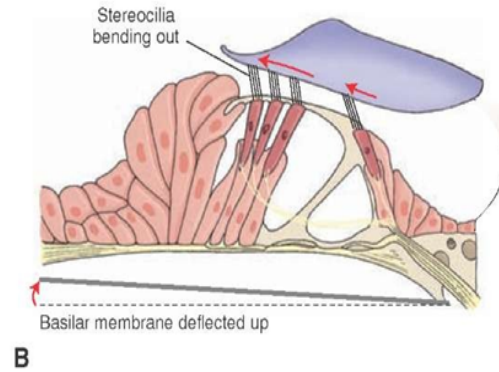
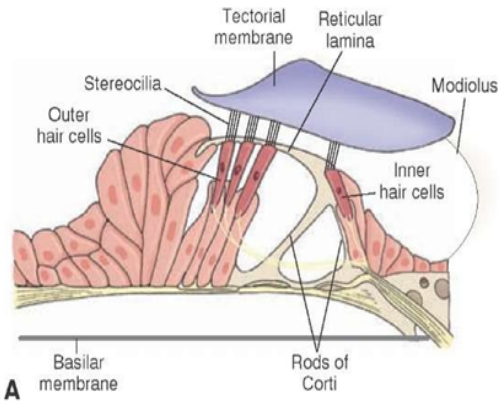


Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

- Έτσι το εκάστοτε όργανο Corti βρίσκεται να ταλαντώνεται κάθετα υπό τη διέγερση της βασικής και της καλυπτήριας μεμβράνης
- Αυτή η κάθετη ταλάντωση προκαλεί μια οριζόντια ταλάντωση στις απολήξεις των hair cells δηλαδή στα κύτταρα που αποκαλούμε 'στερεοοκροσούς'
- Οι στερεοοκροσίδες πολώνονται θετικά-αρνητικά καθώς κινούνται δεξιά-αριστερά κατά την οριζόντια ταλάντωσή τους και αυτό απελευθερώνει παλμικά ηλεκτρικά σήματα εντός των hair cells με αποτέλεσμα τα hair cells να ελευθερώνουν νευρο-διαβιβαστές (έτσι το μηχανικό σήμα γίνεται ηλεκτρικό και τέλος χημικό).
- Οι νευροδιαβιβαστές αυτοί διεγείρουν τις δενδριτικές απολήξεις των νευρώνων που βρίσκονται στο σπειροειδές έλασμα (lamina spiralis) και προκαλούν ένα νέο ηλεκτρικό σήμα (το χημικό σήμα έγινε ηλεκτρικό)
- Οι νευρώνες αυτοί διοχετεύουν το ηλεκτρικό σήμα στις απολήξεις του ακουστικού νεύρου (συγκεκριμένα στο κοχλιακό τμήμα του ακουστικού νεύρου)



μηχανικό σήμα → ηλεκτρικό σήμα → χημικό σήμα

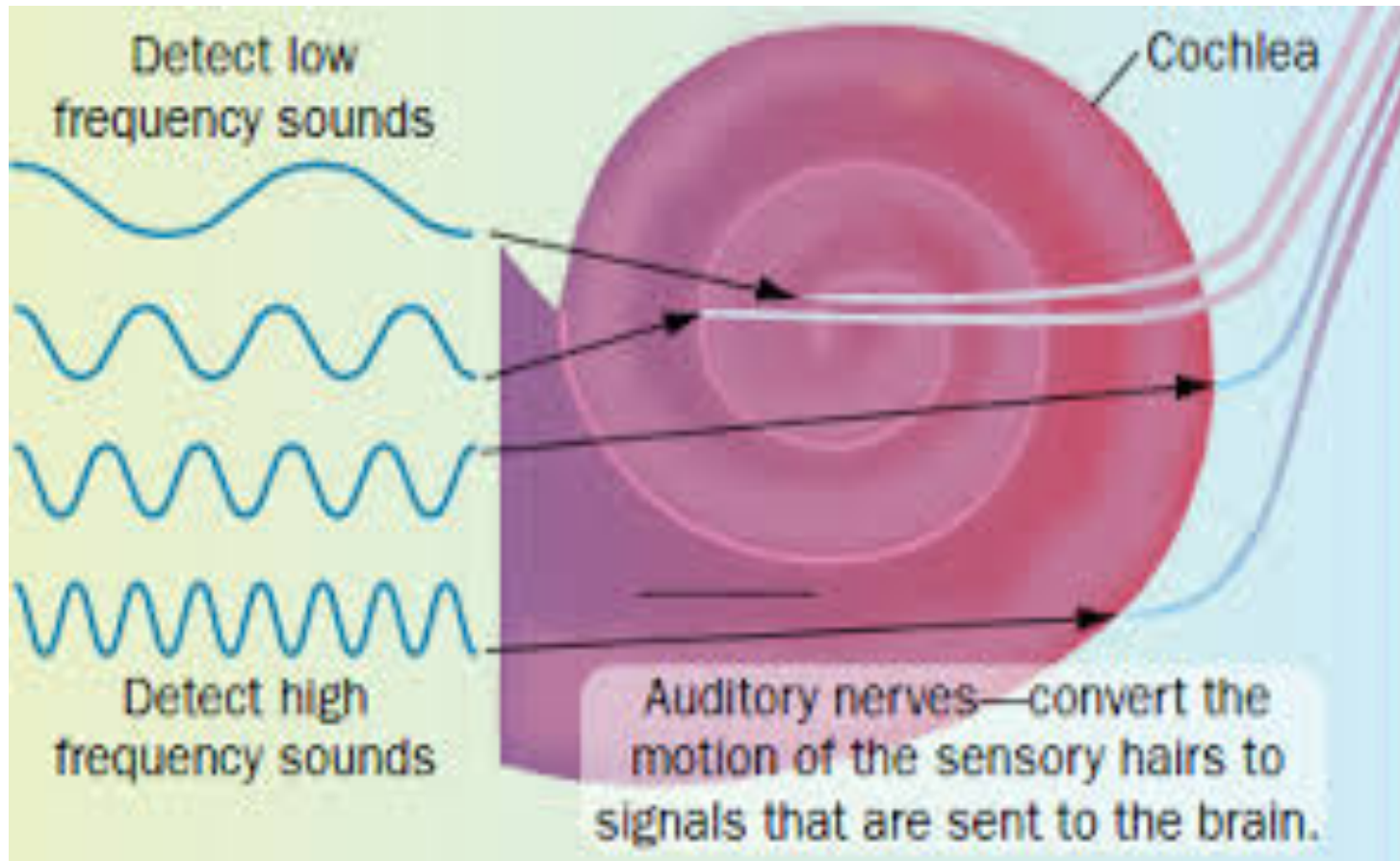


Η τονοτοπική οργάνωση της βασικής μεμβράνης

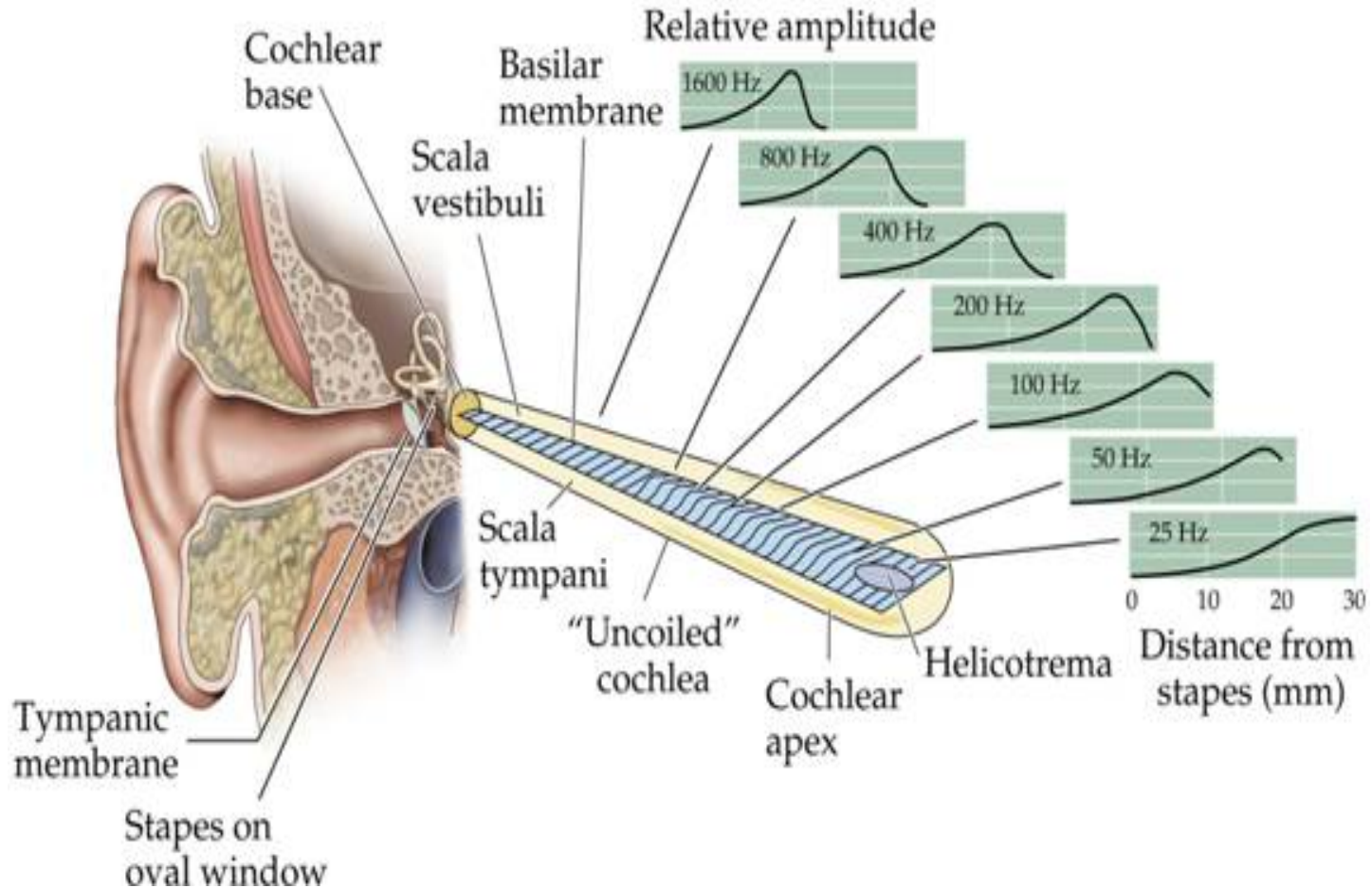
- Διαφορετικές περιοχές της μεμβράνης δείχνουν επιδεκτικότητα (ευαισθησία διέγερσης) σε διαφορετικές συχνότητες
- Τα μηχανικά χαρακτηριστικά της βασικής μεμβράνης μεταβάλλονται κατά μήκος του Κοχλίου:
 - είναι δύσκαμπτη, στενή και παχιά στη βάση του κοχλίου. Επομένως είναι επιδεκτική στις υψηλές συχνότητες (συντονίζεται περίπου στα 330Hz –χορδή του Mi στην κιθάρα)
 - Είναι εύκαμπτη, φαρδιά και λεπτή στην κορυφή του κοχλίου. Επομένως είναι επιδεκτική στις χαμηλές συχνότητες (συντονίζεται περίπου στα 82Hz)

Εν γένει, καθώς μηχανικά κύματα διαφορετικών συχνοτήτων διαδίδονται κατά μήκος του Κοχλίου, διαφορετικά τμήματα της βασικής μεμβράνης συντονίζονται και ταλαντώνονται με μέγιστο πλάτος

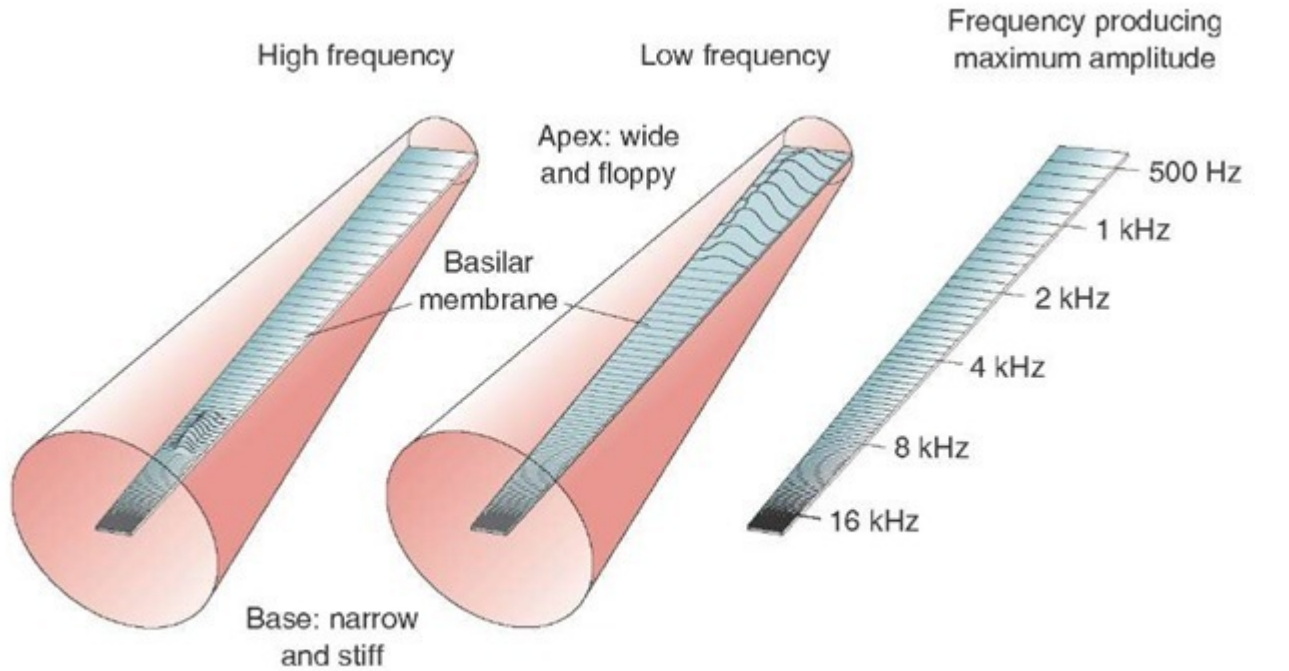
Η τονοτοπική οργάνωση της βασικής μεμβράνης



Η τονοτοπική οργάνωση της βασικής μεμβράνης



Η τονοτοπική οργάνωση της βασικής μεμβράνης



125 250 500 1000 2000 4000 8000 CF (Hz)

Low frequency
apical region of
basilar membrane

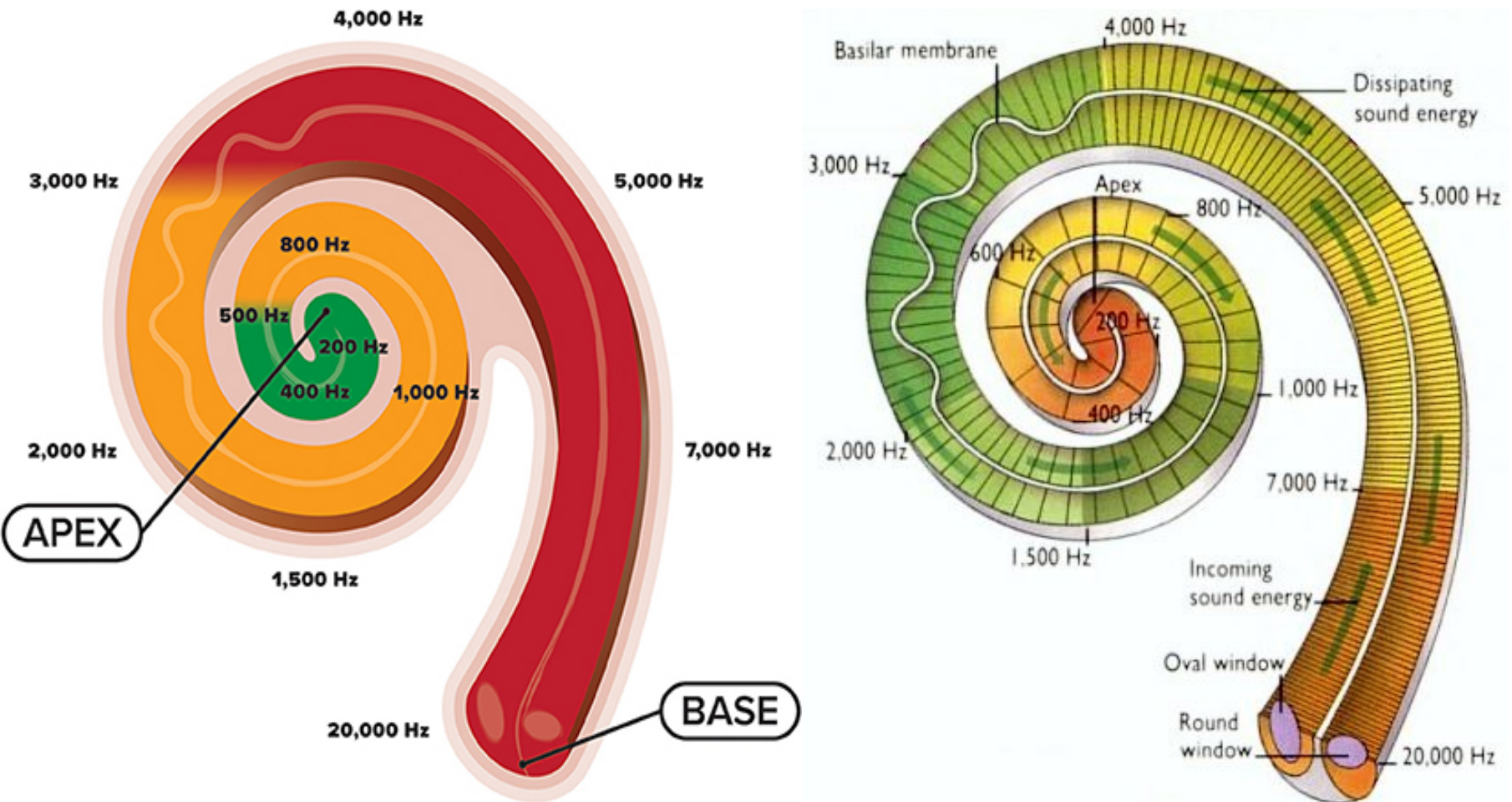
High frequency
basal region



Electrode signalling information from 125 to 8000 Hz

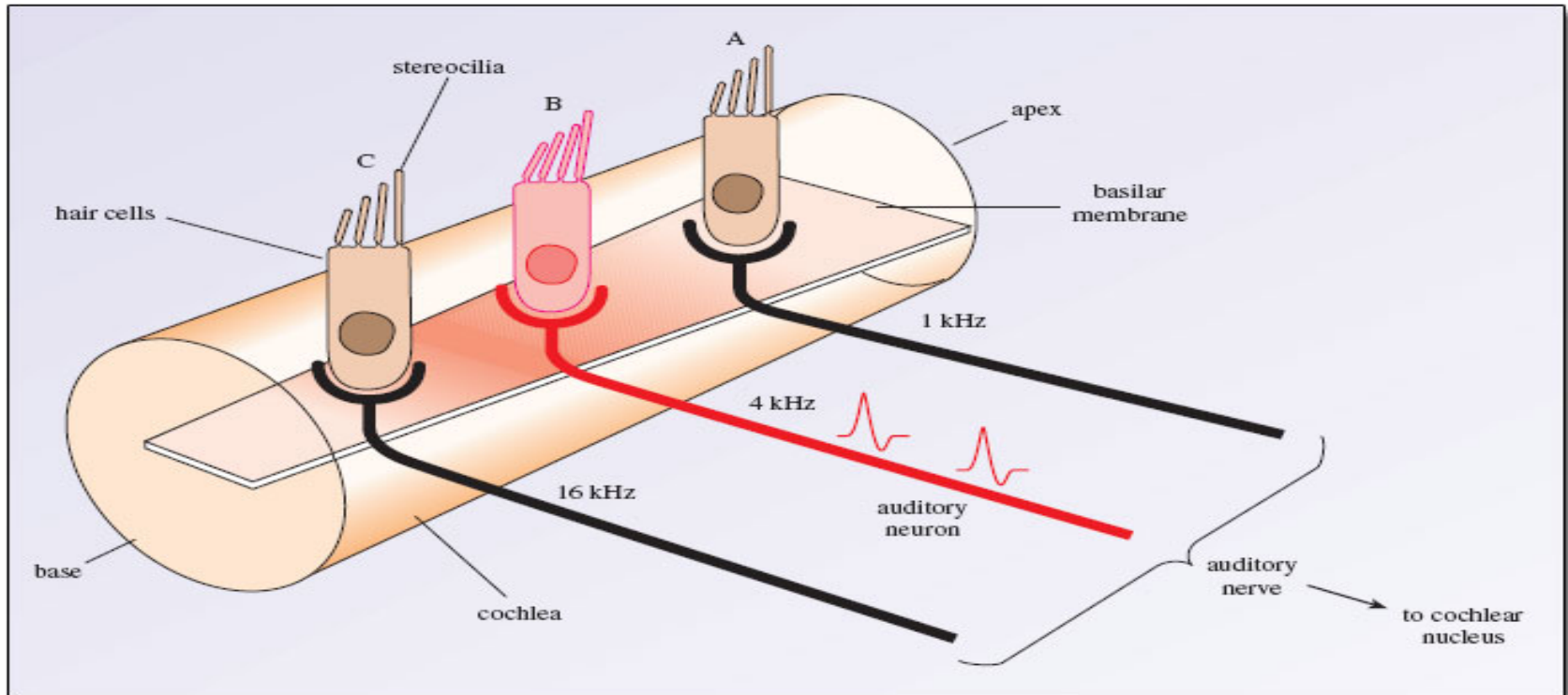
May only be inserted as deep as 1000 Hz place

Η τονοτοπική οργάνωση της βασικής μεμβράνης



Η τονοτοπική οργάνωση των hair cells

- Η τονοτοπική οργάνωση της βασικής μεμβράνης μεταφράζεται και σε συχνοτική εξειδίκευση των hair cells καθώς αναλόγως συχνότητας πτυχώνεται περισσότερο και διαφορετικό μέρος της μεμβράνης, επομένως διεγείρονται περισσότερο τα hair cells που βρίσκονται ακριβώς πάνω από αυτό το μέρος

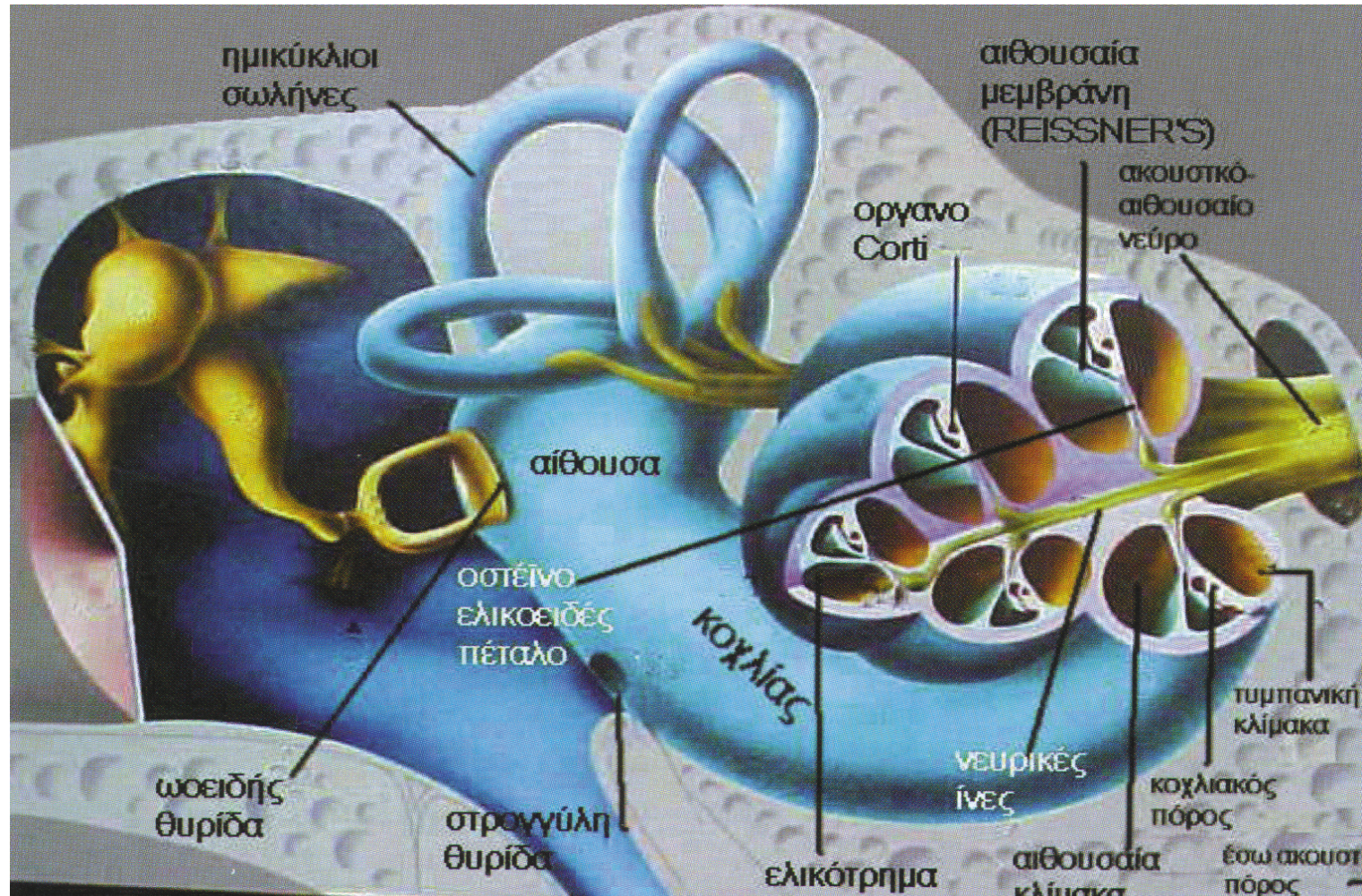


Σύλληψη ή κατασκευή;

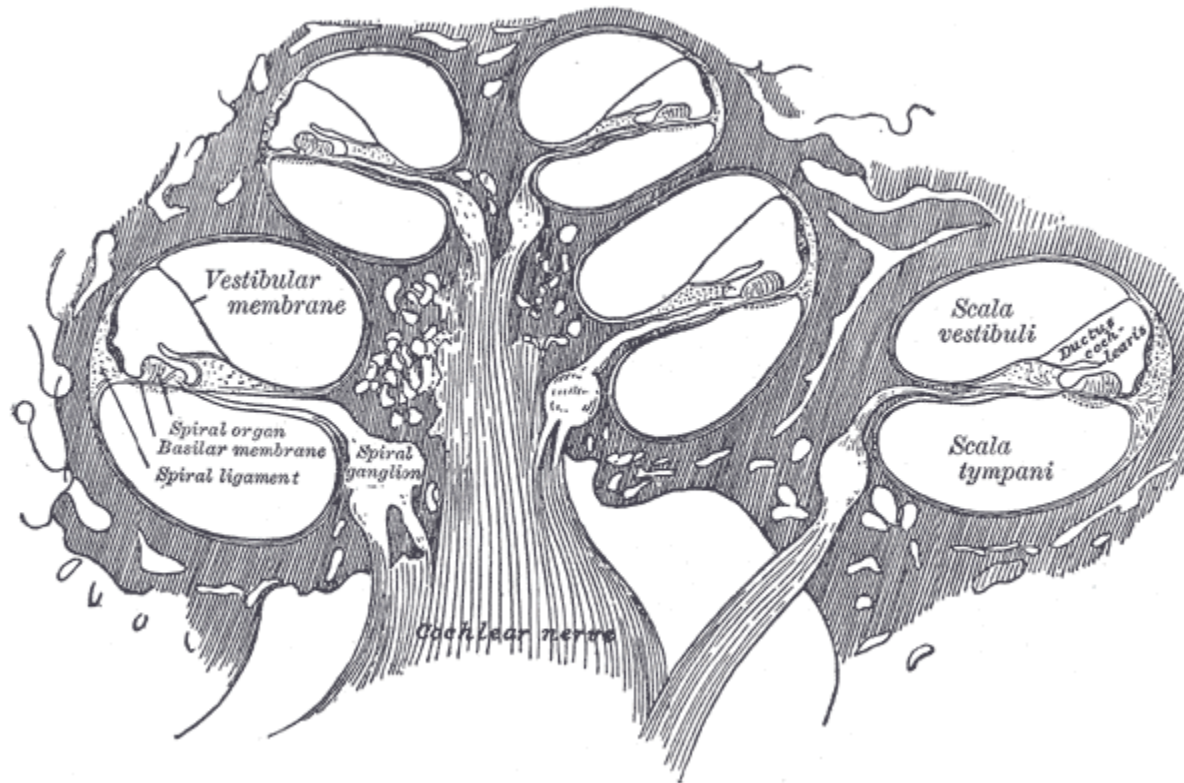
- Κατά τη διέγερσή τους τα hair cells μεταβάλλουν το μήκος τους.
- Αυτή είναι μια διαδικασία που δεν εξαρτάται μόνο από το εξωτερικό stimulus (ηχητικά κύματα που φτάνουν στα hair cells ως μηχανικά) αλλά επηρεάζεται και από εγκεφαλικά σήματα
- Συνεπώς η δυναμική του Κοχλίου επηρεάζεται έντονα από τον εγκέφαλο
- Η ακοή είναι μια αμφίδρομη διεργασία, τόσο down-up όσο και up-down.

Η ακουστική εικόνα δε συλλαμβάνεται απλώς αλλά μάλλον κατασκευάζεται

Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί Ο Κοχλίας (κοχλιακό - αιθουσαίο νεύρο)

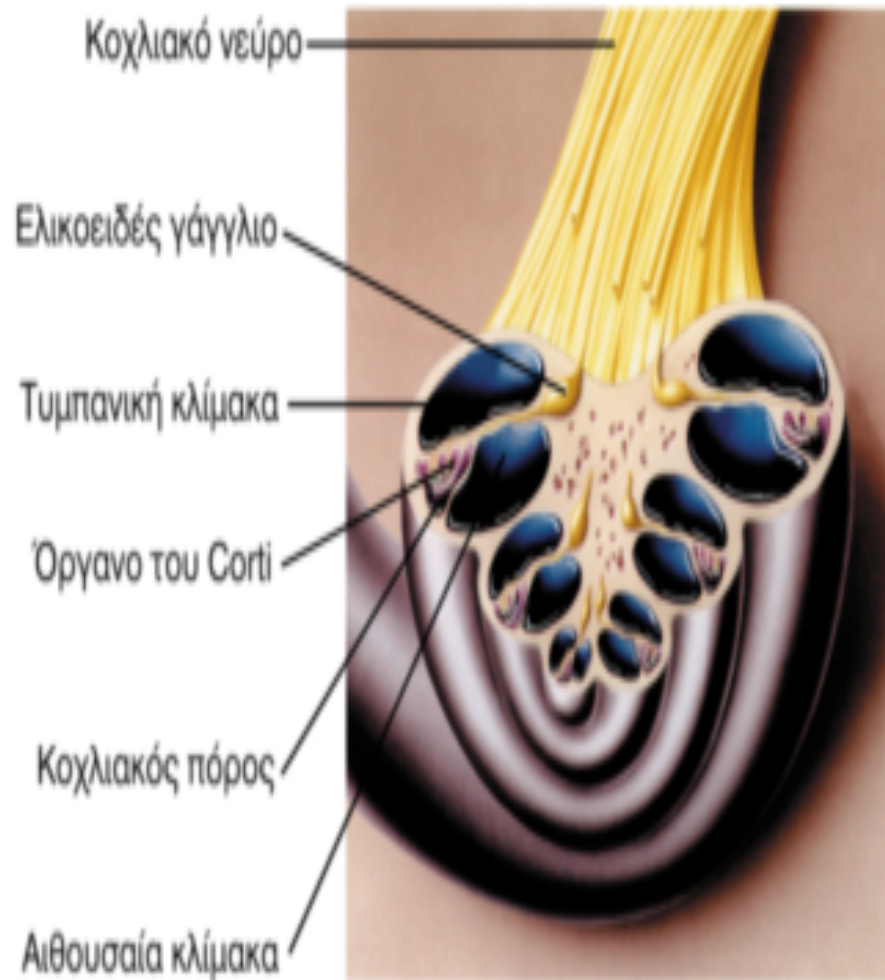


Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί Ο Κοχλίας (κοχλιακό νεύρο)



Ανατομία αυτιού: Το έσω αυτί

Ο Κοχλίας (κοχλιακό νεύρο)



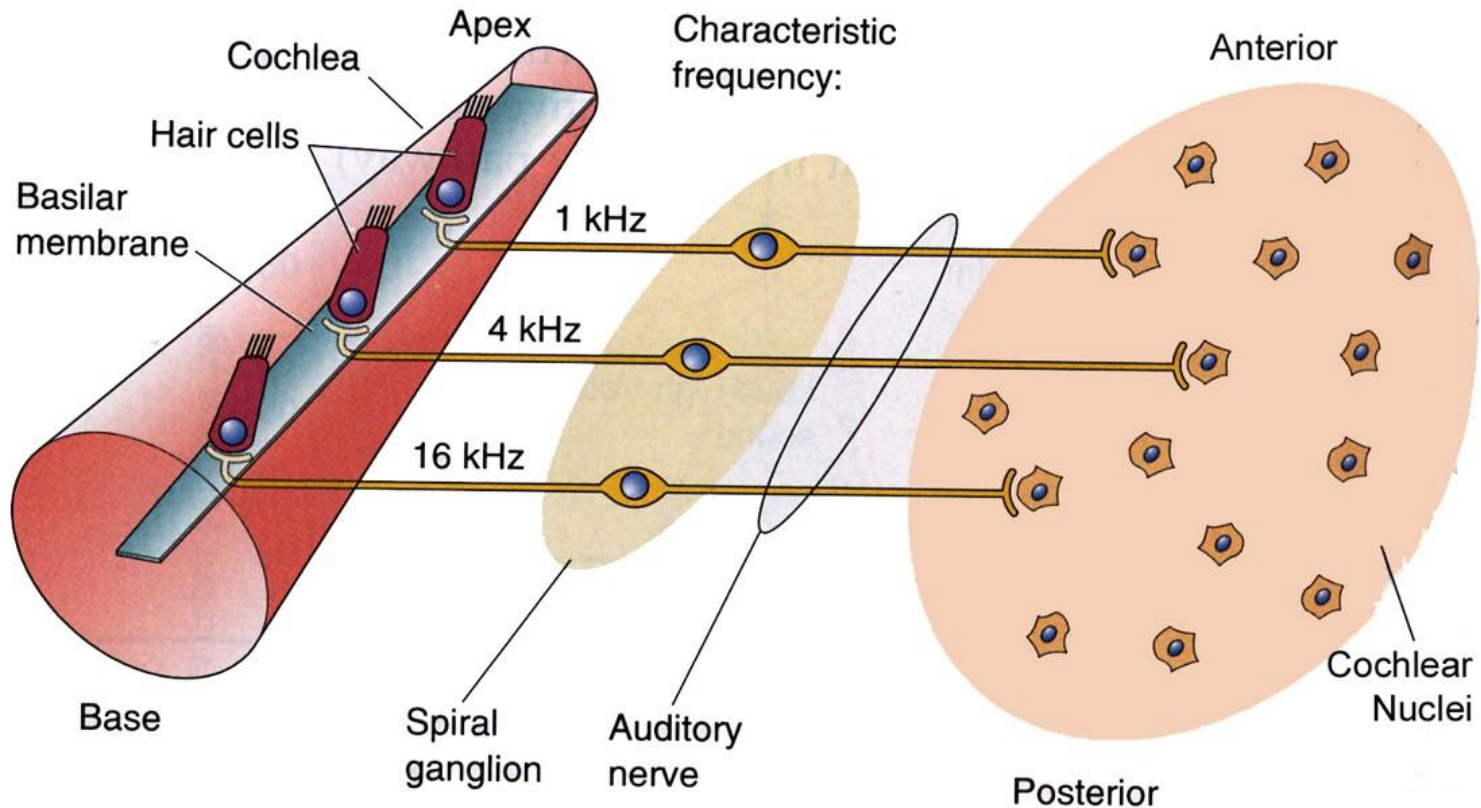
Auditory nerve-pathway

- Η τονοτοπική οργάνωση των hair cells μεταφράζεται και σε συχνοτική εξειδίκευση των νευρικών ινών δια των οποίων μεταδίδεται το ακουστικό σήμα από το έσω αυτί στον εγκέφαλο
- Δια του ακουστικού νεύρου (κοχλιακού και αιθουσαίου) το ακουστικό σήμα φτάνει αρχικά στα κάτω διδύμια (inferior coliculi) του τετράδυμου πετάλου (tectum) στο εγκεφαλικό στέλεχος
- Ακολούθως προωθείται στο έσω γονατώδες σώμα (medial geniculate body) του Θαλάμου και τέλος φτάνει στον ακουστικό φλοιό (auditory cortex)
- Εξαίρεση αποτελούν
 - 1^{ον} κάποιος από τους άξονες του ακουστικού νεύρου οι οποίοι οδηγούνται στην Αμυγδαλή (LeDoux et al. 1990, 2000) και σχετίζονται με την έγερση αμυντικής συμπεριφοράς από ηχητικά 'σήματα κινδύνου' (Brandao et al. 1998)
 - 2^{ον} άλλοι άξονες που οδηγούνται στον κινητικό φλοιό. Πιθανολογείται ότι εδώ εδράζεται η δυνατότητα της μουσικής να έχει αναζωογονητικές επιδράσεις έναντι κινητικών προβλημάτων αλλά και η τάση μας να κινούμαστε ρυθμικά όταν ακούμε μουσική (Οι Zener & Eerola, 2010, το έχουν εντοπίσει σε βρέφη)

Auditory nerve-pathway: pitch perception

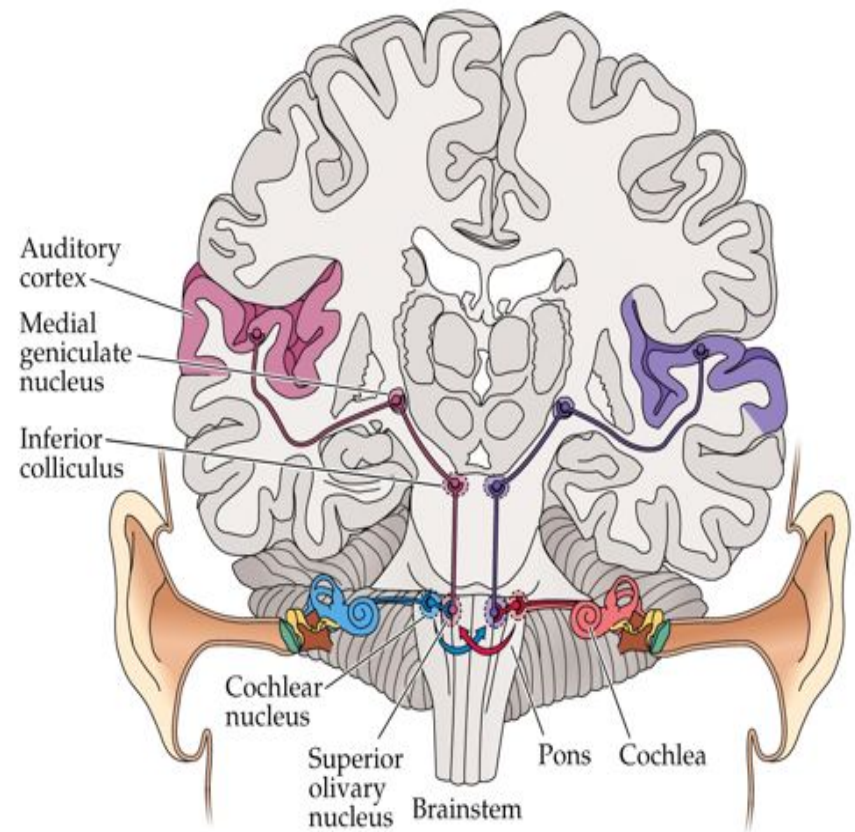
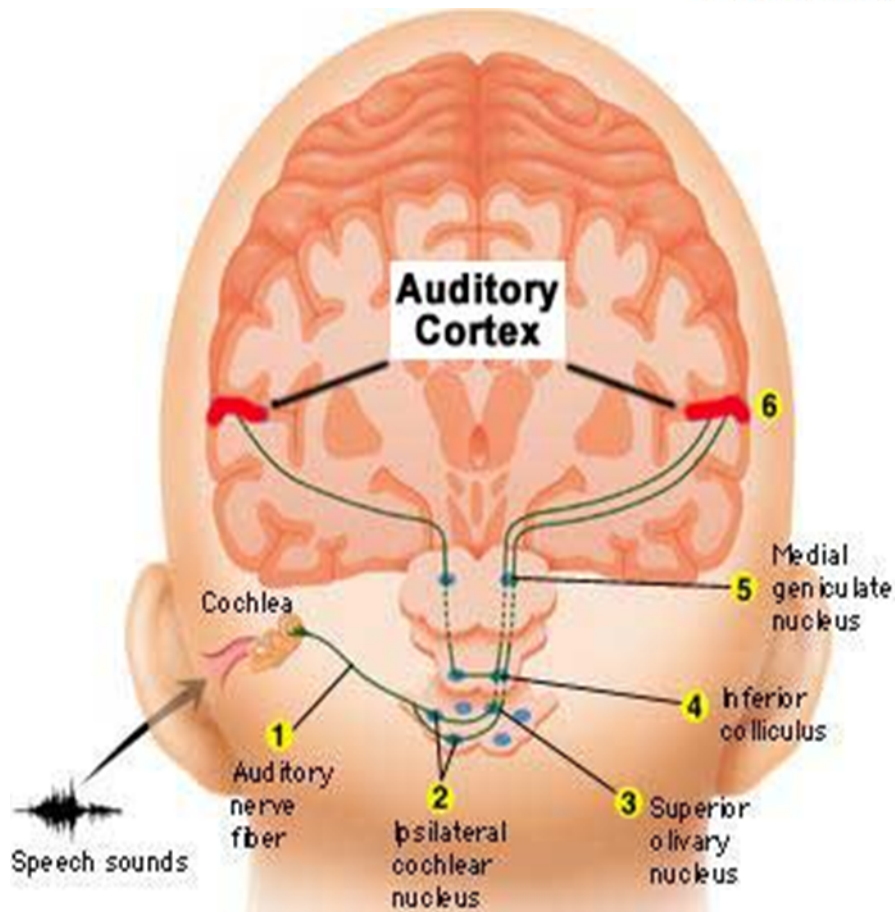
- Κατά την σύνθεση της 'ακουστικής εικόνας' ο εγκέφαλος χρησιμοποιεί τόσο **χωρική πληροφορία** (από τη βασική μεμβράνη που είναι τονοτοπικά οργανωμένη) όσο και **χρονική πληροφορία** (συχνότητα των ταλαντώσεων της βασικής μεμβράνης-firing patterns)
- Το **pitch perception** επιτυγχάνεται σε σημαντικό βαθμό από το temporal coding που επιτελείται από τους νευρώνες του **κάτω διδυμίου**, του **ακουστικού φλοιού** αλλά και **οπίσθιου cochlear nucleus** (κοχλιακός νευρικός πυρήνας: κόμβος στον οποίο όλα τα νήματα του ακουστικού νεύρου προερχόμενα από τον κοχλία σχηματίζουν τις πρώτες μεταξύ τους συνάψεις)

Σύνδεση hair cells με τον κοχλιακό πυρήνα

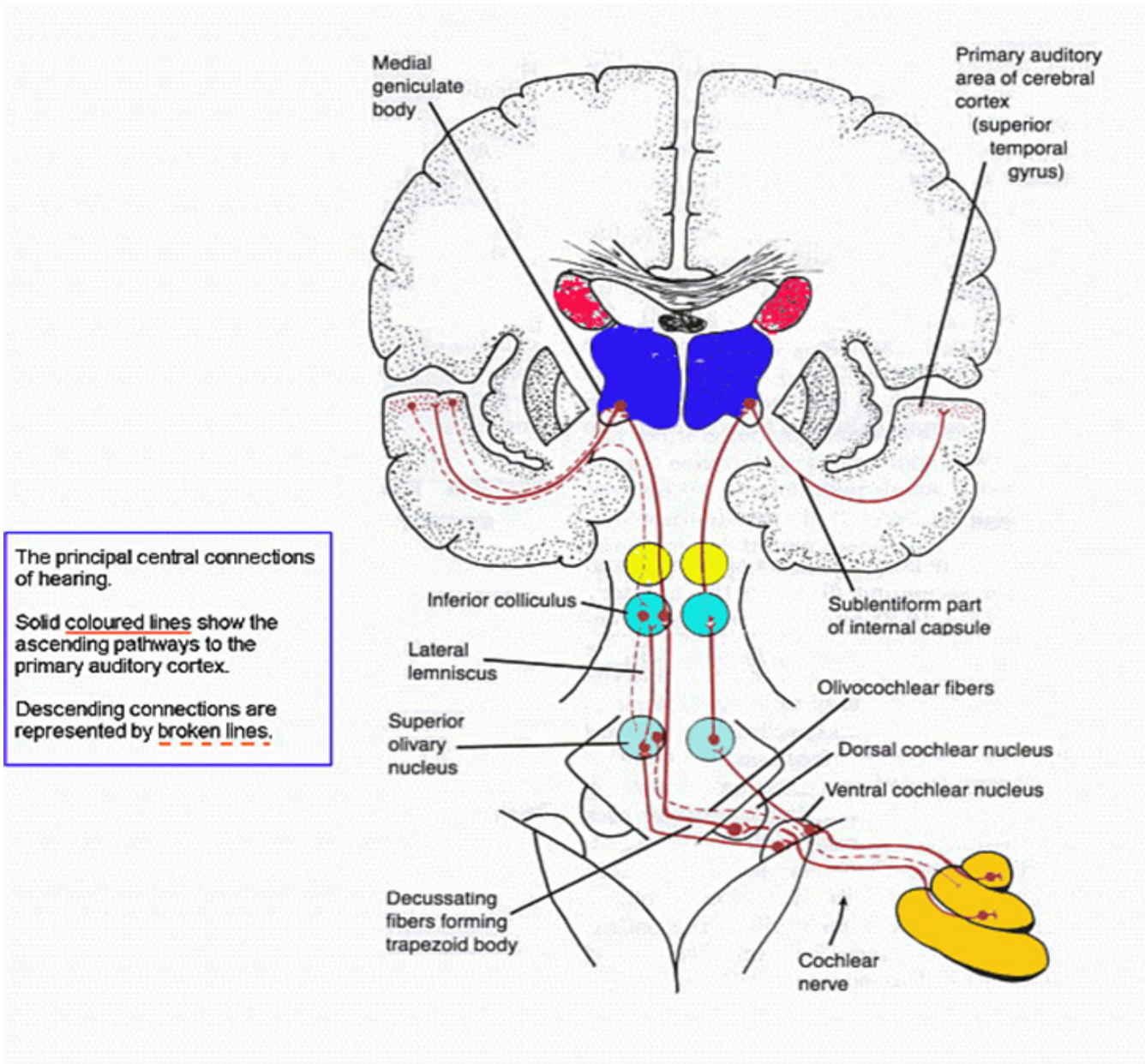


Auditory nerve pathway

Ascending auditory pathways

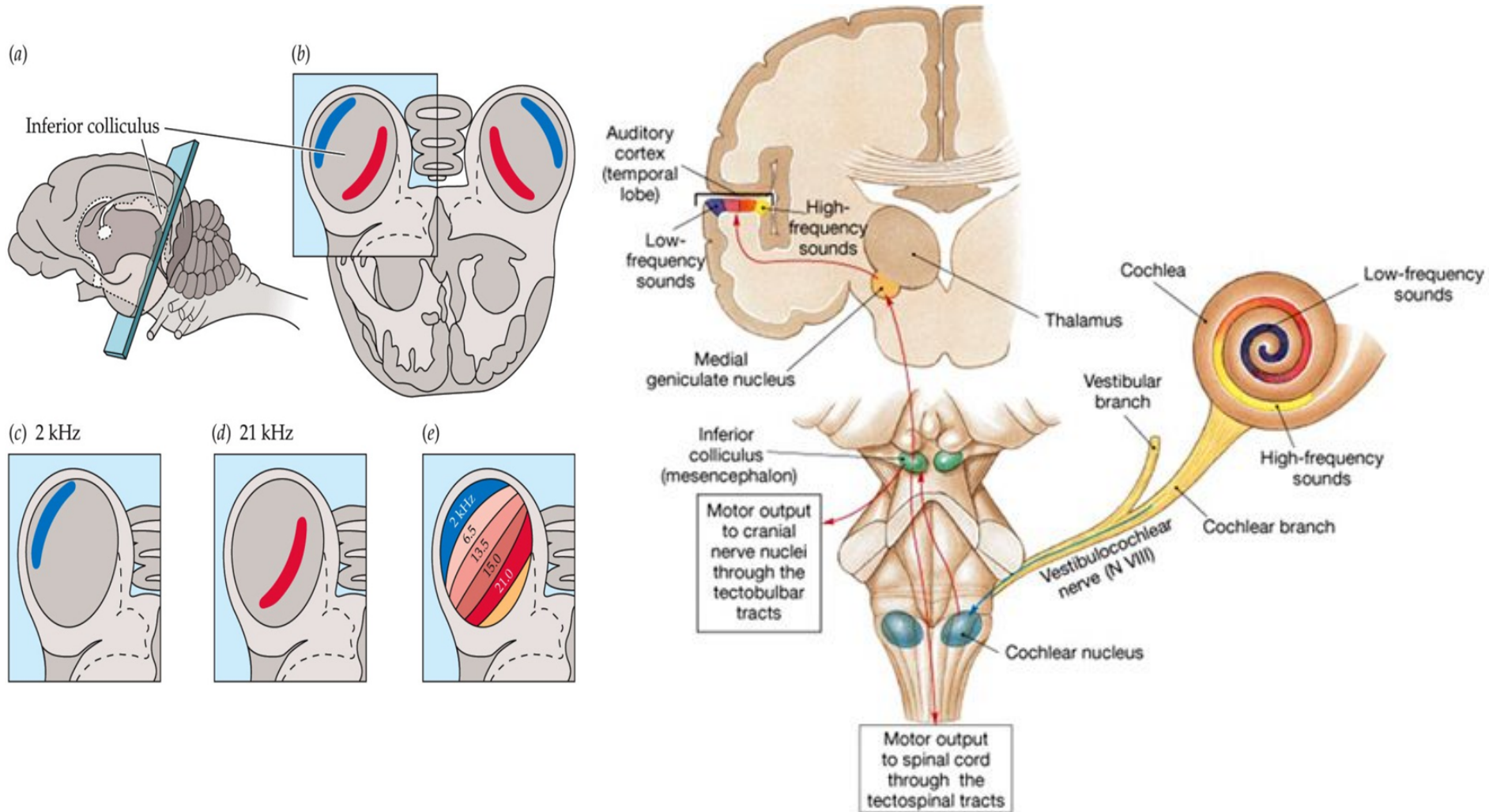


Auditory nerve-pathway



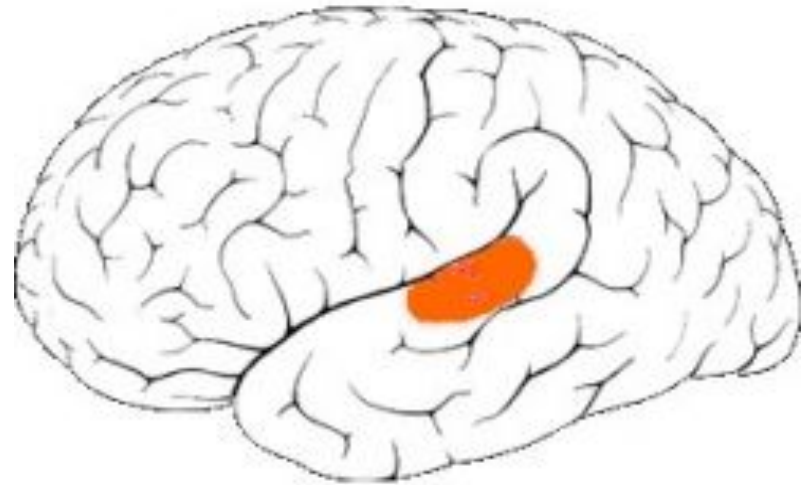
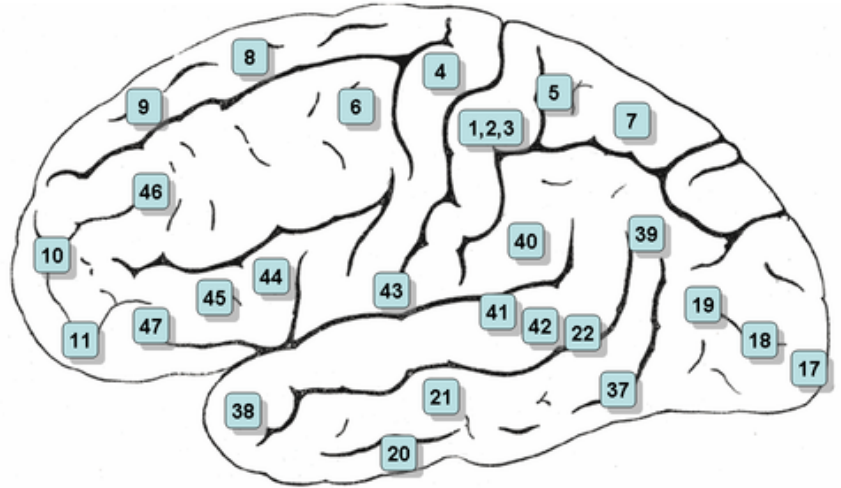
Auditory nerve pathway

Τοποτική οργάνωση κοχλίας, κάτω διδυμίων, ακουστικού φλοιού



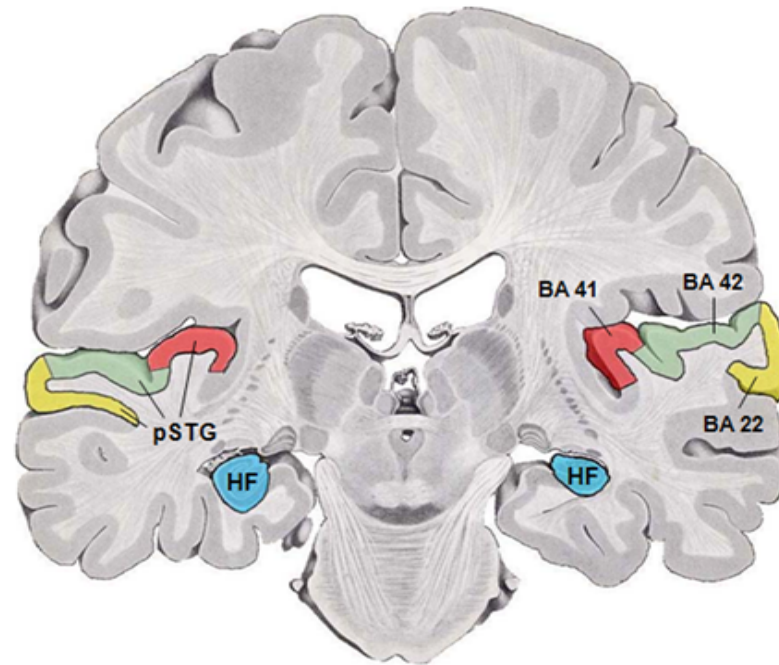
Ο Ακουστικός φλοιός

- Εντοπίζεται και στα δύο ημισφαίρια, στον κροταφικό λοβό (temporal lobe) και συγκεκριμένα μέσα στην πλευρική αύλακα (lateral sulcus)
- Καλύπτει τις Brodmann areas 41, 42, 22, 52



Ακουστικός φλοιός (τομή)

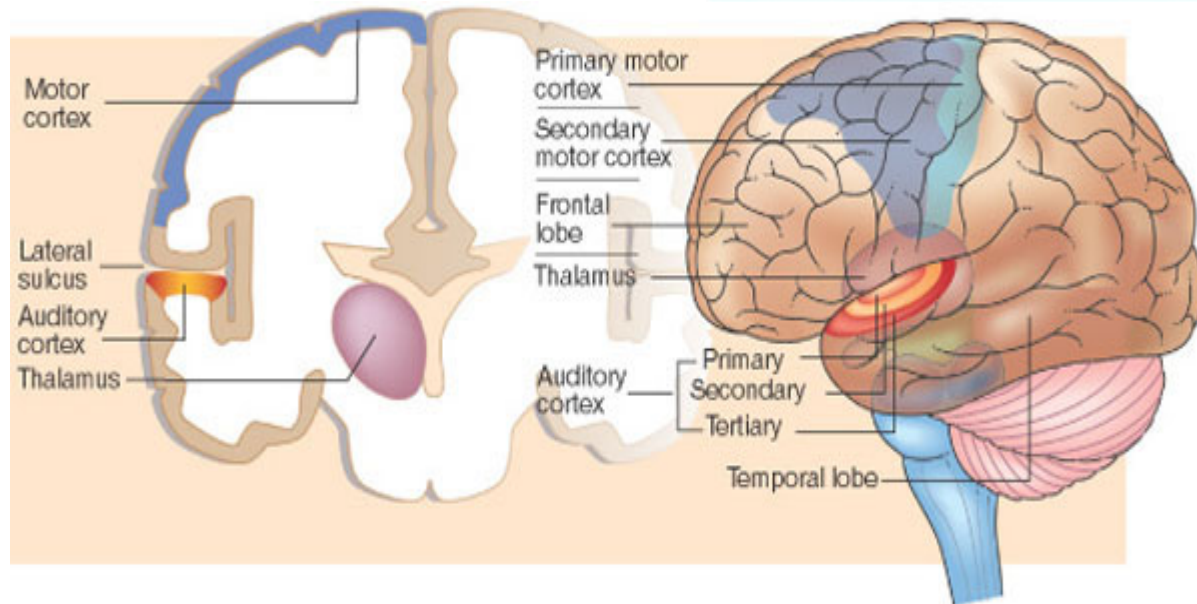
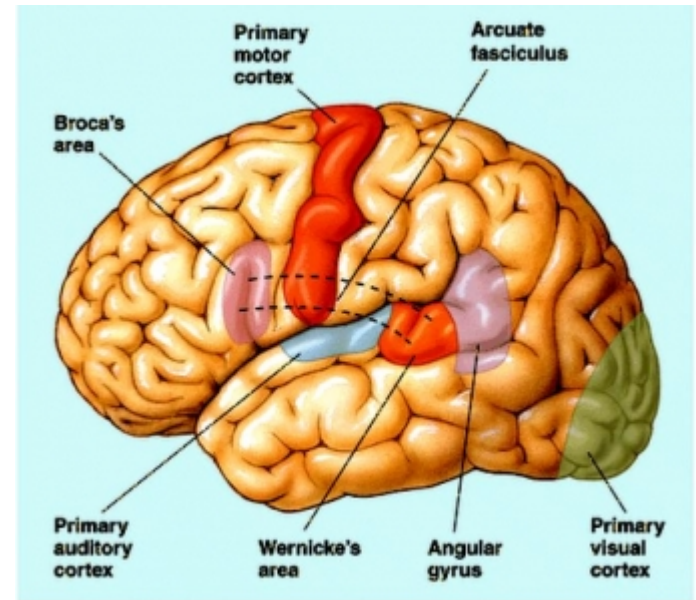
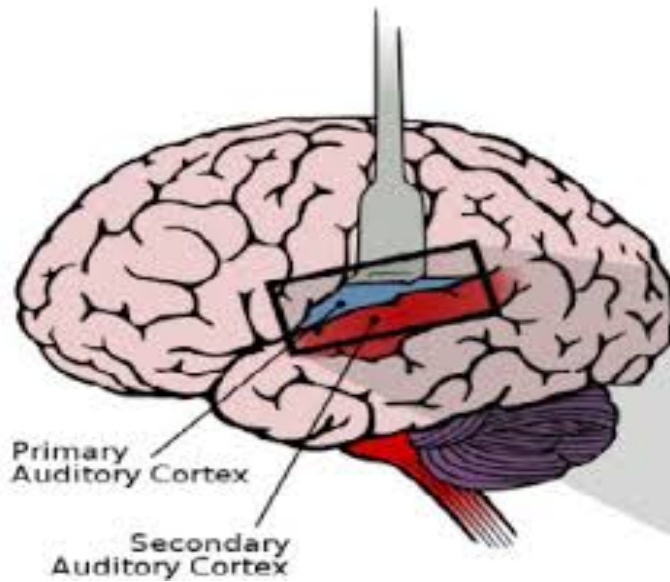
Εικονίζονται οι BA 41, 42, 22



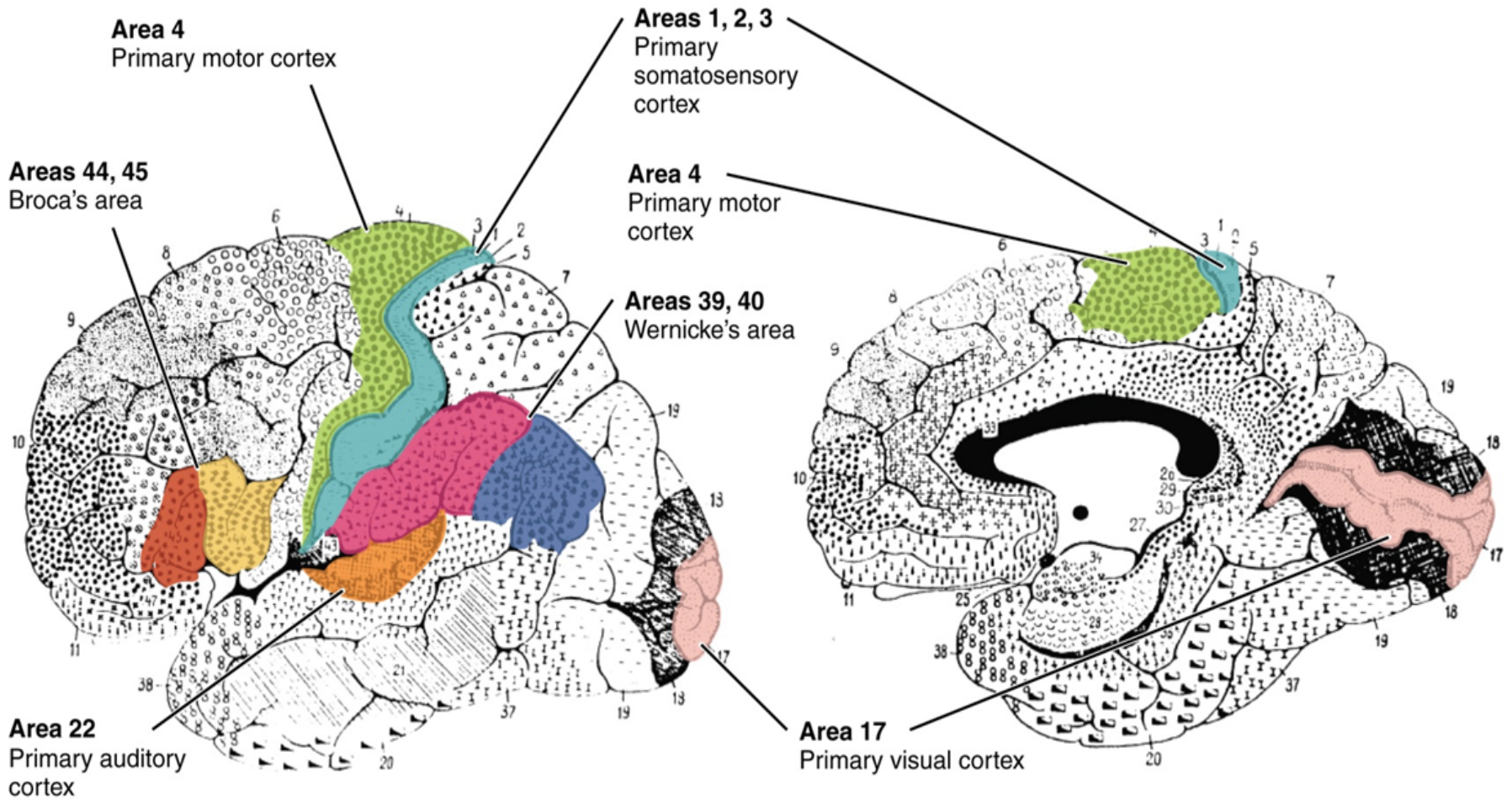
pSTG: Superior Temporal Gyrus (άνω κροταφική έλικα)

Τα αρχικά HF αντιστοιχούν στο Hippocampal Formation (δομή που πιστεύεται ότι συνδέεται με τον Ιππόκαμπο και συμμετέχει στη μνήμη και στην πλοήγηση στο χώρο)

Ο Ακουστικός Φλοιός



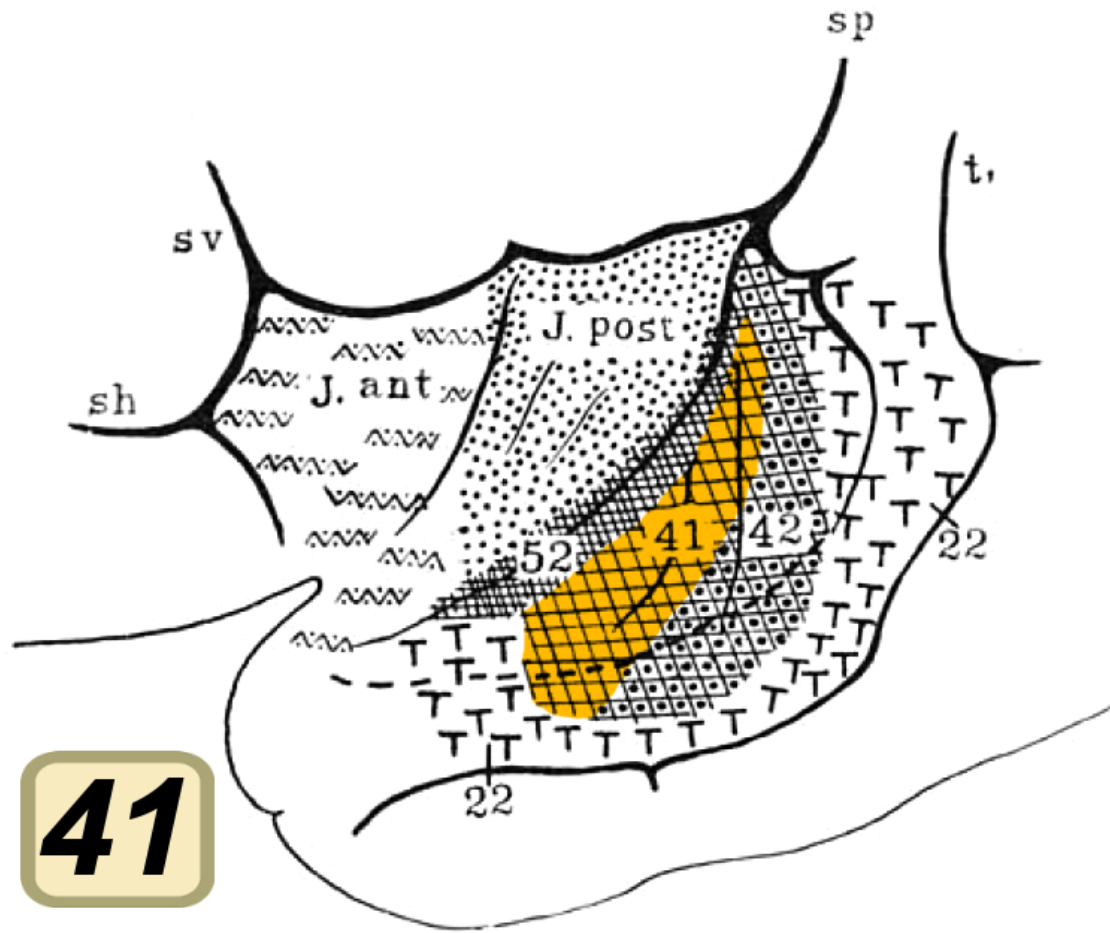
Ο ακουστικός και οι άλλοι φλοιοί



Brodmann's cytoarchitectonic map (1909):
Lateral surface

Brodmann's cytoarchitectonic map (1909):
Medial surface

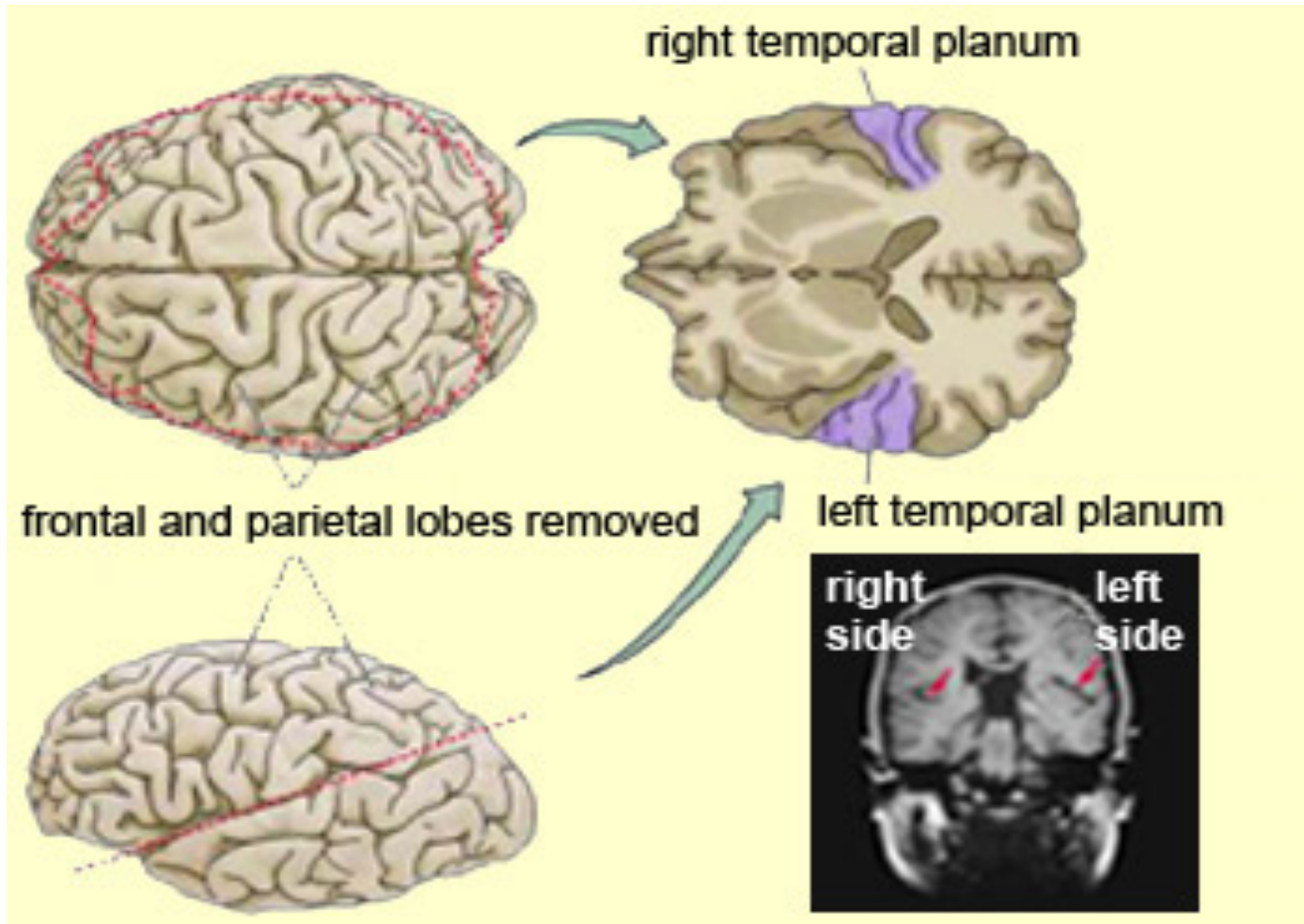
Ο Ακουστικός Φλοιός (BA 41, 42, 52, 22)



Ο Ακουστικός Φλοιός (μορφολογία)

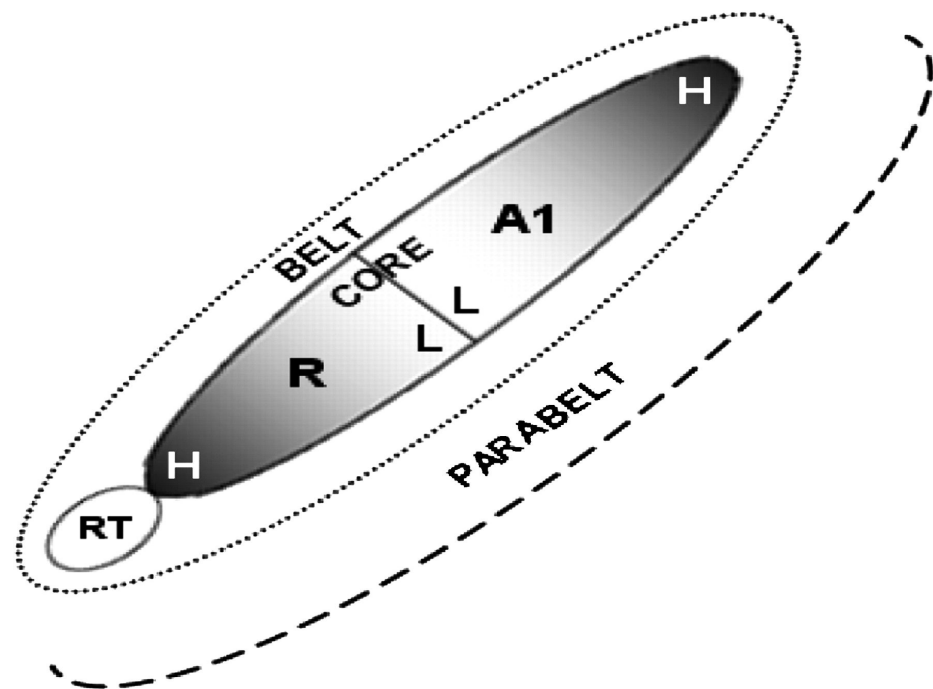
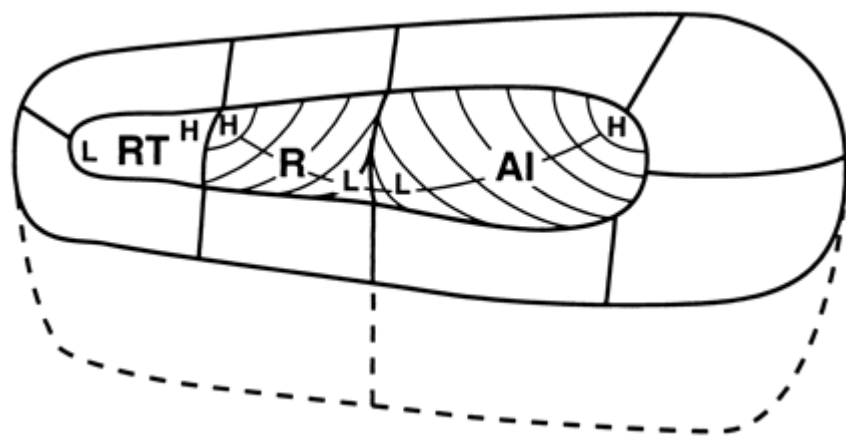
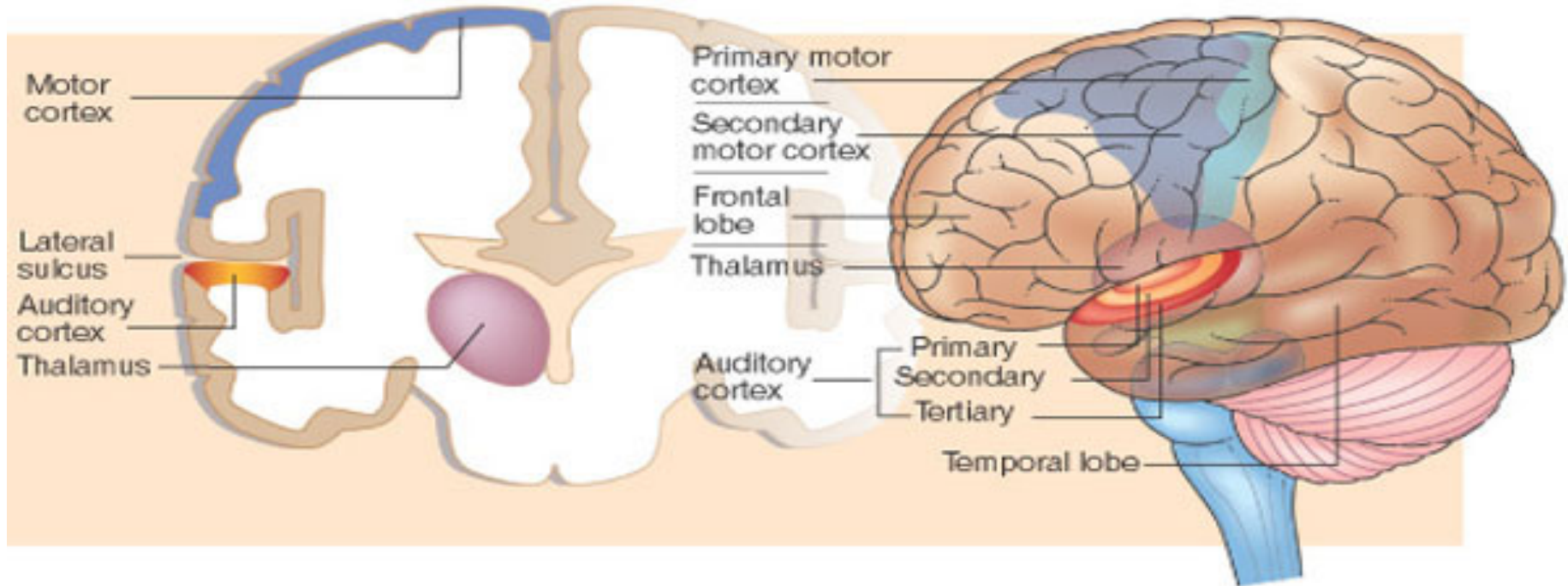
- Μορφολογικά ο ακουστικός φλοιός περιλαμβάνει τις ακόλουθες δομές:
 - 1. Έλικα του Heschl (BA 41): primary auditory cortex**
 - 2. Ανώτερη κροταφική έλικα (Superior Temporal Gyrus)**
 - 3. Planum Temporale (τριγωνική περιοχή που βρίσκεται κάτω από το primary auditory cortex και αποτελεί την καρδιά της περιοχής Wernicke)**

Ο Ακουστικός Φλοιός (μορφολογία) planum temporale



Ο Ακουστικός Φλοιός (Λειτουργική Ιεράρχηση)

- Ο ακουστικός φλοιός διαχωρίζεται λειτουργικά σε τρία μέρη:
 - 1. Πρωτεύων ακουστικός φλοιός**(primary auditory cortex////core)
 - 2. Δευτερεύων ακουστικός φλοιός** (secondary-ή middle-auditory cortex////belt)
 - 3. Τριτεύων ακουστικός φλοιός**(tertiary auditory cortex////parabelt)
- Ο δευτερεύων και τριτεύων ακουστικός φλοιός συνιστούν τον auditory association cortex



Ο Ακουστικός Φλοιός

- **Auditory core region:**

- A1
- R:Rostral area (ραμφαία περιοχή)
- RT: Rostrotemporal area

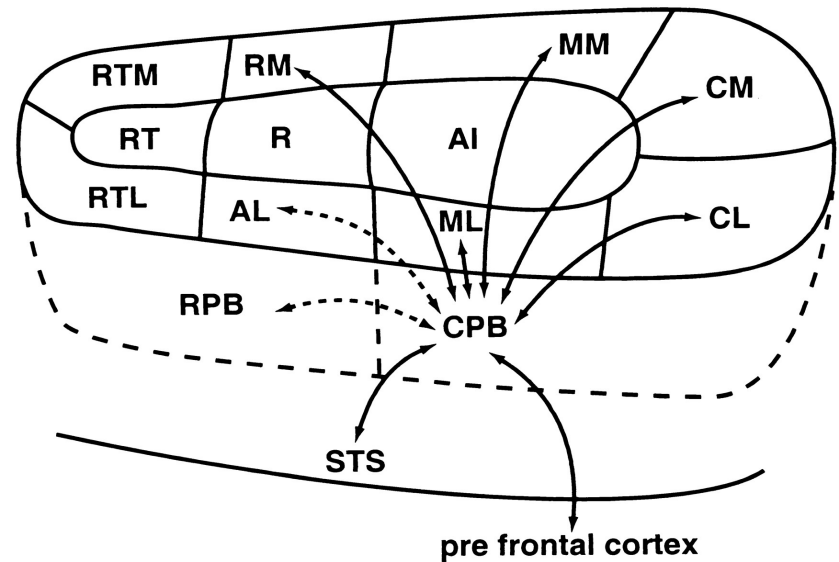
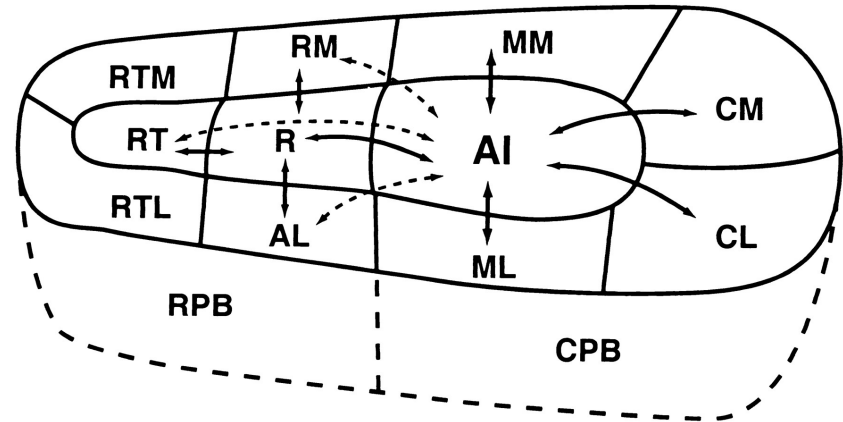
- **Belt area:**

- ML: Middle-lateral area
- AL: Anterior-lateral area
- RTL: Rostral Tempo-lateral area
- CL: Caudal (ουραία) Lateral area
- CM: Caudo-medial area
- Middle-medial area
- Rostro-medial area
- Rostro-temporal medial area

- **Parabelt Area:**

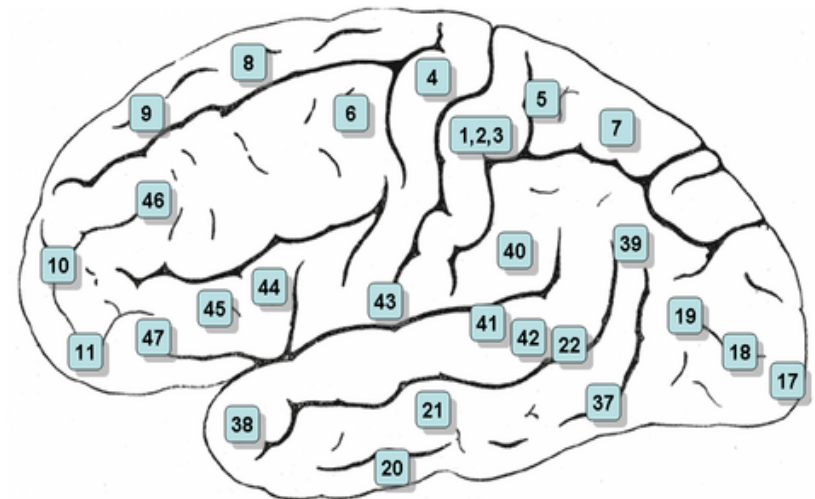
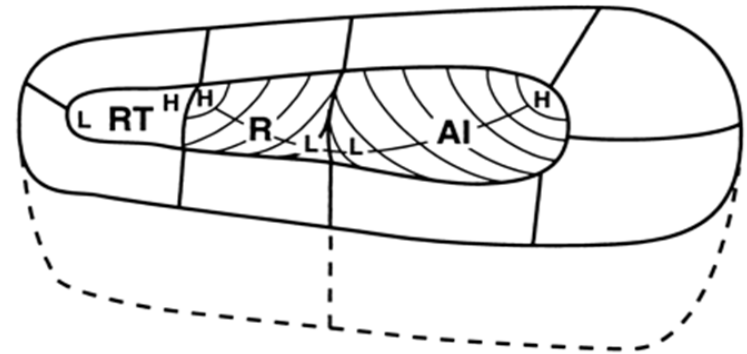
- RTB: Rostral Parabelt area
- CPB: Caudal Parabelt area

(Τα ακριβή πίσω όρια του parabelt δεν είναι πλήρως αποσαφηνισμένα (Nieuwenhuys et al.2008))



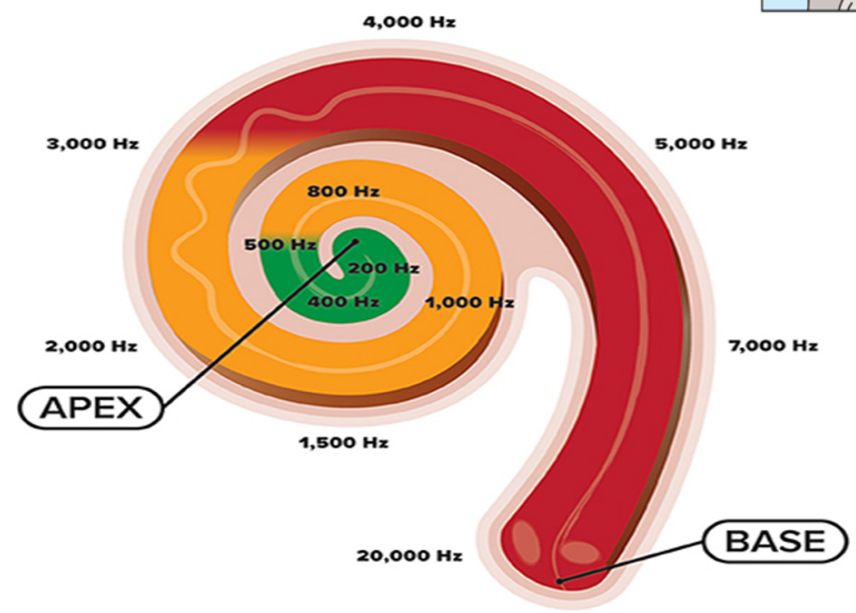
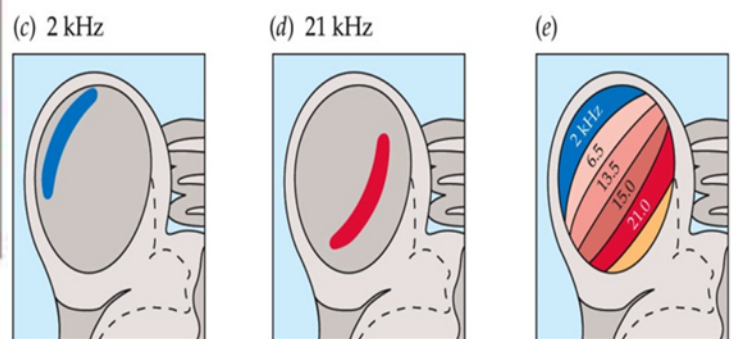
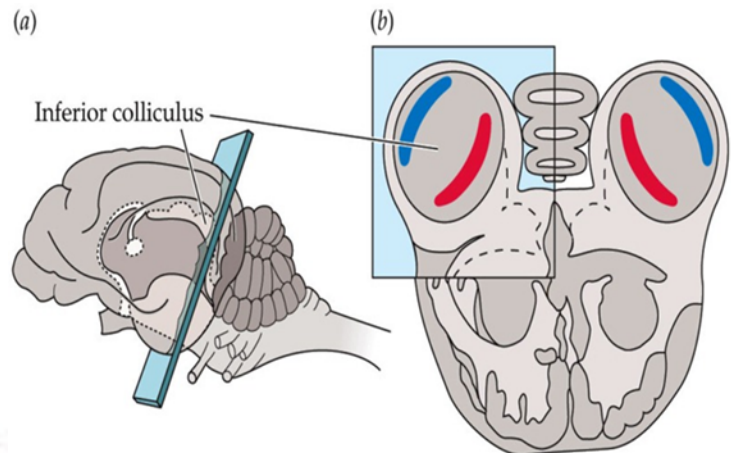
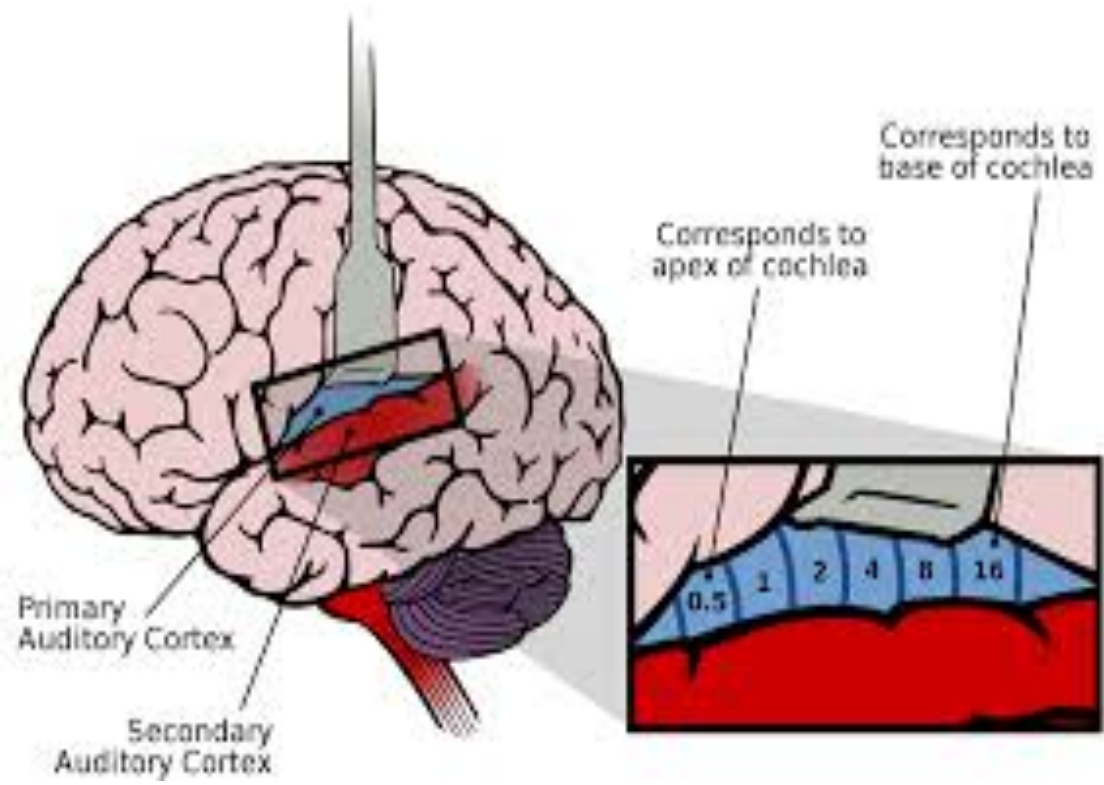
Ο Ακουστικός Φλοιός (Λειτουργική Ιεράρχηση-Brodmann areas)

- BA 41: Primary Auditory Cortex
- BA 42: Lateral auditory belt region
- BA 52 Medial auditory belt region
- BA 22: Auditory parabelt region (μέρος της BA 22 ανήκει επίσης στην belt area)

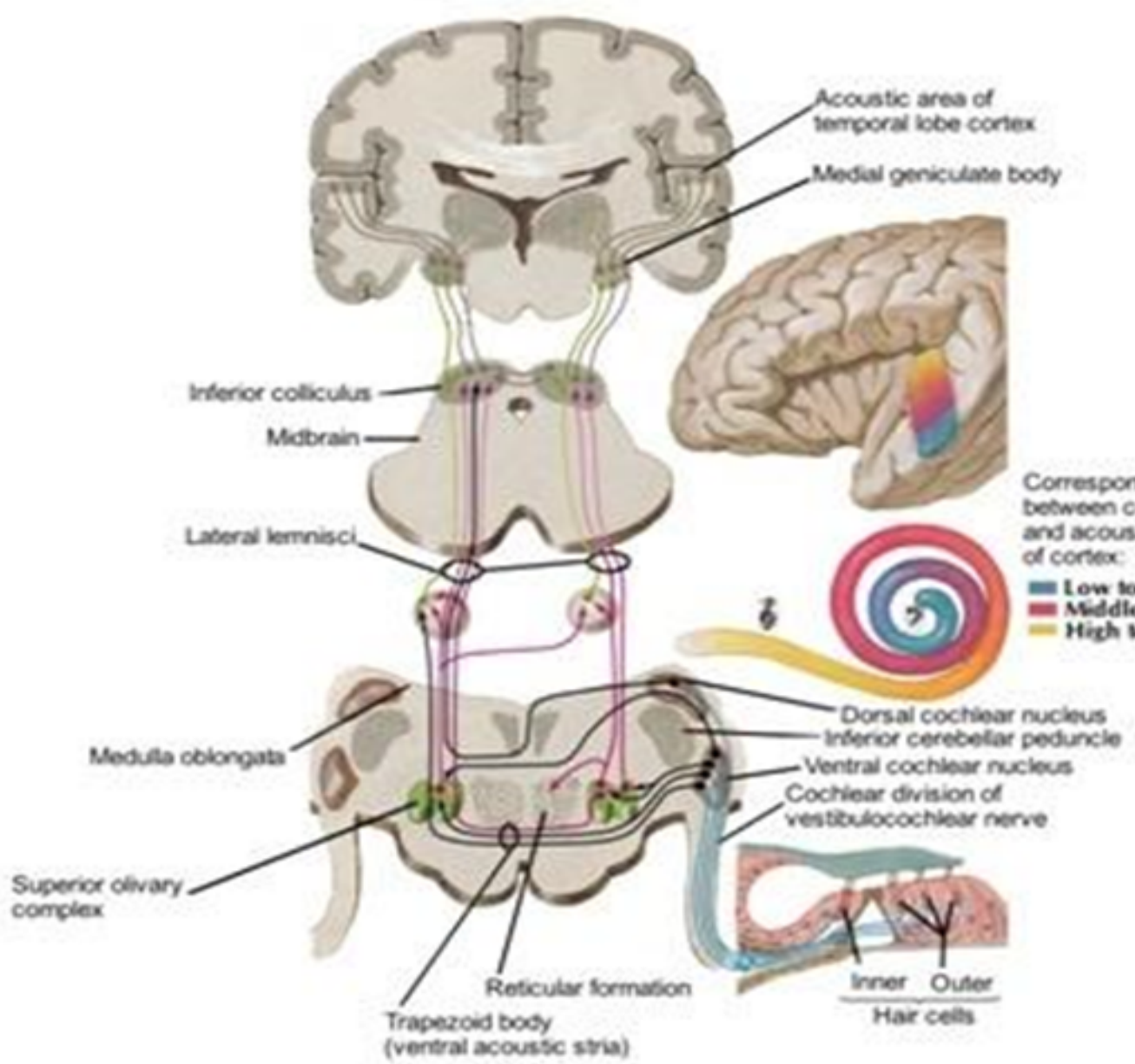


Ο Ακουστικός Φλοιός (Tonotopic map)

- Μελέτες κατέδειξαν ότι το auditory cortex διαθέτει νευρώνες εξειδικευμένους στην αντίληψη του pitch (pitch selective neurons), οι οποίοι μας καθιστούν ικανούς να διακρίνουμε ότι δύο ήχοι με διαφορετικά timbre έχουν ίδιο pitch
- Όλοι οι νευρώνες του primary cortex, καθώς και οι περισσότεροι νευρώνες στην belt area παρουσιάζουν εξειδίκευση σε διακριτές συχνότητες. Συνεπώς ο ακουστικός φλοιός(primary και μεγάλο μέρος του belt) είναι τονοτοπικά οργανωμένος αν και όχι απόλυτα.
- Η τονοτοπική οργάνωση του ακουστικού φλοιού είναι σε άμεση συνάρτηση με την τονοτοπική οργάνωση του Κοχλίου

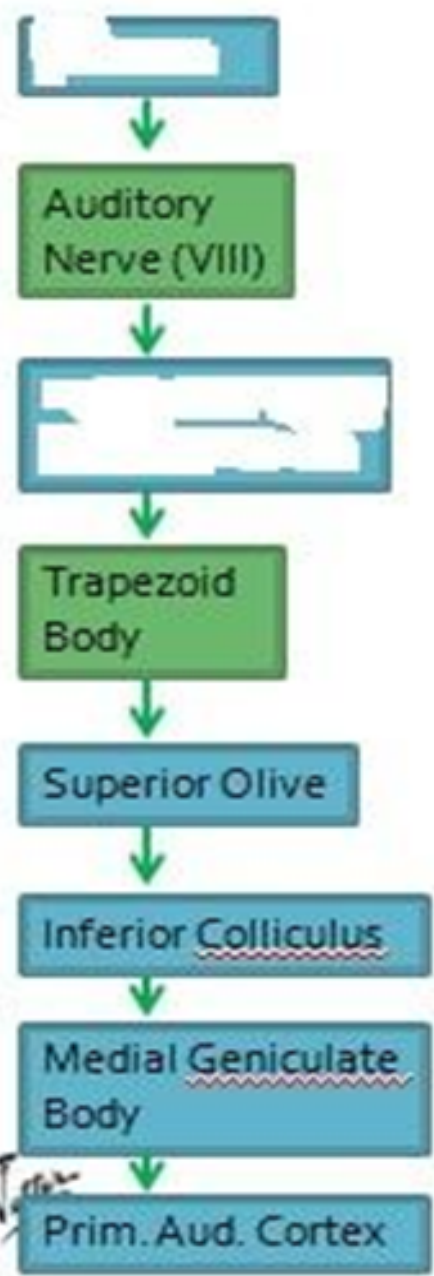


Afferent Auditory Pathways



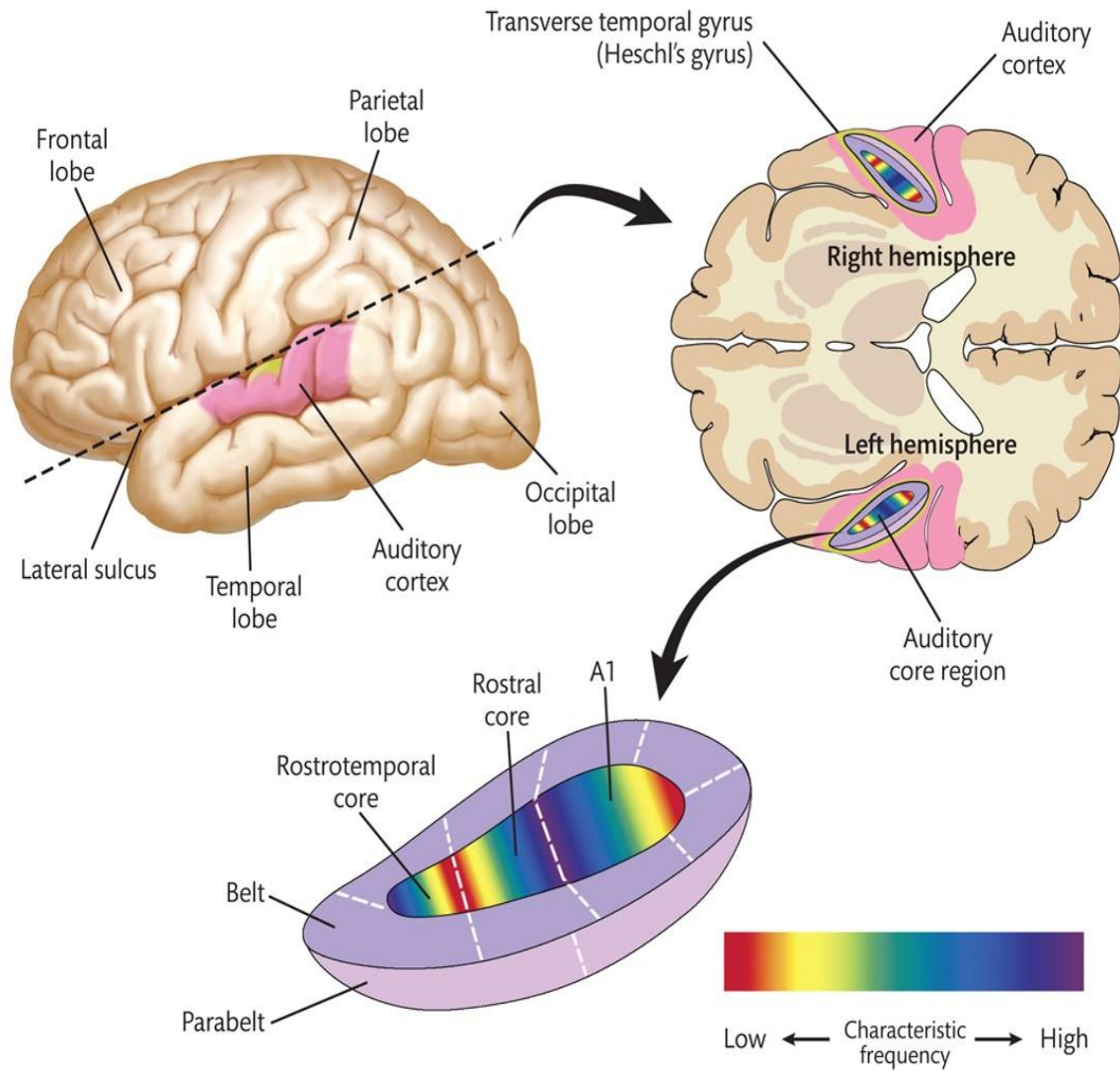
Correspondence between cochlea and acoustic area of cortex:

- Low tones
- Middle tones
- High tones



f. N. ...

Ακουστικός φλοιός (Τονοτοπική οργάνωση)



Ο Ακουστικός φλοιός

Pitch Perception

- Όπως είδαμε ήδη, στο pitch perception συμμετέχουν νευρώνες στον κοχλιακό πυρήνα, κάτω διδύμιο και φυσικά στον ακουστικό φλοιό
- Οι νευρώνες του ακουστικού φλοιού από-κωδικοποιούν το pitch βάσει:
 - των patterns των inter-spike intervals (ISI: η χρονική απόσταση μεταξύ δύο διαδοχικών παλμών σε έναν παλμικό συρμό)
 - Τονοτοπική πληροφορία
 - Αλλαγές φάσης της auditory steady-state response (aSSR: an ongoing oscillatory brain signal resulting from continuous amplitude modulation of the acoustic stimulus)
- Στο auditory cortex, το pitch perception επιτελείται κυρίως από τους νευρώνες του primary auditory cortex και εν μέρει από αυτούς της belt area

Ο Ακουστικός φλοιός

Pitch Perception

- Οι αλλαγές στο τονικό ύψος και στο τονικό 'χρώμα' (pitch chroma) τυγχάνουν επεξεργασίας από τους νευρώνες του primary auditory cortex και της belt area (Warren et al. 2003)
- Ως προς την συνεισφορά της Belt area:
 - Οι αλλαγές του τονικού 'χρώματος' (pitch chroma) τυγχάνουν επεξεργασίας κυρίως από τους νευρώνες στις 'πίσω' περιοχές του Belt ενώ οι αλλαγές του τονικού ύψους κυρίως από τους νευρώνες στις 'μπροστινές' περιοχές του Belt

Ο Ακουστικός φλοιός

- Οι νευρώνες του primary auditory cortex είναι επιλεκτικοί τόσο σε απλά ('καθαρά') συνημιτονοειδή σήματα όσο και σε σύνθετους τόνους (υπέρθυση συνημιτόνων) έως και σήματα θορύβου
- Αντίθετα οι νευρώνες στις belt και parabelt areas είναι ελάχιστα επιλεκτικοί σε 'καθαρά' σήματα και διεγείρονται περισσότερο από σύνθετα σήματα και σήματα θορύβου
- Συνεπώς η acoustic feature analysis, η sound discrimination και η pattern recognition-organization προϋποθέτει τη συνεργασία primary auditory cortex και των belt areas (DeSanctis et al. 2008, Gutschalk et al. 2007, Snyder & Alain, 2007)

Ο Ακουστικός φλοιός

Τονικότητα

- Έχει δειχθεί ότι το δεξί auditory cortex είναι πιο ευαίσθητο στην tonality ενώ το αριστερό στη σύλληψη minute sequential differences στον ήχο (όπως στην ομιλία)
- Πάντως η επεξεργασία της τονικότητα δείχνει να επιστρατεύει και άλλες περιοχές πέραν του auditory cortex, όπως ο προμετωπιαίος λοβός (pro-frontal lobe)
 - Συγκεκριμένα η έρευνα (Jonata et al, 2002) χρησιμοποιώντας τεχνικές fMRI, παρατήρησαν διέγερση αρκετών voxels στον προμετωπιαίο λοβό για συγκεκριμένες tonal arrangements
 - Πρόκειται για την περιοχή RMPFC (rear medial prefrontal cortex) η οποία ανταλλάσσει ακουστικά σήματα και με την Αμυγδαλή

Πάντως τα αποτελέσματα της έρευνας των Jonata et al δεν ήταν εντελώς πανομοιότυπα

Πρόβλημα

- Η τελευταία παρατήρηση για την κατ' άτομο απόκλιση των αποτελεσμάτων στην έρευνα των Jonata et al φέρνει στο προσκήνιο όσα τονίζει ο νευροεπιστήμων James Beament:

“There is a large degree of individual variation...The cortex is so complex that the most we ever hope is to understand it in principle, since **the evidence we already have suggests that no cortices work in precise the same way**”

(Beament, James (2001). "How We Hear Music: the Relationship Between Music and the Hearing Mechanism". Woodbridge: Boydell Press. p. 93.)

Θα μπορούσαμε να αποκαλέσουμε το εν λόγω πρόβλημα ως **Πρόβλημα της Αναλογικής Απόδειξης του Εγκεφάλου** και να το συνοψίσουμε στην ακόλουθη ερώτηση:

Πώς είσαι σίγουρος πως ό,τι παρατηρείς στον εγκέφαλο ενός ατόμου συμβαίνει κάτω από τις ίδιες συνθήκες και στον εγκέφαλο κάθε άλλου ανθρώπου;

Υπό άλλη διατύπωση:

Πώς γενικεύεις την ισχύ μιας μεμονωμένης παρατήρησης; (Πρόβλημα της Επαγωγής στην έρευνα του Εγκεφάλου)

Ερώτημα

- Πώς περνάμε από **acoustic features** σε **music percepts**;

Acoustic features → (?) → Music percepts

- Μήπως ο ζητούμενος διάμεσος είναι ο εγκέφαλος;

Acoustic features → Brain → Music percepts

- Αυτό μεταθέτει το ερώτημα ως εξής:

Πώς περνάμε από **brain states** σε **music percepts**; -----**////Mind-Body problem**////-----

Brain → (?) → Music percepts

Η σημερινή προσπάθειά μας θα εξακριβώσει τη σχέση Acoustic features με Brain. Όμως το δεύτερο μισό της πιο πάνω σχέσης μένει ερωτηματικό:

Acoustic features → Brain → (?) → Music percepts

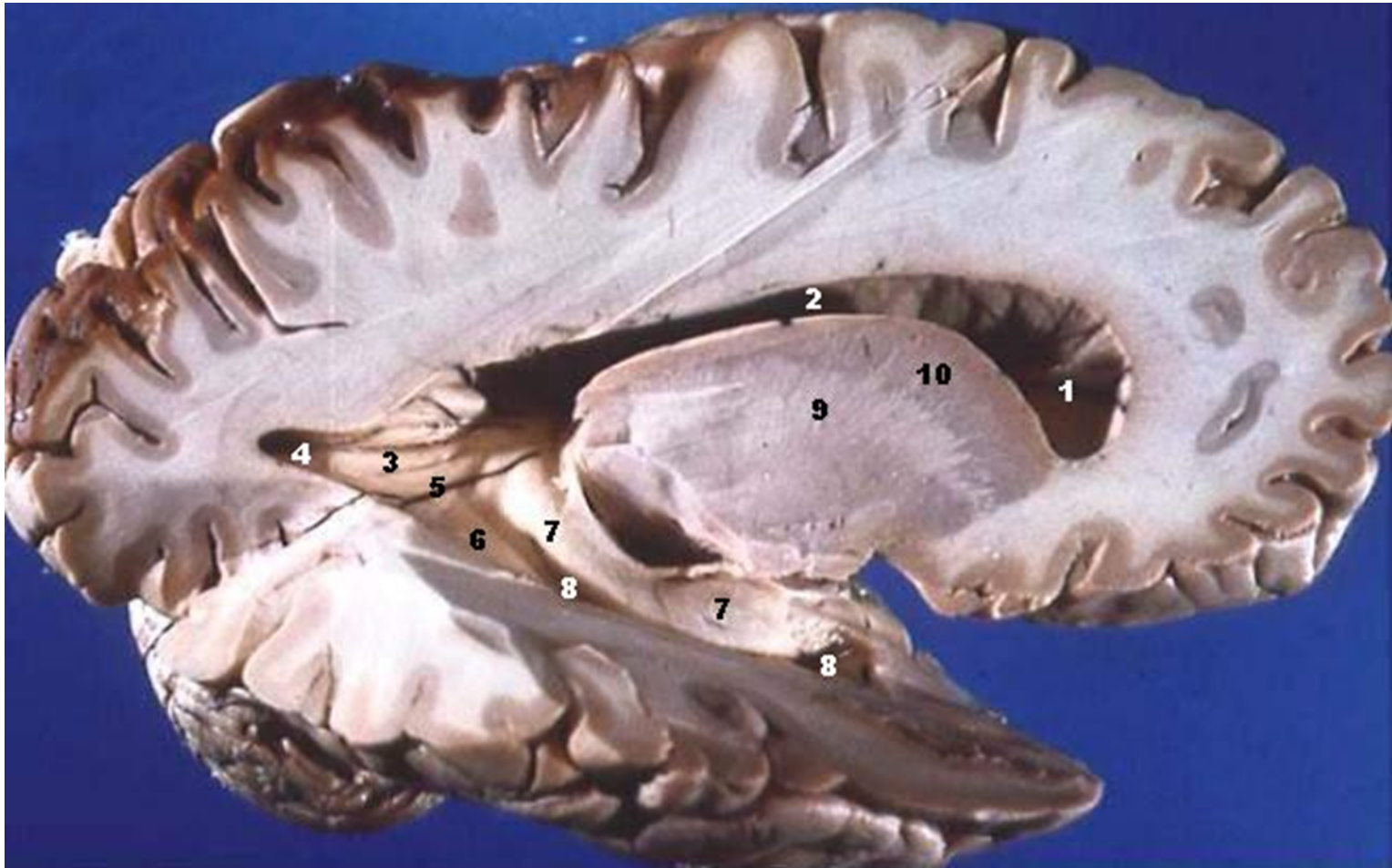
Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης

- Computed Tomography
- MRI (Magnetic Resonance Imaging)
- DTI (Diffusion Tensor Imaging)
- Single cell recordings/multiunit recordings
- EEG (Electro-encephalogram)
- ECoG (Electro-corticography)
- MEG (Magneto-encephalography)
- Functional Neuroimaging Methods
 - fMRI (functional magnetic resonance imaging)
 - PET (positron emission tomography)

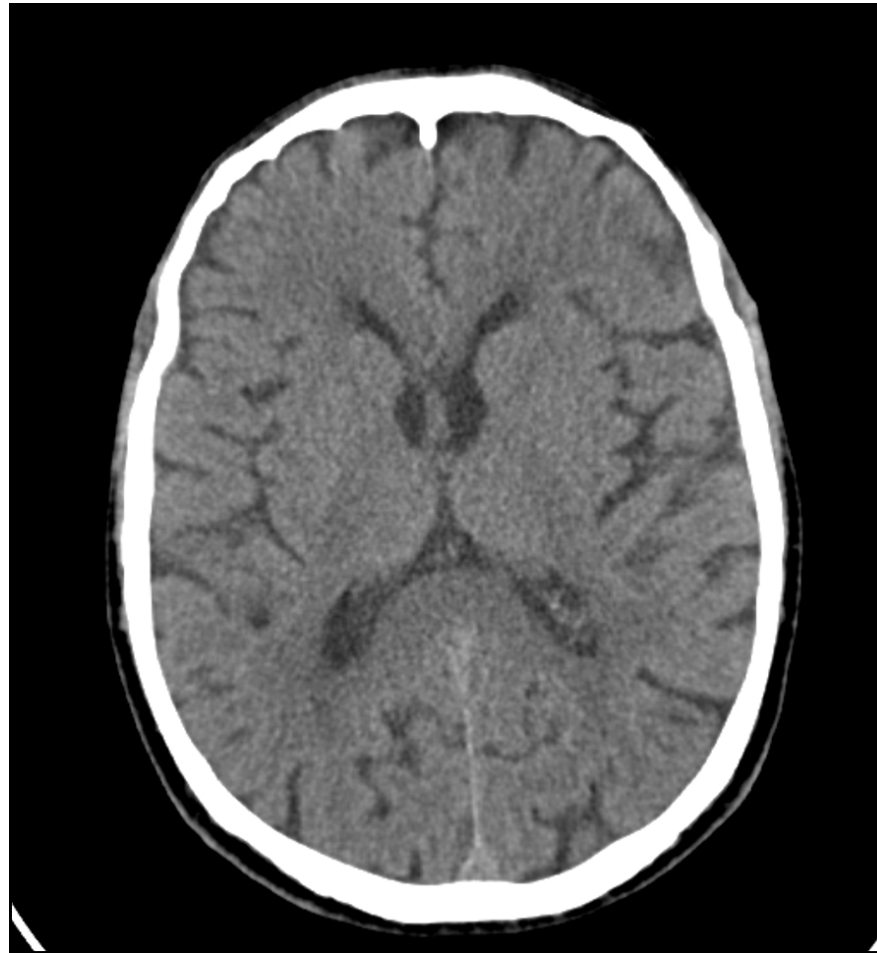
Computed Tomography

- 3D reconstruction from 2D X-rays.
- Συσκευές X-ray λαμβάνουν ακτινογραφίες από κάθε μοίρα επί συνόλου 180° .
- Ακολούθως οι επιμέρους ακτινογραφίες τυγχάνουν επεξεργασίας προς σύνθεση 3D εικόνας του εγκεφάλου.
- Η spatial resolution είναι της τάξης 0,5-1,0 cm προς κάθε κατεύθυνση.
- Κάθε σημείο (στίγμα) της εικόνας αντιστοιχεί σε μια μέση πυκνότητα του εν λόγω σημείου και του περιβάλλοντος 1,0mm.
- Είναι αδύνατο να διακρίνουμε ανάμεσα σε δύο δομές που απέχουν λιγότερο από 5mm. Συνεπώς, δεδομένου ότι ο φλοιός έχει πάχος 4mm, είναι αδύνατο να διακρίνουμε ανάμεσα σε λευκή και φαιά ουσία.
- Επιπλέον, δεδομένου ότι η λευκή και η φαιά ουσία έχουν παραπλήσια πυκνότητα, είναι δύσκολο να διακρίνουμε μικροδομές. Αντίθετα είναι πιο εύκολος ο εντοπισμός μακροδομών. Οι εγκεφαλικές κοιλίες διακρίνονται ως πιο σκούρες λόγω χαμηλής πυκνότητας. Το κρανίο διακρίνεται κατάλευκο λόγω υψηλής πυκνότητας.

Λευκή/Φαία Ουσία



Computed tomography transverse τομή



Magnetic Resonance Imaging

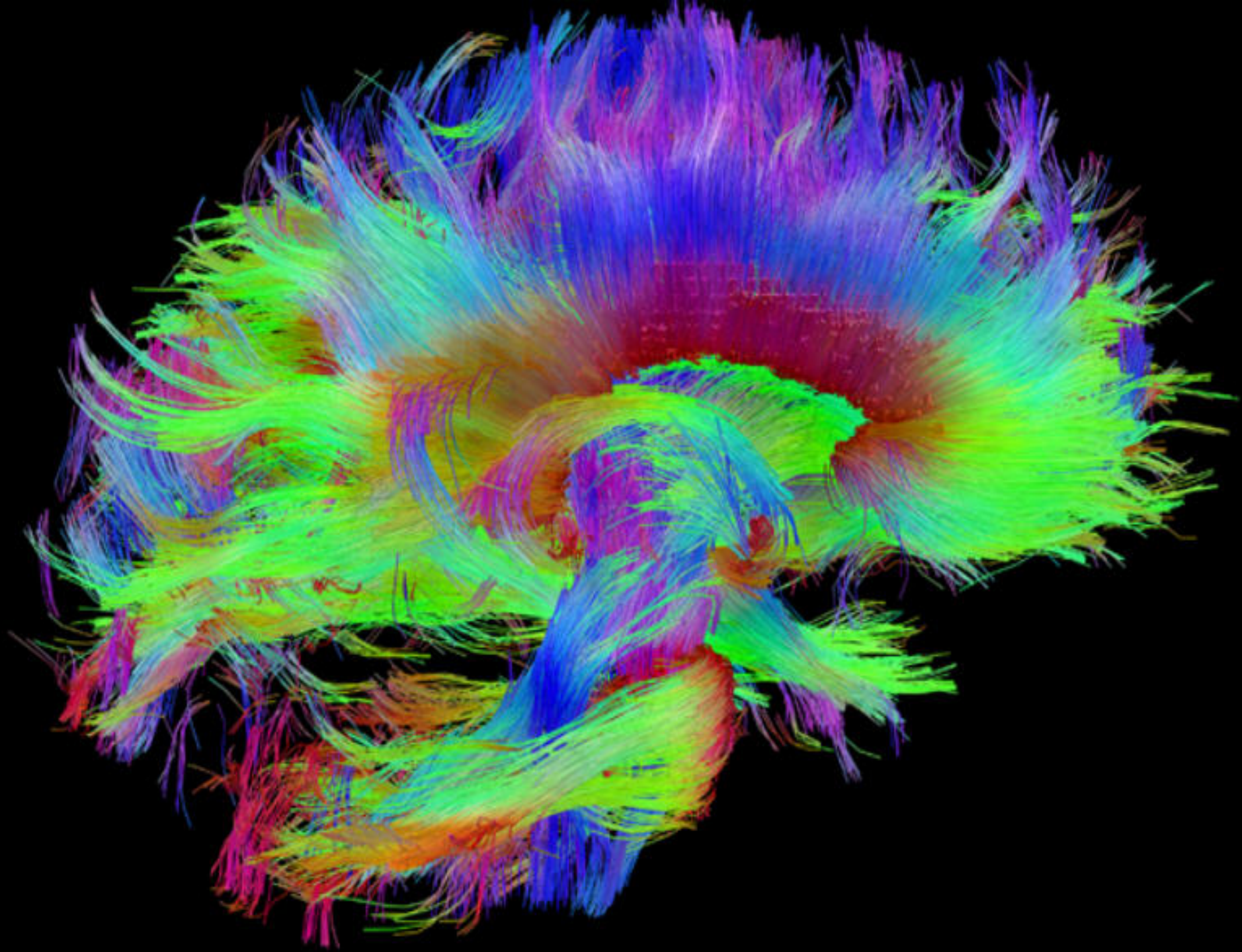
- Η μέθοδος MRI μπορεί να μας δώσει εικόνες υψηλής ευκρίνειας σχετικά με δομές μαλακού ιστού.
- Η αρχή λειτουργίας της βασίζεται στις μαγνητικές ιδιότητες των ατόμων που συνιστούν την οργανική ύλη, για παράδειγμα των ατόμων του Υδρογόνου.
- Τα πρωτόνια του ατόμου του υδρογόνου βρίσκονται σε διαρκή κίνηση περιστρεφόμενα σε ένα σταθερό άξονα. Αυτή η περιστροφή δημιουργεί ένα μικρό μαγνητικό πεδίο.
- Με την MRI μέθοδο δημιουργούμε ένα ισχυρό μαγνητικό πεδίο εντός του οποίου η κίνηση των πρωτονίων επηρεάζεται καθώς ο άξονας περιστροφής τους ευθυγραμμίζεται με τις δυναμικές γραμμές του εν λόγω μαγνητικού πεδίου.
- Ακολουθώς δημιουργούμε ραδιοκύματα που διαρρέουν τον εγκέφαλο διαταράσσοντας τη διάταξη των πρωτονίων προς συγκεκριμένη διεύθυνση και οδηγώντας τα πρωτόνια σε υψηλότερες ενεργειακές στάθμες.
- Με την κατάργηση των ραδιοκυμάτων έχουμε ένα rebound effect κατά το οποίο τα πρωτόνια αναδιατάσσονται όπως τους επιβάλλει το ισχυρό μαγνητικό πεδίο και αποδιεγείρονται απελευθερώνοντας ενέργεια.
- Αυτό το συγχρονισμένο rebound όλων των πρωτονίων στα άτομα Υδρογόνου του εγκεφάλου συλλαμβάνεται ως συγχρονισμένη ενεργειακή διαταραχή από ειδικούς ανιχνευτές της MRI συσκευής και τα δεδομένα χρησιμοποιούνται για τη σύνταξη 3D εικόνας του εγκεφάλου.
- Η δυνατότητα διάκρισης λευκής/ φαιάς ουσίας είναι μεγάλη με την τεχνική MRI δεδομένου ότι η φαιά ουσία παρουσιάζει πρωτόνια διατεταγμένα σε μεγαλύτερη πυκνότητα από ό,τι η λευκή ουσία.
- Επιπλέον η βελτιωμένη σε σχέση με την CT ευκρίνεια της MRI τεχνικής οφείλεται στο ότι η κατανομή πρωτονίων στον εγκέφαλο αντιστοιχεί στην κατανομή των εγκεφαλικών υγρών. Έτσι μας δίνεται η δυνατότητα να διακρίνουμε αρκετά ικανοποιητικά τη φαιά, τη λευκή ουσία, τις κοιλίες ακόμα και τις νευρικές διόδους.
- Με την MRI τεχνική είναι επίσης εύκολο να διακρίνουμε σε λεπτομέρεια τις εγκεφαλικές έλικες, τις αύλακες αλλά και το μεσολόβιο.
- Με την τεχνική MRI μπορούμε να διακρίνουμε ανάμεσα σε δομές που είναι μικρότερες από 1mm, με αποτέλεσμα να έχουμε πολύ εκλεπτυσμένες εικόνες υποφλοιικών δομών όπως τα Μαστία ή τα Άνω και Κάτω Διδύμια.

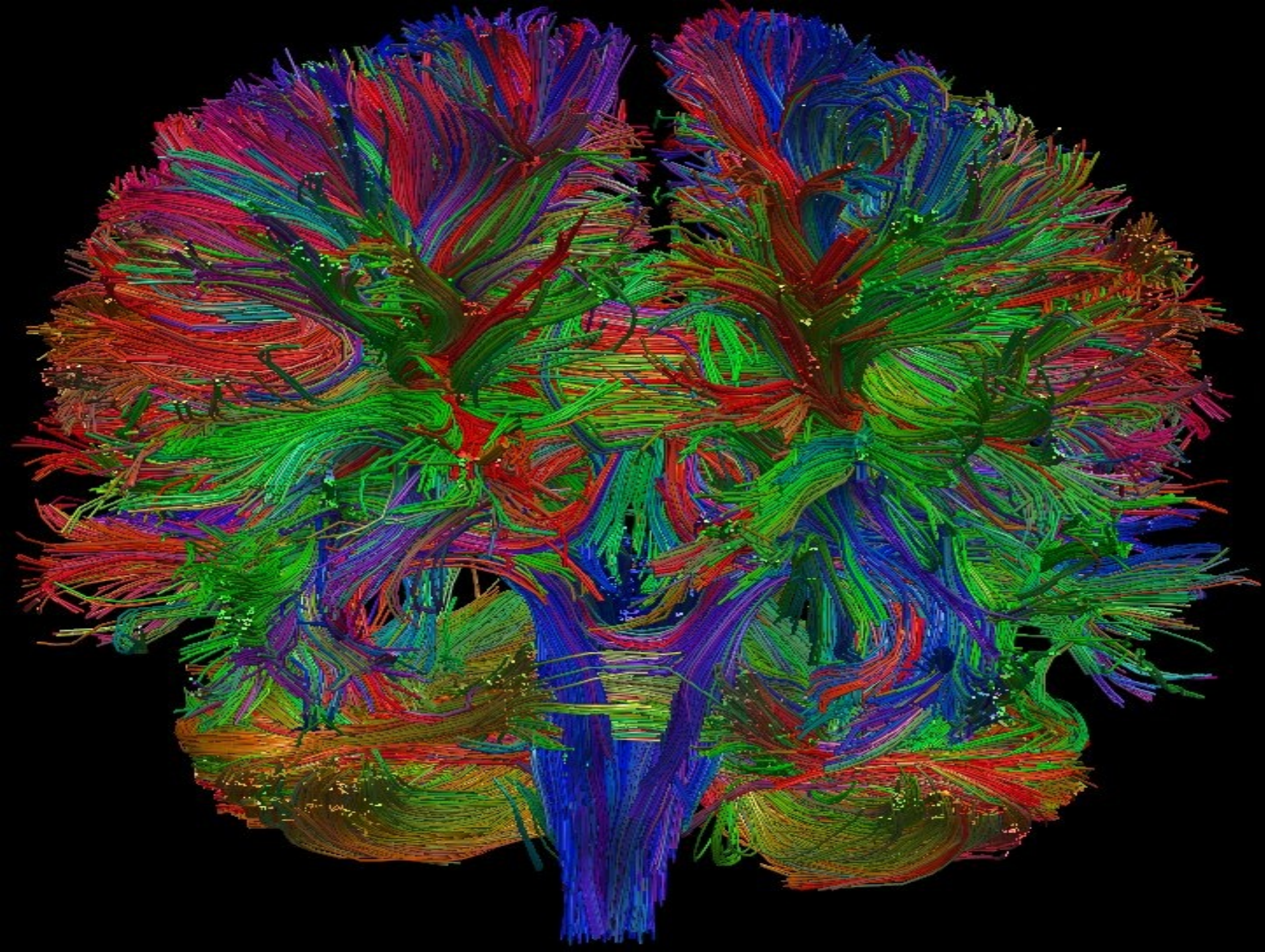
MRI sagittal τομή

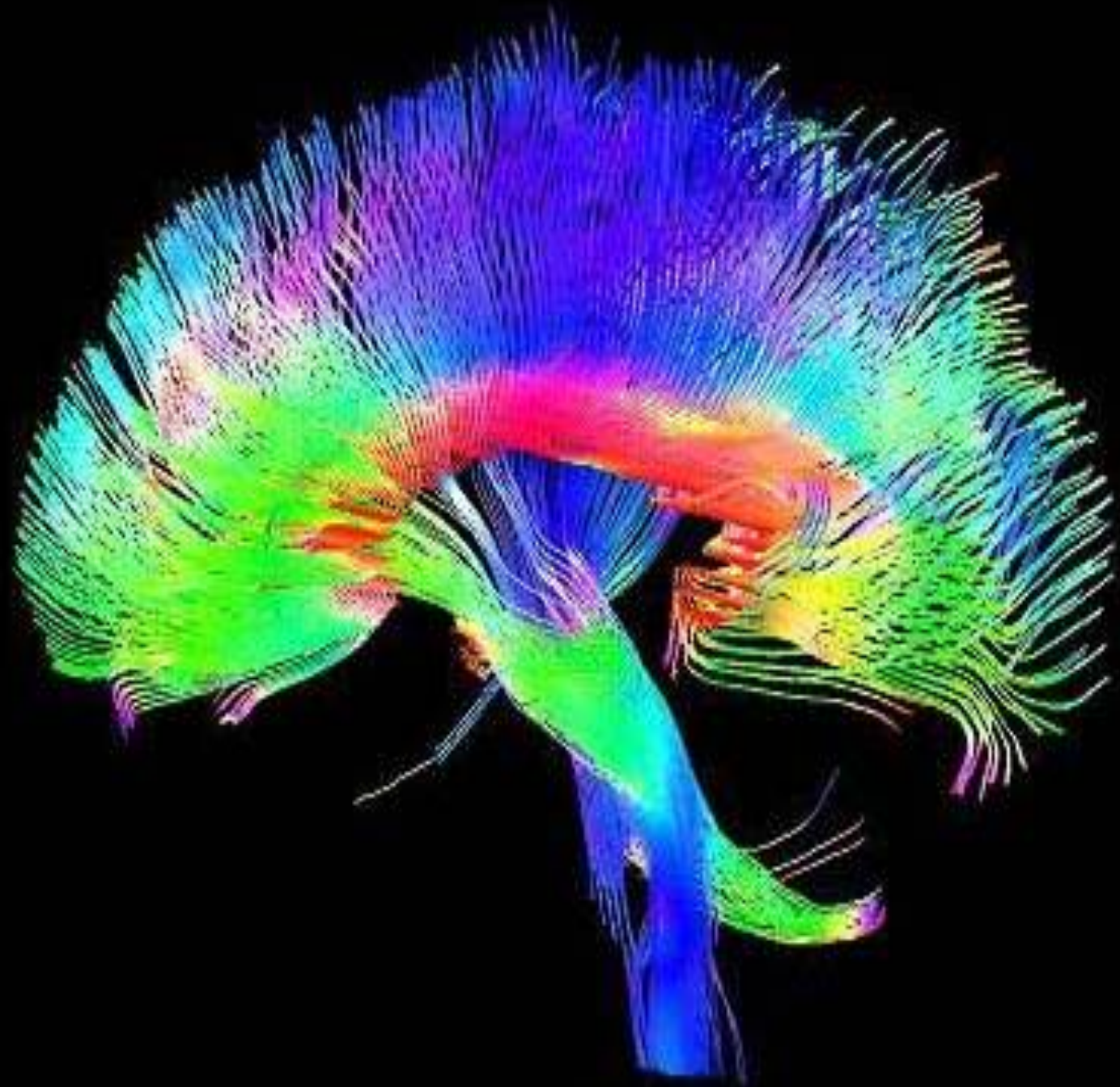


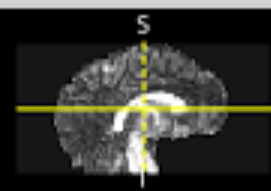
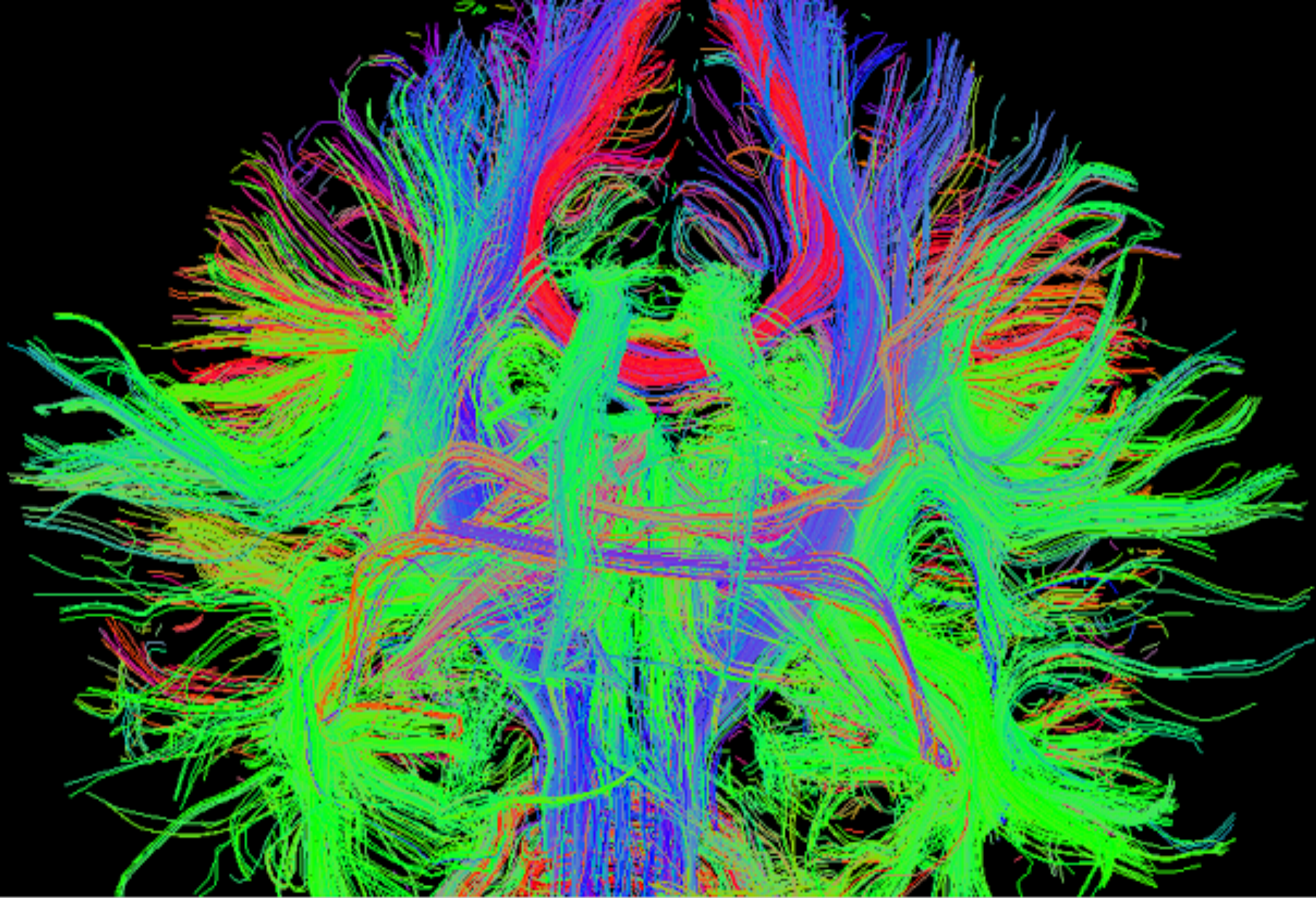
Diffusion Tensor Imaging

- Η DTI είναι μια παραλλαγή της MRI που μας επιτρέπει να μελετήσουμε την ανατομία των axon tracts, εξάγοντας πληροφορίες για την ανατομία που διέπει τις συνδέσεις μεταξύ διαφορετικών εγκεφαλικών περιοχών.
- Η DTI επιτελείται από MRI scanners οι οποίοι μετρούν την πυκνότητα και την ροή του νερού εντός των νευρο-αξόνων.
- Η αρχή λειτουργίας της μεθόδου DTI βασίζεται στην ιδιότητα του νερού να διαχέεται ισοτροπικά. Ελλείψει εμποδίων, το νερό διαχέεται ισόποσα προς κάθε κατεύθυνση. Όταν όμως υφίστανται εμπόδια η διάχυσή του καθίσταται ανισότροπη. Ένα τέτοιο εμπόδιο είναι η κυτταρική μεμβράνη.
- Μάλιστα επειδή η μεμβράνη των νευρο-αξόνων είναι λιγότερο περατή από ό,τι η μεμβράνη των κυτταρικών σωμάτων, η διάχυση του νερού είναι πιο ανισότροπη στις περιοχές των αξόνων (λευκή ουσία).
- Με άλλα λόγια η πιθανότητα διάχυσης του νερού παράλληλα με τον άξονα είναι πολύ μεγαλύτερη από ό,τι κάθετα στον άξονα, κάτι που δε συμβαίνει τόσο έντονα σε περιοχές κυτταρικών σωμάτων (φαιά ουσία). Αυτό οφείλεται εν μέρει στο επίχρισμα μυελίνης που περιβάλλει τους άξονες.
- Κατά τη διάρκεια μιας διαδικασίας δημιουργούμε ένα ισχυρό μαγνητικό πεδίο και στέλνουμε σε δύο διαφορετικές χρονικές στιγμές δύο ισχυρούς παλμούς. Ο πρώτος παλμός μας βοηθά να υπολογίσουμε την αρχική θέση των πρωτονίων που κουβαλά το νερό ενώ ο δεύτερος αποκαλύπτει τη θέση τους έπειτα από λίγο. Δεδομένου ότι η διάχυση του νερού περιορίζεται από τα τοιχώματα των αξόνων, οι τροχιά των πρωτονίων προδίδει τη διάταξη των αξόνων και τελικά τα κύρια νευρωνικά tracts.

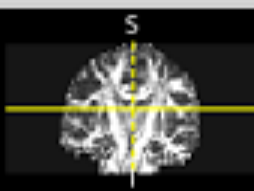




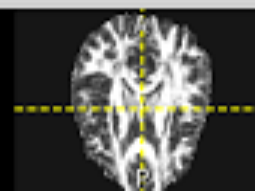




P R



L R



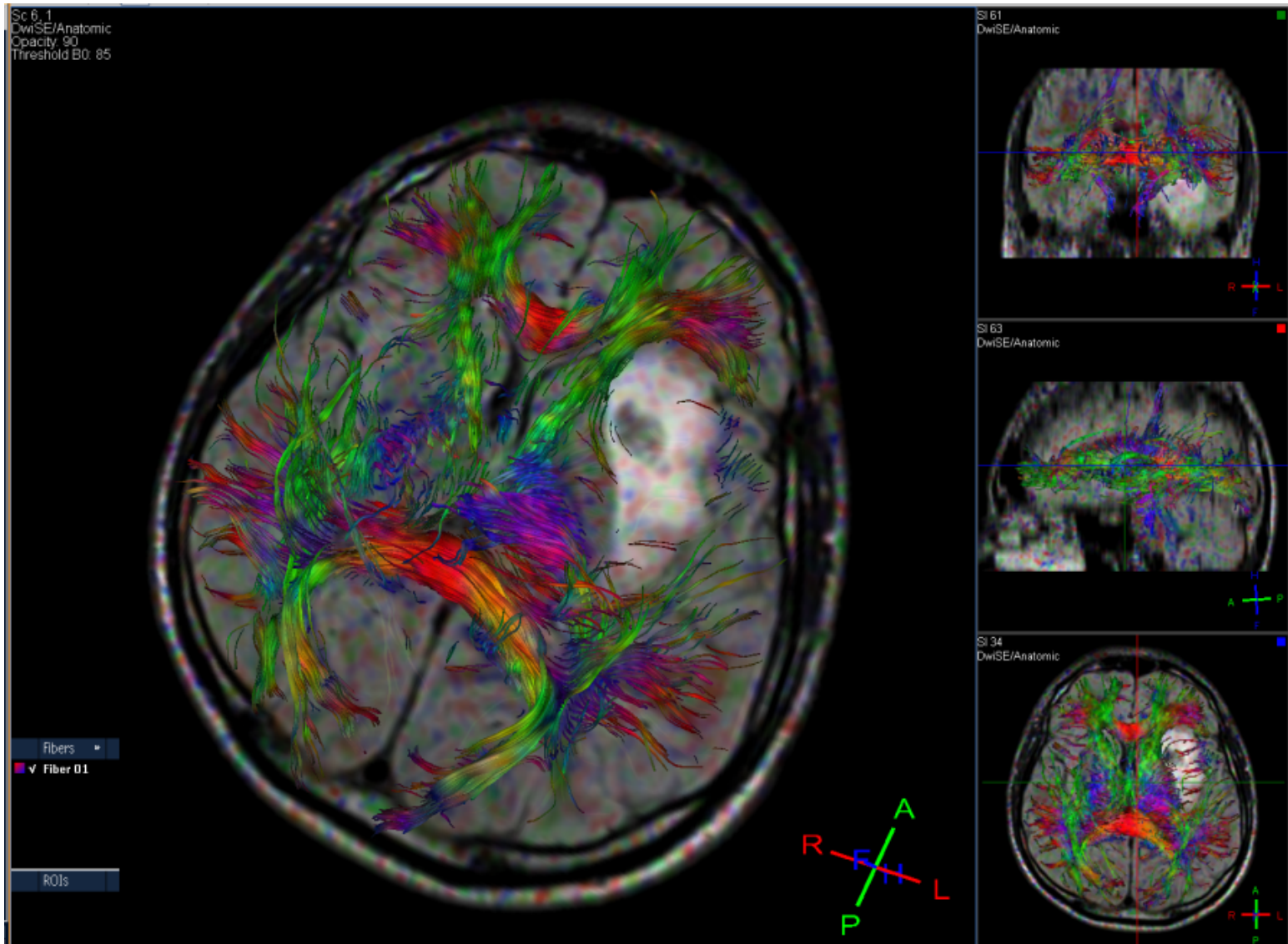
Image

Map 100_fa

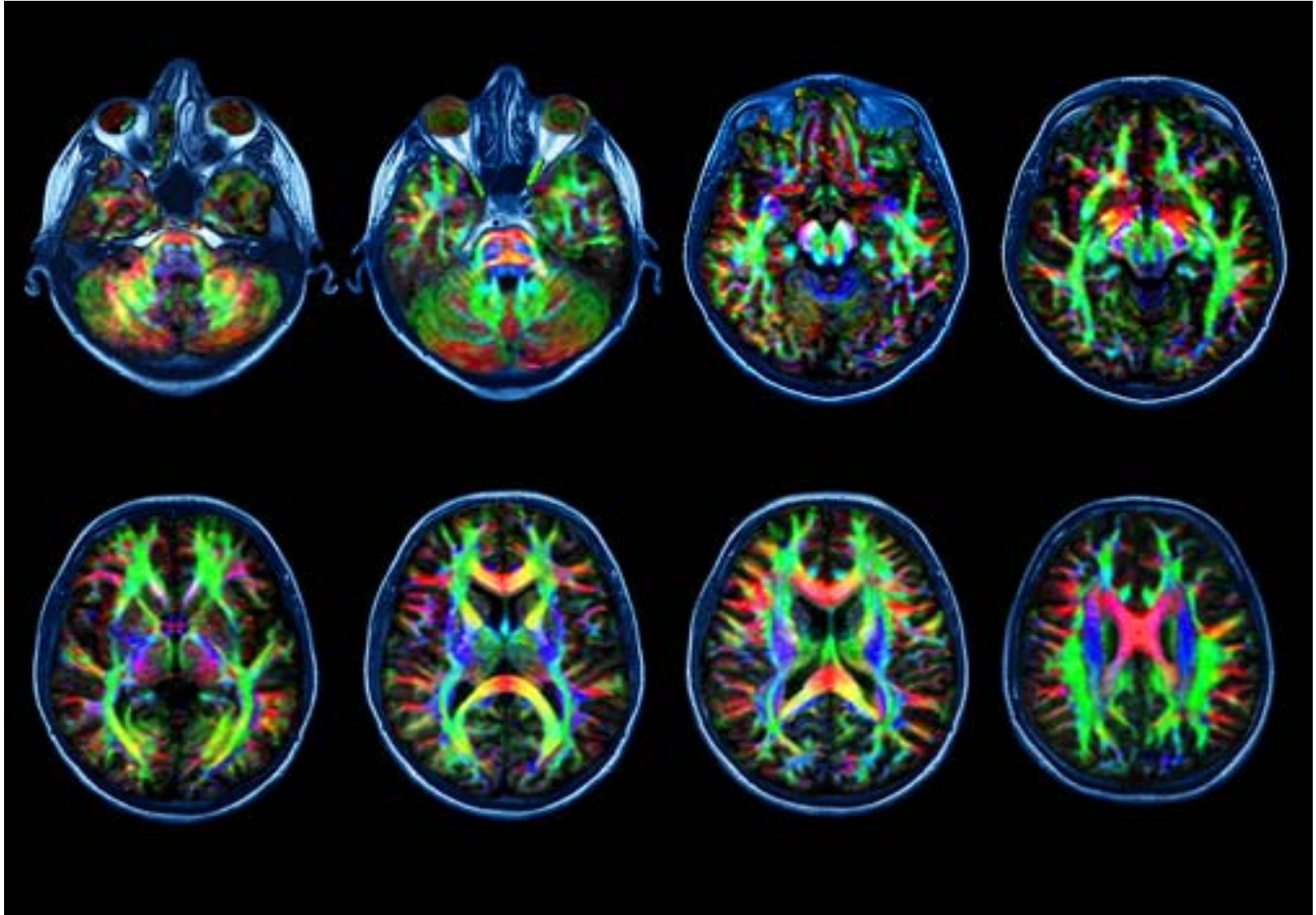
Slice Opacity

Overlay Opacity

DTI transverse τομή



DTI transverse τομές

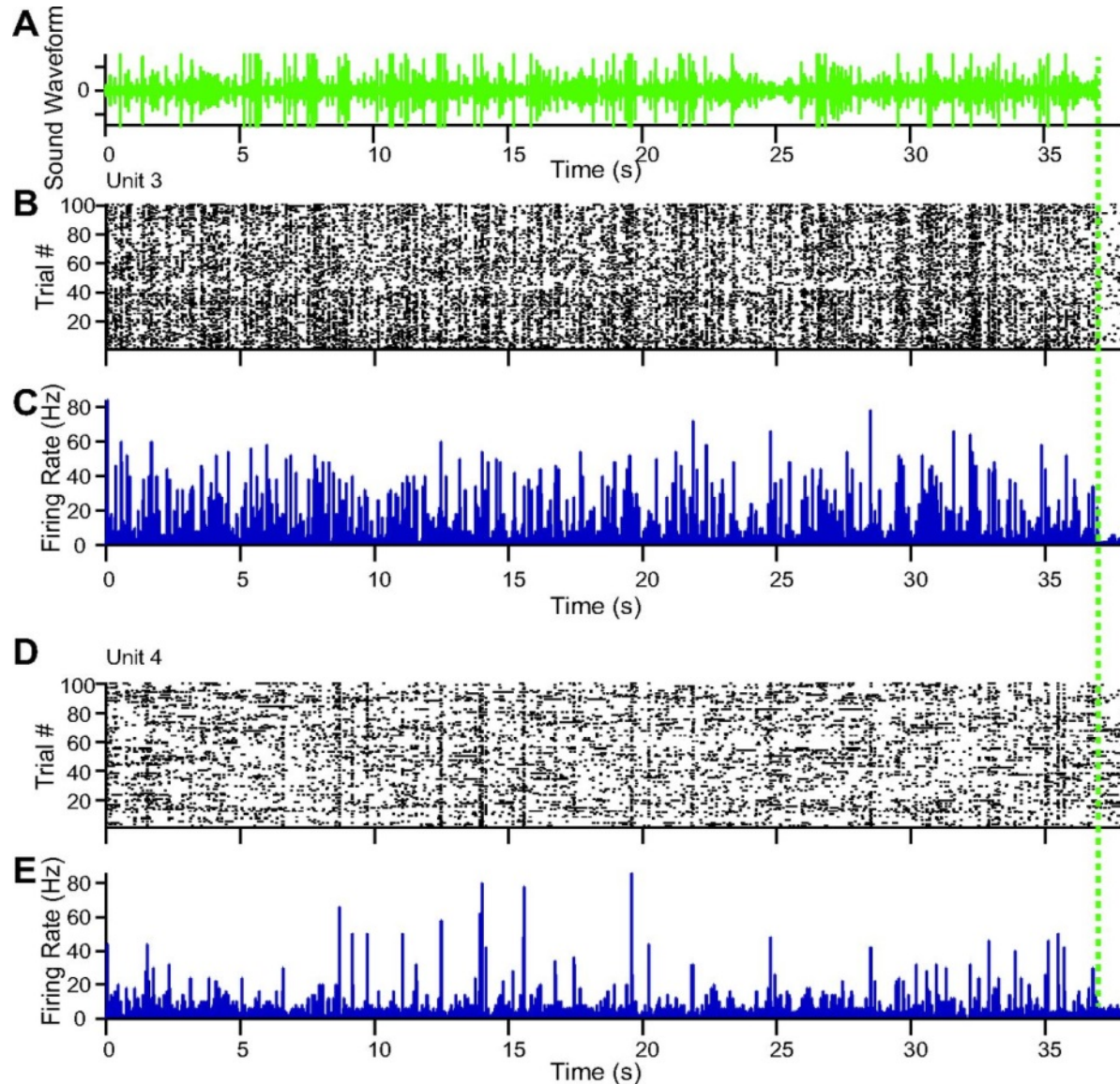


Single Cell Recording

- Αφορά στην παρακολούθηση και καταγραφή της ηλεκτρικής δραστηριότητας ενός μεμονωμένου νευρώνα.
- Ένα πολύ λεπτό ηλεκτρόδιο εισάγεται στον εγκέφαλο με την αιχμή του να είναι πολύ κοντά στην κυτταρική μεμβράνη του νευρώνα που θέλουμε να μελετήσουμε (extracellular recording).
- Στην ιδανική περίπτωση θα έπρεπε να μπορούμε να εισάγουμε το ηλεκτρόδιο εντός του υπό μελέτη νευρώνα (intracellular recording) αλλά αυτό είναι πολύ δύσκολο. Ωστόσο είναι πού πιθανό έτσι να διαρραγεί η κυτταρική μεμβράνη και να καταστραφεί ο νευρώνας.
- Προτιμούμε, λοιπόν, τις extracellular recordings έστω και αν σε αυτές υπάρχει πιθανότητα σφάλματος καθώς το πιθανότερο είναι να καταγράψουμε την ηλεκτρική δραστηριότητα μιας έστω μικρής ομάδας νευρώνων και όχι μόνο του υπό μελέτη νευρώνα.
- Με τις single cell recordings ενδιαφερόμαστε να εξετάσουμε την πιθανή εξειδίκευση ενός νευρώνα και συνήθως χρησιμοποιούμε peristimulus recordings (ώστε να έχουμε ως μέτρο σύγκρισης τη Baseline activity του νευρώνα πριν και μετά την επί τούτου διέγερσή του). Οι peristimulus recordings απεικονίζονται σε raster plots και peristimulus histograms.

Raster plots-peristimulus histograms (rat's brain)

(Carruthers,,I.M. et al., *Encoding of ultrasonic vocalizations in the auditory cortex*, Journal of Neurophysiology
Vol. 109 no. 7, 2012)



Single Cell Recording

- Με τη μέθοδο του single cell recording οι νευρο-επιστήμονες κατόρθωσαν να ανακαλύψουν την τοπογραφική οργάνωση του εγκεφάλου (topographic maps)´.
- Έτσι ανακαλύφθηκαν και καταγράφηκαν οι τοπογραφικοί χάρτες του somatosensory και του motor cortex (somatosensory homunculus/motor homunculus), η retinotopic οργάνωση των νευρώνων του visual cortex και φυσικά η tonotopic οργάνωση των νευρώνων του auditory cortex αλλά και διάφορων υποφλοιικών περιοχών όπως το Κάτω Διδύμιο.
- Με single cell recordings ανακαλύφθηκαν οι mirror neurons στον προκινητικό φλοιό αλλά και τα gnostic cells στον Ιππόκαμπο.
- Ωστόσο, λόγω του invasive χαρακτήρα τους, οι περισσότερες μελέτες με single cell recordings γίνονται ακόμα στους εγκεφάλους πειραματόζων. Οι μελέτες σε ανθρώπους είναι πιο σπάνιες. Είναι λίγες οι φορές που άνθρωποι προσφέρονται εθελοντικά για single cell recordings και συνήθως είναι ασθενείς με implanted electrodes.
- Οι νευρο-επιστήμονες βρίσκουν την ευκαιρία να προβούν σε τέτοιες καταγραφές στους ανθρώπους την ώρα στα πλαίσια επιβεβλημένων χειρουργικών επεμβάσεων στον εγκέφαλο. Για παράδειγμα σε επεμβάσεις αντιμετώπισης της επιληψίας είναι σκόπιμο να εντοπιστούν εκ τω προτέρων οι περιοχές ανώμαλης δραστηριότητας.

Multi-cell Recording

- Με τις single cell recordings οι νευρο-επιστήμονες πίστεψαν ότι είχε ανοίξει ο δρόμος για την αποκρυπτογράφηση του εγκεφάλου.
- Εντούτοις, όπως σύντομα φάνηκε, η συνολική συμπεριφορά μιας ομάδας νευρώνων δεν προκύπτει απλώς αθροίζοντας τις επιμέρους εκφάνσεις της, δηλαδή τις ατομικές συμπεριφορές των νευρώνων που την απαρτίζουν. Απαιτείται μια συνολικότερη εκτίμηση που εμπλέκει και την αλληλεπίδραση της υπό μελέτη ομάδας με άλλες ομάδες νευρώνων.
- Έτσι προέκυψε η μέθοδος του multi-cell recording κατά την οποία καταγράφεται η ηλεκτρική δραστηριότητα πολλών νευρώνων ταυτόχρονα.
- Στις μέρες μας η multi-cell recording αφορά στην ταυτόχρονη παρακολούθηση μέχρι και 400 νευρώνων.
- Η multi-cell recording χρησιμοποιείται ευρέως σε έρευνας που αφορούν στη δημιουργία brain-artificial limbs interfaces.

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECoG

- Όταν ένας νευρώνας διεγείρεται από έναν άλλο νευρώνα, παράγει ένα excitatory postsynaptic potential (EPSP).
- Η προ-συναπτική διέγερση προκαλεί μια εισροή κατιόντων στον νευρώνα και την απελευθέρωση ανιόντων στη γύρω περιοχή.
- Αυτό οδηγεί στην εκπόλωση της κυτταρικής μεμβράνης. Πλέον εντός και εκτός της μεμβράνης έχουν δημιουργηθεί δύο (αντίστροφα μεταξύ τους δυναμικά).
- Λόγω των δύο δυναμικών έχουμε μια κίνηση ιόντων από τις θετικές προς τις αρνητικές περιοχές τόσο εντός όσο και εκτός της μεμβράνης, επομένως ηλεκτρικό ρεύμα που διαρκεί για 10ms ως 30ms (ηλεκτρικός παλμός).
- Τα EEG και ECoG μετρούν τα δημιουργούμενα δυναμικά
- Σε περίπτωση ανασταλτικής δραστηριότητας (IPSP: Inhibitory postsynaptic potentials) έχουμε παραγωγή αντίστροφων δυναμικών

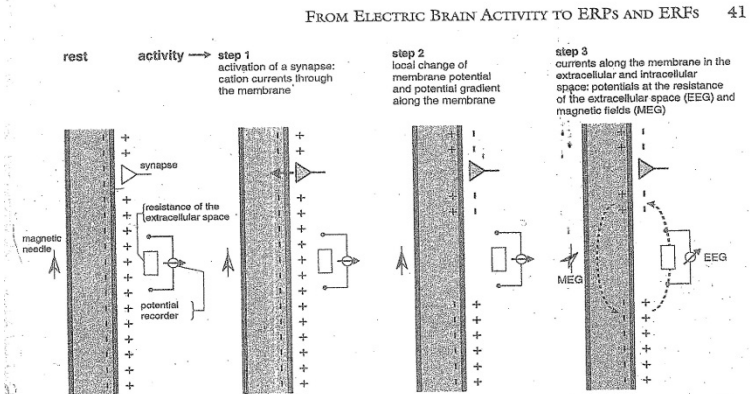
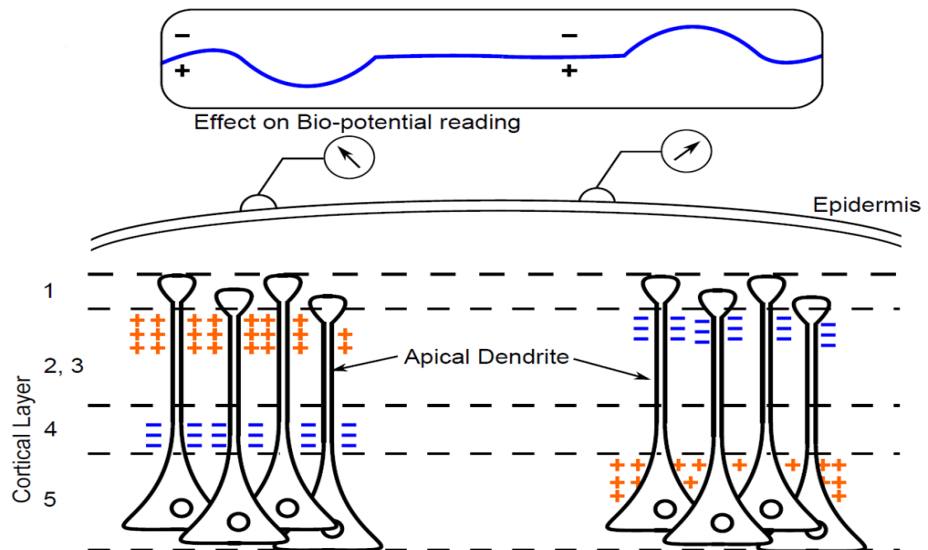


Figure 4.1 Mechanisms underlying the generation of EEG potentials (and of the corresponding magnetic fields) in the extracellular space of the central nervous system. See main text for details. Reprinted with permission from Niedermeyer & Da Silva (2005).



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

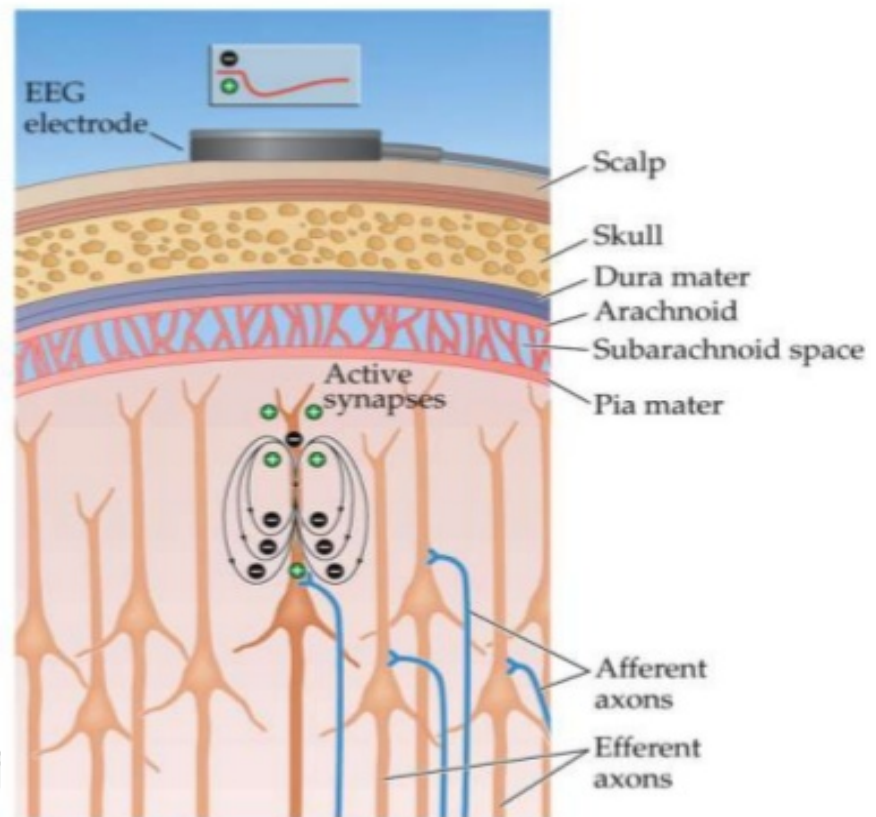
Παλμός (Spike)



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

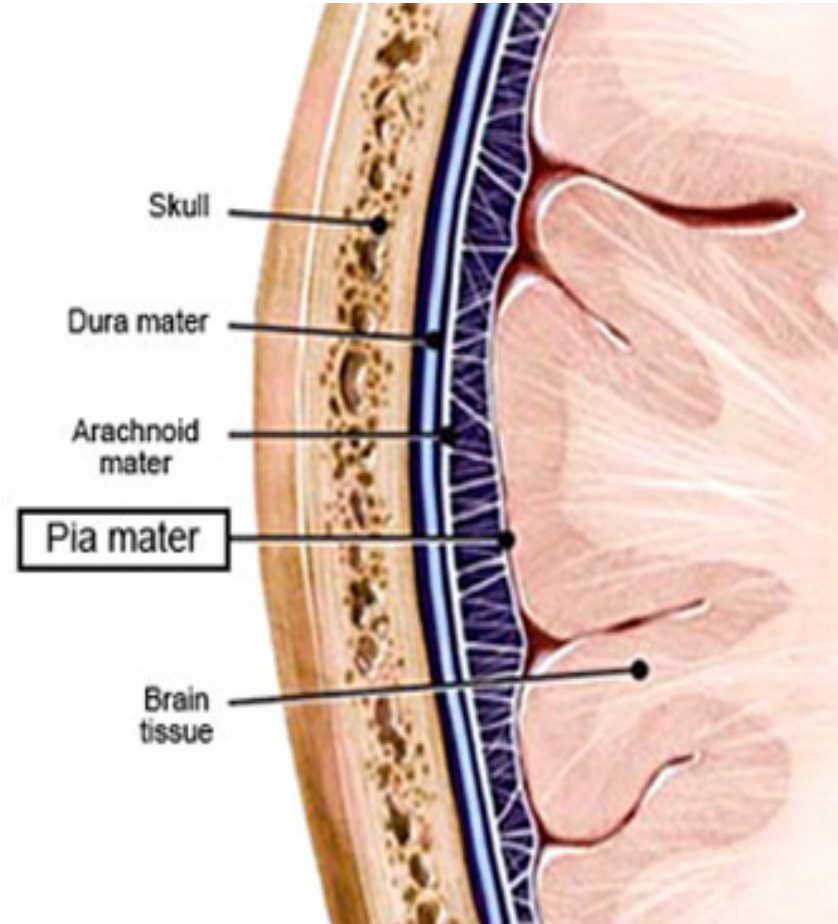
Summary

- EEG results from the *combined* activity of a *large* numbers of *similarly oriented* pyramidal neurons.
- Requires *synchronous* activity across groups of cells.
- EEG reflects *summed* post synaptic activity of large cell ensembles.



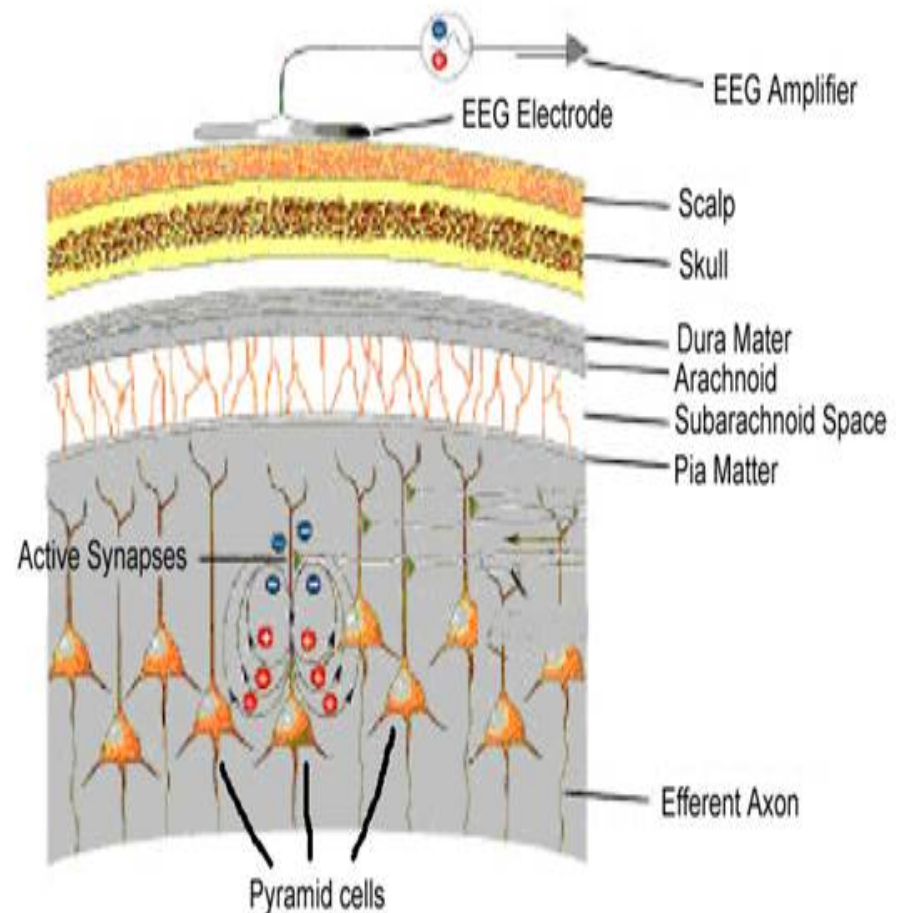
Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECoG

- Στην EEG τα ηλεκτρόδια τοποθετούνται στο κρανίο
- Στην depth EEG τα ηλεκτρόδια τοποθετούνται απευθείας στον ιστό του εγκεφαλικού φλοιού
- Στην ECoG τα ηλεκτρόδια τοποθετούνται στον εσωτερικό υμένα του εγκεφάλου (pia mater)



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECoG

- Αν τα EPSP παράγονται κοντά στις απολήξεις των νευρώνων (πλησιέστερα στην επιφάνεια του εγκεφαλικού φλοιού), το ρεύμα ρέει μακριά από το κυτταρικό σώμα και προς τις απολήξεις, δημιουργώντας ένα αρνητικό δυναμικό στα ηλεκτρόδια (Τα IPSP δημιουργούν ένα θετικό δυναμικό).
- Αν τα EPSP παράγονται κοντά στο κυτταρικό σώμα (βαθύτερα στο φλοιό) το ρεύμα κινείται προς τα κάτω (από το σώμα προς τη βάση των νευρώνων) δημιουργώντας θετικό δυναμικό στο ηλεκτρόδιο (αρνητικό αν έχουμε IPSP).
- ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Έτσι υπάρχει μια αβεβαιότητα ως προς το αν το 'σήμα' που ανιχνεύουμε είναι EPSP ή IPSP (εκτός αν με βαθύτερη παρατήρηση δούμε τη φορά του ρεύματος πράγμα που δεν είναι εύκολο).



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

Brainwaves

- Οι νευρώνες του εγκεφαλικού φλοιού είναι πυραμιδικοί.
- Έχουν την ιδιότητα να ταλαντώνονται ηλεκτρικά συντονισμένα κατά ομάδες (συναθροίσεις).
- Οι ομάδες αυτές αποτελούνται από νευρώνες που έχουν την ίδια διάταξη (προσανατολισμό) στο χώρο.
- Οι συντονισμένες ηλεκτρικές ταλαντώσεις έχουν σαν αποτέλεσμα στην παραγωγή εγκεφαλικών κυμάτων (brain waves).

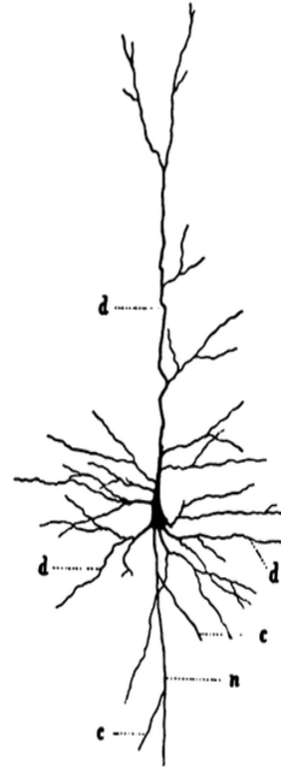
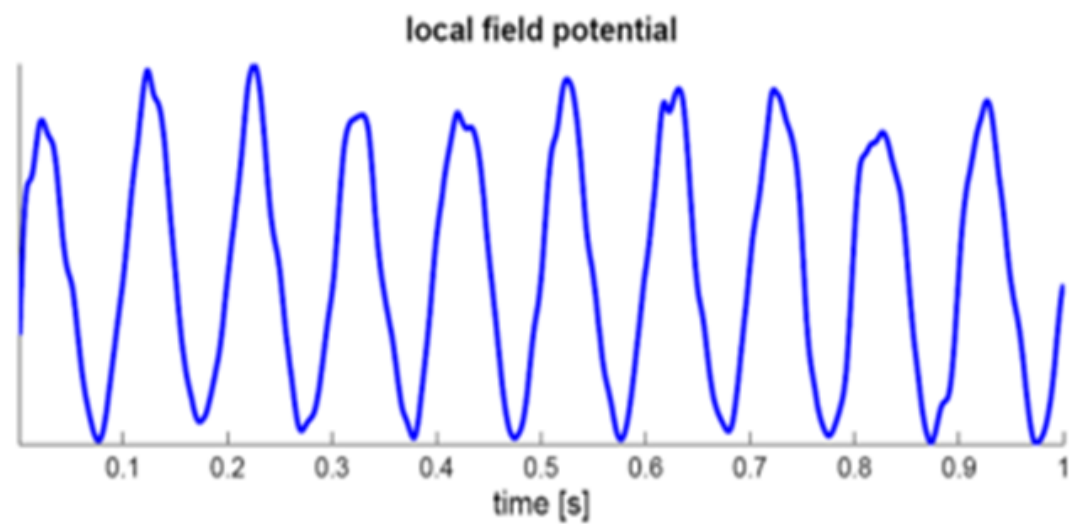
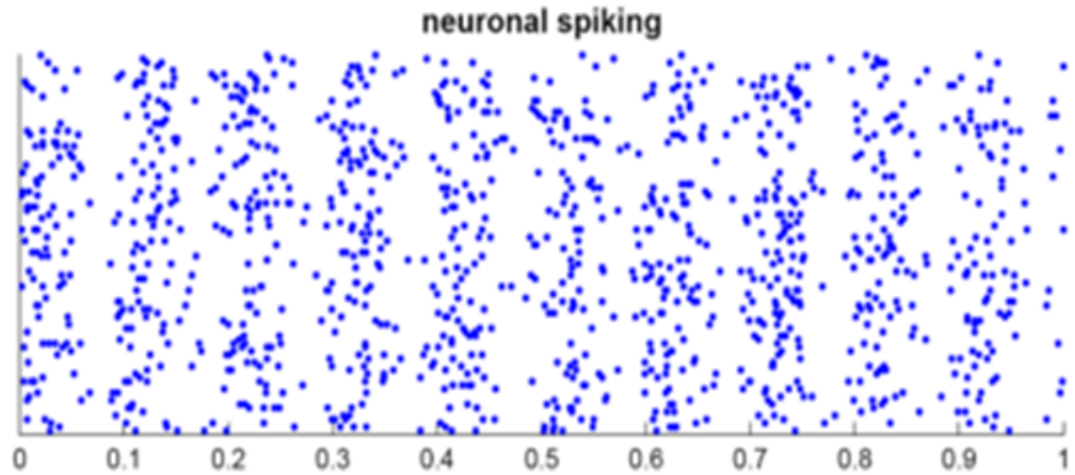


Fig. 33.—A pyramidal cell of the cerebral cortex of man. \times 90. c, Collaterals; d, dendrites; n, neuraxis.



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECoG

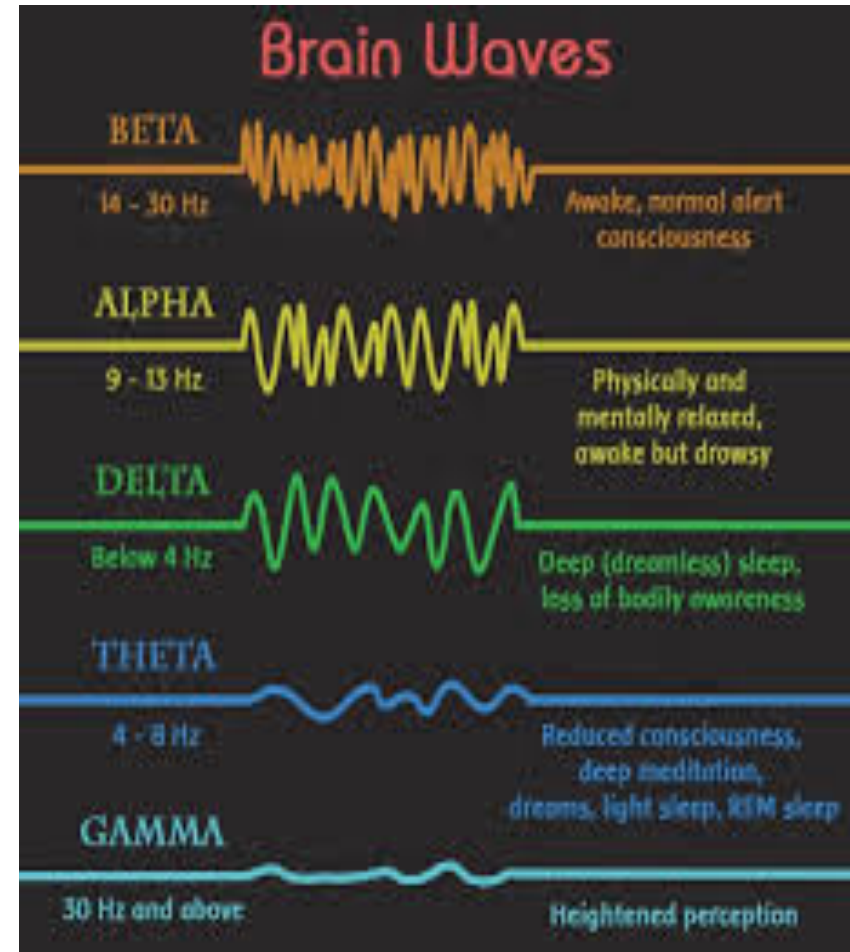
Brainwaves



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

Brainwaves

- Οι βασικές περιπτώσεις παραγόμενων κυμάτων κατηγοριοποιούνται βάσει εύρους συχνοτήτων (συχνότητα κύματος άρα και συχνότητα νευρωνικής ταλάντωσης) και βάσει της νοητικής κατάστασης την οποία προκαλούν:
- Beta: 14-38Hz /συγκέντρωση, μάθηση, επίλυση προβλημάτων.
- Alpha: 9-14Hz ψυχική ηρεμία, resting state of the brain.
- Delta: κάτω από 4Hz/ βαθύς ύπνος χωρίς όνειρα, σχεδόν κατάσταση αναισθησίας, τα πιο 'θορυβώδη' κύματα.
- Theta: 4-8Hz/ ελαττωμένη συνείδηση, ελαφρύς ύπνος με όνειρα, REM στάδιο ύπνου.
- Gamma: 30Hz και πάνω/συνδυασμός πληροφορίας από πολλά διαφορετικά σημεία του εγκεφάλου, αυξημένη αντίληψη.



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ ECoG

- Εκτός από τα brainwaves, σήματα μεγάλου ενδιαφέροντος (ιδιαίτερα στη μελέτη του μουσικού εγκεφάλου) είναι 'βιωματικά δυναμικά' (Event Related Potentials-ERP)
- Πάντως πέραν των brainwaves και των ERP ένα σημαντικό μέρος ηλεκτρικής εγκεφαλικής δραστηριότητας δεν είναι ανιχνεύσιμο μέσω των EEG είτε διότι δεν είναι αρκετά συντονισμένα (ώστε να παράγει ανιχνεύσιμα κύματα), είτε διότι οι νευρώνες πολλών εγκεφαλικών δομών (όπως ο Θάλαμος και η Αμυγδαλή)-ακόμα και αν ανήκουν στην ίδια συνάθροιση-δεν είναι γεωμετρικά ευθυγραμμισμένοι ώστε να στείλουν τα ηλεκτρικά 'απόνερα' της δραστηριότητάς τους προς την ίδια κατεύθυνση (π.χ. προς τον εγκεφαλικό φλοιό όπου έχουμε τοποθετήσει τα ηλεκτρόδιά μας).

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

- Για να επιτελεστεί μια μέτρηση EEG χρειάζονται το λιγότερο δύο ηλεκτρόδια:
 - ένα ‘ενεργό ηλεκτρόδιο’ το οποίο θα μετρήσει το σήμα ενδιαφέροντος και επομένως τοποθετείται στην υπό μελέτη περιοχή.
 - Ένα ‘ηλεκτρόδιο αναφοράς’ το οποίο τοποθετείται σε κάποια απόσταση από το ‘ενεργό ηλεκτρόδιο’ ώστε να παράσχει ένα μέτρο σύγκρισης (μια εικόνα της μέσης εγκεφαλικής δραστηριότητας στις περιοχές εκτός αυτής που ερευνούμε).

Στην περίπτωση μελέτης της άνω περιοχής του **primary auditory cortex**, το ‘ηλεκτρόδιο αναφοράς’ τοποθετείται στην άκρη της μύτης.
 - Συνήθως χρησιμοποιούμε πολυάριθμα ‘ενεργά ηλεκτρόδια’ και ένα ‘ηλεκτρόδιο αναφοράς’

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Πολλοί νευρο-επιστήμονες παρατηρούν ότι το φαινόμενο της εγκεφαλικής δραστηριότητας είναι χαοτικό. Αν αυτό ισχύει, τότε πώς μπορούμε να ξέρουμε ποια περιοχή είναι πράγματι ‘ουδέτερη’-μη συμμετέχουσα στην όποια παρατηρούμενη δραστηριότητα, ώστε να τοποθετήσουμε σε αυτήν το ‘ηλεκτρόδιο αναφοράς’;

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

- Συνήθως οι συχνότητες που μελετάμε με τη μέθοδο EEG είναι του εύρους 1 ως 45Hz, αν και δύναται να μετρηθούν και συχνότητες ως και μερικές εκατοντάδες Hz.
- Το πλάτος των ανιχνευόμενων ηλεκτρικών σημάτων είναι συνήθως του εύρου 1-100μV
- Το μεγάλο πλεονέκτημα της μεθόδου EEG έναντι των μεθόδων fMRI και PET έγκειται στο γεγονός ότι η EEG μπορεί να απεικονίσει την εγκεφαλική δραστηριότητα με μεγάλη χρονική ανάλυση-λεπτομέρεια:
Για παράδειγμα με ένα sampling rate 1000Hz (επομένως 1000 λήψεις ανά δευτερόλεπτο $f=N/\Delta t$) μπορούν να ανιχνευτούν αλλαγές του εγκεφαλικού δυναμικού σε διαστήματα του 1ms

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

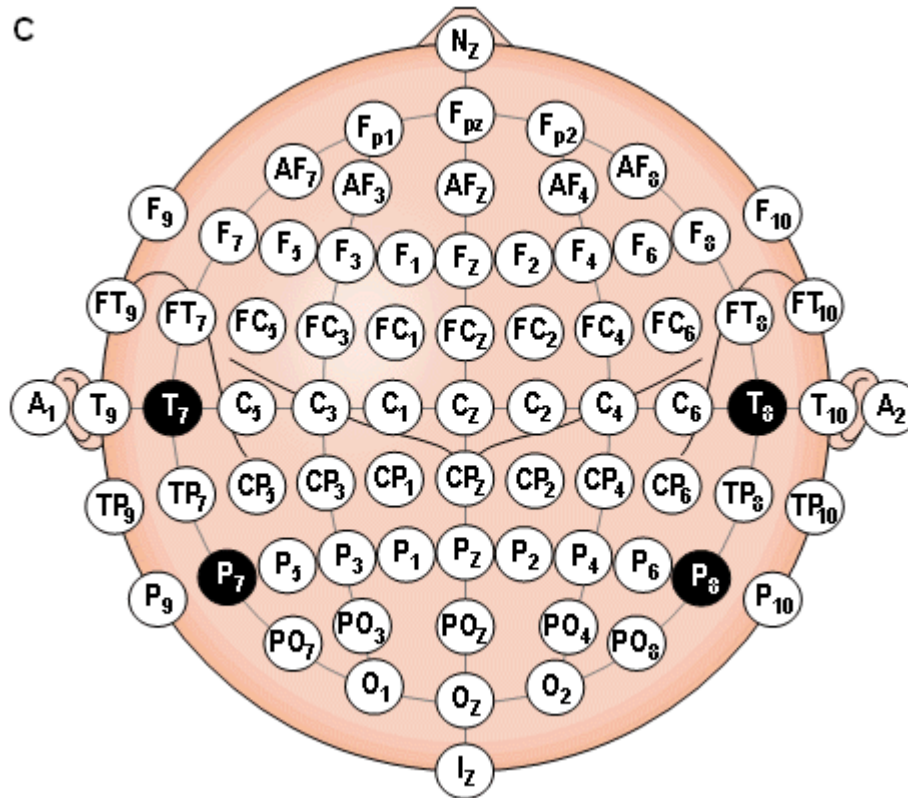
Το '10-20 system'

- Η ευκρίνεια και εγκυρότητα της εικόνας που λαμβάνουμε με μια EEG εξαρτάται εν πολλοίς από τη διάταξη των ηλεκτροδίων στην επιφάνεια του κρανίου
- Η πιο διαδεδομένη διάταξη είναι αυτή του 'συστήματος 10-20' (10-20 system)

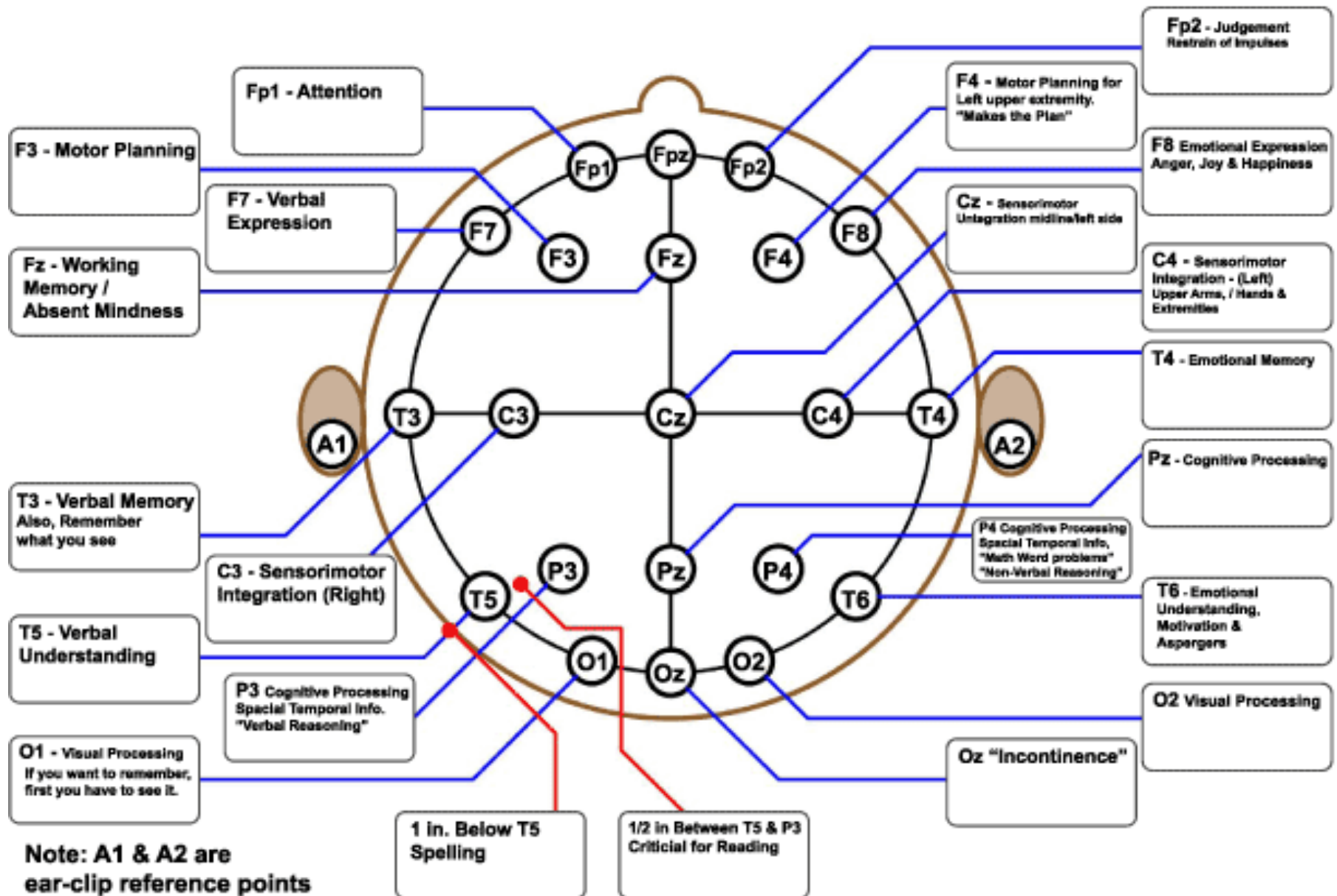
Το '10-20 system'

- Η θέση κάθε ηλεκτροδίου ορίζεται βάσει:
 - 1^{ον} της εγγύτητας σε κάποια από τις βασικές περιοχές (F:Frontal, C:Central, P:Parietal, O:Occipital, T:Temporal)
 - 2^{ον} της σχετικής απόστασης από τον κατακόρυφο και τον οριζόντιο άξονα (αριθμός από 1-10). Οι θέσεις πάνω στους άξονες απέχουν μεταξύ τους απόσταση ίση με το 10% του συνολικού μήκους του άξονα

To '10-20 system'



Το '10-20 system': καταγραφή νοητικών λειτουργιών



Το '10-20 system': τοποθέτηση ηλεκτροδίων



EEG signal extraction

- Ένα πρόβλημα της μεθόδου EEG είναι ο διαχωρισμός του 'πληροφοριακά ωφέλιμου' σήματος από το θόρυβο (noise).
- Ο θόρυβος προκαλείται :
 - 1^{ον} από το σύνολο της εγκεφαλικής δραστηριότητας πλην αυτής που μελετάμε εγκεφαλικών
 - 2^{ον} από δυναμικά παραγόμενα από τους μύες του προσώπου, της γνάθου, του αυχένα κλπ.
 - 3^{ον} τεχνικός θόρυβος από τα ίδια τα χρησιμοποιούμενα όργανα και το εργαστηριακό περιβάλλον

EEG signal extraction

- Ο διαχωρισμός ωφέλιμου σήματος-θορύβου γίνεται μέσα από μια 'στατιστική διύλιση': Το ίδιο 'ερέθισμα' παρουσιάζεται ξανά και ξανά και οι αποκρίσεις καταγράφονται. Έπειτα από κάθε επανάληψη η νέα απόκριση συσχετίζεται στατιστικά με τον μέσο όρο του προηγούμενου συνολικού σήματος. Αυτό αυξάνει σταδιακά το signal-to-noise ratio.

Άνω σχήμα: θόρυβος(spontaneous EEG = noise)

Κάτω σχήμα: Η συνεχής γραμμή είναι ο μέσος όρος σημάτων και η διακεκομμένη το standard error of means

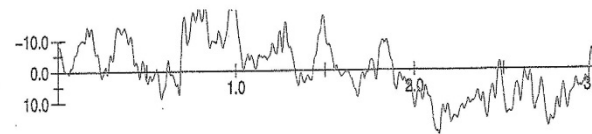


Figure 4.3 Spontaneous EEG with 3 seconds duration, recorded from Cz.

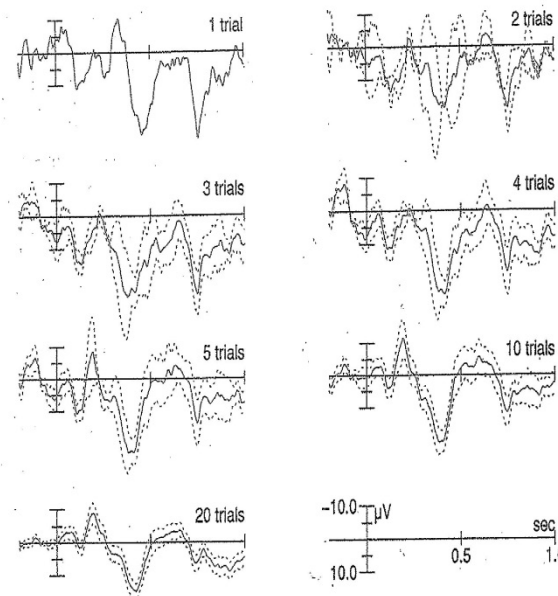
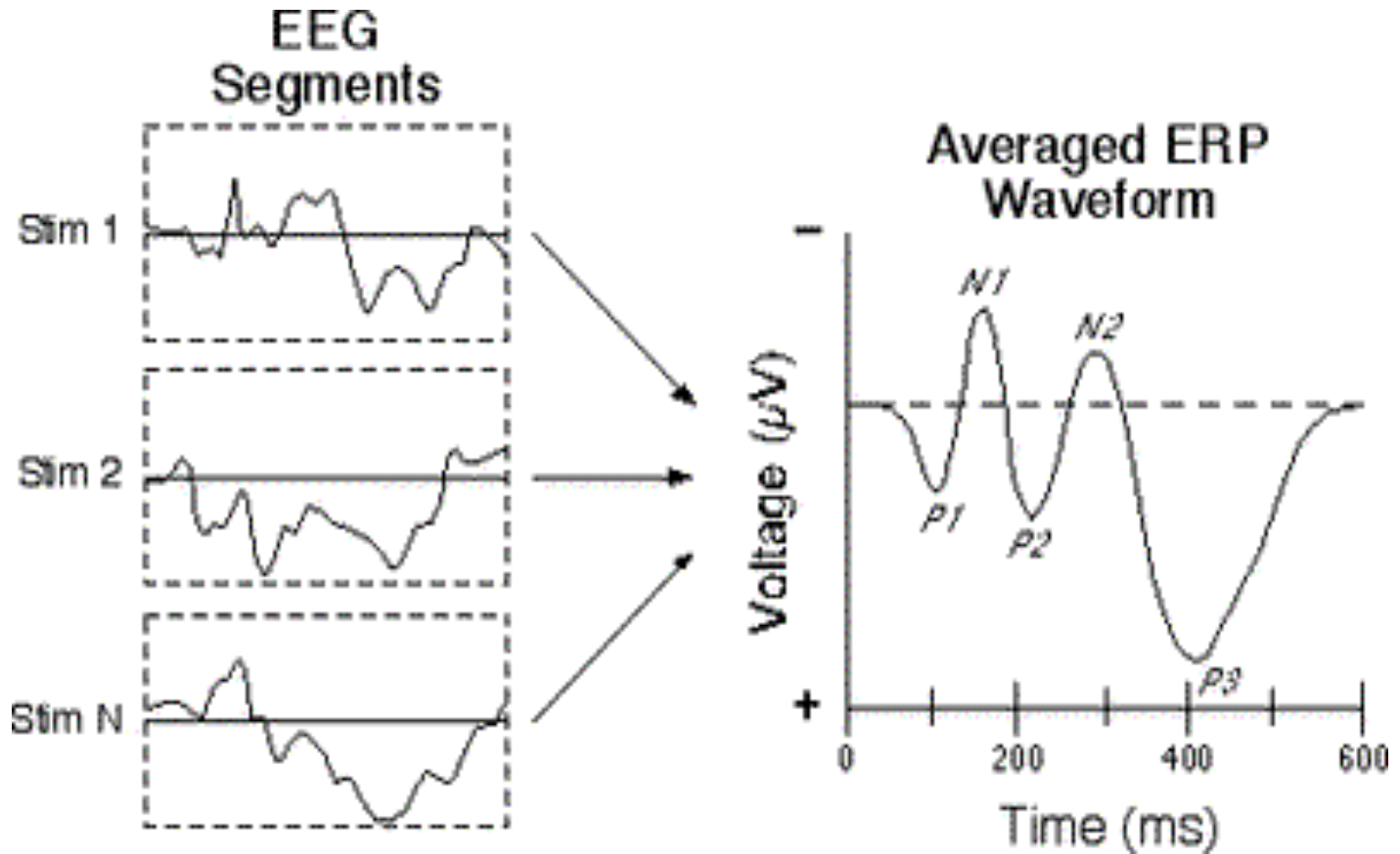


Figure 4.4 ERP of a single trial (top left), and ERPs of 2-20 averaged, similar trials (solid lines). A 250 ms pre-stimulus baseline was used for averaging. The standard error of mean (SEM) is indicated by the dotted lines. The position of the y-axis indicates the onset of the stimulus. Note the SEM decrease with increasing amount of trials. Also note that potentials approximate the x-axis during the pre-stimulus ('baseline') interval with increasing amount of trials.

EEG signal extraction



Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

Προβλήματα

- Πρόβλημα χρονικού εντοπισμού
Η latency ενός ERP στοιχείου δεν καταδεικνύει την latency της νοητικής λειτουργίας που αντιστοιχεί στο εν λόγω ERP στοιχείο. Είναι αρκετά πιθανό η νοητική λειτουργία να έλαβε χώρα νωρίτερα και το ανιχνευόμενο ERP να οφείλεται:
 - a) σε διάδοση της πληροφορίας σε άλλες εγκεφαλικές περιοχές
 - b) σε διεργασίες απόσβεσης μιας προηγούμενης ή παράλληλης νοητικής λειτουργίας (να είναι δηλαδή ένα inhibitory signal)Συνεπώς δε μπορούμε να είμαστε σίγουροι ότι το παρατηρούμενο ERP ανήκει σε μια νοητική λειτουργία που λαμβάνει χώρα ταυτόχρονα με το εν λόγω ERP
(χρονική απροσδιοριστία)

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: EEG/ECOG

Προβλήματα

- Πρόβλημα χωρικού εντοπισμού

Ακόμα και αν λάβουμε ένα σήμα μεγίστου πλάτους σε ένα δεδομένο ηλεκτρόδιο, δε μπορούμε να είμαστε βέβαιοι ότι ο νευρωνικός γεννήτορας του εν λόγω ERP βρίσκεται ακριβώς κάτω από το συγκεκριμένο ηλεκτρόδιο:

a) Αν ο νευρωνικός γεννήτωρ (ένας νευρώνας ή μια συνάθροιση νευρώνων) δεν είναι προσανατολισμένος ακτινικά προς την επιφάνεια του κρανίου, τότε το ERP του θα προβληθεί σε ένα σημείο που δε θα βρίσκεται πάνω από τον εν λόγω γεννήτορα

b) Ακόμα και αν ο υποψήφιος γεννήτωρ είναι ακτινικά προς την επιφάνεια του κρανίου, είναι πιθανό το ανιχνευόμενο ERP να αποτελεί τη συνισταμένη πολλών επιμέρους νευρωνικών διεγέρσεων που συμβαίνουν ταυτόχρονα σε διαφορετικές περιοχές του εγκεφάλου. Σε αυτή την περίπτωση η συλλογικότητα της δράσης των νευρώνων αποτελεί ανασταλτικό παράγοντα για την επίτευξη μιας τοπολογικής ακρίβειας

(χωρική απροσδιοριστία)

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: MEG

- Γύρω από κάθε ρευματοφόρο αγωγό δημιουργείται μαγνητικό πεδίο.
- Η ηλεκτρική δραστηριότητα του εγκεφάλου δημιουργεί μαγνητικά πεδία.
- Θεωρούμε ότι τα ERP έχουν και μαγνητικά σύστοιχα εκτός από ηλεκτρικά.
- Η MEG αντιμετωπίζεται ως η απάντηση στα προβλήματα απόσβεσης των ηλεκτρικών σημάτων της EEG λόγω της χαμηλής αγωγιμότητας του κρανίου.
- Πράγματι η μέθοδος MEG μας δίνει καλύτερη χωρική ακρίβεια από την EEG μέθοδο, ως προς τον εντοπισμό της πηγής του σήματος. Για αυτό χρησιμοποιείται και προχειρουργικά για τη λεπτομερή οριοθέτηση των προβληματικών περιοχών του εγκεφάλου στις οποίες πρόκειται να παρέμβουμε.

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: MEG

- Η μέθοδος MEG παρουσιάζει δύο βασικά προβλήματα:
- 1^ο Μπορεί να ανιχνεύσει ρεύμα μόνο αν αυτό ρέει παράλληλα στο κρανίο. Ωστόσο, όπως έχουμε πει, οι περισσότεροι φλοιικοί νευρώνες είναι τοποθετημένοι σε cortical columns που έχουν κάθετη διάταξη ως προς το κρανίο. Συνεπώς η μέθοδος MEG είναι καλή στο να καταγράφει τη δραστηριότητα νευρώνων που βρίσκονται μέσα στις εγκεφαλικές αύλακες (όπως οι περισσότεροι νευρώνες του auditory cortex).
- 2^ο Τα μαγνητικά πεδία που παράγει η ηλεκτρική δραστηριότητα των νευρώνων είναι εξαιρετικά ασθενή. Αυτό κάνει το ανιχνευόμενο με MEG σήμα ευαίσθητο στην παρουσία άλλων πολύ ισχυρότερων μαγνητικών πεδίων από το περιβάλλον (για παράδειγμα το μαγνητικό πεδίο της Γης). Στην ιδανική περίπτωση, για να αντιμετωπιστούν οι παρεμβολές τέτοιων πεδίων, πρέπει η MEG να λαμβάνει χώρα εντός ειδικά magnetically shielded δωματίων. Επιπλέον, για τη σύλληψη ενός τόσο ασθενούς μαγνητικού σήματος απαιτείται η χρήση ειδικών ανιχνευτών που ονομάζονται SQUIDS.

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: MEG

- Τα μαγνητικά πεδία του εγκεφάλου μετρώνται με χρήση superconducting quantum interference devices (SQUID).
- Τα SQUID αποτελούνται από πηνία υπεραγώγιμου σύρματος το οποίο κρατιέται σε σχετικά χαμηλές θερμοκρασίες από υγρό Ήλιο ώστε να παραταθεί η κατάσταση υπεραγωγιμότητας.
- Με αντίστροφη χρήση του νόμου των Biot-Savart μπορούμε μελετώντας το μαγνητικό πεδίο μιας περιοχής του εγκεφάλου να εξαγάγουμε συμπεράσματα για την κατανομή των ηλεκτρικών σημάτων που το παράγαν άρα για την ηλεκτρική δραστηριότητα στην εγκεφαλική περιοχή κάτω από το μαγνητικό πεδίο (**The bioelectromagnetic inverse problem**).
- Μπορούμε βέβαια να προβλέψουμε το μαγνητικό πεδίο μελετώντας τα ρεύματα που λαμβάνουμε από μια EEG κάνοντας χρήση των εξισώσεων Maxwell (**The forward problem**).

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: MEG

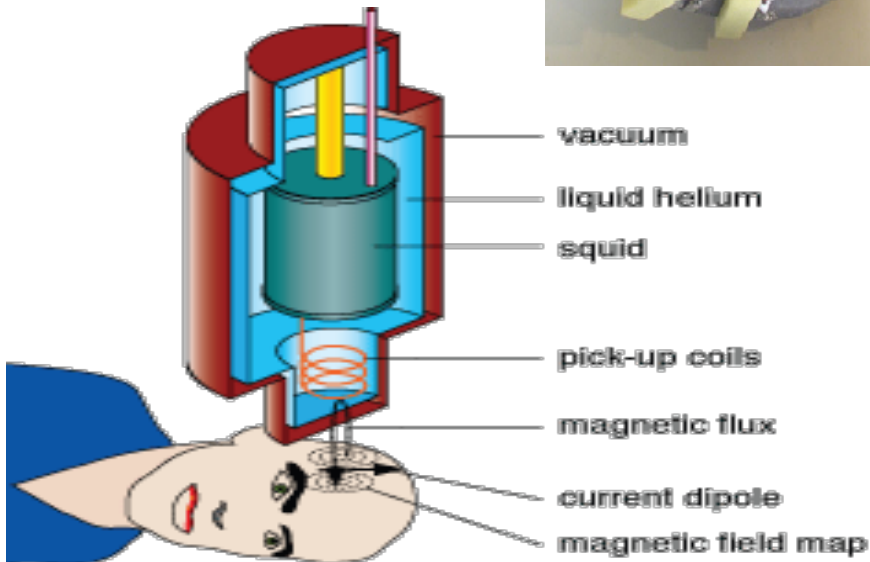
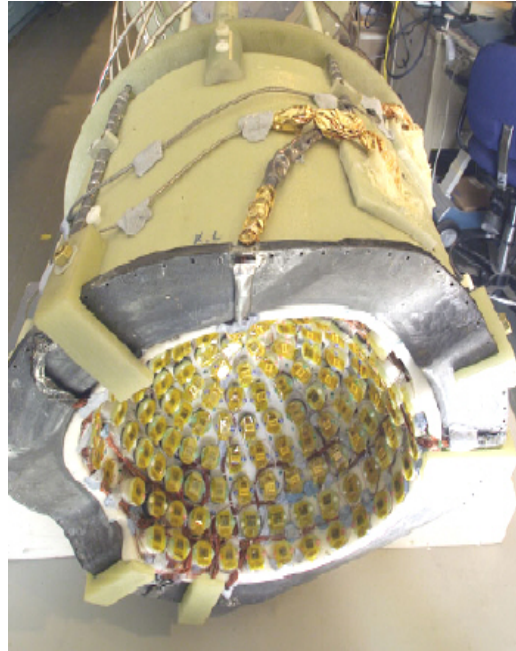
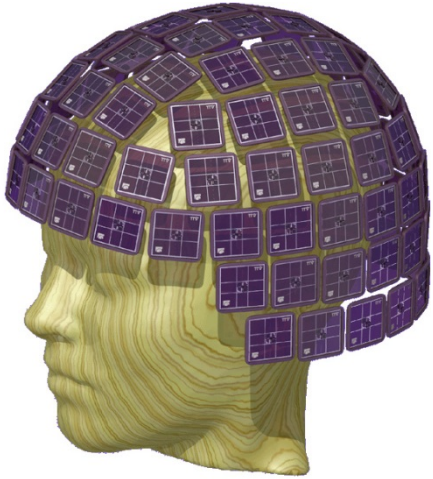
ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Παρόλα αυτά δε μπορούμε να είμαστε σίγουροι ότι μια δεδομένη EEG και μια δεδομένη MEG απεικονίζουν την ίδια εγκεφαλική δραστηριότητα και αυτό διότι στο **bioelectromagnetic inverse problem** διαφορετικές source configurations μπορούν να δώσουν την ίδια κατανομή μαγνητικών πεδίων (ηλεκτρομαγνητική πολλαπλή πραγμάτωση).

Η επικουρική χρήση του **forward solution** θα μπορούσε να δώσει μια λύση. Ωστόσο θα ήταν αναπόφευκτη η υποκειμενική κρίση του ερευνητή καθώς για να αποφύγει τον εις άπειρον τεμαχισμό του εγκεφάλου σε επί μέρους volumes, ο ίδιος θα έπρεπε να δημιουργήσει ένα υποθετικό source configuration και ένα υποθετικό volume conductor model.

Κινδυνεύουμε να εμπλακούμε σε μια κυκλικότητα κατά την οποία θα το EEG πρέπει να προσδιορίσει την ταυτότητα του MEG (forward solution) αλλά ταυτόχρονα-για να αποφευχθεί η υποκειμενική ανάμιξη του ερευνητή-πρέπει και το ίδιο να προσδιοριστεί από το MEG (inverse problem).

Τρίλημμα του Αγρίππα: Κυκλικότητα ή Απειρισμός ή Υποκειμενικότητα;

Μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης: MEG



Electrocorticography (ECoG)

- Όπως αναφέραμε ήδη, στην ECoG τα ηλεκτρόδια τοποθετούνται στον εσωτερικό υμένα του εγκεφάλου (pia mater).
- Αυτό συνεπάγεται έναν invasive χαρακτήρα που περιορίζει τη δυνατότητα χρήσης εθελοντών ανθρώπων, όπως ακριβώς συμβαίνει με τις μεθόδους cell recording.
- Ωστόσο, και πάλι οι νευρο-επιστήμονες έχουν την ευκαιρία να προβούν σε ECoG σε περιπτώσεις επιβεβλημένων χειρουργικών παρεμβάσεων ή τοποθέτησης μόνιμων εμφυτευμάτων στον εγκέφαλο.
- Η ECoG μετρά ηλεκτρικά σήματα πριν αυτά περάσουν από το κρανίο και το τριχωτό της κεφαλής. Έτσι αποφεύγει το signal distortion και μας δίνει πολύ 'καθαρά' αποτελέσματα με μεγάλη χωρο-χρονική ευκρίνεια.
- Επιπλέον, σε μια ECoG τα ηλεκτρόδια δύναται να χρησιμοποιηθούν για τη διέγερση τμημάτων του εγκεφάλου ώστε να χαρτογραφηθούν φλοιικές και υποφλοιικές δραστηριότητες που εγείρουν λειτουργίες όπως η κίνηση και η γλώσσα.
- Ένα ακόμα πλεονέκτημα της ECoG είναι η ικανότητά της να συλλαμβάνει την ηψίσυχη εγκεφαλική δραστηριότητα τα σήματα της οποίας αποσβένονται ή αλλοιώνονται από το κρανίο.

Neuroimaging: PET-fMRI

Το καλώς συγκερασμένο κλειδοκύμβαλο της εγκεφαλικής απεικόνισης: Ο συγκερασμός δομής και λειτουργίας

- Οι προαναφερθείσες μέθοδοι εγκεφαλικής απεικόνισης είναι επικεντρωμένες στη χαρτογράφηση κυρίως της λειτουργίας και αυτό αναφορικά προς ένα σύντομο χρονικό διάστημα.
- Με το neuroimaging η χαρτογράφηση της λειτουργίας (ηλεκτρική - μαγνητική δραστηριότητα) γίνεται ταυτόχρονα με την απεικόνιση της δομής που επιτελεί την εν λόγω λειτουργία.
- Έχουμε έτσι μια εικόνα στην οποία η εξέλιξη μιας δραστηριότητας θεάται επί της δομής που την επιτελεί. Μπορούμε έτσι να έχουμε μια ανατομία της λειτουργίας (functional anatomy) πέραν της παραδοσιακής φυσιο-ανατομίας.
- Μάλιστα η όλη παρατήρηση γίνεται σε ένα μεγαλύτερο χρονικό διάστημα από ό,τι με τις προηγούμενες μεθόδους δίνοντας έτσι στην παρατήρησή μας τη δυνατότητα να μελετήσει πιο δυναμικά φαινόμενα.
- Με τις μεθόδους Neuroimaging δε μετράμε απευθείας τη νευρωνική δραστηριότητα (γεγονότα φόρτισης- εκφόρτισης των νευρώνων) αλλά τα 'απόνερα' αυτής της δραστηριότητας και συγκεκριμένα τις μεταβολικές αλλαγές που αυτή προκαλεί:
 - Όπως συμβαίνει με το σύνολο των κυττάρων του σώματός μας, έτσι και οι νευρώνες χρειάζονται οξυγόνο και γλυκόζη ώστε μέσω μεταβολικών μηχανισμών να εξασφαλίσουν την ενέργεια που απαιτείται για την από μέρους τους έγερση ηλεκτρικής δραστηριότητας. Ως εκ τούτου όταν οι νευρώνες βρίσκονται σε φάση υψηλής διέγερσης (έντονη δραστηριότητα) αιματώνονται περισσότερο από ό,τι συνήθως, Αυτή η μεταβολή στην αιμάτωση των εγκεφαλικών περιοχών είναι ό,τι ανιχνεύουν οι PET και fMRI.

Event Related Potentials (ERP)

- Γενικά τα ανιχνευόμενα τον εγκέφαλο ηλεκτρικά σήματα διακρίνονται σε:
 - **Event Potentials (EP)**: εγείρονται με πολύ μικρό latency από τη στιγμή του ερεθίσματος. Θεωρείται ότι αντιστοιχούν σε βασικές αντιληπτικές διεργασίες
 - **Event Related Potentials (ERP)**: εγείρονται με μεγαλύτερες latencies και θεωρείται ότι αφορούν σε ανώτερες και πιο σύνθετες νοητικές διεργασίες
 - **Exogenous ERP's**: προκαλούνται ως απαντήσεις σε εξωτερικά ερεθίσματα-διεγέρσεις του εγκεφάλου
 - **Endogenous ERP's**: δε είναι απαραίτητη-σίγουρη η παρουσία εξωτερικού ερεθίσματος

Η latency και το amplitude των exogenous components είναι σε άμεση συνάρτηση με τα χαρακτηριστικά των εξωτερικών ερεθισμάτων. Αντίθετα η latency και το amplitude των endogenous components είναι σε άμεση συνάρτηση με ενδογενείς παράγοντες όπως η συγκέντρωση και η προθετικότητα.

Event Related Potentials (ERP)

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Οι ενδογενείς παράγοντες συχνά επηρεάζουν (φιλτράρουν) την επεξεργασία των exogenous stimuli. Κάθε exogenous stimulus προσλαμβάνεται από έναν εγκέφαλο ευρισκόμενο ήδη σε μια ορισμένη κατάσταση λόγω των προηγούμενων exogenous αλλά και endogenous stimuli.

Μάλιστα τα εν λόγω προηγηθέντα stimuli δεν είναι απαραίτητο να γειτνιάζουν χρονικά μεταξύ τους ή με το νέο προσλαμβανόμενο exogenous stimulus. Δε μπορούμε να γνωρίζουμε πότε έλαβαν χώρα οι εσωτερικές και εξωτερικές συνιστώσες που μας δίνουν τη συγκεκριμένη εγκεφαλική συνισταμένη εικόνα που παρατηρούμε τώρα.

Επιπλέον ακόμα και αν επαναλαμβάνουμε τη διέγερση του εγκεφάλου με το ίδιο exogenous stimulus σε διαφορετικές στιγμές, ο εγκέφαλος δεν το υποδέχεται ευρισκόμενος κάθε φορά στην ίδια κατάσταση (conceptual redeployment).

Πρόβλημα της Αρχής Ομοιομορφίας του Εγκεφάλου

Αντίστροφα, η επεξεργασία κάθε endogenous stimulus επηρεάζεται από την ταυτόχρονη παρουσία και επεξεργασία exogenous stimuli (τα endogenous και exogenous stimuli συνυπάρχουν αναπόφευκτα).

Ο εγκέφαλος βρίσκεται σε μια διαρκή κυκλική σχέση με τον Κόσμο, τον διαιρεί αλλά και διαιρείται από αυτόν διαρκώς. Αυτό εξασφαλίζει μεν το δυναμικό χαρακτήρα του εγκεφάλου, εξαργυρώνοντας την πλαστική φύση του αλλά 'σκιάζει' με αστάθμητους παράγοντες την νευρο-επιστημονική έρευνα.

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

early ERP's

- Τα ERP που εγείρει χρονικά πρώτα ένα auditory stimulus εντοπίζονται στο εγκεφαλικό στέλεχος και λαμβάνουν χώρα μέσα στα πρώτα ms από την έναρξη του stimulus (Näätänen, 1990, 1992)
- Η στενή χρονική γειτνίαση αυτών των ERP με το stimulus μας δείχνει ότι είναι μάλλον 'αυτόματα' (αντανακλαστικά) και επομένως δεν επηρεάζονται από ενδογενείς παράγοντες (Woldorff et al, 1987)
 - Όσο μεγαλύτερη η latency ενός ERP τόσο πιο εκτεθειμένο είναι αυτό στην επίδραση ενδογενών παραγόντων

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

middle ERP's και P1

- Τα πρώτα ERP ακολουθούνται από τα Middle-latency ERP's που μάλλον παράγονται στο primary auditory cortex
 - Έχουν latency από 9 ως 50ms (Picton, 1980)
 - Το ισχυρότερο από αυτά τα ERP's είναι το P1 του οποίου το πλάτος μεγιστοποιείται γύρω στα 50ms
 - Η επίδραση ενδογενών παραγόντων (προσοχής) πάνω σε αυτά τα ERP's εμφανίζεται γύρω στα 50ms (Woldorff et al. 1977). Παρόλα αυτά το P1 θεωρείται από τους περισσότερους ως καθαρά exogenous component

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Later ERP's: N1 και P2

- Το P1 συνήθως ακολουθείται από ένα N1 (negative potential με 100ms latency) και ένα P2 (positive potential με περίπου 200ms latency)
 - Το N1 και κάποιες φορές και το P2 (παρά την εμφανώς μεγαλύτερη latency) θεωρούνται επίσης ως exogenous components (ήτοι components ανεπηρέαστα από ενδογενείς παράγοντες)
 - Αμφότερα το N1 και το P2 παρουσιάζουν αισθητά μεγαλύτερα πλάτη από early και τα middle-range ERP's

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Later ERP's: N1 και P2

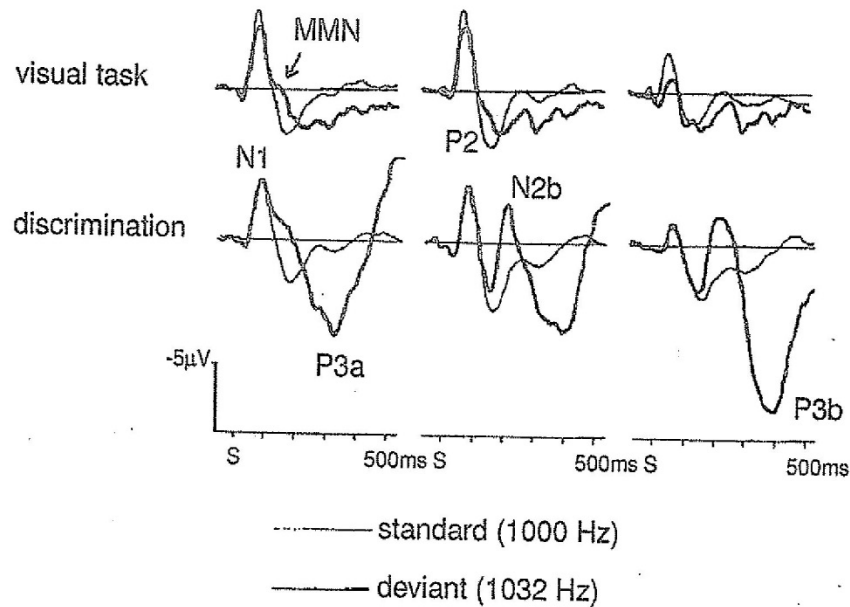


Figure 5.1 ERPs of auditory standard and deviant stimuli while performing a demanding visual task (top row), or while trying to discriminate deviant stimuli among standard stimuli (bottom row). ERPs were recorded from Fz (left column), Cz (middle), and Pz (right). Adapted with permission from Näätänen (1990).

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Later ERP's: N1 και P2

- Το N1 μπορεί να προκληθεί τόσο από το onset όσο και από το ending ενός stimulus καθώς επίσης και από μια αλλαγή συχνότητας ή της έντασης (πλάτος ηχητικού κύματος) μιας συνεχούς ακουστικής διέγερσης.
- Πάντως συνήθως το N1 εγείρεται από απότομες αλλαγές της ενέργειας (ενέργεια ηχητικού κύματος-σχετίζεται με το πλάτος ταλάντωσης) που προσπίπτει στα αισθητήρια όργανα (Clynes, 1969)
- Ο Pandev έδειξε ότι το N1 επηρεάζεται και διαμορφώνεται από την πείρα (Pandev et al, 2001) συνεπώς από την εκπαίδευση
 - Στη μελέτη του Pandev τρομπετίστες παρουσίασαν N1 μεγαλύτερου πλάτους όταν διεγείρονταν ακουστικά από ήχους τρομπέτας παρά όταν διεγείρονταν από ήχους βιολιού. Το αντίστροφο παρατηρήθηκε στους βιολονίστες

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Later ERP's: N1 και P2

- Σε αντίθεση με το N1 ο λειτουργικός ρόλος του P2 παραμένει ασαφής. Ορισμένες μελέτες το συσχετίζουν με την αντίδραση σε συναισθηματικού περιεχομένου λέξεις (Kanske & Kotz, 2007)
- Τα N1 και P2 εγείρονται από διαφορετικές συναθροίσεις νευρώνων που πάντως φαίνεται να βρίσκονται αμφότερες στο auditory cortex (Näätänen, 1992, Näätänen & Picton, 1987, Scherg, 1990)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)

- Το Frequency Following Potential ή Frequency Following Response είναι ένα ταλαντούμενο δυναμικό (ήτοι δυναμικό που παρουσιάζει περιοδική αυξομείωση του πλάτους του) το οποίο προσομοιώνει την περιοδικότητα του ακουστικού σήματος από το οποίο διεγέρθηκε
 - Συγκεκριμένα είναι phase locked στη συχνότητα ή στον envelope του periodic stimulus από το οποίο παράχθηκε
 - Η χρονική κωδίκευση των συχνοτήτων στο επίπεδο του **ακουστικού νεύρου** και του **εγκεφαλικού στελέχους** αφορά στα patterns εκφόρτισης μεμονωμένων νευρώνων καθώς και στη σύγχρονη δραστηριότητα (συντονισμός ταλαντώσεων) μεταξύ νευρωνικών συναθροίσεων. Τα patterns εκφόρτισης ρυθμίζονται-διαμορφώνονται (modulated) από τη χρονική δομή (περιοδικότητα) του ήχου-διεγέρτη
- Για παράδειγμα στην περίπτωση ήχου-διεγέρτη που αφορά σε ομιλία, η περιοδικότητα της f_0 αντανakλάται στα inter-spike intervals των ηλεκτρικών παλμών οι οποίοι εγείρονται στον εγκέφαλο ταυτόχρονα με το ομιλητικό ερέθισμα

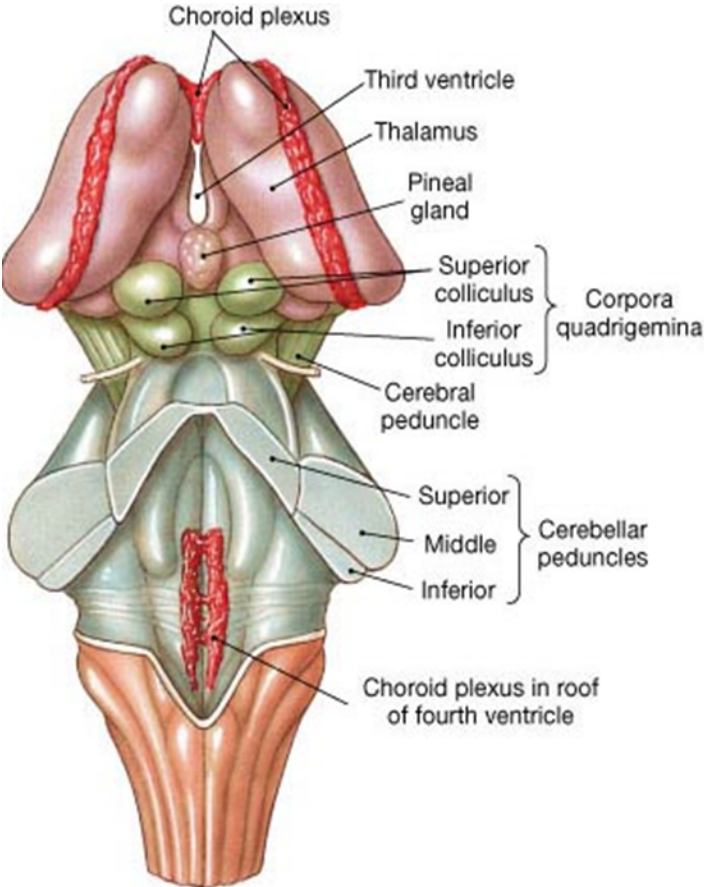
Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)

- Η πιστότητα με την οποία τα FFP's προσομοιώνουν την περιοδικότητα του ακουστικού σήματος-διεγέρτη είναι μερικές φορές τόσο μεγάλη ώστε είναι δυνατόν να 'παίξουμε' τα FFP's μέσω ενός ηχητικού συστήματος (αντιστοίχιση πλάτους του FFP με το πλάτος του ηλεκτρικού σήματος στο στερεοφωνικό) και από τα ηχεία να ακούσουμε σχετικά καθαρά το ακουστικό σήμα-διεγέρτη (neuronal-to-acoustic signal conversion)
- Η πιστότητα προσομοίωσης του ακουστικού σήματος-διεγέρτη από τα FFP's διαφέρει από **μουσικούς** σε **μη μουσικούς** (Hall, 1979, Galbraith et al. 2000, Kraus & Nicol, 2005, Johnson et al. 2005).; Έρευνες έχουν δείξει ότι οι μουσικοί παρουσιάζουν πολύ ακριβέστερη κωδίκευση του pitch contour (pitch over time curve) των φωνημάτων από ό,τι οι μη μουσικοί (Wong, 2007). Έχουμε λοιπόν μια ξεκάθαρη επίδραση της εκπαίδευσης άρα μια μαρτυρία **brain plasticity**.

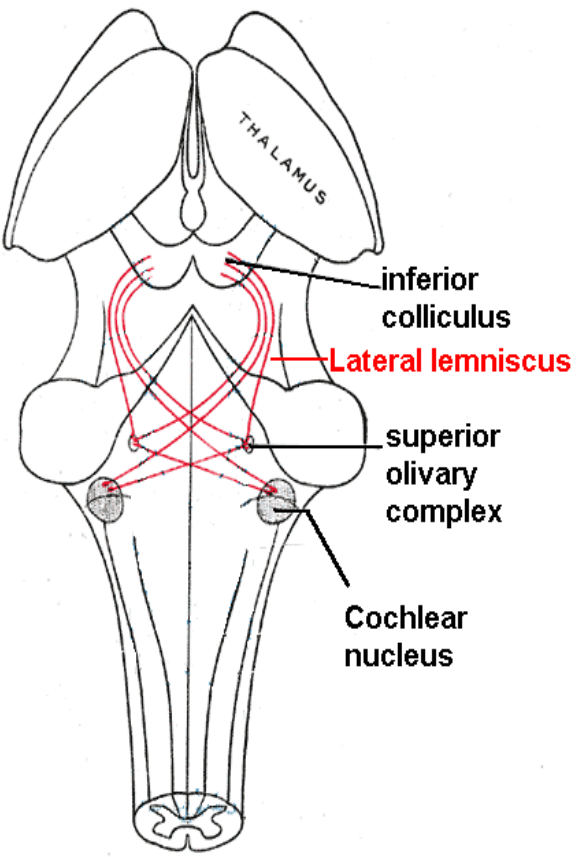
Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)

- Τα FFP's θεωρείται ότι οφείλονται σε συντονισμένη δράση (συντονισμός ηλεκτρικών ταλαντώσεων) πληθυσμών νευρώνων (συναθροίσεων) στο auditory μέρος του **εγκεφαλικού στελέχους**:
 - πιθανότατα στο **κάτω διδύμιο**- inferior culliculus αλλά και στον **πλευρικό λημνίσκο**- lateral lemniscus δηλαδή στη δέσμη νευρο-αξόνων που μεταφέρει ακουστική πληροφορία από τον κοχλία σε διάφορα μέρη του εγκεφαλικού στελέχους (Smith et al. 1975, Hoormann et al. 1992)
- Επίσης θεωρείται εξαιρετικά πιθανό ότι στο σχηματισμό των FFP's εμπλέκεται και το **auditory cortex** μέσω **top-to-down projections προς το κάτω διδύμιο**. ;;;;Διάλογος aSSR με FFP;;;;;(δείτε διαφάνεια 208)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)

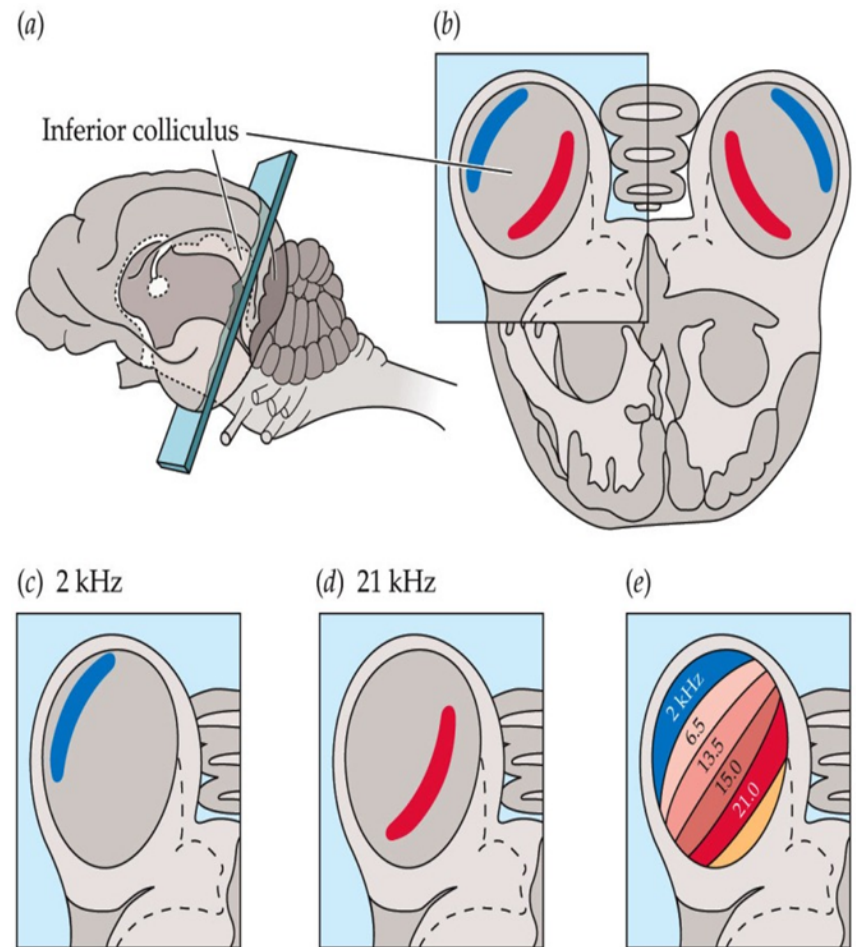


(c) Posterior view

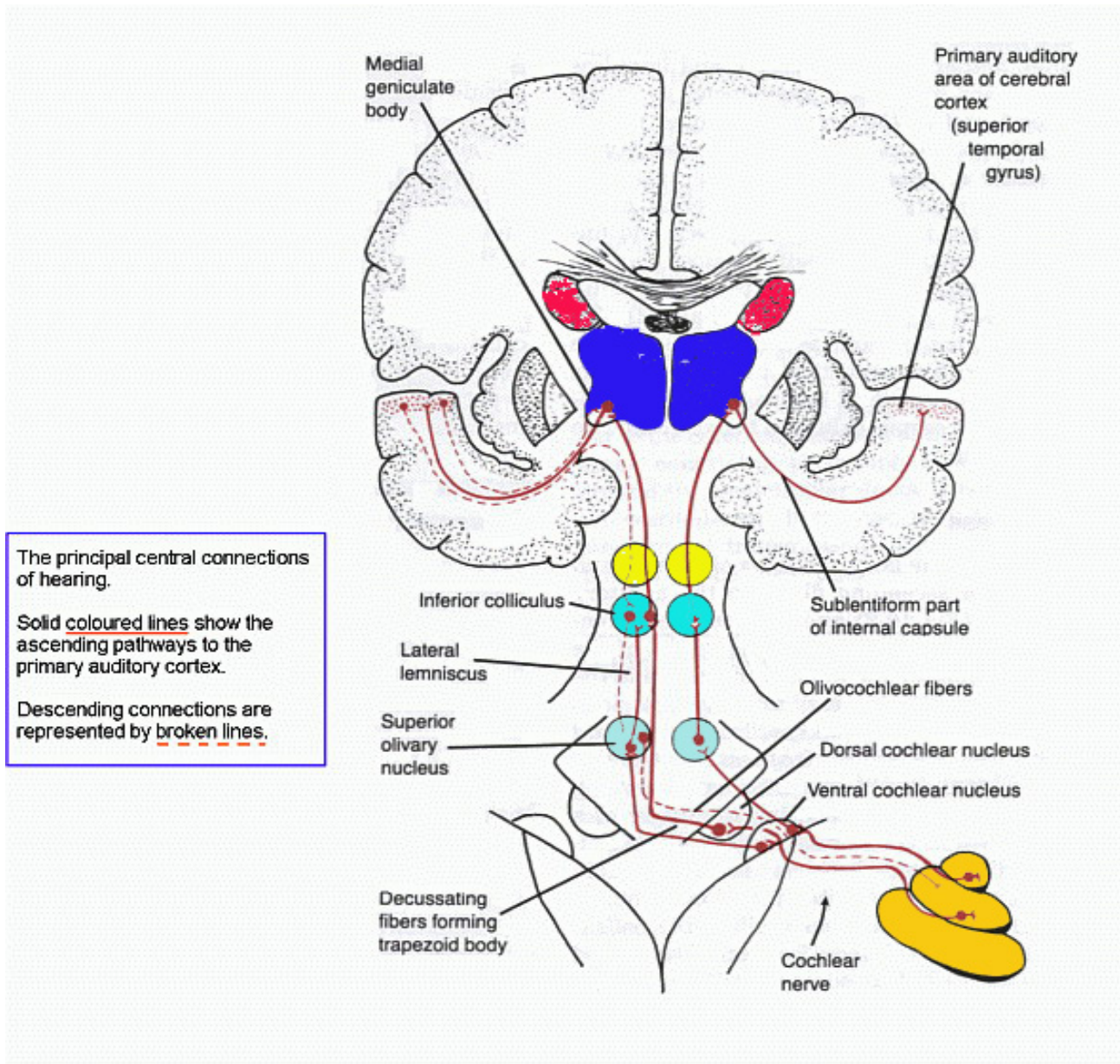


Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)

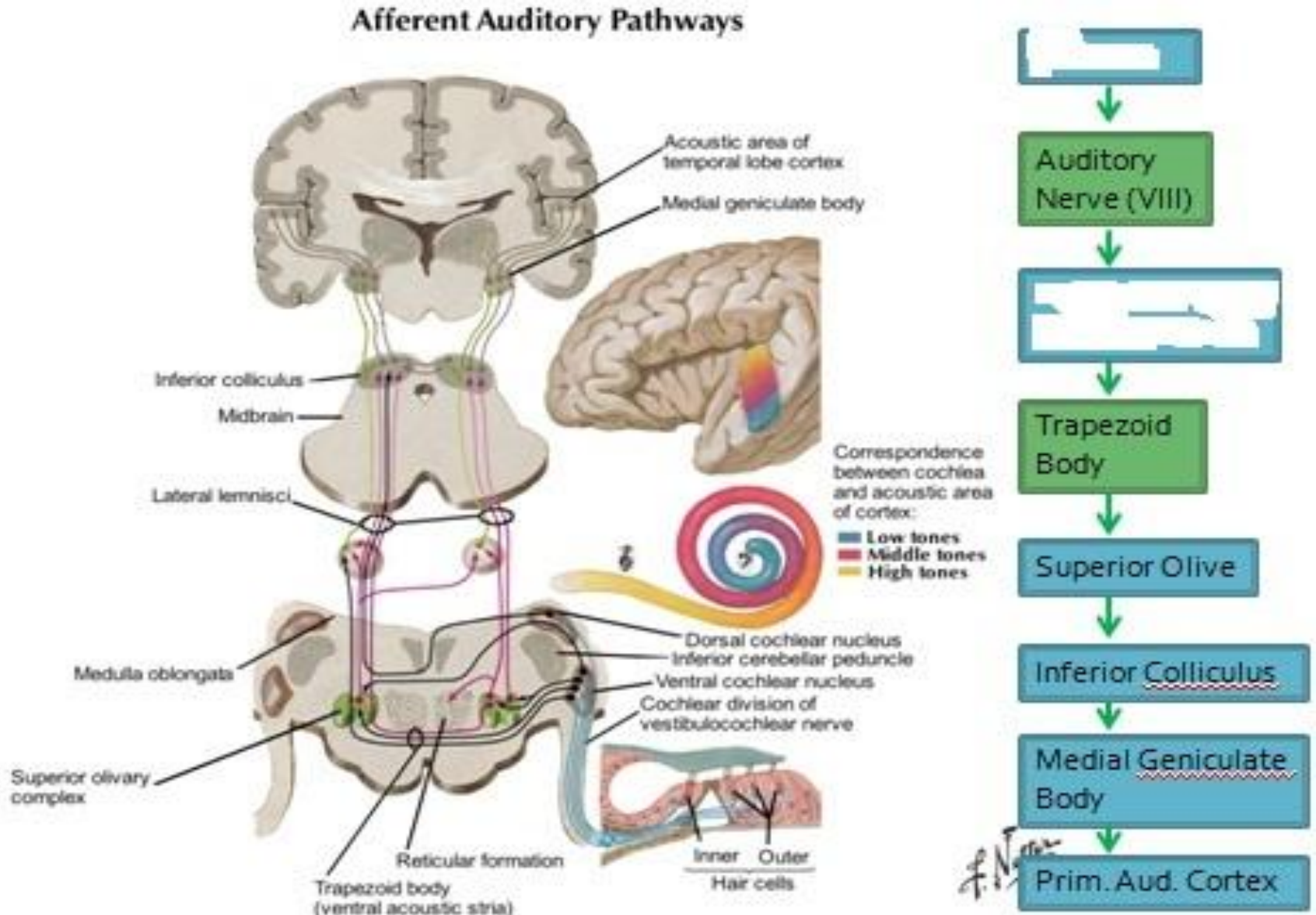
- Η συχνοτική εξειδίκευση τμημάτων του κάτω διδυμίου (συχνοτική τοπολογική οργάνωση) φαίνεται πως καθιστά δυνατή την παραγωγή των FFP's δηλαδή ηλεκτρικών σημάτων που ακολουθούν τη συχνότητα των περιβαλλοντικών διεγέρσεων. Αυτό είναι δυνατό ακριβώς επειδή το κάτω διδύμιο έχει τη δυνατότητα διάκρισης διαφορετικών συχνοτήτων διέγερσης καθώς υποδέχεται την κάθε μια τους σε διαφορετική περιοχή του.



Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)-Auditory Pathway



Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Frequency Following Potential (FFP)-Auditory Pathway



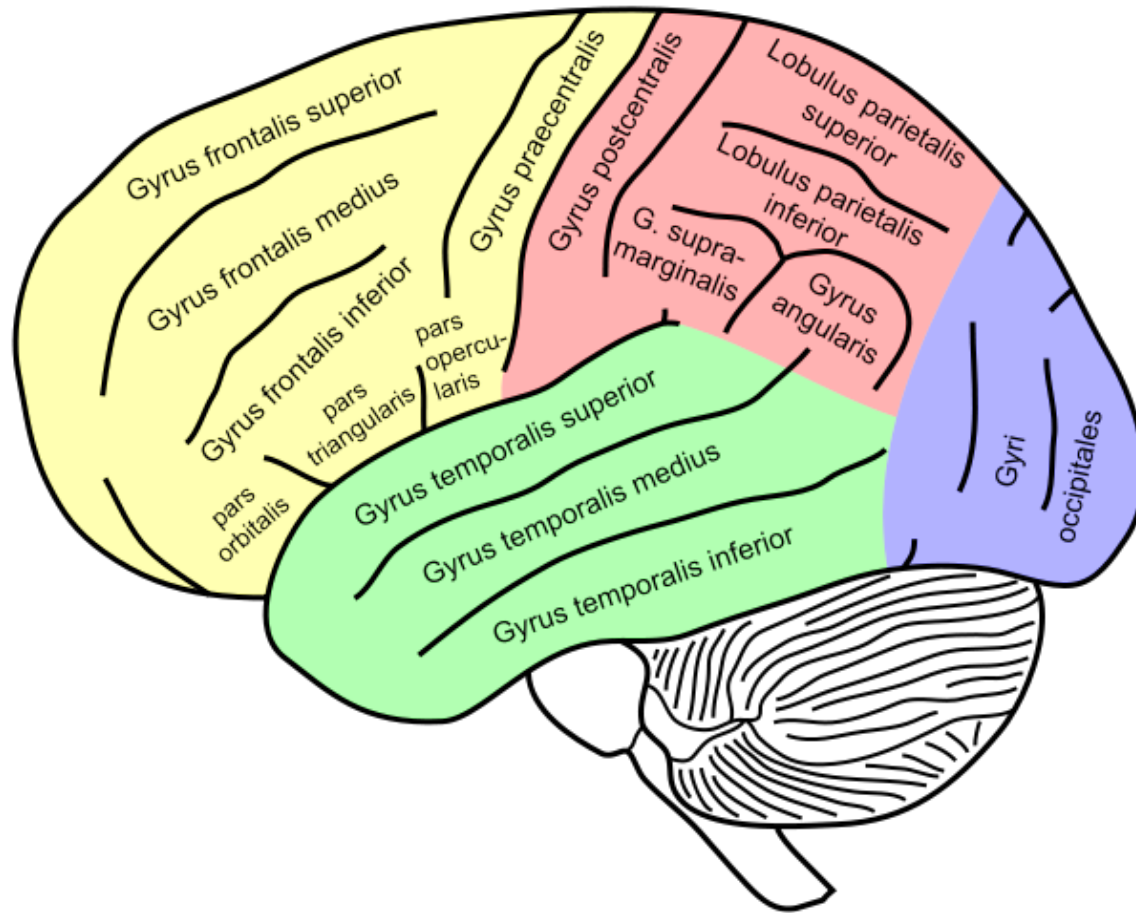
Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)

- Η MMN είναι ένα αρνητικής πολικότητας ηλεκτρικό σήμα που εγείρεται σε περιπτώσεις ανίχνευσης αποκλινόντων ακουστικών σημάτων (deviant auditory signals), δηλαδή ακουστικών σημάτων που αποκλίνουν από ένα πρότυπο σήματος.
 - Αυτό το πρότυπο σχηματίζεται από την επανάληψη του ίδιου ακουστικού ερεθίσματος (standard stimulus)
 - Συνεπώς θεωρείται ότι στο σχηματισμό της MMN. συμμετέχουν 'echoic' memory operations (ο ανθρώπινος εγκέφαλος κωδικεύει μόνιμα, επίμονα ή συχνά ακουστικά χαρακτηριστικά του περιβάλλοντος σε νευρωνικές αναπαραστάσεις που αποθηκεύονται για μερικά δευτερόλεπτα. Αυτά τα νευρωνικά 'μονοπάτια' ηχητικής μνήμης θεωρείται ότι 'ξεφτίζουν' προοδευτικά).

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)-echoic memory

- Το auditory cortex εντοπίζει άμεσα όποιες αποκλίσεις υπάρχουν στο ακουστικό ερέθισμα συγκρίνοντας το τρέχον ερέθισμα με την ακουστική πληροφορία που βρίσκεται αποθηκευμένη στην auditory sensory memory (echoic memory). Ο εν λόγω εντοπισμός εγείρει αυτόματα MMN
- Οι περιοχές στις οποίες αποθηκεύεται η echoic memory είναι:
 - το auditory cortex, ο prefrontal cortex, ο αριστερός premotor cortex, ο οπίσθιος βρεγματικός λοβός και η περιοχή Broca (αν πρόκειται για αποθήκευση γλωσσικών ερεθισμάτων). Τέλος ιδιαίτερα στην εμπλεκόμενη με την παραγωγή MMN μνήμη θεωρείται ότι συμμετέχουν οι inferior temporal gyrus και ο superior temporal gyrus.

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)-superior/inferior gyrus



Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)-echoic memory

- Η MMN μεταξύ άλλων αποτελεί μέσο πειραματικής μελέτης της echoic memory καθώς και της language acquisition
- Στα πειράματα αυτά χρησιμοποιούνται EEG και MEG
- Ως προς τη language acquisition, χαρακτηριστικό των παιδιών που αργούν να μιλήσουν είναι η ελαττωμένη διάρκεια της echoic memory. Αλλοιώσεις στον κροταφικό, στον βρεγματικό λοβό ή τον Ιππόκαμπο οδηγούν σε μια τέτοια ελάττωση διάρκειας της echoic memory
- Σε αντίθεση με την iconic memory στην οποία τα μάτια μπορούν να σκανάρουν ξανά και ξανά το οπτικό αντικείμενο, τα ακουστικά stimuli δύναται να σκαναριστούν μόνο μια φορά, για αυτό και η echoic memory έχει μεγαλύτερες διάρκειες από την iconic memory
- Δια της echoic memory ο ήχος 'κρατιέται' ώσπου να τύχει επεξεργασίας και να αποκτήσει κάποιο νόημα (ταυτότητα). Υπό αυτή την έννοια η echoic memory έχει μια λειτουργία 'προσωρινής μνήμης'.
- Η echoic memory έχει τη δυνατότητα αποθήκευσης ηχητικών σημάτων μεγάλου μήκους για σύντομο χρόνο (της τάξης των 3-4 sec). Σε αυτό τον χρόνο ο αποθηκευμένος ήχος επαναλαμβάνεται ξανά και ξανά μέχρι να ανακληθεί προς επεξεργασία.

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)

- Η MMN έχει latency από 90 ως 150 ms. Έτσι επικαλύπτεται με τα N1 και P2 τα οποία εγείρονται τόσο από standard όσο και από deviant stimuli.
 - Συγκεκριμένα, όταν ανιχνεύουμε την MMN, εκτός από το N1 που εγείρεται από τα standard stimuli του δεδομένου ηχητικού περιβάλλοντος, εγείρεται ένα ακόμα μεγαλύτερου πλάτους N1 από 'φρέσκους' νευρώνες οι οποίοι διεγείρονται από το deviant stimulus.
 - Οι Jacobsen και Schröger (Jacobsen et al. 2003, Schröger, 2007) ανέπτυξαν πειραματικές μεθόδους για τη διάκριση της MMN από τα N1 (συγκεκριμένα τεχνικές αναστολής των N1 ώστε να εγείρεται μόνο η MMN)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)

- Η MMN χωρίζεται σε:
 - Physical feature MMN (phMMN) η οποία αφορά σε απόκλιση φυσικών χαρακτηριστικών (ακουστικών χαρακτηριστικών) του stimulus (π.χ. συχνότητα, πλάτος, θέση στο χώρο κλπ)
 - Abstract feature MMN (afMMN) η οποία αφορά σε απόκλιση ανώτερων αφηρημένων στοιχείων τα οποία δεν έχουν κάποια φυσική υπόσταση εντός του ακουστικού stimulus αλλά αφορούν σε συμβολικές, νοηματικές, συνειρμικές και συντακτικές σχέσεις. Την afMMN εισηγήθηκε πρώτος ο Saarinen (Saarinen et al. 1992)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Mismatch Negativity (MMN)

- Η MMN χρησιμοποιείται μεταξύ άλλων και για τη μελέτη της language και musical syntax
- Έρευνες αποκαλύπτουν την έγερση σημάτων MMN σε **έμβρυα** (Draganova et al. 2005 Huotilainen et al. 2005) και σε **βρέφη**, τόσο για rhMMN (Ruusuvirta et al. 2003, 2004, Stafanics, 2007, Cheur et al. 2002, Kushnerenko et al. 2007, Alho et al. 1990) όσο και για afMMN (Ruusuvirta et al. 2003, 2004, Carral et al. 2005)
- Ο Cheur (Cheur et al. 2000) παρατήρησε ότι οι MMN που εγείρονταν σε βρέφη ήταν μόνο ελαφρώς μεγαλύτερες από αυτές στα παιδιά σχολικής ηλικίας. **Μήπως αυτό δικαιώνει τον Chomsky;**
- Μελέτες έχουν γίνει σε βρέφη και για **μουσικές MMN** για pitch perception across different timbre (Háden et al. 2009), για perception of complex harmonic tones (Ceponiere et al. 2002)
- Ερευνητές έχουν εντοπίσει διαφορές ανάμεσα στις **γλωσσικές** και τις **μουσικές MMN** (Tervaniemi et al. 1999, 2000)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

N2b, P3a και P300

- Σε πειράματα active oddball paradigms (ήτοι σε πειράματα στα οποία οι συμμετέχοντες καλούνται να εντοπίσουν αποκλίνοντα stimuli μέσα από μια σειρά standard stimuli) η MMN ακολουθείται συνήθως από ένα N2b
- Το N2b είναι ένα αρνητικό σήμα που εγείρεται με μεγαλύτερη latency από το N1
- Εντοπίζεται κυρίως από τα central scalp electrodes
- Ακολουθείται συνήθως από το P3a δηλαδή ένα θετικό ERP που παρουσιάζει μέγιστο πλάτος περίπου στα 300ms και εντοπίζεται κυρίως στο μπροστινό μέρος του κρανίου
- Το P3a σχετίζεται κυρίως με physical deviant stimuli και δύναται να εμφανιστεί και χωρίς του N2b σε περιπτώσεις not-task relevant πειραμάτων
- Το P3a εμφανίζεται επίσης σε περιπτώσεις που τα stimuli είναι complex environmental sounds ('novel' sounds) για αυτό και λέγεται και 'novelty P3'
- Το σύμπλεγμα των N2B και P3a ακολουθείται συνήθως από το P3b, ένα ακόμα θετικό ERP με latency λίγο μετά τα 300 ms. Το P3b αφορά σε διαδικασίας απόφασης κατά τη διάρκεια συνειδητής αναγνώρισης των target stimuli και εμφανίζεται κυρίως στον βρεγματικό λοβό

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική meaning processing:N400

- Το N400 είναι ένα αρνητικό ERP το οποίο εμφανίζεται με latency 400ms κατά την επεξεργασία νοηματικής πληροφορίας (conceptual, lexical ή post-lexical).
- Όταν μια λέξη έπεται ενός νοηματικού συνόλου (π.χ. φράση, ή παράγραφος) το N400 είναι αντιστρόφως ανάλογο της νοηματικής συνάφειας που η λέξη παρουσιάζει με το εν λόγω σύνολο. Άρα σχετίζεται με τη έννοια των expectancies.
- Το N400 ανιχνεύεται ελαφρώς περισσότερο προς τη δεξιά πλευρά του κρανίου και κεντρικά του (κυρίως πάνω από τον βρεγματικό λοβό)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική meaning processing: N400

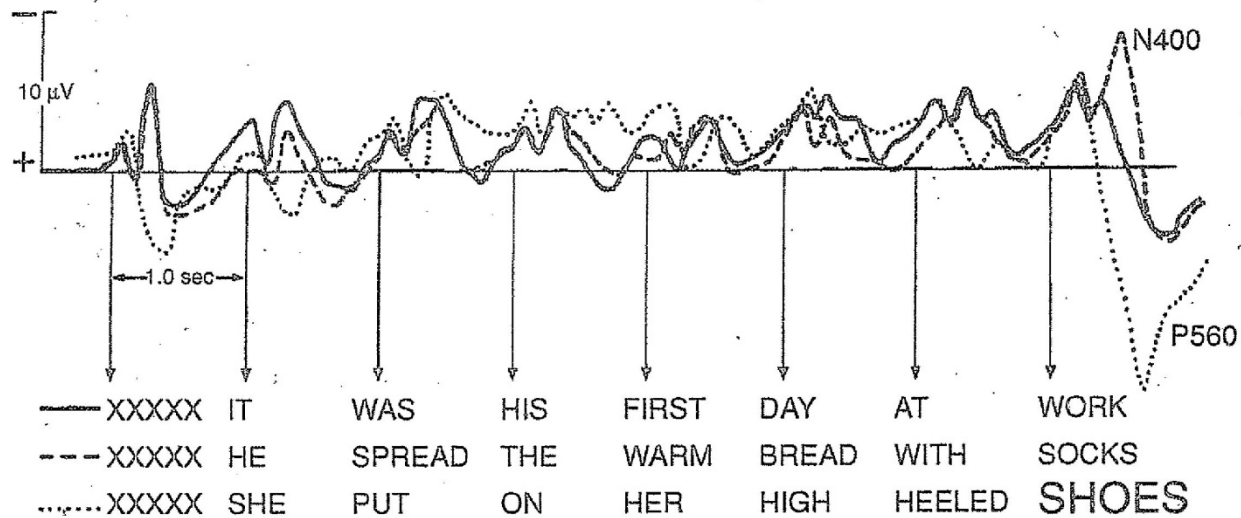


Figure 5.3 ERPs to sentences ending with a non-anomalous, semantically anomalous, or physically anomalous word. Semantically anomalous words elicit an N400. Reprinted with permission from Kutas & Hillyard (1980).

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

N400 και N500

- Ανιχνεύεται και σε περιπτώσεις musical stimuli όπως:
 - 1^{ον} μικρά μουσικά αποσπάσματα (Koelsch et al. 2004, Daltrozzo & Schön, 2009, Frey et al. 2009, Goerlich et al. 2011)
 - 2^{ον} συγχορδίες (Steinbeis & Koelsch, 2008, 2011)
 - 3^{ον} ηχοχρώματα (Grieser-Painter & Koelsch, 2011, Schön et al. 2010)
- Ανάλογο του N400 είναι ένα άλλο σήμα το N500 το οποίο εγείρεται, τουλάχιστον εν μέρει, κατά την **επεξεργασία μουσικού νοήματος**

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Syntactic processes: (E)LAN και P600

- Early Negativities: Πρόκειται για αρνητικής πολικότητας σήματα τα οποία εγείρονται ως απάντηση σε γλωσσικά stimuli στα οποία υπάρχουν γραμματικές και συντακτικές παραβιάσεις
- Left Anterior Negativity (LAN): Παρουσιάζει latency από 300ms ως 500ms και εγείρεται σε περιπτώσεις παραβιάσεων του χρόνου, του αριθμού, του γένους και σε παραβιάσεις της συντακτικής δομής (Coulson et al. 1998, Friederici et al. 1993, Gunter et al. 2000 κ.α.)
 - Εγείρεται σχεδόν στο ίδιο time-window με το N400 αλλά δεν αλληλοεπηρεάζονται
- Early Left Anterior Negativity (ELAN): Παρουσιάζεται αρχικά στα 180ms. Μέχρι σήμερα έχει παρατηρηθεί μόνο σε συντακτικές παραβιάσεις (Friederici et al. 1993)
 - Το ELAN έχει αποδειχθεί ανθεκτικό σε μεταβολές του βαθμού συγκέντρωσης (Maidhof & Koelsch, 2011)
- Τα LAN και ELAN παρουσιάζουν **σημαντικές ομοιότητες με τα σήματα που εγείρονται σε περιπτώσεις παραβίασης της musical syntax** (ήτοι τα Early Right Anterior Negativity-ERAN και Right Anterior-Temporal Negativity-RATN. Αυτό ίσως δείχνει την **επικάλυψη των γλωσσικών και μουσικών συντακτικών διεργασιών**

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Syntactic processes: (E)LAN και P600

- Το P600 είναι ένα θετικής πολικότητας σήμα το οποίο εγείρεται σε **περιπτώσεις επεξεργασίας λέξεων που είναι δύσκολο να ενσωματωθούν συντακτικά σε μια δεδομένη πρόταση** (Friederici et al. 1996, Hagoort et al. 1993, Mecklinger et al. 1995 κ.α.) αλλά και σε **περιπτώσεις αντιφατικής χρήσης λέξεων** (Coulson et al. 1998, Friederici et al. 1993, Hagoort et al. 1993, Osterhout & Mobley, 1995).
- Έχει επίσης παρατηρηθεί σε περιπτώσεις λάθος τονισμού προτάσεων. Σχετίζεται δηλαδή και με **προσωδιακές παραβιάσεις**.
- Παρουσιάζει μέγιστο πλάτος από 500 ως 1000ms.
- Η μεγάλη latency δείχνει ότι το P600 μάλλον **σχετίζεται με διεργασίες reanalysis and repair**. Χαρακτηριστικό είναι ότι το P600 εγείρεται κατά την ανάλυση ειρωνικών προτάσεων (Regel et al. 2011).
- Εκτός από τις περιπτώσεις συντακτικών παραβιάσεων, το P600 έχει παρατηρηθεί και σε **περιπτώσεις παραβίασης του νοήματος** (Van Herten et al. 2005). Υπό αυτή την έννοια το P600 δεν είναι καθαρά 'συντακτικό ERP'.

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Syntactic processes: (E)LAN και P600

- Το P600 μπορεί να εγερθεί και σε περιπτώσεις musical stimuli.
- Ο Patel έδειξε ότι τόσο **γλωσσικές** όσο και **μουσικές συντακτικές ανωμαλίες** δύναται να εγείρουν θετικά ERP τα οποία να είναι στατιστικώς (μέσω averaging) αδιαχώριστα με μόνη διαφορά τα latencies: 600ms για musical stimuli και 900ms για language stimuli (Patel et al. 1998).
- Η Mireille Besson εντόπισε κάποια σήματα που μοιάζουν πολύ με το P600 σε **πειράματα με musical stimuli** και τα ονόμασε **Late Positive Components (LPC)** (Besson & Faita, 1995, Magne et al. 2006)

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική

Prosodic Processes: Closure Positive Shift

- Κατά την κατανόηση του προφορικού λόγου, οι ακροατές βασίζονται και σε **supra-segmental phonologic information**
- Supra-segmental phonologic information:
 - Είναι προσωδιακή πληροφορία
 - Περιέχει το f0 contour (speech melody), rhythmic information (metric patterns και stress patterns)
- Η supra-segmental phonologic information χρησιμοποιείται στον εντοπισμό των **intonational phrase boundaries (Iph)**
 - Για παράδειγμα το όριο μεταξύ μιας κύριας και δευτερεύουσας πρότασης κατά την εκφορά τους
 - Εντοπίζονται βάσει:
 - Ανόδου της f0 contour
 - Εμφάνισης παύσεων
 - Επιμήκυνσης της τελευταίας συλλαβής πριν την παύση

Event Related Potentials (ERP) και Μουσική Prosodic Processes: Closure Positive Shift

- Η από μέρους του εγκεφάλου επεξεργασία των Intonational Phase Boundaries εγείρει ένα ERP ονόματι CPS: Closure Positive Shift (Steinhauer et al. 1999)
- Το CPS εγείρεται ακόμα και σε hummed sentences (Pannekamp et al. 2005)
- Το CPS εγείρεται και κατά την επεξεργασία **musical phrase boundaries** (Knösche et al. 2005, Neuhaus et al. 2006, Nan et al. 2006)

ERP Experiments on Music

ERP Experiments on Musical Syntax

- **Σύνταξη:** Τοποθέτηση των δομικών μονάδων μιας φράσης στις κατάλληλες θέσεις μέσα στη φράση (ήτοι σε θέσεις που αντιστοιχούν στη λειτουργία των εν λόγω μονάδων)
- **Η Σύνταξη της Τονικής Μουσικής** αφορά στα ακόλουθα **δομικά στοιχεία:**
 - Μελωδία
 - Μέτρο
 - Ρυθμός
 - Αρμονία
 - Intensity
 - Ενορχήστρωση
 - Υφή
- Τα ERP πειράματα για Musical Syntax περιορίζονται μέχρι στιγμής στο στοιχείο της Αρμονίας (chord sequence paradigms)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- Το 2000 ο Koelsch ήταν ο πρώτος που μελέτησε την από μέρους του εγκεφάλου επεξεργασία της λειτουργίας των συγχορδιών σε μια μουσική φράση εκτελώντας το πρώτο πείραμα με chord-sequence-paradigms
- Χρησιμοποίησε chord sequences 5 συγχορδιών
- Οι εν λόγω chord sequences ήταν τριών ειδών:
 1. Sequences of music-syntactically regular chords
 2. Sequences with one music-syntactically irregular chord at the third position of the sequence
 3. Sequences with a musical-syntactically irregular chord at the fifth position (end) of the sequence

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

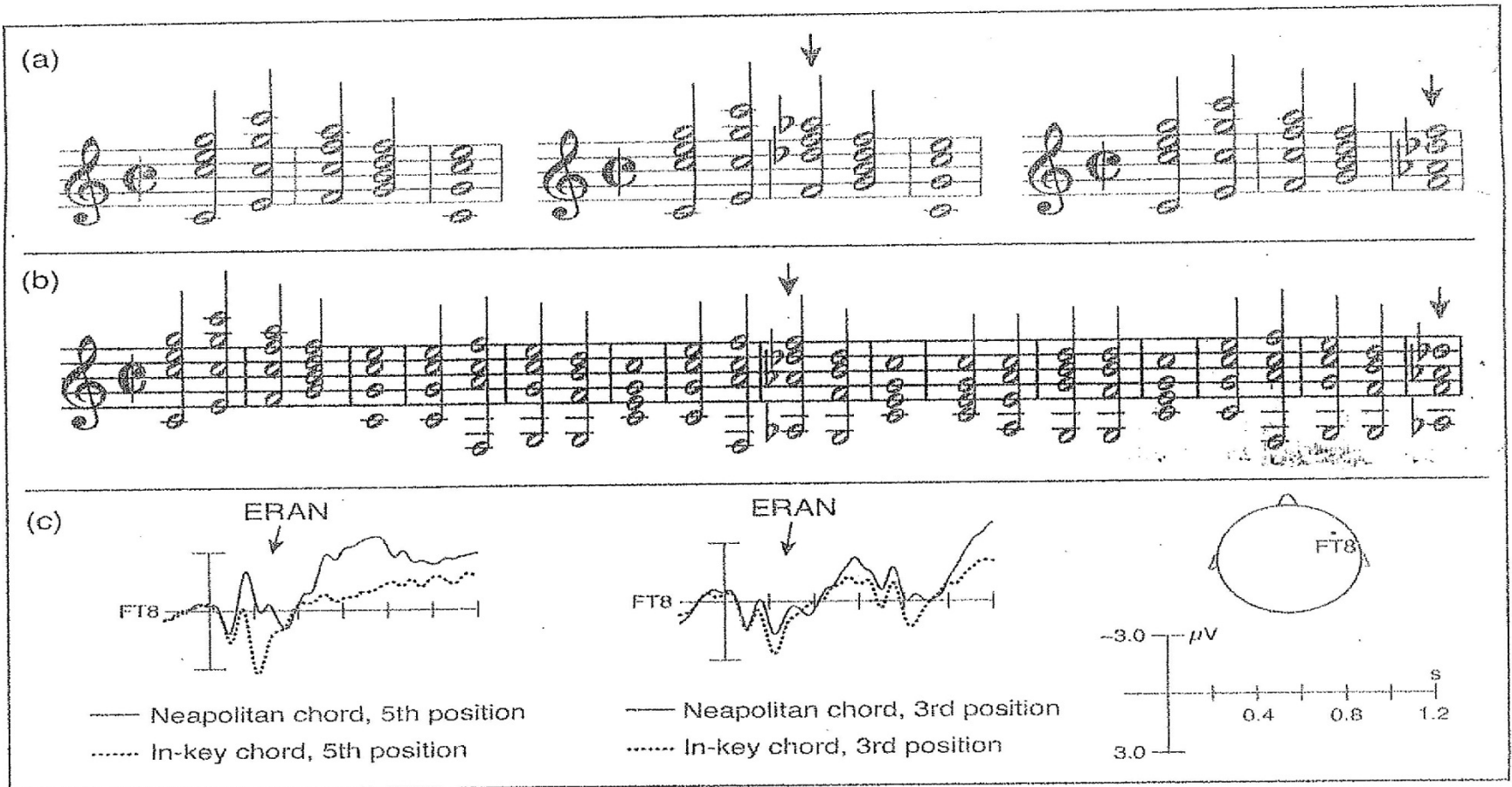
Οι irregular chords ήταν συγχορδίες Ναπολιτάνικης δεύτερης

Η irregularity της χρήσης των εν λόγω συγχορδιών έγκειτο στο ότι αυτές:

1. Ιστορικά χρησιμοποιούνται κυρίως σε 'μείζον περιβάλλον' (για χρησιμοποίηση σε έλασσον περιβάλλον έχουμε βάρυνση μόνο του θεμέλιου φθόγγου) ενώ κανονικά προέρχονται από το ομώνυμο 'έλασσον περιβάλλον'
2. Έχουν μόνο μια μακρινή αρμονική σχέση με το προηγηθέν μουσικό περιβάλλον (δάνεια του ομώνυμου ελάσσονα τρόπου)
3. Περιέχουν δύο 'ξένες νότες'
4. Στην περίπτωση των chord sequences στις οποίες ήταν τοποθετημένες στο τέλος της sequence (5^η θέση), βρίσκονταν ουσιαστικά σε μια ασυνήθιστη θέση (ιστορικά οι Ναπολιτάνικες συγχορδίες δε χρησιμοποιούνταν ως κατάληξη αλλά νωρίτερα διότι είχαν λειτουργία υποδεσπόζουσας)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)



ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- Χρησιμοποιήθηκαν 172 chord sequences
- Οι πρώτες 4 συγχορδίες της κάθε sequence παρουσιάζονταν μέσα σε χρόνο 600ms ενώ η 5^η και τελευταία συγχορδία διαρκούσε 1200ms
- Το πείραμα ήταν **non task-relevant** δηλαδή οι συμμετέχοντες δεν είχαν ενημερωθεί για τον πραγματικό στόχο (εντοπισμός των irregular chords) αλλά αντιθέτως τους είχε ανατεθεί ένα άσχετο task:
 - Συγκεκριμένα, στο 10% των sequences μία από τις συγχορδίες ήταν παιγμένη με διαφορετικό όργανο από ό,τι οι υπόλοιπες (οι 4 παίζονταν με πιάνο και 1 με celesta, marimba, harpsichord κλπ.)
 - Είχε ζητηθεί από τους συμμετέχοντες να εντοπίσουν σε κάθε sequence, όχι την harmonically irrelevant συγχορδία (πραγματικός στόχος του πειράματος) αλλά τη συγχορδία που ήταν παιγμένη με διαφορετικό ηχόχρωμα ('εικονικός' στόχος).
 - Αυτή η στρατηγική αποσκοπούσε στην **αποφυγή επικάλυψης των ERP's που σχετίζονται με τον εντοπισμό syntactic irregularities (ERAN) από ERP's από ERP's που σχετίζονται με την προσοχή και τη συγκέντρωση(N2b's)**. Έτσι αν για παράδειγμα η timbre deviant συγχορδία εμφανιζόταν 2^η και η harmonically syntactic-irregular συγχορδία εμφανιζόταν 5^η η χρονική απόσταση του Nb2 από το ERAN ήταν αρκετή ώστε να ξεχωρίσουν μεταξύ τους. Ειδικά στις περιπτώσεις sequence χωρίς timbre deviant chord το όποιο ERP ενειροόταν δε μπορούσε παρά να είναι ERAN

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- Στο εν λόγω πείραμα οι chord sequences χρησιμοποιήθηκαν με συρραφή η μία μετά την άλλη (direct succession) ώστε να θυμίζουν ένα μουσικό κομμάτι. Με τη συρραφή μερικών sequences δημιουργήθηκαν ακουστικά block διάρκειας 2min (Διαφάνεια 275, Σχήμα b)
- Για αυτό και ήταν όλες στην ίδια τονικότητα (Ντο μείζονα)
- Από το σύνολο των 127 chord sequences, το 50% ήταν regular, το 25% περιείχε την irregular chord (Ναπολιτάνικη 2^η) στην 3^η θέση και το υπόλοιπο 25% είχε την irregular chord στην 5^η θέση

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- **ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:**
- Τα irregular chords προκάλεσαν early ERP effects με latency στα 150-180ms και μέγιστα σε περιοχές του frontal lobe και κυρίως στο δεξί ημισφαίριο (Διαφάνεια 274, Σχήμα c)
- Αν και τα εν λόγω σήματα θύμιζαν την MMN οι Koelsch και Gunter τα ονόμασαν **ERAN** (Early Right Anterior Negativities) διότι επίσης έμοιαζαν πολύ με τα ELAN (Early Left Anterior Negativities) που εγείρονται σε περιπτώσεις **language syntax irregularities**
- Μια ενδιαφέρουσα διαφοροποίηση των αποτελεσμάτων εμφανίστηκε μεταξύ των sequences με irregular chord στην 3^η θέση και των sequences με irregular chord στην 5^η θέση:
 - Το ERAN ήταν πολύ πιο ευδιάκριτο στις περιπτώσεις 5^{ης} θέσης παρά σε αυτές της 3^{ης} θέσης διότι οι συμμετέχοντες είχαν συνηθίσει να ακούνε τις Ναπολιτάνικες συγχορδίες αλλά όχι στο τέλος της φράσης. Συνεπώς το εγειρόμενο ERAN στις περιπτώσεις της 5^{ης} θέσης πράγματι **‘φωτογράφιζε’ μια syntactic violation** (;;;;;ταυτόχρονα έδειχνε και τη δύναμη της **περιβαλλοντικής εκπαίδευσης** καθώς με όρους αρμονικού περιεχομένου οι ναπολιτάνικες ήταν ίδιες είτε εμφανίζονταν στην 5^η είτε στην 3^η θέση;;;;;)(Διαφάνεια 275, Σχήμα c)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- Τα υποκείμενα που συμμετείχαν στο πείραμα ήταν 'non-musicians', (νέοι που δεν είχαν λάβει ποτέ μαθήματα μουσικής) επομένως άτομα που δε γνώριζαν τις Ναπολιτάνικες συγχορδίες και τη χρήση τους.
- Το γεγονός ότι στο άκουσμα μιας syntactically irregular χρήσης των Ναπολιτάνικων συγχορδιών (ναπολιτάνικη στην 5^η θέση ακολουθούμενη από I της επόμενης sequence) εμφάνισαν ERAN ενώ σε μια regular χρήση τους(ναπολιτάνικη στην 3^η θέση ακολουθούμενη από V) δεν εμφάνισαν ERAN, έκανε τον Koelsch να υποθέσει μια πιθανή **έμφυτη 'μουσικότητα'** (θέση που μπορεί να φτάσει μέχρι και σε μια Generative Music Grammar;)

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Εντούτοις πόσο εύκολα μπορείς να ελέγξεις τα μουσικά ερεθίσματα, άρα την εκπαίδευση μουσικού περιβάλλοντος, που έχουν λάβει οι συμμετέχοντες σε ένα πείραμα έστω και αν αυτοί δεν είναι μουσικοί παρά μόνο ακροατές; Μπορείς να γνωρίζεις τον βαθμό ακουσματικής έκθεσής τους στην 'κλασική μουσική';

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- ΠΡΟΒΛΗΜΑ: syntactic irregularity vs acoustic deviance

Ο Koelsch και οι συνεργάτες του βρέθηκαν αντιμέτωποι με το εξής πρόβλημα: Εκτός από τα ERAN ανάλογη latency (150-180ms) πολικότητα (αρνητική) και θέση (frontal lobe) έχει και η MMN.

Έτσι, τα ηλεκτρικά σήματα που ανίχνευσαν θα μπορούσε να οφείλονται:

a) σε syntactic violation και να είναι ERAN's

b) σε acoustical deviance οφειλόμενη στις 'ξένες' νότες της ναπολιτάνικης συγχορδίας, επομένως να είναι MMN's

Πώς τα ξεχωρίζεις;

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2000)

- Ήδη μια πρώτη ενθαρρυντική ένδειξη ήταν τα γεγονός ότι όταν η Ναπολιτάνική ήταν στην 3^η θέση της sequence ακολουθούμενη από μια δεσπόζουσα, τα ανιχνευόμενα σήματα δεν ήταν ιδιαίτερα μεγάλα και δε διέφεραν μορφολογικά από τα σήματα των sequences με regular chords, σε αντίθεση με τα σήματα όταν η Ναπολιτάνικη ήταν στην 5^η θέση, ήτοι στο τέλος της sequence ακολουθούμενη από την τονική (Διαφάνεια 275, b και c).
- Αν ήταν σήματα MMN θα έπρεπε να είναι ισχυρά και στις δύο περιπτώσεις καθώς σε κάθε περίπτωση μια Ναπολιτάνικη εισάγει 'ξένες' νότες άρα σε όποια θέση της sequence και να την τοποθετήσεις συνιστά μια acoustical deviance.
- **ΕΡΩΤΗΣΗ:** Όμως αν τα ανιχνευόμενα σήματα της 5^{ης} θέσης ήταν πράγματι ERAN's, το γεγονός ότι οι ναπολιτάνικες σε οποιαδήποτε θέση συνιστούν μια acoustical deviance δεν έπαψε να ισχύει. Πού είχαν χαθεί τα MMN's που ούτως ή άλλως θα έπρεπε να εγερθούν τόσο στις ναπολιτάνικες 3^{ης} όσο και στις ναπολιτάνικες 5^{ης} θέσης; (θα έπρεπε δηλαδή στις sequences 5^{ης} θέσης να έχουμε δύο σήματα ERAN και MMN και στις sequences 3^{ης} θέσης να έχουμε μόνο το σήμα της MMN).

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 2 (Koelsch et al. 2001)

- Για να απαντήσουν οριστικά στο ερώτημα, ο Koelsch και οι συνεργάτες του οργάνωσαν ένα νέο πείραμα που ήταν μια εκλεπτυσμένη εκδοχή του πρώτου
- Εκτός από τις chord sequences χρησιμοποίησαν 2 ακόμα είδη sequences με σκοπό να ανιχνεύσουν τα rhMMN (σήματα οφειλόμενα σε physical deviance) και afMMN (σήματα οφειλόμενα σε mismatches εν γένει δίχως να είναι απαραίτητα physical mismatches)
- Στις εν λόγω sequences είχαμε mismatches με το υπόλοιπό περιβάλλον της sequence που (ομοίως με τις Ναπολιτάνικες στα chord sequences) εμφανίζονταν είτε στην 3^η είτε στην 5^η θέση του sequence

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 2 (Koelsch et al. 2001)

ERP COMPONENTS



Figure 5.2 Examples of stimuli evoking a physical (frequency) MMN (top), and an abstract feature MMN (bottom). The frequent stimuli are usually referred to as ‘standard stimuli’, and the infrequently occurring stimuli as ‘deviants’ (indicated by arrows). Note that the whole notes (occurring in every third bar) do not elicit MMNs (although their overall probability is lower than that of the standard half notes), because the three-bars-pattern (with four half notes followed by a whole note) is perceived as a pattern (as long as tempo is not too slow, for details see also Sussman, 2007). Also note that the frequency deviants (i.e., the deviants shown in the upper panel) will not only elicit an MMN, but also a larger N1 due to refractoriness effects (see text for details). Adapted from Koelsch et al. (2001).

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 2 (Koelsch et al. 2001)

- Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το πλάτος (amplitude) των afMMN και rhMMN παλμών δε διέφερε μεταξύ των sequences 3^{ης} και 5^{ης} θέσης
- Αντίθετα τα ERAN είχαν πολύ μεγαλύτερο amplitude στις sequences 5^{ης} θέσης από ό,τι στις sequences 3^{ης} θέσης
- Συνεπώς υπήρχε μια ξεκάθαρη διάκριση ανάμεσα στα σήματα των syntactical irregularities (ERAN's) και τα σήματα των εν γένει auditory mismatches (afMMN's και rhMMN's)
- Τα αποτελέσματα του εν λόγω πειράματος επαληθεύτηκαν από ένα νέο πείραμα (Leino et al. 2007)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 1 (Koelsch et al. 2001)

ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΕΙΣ:

- Στα chord sequences εκτός από ERAN δε θα έπρεπε να έχουμε και MMN μιας και οι ναπολιτάνικες είναι acoustical deviants; Πού πήγαν τα MMN και ειδικότερα τα rhMMN;

Μήπως όταν εγείρονται ERAN δε μπορούν να εγείρονται και MMN και αντίστροφα; Δηλαδή όταν κάνουμε επεξεργασία στο συντακτικό επίπεδο δεν επεξεργαζόμαστε και ακουστικές αποκλίσεις και αντίστροφα;

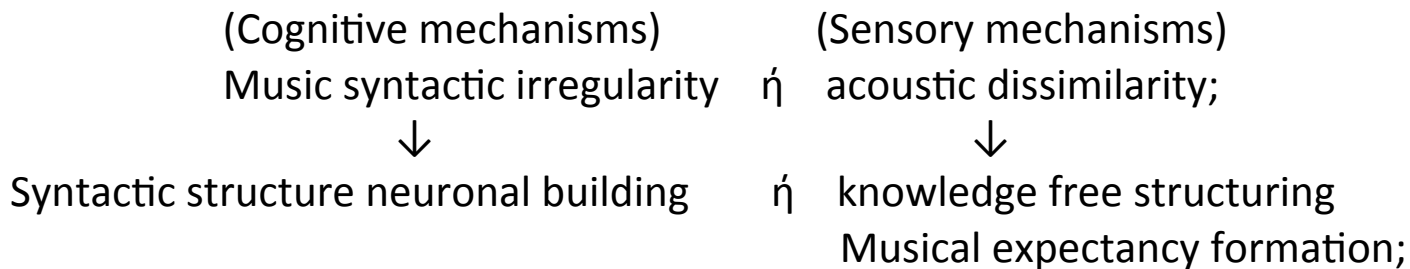
- Ίσως θα άξιζε να ελεγχθεί η περίπτωση των MMN σε δείγματα που θα αποτελούνταν από μελωδικές γραμμές εξαχθείσες από τα παραδείγματα των chord sequences (π.χ. η πάνω φωνή); Αυτό θα εξασφάλιζε μια μεγαλύτερη συνάφεια ανάμεσα στα δείγματα που θα χρησιμοποιούνταν για την ανάδειξη των ERAN's και σε αυτά που θα χρησιμοποιούνταν για την ανάδειξη των MMN's

Η επιλογή των sequences του προηγούμενου σχήματος έδειχνε αρκετά 'βολική' ώστε να υπάρξει διάκριση ανάμεσα στα MMN και τα ERAN, δηλαδή έδειχνε να προϋποθέτει τα αποτελέσματα

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

- Το ζήτημα διάκρισης των ERAN και MMN καταδεικνύει το γενικότερο πρόβλημα διάκρισης ανάμεσα σε **music syntactic ir/regularity** και **acoustic dis/similarity** δηλαδή ανάμεσα σε cognitive mechanisms και σε sensory mechanisms
- Σε εγκεφαλικό επίπεδο, αυτό το πρόβλημα μετασχηματίζεται αντίστοιχα σε πρόβλημα διάκρισης των νευρωνικών σύστοιχων του syntactic structure building και του knowledge-free structuring ή του musical expectancy formation:



Το πρόβλημα έγκειται στο γεγονός ότι συνήθως οι syntactic regularities αντανακλούν και physical similarities (similarities on the acoustic level)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

- Προσπαθώντας να εδραιώσουν περαιτέρω αυτή τη διάκριση, ο Koelsch και οι συνεργάτες του προέβησαν σε ένα ακόμα πείραμα:
 - Χρησιμοποίησαν πάλι sequences από 5 συγχορδίες παιγμένες σε συρραφή ώστε να σχηματίζουν block μεγάλης διάρκειας (διαφάνεια 288 D) ή χωρίζονταν με παύση ώστε να μελετάμε τα σήματα της τελικής συγχορδίας δίχως να εμπλέκονται τα σήματα της επόμενης αρχικής (διαφάνεια 288 E και F)
 - Οι chord sequences ήταν τριών ειδών:
 - Sequences που κατέληγαν στην τονική (T)
 - Sequences που κατέληγαν στην 5^η της 5^{ης} (DD)
 - Sequences που κατέληγαν στην 2^η (ST)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

- Στις χρησιμοποιηθείσες sequences:
 - Τόσο οι T όσο και η DD περιείχαν νέα pitches σε σχέση με το κοντινό χρονικά συγχορδιακό περιβάλλον τους. Συγκεκριμένα οι T περιείχαν 2 (Fa# στη soprano και Re στο bass) και οι DD περιείχαν 1 (Sol# στη soprano)
 - Πάντως οι T δεν εισήγαγαν νέο pitch class υπό την έννοια ότι η τελική τονική συγχορδία αποτελείτο από νότες που είχαν ήδη παρουσιαστεί στις προηγούμενες 4 συγχορδίες της sequence
 - Ωστόσο, στις T sequences οι 2 νέες νότες παρουσιάζονταν προηγουμένως μόνο στην αρχική συγχορδία δηλαδή στη μέγιστη δυνατή χρονική απόσταση και σε διαφορετικές οκτάβες, θεωρήθηκε ότι γίνονται mask από το ενδιάμεσο συγχορδιακό περιβάλλον, επομένως συνιστούν frequency deviance στο ίδιο ποσοστό με τις DD

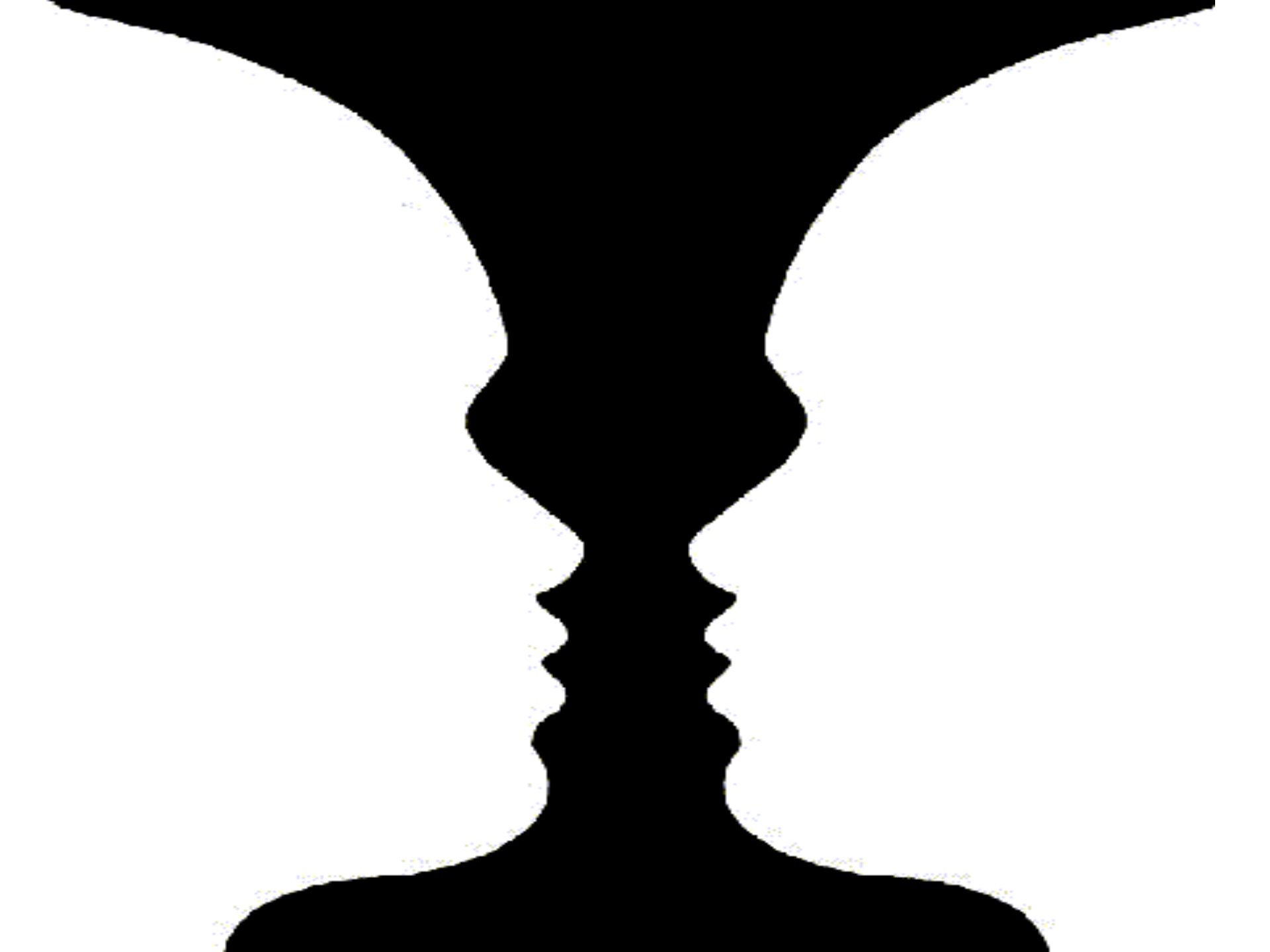
Συνεπώς τα MMN's των DD sequences δε θα έπρεπε να διαφέρουν ιδιαίτερα από τα MMN's των T sequences . Άρα η όποια παρατηρούμενη διαφορά στα ERP's τους θα έπρεπε να αφορά στα ERAN's δηλαδή να αντανακλά την higher syntactic irregularity των DD έναντι των T .

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

- Εκλεπτύνοντας ακόμα περισσότερο την ανάλυσή τους ο Koelsch και οι συνεργάτες τους εισάγουν την έννοια της **pitch commonality** μεταξύ της κρίσιμης συγχορδίας και της αμέσως προηγούμενης (τελευταία και προ-τελευταία συγχορδία)
- Η εν λόγω θεώρηση υπαγορεύθηκε από την πιθανότητα masking του υλικού της τελευταίας συγχορδίας από τις προηγούμενες 4 συγχορδίες της εκάστοτε sequence
 - Ίσως **λόγω μεγαλύτερης χρονικής γειτνίασης** η προ-τελευταία συγχορδία να παίζει μεγαλύτερο ρόλο στον καθορισμό του επιπέδου acoustic deviance της τελευταίας συγχορδίας

ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ: Η εν λόγω επιλογή του Koelsch και των συνεργατών του να εισάγουν την έννοια της pitch commonality δείχνει να σέβεται τις βασικές αρχές της Ψυχο-ακουστικής και της Gestalt ψυχολογίας



ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

- Στο πείραμα χρησιμοποιήθηκε το IPEM toolbox (Leman, 2000) το οποίο μας παρέχει στατιστικά μοντέλα acoustic congruency υπολογίζοντας την ακουστική συνάφεια ανάμεσα στη μέση τιμή του αποθηκευμένου στην echoic memory pitch image της 'κρίσιμης συγχορδίας' και τη μέση τιμή του αποθηκευμένου στην echoic memory pitch image κάθε μιας από τις προηγούμενες 4 συγχορδίες στη sequence.

ERP Experiments on Musical Syntax Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

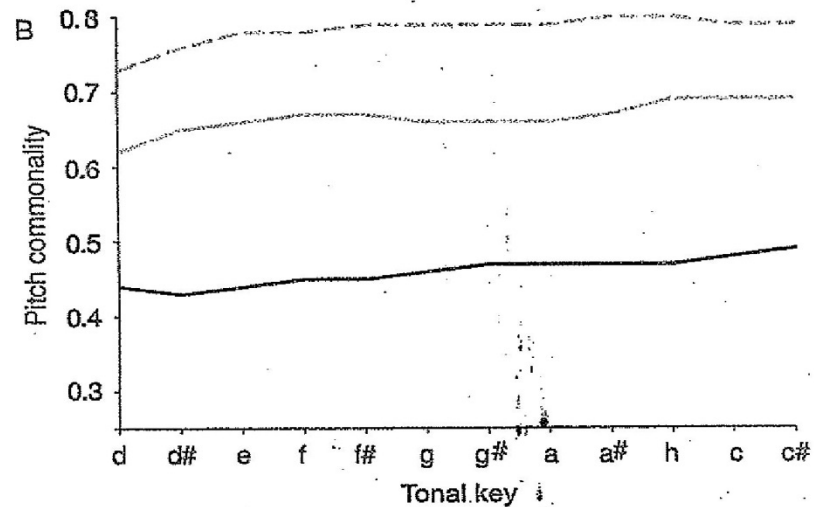
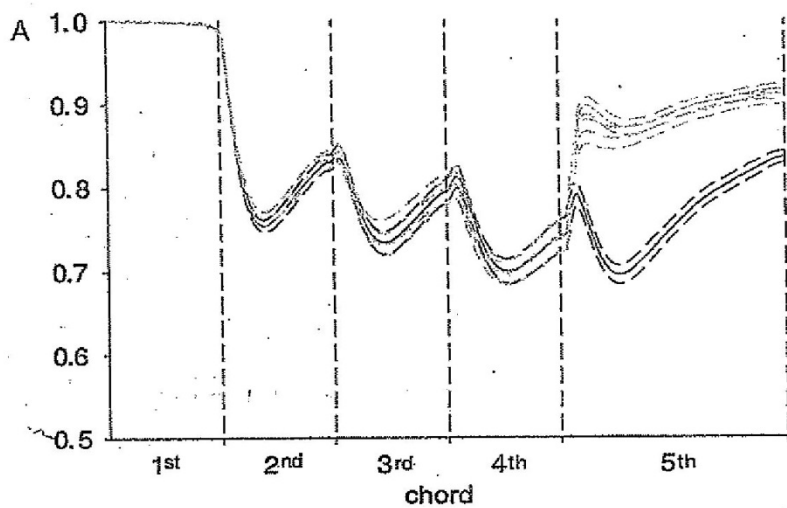
- Στο ακόλουθο σχήμα εικονίζονται τα εξής:

Αριστερό διάγραμμα: Correlation of local context (pitch image of each chord) with global context (echoic memory) συναρτήσεως του χρόνου (half decay time for a each chord, 600ms time window για τα πρώτα 4 chords, 1200ms time window για το τελευταίο chord). Δηλαδή correlation of a final chord (tonic, DD, supertonic) με κάθε ένα από τα 4 προηγούμενα chords που είναι αποθηκευμένα στην echoic memory

Δεξί διάγραμμα: Pitch commonality του τελευταίου chord με το προ-τελευταίο chord συναρτήσεως της τονικότητας της εκάστοτε sequence (χρησιμοποιήθηκαν chord sequences και στα δώδεκα μείζονες τονικότητες ώστε να εξεταστεί το φαινόμενο της pitch commonality σε συνάρτηση με το pitch transposition)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)



— tonic - - - supertonic ··· double dominant

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Όπως φαίνεται στο αριστερό σχήμα της διαφάνειας 293 τα pitch images των DD παρουσίασαν ακόμα μεγαλύτερη correlation με το προηγηθέν αρμονικό περιβάλλον από ό,τι οι Τονικές .
 - Αυτό ήταν ένδειξη πως τα όποια ανιχνευόμενα ERP's δεν οφείλονταν σε physical (acoustic) deviance των DD αλλά στην syntactic irregularity που αυτές επεδείκνυαν, συνεπώς δεν ήταν MMN αλλά ERAN.
- Στο πιο πάνω συμπέρασμα συνηγόρησε και το αριστερό σχήμα της προηγούμενης διαφάνειας στο οποίο φαίνεται ότι οι DD παρουσιάζουν πολύ υψηλότερη pitch commonality με το προ-τελευταίο chord από ό,τι οι Τονικές.
 - Αυτό ήταν αναμενόμενο διότι, όπως είδαμε στη διαφάνεια 289 οι T περιείχαν 2 ξένες νότες (Fa# στη soprano και Re στο bass) ενώ οι DD περιείχαν 1 (Sol# στη soprano). Επιπλέον στις DD περιέχονταν δύο νότες του ήδη εδραιωμένου pitch class και μάλιστα δύο κοινές νότες με την προ-τελευταία συγχορδία (Mi και Mi) ενώ στις Τονικές είχαμε μία (La). Συνεπώς ήταν αναμενόμενο να φανεί ότι οι DD παρουσιάζουν μικρότερη physical (acoustic) deviance από ό,τι οι Τονικές και επομένως τα ERP's που εγείρουν δε μπορεί να είναι MMN

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

- Τα όσα αναλύονται σχετικά με το ρόλο των κοινών και ξένων ως προς το pitch class νοτών επιβεβαιώνονται και από τα αποτελέσματα των Supertonics (συγχορδίες 2^{ης} βαθμίδας):
 - Οι συγχορδίες αυτές, σε αντίθεση με τις DD και τις Τονικές δεν εισήγαγαν καμία ξένη νότα και όπως ακριβώς και οι DD περιείχαν δύο κοινές νότες με την προ-τελευταία συγχορδία.
 - Συνεπώς θα έπρεπε να παρουσιάζουν ακόμα υψηλότερη correlation local-global context και pitch commonality από τις DD.
 - Ωστόσο οι ST είναι ελάσσονες συγχορδίες σε αντίθεση με την προ-τελευταία συγχορδία και το γενικότερο προηγηθέν αρμονικό περιβάλλον και αυτό μετριάζει την επίδοσή τους σε σχέση με τις DD.
 - Σε κάθε περίπτωση οι ST παρουσιάζουν μικρότερη acoustic deviance από τις Τονικές και επομένως το γεγονός ότι εγείρουν μεγαλύτερα ERP's από αυτές οφείλεται-όπως και στην περίπτωση των DD- αποκλειστικά σε syntactic deviance.

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 3 (Koelsch et al. 2007)

ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ:

- Σύμφωνα με τον Koelsch και τους συνεργάτες του τα ERAN που ανιχνεύθηκαν στο εν λόγω πείραμα οφείλονταν αποκλειστικά σε processing of musical syntax και συγκεκριμένα:
 1. Σε processing of the disruption of musical structure building
 2. Σε processing of the violation based on musical expectancies

FUTURE WORK: Ωστόσο μέχρι τώρα δεν έχουν γίνει πειράματα που να διακρίνουν ανάμεσα στα ERAN που οφείλονται στο disruption of musical structure και στα ERAN που οφείλονται στο violation of musical expectancies

ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ: Με το εν λόγω πείραμα δεν απαντήθηκε το ερώτημα «Πού πήγαν τα MMN;»

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Τι μας εξασφαλίζει ότι τα ανιχνευόμενα ERP's δεν οφείλονταν στις cognitive processes της προσοχής και της συγκέντρωσης;

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 4 (Koelsch et al. 2007a)

Task irrelevant-relevant experiments

- Για να αντιμετωπίσουν το εν λόγω ερώτημα ο Koelsch και οι συνεργάτες του προέβησαν σε ένα νέο πείραμα.
- Χρησιμοποίησαν 24 υποκείμενα (16 non-musicians και 8 amateur musicians) που άκουσαν τις ίδιες chord sequences με το προηγούμενο πείραμα.
- Η κρίσιμη διαφοροποίηση έγκειτο στο ότι σε κάποιες sequences μια από τις συγχορδίες ήταν παιγμένη από άλλο όργανο πλην του πιάνου (π.χ. μαρίμπα, εκκλησιαστικό όργανο, κιθάρα κλπ) και ζητήθηκε από τα υποκείμενα να εντοπίζουν κάθε φορά αυτή τη συγχορδία.
- Ουσιαστικά τους δόθηκε ένα **‘ψεύτικο task’** (ανίχνευση ηχο-χρωματικών αποκλίσεων), δηλαδή **ένα task άσχετο με τον πραγματικό στόχο του πειράματος** που δεν ήταν άλλος από την syntactic irregularity που εισάγουν στο αρμονικό (και όχι ηχο-χρωματικό) επίπεδο οι DD και οι ST-----**Task Irrelevance**-----
- Έτσι εξασφαλίστηκε ότι η προσοχή των υποκειμένων ήταν στραμμένη αλλού (στον εντοπισμό του ‘ξένου’ ηχο-χρώματος) και όχι στον εντοπισμό syntactic irregularities. Συνεπώς τα όποια ανιχνευόμενα ERP’s θα ήταν καθαρά ERAN (syntactic irregularity signals) δίχως προσμίξεις από ERP οφειλόμενα στην προσοχή (ή τα ERP της προσοχής θα εμφανίζονταν έστω σε στιγμές άσχετες με τις στιγμές εμφάνισης των ‘κρίσιμων’ συγχορδιών)

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 4 (Koelsch et al. 2007a)

Task irrelevant-relevant experiments

- Όπως είδαμε εισάγοντας στις chord sequences συγχορδίες με διαφορετικό timbre οι Koelsch et al. εισήγαγαν ένα irrelevant task ώστε να διαχωρίσουν τα ανιχνευόμενα ERP's από πιθανά σήματα οφειλόμενα στη συγκέντρωση.
- Έτσι τα όποια ανιχνευόμενα ERP's θα ήταν καθαρά ERAN (syntactic irregularity signals) δίχως προσμίξεις από ERP οφειλόμενα στη συγκέντρωση.

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Η syntactic irregularity μπορεί να εμφανισθεί όχι μόνο σε αρμονικό αλλά και σε ηχο-χρωματικό επίπεδο.

Συνεπώς το να στρέφεις την προσοχή των συμμετεχόντων στις συγχορδίες με διαφορετικό ηχο-χρωμα δε σημαίνει απαραίτητα ότι τους στρέφεις σε ένα task irrelevant to musical syntax .

Πώς εξασφαλίζεις ότι τα ανιχνευόμενα ERP's είναι ERAN οφειλόμενα σε harmonic syntax irregularity και όχι σε timbral syntax irregularity;

Υπάρχει ο κίνδυνος να ανιχνεύσεις πράγματι κάποια ERAN αλλά όχι αυτά που νομίζεις.

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 4 (Koelsch et al. 2007a)
Task irrelevant-relevant experiments

- Οι Koelsch et al. Προέβησαν σε ένα υπο-πείραμα (chord sequences χωρίς συγχορδίες διαφορετικού timbre) στο οποίο ζητήθηκε από τους συμμετέχοντες (20 non-musicians) να εντοπίζουν τις harmonically irregular chords και να πατούν ένα κουμπί.
- Έτσι έστρεψαν την προσοχή των συμμετεχόντων πάνω ακριβώς στον πραγματικό task (harmonic syntax irregularities)---Task relevancy-----

ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ:

Ο στόχος τους θα μπορούσε να ήταν να παρατηρηθούν οι πιθανές ομοιότητες-διαφορές των ανιχνευόμενων ERAN στο task irrelevant και στο task relevant πείραμα, ώστε να φανεί αν τα ERAN το πρώτου ήταν ERAN οφειλόμενα σε harmonic η timbral syntax irregularities.

- Αν τα ανιχνευόμενα σήματα του task relevant πειράματος προσομοίωναν αυτά του task irrelevant πειράματος τότε τα δεύτερα θα ήταν ERAN of musical syntax , αν όχι τότε θα ήταν ERAN of timbral syntax

Σε κάθε περίπτωση αυτό δεν αναφέρθηκε ξεκάθαρα από τους Koelsch et al

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 4 (Koelsch et al. 2007a)
Task irrelevant-relevant experiments

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Στο task irrelevant πείραμα (16 non musicians-8 amateur musicians) τόσο στις DD sequences όσο και στις ST sequences ανιχνεύτηκαν ERAN που ακολουθούνταν από ένα N5
Στην ακόλουθη διαφάνεια, αριστερό και μεσαίο διάγραμμα αντίστοιχα, φαίνονται τα Grand Average ERP's των DD και των ST σε σύγκριση με τα Grand average των Tonics (Βέλος: ERAN, αιχμή: N5)
- Στο task relevant πείραμα (20 non musicians) τόσο στις DD sequences όσο και στις ST sequences τα ERAN ήταν overlapped από σήματα Nb2, με αποτέλεσμα να είναι δύσκολη η διάκριση ανάμεσά τους (ήτοι η διάκριση ανάμεσα σε σήματα οφειλόμενα σε music syntactic processes και σε σήματα οφειλόμενα σε decisional και detectional processes). Επιπλέον οι DD sequences εμφάνισαν και ένα σήμα P3 (επίσης σχετικό με decisional processes) που επικάλυπτε τα N5.

Στην ακόλουθη διαφάνεια:

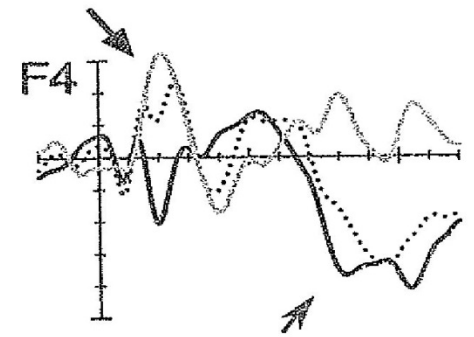
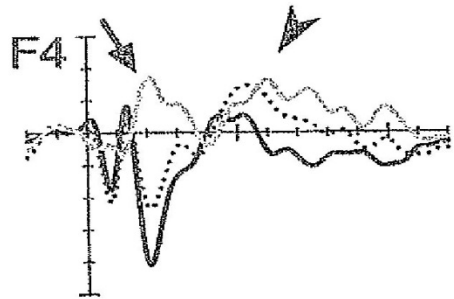
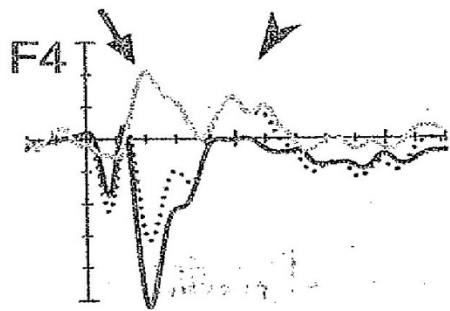
Στο **αριστερό διάγραμμα** φαίνονται τα **Grand Average ERP's των DD και των Tonics** (Βέλος: ERAN, αιχμή: N5)---**Task irrelevant experiment**---

Στο **μεσαίο διάγραμμα** τα **Grand Average ERP's των ST και των Tonics** (Βέλος: ERAN, αιχμή: N5)---**Task irrelevant experiment**----

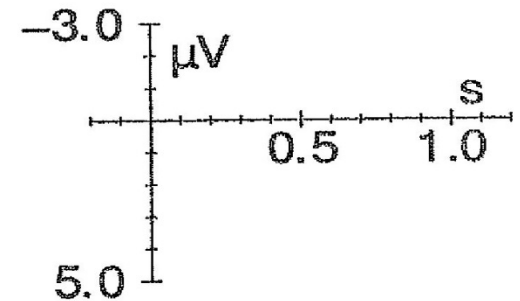
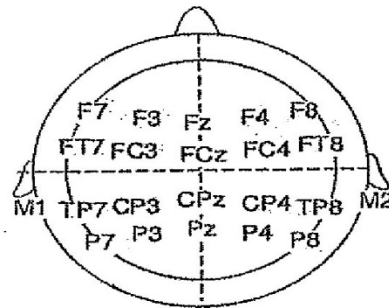
Στο **δεξί διάγραμμα** τα **Grand Average ERP's των DD και των Tonics** (Βέλος: ERAN overlapped by Nb2, μικρό βέλος: N5 overlapped by P3. Διακρίνονται ως δύο κορυφές μόνο στο Difference wave)----**Task Relevant Experiment**----

ERP Experiments on Musical Syntax
 Πείραμα 4 (Koelsch et al. 2007a)
 Task irrelevant-relevant experiments

MUSIC



- irregular chord function
- regular chord function
- difference wave



ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 4 (Koelsch et al. 2007a)
Task irrelevant-relevant experiments

- **ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ:**

Με την αντιδιαστολή των task irrelevant και task relevant πειραμάτων οι Koelsch et al κατέδειξαν ότι πράγματι η προσοχή (decisional και detectional processes) μπορούν να 'σκιάσουν' τα ERP's της musical syntax processing.

Προτείνουν δε την πιθανότητα διάκρισης μέσα από προσεκτική παρατήρηση των κρανιακών θέσεων εντοπισμού των μεν από τις δε.

Εντούτοις, δεν αναφέρουν καν την πιθανότητα σύγχυσης ανάμεσα σε harmonic και timbral ERAN .

Επίσης, στο task irrelevant πείραμα δε θα έπρεπε να υπάρχουν και ERP's προσοχής πάνω στο timbre; Αντικαταστάθηκαν από το N5; Γιατί;

- **FUTURE WORK:**

Εν τέλει, φαίνεται πως έχουμε να κάνουμε με 4 μεταβλητές: harmony, timbre, syntax, attention.

Θα χρειαζόταν ενδεχομένως η αντιδιαστολή ανάμεσα στα αποτελέσματα πειραμάτων που να συνδυάζουν ανά 2 αυτές τις μεταβλητές.

Η μουσική έκφραση (φραζάρισμα) θα μπορούσε να είναι μια ακόμα μεταβλητή;

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

- Εκτός από πειράματα με απλές chord sequences έχουν αρχίσει να διεξάγονται και πειράματα με **πολυφωνικά stimuli** τα οποία προσομοιώνουν τη δομή κανονικών μουσικών κομματιών (με διαβατικούς φθόγγους, εκφυγές, αποτσιατούρες κλπ)
- Σε εξέλιξη της πιο πάνω πρακτικής εκτελούνται και πειράματα με **authentic musical stimuli**
- Ένα από αυτά τα πειράματα εκτελέστηκε από τον Koelsch και τους συνεργάτες του

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

- Οι Koelsch et al. , σε συνέχεια των πειραμάτων που είδαμε προηγουμένως, προσπάθησαν να επιβεβαιώσουν την εμφάνιση των ERAN και N5 σε περιπτώσεις music syntactic irregularity όπως αυτές ήταν πιθανό να εμφανιστούν ως παραλλαγές σε ένα αυθεντικό κομμάτι.
- Σε σύγκριση με τα προηγηθέντα πειράματά τους, πέραν από το στοιχείο της **authenticity**, προσπάθησαν να εισάγουν μια νέα μεταβλητή, την **musical expression**.

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

- Στο εν λόγω πείραμα χρησιμοποιήθηκαν ως original stimulus τα πρώτα 17 μέτρα της Σονάτας σε Φα μείζονα (Op.10, No.2) του Ludwig van Beethoven.
- Σε αυτό το απόσπασμα, στα μέτρα 15-16 ο Beethoven χρησιμοποιεί μια χαρακτηριστική αλλοιωμένη συγχορδία, την **IV με οξυμένη τη θεμέλιο** νότα και σε πρώτη αναστροφή με σκοπό να μας οδηγήσει στην τονικότητα της La ελάσσονος. Η εν λόγω συγχορδία χρησιμοποιείται συνήθως αντί παρένθετης δεσπόζουσας, δεδομένου ότι ο οξυμένος θεμέλιος φθόγγος είναι ο προσαγωγέας της V, γεγονός που δίνει τη δυνατότητα στην εν λόγω συγχορδία να συμπεριφερθεί ως 5^η της 5^{ης} (ήτοι ως **DD**).
- Υπό αυτή την έννοια ο **Beethoven εισάγει σκοπίμως εδώ μια syntactic irregularity** (Δείτε **Original Irregularity** στο επόμενο σχήμα)
- Για τους σκοπούς του πειράματος, δημιουργήθηκαν δύο επιπλέον εκδοχές του εν λόγω αποσπάσματος:
 - 1) μια εκδοχή του πώς θα ήταν τα μέτρα 15-16 χωρίς syntactic irregularity, ήτοι συνεχίζοντας χωρίς αλλοιωμένη IV (Δείτε **Regular** στο επόμενο σχήμα)
 - 2) μια εκδοχή **βαριάς αλλοίωσης**, στην οποία οι Koelsch et al. Αντικαθιστούν την αλλοιωμένη IV με μια Ναπολιτάνικη II (αν και όχι σε 1^η αναστροφή) δάνεια από τον ομώνυμο ελάσσονα τρόπο (Fa ελάσσων) (Δείτε **Strong Irregularity** στο επόμενο σχήμα)

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

The figure displays musical notation for the beginning of Beethoven's piano sonata in F major (Op. 10, Nr. 2). The main score at the top shows the first 15 measures, including two triplet markings. Below this, three alternative continuation panels are shown, each starting at measure 15. The top panel, labeled 'Regular', shows a continuation that maintains the original key signature. The middle panel, labeled 'Original Irregularity', shows the original continuation by Beethoven, which includes an unexpected chord that modulates to C major. The bottom panel, labeled 'Strong irregularity', shows a continuation that is highly unexpected. Arrows on the right side of the panels indicate the flow from the main score to these three continuation options.

Figure 9.10 Beginning of Beethoven's piano sonata in *F* major (Op. 10, Nr.2), followed by three types of continuations. The continuation shown in the middle panel in the lower right is the original continuation as composed by Beethoven, containing an unexpected chord (introducing a modulation to *C* major). The top and bottom panels show expected and very unexpected continuations. Reprinted with permission from (Koelsch *et al.*, 2008b).

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

- Συμμετείχαν ως υποκείμενα 20 non-musicians
- Η διάρκεια των αποσπασμάτων ήταν 10-12 sec
- Τα original αποσπάσματα εκτελέστηκαν από επαγγελματίες πιανίστες ώστε να υπάρχει το στοιχείο της musical expression.
- Χρησιμοποιήθηκαν MIDI keyboards ώστε τα αποσπάσματα να αποθηκευθούν ως MIDI αρχεία
 - Αυτό έδωσε τη δυνατότητα οι 'κρίσιμες συγχορδίες' να αντικατασταθούν εκ των υστέρων σε MIDI περιβάλλον ώστε να διατηρηθεί το αρχικό 'φραζάρισμα' (expressive variations in tempo and loudness) και να παρουσιαστούν και οι τρεις εκδοχές (Original irregularity, Regular, Strong Irregularity) με το ίδιο ακριβώς 'φραζάρισμα'.

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

- Επιπλέον, σε ένα νέο υπο-πείραμα (Koelsch et al. 2008b) από τα εν λόγω MIDI files, με αφαίρεση των στοιχείων του 'φραζαρίσματος', δημιουργήθηκαν τρία ακόμα αποσπάσματα, αντίστοιχα των αρχικών αλλά δίχως κάποιο στοιχείο musical expression
- Αυτό αποσκοπούσε στη σύγκριση των ERP's των expressive αποσπασμάτων με τα ERP's των non-expressive αποσπασμάτων, προς εντοπισμό πιθανών διαφοροποιήσεων στην musical syntax processing οφειλόμενων στο στοιχείο της expression.

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Σε αντίθεση με τα Regular stimuli, τα Original Irregular και Strong Irregular stimuli προκάλεσαν ERAN και N5 τα οποία εμφάνισαν αμφότερα σημαντικές ομοιότητες στη latency και στη scalp distribution με τα ERAN και N5 των προηγούμενων πειραμάτων (ήτοι των πειραμάτων με chord sequences).
- Αυτό απέδειξε ότι τα ERAN και N5 των πειραμάτων με chord sequences, ήτοι πειραμάτων με απολύτως ελεγχόμενο-προεπιλεγμένο (‘τεχνητό’) υλικό δίνουν **αποτελέσματα με πραγματικό αντίκρισμα**.
- Επιπλέον, όπως φάνηκε σε συμπεριφορικό επίπεδο (απαντήσεις των υποκειμένων σε ερωτηματολόγιο) αλλά ανιχνεύτηκε και ηλεκτροδερμικά, τα Regular, Original Irregular και Strong Irregular stimuli οδήγησαν αντίστοιχα σε **διαφορετικές συναισθηματικές αντιδράσεις**:
 - Regular → Pleasant, least arousing, least surprising
 - Original Irregular → Pleasant, more arousing, more surprising
 - Strong Irregular → least pleasant, most arousing, most surprising

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Είναι απαραίτητο οι διαφοροποιήσεις στα ηλεκτροδερμικά σήματα να αντιστοιχούν σε διαφοροποιήσεις στο συναισθηματικό βίωμα; Ακόμα και να εδραιωθεί μια τέτοια σχέση, πώς επαληθεύσεις το περιεχόμενο του συναισθηματικού βιώματος;

ERP Experiments on Musical Syntax

Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)

Authentic Musical Stimuli

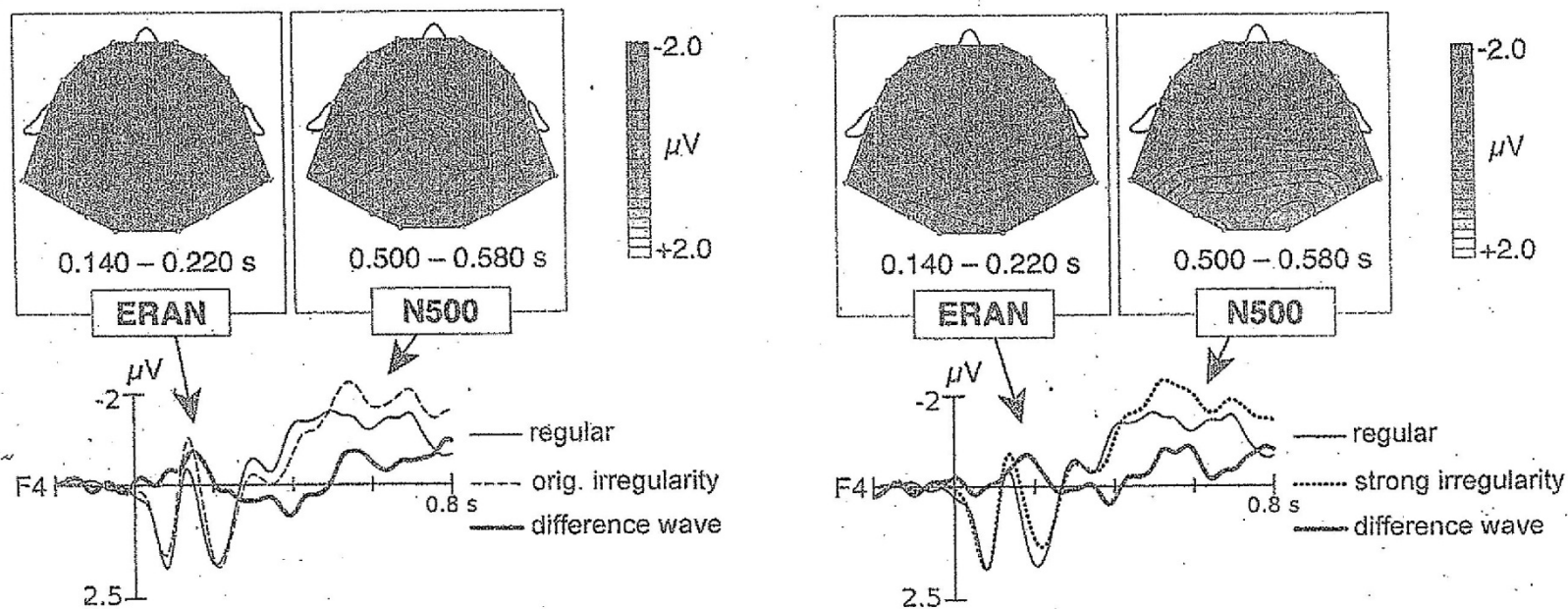


Figure 9.11 ERPs elicited by the chords shown in Figure 9.10, recorded from 20 non-musicians. The left panel shows ERPs elicited by regular and by slightly irregular chords (those originally composed by the composer). The right panel shows ERPs elicited by regular and by highly irregular chords. Modified with permission from (Koelsch *et al.*, 2008b).

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

- ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ: Από τα αποτελέσματα του προηγούμενου σχήματος λείπει μια σύγκριση ανάμεσα στα ERP της strong irregularity και στα ERP της original irregularity

ERP Experiments on Musical Syntax Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b) Authentic Musical Stimuli

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Τα stimuli που είχαν expression προκάλεσαν πιο ισχυρές electro-dermal responses από ό,τι τα stimuli από τα οποία είχαν αφαιρεθεί τα expressive elements.
- Τα expressive stimuli χαρακτηρίστηκαν ως πιο 'ευχάριστα' και πιο 'διεγερτικά' από ό,τι τα non expressive stimuli.
- Ωστόσο, **τα ERAN και N5 δεν παρουσίασαν καμία διαφοροποίηση ανάμεσα στα expressive και non expressive stimuli**. Αυτό, σύμφωνα με τους Koelsch et al. μάλλον καταδεικνύει ότι τα ERAN αφορούν σε cognitive και όχι σε emotional processes.
- Κατά την άποψή μας, αυτό θα μπορούσε να δείχνει ότι το στοιχείο της musical expression δεν εμπλέκεται σε syntactic processes

ΕΡΩΤΗΜΑ: Emotional responses έχουμε ακόμα και απέναντι σε 'αφραζάριστα' stimuli . Συνεπώς η αφαίρεση των στοιχείων musical expression από τα MIDI files ξεχωρίζει το performance expression από το syntax αλλά όχι και το emotional reception (response) από το syntax processing. Πώς μπορείς να ξεχωρίσεις τις **emotional responses** από το **syntactic processing**; Μήπως το δεύτερο επιστρατεύει (τουλάχιστον στις πρώτες στιγμές) το πρώτο; Όπως παραδέχεται ο Koelsch, η musical syntax processing προϋποθέτει τουλάχιστον το συναίσθημα της unexpectedness.

Η δυνατότητα-αλλά και η σκοπιμότητα-του διαχωρισμού των ανώτερων γνωσιακών λειτουργιών από τον συναισθηματικό παράγοντα είναι ακόμα ένα ζήτημα υπό συζήτηση στη Γνωσιακή Επιστήμη:

Λειτουργεί πράγματι ο άνθρωπος με μια πλήρη ανεξαρτησία ανώτερης Λογικής-συναισθήματος; Πόσο ρεαλιστική είναι μια εικόνα που παρουσιάζει τον Άνθρωπο να λειτουργεί έτσι;

ΠΡΟΒΛΗΜΑ: Αν εν τέλει, όπως λέει ο Koelsch, η musical syntax processing προϋποθέτει το συναίσθημα της unexpectedness, πώς σε ένα πείραμα για τη musical syntax ξεχωρίζεις τα ERP της πρώτης από τα ERP της δεύτερης;

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

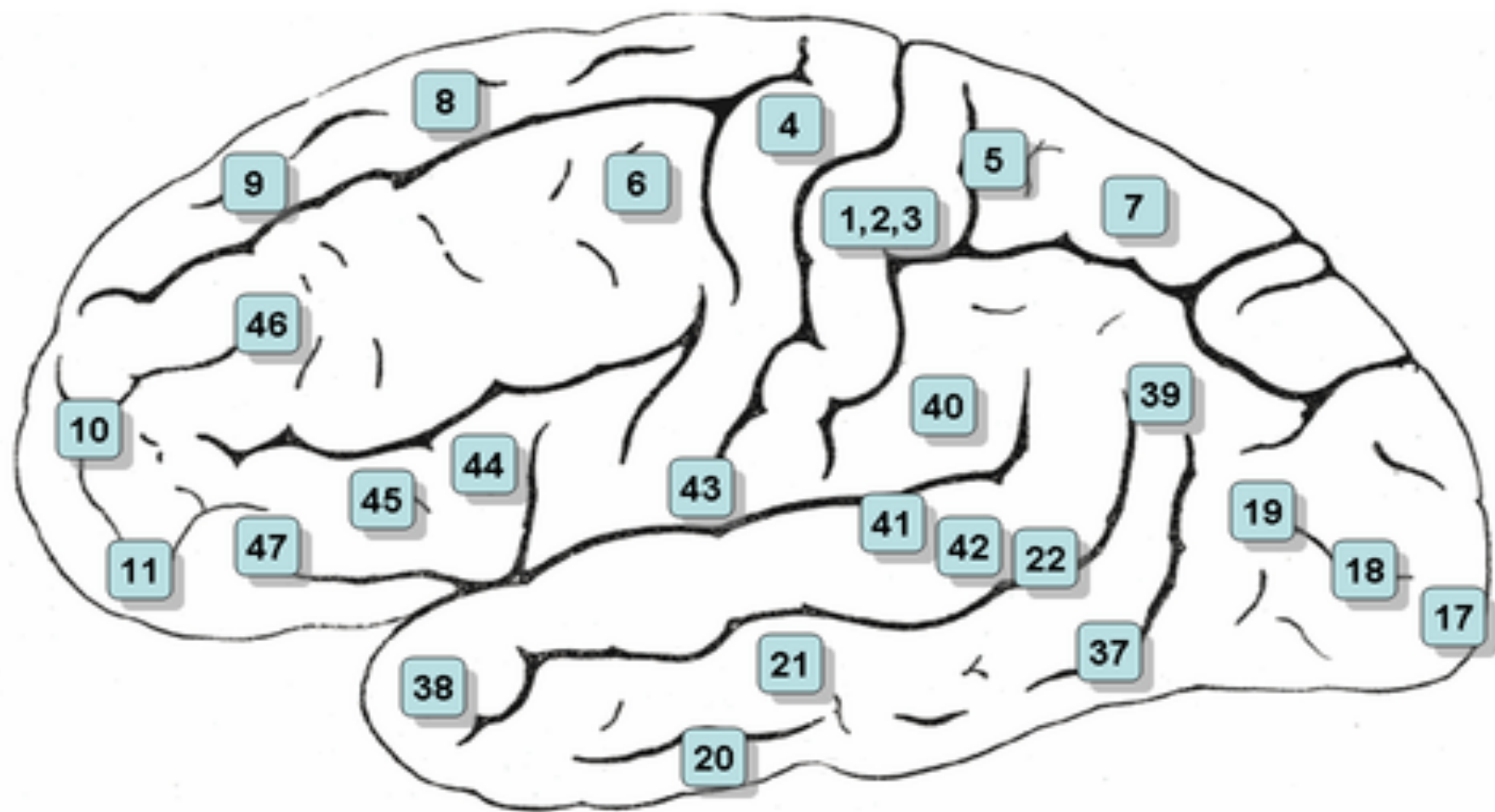
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ (Lateralization):

- Στα πειράματα για musical syntax, τα ERAN παρουσιάζουν συνήθως μια right lateralization (Koelsch et al. 2000, 2007, 2008, Müller et al. 2010).
- Ωστόσο σε μερικά πειράματα δεν παρουσιάστηκε καθόλου πλαγίωση (Steinbeis et al. 2006, Loui et al. 2005, Leino et al. 2007, Miranda & Ullman, 2007).
- Η διαφορά μάλλον οφείλεται στο γεγονός ότι στις μελέτες που δεν εμφανίζεται πλαγίωση των ERAN το πλήθος των συμμετεχόντων ήταν μικρότερο των 20 ατόμων. Αυτό δείχνει ότι τα 20 άτομα είναι περίπου το όριο της statistical significance για τα ERAN.
- Ένα επιπλέον στοιχείο που αναδεικνύεται σε πειράματα με πάνω από 20 συμμετέχοντες είναι η διαφοροποίηση του ERAN lateralization λόγω φύλου: Στους άντρες τα ERAN έχουν ένα ξεκάθαρο right lateralization ενώ στις γυναίκες το ERAN εμφανίζεται μάλλον bilateral (Koelsch et al. 2003).

ERP Experiments on Musical Syntax
Πείραμα 5 (Koelsch et al. 2008, 2008b)
Authentic Musical Stimuli

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ (neural correlates in the cortices):

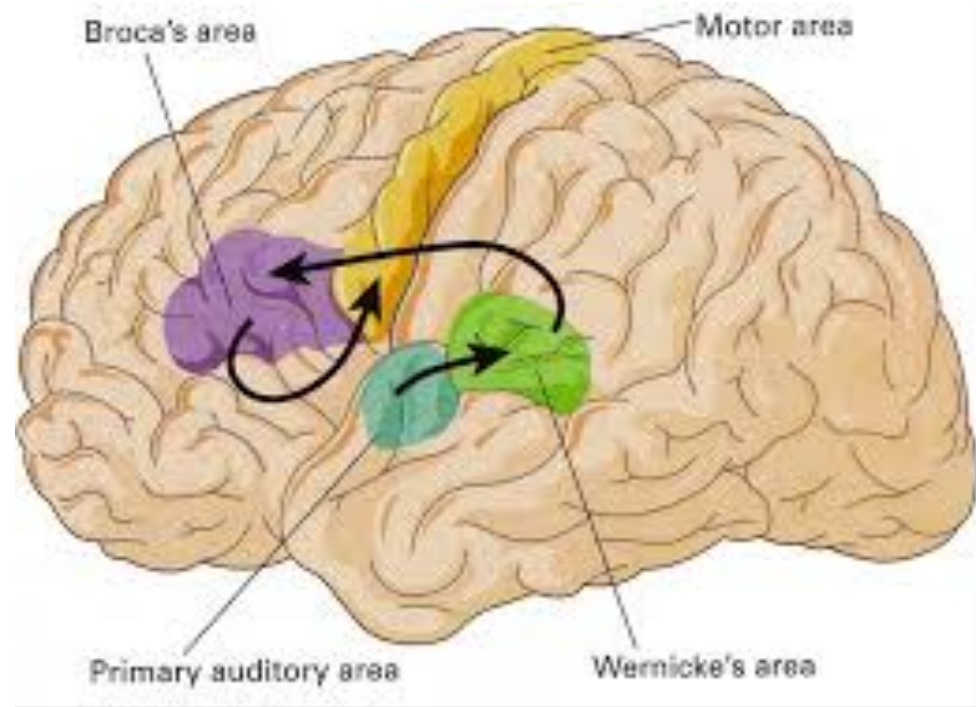
- Τα ERAN δείχνουν να εγείρονται κυρίως στο οπίσθιο τμήμα της pars opercularis (**BA44**) δηλαδή της **Broca area** με συνεισφορές από τον **premotor cortex** (mirror neurons;).
- Τα ERAN της BA44 δείχνουν μεγαλύτερα στους musicians από ότι στους non musicians, γεγονός που επιβεβαιώνει την επίδραση της 'περιβαλλοντικής εκπαίδευσης'.
- Σε αντίθεση με τα ERAN που όπως είπαμε εμφανίζονται κυρίως στον fronto-lateral cortex και κυρίως στην BA44, τα MMN εμφανίζονται στην BA41.
- Αναλυτικότερα τα rhMMN εμφανίζονται μέσα και κοντά στο auditory cortex και τα afMMN εμφανίζονται γενικότερα στον κροταφικό λοβό (σε αντίθεση με τα ERAN που εμφανίζονται fronto-temporal)
- Αυτή η τοπογραφική διαφοροποίηση εδραιώνει το σκόπιμο της διάκρισης σε ERAN και MMN . Το γεγονός ότι τα rhMMN εγείρονται κοντά και μέσα στο auditory cortex (BA41) ενώ τα ERAN σε εντελώς άλλες περιοχές, σημαίνει ότι τα MMN σχετίζονται με το acoustical processing ενώ τα ERAN δεν έχουν καμία σχέση με αυτό.
- Ένα ακόμα στοιχείο που ενισχύει αυτή τη λειτουργική διαφοροποίηση των ERAN από τα MMN είναι το γεγονός ότι σε συνθήκες αναισθητικής μέθης (propofol sedation) τα ERAN χάνονται ενώ τα rhMMN όχι.
 - Αυτό το εύρημα είναι μια ακόμα απόδειξη της συμμετοχής του μετωπιαίου λοβού στο musical syntax processing καθώς έχει παρατηρηθεί ότι η propofol sedation επηρεάζει τις heteromodal περιοχές (όπως ο μετωπιαίος λοβός) νωρίτερα από τις unimodal (όπως ο prefrontal cortex ή ο auditory cortex)



ERP Experiments on musical syntax

Music-Language

- Το γεγονός ότι τα ERAN δείχνουν αν εγείρονται κυρίως στην Broca area (BA44) αποτελεί ενδεχομένως μια ισχυρή ένδειξη συσχέτισης Μουσικής-Γλώσσας σε επίπεδο neural processes.
- Η Broca area είναι κυρίως γνωστή για τη συμμετοχή της στην κατανόηση της Γλώσσας αλλά και στη βασιζόμενη στη Γραμματική κατασκευή της Γλώσσας (ασθενείς με ζημιές στην Broca area μιλούν 'τηλεγραφικά' στερούμενη γραμματικής και συντακτικής δομής).
- Νέες έρευνες καταδεικνύουν τη συμμετοχή στην Broca area στην κατανόηση speech-associated gestures
- Άλλες έρευνες αναδεικνύουν πιθανή εμπλοκή και της Wernicke area (περιοχή για παραγωγή προφορικού και γραπτού λόγου-κατανόηση νοήματος)



ERP Experiments on musical syntax

Music-Language

- Το γεγονός ότι οι music syntactic processes δείχνουν να εμπλέκουν περιοχές που συνήθως εμπλέκονται στις language syntactic processes (Koelsch et al. 2005b, Steinbeis & Koelsch, 2008b, Slevc et al. 2009) μπορεί να σημαίνει ένα από τα τρία ακόλουθα ενδεχόμενα:
 1. Η musical syntax επιστρατεύει νευρωνικές δομές και διεργασίες που αφορούν κατά βάση την language syntax (η Μουσική επιγίνεται της Γλώσσας)
 2. Η language syntax επιστρατεύει νευρωνικές δομές και διεργασίες που αφορούν κατά βάση τη music syntax (η Γλώσσα επιγίνεται της Μουσικής)
 3. Τόσο η Γλώσσα όσο και η Μουσική επιστρατεύουν δομές που αφορούν τη syntax εν γένει. Υπό αυτή την έννοια η Broca area αφορά στην επεξεργασία ιεραρχημένων σειρών εν γένει (μουσικές, γλωσσικές, μαθηματικές συντακτικές δομές κλπ). Αυτή η θέση ονομάζεται **The Syntactic Equivalence Hypothesis** καθώς συνεπάγεται μια πλήρη ισοδυναμία μεταξύ των διαφόρων μορφών σύνταξης.
 4. Αν και εμπλέκουν την ίδια περιοχή του εγκεφαλικού φλοιού (Broca area), η Μουσική και η Γλώσσα ενεργοποιούν εντελώς διαφορετικές ομάδες νευρώνων μέσα σε αυτή την περιοχή. Ο έλεγχος αυτού του ενδεχομένου απαιτεί ακόμα μεγαλύτερη ευκρίνεια στις μεθόδους παρατήρησης του εγκεφάλου. Εν τη απουσία αυτής της ευκρίνειας ο μόνος δρόμος που μας μένει είναι α) να μελετάμε τις όποιες συσχετίσεις γλωσσικής-μουσικής σύνταξης σε συμπεριφορικό (μακροσκοπικό) επίπεδο και β) να μελετάμε-πάλι σε συμπεριφορικό επίπεδο-τις επιπτώσεις τραυματισμών ή αλλοιώσεων συγκεκριμένων περιοχών του εγκεφαλικού φλοιού (αν π.χ. ο τραυματισμός μιας περιοχής επηρεάσει μόνο τη γλωσσική σύνταξη και όχι τη μουσική, τότε έχουμε μια ισχυρή ένδειξη ότι υφίσταται μια ανεξαρτησία αυτών των δύο).

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language

- Μέχρι σήμερα τέσσερις μελέτες έχουν αναδείξει τη σχέση μεταξύ της Μουσικής και της Γλώσσας στο επίπεδο της Σύνταξης (Koelsch et al. 2005, 2005b Steinbeis & Koelsch, 2008b, Slevc et al. 2009, Fedorenko et al. 2009)
- Στην πρώτη εξ αυτών ο Koelsch και οι συνεργάτες του, έχοντας παρατηρήσει στα πειράματα που είδαμε πιο πριν την ενεργοποίηση της Broca area, αποφάσισαν να εξετάσουν αν η επεξεργασία της μουσικής σύνταξης επιδρά στην επεξεργασία της γλωσσικής σύνταξης όταν αυτές λαμβάνουν χώρα ταυτόχρονα
- Για αυτό το σκοπό προέβησαν σε ταυτόχρονη χρήση μουσικών και γλωσσικών stimuli

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language

- Ως musical stimuli χρησιμοποίησαν chord sequences αποτελούμενες από 5 συγχορδίες. Μισές από τις sequences τελείωναν στην τονική ενώ οι άλλες μισές τελείωναν σε Ναπολιτάνικες συγχορδίες
- Ως language stimuli χρησιμοποίησαν προτάσεις που εμφανίζονταν σε μια οθόνη και ήταν τριών ειδών:
 1. Syntactically correct/High cloze-probability
 2. Syntactically correct/Low cloze-probability
 3. Syntactically incorrect/High cloze-probability

Από πειράματα αποκλειστικά στη language syntax είχε παρατηρηθεί ότι syntactically incorrect words (π.χ. λέξεις με gender disagreement όπως στο παράδειγμα της πρότασης 3) εγείρουν LAN (Left Anterior negativities με latency 300-500ms και centro-frontal ή frontal maximum)

Αντίστοιχα προτάσεις συντακτικά ορθές αλλά με μάλλον απίθανο νόημα εγείρουν N400 (latency 250ms with maximum at around 500ms, slight right-hemispheric preponderance, cento-parietal maximum under visual stimuli, centro-frontal maximum under auditory stimuli)

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language

- Συνοψίζοντας είχαμε 2 είδη musical stimuli και 3 είδη language stimuli. Συνεπώς ήταν εφικτοί 6 δυνατοί συνδυασμοί μεταξύ τους (6 experimental conditions)

ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ:

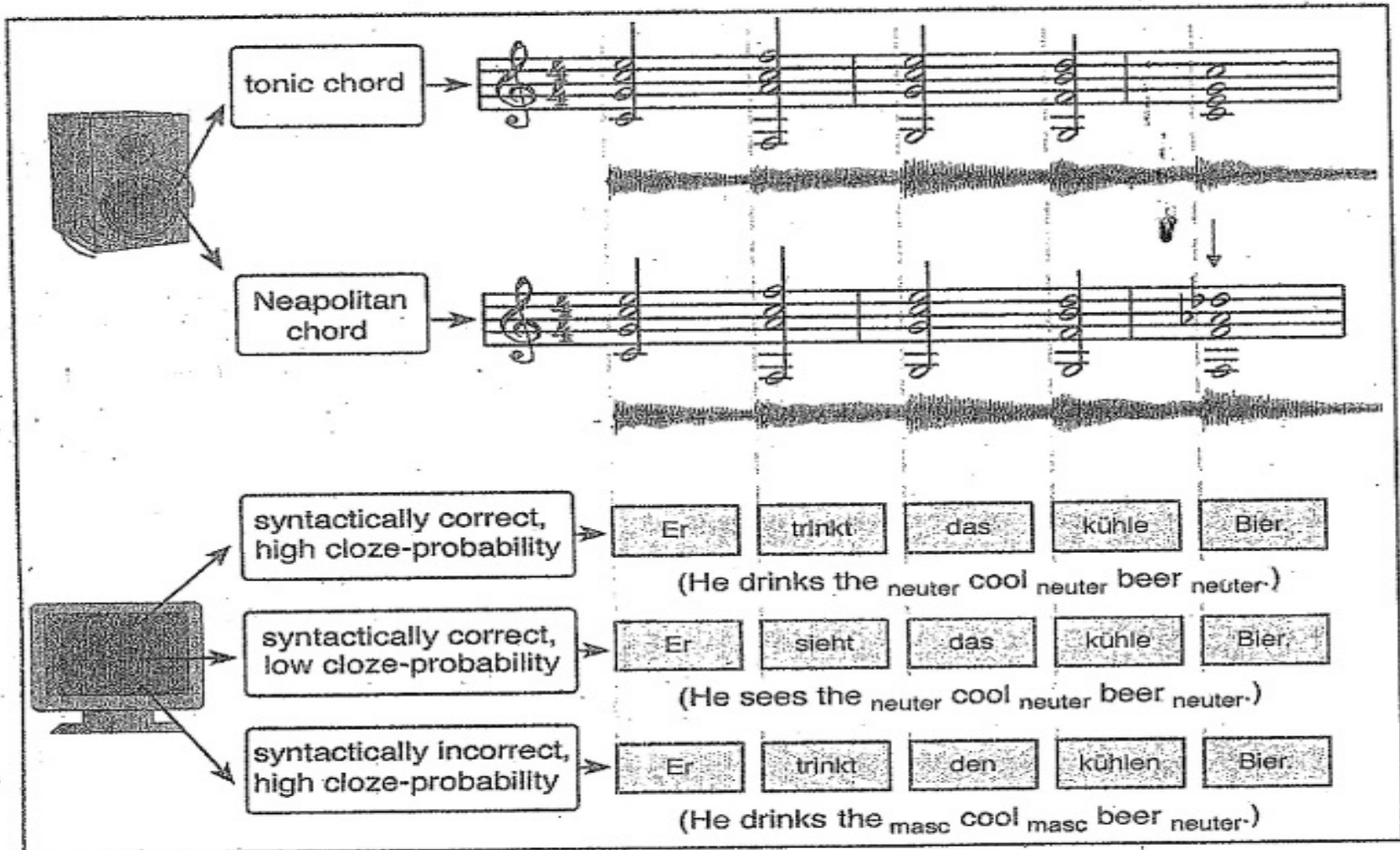
1) Θα μπορούσε να υπάρξει και τέταρτο είδος language stimulus: Syntactically incorrect/Low cloze probability ώστε να χρησιμοποιηθεί ως 'μέτρηση βάσης'

2) Η χρήση των language stimuli ως οπτικά ερεθίσματα (εμφάνιση στην οθόνη) ίσως εξυπηρετούσε την απομόνωση-κατά την επεξεργασία αυτών των ερεθισμάτων -του auditory cortex, ώστε να καταστεί πιο δύσκολη η επικάλυψη περιοχών που σχετίζονται με τη Μουσική (και συγκεκριμένα η εμπλοκή περιοχών που δε σχετίζονται με τα ERAN αλλά τα MMN). Εντούτοις θα μπορούσε να υπάρξει επιπρόσθετα και ακουστική πρόσληψη των language stimuli ώστε να ελεγχθούν τυχόν διαφορές στην αλληλεπίδραση music και language syntax κάτω από διαφορετικές συνθήκες πρόσληψης του γλωσσικού ερεθίσματος (οπτική πρόσληψη-ακουστική πρόσληψη)

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language



ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language

- Ζητήθηκε από τους συμμετέχοντες να συγκεντρωθούν στα language stimuli και τους δόθηκε ως στόχος να απαντήσουν το λιγότερο στο 10% των trials αν η πρόταση ήταν σωστή ή αν είχε νοηματικό ή συντακτικό σφάλμα.
- Υπό αυτή την έννοια τα language stimuli χρησιμοποιήθηκαν ως 'ψεύτικος στόχος' ενώ τα musical stimuli ήταν ο πραγματικός στόχος του πειράματος. Το πείραμα ήταν task irrelevant ως προς το στόχο της musical syntax.
- Η **υπόθεση του πειράματος** ήταν ότι αν η musical syntax λειτουργεί ανεξάρτητα από τη language syntax, τότε τα LAN και N400 δε θα έπρεπε να επηρεαστούν από syntactic irregularities in musical stimuli και αντιστρόφως

(N400 ή N4: ERP σήμα που εγείρεται σε περιπτώσεις νοηματικής κατανόησης με slight right-hemispheric preponderance, centro-parietal maximum under visual stimuli, centro-frontal maximum under auditory stimuli)

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language

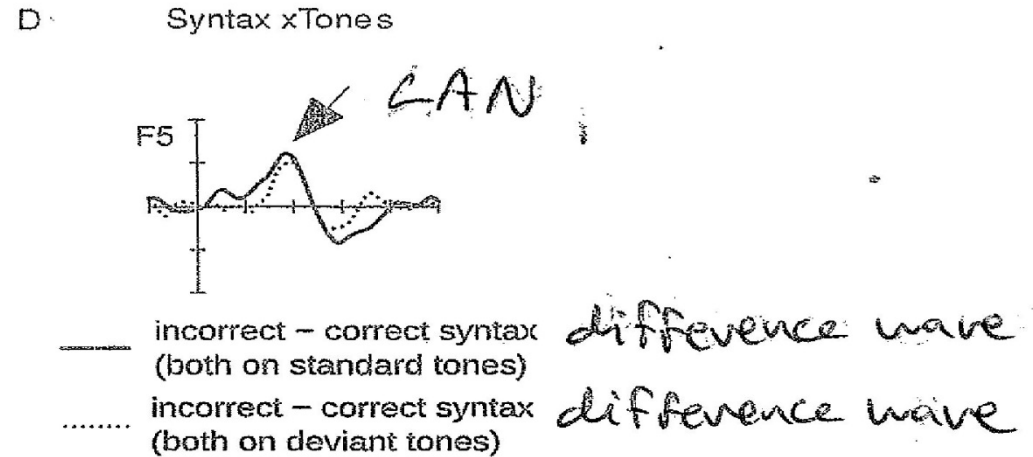
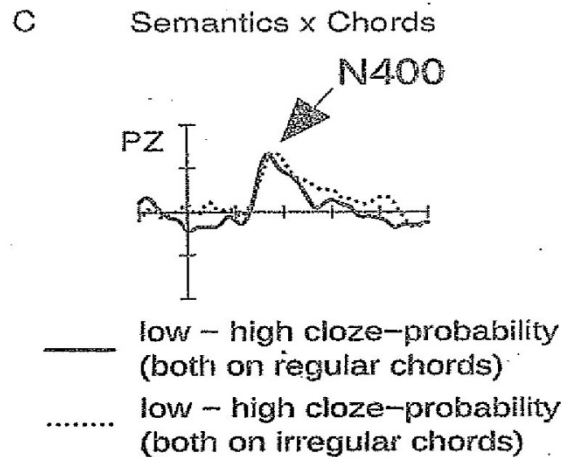
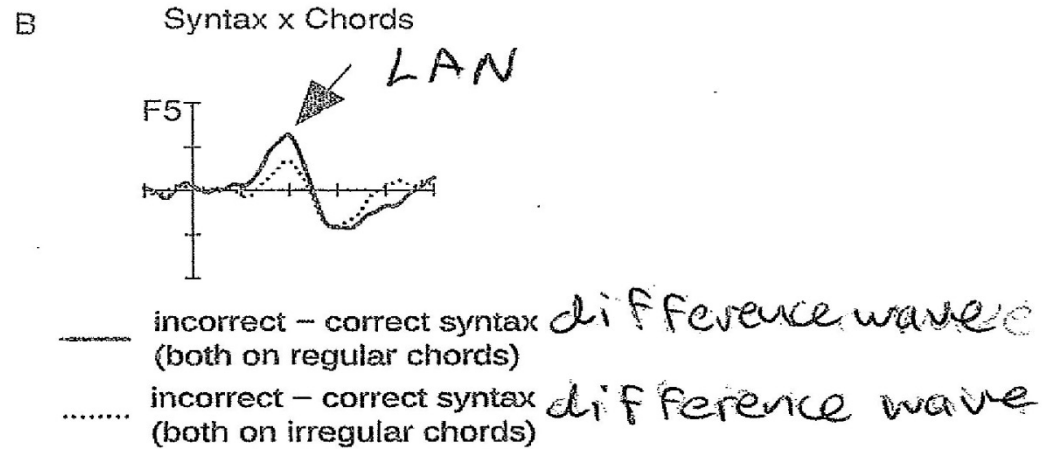
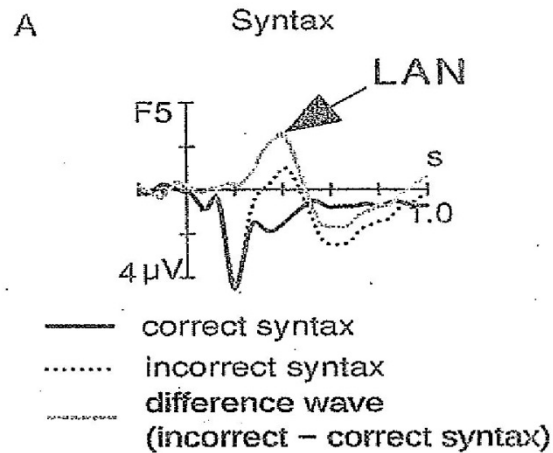
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Το N400 που προκλήθηκε από irregular language meaning stimuli με ταυτόχρονη παρουσία irregular chords δεν παρουσίασε ουσιαστική διαφοροποίηση από το N400 που προκλήθηκε από irregular language meaning stimuli με ταυτόχρονη παρουσία regular chords (ακόλουθο σχήμα C). Αυτό κατέδειξε ότι **δεν υπάρχει καμία συσχέτιση ανάμεσα στους μηχανισμούς musical syntax και τους μηχανισμούς semantic processing of language.**
- Αντιστρόφως, τα ERAN που προκλήθηκαν από τα irregular chords αντανακλώντας musical syntax irregularities δεν έδειξαν διαφοροποίηση κατά την ταυτόχρονη ύπαρξη regular-irregular language meaning stimuli. Αυτό **ενίσχυσε το πιο πάνω συμπέρασμα**, δηλαδή ότι δεν υπάρχει καμία συσχέτιση ανάμεσα στους μηχανισμούς musical syntax και τους μηχανισμούς semantic processing of language.

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language



ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 6 (Koelsch et al. 2005)

Music-Language

ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Το LAN που προκλήθηκε από irregular language syntax stimuli με ταυτόχρονη παρουσία irregular chords ήταν εμφανώς ελαττωμένο από το LAN των irregular language syntax stimuli με ταυτόχρονη παρουσία regular chords (προηγούμενο σχήμα Β). Αυτό κατέδειξε μια σαφή **συσχέτιση των μηχανισμών language syntax processing και music syntax processing**. Έδειξε ότι υπάρχει μια τομή ανάμεσα στα δύο είδη syntax processing.
- Όμως αντίστροφα τα ERAN που προκλήθηκαν από irregular music syntax με ταυτόχρονη παρουσία irregular language syntax stimuli δεν είχαν καμία διαφορά από τα αντίστοιχα ERAN που προκλήθηκαν με ταυτόχρονη παρουσία regular language syntax stimuli. Αυτό έδειξε μια ανεξαρτησία των μηχανισμών music syntax processing από τους μηχανισμούς language syntax processing.

ΕΡΩΤΗΣΗ: Τα παραπάνω συνοψίζονται ως εξής:

LAN επηρεάζονται από musical syntax irregularities

ERAN δεν επηρεάζονται από language syntax irregularities

Μήπως αυτή η διαφοροποίηση καταδεικνύει ότι οι μηχανισμοί language syntax είναι ένα υποσύνολο (επιγίνονται) των μηχανισμών της music syntax;

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 7 (Steinbeis & Koelsch, 2008b)

Music-Language

- Σε πείραμα που διεξήγαγαν οι Steinbeis και Koelsch παρουσιάστηκε τελικά επίδραση των language syntactic irregularities πάνω στα ELAN.
- Στο εν λόγω πείραμα χρησιμοποιήθηκαν πάλι οι ίδιες 3 κατηγορίες language stimuli αλλά τα musical stimuli ήταν διαφορετικά. Συγκεκριμένα στις μισές chord sequences η 5^η συγχορδία είχε διαφορετικό timbre (αντί να έχουμε syntactic irregularity στο harmonic level όπως με τις Ναπολιτάνικες είχαμε στο timbral level).
- Από τους συμμετέχοντες ζητήθηκε να επικεντρωθούν τόσο στις irregularities των language stimuli (συντακτικές ή νοηματικές irregularities) όσο και σε αυτές των musical stimuli (συντακτικές irregularities of timbre)

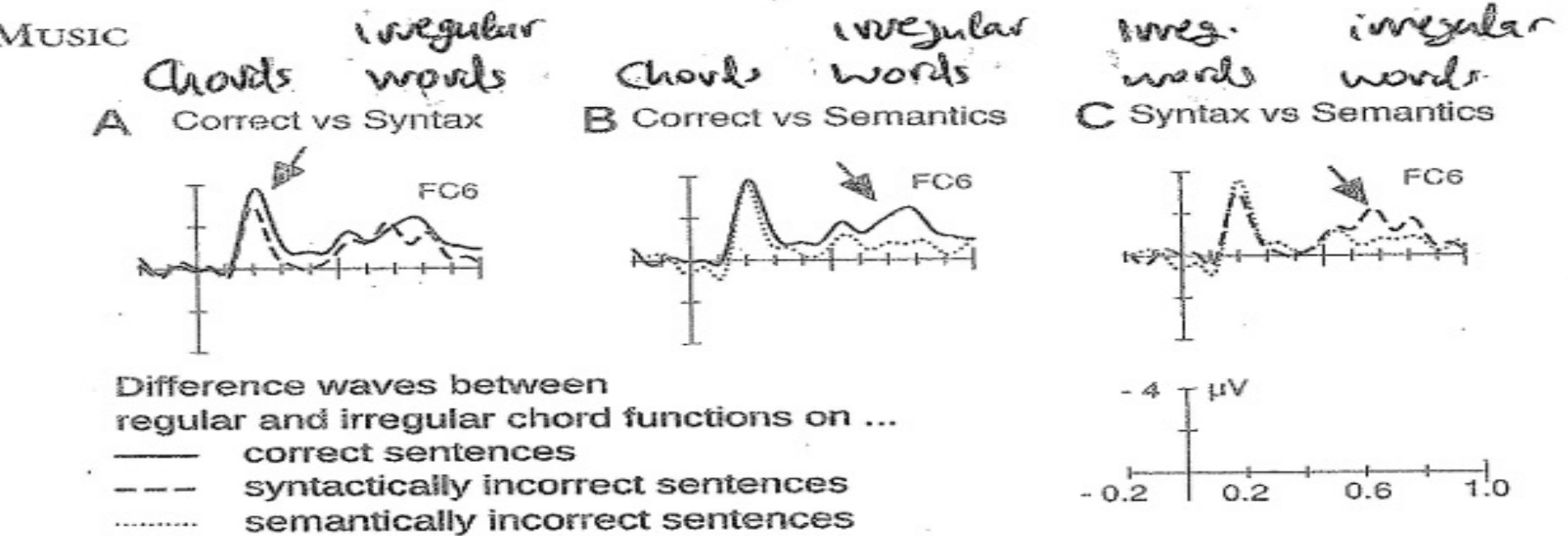
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ:

- Εκτός από τα ERAN πλέον είχαμε και N5
- Όπως και στο πείραμα Koelsch et al 2005, υπήρξε ελάττωση των LAN στην παρουσία irregular musical stimuli.
- Όπως και στο πείραμα Koelsch et al 2005, υπήρξε ανεξαρτησία των ERAN από νοηματικές irregularities στα language stimuli (επόμενο σχήμα B).
- Σε αντίθεση με το πείραμα Koelsch et al. , υπήρξε επίδραση των language syntactic irregularities πάνω στα ERAN (δείτε ελάττωση του ERAN στο επόμενο σχήμα A).

ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 7 (Steinbeis & Koelsch, 2008b)

Music-Language



ERP Experiments on musical syntax

Πείραμα 7 (Steinbeis & Koelsch, 2008b)

Music-Language

ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ: Θα έλεγε κανείς ότι τα εν λόγω ευρήματα αδυνατίζουν την περίπτωση η language syntax να επιγίνεται της musical syntax και αναδεικνύουν μάλλον μια ισότητα προς επαλήθευση της Syntactic Equivalence Hypothesis. Εντούτοις το πείραμα των Steinbeis & Koelsch δεν ήταν ακριβώς αντίστροφο του πειράματος των Koelsch et al 2005, διότι:

1^{ον} Οι συμμετέχοντες έπρεπε να προσέχουν τόσο τα language όσο και τα music stimuli

2^{ον} Το στοιχείο της musical syntax ήταν το timbre και όχι η αρμονία (Ναπολιτάνικες συγχορδίες)

Για να έχουμε μια ξεκάθαρη απόφαση ως προς το ζήτημα του Επιγενετισμού μεταξύ Μουσικής και Γλώσσας θα έπρεπε να οργανωθεί ένα αντισυμμετρικό πείραμα του Koelsch et al. 2005, δηλαδή να χρησιμοποιηθούν οι 6 συνδυασμοί stimuli του εν λόγω πειράματος και να ζητηθεί από τους συμμετέχοντες να συγκεντρωθούν στα musical stimuli.

Επιπλέον σε κανένα από τα πειράματα Koelsch et al. 2005 και Steinbeis & Koelsch, 2008 δεν εξετάστηκαν οι παράμετροι του musical training (musicians-non musicians) και του language training (native speakers-non native speakers) .

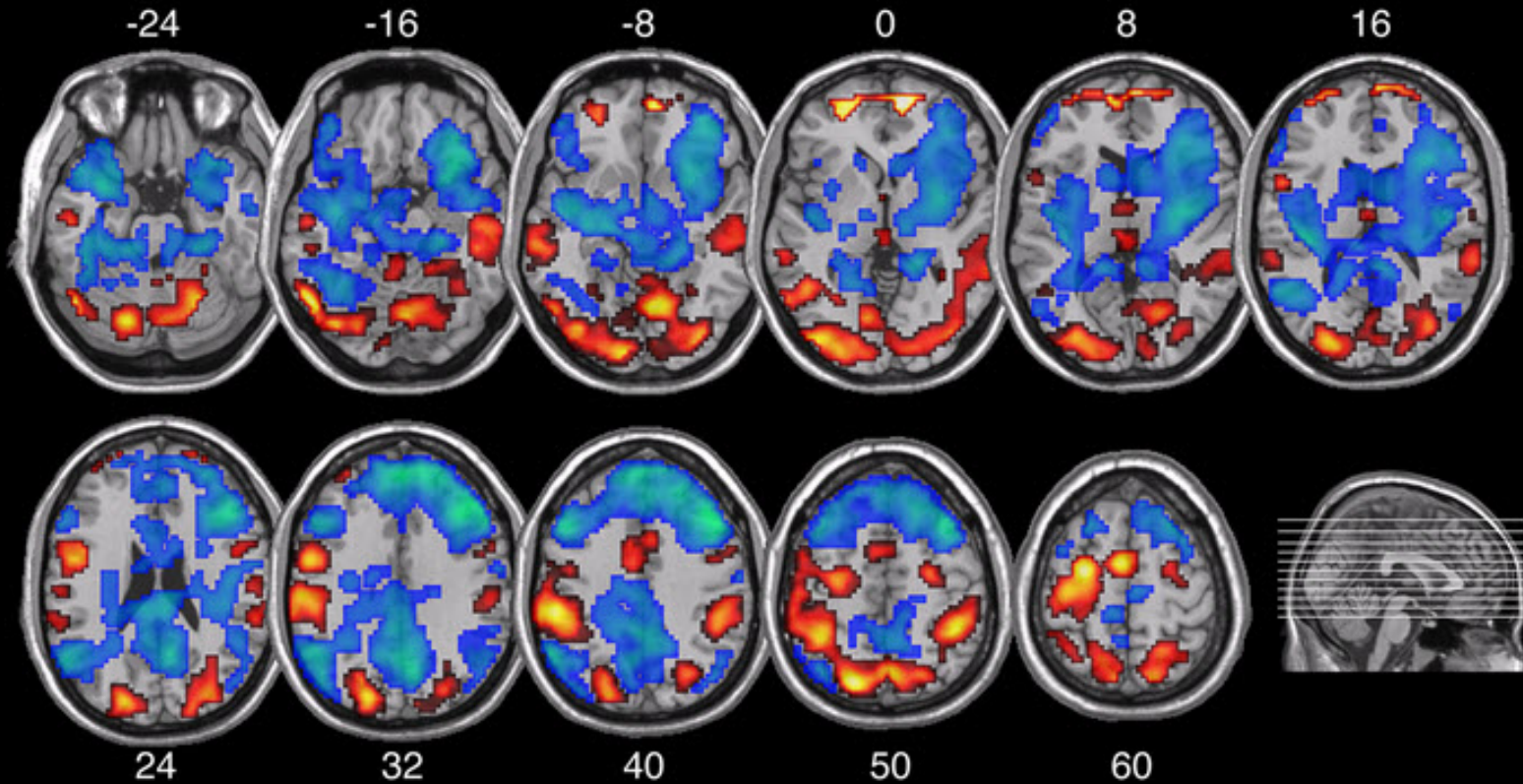
Ως εκ τούτου το ερώτημα του Επιγενετισμού Μουσικής και Γλώσσας παραμένει προς περαιτέρω εξέταση.

fMRI

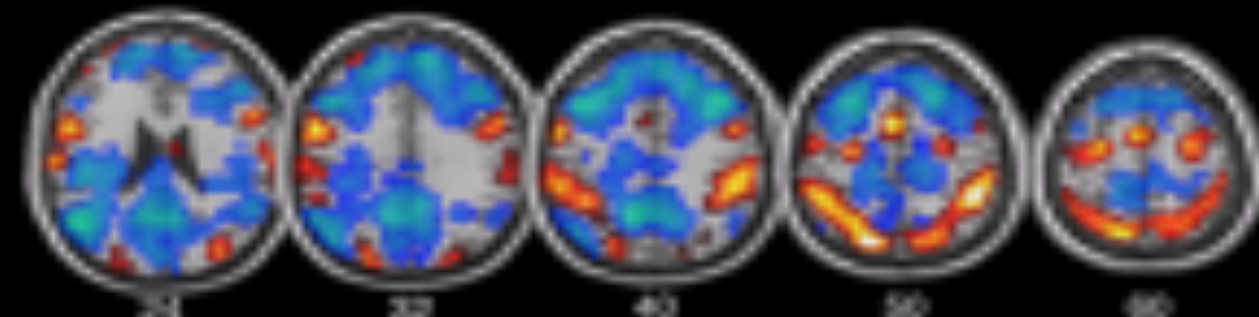
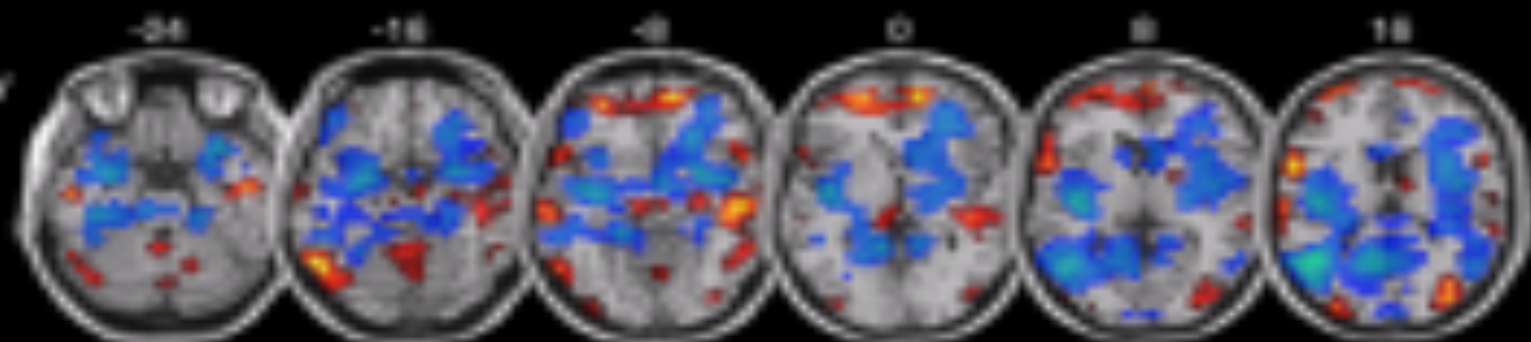
- Με τη μέθοδο fMRI (functional Magnetic Resonance) λαμβάνουμε εικόνες που ονομάζονται MR images (Magnetic Resonance images)
- Η ένταση με την οποία απεικονίζεται μια περιοχή του εγκεφάλου αναπαριστά το 'χημικό περιβάλλον' των ισotόπων Υδρογόνου σε αυτή την περιοχή
- Τα εν λόγω ισότοπα υποβάλλονται σε ένα ισχυρό μαγνητικό πεδίο και διεγείρονται με κατάλληλους ηλεκτρομαγνητικούς παλμούς
- Τα MR images απεικονίζουν κυρίως τις δομές του εγκεφάλου αλλά ως ένα βαθμό (2% της μέγιστης έντασης απεικόνισης) απεικονίζουν και τη ροή του αίματος
- Η ροή του αίματος είναι ένα από τα 'απόνερα' της διεγερσης των νευρώνων.
 - Όταν οι νευρώνες διεγείρονται ο μεταβολικός ρυθμός τους-άρα και η κατανάλωση Οξυγόνου-αυξάνεται.
 - Αυτή η αλλαγή του μεταβολισμού μεταβάλλει και τη διάμετρο των αγγείων. Έτσι σε αναπλήρωση του καταναλισκόμενου Οξυγόνου εμφανίζεται τοπικά μια υπεροξυγόνωση του αίματος και μια διαστολή του όγκου του αίματος.
 - Το οξυγονωμένο αίμα έχει υψηλότερο δείκτη οξυ-αιμοσφαιρίνης (οξυγονωμένης αιμοσφαιρίνης) από ό,τι διοξυ-αιμοσφαιρίνης (από-οξυγονωμένης αιμοσφαιρίνης)
 - Η οξυ-αιμοσφαιρίνη έχει διαφορετικές μαγνητικές ιδιότητες από τη διοξυ-αιμοσφαιρίνη. Η οξυ-αιμοσφαιρίνη είναι διαμαγνητική και επηρεάζει ελάχιστα το τοπικό μαγνητικό πεδίο. Αντίθετα η διοξυ-αιμοσφαιρίνη είναι παραμαγνητική και επηρεάζει το τοπικό μαγνητικό πεδίο προκαλώντας τοπική απώλεια σήματος
 - Αυτή η διαφοροποίηση είναι ό,τι μετράμε σε μια fMRI. Βάσει της εν λόγω διαφοροποίησης καταλαβαίνουμε τοπικά (ανά voxel) την αντίστοιχη διαφοροποίηση στο επίπεδο οξυγόνωσης του αίματος. Έτσι λαμβάνουμε BOLD images (Blood-Oxygen Level Dependent images)

fMRI

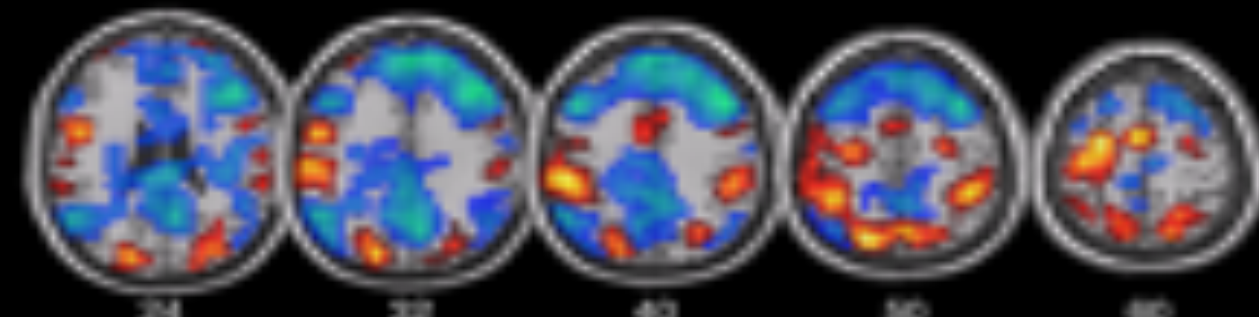
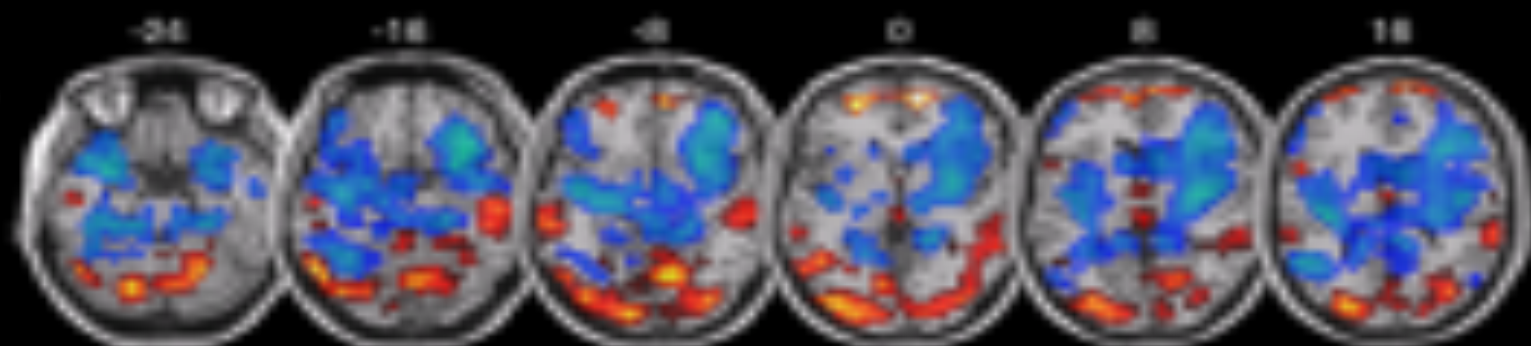
JazzImprov



ScaleImprov



JaazriImprov



fMRI

- Ένα από τα πλεονεκτήματα της fMRI είναι ότι μπορεί να μας δίνει χρονοσειρές του παρατηρούμενου φαινομένου, δηλαδή παρέχει μεγαλύτερο χρονικό παράθυρο παρακολούθησης

ΠΡΟΒΛΗΜΑ:

Συχνά όταν μελετά με fMRI images μια αύξηση σήματος ονομάζεται 'activation' ενώ μια ελάττωση σήματος 'deactivation'.

Ωστόσο σε heteromodal areas όπως το Μεταιχμιακό Σύστημα μια αύξηση του BOLD σήματος δεν είναι απαραίτητα το αποτέλεσμα μιας προ-συναπτικής διέγερσης νευρώνων. Μπορεί κάλλιστα να οφείλεται και σε inhibitory synaptic processes (Buxton, 2002, Lauritzen, 2008, Shibasaki, 2008).

Συνεπώς είναι δύσκολο να καταλάβουμε αν ό,τι παρατηρούμε οφείλεται σε activation ή inhibitory processes. Ακόμα και αν συνδυάσουμε συμπεριφορικές πληροφορίες από το παρατηρούμενο υποκείμενο, έχουμε το γενικότερο πρόβλημα του χρονικού καθορισμού: πότε εντοπίζεται η αιτία αυτού που τώρα παρατηρούμε; Μπορεί ό,τι παρατηρούμε να μην οφείλεται στην τωρινή συμπεριφορική διέγερση αλλά σε ένα ερέθισμα που έλαβε χώρα κάποια στιγμή στο κοντινό ή απώτερο παρελθόν .

Θεματικές για τις Εργασίες

- 1) Σχέση Γλώσσας-Μουσικής. Τι δείχνουν οι σύγχρονες έρευνες στον εγκέφαλο;
- 2) Η μουσική αντίληψη ανά ηλικία (έμβρυα, βρέφη, παιδιά κλπ)
 - a. Υπάρχει Generative Musical Grammar;
 - b. Ακμάζει και Φθίνει η ικανότητα μουσικής αντίληψης; Υπό ποιους όρους;
- 3) Θεραπευτικές ιδιότητες της μουσικής. Ποιες οι νευρο-βιολογικές βάσεις αυτών των ιδιοτήτων; Τι καταδεικνύουν οι έρευνες στον εγκέφαλο ασθενών που υπόκεινται σε μουσικοθεραπεία;
- 4) Υπάρχει μουσικός εγκέφαλος; Υπάρχουν δομές και λειτουργίες αποκλειστικά δεσμευμένες για τη Μουσική; Αν όχι, τότε οι γενικότερες λειτουργίες που επιστρατεύονται είναι κάθε φορά οι ίδιες; Αν όχι, ποιοι παράγοντες καθορίζουν την επιστράτευση των όποιων δομών-λειτουργιών (είδος μουσικού ερεθίσματος, βαθμός συγκέντρωσης κλπ);
- 5) 'Κοινωνικός εγκέφαλος' και music performance. Επιστρατεύονται κοινές εγκεφαλικές δομές και λειτουργίες κατά τη διάρκεια της κοινωνικής διαπροσωπικής επικοινωνίας και κατά τη διάρκεια music performance;
- 6) Singing voice και εγκέφαλος
- 7) Μουσικά στοιχεία και εγκέφαλος
 - a. Ρυθμός και εγκέφαλος
 - b. Pitch και εγκέφαλος
 - c. Timbre και εγκέφαλος
 - d. Harmony και εγκέφαλος
 - e. Musical syntax και εγκέφαλος
 - f. Musical meaning και εγκέφαλος
- 8) Musical imagery και εγκέφαλος
 - a. Performance imagery
 - b. Compositional imagery
 - c. 'Play-back' (echoic) imagery
- 9) Neuroplasticity and Music
 - a. Musical genre differences και εγκέφαλος
 - b. Musical instrument training differences και εγκέφαλος
 - c. Training differences (Musical/non-musical ή Professional/amateur ή long/short training) και εγκέφαλος
 - d. Musical Culture differences και εγκέφαλος

Παρουσίαση των ως τώρα ερευνητικών πεπραγμένων/ανάλυση των αδυναμιών/μελλοντικές δυνατότητες (future work)/