

Autoreferat  
prezentujący dorobek i osiągnięcia naukowe habilitanta

**dr Marcin Leszczyński**

Uniwersytet Jagielloński

Wydział Filozoficzny

Zakład Kognitywistyki

## Spis treści

1. Imię i nazwisko.....	3
2. Posiadane dyplomy, stopnie naukowe:.....	3
3. Informacja o dotychczasowym zatrudnieniu w jednostkach naukowych:.....	3
4. Omówienie osiągnięcia naukowego prac zgłoszonych do postępowania habilitacyjnego.....	4
4.1. Rola oscylacji mózgowych w aktywnej eksploracji zmysłowej (osiągnięcie nr 1).....	10
4.2. Sprzężenia szybkich i wolnych rytmów mózgowych jako mechanizm pamięci roboczej (osiągnięcie nr 2).....	28
4.3. Mechanizmy psychologiczne i mózgowe kierowania uwagi w stronę reprezentacji w pamięci roboczej (osiągnięcie nr 3).....	33
4.4. Funkcja oraz mechanizmy neuronalne błędzenia myślami (mind wandering; osiągnięcie nr 4).....	37
4.5. Identyfikacja neurofizjologicznych mechanizmów generowania mezoskopowych zmian w potencjale pola. (osiągnięcie nr 5).....	39
5. Informacja o wykazywaniu się istotną aktywnością naukową realizowaną w więcej niż jednej uczelni, instytucji naukowej, w szczególności zagranicznej.....	42
6. Informacja o osiągnięciach dydaktycznych i organizacyjnych.....	43
7. Podsumowanie dotychczasowej działalności naukowej.....	45
Literatura cytowana.....	46

## 1. IMIĘ I NAZWISKO

Marcin Leszczyński

## 2. POSIADANE DYPLOMY, STOPNIE NAUKOWE:

- a. **Doktor nauk przyrodniczych w zakresie neuronauki (neuroscience)** na podstawie rozprawy doktorskiej pt. *„Oscylacyjne mechanizmy pamięci roboczej”*.  
Uniwersytet Fryderyka Wilhelma w Bonn, Wydział Matematyczno-Przyrodniczy, 2016.  
Promotor: prof. Nikolai Axmacher  
Praca obroniona z wyróżnieniem.
- b. **Magister psychologii** na podstawie pracy magisterskiej pt. *„Badanie interakcji między pamięcią roboczą oraz uwagą”*.  
Uniwersytet Ludwika Maximiliana w Monachium, Instytut Psychologii, 2009.  
Promotor: dr Anna Schuboe, dr Elkan Akyurek.
- c. **Magister filozofii** na podstawie pracy magisterskiej pt. *„Sposoby ujęcia własnego ciała we współczesnej filozofii umysłu”*.  
Uniwersytet Adama Mickiewicza w Poznaniu, Instytut Filozofii, 2007.  
Promotor: prof. UAM dr hab. Andrzej Klawiter

## 3. INFORMACJA O DOTYCHCZASOWYM ZATRUDNIENIU W JEDNOSTKACH NAUKOWYCH:

- a. 2020-teraz Uniwersytet Jagielloński, Instytut Filozofii, Zakład Kognitywistyki, adiunkt
- b. 2019-teraz Uniwersytet Columbia w Nowym Jorku, Departament Psychiatrii; badacz
- c. 2016-2019 Uniwersytet Columbia w Nowym Jorku, Departament Chirurgii Neurologicznej; post-dok
- d. 2015-2016, Uniwersytet Ruhry w Bochum, Instytut Neuronauki Poznawczej, badacz

- e. 2011-2016, Uniwersytet Fryderyka Wilhelma w Bonn, Departament Epileptologii, badacz
- f. 2009-2011, Uniwersytet Ludwika Maximiliana w Monachium, Instytut Psychologii, badacz

#### **4. OMÓWIENIE OSIĄGNIĘCIA NAUKOWEGO PRAC ZGŁOSZONYCH DO POSTĘPOWANIA HABILITACYJNEGO**

**Podstawowym obszarem moich zainteresowań badawczych jest psychologia i neuronauka poznawcza**, a konkretnie – mózgowo mechanizmy funkcji poznawczych. Poniżej przedstawiam omówienie pięciu osiągnięć naukowych, o których mowa w art. 219 ust. 1 pkt. 2 ustawy z dnia 20 lipca 2018 r. Prawo o szkolnictwie wyższym i nauce (Dz. U. z 2021 r. poz. 478 z późn. zm.). Osiągnięcie nr 1, które składa się z pięciu artykułów, prezentuję jako główne osiągnięcie zgłoszone do postępowania habilitacyjnego. Dodatkowo przedstawiam osiągnięcia nr 2-5. Wszystkie te osiągnięcia realizowane były w trzech instytucjach zagranicznych, co potwierdza także moją istotną aktywność naukową na więcej niż jednej uczelni.

Moje badania skupiają się na neuronalnych podstawach aktywnego postrzegania (**osiągnięcie nr 1**), pamięci roboczej (**osiągnięcie nr 2**), interakcji między pamięcią a percepcją (**osiągnięcie nr 3**) oraz dynamice, funkcjach i neurofizjologicznych podstawach błędzenia myślami (**osiągnięcie nr 4**). Dążę do lepszego zrozumienia fizjologii procesów poznawczych, integrując pomiary na różnych poziomach organizacji mózgu (**osiągnięcie nr 5**). Zakres moich prac obejmuje pomiary elektrofizjologiczne w różnych skalach: od makroskali (zapisy EEG na powierzchni czaszki), przez mezoskalę (zapisy śródczaszkowe pozyskane bezpośrednio z powierzchni mózgu lub z elektrod głębinowych penetrujących struktury wewnątrz mózgu), aż po mikroskalę (zapisy elektrycznej aktywności kolumn korowych lub potencjałów czynnościowych pojedynczych komórek i populacji neuronów). Wszystkie te pomiary są wykonywane jednocześnie z rejestrowaniem zachowania osób badanych podczas różnorodnych zadań wymagających zaangażowania funkcji poznawczych. W moich badaniach korzystam także z narzędzi psychofizycznych, takich jak pomiary progów percepcyjnego, miary d-prime oraz czasy reakcji, a także zaawansowanych

technik przetwarzania sygnałów. Stosuję też narzędzia uczenia maszynowego do badania treści reprezentacji. Dodatkowo, używam analiz łączności funkcjonalnej, które pozwalają mi badać interakcje między obszarami mózgu (Osiągnięcia nr 1 i 2), oraz analizy gęstości źródła prądowego, które pomagają lepiej interpretować fizjologiczne podstawy procesów poznawczych (Osiągnięcie nr 5). Przeprowadzam analizy szeregów czasowych w tym analizy skupienia fazy i energii oraz sprzężeń między oscylacjami (Osiągnięcia nr 1, 2 i 5).

Każde z tych osiągnięć, zarówno osobno, jak i jako całość, stanowi moim zdaniem **znacznym wkładem w rozwój psychologii i neuronauki poznawczej**. Razem, wszystkie pięć osiągnięć rozwija program badania psychofizjologicznych podstaw procesów poznawczych. Próba zrozumienia tych procesów poprzez odwołanie się do ich psychofizjologicznych podstaw pozwala na bardziej szczegółowe wyjaśnienie ich mechanizmów. Moje badania wpływają na specyficzne obszary psychologii, takie jak psychofizjologia percepcji, uwagi, pamięci roboczej i świadomości. Mają one konkretne implikacje dla teorii w psychologii poznawczej: Pomagają lepiej zrozumieć psychofizjologiczne mechanizmy percepcji oraz interakcji między percepcją wzrokową a słuchową, a także wpływ ruchów sakadowych na percepcję zarówno wzrokową, jak i słuchową. Kolejne osiągnięcia są istotne dla teorii pamięci roboczej oraz rozumienia mechanizmów ograniczenia pojemności pamięci roboczej a także podstaw interakcji między uwagą a pamięcią roboczą. Wskazanie roli błędzenia myślami kwestionuje dominujący w psychologii świadomości pogląd, że błędzenie myślami jest tylko, pozbawionym roli, wyrazem chwilowej utraty kontroli poznawczej.

Osobno zaś, **znacznym wkładem osiągnięcia nr 1** w rozwój psychologii i neuronauki poznawczej składa się przynajmniej z czterech elementów:

1) Dominujące teorie w psychologii i neuronauce zakładają, że sakady modulują aktywność neuronalną przede wszystkim, jeśli nie wyłącznie, w systemie wzrokowym. Moje badania kwestionują zasadność takiego założenia i dowodzą, że ruchy sakadowe wpływają na pracę w globalnej sieci mózgowej, modyfikując takie parametry oscylacji neuronalnych, jak faza, ilość energii w wielu pasmach czy też spójność fazy oscylacji między obszarami. Wyniki te otwierają nowe

obszary badań, skłaniając do pytań o możliwe funkcje ruchów sakadowych poza systemem wzrokowym. Przykładowo, jaka jest rola sakad w percepcji słuchowej? Czy cykl sakada-fiksacja, oprócz organizacji doświadczenia wzrokowego, organizuje również wrażenia słuchowe?

2) Znacznym wkładem moich badań, przedstawionym w osiągnięciu nr 1, jest wszechstronny opis dynamiki pracy mózgu podczas aktywnej eksploracji sceny wzrokowej. W swoich badaniach charakteryzuję wiele parametrów oscylacji mózgowych: analizuję zarówno lokalne cechy oscylacji (analizy widmowe, skupienia fazy i energii), jak również łączność funkcjonalną. Dodatkowo, opisuję zmienność treści reprezentacji w trakcie cyklu sakady-fiksacja.

3) Istotny wkładem jest także rozwinięcie pojęcia "cyklu sakada-fiksacja". Z jednej proponuję pojęcie „cyklu sakada-fiksacja”<sup>1</sup> w celu lepszego zrozumienia procesów mózgowych i poznawczych zachodzących podczas aktywnej eksploracji sceny wzrokowej. Z drugiej strony używam tego pojęcia jako narzędzia analitycznego, które pozwala mi analizować zapisy pracy mózgu podczas naturalnej eksploracji sceny wzrokowej, w trakcie której sakady i fiksacje występują po sobie cyklicznie tworząc szereg quasi-oscylacyjnych zdarzeń. Systematyczna analiza sygnałów w różnych fazach cyklu sakada-fiksacja pozwoliła mi zidentyfikować procesy mózgowo (takie jak skupienie fazy, energii, wzrost łączności oraz zmiany kierunku łączności między obszarami mózgu) oraz poznawcze (dynamiczne kierowanie uwagi), które zachodzą w czasie cyklu.

4) Choć percepcja jest jednym z podstawowych obszarów badań psychologicznych i neuronaukowych, badania najczęściej prowadzi się, prosząc uczestników o utrzymanie fiksacji (tzn. utrzymanie nieruchomo oczu wpatrzonych w jeden punkt), pozbawiając tym samym system poznawczy jego naturalnego kontekstu działania<sup>2</sup>. Chociaż takie podejście biernego obserwowania przyniosło

---

1 Pojęcie cyklu sakada-fiksacja odnosi się do sakad i fiksacji, które podczas naturalnej eksploracji sceny wzrokowej występują po sobie cyklicznie tworząc quasi-oscylacyjny szereg zdarzeń. Moje badania pokazują, że cykl ten jest podstawową jednostką organizującą pracę mózgu, interakcje między obszarami a także sposób reprezentacji informacji wzrokowych.

2 Tym naturalnym kontekstem jest pełna kontrola systemu zmysłowego nad tym kiedy skieruje punkt fiksacji w określone miejsce. Ponieważ zaplanowanie i wykonanie ruchu sakadowego trwa kilkadziesiąt milisekund a także dlatego że sakada jest ruchem balistycznym, moment pobudzenia systemu wzrokowego na skutek wykonanej sakady jest dla mózgu w pełni przewidywalny. W naturalnym, aktywnym kontekście

wiele owocnych wyników, najnowsze badania, w tym te przedstawione w ramach osiągnięcia nr 1, pokazują, że takie podejście pomija istotne aspekty naturalnego widzenia. Rozwijana w osiągnięciu nr 1 koncepcja aktywnej eksploracji zmysłowej (ang. Active Sensing) wpisuje się w trwający w neuronauce i psychologii poznawczej proces zmiany paradygmatu badań. Koncepcja ta proponuje, że pełne zrozumienie percepcji czy szczerzej procesów poznawczych nie może być osiągnięte poza kontekstem naturalnej swobodnej eksploracji wzrokowej. Jednakże w odróżnieniu od podobnych sugestii (np. Gibson 1986; Varela et al., 1991; Clark, 1999; O'Regan & Noë, 2001; Engel et al., 2013), koncepcja aktywnej eksploracji proponuje konkretne falsyfikowalne hipotezy. Oferuje także neurofizjologiczne wyjaśnienie roli ruchów sakadowych w terminach oscylacji mózgowych (Leszczyński & Schroeder, 2019). Projekt badań aktywnej eksploracji zmysłowej łączy pomiary wykonane podczas naturalistycznej swobodnej eksploracji oraz kontrolowanych eksperymentów. Ten element także stanowi trwający w psychologii i neuronauce proces zmiany polegający na zastępowaniu ubogich i prostych bodźców przez naturalne i bogate w treści konteksty, przypominające te, które są obecne w naturalnym środowisku. Wyniki badań przedstawione w osiągnięciu nr 1 dowodzą, że badanie percepcji wzrokowej (ale także słuchowej) poza kontekstem naturalnej eksploracji sceny wzrokowej pomija istotne aspekty procesu widzenia.

**Istotny wkład osiągnięcia nr 2** w rozwój psychologii i neuronauki poznawczej składa się z przynajmniej czterech elementów.

1) Po pierwsze istotnym elementem wkładu w rozwój dyscypliny jest poddanie testom empirycznym modelu pamięci roboczej Lismana & Idiarta. Ten model, nazywany także oscylacyjnym modelem pamięci roboczej, jest kluczowym narzędziem konceptualizacji neurofizjologicznych mechanizmów pamięci roboczej. Podkreśla on istotną rolę oscylacji mózgowych w procesie przechowywania informacji w pamięci roboczej, w szczególności interakcje między szybkimi oscylacjami w paśmie gamma a wolnymi oscylacjami w paśmie

---

prawidłowości te są wykorzystywane do optymalizacji pracy mózgu i rejestracji informacji zmysłowych. Badanie systemu percepcyjnego w pasywnym środowisku, pozbawionym możliwości ruchu, eliminuje naturalną dynamikę procesów percepcji oraz związane z nią procesy przewidywania.

theta (ang. cross-frequency coupling). Moje badania pozwoliły na ustalenie związków między oscylacjami mózgowymi, które, choć zostały przewidziane przez ten model, nie były wcześniej zaobserwowane.

2) Ponadto, poczynione przeze mnie obserwacje rozszerzają model pamięci roboczej Lismana & Idiarta, wskazując na rolę fazy oscylacji o niskich częstotliwościach (delta; 1-3 Hz), która kontroluje częstotliwość występowania oraz długość tzw. "okresu pracy" (ang. duty cycle) oscylacji w paśmie theta. Model Lismana & Idiarta zakłada w sposób domyślny, że okres pracy przyjmuje stałą wartość. Moje badania kwestionują to założenie.

3) Istotnym wkładem w rozwój dyscypliny jest także charakterystyka długości "okresu pracy" (ang. duty cycle) oscylacji w paśmie theta oraz opis czynników determinujących ten okres (np. cykl delta, zawartość informacji w pamięci roboczej).

4) Moje badania kwestionują również przekonanie o podwójnej dysocjacji między pamięcią roboczą a epizodyczną oraz ich neurofizjologiczną implementacją. Podważają przekonanie, że praca hipokampu jest nieistotna dla pamięci roboczej i sugerują możliwą rolę hipokampu w pamięci roboczej.

**Istotny wkład osiągnięcia nr 3** w rozwój psychologii i neuronauki poznawczej polega na sformułowaniu oryginalnej hipotezy dotyczącej wzajemnej relacji między pamięcią roboczą oraz przestrzenną uwagą wzrokową. W szczególności, wkład tego osiągnięcia w rozwój dyscypliny polega na odkryciu, że wydobywanie informacji z pamięci roboczej wykorzystuje mechanizmy kierowania uwagi przestrzennej. Dodatkowo zaobserwowałem, że reprezentacje przestrzenne w pamięci roboczej ulegają przekształceniu w kod werbalny. Przeanalizowałem także dynamikę tego procesu.

Istotnym elementem badań przedstawionych w osiągnięciu nr 3 jest wykazanie, w przeciwieństwie do wcześniejszych modeli, że w trakcie mrugnięcia uwagi<sup>3</sup>

---

3 Mrugnięcie uwagi (ang. attentional blink), to krótki moment trwający około 200-500 ms, w którym jednostka chwilowo traci zdolność do dostrzegania bodźców. Zjawisko to występuje najczęściej w sytuacji, gdy uwaga skupiona jest na jednej rzeczy, na przykład szybko pojawiającym się obrazie. W takiej sytuacji jednostka nie jest w stanie zaobserwować następnego bodźca, który wystąpi w krótkim czasie po tym pierwszym.



upośledzony zostaje nie tylko proces konsolidacji, ale także etap wczesny, tj. etap kierowania uwagi w czasie i przestrzeni.

Ponadto, znaczącym wkładem jest także model, zgodnie z którym przednie jądra wzgórza (ang. anterior nuclei of the thalamus; ANT) odgrywają kluczową rolę w interakcji między uwagą oraz pamięcią roboczą.

**Istotnym elementem wkładu osiągnięcia nr 4** w rozwój psychologii i neuronauki poznawczej jest podjęcie refleksji nad potencjalnymi funkcjami tzw. stanów „offline”, jak na przykład błędzenie myślami. W obliczu dominującego w psychologii i neuronauce przekonania, że podczas tych stanów procesy poznawcze są wyłącznie upośledzone, istotne jest rozważenie możliwości, że stany takie mogą pełnić jakąś istotną rolę dla organizmu. Dodatkowo, w pracy przedstawionej jako osiągnięcie nr 4, zidentyfikowałem warunki, w których te stany mogą przyczynić się do zwiększenia liczby twórczych rozwiązań.

**Istotnym wkładem osiągnięcia nr 5** w rozwój psychologii i neuronauki poznawczej jest opracowanie lepszego zrozumienia fizjologicznych podstaw jednego z najczęściej używanych sygnałów w badaniach z zastosowaniem zapisów śródczaszkowych. Analiza energii w paśmie wysokich częstotliwości (70 – 150 Hz; ang. broadband high-frequency activity, BHA) stanowi jeden z najczęściej analizowanych aspektów widmowych potencjału pola. Sygnał ten jest wykorzystywany do badania reakcji populacji neuronalnych związanych z przetwarzaniem informacji słuchowych (Mesgarani et al., 2012; Tan et al., 2017), wzrokowych (Jacobs and Kahana, 2009; Golan et al., 2017; Leszczyński et al., 2021), językowych (Flinker et al., 2015) oraz pamięci (Lachaux et al., 2012; Kucewicz et al., 2014; Leszczyński et al., 2015; Leszczyński et al., 2017) i kontroli poznawczej (Voytek et al., 2015; Haller et al., 2018; patrz także na osiągnięcia nr 1 i 2). BHA jest elektrofizjologiczną miarą, która wykazuje silne korelacje z sygnałem BOLD (blood oxygen level-dependent) w funkcjonalnym obrazowaniu rezonansem magnetycznym (fMRI; Mukamel et al., 2005; Niessing et al., 2005). Niemniej jednak, dokładna fizjologia BHA pozostaje nieznana; w szczególności populacje neuronalne i procesy fizjologiczne generujące BHA nie zostały jeszcze zidentyfikowane. Moje badania opisane w osiągnięciu nr 5 dowodzą, że BHA oraz

MUA (multi-unit activity) są generowane przez różne procesy komórkowe, co falsyfikuje przekonanie o homomorficznej relacji między tymi sygnałami. Wyniki moich badań podważają powszechnie przyjęte założenie, że BHA jest epifenomenem i zjawiskiem wtórnym wobec MUA. Moje badania identyfikują podstawowe źródła sygnału BHA, które, wbrew powszechnemu założeniu, znajdują się głównie w warstwach wierzchnich kory mózgowej.

Potwierdzeniem mojej **samodzielności** naukowej są liczne publikacje o zasięgu międzynarodowym, w których pełniłem rolę lidera. Wiele z tych projektów było inicjowanych i kierowanych przeze mnie. Współpracuję z badaczami z przynajmniej 10 ośrodków badawczych w 6 krajach, prowadząc zaawansowane badania w dziedzinie psychologii i neuronauki.

Posiadam **doświadczenie w kierowaniu zespołem badawczym**. Aktualnie pracuję nad dwoma grantami realizowanymi przy Uniwersytecie Jagiellońskim (NCN-OPUS oraz Inicjatywa Doskonałości UJ). Kierowałem także interdyscyplinarnym zespołem, który przeprowadził pomiary śródczaszkowe w dwóch szpitalach afiliowanych przy Conte Center for Active Sensing przy Uniwersytecie Columbia w Nowym Jorku (projekt finansowany przez Narodowy Instytut Zdrowia; NIH). Pełniłem też rolę kierownika sekcji badania percepcji wzrokowej w projekcie finansowanym przez Fundację Volkswagena.

#### **4.1. Rola oscylacji mózgowych w aktywnej eksploracji zmysłowej (osiągnięcie nr 1).**

Cykl artykułów wchodzących w skład osiągnięcia nr 1:

- 1) Leszczyński, M., & Schroeder, C. E. (2019). The role of neuronal oscillations in visual active sensing. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 13, 32; **IF: 3.213.**
- 2) Leszczyński, M., Chaieb, L., Staudigl, T., Enkirch, S. J., Fell, J., & Schroeder, C. E. (2021). Neural activity in the human anterior thalamus during natural vision. *Scientific Reports*, 11(1), 17480. **IF: 4.6.**
- 3) Leszczyński, M., Bickel, S., Nentwich, M., Russ, B. E., Parra, L., Lakatos, P., ... & Schroeder, C. E. (2023). Saccadic modulation of neural excitability in auditory areas of the neocortex. *Current Biology*, 33(7), 1185-1195. **IF: 10.9.**

4) Nentwich, M., Leszczyński, M., Russ, B. E., Hirsch, L., Markowitz, N., Sapru, K., ... & Parra, L. C. (2023). Semantic novelty modulates neural responses to visual change across the human brain. *Nature Communications*, 14(1), 2910. **IF: 17.694.**

5) Staudigl, T., Leszczyński, M., Jacobs, J., Sheth, S. A., Schroeder, C. E., Jensen, O., & Doeller, C. F. (2018). Hexadirectional modulation of high-frequency electrophysiological activity in the human anterior medial temporal lobe maps visual space. *Current Biology*, 28(20), 3325-3329. **IF: 10.9.**

### **Opis osiągnięcia nr 1.**

W naturalnych warunkach percepcja wzrokowa opiera się na aktywnym pozyskiwaniu informacji poprzez kierowanie wzroku (fiksację) na poszczególne elementy sceny wzrokowej. Ludzie oraz inne gatunki naczelnych skanują scenę wzrokową, wykonując serię krótkich fiksacji oddzielonych szybkimi ruchami gałek ocznych zwanych sakadami, ze średnią częstotliwością 3-5 Hz. W trakcie każdej fiksacji następuje pobudzenie komórek w siatkówce oka, które nerwem wzrokowym, przez jądra wzgórza przekazywane jest do pierwotnej kory wzrokowej. To właśnie to pobudzenie zawiera informacje o otaczającym nas świecie, które mózg przekształca we wzrokowy obraz rzeczywistości.

Mechanizm sakadowego próbkowania sceny wzrokowej stanowi zasadniczy sposób gromadzenia danych wzrokowych, zaś ruchy sakadowe są jednymi z najczęściej występujących ruchów zarówno u ludzi, jak i u innych przedstawicieli naczelnych. Choć rola ruchów sakadowych w procesie próbkowania sceny wzrokowej jest dobrze poznana, to tradycyjne badania w dziedzinie psychologii i neuronauki skupiają się głównie na badaniach pasywnej percepcji wzrokowej. Badani zostają poproszeni o skupienie wzroku na jednym punkcie, a treści wzrokowe są prezentowane w trakcie długotrwałej fiksacji.

Takie podejście upraszcza proces naturalnego widzenia i pomija dwa istotne elementy. Po pierwsze, pomija oddziaływanie procesów spoza siatkówki oka na percepcję. Po drugie, ignoruje naturalną dynamikę procesu próbkowania sceny wzrokowej i przetwarzania informacji. Wyniki moich badań kwestionują zasadność takiego uproszczenia i ukazują, że te elementy odgrywają kluczową rolę w zrozumieniu procesów percepcji. Tradycyjne, pasywne podejście, które pomija

procesy mózgowie związane z ruchami sakadowymi, prowadzi do zniekształcenia obrazu percepcji wzrokowej. Moje badania dodatkowo podkreślają konieczność badania funkcji poznawczych w warunkach naturalnej, aktywnej eksploracji.

Wyniki moich badań wspierają model, w którym cykl sakada-fiksacja stanowi fundamentalną jednostkę próbkowania informacji: zarówno lokalne procesy mózgowie, jak i interakcje między obszarami mózgu, a także informacje o cechach sceny wzrokowej, są kodowane w określonych fazach cyklu sakada-fiksacja. Badania przeprowadzone w ramach pasywnego paradygmatu pomijają istotne aspekty naturalnego widzenia, bez których niemożliwe będzie zbudowanie teorii percepcji wzrokowej.

Poniżej prezentuję cykl pięciu artykułów, w których rozwijany jest model aktywnego postrzegania, a także przedstawione są wyniki badań empirycznych, które testują kluczowe hipotezy wynikające z tego modelu. W pierwszym z tych artykułów, o charakterze teoretyczno-przeglądowym, proponuję alternatywny model percepcji wzrokowej. Model ten zakłada, że aktywna eksploracja zmysłowa, dzięki reorganizacji oscylacji mózgowych, ma fundamentalny wpływ na procesy percepcji wzrokowej oraz przetwarzanie informacji zmysłowej (Leszczyński i Schroeder, 2019). Artykuły 2-5 przedstawiają rezultaty badań, które mają na celu empiryczne zbadanie założeń tego modelu (Staudigl, Leszczyński et al., 2018; Leszczyński et al., 2021; Leszczyński et al., 2023; Nentwich, Leszczyński et al., 2023).

W trakcie tych badań opracowałem wiele innowacyjnych rozwiązań zarówno metodologicznych, jak i koncepcyjnych. Jednym z kluczowych osiągnięć było stworzenie zintegrowanego systemu do nagrywania potencjałów polowych, który następnie użyłem w dwóch ośrodkach leczenia padaczki w Nowym Jorku (Columbia Comprehensive Epilepsy Center oraz Northwell Health Comprehensive Epilepsy Center). Dzięki temu zaawansowanemu systemowi możliwe stało się jednoczesne rejestrowanie śródczaszkowych potencjałów polowych oraz ruchów gałek ocznych podczas aktywnej eksploracji wzrokowej.

Istotnym konceptem, który rozwijam w ramach tych badań, jest pojęcie "cyklu sakada-fiksacja". To kluczowe pojęcie pozwala spojrzeć zarówno na lokalne procesy mózgowie, jak i dynamiczne interakcje między różnymi obszarami mózgu w kontekście naturalnej eksploracji sceny wzrokowej. Ponadto, zastosowanie

zaawansowanych narzędzi analitycznych<sup>4</sup> umożliwiło szczegółowy opis lokalnych i sieciowych mechanizmów mózgowych oraz sposobu kodowania informacji w trakcie cyklu sakada-fiksacja. W kolejnych sekcjach omówiono główne wyniki każdego z artykułów, akcentując osobisty wkład w rozwinięcie treści poszczególnych tekstów.

### **Model aktywnego postrzegania (Leszczyński & Schroeder, 2019)**

**Pierwszym artykułem** w serii jest tekst teoretyczny, który powstał we współpracy z Charlesem E. Schroederem i prezentuje koncepcję aktywnego postrzegania (ang. active sensing). Obydwaj autorzy rozwijali idee zawarte w tym artykule, wspólnie je opisali i poddali edycji (szczęgółowy opis wkładu autorów znajduje się w sekcji Acknowledgement, str. 6). W tym projekcie pełniłem rolę lidera, dlatego jestem pierwszym autorem. Model przedstawiony w tym tekście proponuje, że kluczowym aspektem aktywnego postrzegania jest ruch, na przykład ruch sakadowy podczas aktywnej eksploracji sceny wzrokowej. Ruch inicjuje stymulację systemu zmysłowego. Na przykład w wyniku ruchu sakadowego następuje zmiana stymulacji komórek w siatkówce oka, która wywołuje impuls elektryczny. Ten zaś nerwem wzrokowym, przez jądra wzgórza, pobudza określone części w pierwotnej korze wzrokowej. Ważne dla naszego modelu jest to, że pobudzenie kory wzrokowej następuje po upływie ściśle określonego czasu od zainicjowanego ruchu oraz, że dynamika tych procesów wpływa na przetwarzanie informacji wzrokowej.

Przedstawiony model proponuje, że ruchy sakadowe wywołują reorganizację oscylacji mózgowych o niskich częstotliwościach (3-5 Hz), które wspierają proces kodowania informacji. W naszym modelu proponujemy, że ruch reorganizuje fazę oscylacji neuronowych w globalnej sieci połączonych obszarów. Ponieważ różne fazy oscylacji mózgowych określają stopień pobudliwości koalicji neuronów (ang. neural ensemble), w konsekwencji tej reorganizacji, faza o większej pobudliwości występuje wtedy, gdy dany obszar jest stymulowany przez impuls wzrokowy rozprzestrzeniający się drogami wstępującymi (ang. bottom-up). Cykliczny

---

4 Na przykład analiza koherencji fazowej, analiza energii w różnych zakresach częstotliwości oraz miar połączeń sieciowych, takich jak wartość synchronizacji fazowej (ang. phase locking value; PLV; Lachaux et al., 1999), wskaźnik nachylenia fazowego (ang. phase slope index; PSI; Nolte et al., 2008) czy też analiza treści informacji zawartych w potencjałach polowych, jak analiza podobieństwa reprezentacji (ang. representation similarity analyses; RSA).

charakter ruchu, zwłaszcza w przypadku ruchów sakadowych podczas swobodnej eksploracji, organizuje nie tylko stopień lokalnej pobudliwości neuronów, ale wpływa także na dynamikę interakcji między różnymi obszarami mózgu.

Chociaż zaproponowany model można uogólnić do innych modalności zmysłowych (na przykład dotyku czy węchu) oraz innych rodzajów ruchu (jak ruchy głowy czy całego ciała), osiągnięcie przedstawione w tej rozprawie habilitacyjnej skupia się wyłącznie na modalności wzrokowej oraz ruchach sakadowych. Aby zrozumieć mechanizm reorganizacji fazy, najpierw wspomnę o oscylacjach mózgowych.

Oscylacje mózgowie stanowią rytmiczne zmiany obserwowane w potencjale polowym (ang. Field Potential; FP), zarówno na powierzchni czaszki, jak i w zapisach elektroencefalograficznych wykonanych wewnątrz czaszki. Analiza profilu gęstości źródła prądu (ang. current source density; CSD) w warstwach pierwotnej kory zmysłowej ujawniła, że oscylacje w potencjale polowym wynikają z rytmicznych przepływów prądu przez błonę komórkową, odzwierciedlających zmiany między stanami depolaryzacji a hiperpolaryzacji w lokalnej grupie neuronów (Mitzdorf, 1985; Schroeder i in., 1995; Lakatos i in., 2005; Womelsdorf i in., 2006). Faza oscylacji mózgowych, zwłaszcza w niskich częstotliwościach (<30 Hz), determinuje poziom pobudliwości w lokalnej grupie neuronów: prawdopodobieństwo wystąpienia potencjałów czynnościowych (Buzsáki i Draguhn, 2004; Lakatos et al., 2005; Haegens i in., 2015), a także moc szerokopasmowej aktywności o wysokiej częstotliwości (tzn. sygnał BHA; Ray et al., 2008; Leszczyński et al., 2020; Canolty i in., 2006; Leszczyński et al., 2017) koncentrują się w określonej fazie. Ze względu na tę właściwość, faza oscylacji neuronalnych w momencie pojawienia się bodźca decyduje o amplitudzie potencjału wywołanego przez bodziec zmysłowy (Schroeder i Lakatos, 2009). Dodatkowo bodziec zmysłowy jest interpretowany przez mózg różnie, w zależności od fazy oscylacji w chwili, gdy bodziec jest rejestrowany przez system zmysłowy. Zjawisko to dotyczy na przykład fazy oscylacji w paśmie theta i alpha, w jakiej znajduje się system zmysłowy podczas prezentacji bodźca – faza oscylacji wpływa na prawdopodobieństwo detekcji i dyskryminacji bodźca oraz na amplitudę potencjału wywołanego przez ten bodziec (Busch et al., 2010; Mathewson et al., 2010; Tal, Leszczyński et al., 2021).

Przedstawiony model aktywnego postrzegania sugeruje, że zmiany pobudliwości związane z fazą oscylacji wspomagają proces kodowania informacji podczas naturalnej, aktywnej eksploracji wzrokowej. Obszary mózgu odpowiedzialne za generowanie planowanego ruchu sakadowego, takie jak pola oczne kory przedczołowej czy wzgórek górny (ang. Frontal Eye Fields, Superior Colliculus), emitują sygnał zawierający informacje o przewidywanym ruchu. Nazywany czasem kopią wewnętrzną (ang. efference copy, corollary discharge; Sommer & Wurtz, 2002), ten sygnał reorganizuje oscylacje mózgowe w sposób, który umożliwia fazie o zwiększonej pobudliwości wystąpienie w momencie stymulacji obszaru przez sygnał wstępujący (wywołany przez początek fiksacji wzrokowej). Ta koncepcja ma istotne implikacje dla zrozumienia fizjologicznych mechanizmów percepcji oraz dla roli oscylacji mózgowych w procesie percepcji i innych funkcjach poznawczych. Badania prowadzone w paradygmacie pasywnym, pomijając te procesy, tworzą zniekształcony obraz percepcji jako zdominowanej przez sygnały wstępujące. Szczegółowe omówienie tej teoretycznej propozycji i jej implikacji znajduje się w artykule (Leszczyński & Schroeder, 2019). W kolejnych paragrafach omówię wybrane aspekty modelu aktywnego postrzegania oraz przedstawię raport z empirycznych testów przewidywań tego modelu.

**Aktywne postrzeganie wpływa na oscylacje neuronalne w globalnej sieci mózgowej (Leszczyński et al., 2021; Leszczyński et al., 2023; Nentwich, Leszczyński et al., 2023).** Badania nad reakcjami mózgu podczas wykonywania ruchów sakadowych wykazują dynamiczne zmiany w licznych parametrach potencjałów pola, w tym oscylacji neuronalnych, rejestrowanych na różnych etapach systemu wzrokowego (Purpura et al., 2003; Bartlett et al., 2011; Hamamé et al., 2014; Lee & Malpeli, 1998; Reppas et al., 2002; Rajkai et al., 2008; Zanos et al., 2015; Zanos et al., 2016). Choć wcześniejsze badania sugerują, że ruchy sakadowe wpływają na aktywność w systemie wzrokowym, istnieje powszechne przekonanie, że ten wpływ jest ograniczony wyłącznie do systemu wzrokowego i pozostaje niewidoczny poza „mózgiem wzrokowym” lub jak sugerują inni badacze, ogranicza się tylko do wczesnych etapów systemu wzrokowego (np. Podvalny et al., 2017; Golan et al., 2017). Moje badania

kwestionują takie założenie i dowodzą, że ruchy sakadowe wpływają na pracę globalnej sieci mózgowej, modyfikując wiele parametrów oscylacji neuronalnych.

Aby lepiej poznać sieć mózgową uczestniczącą w procesie aktywnego postrzegania oraz cechy oscylacji mózgowych, takie jak faza, moc czy częstotliwość, które ulegają zmianom w trakcie aktywnego postrzegania, przeprowadziłem badania, które zaowocowały trzema artykułami. Po pierwsze, zająłem się badaniem wpływu ruchów sakadowych na aktywność w innych systemach zmysłowych, zwłaszcza w korowych obszarach słuchowych oraz dotykowych (artykuł drugi w serii; Leszczyński et al., 2023). Badanie wpływu ruchów sakadowych na pracę systemów zmysłowych spoza systemu wzroku ma szczególne znaczenie. Nie tylko poszerza nasze zrozumienie aktywnego postrzegania, ale także zmusza do zastanowienia się nad rolą, jaką ruchy sakadowe mogą odgrywać w kontekście innych modalności zmysłowych, takich jak słuch czy dotyk. Po drugie, badałem wpływ ruchów sakadowych na aktywność przednich jąder wzgórza (artykuł trzeci w serii; Leszczyński et al., 2021). Odkrycie modulacji w jądrach wzgórza jest istotne ze względu na liczne połączenia między wzgórzem a korą nową, sugerujące, że ten sygnał może być globalnie rozprawiany poprzez połączenia korowo-wzgórzowe (ang. thalamo-cortical loops). Po trzecie, we współpracy z innymi badaczami przeprowadziłem systematyczny przegląd korowych i podkorowych obszarów mózgu, które podlegają modulacji przez ruchy sakadowe, a także określiłem dynamikę zmian potencjałów polowych w tych obszarach (artykuł czwarty w serii; Nentwich, Leszczyński et al., 2023). Poniżej przedstawiam szczegółowy opis każdego z tych artykułów.

***Drugim artykułem w serii (osiągnięcie nr 1)*** jest publikacja empiryczna powstała we współpracy z naukowcami z Uniwersytetu Columbia w Nowym Jorku (CE Schroeder), City College w Nowym Jorku (M Nentwich, LC Parra), Instytutu Feinstein dla Badań Medycznych (A Mehta, S Bickel) oraz Instytutu Nathan Kline (B Russ, P Lakatos). Moje zaangażowanie w proces tworzenia artykułu obejmuje zaplanowanie badania, opracowanie teorii i hipotez, opracowanie procedur i programów do zbierania jednoczesnych zapisów śródczaszkowych i



okulograficznych w warunkach oddziału intensywnej opieki medycznej, gromadzenie danych, projektowanie i rozwijanie programów do analizy danych, analizę sygnałów i statystykę, przygotowanie wykresów i rycin oraz napisanie artykułu. Podobnie jak w poprzednim projekcie, pełniłem rolę lidera, co jest udokumentowane moją pozycją pierwszego autora (zob. także Acknowledgment na stronie 1193; Leszczyński et al., 2023).

Przedstawiony model aktywnego postrzegania sugeruje, że ruchy sakadowe wraz z towarzyszącymi im sygnałami zstępującymi (spoza siatkówki) reorganizują oscylacje neuronalne w tzw. paśmie "theta" (3-5 Hz) w globalnej sieci neuronalnej. Model ten zakłada, że aktywność w obszarach mózgu odpowiedzialnych za programowanie ruchów sakadowych, takich jak pola oczne w korze czołowej (ang. Frontal Eye Fields; FEF), generuje sygnał resetujący fazę. Sygnał ten rozprzestrzenia się w globalnej sieci dzięki koordynacji oscylacji w paśmie gamma i beta (Gregoriou et al., 2008), co stanowi istotny element procesu aktywnego postrzegania oraz alokacji uwagi (Moore & Armstrong, 2003; Bruce & Goldberg, 1985).

Wcześniejsze badania reakcji mózgu sugerują, że zarówno potencjały pola, jak i potencjały czynnościowe, ulegają dynamicznym zmianom w trakcie cyklu sakadafiksacja (Purpura et al., 2003; Bartlett et al., 2011; Hamamé et al., 2014; Lee & Malpeli, 1998; Reppas et al., 2002; Rajkai et al., 2008; Zanos et al., 2015; Zanos et al., 2016; Hoffman et al., 2013; Jutras et al., 2013; Staudigl, Leszczyński et al., 2018). Jednak interpretacja tych wyników bywa trudna, ponieważ ruchy sakadowe zazwyczaj prowadzą do zmiany stymulacji komórek siatkówki. Problem stanowi odróżnienie sygnału wynikającego ze zmiany stymulacji siatkówki (tzw. sygnał wstępujący) od tego, który proponuje model aktywnego postrzegania (tzn. sygnał zstępujący, czyli spoza siatkówki). W celu uniknięcia tego problemu, wcześniejsze badania stosowały ograniczoną stymulację siatkówki podczas ruchów sakadowych (np. wykonywanie ruchów sakadowych w ciemności) lub kontrolę zmiany stymulacji w inny sposób, minimalizując impulsy siatkówkowe. Każde z tych rozwiązań ma jednak swoje ograniczenia, których omówienie wykracza poza zakres autoreferatu. Warto jednak podkreślić, że „eksploracja” w warunkach ciemności lub „eksploracja” bodźców, które są zaprojektowane tak, aby nie powodowały zmiany na siatkówce, tworzy bardzo nienaturalną sytuację,

w której badany organizm ma poszukiwać informacji wzrokowej w środowisku, które z definicji jest tej informacji pozbawione.

W omawianym projekcie rozwinąłem odmienne rozwiązania tego problemu. Model aktywnego postrzegania sugeruje, że ruchy sakadowe podczas aktywnej eksploracji sceny wzrokowej wpływają na pracę w globalnej sieci, która może także obejmować inne systemy zmysłowe (Leszczyński & Schroeder, 2019). W badaniu skupiłem się na możliwości detekcji tych sygnałów w systemie słuchowym z dwóch istotnych powodów. Po pierwsze, wybrałem system słuchowy, ponieważ zmiana stymulacji siatkówki w niewielkim stopniu (jeśli w ogóle) wpływa na pracę neuronów w systemie słuchowym. Pozwoliło mi to zachować naturalność swobodnej eksploracji wzrokowej w zróżnicowanym środowisku bogatym w informacje wzrokowe, bez obawy, że zmienność stymulacji na siatkówce wpłynie na dynamikę potencjałów w mózgu słuchowym. Po drugie, w odróżnieniu od innych systemów zmysłowych (np. wzroku, dotyku czy węchu), w których ruch warunkuje pojawienie się perceptu<sup>5</sup>, wzbudzenie wrażenia słuchowego nie wymaga ruchu ciała. Podobnie nie wymaga go próbkowanie sceny słuchowej.

Inspiracją dla takiego rozwiązania były niezwykle interesujące i prowokujące badania dowodzące, że zarówno podkorowe, jak i korowe obszary słuchowe wykazują wrażliwość na statyczną pozycję oka (tzn., bodziec słuchowy przetwarzany jest inaczej w zależności od punktu fiksacji; Groh et al., 2001; Werner-Reiss, 2003; Fu et al., 2003). Dodatkowo zarówno u małp, jak i u ludzi zaobserwowano, że błona bębenkowa porusza się w synchronii z ruchami sakadowymi (Gruters et al., 2018). Badania te sugerują, że ruchy sakadowe oka mogą wpływać na aktywność mózgu w systemie słuchowym.

---

5 Ruch warunkuje pojawienie się perceptu w wielu modalnościach zmysłowych. Na przykład ruch oka wywołuje zmianę stymulacji na siatkówce powodując wrażenia wzrokowe. Ruch dłoni lub innej części ciała wywołuje zmianę pobudzenia komórek skóry powodując wrażenia dotykowe. Ruch przepony wywołuje ruch powietrza przyciągając lotne cząstki do nosa wywołując wrażenia zapachowe. Warto wspomnieć, że choć ruch nie jest konieczny dla pojawienia się perceptu słuchowego, to oczywiście ludzie oraz inne gatunki zwierząt wykonują ruchy głowy w celu optymalizacji informacji docierającej z prawego i lewego ucha co wspiera słuchową analizę głębi oraz odległości.

Aby poddać te przypuszczenia testom empirycznym, wykonałem śródczaszkowe pomiary potencjałów polowych pozyskanych w sześciu korowych obszarach słuchowych z jednoczesnym, ciągłym zapisem kierunku patrzenia przy użyciu okulografu. Wykonane podczas naturalnej, aktywnej eksploracji sceny wzrokowej pomiary pozwoliły mi zbadać:

1. Stopień i zakres modulacji kory słuchowej przez ruchy sakadowe.
2. Zidentyfikować cechy oscylacji (faza, moc, częstotliwość), które podlegają zmianie.
3. Zidentyfikować obszary mózgowie projektujące ten wpływ do systemu słuchowego, w tym zrozumieć interakcję między obszarami słuchowymi oraz czołowymi polami ocznymi.

Wyniki tych badań pozwalają wyciągnąć kilka kluczowych wniosków, które zarysuję w kolejnych paragrafach.

Wyniki moich badań dowodzą, że ruchy sakadowe wpływają na pobudliwość w sieci znacznie większej niż się wcześniej sądziło. Sieć ta obejmuje obszary słuchowe, włącznie z pierwszorzędową korą słuchową w zakręcie Heschla. Analizy wykazały, że modulacji ulega nie tylko system słuchowy, ale także pierwszorzędowa kora somatosensoryczna. Oba te systemy wykazują jednak odmienną dynamikę. W przypadku systemu słuchowego, ruchy sakadowe prowadzą do synchronizacji zarówno fazy, jak i mocy w niskich częstotliwościach. Zgodnie z przewidywaniami modelu aktywnej percepcji, ruchy sakadowe prowadzą do synchronizacji fazy w tzw. „paśmie theta” (3-5 Hz). Wywołują też spadek synchronizacji mocy w tzw. „paśmie alpha” (8-12 Hz). Ze względu na różny czas występowania synchronizacji fazy i mocy w różnych momentach cyklu sakada-fiksacja oraz ich różne profile anatomiczne i widmowe, można przypuszczać, że w mózgu słuchowym występują dwa mechanizmy oscylacji synchronicznych z ruchami sakadowymi. Jeden z nich działa w niższych obszarach słuchowych i wpływa na moc oscylacji, drugi zaś w wyższych obszarach słuchowych, wpływa na fazę oscylacji.

Analizy dotyczące zmian mocy w tzw. „paśmie alpha” (8-12 Hz) oraz szerokopasmowej aktywności o wysokiej częstotliwości (BHA) wskazują na wzrost pobudliwości kory w systemie słuchowym pod koniec fiksacji oraz w trakcie następującej po niej sakady. Ten wzrost jest szczególnie widoczny w niższych

obszarach systemu słuchowego, włączając pierwszorzędową korę słuchową w zakręcie Heschla. Ponieważ w trakcie zwiększonej pobudliwości kory słuchowej rejestracja informacji słuchowej powinna być łatwiejsza, w kolejnym kroku wykonałem analizy potencjałów wywołanych przez bodziec słuchowy prezentowany w różnych fazach cyklu sakada-fiksacja. Te analizy potwierdzają hipotezę, że bodziec słuchowy wywołuje szczególnie silne pobudzenie kory słuchowej pod koniec fiksacji i w trakcie następującej po niej sakady.

W kolejnym etapie badań próbowałem zidentyfikować obszary odpowiedzialne za ten wpływ. Kandydatem był przednie pola oczne (ang. frontal eye fields; FEF), który pełni rolę w przygotowaniu ruchu sakadowego oraz został zidentyfikowany jako źródło sygnału modulującego pobudliwość w systemie wzrokowym (Gregoriou et al., 2008; Veniero et al., 2021). Aby lepiej zrozumieć, czy i w jaki sposób FEF wpływa na pracę systemu słuchowego w cyklu sakada-fiksacja, badałem wzorce funkcjonalnej łączności między górnym zakrętem skroniowym (ang. superior temporal gyrus; STG) a FEF. Szczególnie istotne było zrozumienie kierunku interakcji, tj. czy wzorce potencjałów w STG poprzedzają te w FEF (wskazując na wstępującą interakcję „bottom-up”), czy też odwrotnie, wzorce w FEF poprzedzają te w STG (wskazując na zstępującą interakcję „top-down”). W tym celu wykorzystałem miarę zwaną „wskaźnikiem nachylenia fazowego” (ang. Phase Slope Index; PSI)<sup>6</sup>. Aby określić kierunek interakcji oraz jego dynamikę w trakcie cyklu sakada-fiksacja, przeprowadziłem obliczenia PSI między STG a FEF w kilku miejscach w czasie cyklu sakada-fiksacja. Analiza ta pozwoliła określić zmiany kierunku interakcji między STG a FEF w różnych momentach cyklu sakada-fiksacja. Zauważyłem dominującą wstępującą interakcję STG → FEF w dwóch pasmach „theta/alpha” (3-10 Hz) oraz wyższym paśmie beta (22-30 Hz). Jednakże na końcu fiksacji oraz w trakcie następującej po niej sakady pojawił się dodatkowy wzorzec interakcji o kierunku zstępującym (FEF → STG), szczególnie widoczny w dolnym paśmie beta (13-20 Hz). Co istotne, czas pojawienia się tego sygnału pokrywał się z momentem, w którym obserwowałem zwiększoną pobudliwość w systemie słuchowym, co sugeruje, że zmiana ta jest wywołana przez FEF, a być może także przez inne obszary przygotowujące ruch sakadowy.

---

6 Wskaźnik nachylenia fazowego (ang. Phase Slope Index; PSI) jest miarą, która pozwala analizować kierunek interakcji między dwoma szeregami czasowymi (Notle et al., 2008).

Wyniki moich badań wspierają model, zgodnie z którym ruchy sakadowe wpływają na pobudliwość w globalnej sieci, obejmującej nie tylko system wzrokowy, ale także inne modalności zmysłowe. Warto zwrócić uwagę, że dynamika zmian w pobudliwości w systemie słuchowym i wzrokowym wzajemnie się uzupełniają (Diamond et al., 2000; Zuber & Stark, 1966; Beeler, 1967; Ibbotson et al., 2008; Bremmer et al., 2009; Lee & Malpeli, 1998; Ringo et al., 1994; Honda 2018; Honda 1991; Ross et al., 1997). Wzrost pobudliwości kory słuchowej towarzyszy tłumieniu aktywności w korze wzrokowej. Choć wpływ ruchów sakadowych na potencjały polowe w paśmie theta (3-5 Hz) był moją pierwotną hipotezą, obserwacje dotyczące modulacji pobudliwości oraz ich szeroki zakres anatomiczny były pewnym zaskoczeniem. Wskazują one na potencjał ruchów sakadowych do odgrywania istotnej roli nie tylko w percepcji wzrokowej, ale także w innych modalnościach zmysłowych. Obserwacje te skłaniają także do pytania o funkcje, jakie ruchy sakadowe pełnią na rzecz innych modalności zmysłowych. Szczególnie ciekawe staje się pytanie, jakie znaczenie ma wzrost pobudliwości kory słuchowej w trakcie cyklu sakada-fiksacja oraz dlaczego pojawia się on w momencie, gdy aktywność w systemie wzrokowym jest tłumiona. Te zagadnienia stają się tematem kolejnych moich badań, które prowadzę w ramach otrzymanego w 2023 roku grantu NCN (OPUS23).

**Trzecim artykułem w serii (osiągnięcie nr 1)** jest publikacja empiryczna powstała we współpracy z naukowcami z Uniwersytetu Columbia w Nowym Jorku (C.E. Schroeder), Uniwersytetu w Bonn (L. Chaieb, S.J. Enkirch, J. Fell) oraz Uniwersytetu Ludwika-Maximiliana w Monachium (T. Staudigl). Mój wkład w proces tworzenia artykułu obejmuje zaplanowanie badania, opracowanie teorii i hipotez, opracowanie procedur i programów do gromadzenia zapisów śródczaszkowych. Dodatkowo, byłem odpowiedzialny za projektowanie oraz rozwinięcie narzędzi do analizy danych, przeprowadzenie analizy danych i statystyki, przygotowanie wykresów oraz rycin, a także napisanie treści artykułu. W projekcie pełniłem rolę lidera, co jest udokumentowane moją pozycją pierwszego autora (patrz Acknowledgment na stronie 12; Leszczyński et al., 2021).

Podobnie jak w przypadku poprzedniego artykułu, ten również skupia się na pytaniu, czy aktywne postrzeganie wpływa na funkcjonowanie globalnej sieci mózgowej, wykraczając poza obszar systemu wzrokowego. Ponadto, analizuje, jakie zmiany zachodzą w parametrach oscylacji mózgowych w trakcie cyklu sakada-fiksacja. Jednakże, pytanie to jest tu podejmowane z innej perspektywy. Konkretnie, artykuł bada, czy ruchy sakadowe wpływają na aktywność przednich jąder wzgórza (Anterior Nuclei of the Thalamus; ANT). Badanie skupia się także na identyfikacji potencjalnych źródeł tego sygnału oraz analizuje, czy dynamika tego sygnału sugeruje obecność tzw. kopii wewnętrznej (efference copy)<sup>7</sup> w ANT. W kontekście sieci połączeń między wzgórzem a korą mózgową, ze szczególnym uwzględnieniem sieci uwagi czołowo-potylicznej (fronto-parietal attention network), odkrycie wpływu ruchów sakadowych na funkcjonowanie ANT miałoby znaczenie, gdyż wspierałoby model globalnej dystrybucji sygnału sakadowego poprzez połączenia kory i wzgórza (thalamo-cortical loops). Badania anatomiczne sugerują, że przednie jądra wzgórza mają jedynie niewielkie (albo i wcale) połączenia z systemem wzrokowym. Zatem, podobnie jak w badaniach nad obszarem słuchowym (Leszczyński et al., 2023), przewidywałem, że zmiany w stymulacji siatkówki miałyby ograniczony wpływ na charakter potencjałów polowych w obszarze przednich jąder wzgórza. Jednocześnie, zgodnie z modelem aktywnego postrzegania, zakładałem, że ruchy sakadowe będą istotnie oddziaływać na dynamikę potencjałów pola w ANT.

Analizując sygnały z obszaru ANT, zaobserwowaliśmy, że zarówno cykle sakada-fiksacja, jak i pasywna stymulacja wzrokowa generują potencjał wywołany. Niemniej jednak, dynamika tego potencjału znacząco się różni. W trakcie cyklu sakada-fiksacja potencjał wywołany osiąga wartości wykraczające poza zakres przypadkowych odchyłeń już przed wystąpieniem ruchu sakadowego. Ponieważ obserwowany potencjał wywołany, zwłaszcza jego wczesny załamek, pojawiał się przed ruchem sakadowym (czyli w fazie utrzymującej się fiksacji), mało prawdopodobne jest, aby zmiana stymulacji komórek siatkówki była źródłem tej dynamiki potencjału polowego. Ponieważ potencjał ten poprzedza ruch sakadowy,

---

7 Kopia wewnętrzna (ang. efference copy) to pojęcie odnoszące się do mechanizmu, w którym układ nerwowy generuje kopię informacji o planowanym ruchu (np. ruchu sakadowym) i przekazuje ją do innych obszarów mózgu. Ta kopia, zwana eferentną lub wewnętrzną pozwala na porównanie rzeczywistego ruchu z planowanym ruchem, co jest kluczowe dla kontroli i koordynacji ruchów oraz postrzegania i świadomości ruchu ciała.

ale jest z nim ściśle zsynchronizowany bardziej prawdopodobne jest, że ten sygnał wywołany jest przez plan ruchu sakadowego.

Kolejny załamek w tym potencjale występował około 50 ms po rozpoczęciu fiksacji. To znacznie krótszy interwał niż jakakolwiek reakcja obszaru ANT na zmiany wywołane pasywną stymulacją siatkówki (te pomiar także zostały przeprowadzone i opisane w ramach niniejszej publikacji; zob. Leszczyński et al., 2021). Zatem wyniki analiz wskazują, że w trakcie aktywnego postrzegania potencjały polowe w obszarze ANT ulegają modyfikacji jeszcze przed rozpoczęciem ruchu sakadowego (pierwszy załamek), a potencjał o największej amplitudzie pojawia się wcześniej niż ten wywołany przez zmiany w stymulacji siatkówki.

Takie zmiany w dynamice potencjałów polowych sugerują, że obszar ANT otrzymuje sygnał o planowanym ruchu jeszcze przed jego rozpoczęciem. Można wskazać przynajmniej dwie interpretacje funkcji tego sygnału. Z jednej strony, może to być tzw. kopia wewnętrzna (efference copy). Z drugiej strony, ten sygnał może odzwierciedlać procesy związane z kierowaniem uwagi wzrokowej w stronę przyszłego punktu fiksacji, które zachodzą jeszcze przed rozpoczęciem ruchu sakadowego (Melcher, 2007; Rolfs et al., 2011).

Podczas pogłębionych analiz potencjału wywołanego, zauważyłem wzrost koncentracji fazy w paśmie 3-4 Hz, który współwystępował z tłumieniem aktywności komórek nerwowych (mierzone amplitudą sygnału BHA; zob. też osiągnięcie 5). Te wyniki są znaczące z przynajmniej dwóch powodów. Po pierwsze, współwystąpienie koncentracji fazy i tłumienia aktywności komórek sugeruje obecność tzw. kopii wewnętrznej. Chociaż dane nie pozwalają na jednoznaczne wykluczenie alternatywnego wyjaśnienia, zgodnie z którym ten sygnał odzwierciedla alokację uwagi, to jednak sprawiają, że taka interpretacja jest mniej prawdopodobna. Jest to spowodowane tym, że alokacja uwagi, w przeciwieństwie do kopii wewnętrznej (Katz et al., 2022), zwykle współwystępuje z zwiększeniem, a nie zmniejszeniem aktywności komórek nerwowych i amplitudy BHA.

Wyniki tych badań mają istotne implikacje, gdyż podobnie do moich badań w systemie słuchowym (Leszczyński et al., 2023) kwestionują powszechną opinię, że ruchy sakadowe wpływają na funkcjonowanie mózgu jedynie w ramach

systemu wzrokowego. Niezależnie od tego, czy zmiany w potencjałach polowych w trakcie cyklu sakada-fiksacja interpretujemy jako sygnał odzwierciedlający kopię wewnętrzną, czy też jako efekt alokacji uwagi, wyniki te jednoznacznie ukazują, że wpływ ruchów sakadowych wykracza poza obszar wzrokowy. Dodatkowo, gęste połączenia pomiędzy przednimi jądrami wzgórza a korą nową wspierają tezę o globalnej dostępności informacji o ruchu sakadowym oraz o rozprzestrzenianiu się tego sygnału poprzez połączenia kory ze wzgórzem (thalamo-cortical loops).

**Czwartym artykułem w serii (osiągnięcie nr 1)** jest publikacja empiryczna, napisana wspólnie z naukowcami z Uniwersytetu Columbia w Nowym Jorku (C.E. Schroeder), City College w Nowym Jorku (M. Nentwich, L.C. Parra, L. Hirsch, K. Sapru), Instytutu Feinstein dla Badań Medycznych w Nowym Jorku (N. Markowitz, A. Mehta, S. Bickel) oraz Instytutu Nathan Kline w Nowym Jorku (B. Russ). Mój wkład w proces tworzenia artykułu obejmuje szczegółowe opracowanie narzędzi metodologicznych, zebranie danych oraz przygotowanie publikacji (zob. Acknowledgment na stronie 16; Nentwich et al., 2021).

Wyniki badań zawartych w poprzednich dwóch artykułach potwierdzają przewidywania modelu aktywnego postrzegania. W trakcie cyklu sakada-fiksacja, jedną z kluczowych charakterystyk oscylacji mózgowych podlegających dynamicznym zmianom jest faza oscylacji w paśmie theta (3-5 Hz). Wyniki te, przeciwnie do powszechnego przekonania, pokazują, że ruchy sakadowe oddziałują na funkcjonowanie mózgu nie tylko w obszarze wzrokowym, lecz także w innych systemach zmysłowych (jak słuchowa czy somatosensoryczna) oraz w przednich jądrach wzgórza, które pozbawione są bezpośrednich połączeń wstępujących z kory wzrokowej. W czwartym artykule rozwinięte przeze mnie narzędzia metodologiczne o konceptualne pozwoliły przeprowadzić systematyczny przegląd zarówno korowych, jak i podkorowych struktur mózgowych, w których mierzalny był wpływ ruchów sakadowych na dynamikę potencjałów pola. W zgodzie z modelem aktywnego postrzegania, wpływ ruchów sakadowych obserwowalny był, choć z różną intensywnością, we wszystkich mierzonych obszarach mózgu. Choć wykazywał on największą intensywność w płatach potylicznych, był również wyraźnie dostrzegalny w płatach



ciemieniowych, skroniowych oraz czołowych, a także w podkorowych strukturach, takich jak środkowy płat skroniowy, obejmujący hipokamp i ciało migdałowate. Wpływ ruchów sakadowych był najmniej wyraźny w korze wyspowej (ang. insular cortex), choć i tam był wciąż obecny. Dzięki narzędziom rozwiniętym w ramach mojej pracy, byliśmy w stanie przeprowadzić kompleksowy przegląd obszarów mózgu, w których ruchy sakadowe wpływają na potencjały pola. Wyniki te są zgodne z teorią aktywnego postrzegania, podkreślając, że te wpływy mają miejsce w wielu obszarach mózgu i nie ograniczają się jedynie do układu wzrokowego. Oczywiście, intensywność tego wpływu różni się w zależności od obszaru mózgu, jednakże jest on obecny niemalże wszędzie.

Neurofizjologiczne mechanizmy aktywnego postrzegania (Staudigl, Leszczyński, et al., 2018) stanowią tematem **piątego artykułu w serii (osiągnięcie nr 1)**. Współautorami publikacji są badacze z Instytutu Dondersa w Nijmegen oraz Centrum Medycznego Cedars-Sinai w Los Angeles (T. Staudigl), Uniwersytetu Columbia w Nowym Jorku (J. Jacobs, S.A. Seth, C.E. Schroeder), Uniwersytetu w Birmingham (O. Jensen) oraz Kavli Institute for Systems Neuroscience i Max Planck Institute for Human Cognitive and Brain Sciences (C. Doeller). Mój wkład w powstanie artykułu obejmuje zaprojektowanie badania, opracowanie procedur i programów do zbierania zapisów śródczaszkowych, opracowanie hipotez dotyczących zapisów śródczaszkowych oraz współpracę przy redakcji artykułu (zob. Acknowledgment na str. 3328; Staudigl, Leszczyński et al., 2018).

Głównym celem tego badania było zrozumienie mezoskopowej dynamiki sygnału elektrofizjologicznego w hipokampie podczas aktywnego postrzegania. W naszych badaniach rozważyliśmy możliwość, że podczas naturalnej eksploracji wzrokowej dwuwymiarowa przestrzeń sceny wzrokowej jest kodowana przez aktywność tzw. „komórek siatkowych” (ang. grid cell). Komórki siatkowe są jedną z podstawowych jednostek nawigacji przestrzennej (Hafting et al., 2005). Analiza potencjałów czynnościowych pojedynczych komórek w korze przedsionkowej szczura wykazała, że podczas nawigacji w trójwymiarowej przestrzeni lokalne otoczenie zwierzęcia jest kodowane przez komórki o złożonym, sześciokątnym polu recepcyjnym (Hafting et al., 2005). Ze względu na charakterystyczne geometryczne cechy pola recepcyjnego komórki te zostały nazwane komórkami

siatkowymi (ang. grid cell). Podobna aktywność siatkowa została również zaobserwowana w zapisach pojedynczych komórek u ludzi podczas nawigacji w wirtualnej rzeczywistości (Jacobs et al., 2013). Ciekawym aspektem jest to, że badania z wykorzystaniem narzędzi neuroobrazowania, takich jak funkcjonalny rezonans magnetyczny (ang. functional Magnetic Resonance Imaging; fMRI), dostarczają dodatkowych dowodów na istnienie w korze przedcinkowej makroskopowych sygnałów kodujących przestrzeń w sposób przypominający sześciokątną siatkę (Doeller et al., 2010; Bellmund et al., 2016; Horner et al., 2016; Constantinescu et al., 2016; Kunz et al., 2015). To odkrycie jest istotne, ponieważ świadczy o występowaniu charakterystycznego sześciokątnego sygnału kodującego przestrzeń na różnych poziomach organizacji mózgu (np. w polach recepcyjnych pojedynczych komórek nerwowych oraz ich makroskopowej, zagregowanej formie w sygnale BOLD).

Badania zarówno na ludziach (Nau et al., 2018; Julian et al., 2018), jak i innych gatunkach naczelnych (Killian et al., 2012), sugerują, że ten sam sygnał, który u gryzoni zawiera informacje na temat pozycji zwierzęcia w trójwymiarowej przestrzeni w trakcie nawigacji, u naczelnych koduje także dwuwymiarową przestrzeń sceny wzrokowej w trakcie swobodnej eksploracji. To wskazuje, że podczas aktywnej eksploracji sceny wzrokowej, przestrzeń jest kodowana przez komórki siatkowe. Aby tę hipotezę poddać testom empirycznym wykonałem mezoskopowe pomiary pozyskane z elektrod głębinowych wszczepionych do kory przedcinkowej, w trakcie aktywnej eksploracji sceny wzrokowej. Ponieważ wcześniejsze badania dowodzą, że szerokopasmowa aktywność w wysokiej częstotliwości (tzw. sygnał „BHA”) jest najsilniejszym korelatem zarówno sygnału BOLD jak i potencjałów czynnościowych w zagregowanej formie (Logothetis et al., 2001; Mukamel et al., Leszczyński et al., 2020) skupiliśmy się na analizie tegoż właśnie sygnału. Modelowanie sygnału BHA w korze przedcinkowej u człowieka podczas aktywnej eksploracji sceny wzrokowej wskazało, że wzrosty i spadki energii w paśmie BHA nie są przypadkowe, lecz układają się w regularną, sześciokątną strukturę, przypominającą sposób kodowania przestrzeni przez komórki siatkowe. Dodatkowe analizy dowodzą, że zarówno aspekt geometryczny jak i anatomiczny zaobserwowanej dynamiki sygnału BHA jest mezoskopowym korelatem aktywności komórek siatkowych. Po pierwsze, kontrolne analizy

wykazały, że struktury 4-, 5-, 7-, i 8-kątne nie wyjaśniają tak dużej ilości wariacji w sygnale BHA jak struktura 6-kątna (czyli zgodna z polem recepcyjnym komórek siatkowych). Po drugie, dodatkowe analizy wykazały, że sześciokątna struktura BHA występuje w korze przedsionkowej, gdzie istnieją komórki siatkowe, ale nie w sąsiednim cielemigdałowatym, gdzie tych komórek nie zaobserwowano.

W ramach kolejnego projektu, który obecnie przechodzi proces recenzji, kontynuuję badania dotyczące neuronalnych mechanizmów aktywnego postrzegania. W celu zrozumienia procesów mózgowych i sposobów kodowania informacji podczas cyklu sakada-fiksacja, opracowałem zestaw procedur umożliwiających śledzenie ruchu gałek ocznych w zamkniętej pętli. Ponadto stworzyłem system, który pozwala na prezentację bodźców wzrokowych w dowolnym momencie cyklu sakada-fiksacja. Jednoczesna rejestracja zapisów śródczaszkowych umożliwiła mi systematyczne pomiar reakcji mózgu na ten sam bodziec prezentowany w różnych fazach cyklu sakada-fiksacja, a także ocenę ilości informacji zawartych w potencjałach polowych w różnych momentach cyklu sakada-fiksacja.

Wyniki przeprowadzonych badań wskazują, że sakady wywołują reset faz oscylacji w dominującym paśmie częstotliwości w danym obszarze mózgu. Oznacza to, że sygnał związany z ruchem sakadowym reorganizuje oscylacje w taki sposób, że wywołuje gwałtowny „przeskok” do określonej fazy cyklu oscylacji. Taki reset pozwala na synchronizację fluktuacji pobudliwości neuronalnej, co w konsekwencji wzmacnia reakcję mózgu generowaną w odpowiedzi na aktywnie prezentowany bodziec (np. w wyniku sakady). Co więcej, sakady wpływają na modulację łączności sieciowej oraz wywołują fazowe kodowanie informacji w trakcie cyklu sakada-fiksacja.

Uzyskane wyniki potwierdzają, że podczas cyklu sakada-fiksacja informacje dotyczące cech sceny wzrokowej w punkcie fiksacji, takie jak jej złożoność, lokalna suma kątów, czy jasność, są kodowane w różnych fazach cyklu. Te ustalenia wspierają model, w której cykl sakada-fiksacja pełni rolę podstawowej jednostki próbkowania informacji wzrokowej, realizując specyficzne operacje neuronalne i umożliwiając kodowanie różnych typów informacji w dedykowanych fazach tego cyklu. Wszystkie te wyniki podkreślają kluczową rolę aktywnego

charakteru procesu percepcji wzrokowej w pełnym zrozumieniu mechanizmów przetwarzania informacji wzrokowej.

#### **4.2. Sprzężenia szybkich i wolnych rytmów mózgowych jako mechanizm pamięci roboczej (osiągnięcie nr 2).**

Cykl atykułów wchodzących w skład osiągnięcia nr 2:

1) Leszczyński, M., Fell, J., & Axmacher, N. (2015). Rhythmic working memory activation in the human hippocampus. *Cell Reports*, 13(6), 1272-1282. **IF = 9.995**

2) Chaieb, L., Leszczynski, M., Axmacher, N., Höhne, M., Elger, C. E., & Fell, J. (2015). Theta-gamma phase-phase coupling during working memory maintenance in the human hippocampus. *Cognitive Neuroscience*, 6(4), 149-157. **IF = 3.42.**

#### **Opis osiągnięcia nr 2.**

Drugim osiągnięciem, które prezentuję w ramach niniejszego referatu, jest opis testów empirycznych, jakim poddałem tzw. oscylacyjny model pamięci roboczej Lismana i Idiarta (1995). Model ten podkreśla kluczową rolę oscylacji neuronalnych w procesie przechowywania informacji w pamięci roboczej, a konkretnie interakcje między szybkimi a wolnymi oscylacjami (ang. cross-frequency coupling). Wyjątkowo interesującym aspektem tego modelu jest podkreślenie zdolności prostej sieci neuronowej do efektywnego przechowywania złożonych informacji, takich jak sekwencje wieloelementowe. Warunkiem koniecznym jest jednak, aby ta sieć wykazywała odpowiednią dynamikę aktywacji. Warto podkreślić, że taka dynamika oscylacji jest nie tylko zgodna z mechanizmami fizjologicznymi, ale także potwierdzona w różnych obszarach mózgu, co zostało opisane przez Lismana i Idiarta (1995).

W ramach tego modelu można wyodrębnić dwa podstawowe elementy:

1) Aby sieć była zdolna do utrzymywania reprezentacji sekwencji elementów, jej aktywność musi odbywać się w rytmiczny sposób. W tym kontekście istotne jest istnienie przynajmniej dwóch rodzajów rytmów: wolniejszego (theta; 4-7 Hz) oraz szybszego (gamma; 30-60 Hz), których wystąpienie w mózgu potwierdzają liczne badania.

2) Aktywacja sieci zachodzi w sposób, w którym oscylacje w obu zakresach są ze sobą sprzężone. Oznacza to, że faza fali wolniejszej (theta; 4-7 Hz) moduluje przebieg fali szybszej (gamma; 30-60 Hz). Przeprowadzone przez mnie badania przedstawione w osiągnięciu 2 stanowią opis takiego sprzężenia oraz zwracają uwagę na pewne osobliwe cechy dynamiki takiej sieci.

Zgodnie z modelem Lismana i Idiarta, zapamiętane elementy informacji są kodowane jako osobne cykle sygnałów wysokoczęstotliwościowych (gamma), które zagnieżdżają się w kolejnych fazach cyklu o niższej częstotliwości (theta). Sekwencja cykli gamma, kodujących kolejne elementy zbioru pamięciowego, powtarza się w każdej oscylacji theta. Innymi słowy, aby przytoczyć przykład, jeśli ktoś ma za zadanie zapamiętać sekwencję liczb "4-7-9-1" przez trzy sekundy, a jego indywidualna częstotliwość rytmu theta wynosi 6 Hz, to w trakcie każdej sekundy neuronalna reprezentacja tej sekwencji (składająca się z kolejnych cykli gamma, sprzężonych z odpowiednimi fazami theta) powtórzy się sześć razy. To właśnie te „powtórzenia” reprezentacji pozwalają na utrzymanie jej w pamięci roboczej.

Przez odwołanie do oscylacji i ich sprzężeń, model Lisman i Idiarta wyjaśnia wiele obserwacji psychofizycznych. Na przykład, tłumaczy obserwowany przez Sternberga i wielokrotnie replikowany liniowy wzrost czasów reakcji w zależności od ilości pamiętanych elementów (Sternberg, 1966). Częstotliwość oscylacji w paśmie gamma tłumaczy zarówno liniowość, jak i kąt nachylenia tej funkcji - pojedynczy cykl gamma, kodujący każdy kolejny element w sekwencji, trwa około 20-30 ms. Model ten wyjaśnia także ograniczenie pojemności pamięci roboczej (Miller, 1956; Luck and Vogel, 1997; Cowan, 2001), które wynika z maksymalnej ilości cykli gamma, które zagnieżdżać się mogą w pojedynczym cyklu theta. Indywidualną zmienność w pojemności pamięci tłumaczy zaś poprzez różnice w częstotliwościach aktywności w wolniejszym i szybszym paśmie (Sauseng et al., 2009; zob. również Gągol et al., 2018).

Pierwszy artykuł powstał we współpracy z naukowcami z Uniwersytetu w Bonn (Nikolai Axmacher, Juergen Fell). W tym projekcie pełniłem rolę lidera, co udokumentowane jest moją pozycją pierwszego autora. Moje zaangażowanie w opracowanie tego artykułu obejmowało zaprojektowanie badania, rozwinięcie programów do analizy danych, wykonanie analizy danych oraz analiz

statystycznych, przygotowanie wykresów i rycin, a także napisanie artykułu (zob. Authors Contributions na str. 1281; Leszczyński et al., 2015). W artykule przetestowałem możliwość wystąpienia sprzężeń między pasmem theta i gamma oraz ich dynamikę podczas wykonywania zadania Sternberga mierzącego pamięć roboczą (Leszczyński et al., 2015). Najpierw zbadałem możliwość wystąpienia takiego sprzężenia podczas pamięci roboczej. Biorąc pod uwagę, że aktywność w dwóch pasmach sugerowanych przez model Lismana i Idiarta występuje w hipokampie, a także ze względu na istotną aktywność hipokampa podczas wykonywania zadań pamięci roboczej, szczególnie gdy zadanie wymaga pamiętania sekwencji elementów (Fortin et al., 2002; Axmacher et al., 2010; Buzsáki, G., & Tingley, 2018), skoncentrowałem swoje poszukiwania właśnie na tej strukturze mózgu. Moje badania pozwoliły potwierdzić istnienie takiego sprzężenia, szczególnie widocznego podczas retencji informacji w pamięci roboczej. Choć, zgodnie z modelem, sprzężenie występowało między wolniejszą falą (theta; 4-7 Hz), która wpływała na przebieg fali szybszej (gamma; 30-60 Hz), dodatkowo zaobserwowałem sprzężenie trzeciej oscylacji w paśmie innym niż te przewidziane przez model.

Zaobserwowałem, że sprzężenie między fazą w paśmie theta a obwiednią w paśmie gamma nie jest stałe, lecz podlega okresowym fluktuacjom, które są wyznaczone przez fazę oscylacji o jeszcze niższej częstotliwości w paśmie delta. Moje badania ujawniły, że w hipokampie podczas retencji informacji nie tylko można zaobserwować sprzężenie dwóch oscylacji, lecz również hierarchię oscylacji. Faza sygnału o niższej częstotliwości (np. delta) kontroluje częstość występowania oraz długość tzw. „okresu pracy” (ang. duty cycle) oscylacji w paśmie theta, których faza determinuje energię w paśmie gamma. Warto zaznaczyć, że podobną hierarchię oscylacji mózgowych zaobserwowano wcześniej w systemie słuchowym (Lakatos et al., 2005), jednak dotychczas nie była ona znana poza korą zmysłową.

Wyniki moich badań dodatkowo wskazują, że hierarchia oscylacji zanika, gdy badani nie są w stanie poprawnie odtworzyć informacji, co sugeruje, że ta hierarchia jest istotna dla skutecznego przechowywania informacji w pamięci roboczej. Moja początkowa hipoteza dotyczyła sprzężenia oscylacji w dwóch

częstotliwościach, a nie hierarchii oscylacji. Dlatego przeprowadziłem replikację tych wyników, korzystając z niezależnego zbioru zapisów śródczaszkowych.

Podsumowując, wyniki moich badań wykazują, że sprzężenia aktywności sieci w dwóch lub więcej pasmach odgrywają kluczową rolę w efektywnym przechowywaniu informacji w pamięci roboczej. Te wyniki zarówno wspierają oscylacyjny model pamięci roboczej Lismana-Idiarta, jak i go rozszerzają poprzez wykazanie istotnej roli aktywności w paśmie delta jako elementu tworzącego hierarchię oscylacji podczas retencji informacji w pamięci roboczej. Pogłębione badania sugerują, że faza rytmu delta determinuje to, w jakim stopniu cykl theta jest sprzężony z pasmem gamma. Wskazują, że oprócz częstotliwości wolnej i szybkiej oscylacji istnieje dodatkowy mechanizm kontrolujący liczbę cykli gamma, które mogą zagnieźdzać się w pojedynczej oscylacji theta. Ten mechanizm, znany jako "okres pracy" (ang. duty cycle), reguluje w jak dużej części cyklu theta mogą się w ogóle zagnieźdzać oscylacje gamma. Co istotne, wyniki moich analiz wskazują, że okres pracy oscylacji theta jest zmienny w zależności od fazy delta. Oznacza to, że w danej oscylacji theta o stałej częstotliwości można zawrzeć więcej informacji (czyli więcej elementów może być zapamiętanych), jeśli okres pracy jej fazy jest dłuższy.

Rozważania dotyczące tzw. "okresu pracy" (ang. duty cycle) fazy oscylacji o niskiej częstotliwości kontynuuję w kolejnych swoich pracach. Skupiam się na analizie zmian długości "okresu pracy" oraz powiązań sprzężeń fazy oscylacji o niskiej częstotliwości z amplitudą aktywności o wysokiej częstotliwości, w zależności od treści informacji przechowanej w pamięci roboczej (Leszczyński et al., 2017). Wyniki tych badań dowodzą, że długość okresu pracy fazy rytmu alfa zależy od treści pamiętanej informacji zarówno w brzuszny, jak i grzbietowy strumieniu wzrokowym (ang. ventral and dorsal visual pathway). Wyniki moich badań sugerują, że oprócz sprzężenia fazy oscylacji wolnych z szybkimi, istotnym fizjologicznym elementem, który pozwala utrzymać informację w pamięci roboczej, jest wydłużenie okresu pracy oscylacji (tzn. wydłużenie interwału, w którym zagnieźdżają się oscylacje o wyższej częstotliwości). Dodatkowo, moje badania wykazały, że oscylacje w paśmie alfa, zarówno w strumieniu brzuszny, jak i grzbietowy, wykazują podobne funkcje (tj. podobną zależność od treści pamiętanej informacji oraz podobną zmienność długości okresu pracy). Te wyniki

mają szczególne znaczenie, ponieważ wcześniejsze badania fizjologicznych podstaw sygnału alpha w obu strumieniach wykazały, że komórkowe generatory oscylacji w paśmie alpha różnią się w strumieniu brzuszny i grzbietowy<sup>8</sup>. Moje badania sugerują jednak, że mimo tych różnic w generowaniu oscylacji, funkcje oscylacji alpha w obu strumieniach są podobne. To odkrycie przyczynia się do lepszego zrozumienia mechanizmów pamięci roboczej i wzbogaca naszą wiedzę na temat działania mózgu w procesach kognitywnych.

Drugi artykuł, który wchodzi w skład mojego osiągnięcia 2, kontynuuje badania dotyczące powiązań pomiędzy oscylacjami o niskiej i wysokiej częstotliwości oraz wpływu zależności między nimi na przechowywanie pamięci (Chaieb et al., 2015). Artykuł powstał we współpracy z naukowcami z Uniwersytetu w Bonn (Leila Chaieb, Marlene Hoehne, Christian E. Elger, Nikolai Axmacher, Juergen Fell). Mój wkład w powstanie artykułu obejmował rozwinięcie koncepcji oraz części hipotez i programów do analizy danych, a także wykonanie części analizy danych, analiz statystycznych, przygotowanie rycin 1 i 5, oraz edycję artykułu.

Zgodnie z modelem pamięci roboczej Lismana-Iidarta, zapamiętane elementy są kodowane jako cykle gamma zagnieżdżone w ramach cykli o niższej częstotliwości (na przykład theta). Oprócz sprzężenia między fazą theta a obwiednią gamma (Leszczyński et al., 2015; 2017), model przewiduje także, że kolejne cykle gamma zagnieżdżają się w kolejnych fazach cyklu theta. W ten sposób, elementy zbioru pamięciowego są reprezentowane za pomocą nakładania się cykli gamma na kolejne fazy cyklu theta. Stabilna reprezentacja pojedynczych elementów oraz ich pamiętanie ich kolejności jest możliwe dzięki

---

8 Badania na makakach wykazały, że generatory oscylacji w paśmie alfa w strumieniu grzbietowym są rozproszone poprzez wszystkie warstwy kory mózgowej: znajdują się zarówno w warstwach wierzchnich kory mózgowej (tzw. warstwach nadziarnistych; ang. supragranular layers, czyli; warstwie 1 oraz 2/3), jak i w warstwie 4c (tzw. warstwie ziarnistej) oraz warstwach głębokich (tzw. warstwach podziarnistych; ang. infragranular layers, czyli warstwy 4,6; Bollimunta et al., 2008; Haegens et al., 2015). Sposób generowania oscylacji w paśmie alfa w strumieniu brzuszny zaś jest inny: główne generatory są zlokalizowane w warstwach pozaziarnistych (czyli nad- i pod-ziarnistych) z wyłączeniem warstwy ziarnistej (czyli warstwy 4c; Bollimunta et al., 2008). Te różnice w sposobie generowania oscylacji w paśmie alfa sugerują, że oscylacje alfa w strumieniu brzuszny mogą w większym stopniu zależeć od połączeń zstępujących (tzw. top-down) a w strumieniu grzbietowym od połączeń wstępujących (tzw. bottom-up). Różnice w sposobie generowania mogą powodować, że oscylacje o tej samej częstotliwości cechować będą różne funkcjonalności. Wbrew tym przypuszczeniom, wyniki moich badań dowodzą, że mimo różnic w sposobie generowania, oscylacje alfa w brzuszny i grzbietowym strumieniu wzrokowym cechują się podobną funkcjonalnością.



precyzyjnej synchronizacji cykli gamma gamma z określonymi, kolejnymi fazami oscylacji theta (tzw. synchronizacja fazowa; ang. phase-phase coupling).

Analizując śródczaszkowe zapisy z hipokampu pacjentów wykonywających zmodyfikowane zadanie Sternberga na pamięć roboczą (zob. Leszczyński et al., 2015), zaobserwowaliśmy wzrost sprzężenia fazowego między aktywnością w paśmie theta oraz beta/gamma, zgodnie z przewidywaniami modelu. Ten wzrost był szczególnie widoczny podczas retencji informacji w porównaniu do okresów między próbami, kiedy pamięć robocza nie była obciążona. Co więcej, istotne statystycznie sprzężenie utrzymywało się podczas retencji dwóch i czterech elementów, lecz nie pojedynczego elementu, kiedy to wskaźniki sprzężenia fazowego były wyraźnie niższe. Wyniki te potwierdzają, że wieloelementowa pamięć robocza wiąże się nie tylko ze zmianami sprzężenia fazy z energią/obwiednią, ale także ze zmianami sprzężenia fazowego w paśmie theta oraz beta/gamma. Te wyniki sugerują również, że sprzężenie fazowe w hipokampie odgrywa szczególną rolę podczas przechowywania wielu elementów, co zgodne jest z propozycją, że hipokamp koduje relacje między elementami pamięci (na przykład ich kolejność).

Podsumowując, przedstawione w osiągnięciu nr 2 wyniki badań, z jednej strony, wspierają model pamięci roboczej Lismana-Idiarta, ukazując istotną rolę sprzężeń między oscylacjami w retencji informacji. Z drugiej strony, rozszerzają ten model, wskazując na istotną nową zmienną, jaką jest zmienność długości okresu pracy (ang. duty cycle) w zależności od fazy delta oraz treści pamiętanej informacji.

#### **4.3. Mechanizmy psychologiczne i mózgowe kierowania uwagi w stronę reprezentacji w pamięci roboczej (osiągnięcie nr 3).**

Cykl artykułów wchodzących w skład osiągnięcia nr 3:

1) Leszczyński, M., & Staudigl, T. (2016). Memory-guided attention in the anterior thalamus. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 66, 163-165. **IF = 9.052.**

2) Leszczyński, M., Wykowska, A., Perez-Osorio, J., & Müller, H. J. (2013). Deployment of spatial attention towards locations in memory representations. An EEG study. *Plos one*, 8(12), e83856. **IF = 3.752.**

3) Leszczyński, M., Myers, N. E., Akyürek, E. G., & Schubö, A. (2012). Recoding between two types of STM representation revealed by the dynamics of memory search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(3), 653-663. **IF = 3.42.**

4) Akyürek, E. G., Leszczyński, M., & Schubö, A. (2010). The temporal locus of the interaction between working memory consolidation and the attentional blink. *Psychophysiology*, 47(6), 1134-1141. **IF = 4.348.**

### **Opis osiągnięcia nr 3**

Pamięć robocza i uwaga są ze sobą ściśle powiązane (Awh et al., 2012; Hutchinson, Turk-Browne, 2012). To, na czym skupiamy naszą uwagę, wpływa na to, co zapamiętujemy, a z kolei to, co zachowujemy w pamięci, przyciąga naszą uwagę. Co więcej, uwaga kontroluje dostęp do ograniczonych zasobów pamięci roboczej (Stokes et al., 2012; Aly, Turk-Browne, 2016a, Aly, Turk-Browne, 2016b). Uwaga umożliwia także utrzymanie treści w pamięci roboczej nawet w momencie, gdy informacja już nie jest dostępna zmysłom (na przykład w trakcie retencji informacji; Lepsien et al., 2011). Mimo tych wyraźnych powiązań, pamięć i uwagę często bada się tak, jakby były one od siebie niezależne. Moje trzecie osiągnięcie naukowe skupia się na badaniach dotyczących wzajemnego wpływu pamięci roboczej i uwagi.

W dwóch kolejnych artykułach (Leszczyński et al., 2012; Leszczyński et al., 2013), rozważałem możliwość, że wydobywanie informacji z pamięci roboczej opiera się na mechanizmach kierowania uwagi przestrzennej. W tych artykułach zastanawiam się również, czy pamięć robocza utrzymuje przestrzenne relacje między elementami obrazu wzrokowego, czy też w procesie kodowania te relacje ulegają transformacji. W tym celu wykorzystałem technikę potencjałów związanych ze zdarzeniem (ang. event-related potential; ERP) w analizie elektroencefalograficznych sygnałów EEG podczas wykonywania zadania, które wymagało jednoczesnego zapamiętania treści oraz lokalizacji informacji w przestrzeni. Po okresie retencji badani byli proszeni o odtworzenie pewnej cechy bodźca (na przykład koloru), umieszczonej w konkretnym miejscu. Jeśli przechowana w pamięci roboczej reprezentacja sceny wzrokowej zachowuje relacje przestrzenne oraz jej przeszukiwanie odbywa się w sposób podobny do uwagowego przeszukiwania sceny wzrokowej, to w trakcie przeszukiwania

reprezentacji w pamięci spodziewałem się zaobserwować klasyczne wskaźniki kierowania uwagi w przestrzeni. Dodatkowo, dzięki zastosowaniu czterech interwałów retencji o różnej długości, miałem możliwość analizy ewentualnych zmian w sposobie kodowania informacji w pamięci roboczej podczas retencji.

Przeprowadzone analizy potwierdziły zaangażowanie uwagi przestrzennej podczas odtwarzania informacji z pamięci roboczej. Wyniki te wskazują na to, że przeszukiwanie reprezentacji w pamięci roboczej wykorzystuje proces alokacji uwagi przestrzennej podobny do tego, który zachodzi podczas percepcyjnego przeszukiwania sceny wzrokowego. Ponadto zaobserwowałem, że amplituda komponentu N2pc<sup>9</sup> potencjału wywołanego (Luck et al., 2000) spadała monotonicznie w miarę wydłużania się interwału retencji. Jednocześnie, wraz z przedłużającym się interwałem retencji, zwiększała się amplituda składowej P3<sup>10</sup>. Ponieważ komponent N2pc ten jest jednym z klasycznych wskaźników kierowania uwagi w przestrzeni, wyniki te sugerują, że początkowo reprezentacje przechowywane w pamięci roboczej zachowują przestrzenne relacje między elementami obrazu. Jednak w miarę upływu czasu te przestrzenne relacje stopniowo ulegają przekształceniu w inny format.

W kolejnym artykule (Akyurek, Leszczyński et al., 2010), podjęliśmy wspólnie ze współpracownikami pytanie o interakcje między pamięcią roboczą, a uwagą orientowaną w czasie. Wykorzystaliśmy klasyczne zadanie wymagające kierowania uwagi w czasie, czyli zadanie mrugnięcia uwagi (ang. attentional blink; Broadbent & Broadbent, 1987; Raymond, Shapiro, & Arnell, 1992), które osoby badane wykonywały w warunkach zmieniającego się obciążenia pamięci roboczej. Choć wcześniejsze badania pokazały, że obciążenie pamięci roboczej wydłuża czas mrugnięcia uwagi, dzięki zastosowaniu techniki potencjałów wywołanych EEG, nasze badanie pozwoliło zidentyfikować na jakim etapie przetwarzania informacji zachodzi proces interakcji między pamięcią roboczą a uwagą, co pomogło lepiej zrozumieć podstawy mrugnięcia uwagi. Jednym z przewidywanych przez modele uwagi efektów było to, że obciążenie pamięci

---

9 N2pc jest załamkiem potencjału wywołanego o negatywnym wychyleniu występujący 200 ms po prezentacji bodźca, widocznym w kanałach znajdujących się w półkuli mózgu przeciwległej do kierunku alokacji uwagi (Luck et al., 2000)

10 P3 jest załamek o pozytywnym wychyleniu występujący 300 ms po prezentacji bodźca.

upośledza możliwość konsolidacji informacji w pamięci. Dominują w literaturze modele, które przewidują, że wbrew nazwie, uwaga jest w trakcie mrugnięcia uwagi efektywnie kierowana na odpowiedni element, a upośledzeniu ulega proces konsolidacji dopiero co zakodowanej informacji (tzw. modele ograniczonych zasobów; Bowman & Wyble, 2007; Chun & Potter, 1995; Jolicœur & Dell'Acqua, 1998; Shapiro, Raymond, & Arnell, 1994). Modele te przewidują, że interakcja pamięci roboczej i uwagi zachodzi na późnych etapach przetwarzania informacji. W konsekwencji obciążenie pamięci nie powinno wpływać na kierowanie uwagi, ale późniejszy proces konsolidacji informacji w pamięci. Wczesna faza kierowania uwagi powinna przebiegać niezależnie od obciążenia pamięci roboczej.

Analizując potencjały wywołane, zauważyliśmy, że amplituda późnego komponentu ERP (tzw. P3, czyli załamek o pozytywnym wychyleniu występujący od 300 do 500 ms po prezentacji bodźca), rzeczywiście zmieniała się wraz ze wzrostem obciążenia pamięci. Była także niższa w trakcie uwagowego mrugnięcia. Ważne jednak było to, że amplituda klasycznego wskaźnika uwagi (tzw. załamek N2pc, czyli załamek o negatywnym wychyleniu występujący około 200 ms po prezentacji bodźca, widoczny w kanałach znajdujących się w półkuli mózgu przeciwległej do kierunku alokacji uwagi; Luck et al., 2000) zmieniała się zarówno w zależności od obciążenia pamięci, jak i w trakcie uwagowego mrugnięcia. Wyniki te dowodzą, wbrew wcześniejszym modelom, że w trakcie mrugnięcia uwagi nie tylko proces konsolidacji jest upośledzony, ale także upośledzeniu ulega etap wczesny – kierowania uwagi w czasie i przestrzeni.

W kolejnym artykule podjąłem rozważania nad neuronalnymi mechanizmami interakcji między pamięcią i uwagą. Poprzez analizę wyników badań nad uszkodzeniem przednich jąder wzgórza (ang. anterior nuclei of the thalamus; ANT) u różnych gatunków zwierząt, zaproponowałem, że ANT odgrywają kluczową rolę w pewnych aspektach współdziałania pamięci i uwagi (Leszczyński, Staudigl, 2016). ANT są ściśle i monosynaptycznie połączone z hipokampem, a także korą przedczołową (Shibata, 1993; Shibata and Naito, 2005; Wright et al., 2013). Badania przypisują im ważną rolę w procesach uczenia się oraz pamięci epizodycznej (Aggleton et al., 1999). Dodatkowo badania anatomiczne na

gryzoniach oraz badania neuropsychologiczne na ludziach wskazują, że uszkodzenie ANT ma bardzo specyficzne konsekwencje dla zachowania i funkcji poznawczych, wykraczające poza deficyt pamięci (Bourbon-Teles et al., 2015; Wright et al., 2015). Na podstawie tych badań wysunąłem hipotezę, że ANT pełni kluczową rolę w oddziaływaniach między pamięcią a uwagą. W przedstawionej hipotezie podkreśliłem, że ANT odgrywają ważną rolę w kierowaniu uwagi do reprezentacji w pamięci roboczej. Efektywne kierowanie uwagi w stronę reprezentacji w pamięci wymaga interakcji między hipokampem a uwagową siecią czołowo-potyliczną. ANT pełnią funkcję ogniska, które łączy i reguluje te dwa systemy. Uszkodzenia zogniskowane w ANT prowadzą do zaburzeń pamięci, ale także uszkadzają zdolność kierowania uwagi specyficznie w kontekście eksploracji reprezentacji w pamięci (Bourbon-Teles et al., 2015; Wright et al., 2015).

#### **4.4. Funkcja oraz mechanizmy neuronalne błądzenia myślami (mind wandering; osiągnięcie nr 4).**

Cykl artykułów wchodzących w skład osiągnięcia nr 4:

1) Leszczyński, M., Chaieb, L., Reber, T. P., Derner, M., Axmacher, N., & Fell, J. (2017). Mind wandering simultaneously prolongs reactions and promotes creative incubation. *Scientific Reports*, 7(1), 10197. **IF = 4.6.**

2) Chaieb, L., Antal, A., Derner, M., Leszczyński, M., & Fell, J. (2019). New perspectives for the modulation of mind-wandering using transcranial electric brain stimulation. *Neuroscience*, 409, 69-80. **IF = 3.3.**

3) Chaieb, L., Derner, M., Leszczyński, M., & Fell, J. (2020). Modulation of mind wandering using auditory beat stimulation: A pilot study. *Journal of Cognitive Enhancement*, 4, 40-48. **IF = 2.5.**

#### **Opis osiągnięcia nr 4.**

Podczas wykonywania zadań wymagających długotrwałego skupienia, na przykład prowadzenia samochodu czy słuchania wykładu, nasza uwaga oscyluje między stanami podwyższonego skupienia, nazywanymi stanami "online", a stanami zmniejszonego skupienia, kiedy myśli odrywają się od teraźniejszości i dryfują w przeszłość lub przyszłość, nazywane stanami "offline" (Wamsley, 2022; Blonde et al., 2022; Kucyi et al., 2017). Stan "offline" może przyjąć

fenomenologiczną formę stanu "błądzenia myślami" (ang. mind wandering), który występuje wtedy, gdy uwaga skupia się na myślach niezwiązanych z aktualnym zadaniem (Christoff et al., 2016). Może też przybrać formę stanu "pustki" (ang. mind blanking), kiedy to nie doświadczamy żadnych myśli (Andrillon et al., 2021). Niezależnie od konkretnej fenomenologicznej formy stanu "offline", jest to stan "odłączenia" od zewnętrznych bodźców zmysłowych (Kucyi et al., 2017; Esterman et al., 2013). W tym czasie, docierające bodźce wywołują mniejsze potencjały. Często nie są także świadomie rejestrowane przez jednostkę (Lakatos et al., 2016; Kam et al., 2022). Wiele dowodów empirycznych na to, że stany „offline” upośledzają uwagę (np. Mooneyham et al., 2013) oraz pamięć (Blonde et al., 2021), skłoniło badaczy do przekonania, że stany te są raczej ograniczeniem dla systemu poznawczego. Niewiele uwagi poświęca się możliwości, że stany "offline" mogą jednak pełnić istotną rolę. Popularność różnych form treningu, które zmierzają do ograniczenia ilości stanów "offline", takie jak nauczanie medytacji uważności (Rahl et al., 2017), jest wyrazem takiego podejścia. W swoich badaniach przyjmuję inną perspektywę i rozważam możliwość, że błądzenie myślami, czy też ogólnie stany "offline", mogą mieć istotne funkcje poznawcze. Celem moich badań jest zrozumienie tego, jakie funkcje mogą pełnić stany "offline". Istnieją co najmniej dwa powody, aby przypuszczać, że stany "offline" pełnią istotną rolę w poznaniu. Po pierwsze, stany "offline" są powszechne – według niektórych szacunków stanowią nawet do 40% czasu na jawie (Kilingsworth & Gilbert, 2010). Po drugie, obserwuje się je u różnych gatunków zwierząt – zarówno u ludzi (Kilingsworth & Gilbert, 2010), jak i u naczelnych (Lakatos et al., 2016), ale także u gryzoni (Carr et al., 2011; Valdés et al., 2015). To sugeruje, że poza oczywistym upośledzeniem uwagi i pamięci, stany „offline” mogą pełnić istotną funkcję psychofizjologiczną, która przyczynia się do lepszego przystosowania się do środowiska lub bardziej skutecznego wykonania określonego zadania.

W ramach badań przeprowadziłem serię trzech eksperymentów, których celem było zrozumienie, czy błądzenie myślami, poza negatywnym wpływem na zadania wymagające długotrwałego skupienia uwagi (ang. sustained attention), może również korzystnie wpływać na funkcje poznawcze (Leszczyński et al., 2017). Wyniki tych eksperymentów sugerują, że wydłużeniu czasów reakcji w zadaniu

wymagającym skupienia uwagi towarzyszy wzrost liczby twórczych rozwiązań, mierzony testem odległych skojarzeń (ang. compound remote association task). Wyniki tego badania wskazują na potencjalne korzyści wynikające z przebywania w stanie zmniejszonej wrażliwości na bodźce zmysłowe.

Obecnie, we współpracy z badaczami z Departamentu Epileptologii Szpitala Uniwersyteckiego w Bonn, prowadzę badania finansowane z budżetu Inicjatywy Doskonałości UJ, które kontynuują badania nad funkcjami stanów "offline". Ponieważ wcześniejsze prace sugerują związek twórczego myślenia z funkcją hipokampu, a szczególnie z procesami konsolidacji (Lewis et al., 2018; Shen et al., 2018), w badaniach wykorzystuję śródczaszkowe zapisy EEG pozyskane w hipokampie podczas stanów skupienia na zadaniu oraz stanów "offline". Prace te zmierzają do ustalenia, czy podczas błędzenia myślami pojawiają się w sygnale wskaźniki, takie jak fale ostre (ang. sharp wave ripples), które mogłyby wskazywać na procesy konsolidacji. Odkrycie takich wskaźników sugerowałoby, że błędzenie myślami, czy też ogólnie stany "offline", wspierają translację doświadczeń zmysłowych w ślady pamięciowe.

Kolejne dwa artykuły to rezultat refleksji, którą prowadziłem wspólnie ze współpracownikami z Departamentu Epileptologii Szpitala Uniwersyteckiego w Bonn, nad możliwościami wpływu na liczbę stanów "offline". W badaniach wykorzystaliśmy stymulację iluzyjnym bodźcem słuchowym, znanym jako "synchroniczne dudnienie" (ang. binaural beat stimulation; Chaieb et al., 2020) ze względu na jego sposób angażowania hipokampu. Dokonaliśmy także przeglądu literatury dotyczącej wpływu stymulacji przezczaszkowym prądem stałym (ang. transcranial Direct Current Stimulation; tDCS; Chaieb et al., 2019) na liczbę stanów "offline".

#### **4.5. Identyfikacja neurofizjologicznych mechanizmów generowania mezoskopowych zmian w potencjale pola. (osiągnięcie nr 5).**

Cykl artykułów wchodzących w skład osiągnięcia nr 5:

1) Leszczyński, M., Barczak, A., Kajikawa, Y., Ulbert, I., Falchier, A. Y., Tal, I., ... & Schroeder, C. E. (2020). Dissociation of broadband high-frequency activity and neuronal firing in the neocortex. *Science Advances*, 6(33), eabb0977. **IF = 13.6.**

2) Myers, J. C., Smith, E. H., Leszczyński, M., O'Sullivan, J., Yates, M. J., McKhann, G., ... & Sheth, S. A. (2022). The spatial reach of neuronal coherence and spike-field coupling across the human neocortex. *Journal of Neuroscience*, 42(32), 6285-6294. **IF = 5.3.**

### **Opis osiągnięcia 5.**

Ponieważ śródczaszkowe zapisy potencjałów pola są dla mnie głównym narzędziem badania mózgowych podstaw procesów poznawczych podejmuję także prace zmierzające do lepszego zrozumienia fizjologicznych procesów generujących te sygnały. Lepsze rozumienie mechanizmów generowania potencjałów pola pozwala mi budować wyjaśnienia procesów poznawczych oparte na rzetelnych podstawach fizjologicznych. Na potrzeby autoreferatu wspomnę o jednym projekcie, którego celem było zrozumienie tego, jak generowana jest aktywność w paśmie wysokich częstotliwości (70 - 150 Hz; BHA, znana także jako "wysokie gamma"; ang. high gamma).

Artykuł empiryczny napisany wspólnie z grupą badaczy z Uniwersytetu Columbia w Nowym Jorku (CE Schroeder, S Haegens), Uniwersytetu Kalifornijskiego w Berkeley (R Knight), a także Instytutu Nathan Kline (A Barczak, Y Kajikawa, A Falchier), Uniwersytetu Nowojorskiego (Lucia Melloni) oraz Węgierskiej Akademii Nauk (I Ulbert). W projekcie pełniłem rolę lidera, dlatego jestem pierwszym autorem. Na potrzeby artykułu rozwinąłem model teoretyczny generowania sygnału BHA oraz hipotezy, które pozwoliły mi kompleksowo wyjaśnić fizjologiczne podstawy sygnału BHA. Mój wkład w powstanie artykułu włącza także zaprojektowanie badania oraz rozwinięcie programów do analizy danych, wykonanie analizy danych oraz analiz statystycznych; przygotowanie wykresów oraz rycin; napisanie artykułu (zob. Acknowledgement na str. 12; Leszczyński et al., 2020).

Przy analizach mezoskopowych pomiarów śródczaszkowych (takich jak elektrokortykografia, stereotaktyczne zapisy EEG czy zapisy głębinowe), często bada się aktywność w szerokim paśmie wysokich częstotliwości (zazwyczaj 70-150 Hz). BHA jest jednym z najczęściej analizowanych widmowych aspektów potencjału pola, który wykorzystuje się do badania reakcji populacji neuronalnych związanych z przetwarzaniem informacji słuchowych (Mesgarani et al., 2012; Tan et al., 2017), wzrokowych (Jacobs and Kahana, 2009; Golan et al., 2017;



Leszczyński et al., 2021), językowych (Flinker et al., 2015) oraz pamięci (Lachaux et al., 2012; Kucewicz et al., 2014; Leszczyński et al., 2015; Leszczyński et al., 2017) i kontroli poznawczej (Voytek et al., 2015; Haller et al., 2018). BHA jest elektrofizjologiczną miarą, która najsilniej koreluje z sygnałem BOLD (Blood Oxygen Level-Dependent) w funkcjonalnym obrazowaniu rezonansem magnetycznym (fMRI; Mukamel et al., 2005; Niessing et al., 2005). Jednakże, dokładna fizjologia BHA pozostaje nieznana; w szczególności, populacje neuronalne i procesy fizjologiczne generujące BHA nie zostały jeszcze zidentyfikowane. BHA jest miarą gęstości energii, którą można oszacować, na przykład poprzez kwadrat modułu transformaty Hilberta w określonym zakresie spektrum. Powszechnie uważa się, że ta szerokopasmowa aktywność (BHA) odzwierciedla sumę potencjałów czynnościowych w lokalnej populacji. Na przykład wzrost gęstości energii w paśmie BHA jest interpretowany jako zwiększenie ilości potencjałów czynnościowych w lokalnej populacji neuronów (tzw. multi-unit activity; MUA). Jednak wyniki moich badań kwestionują to założenie oraz taką interpretację. Moje badania dowodzą, że BHA oraz MUA są generowane przez różne procesy komórkowe, falsyfikując przekonanie o homomorficznej relacji między tymi sygnałami. Wyniki moich badań podważają powszechnie przyjęte założenie, że BHA jest epifenomenem i zjawiskiem wtórnym wobec MUA. Wskazują, wbrew powszechnemu założeniu, że sygnał BHA jest głównie generowany w warstwach wierzchnich kory mózgowej (tzw. warstwach nadziarnistych; ang. supragranular layers, czyli; warstwy 1 i 2/3), a nie w warstwie 4c (tzw. warstwie ziarnistej), jak zakładają modele proponujące homomorficzną relację między BHA oraz MUA. Moje badania dowodzą także, że sygnał BHA zawiera więcej elektrycznej aktywności dendrytycznej niż wcześniej sądzono. Analizując dane z wieloelektrodowych rejestracji pozwalających mierzyć aktywność w różnych warstwach kory nowej, zaobserwowałem odmienny warstwowy i czasowy rozkład sygnału BHA oraz MUA. W wielu przypadkach, zwłaszcza w pierwotnej korze wzrokowej V1, obserwowałem silny sygnał BHA przy jednoczesnym braku sygnału MUA, co również podważa interpretację BHA jako sygnału pochodnego wobec MUA. Wyniki tych badań zmieniają sposób interpretacji dotychczasowych i przyszłych badań nad fizjologią procesów poznawczych. Na przykład wiedza o nadziarnistym pochodzeniu BHA pozwoliła mi

zinterpretować wyniki (przedstawione wyżej w osiągnięciu nr 1) wzrostu BHA jako potencjalnie mające swoje źródło w połączeniach zstępujących (tzn. bottom-up).

## **5. INFORMACJA O WYKAZYWANIU SIĘ ISTOTNĄ AKTYWNOŚCIĄ NAUKOWĄ REALIZOWANĄ W WIĘCEJ NIŻ JEDNEJ UCZELNI, INSTYTUCJI NAUKOWEJ, W SZCZEGÓLNOŚCI ZAGRANICZNEJ.**

Potwierdzeniem mojej istotnej aktywności naukowej w więcej niż jednej uczelni jest moja ścieżka zatrudnienia. Dotychczas pracowałem w siedmiu instytucjach naukowych związanych z sześcioma różnymi uczelniami.

- 2023 – obecnie: Zakład Kognitywistyki przy **Uniwersytecie Jagiellońskim** w Krakowie (pracownik naukowo-dydaktyczny; umowa o pracę).
- 2019 – obecnie: Departament Psychiatrii przy **Uniwersytecie Columbia w Nowym Jorku** (pracownik naukowy; umowa o pracę).
- 2016 – 2019: Departament Neurochirurgii przy Uniwersytecie **Columbia w Nowym Jorku** (post-doc; umowa o pracę).
- 2015 – 2015: Instytut Neuronauki Poznawczej przy **Uniwersytecie Ruhry w Bochum** (pracownik naukowo-dydaktyczny; umowa o pracę).
- 2011 – 2016: Departament Epileptologii Szpitala Uniwersyteckiego przy **Reńskim Uniwersytecie Fryderyka Wilhelma w Bonn** (pracownik naukowy; umowa o pracę).
- 2009 – 2011: Zakład Psychologii Eksperymentalnej przy **Uniwersytecie Ludwika Maksymiliana w Monachium** (pracownik naukowy; stypendium).

Dodatkowo w roku 2014 odbyłem miesięczny staż w laboratorium Ryana Canolty (przy Departamencie Elektroniki i Informatyki przy **Uniwersytecie w Houston**).

Uczestniczyłem w przynajmniej ośmiu projektach badawczych afiliowanych przy czterech instytucjach.

- 2023-2027: How saccadic eye movements influence auditory perception? (Narodowe Centrum Nauki: OPUS; **Uniwersytet Jagielloński**; rola: kierownik).

- 2023-2028: Neurobiology and Cognitive Role of Slow Brain Network Fluctuations (Narodowy Instytut Zdrowia; **Uniwersytet Columbia w Nowym Jorku**; rola: badacz, ang: co-investigator).
- 2023-2028: Active social vision: perception during real world interactions (Narodowy Instytut Zdrowia; **Uniwersytet Columbia w Nowym Jorku**; rola: badacz, ang: co-investigator).
- 2023-2024: Physiology of attention oscillations (Inicjatywa Doskonałości; **Uniwersytet Jagielloński**; rola: kierownik).
- 2017-2022: Neurobiology and dynamics of Active Sensing (Narodowy Instytut Zdrowia; **Uniwersytet Columbia w Nowym Jorku**; rola: post-dok do 2019; badacz od 2019 do 2022).
- 2016-2017: Neurophysiology of active vision in humans (Narodowy Instytut Zdrowia; **Uniwersytet Columbia w Nowym Jorku**; rola: post-dok).
- 2011-2016: Neuronale Mechanismen hippocampaler Gedächtnisprozesse (German Research Foundation: Emmy Noether; **Uniwersytet Reński w Bonn**; rola: stypendysta).
- 2010-2013: How Glass in Contemporary Architecture Shapes Perception, Action and Social Behavior (Fundacja Volkswagena; **Uniwersytet Ludwika Maksymiliana w Monachium**; rola: kierownik).

## 6. INFORMACJA O OSIĄGNIĘCIACH DYDAKTYCZNYCH I ORGANIZACYJNYCH.

Oprócz działalności naukowej zajmuję się także działalnością dydaktyczną i organizacyjną. Doświadczenie dydaktyczne zdobyłem, prowadząc zajęcia z analizy danych elektrofizjologicznych na czterech różnych uniwersytetach, **na trzech poziomach studiów**. Prowadziłem kursy w języku angielskim dla studentów studiów licencjackich, magisterskich oraz doktoranckich z zakresu neuronauki poznawczej w ramach programu Cognes na **Uniwersytecie Jagiellońskim** (kurs „The Art of EEG Data Analysis” w latach 2021-2023). Dodatkowo, prowadziłem zajęcia z metod używanych w neuropsychologii, ze szczególnym uwzględnieniem narzędzi neuroobrazowania, dla studentów psychologii i kognitywistyki na studiach magisterskich na **Uniwersytecie w Bochum** (kurs „Methods in Neuropsychology” w 2015 roku). Kolejne

doświadczenia dydaktyczne zdobywałem podczas prowadzenia serii kursów z zakresu neuronauki na **Uniwersytecie w Bonn** (kursy EEG, które prowadziłem w latach 2012-2016). Dodatkowo, prowadziłem zajęcia laboratoryjne z psychologii eksperymentalnej dla studentów studiów magisterskich na **Uniwersytecie im. Adama Mickiewicza w Poznaniu**. W ramach tych zajęć, studenci mieli możliwość przeprowadzenia projektu badawczego związanego z analizą interakcji pomiędzy pamięcią a uwagą w kontekście zjawiska znanego jako mrugnięcie uwagi (ang. attentional blink). Projekt ten, zatytułowany „How does memory interplay with the attentional blink over time?”, zdobył nagrodę za najlepszy projekt empiryczny w konkursie zorganizowanym przez Instytut Psychologii UAM w 2010 roku.

W ramach mojej dotychczasowej pracy naukowo-dydaktycznej pełniłem także funkcję opiekuna w 10 projektach naukowych, w tym dwóch prac magisterskich oraz ośmiu staży badawczych. Efektem tych projektów były dwie publikacje, opublikowane między innymi w czasopiśmie PLoS ONE w 2013 roku oraz na platformie bioRxiv w 2020 roku.

Regularnie angażuję się także w działalność organizacyjną. Recenzowałem publikacje dla prestiżowych czasopism naukowych oraz granty dla agencji finansujących badania (15 publikacji i 2 granty): J Neurosci (4 prace), eLife (2), Biol Psychology (2), Curr Biol (2), Neuropsychologia (1), Sci Rep (1), Cell Rep (1), NeuroImage (1), Nature Neurosci (1), oraz Israel Science Foundation (2 granty).

W celu popularyzacji i upowszechniania wiedzy naukowej, założyłem klub dyskusyjny przy Uniwersytecie Columbia w Nowym Jorku, którym kierowałem w latach 2016-2018. Celem klubu było integrowanie środowiska naukowego oraz prowadzenie dyskusji na temat najnowszych artykułów z zakresu neuronauki poznawczej, neurofizjologii oraz psychologii poznawczej.

Dodatkowo, uczestniczyłem w organizacji warsztatów the Glass Mind Workshop w Londynie w 2013 roku. Te warsztaty były częścią projektu badawczego finansowanego przez Fundację Volkswagen (VWStiftung: Into the Glass Mind: How Glass in Contemporary Architecture Shapes Perception, Action, and Social Behavior). W ramach tego grantu pełniłem rolę kierownika projektu badań, a efektem projektu jest publikacja o międzynarodowym zasięgu (Frontiers in Psychology, 2015).

Jeszcze jako student zainicjowałem i współorganizowałem pierwsze trzy edycje Poznańskiego Forum Kognitywistycznego (PFK-1 i PFK-2 w roku 2006 oraz PFK-3 w roku 2007), oraz współuczestniczyłem w organizacji jako recenzent (PFK-7 w 2011 roku).

## **7. PODSUMOWANIE DOTYCHCZASOWEJ DZIAŁALNOŚCI NAUKOWEJ.**

W dotychczasowej pracy naukowej opublikowałem 19 artykułów w czasopiśmie o zasięgu międzynarodowym oraz 2 preprinty (bioRxiv). Wszystkie moje artykuły ukazały się w czasopiśmie z zakresu psychologii i neuronauki poznawczej, posiadających współczynnik wpływu (Impact Factor). Suma wskaźników wpływu IF-suma wynosi 121.143, ze średnią IF na poziomie 6.376 i zakresem od 1.5 do 17.69. Według bazy Google Scholar, mój indeks Hirscha wynosi  $H = 13$ , a liczba cytowań moich publikacji przekracza 829. Zaś wg bazy Scopus mój indeks Hirscha wynosi  $H = 11$ , a liczba cytowań moich publikacji 463 (warto dodać, że baza danych Scopus pomija dwa moje artykuły).

Wyniki swoich badań prezentowałem na ponad 20 konferencjach, w tym dwóch krajowych i co najmniej osiemnastu zagranicznych. Regularnie uczestniczę w sympozjach na najważniejszych międzynarodowych konferencjach z mojej dziedziny, takich jak Cognitive Neuroscience Society w 2022 roku, Society for Neuroscience w latach 2014, 2015, 2018 i 2019, International Conference of Cognitive Neuroscience w 2017 roku oraz Brain Initiative w 2020 roku.

Moje badania opierają się na współpracy z naukowcami z wiodących ośrodków badawczych na całym świecie. Moje badania są finansowane przez Narodowego Instytutu Zdrowia w Stanach Zjednoczonych (NIH, 4 granty), Narodowe Centrum Nauki (NCN), gdzie jestem kierownikiem projektu OPUS. Ponadto, uczestniczyłem w badaniach finansowanych przez Fundację Volkswagen (VWStiftung), gdzie pełniłem rolę współkierownika projektu. Moje badania zostały także wyróżnione podczas kongresu BRAIN Initiative Investigator's Meeting organizowanego przez NIH w 2020 roku. Podczas mojego pobytu w Monachium otrzymałem dwa stypendia badawcze (Bayerischen Eliteförderungsgesetz: BayEFG oraz stypendium z międzynarodowej Szkoły Doktorskiej Neuronauk LMU).

## LITERATURA CYTOWANA

- Aggleton, J.P., Brown, M.W., 1999. Episodic memory, amnesia, and the hippocampal anterior thalamic axis. *Behav. Brain. Sci.* 22, 425-44.
- Aly, M., & Turk-Browne, N. B. (2016). Attention promotes episodic encoding by stabilizing hippocampal representations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), E420-E429.
- Aly, M., & Turk-Browne, N. B. (2016). Attention stabilizes representations in the human hippocampus. *Cerebral Cortex*, 26(2), 783-796.
- Akyürek, E. G., Leszczyński, M., & Schubö, A. (2010). The temporal locus of the interaction between working memory consolidation and the attentional blink. *Psychophysiology*, 47(6), 1134-1141.
- Awh, E., Belopolsky, A. V., & Theeuwes, J. (2012). Top-down versus bottom-up attentional control: A failed theoretical dichotomy. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(8), 437-443.
- Axmacher, N., Henseler, M. M., Jensen, O., Weinreich, I., Elger, C. E., & Fell, J. (2010). Cross-frequency coupling supports multi-item working memory in the human hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(7), 3228-3233.
- Bartlett, A. M., Ovaysikia, S., Logothetis, N. K., & Hoffman, K. L. (2011). Saccades during object viewing modulate oscillatory phase in the superior temporal sulcus. *Journal of Neuroscience*, 31(50), 18423-18432.
- Bellmund, J.L., Deuker, L., Navarro Schroeder, T., and Doeller, C.F. (2016). Grid-cell representations in mental simulation. *eLife* 5, e17089.
- Blondé, P., Girardeau, J. C., Sperduti, M., & Piolino, P. (2022). A wandering mind is a forgetful mind: A systematic review on the influence of mind wandering on episodic memory encoding. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 132, 774-792.
- Blondé, P., Sperduti, M., Makowski, D., & Piolino, P. (2022). Bored, distracted, and forgetful: The impact of mind wandering and boredom on memory encoding. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 75(1), 53-69.
- Bollimunta, A., Chen, Y., Schroeder, C. E., & Ding, M. (2008). Neuronal mechanisms of cortical alpha oscillations in awake-behaving macaques. *Journal of Neuroscience*, 28(40), 9976-9988.
- Bourbon-Teles, J., Bentley, P., Koshino, S., Shah, K., Dutta, A., Malhotra, P., Egner, T., Husain, M., Soto, D., 2014. Thalamic Control of Human Attention Driven by Memory and Learning. *Curr. Biol.* 24, 993-999.
- Bowman, H., & Wyble, B. (2007). The simultaneous type, serial token model of temporal attention and working memory. *Psychological Review*, 114, 38-70.
- Bremmer, F., Kubischik, M., Hoffmann, K. P., & Krekelberg, B. (2009). Neural dynamics of saccadic suppression. *Journal of Neuroscience*, 29(40), 12374-12383.

- Broadbent, D. E., & Broadbent, M. H. P. (1987). From detection to identification: Response to multiple targets in rapid serial visual presentation. *Perception & Psychophysics*, 42, 105-113.
- Bruce, C. J. & Goldberg, M. E. Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. *J. Neurophysiol.* 53, 603-635 (1985).
- Busch, N. A., Dubois, J., & VanRullen, R. (2009). The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, 29(24), 7869-7876.
- Buzsáki, G., Anastassiou, C. A., and Koch, C. (2012). The origin of extracellular fields and currents—eeg, ecog, lfp and spikes. *Nature reviews neuroscience*, 13(6):407-420.
- Buzsáki, G., & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*, 304(5679), 1926-1929.
- Buzsáki, G., & Tingley, D. (2018). Space and time: the hippocampus as a sequence generator. *Trends in cognitive sciences*, 22(10), 853-869.
- Canolty, R. T., Edwards, E., Dalal, S. S., Soltani, M., Nagarajan, S. S., Kirsch, H. E., ... & Knight, R. T. (2006). High gamma power is phase-locked to theta oscillations in human neocortex. *Science*, 313(5793), 1626-1628.
- Carr, M. F., Jadhav, S. P. & Frank, L. M. Hippocampal replay in the awake state: a potential substrate for memory consolidation and retrieval. *Nat. Neurosci.* 14, 147-153 (2011).
- Chaieb, L., Antal, A., Derner, M., Leszczyński, M., & Fell, J. (2019). New perspectives for the modulation of mind-wandering using transcranial electric brain stimulation. *Neuroscience*, 409, 69-80.
- Chaieb, L., Derner, M., Leszczyński, M., & Fell, J. (2020). Modulation of mind wandering using auditory beat stimulation: A pilot study. *Journal of cognitive enhancement*, 4, 40-48.
- Chaieb, L., Leszczynski, M., Axmacher, N., Höhne, M., Elger, C. E., & Fell, J. (2015). Theta-gamma phase-phase coupling during working memory maintenance in the human hippocampus. *Cognitive neuroscience*, 6(4), 149-157.
- Christoff, K., Irving, Z. C., Fox, K. C., Spreng, R. N., & Andrews-Hanna, J. R. (2016). Mind-wandering as spontaneous thought: a dynamic framework. *Nature reviews neuroscience*, 17(11), 718-731.
- Chun, M. M., & Potter, M. C. (1995). A two-stage model for multiple target detection in rapid serial visual presentation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 109-127.
- Clark, A. (1999). An embodied cognitive science?. *Trends in cognitive sciences*, 3(9), 345-351.
- Constantinescu, A.O., O'Reilly, J.X., and Behrens, T.E.J. (2016). Organizing conceptual knowledge in humans with a gridlike code. *Science* 352, 1464-1468.
- Cowan, N. (2001). The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral and brain sciences*, 24(1), 87-114.

- Doeller, C.F., Barry, C., and Burgess, N. (2010). Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature* 463, 657-661.
- Engel, A. K., Maye, A., Kurthen, M., & König, P. (2013). Where's the action? The pragmatic turn in cognitive science. *Trends in cognitive sciences*, 17(5), 202-209.
- Flinker, A., Korzeniewska, A., Shestyuk, A. Y., Franaszczuk, P. J., Dronkers, N. F., Knight, R. T., & Crone, N. E. (2015). Redefining the role of Broca's area in speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(9), 2871-2875.
- Fortin, N. J., Agster, K. L., & Eichenbaum, H. B. (2002). Critical role of the hippocampus in memory for sequences of events. *Nature neuroscience*, 5(5), 458-462.
- Fu, K. M. G., Johnston, T. A., Shah, A. S., Arnold, L., Smiley, J., Hackett, T. A., ... & Schroeder, C. E. (2003). Auditory cortical neurons respond to somatosensory stimulation. *Journal of Neuroscience*, 23(20), 7510-7515.
- Gągol, A., Magnuski, M., Krocze, B., Kałamała, P., Ociepka, M., Santarnecchi, E., & Chuderski, A. (2018). Delta-gamma coupling as a potential neurophysiological mechanism of fluid intelligence. *Intelligence*, 66, 54-63.
- Gibson, J. J. (1986). *The ecological approach to visual perception: classic edition*. Psychology press.
- Golan, T., Davidesco, I., Meshulam, M., Groppe, D. M., Mégevand, P., Yeagle, E. M., ... & Malach, R. (2017). Increasing suppression of saccade-related transients along the human visual hierarchy. *Elife*, 6, e27819.
- Gregoriou, G. G., Gotts, S. J., Zhou, H. & Desimone, R. High-frequency, long-range coupling between prefrontal and visual cortex during attention. *Science* (80-. ). 324, 1207-1210 (2009).
- Groh, J. M., Trause, A. S., Underhill, A. M., Clark, K. R. & Inati, S. Eye position influences auditory responses in primate inferior colliculus. *Neuron* 29, 509-518 (2001).
- Gruters, K. G., Murphy, D. L., Jenson, C. D., Smith, D. W., Shera, C. A., & Groh, J. M. (2018). The eardrums move when the eyes move: A multisensory effect on the mechanics of hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201717948.
- Haegens, S., Barczak, A., Musacchia, G., Lipton, M. L., Mehta, A. D., Lakatos, P., et al., (2015). Laminar profile and physiology of the  $\alpha$  rhythm in primary visual, auditory, and somatosensory regions of neocortex. *Journal of Neuroscience*, 35(42), 14341-14352.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B., and Moser, E.I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature* 436, 801-806.
- Haller, M., Case, J., Crone, N. E., Chang, E. F., King-Stephens, D., Laxer, K. D., ... & Shestyuk, A. Y. (2018). Persistent neuronal activity in human prefrontal cortex links perception and action. *Nature human behaviour*, 2(1), 80-91.
- Hamamé, C. M., Vidal, J. R., Perrone-Bertolotti, M., Ossandón, T., Jerbi, K., Kahane, P., et al., (2014). Functional selectivity in the human occipitotemporal cortex during natural vision: Evidence from combined intracranial EEG and eye-tracking. *NeuroImage*, 95, 276-286.



- Hoffman, K. L. et al. Saccades during visual exploration align hippocampal 3–8 Hz rhythms in human and non-human primates. *Front. Syst. Neurosci.* 7, (2013).
- Horner, A.J., Bisby, J.A., Zotow, E., Bush, D., and Burgess, N. (2016). Grid-like processing of imagined navigation. *Curr. Biol.* 26, 842–847.
- Hutchinson, J. B., & Turk-Browne, N. B. (2012). Memory-guided attention: Control from multiple memory systems. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(12), 576–579.
- Ibbotson, M. R., Crowder, N. A., Cloherty, S. L., Price, N. S., & Mustari, M. J. (2008). Saccadic modulation of neural responses: possible roles in saccadic suppression, enhancement, and time compression. *Journal of Neuroscience*, 28(43), 10952–10960.
- Jacobs, J., & Kahana, M. J. (2009). Neural representations of individual stimuli in humans revealed by gamma-band electrocorticographic activity. *Journal of neuroscience*, 29(33), 10203–10214.
- Jacobs, J., Weidemann, C.T., Miller, J.F., Solway, A., Burke, J.F., Wei, X.X., Suthana, N., Sperling, M.R., Sharan, A.D., Fried, I., and Kahana, M.J. (2013). Direct recordings of grid-like neuronal activity in human spatial navigation. *Nat. Neurosci.* 16, 1188–1190.
- Jolicœur, P., & Dell’Acqua, R. (1998). The demonstration of short-term consolidation. *Cognitive Psychology*, 36, 138–202.
- Julian, J.B., Keinath, A.T., Frazzetta, G., and Epstein, R.A. (2018). Human entorhinal cortex represents visual space using a boundary-anchored grid. *Nat. Neurosci.* 21, 191–194.
- Jutras, M. J., Fries, P. & Buffalo, E. A. Oscillatory activity in the monkey hippocampus during visual exploration and memory formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 13144–9 (2013).
- Kam, J. W. Y., Rahnuma, T., Park, Y. E., & Hart, C. M. (2022). Electrophysiological markers of mind wandering: A systematic review. *Neuroimage*, 258, 119372.
- Katz, C. N., Schjetnan, A. G., Patel, K., Barkley, V., Hoffman, K. L., Kalia, S. K., ... & Valiante, T. A. (2022). A corollary discharge mediates saccade-related inhibition of single units in mnemonic structures of the human brain. *Current Biology*, 32(14), 3082–3094.
- Killian, N.J., Jutras, M.J., and Buffalo, E.A. (2012). A map of visual space in the primate entorhinal cortex. *Nature* 491, 761–764.
- Killingsworth, M. A., & Gilbert, D. T. (2010). A wandering mind is an unhappy mind. *Science*, 330(6006), 932–932.
- Kucewicz, M. T., Cimbalnik, J., Matsumoto, J. Y., Brinkmann, B. H., Bower, M. R., Vasoli, V., ... & Worrell, G. A. (2014). High frequency oscillations are associated with cognitive processing in human recognition memory. *Brain*, 137(8), 2231–2244.
- Kucyi, A., Hove, M. J., Esterman, M., Hutchison, R. M., & Valera, E. M. (2017). Dynamic brain network correlates of spontaneous fluctuations in attention. *Cerebral cortex*, 27(3), 1831–1840.
- Kunz, L., Schroeder, T.N., Lee, H., Montag, C., Lachmann, B., Sariyska, R., Reuter, M., Stirnberg, R., Stoecker, T., Messing-Floeter, P.C., et al. (2015). Reduced grid-cell-like

- representations in adults at genetic risk for Alzheimer's disease. *Science* 350, 430-433.
- Lachaux, J. P., Axmacher, N., Mormann, F., Halgren, E., & Crone, N. E. (2012). High-frequency neural activity and human cognition: past, present and possible future of intracranial EEG research. *Progress in neurobiology*, 98(3), 279-301.
- Lachaux, J. P., Rodriguez, E., Martinerie, J., & Varela, F. J. (1999). Measuring phase synchrony in brain signals. *Human brain mapping*, 8(4), 194-208.
- Lakatos, Peter, Annamaria Barczak, Samuel A. Neymotin, Tammy McGinnis, Deborah Ross, Daniel C. Javitt, and Monica Noelle O'Connell. "Global dynamics of selective attention and its lapses in primary auditory cortex." *Nature neuroscience* 19, no. 12 (2016): 1707-1717.
- Lee, D. & Malpeli, J. G. Effects of saccades on the activity of neurons in the cat lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 79, 922-936 (1998).
- Lepsien, J., Thornton, I., & Nobre, A. C. (2011). Modulation of working-memory maintenance by directed attention. *Neuropsychologia*, 49(6), 1569-1577.
- Leszczyński, M., Barczak, A., Kajikawa, Y., Ulbert, I., Falchier, A. Y., Tal, I., ... & Schroeder, C. E. (2020). Dissociation of broadband high-frequency activity and neuronal firing in the neocortex. *Science advances*, 6(33), eabb0977.
- Leszczynski, M., Bickel, S., Nentwich, M., Russ, B. E., Parra, L., Lakatos, P., ... & Schroeder, C. E. (2023). Saccadic modulation of neural excitability in auditory areas of the neocortex. *Current Biology*, 33(7), 1185-1195.
- Leszczynski, M., Chaieb, L., Staudigl, T., Enkirch, S. J., Fell, J., & Schroeder, C. E. (2021). Neural activity in the human anterior thalamus during natural vision. *Scientific Reports*, 11(1), 17480.
- Leszczyński, M., Fell, J., & Axmacher, N. (2015). Rhythmic working memory activation in the human hippocampus. *Cell reports*, 13(6), 1272-1282.
- Leszczynski, M., Fell, J., Jensen, O., & Axmacher, N. (2017). Alpha activity in the ventral and dorsal visual stream controls information flow during working memory. *BioRxiv*, 180166.
- Leszczyński, M., Myers, N. E., Akyürek, E. G., & Schubö, A. (2012). Recoding between two types of STM representation revealed by the dynamics of memory search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(3), 653-663.
- Leszczynski, M., & Schroeder, C. E. (2019). The role of neuronal oscillations in visual active sensing. *Frontiers in integrative neuroscience*, 13, 32.
- Leszczyński, M., & Staudigl, T. (2016). Memory-guided attention in the anterior thalamus. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 66, 163-165.
- Leszczyński, M., Wykowska, A., Perez-Osorio, J., & Müller, H. J. (2013). Deployment of spatial attention towards locations in memory representations. An EEG study. *Plos one*, 8(12), e83856.
- Lewis, P. A., Knoblich, G., & Poe, G. (2018). How memory replay in sleep boosts creative problem-solving. *Trends in cognitive sciences*, 22(6), 491-503.

- Lisman, J. E., & Idiart, M. A. (1995). Storage of  $7 \pm 2$  short-term memories in oscillatory subcycles. *Science*, 267(5203), 1512-1515.
- Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T., & Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature*, 412(6843), 150-157.
- Luck, S. J., & Vogel, E. K. (1997). The capacity of visual working memory for features and conjunctions. *Nature*, 390(6657), 279-281.
- Luck, S. J., Woodman, G. F., & Vogel, E. K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in cognitive sciences*, 4(11), 432-440.
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG-and MEG-data. *Journal of neuroscience methods*, 164(1), 177-190.
- Mathewson, K. E., Gratton, G., Fabiani, M., Beck, D. M., & Ro, T. (2009). To see or not to see: prestimulus  $\alpha$  phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, 29(9), 2725-2732.
- Melcher, D. (2007). Predictive remapping of visual features precedes saccadic eye movements. *Nature neuroscience*, 10(7), 903-907.
- Mesgarani, N., & Chang, E. F. (2012). Selective cortical representation of attended speaker in multi-talker speech perception. *Nature*, 485(7397), 233-236.
- Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological review*, 63(2), 81.
- Mitzdorf, U. (1985) Current source-density method and application in cat cerebral cortex: Investigation of evoked potentials and EEG phenomena. *Physiol. Rev.* 65, 37-100.
- Mooneyham, B. W., & Schooler, J. W. (2013). The costs and benefits of mind-wandering: a review. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue canadienne de psychologie expérimentale*, 67(1), 11.
- Moore, T. & Armstrong, K. M. Selective gating of visual signals by microstimulation of frontal cortex. *Nature* 421, 370-373 (2003).
- Mukamel, R., Gelbard, H., Arieli, A., Hasson, U., Fried, I., & Malach, R. (2005). Coupling between neuronal firing, field potentials, and fMRI in human auditory cortex. *Science*, 309(5736), 951-954.
- Nau, M., Navarro Schroeder, T., Bellmund, J.L.S., and Doeller, C.F. (2018). Hexadirectional coding of visual space in human entorhinal cortex. *Nat. Neurosci.* 21, 188-190.
- Nentwich, M., Leszczyński, M., Russ, B. E., Hirsch, L., Markowitz, N., Sapru, K., ... & Parra, L. C. (2023). Semantic novelty modulates neural responses to visual change across the human brain. *Nature Communications*, 14(1), 2910.
- Niessing, J., Ebisch, B., Schmidt, K. E., Niessing, M., Singer, W., & Galuske, R. A. (2005). Hemodynamic signals correlate tightly with synchronized gamma oscillations. *science*, 309(5736), 948-951.

- Nolte, G., Ziehe, A., Nikulin, V. V., Schlögl, A., Krämer, N., Brismar, T., & Müller, K. R. (2008). Robustly estimating the flow direction of information in complex physical systems. *Physical review letters*, 100(23), 234101.
- O'regan, J. K., & Noë, A. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behavioral and brain sciences*, 24(5), 939-973.
- Podvalny, E., Yeagle, E., Mégevand, P., Sarid, N., Harel, M., Chechik, G., ... & Malach, R. (2017). Invariant temporal dynamics underlie perceptual stability in human visual cortex. *Current Biology*, 27(2), 155-165.
- Purpura, K. P., Kalik, S. F., & Schiff, N. D. (2003). Analysis of perisaccadic field potentials in the occipitotemporal pathway during active vision. *Journal of Neurophysiology*, 90(5), 3455-3478.
- Rahl, H. A., Lindsay, E. K., Pacilio, L. E., Brown, K. W., & Creswell, J. D. (2017). Brief mindfulness meditation training reduces mind wandering: The critical role of acceptance. *Emotion*, 17(2), 224.
- Rajkai, C. et al. Transient cortical excitation at the onset of visual fixation. *Cereb. Cortex* 18, 200-209 (2008).
- Ray, S., Crone, N. E., Niebur, E., Franaszczuk, P. J., & Hsiao, S. S. (2008). Neural correlates of high-gamma oscillations (60–200 Hz) in macaque local field potentials and their potential implications in electrocorticography. *Journal of Neuroscience*, 28(45), 11526-11536.
- Raymond, J. E., Shapiro, K. L., & Arnell, K. M. (1992). Temporary suppression of visual processing in an RSVP task: An attentional blink? *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 849–860.
- Reppas, J. B., Usrey, W. M. & Reid, R. C. Saccadic eye movements modulate visual responses in the lateral geniculate nucleus. *Neuron* 35, 961-974 (2002).
- Ringo, J. L., Sobotka, S., Diltz, M. D., & Bunce, C. M. (1994). Eye movements modulate activity in hippocampal, parahippocampal, and inferotemporal neurons. *Journal of Neurophysiology*, 71(3), 1285-1288.
- Rolfs, M., Jonikaitis, D., Deubel, H., & Cavanagh, P. (2011). Predictive remapping of attention across eye movements. *Nature neuroscience*, 14(2), 252-256.
- Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, M. E., & Burr, D. C. (2001). Changes in visual perception at the time of saccades. *Trends in neurosciences*, 24(2), 113-121.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Heise, K. F., Gruber, W. R., Holz, E., Karim, A. A., ... & Hummel, F. C. (2009). Brain oscillatory substrates of visual short-term memory capacity. *Current biology*, 19(21), 1846-1852.
- Schroeder, C. E., & Lakatos, P. (2009). Low-frequency neuronal oscillations as instruments of sensory selection. *Trends in neurosciences*, 32(1), 9-18.
- Schroeder, C. E., Steinschneider, M., Javitt, D. C., Tenke, C. E., Givre, S. J., Mehta, A. D., et al. (1995). Localization of ERP generators and identification of underlying neural processes. *Electroencephalography and clinical neurophysiology. Supplement*, 44, 55-75.

- Shapiro, K. L., Raymond, J. E., & Arnell, K. M. (1994). Attention to visual pattern information produces the attentional blink in rapid serial visual presentation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 357-371.
- Shen, W., Tong, Y., Li, F., Yuan, Y., Hommel, B., Liu, C., & Luo, J. (2018). Tracking the neurodynamics of insight: A meta-analysis of neuroimaging studies. *Biological psychology*, 138, 189-198.
- Shibata, H., 1993. Efferent projections from the anterior thalamic nuclei to the cingulate cortex in the rat. *J. Comp. Neurol.* 330, 533-542.
- Shibata, H., Naito, J., 2005. Organization of anterior cingulate and frontal cortical projections to the anterior and laterodorsal thalamic nuclei in the rat. *Brain Res.* 1059, 93-103.
- Sommer, M. A. & Wurtz, R. H. A pathway in primate brain for internal monitoring of movements. *Science* (80- ). 296, 1480-1482 (2002).
- Staudigl, T., Leszczynski, M., Jacobs, J., Sheth, S. A., Schroeder, C. E., Jensen, O., & Doeller, C. F. (2018). Hexadirectional modulation of high-frequency electrophysiological activity in the human anterior medial temporal lobe maps visual space. *Current Biology*, 28(20), 3325-3329.
- Sternberg, S. (1966). High-speed scanning in human memory. *Science*, 153(3736), 652-654.
- Stokes, M. G., Atherton, K., Patai, E. Z., & Nobre, A. C. (2012). Long-term memory prepares neural activity for perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(6), E360-E367.
- Tal, I., Leszczynski, M., Mesgarani, N., & Schroeder, C. E. (2020). Does the phase of ongoing EEG oscillations predict auditory perception?. *BioRxiv*, 2020-07.
- Tang, C., Hamilton, L. S., & Chang, E. F. (2017). Intonational speech prosody encoding in the human auditory cortex. *Science*, 357(6353), 797-801.
- Wamsley, E. J. (2022). Offline memory consolidation during waking rest. *Nature Reviews Psychology*, 1(8), 441-453.
- Werner-Reiss, U., Kelly, K. A., Trause, A. S., Underhill, A. M. & Groh, J. M. Eye position affects activity in primary auditory cortex of primates. *Curr. Biol.* 13, 554-562 (2003).
- Womelsdorf, T., Fries, P., Mitra, P. P., & Desimone, R. (2006). Gamma-band synchronization in visual cortex predicts speed of change detection. *Nature*, 439(7077), 733.
- Wright, N.F., Vann, S.D., Aggleton, J., Nelson, A.J.D., 2015. A critical role for the anterior thalamus in directing attention to task-relevant stimuli. *J. Neurosci.* 35, 5480-5488.
- Wright, N.F., Vann, S.D., Erichsen, J.T., O'Mara, S.M., Aggleton, J.P., 2013. Segregation of parallel inputs to the anteromedial and anteroventral thalamic nuclei of the rat. *J. Comp. Neurol.*, 521, 2966-2986.
- Valdés, J. L., McNaughton, B. L. & Fellous, J.-M. Offline reactivation of experience dependent neuronal firing patterns in the rat ventral tegmental area. *J. Neurophysiol.* 114, 1183-1195 (2015).

- Veniero, D., Gross, J., Morand, S., Duecker, F., Sack, A. T., & Thut, G. (2021). Top-down control of visual cortex by the frontal eye fields through oscillatory realignment. *Nature communications*, 12(1), 1757.
- Voytek, B., Kayser, A. S., Badre, D., Fegen, D., Chang, E. F., Crone, N. E., ... & D'esposito, M. (2015). Oscillatory dynamics coordinating human frontal networks in support of goal maintenance. *Nature neuroscience*, 18(9), 1318-1324.
- Zanos, T. P., Mineault, P. J., Guitton, D. & Pack, C. C. Mechanisms of Saccadic Suppression in Primate Cortical Area V4. 36, 9227-9239 (2016).
- Zanos, T. P., Mineault, P. J., Nasiotis, K. T., Guitton, D. & Pack, C. C. A Sensorimotor Role for Traveling Waves in Primate Article A Sensorimotor Role for Traveling Waves in Primate Visual Cortex. *Neuron* 85, 615-627 (2015).

.....  
(podpis wnioskodawcy)