

A TÉRBELI VIZUÁLIS INFORMÁCIÓ NEURONÁLIS KÓDOLÁSA

Ph.D. tézis

Eördegh Gabriella

SZTE ÁOK Élettani Intézet

Szeged

2007

1. Bevezetés

A macskaagyban működő, elkülönült genikuláris és extragenikuláris vizuális rendszer létét szövettani és élettani kutatások eredményei támasztják alá. A corpus geniculatum laterale (CGL) mellett számos kéreg alatti terület ismert, mely közvetlen retinális bemenetet. Ezek egyike a superior colliculus (SC), melynek középső és mély rétegében elhelyezkedő idegsejtjei a tectális-extrastriális rendszer kiindulópontját képezik, és ami az elmúlt 25 évben sok kutató érdeklődését vonzotta magára.

Morfológiai kísérletek eredményei megerősítették, hogy az SC a sulcus ectosylvius anterior (AES) körüli kérgi területek felé továbbított vizuális információ fő forrása. Az AES kéreg jelenleg a macskaagy egyetlen olyan kérgi vizuális területének tűnik, melynek vizuális bemenete teljes egészében elkerüli a CGL-t és az elsődleges vizuális kérget (A17), és így tisztán extrageniculo-extrastriális vizuális információt kap. Az AES kéreg szubkortikális bemeneteit legnagyobb részben a posterior talamusz lateralis medialis-suprageniculatus (LM-Sg) magcsoportján keresztül kapja, kisebb részben pedig a lateralis posterior mag mediális részéből (LPm) magból. Az AES kéreg felől érkező rostok főként a SC-ba és a LM-Sg-be jutnak, de a posteriomedial lateral suprasylvius (PMLS) kéreg, az amygdala és más kortikális és szubkortikális vizuális areák, a corpus geniculatum laterale és a primer vizuális kéreg kivételével is kapnak vizuális bemenetet az AES kortex felől. Az LM-Sg-AES kéreg pályával kapcsolatban nagyon fontos, és eddig tisztázatlan kérdés az információáramlás elsődleges iránya. Vajon a vizuális információ feldolgozása során a talamo-kortikális és a kortiko-talamikus utak egyenlő mértékben aktívak-e?

Korábbi megfigyelések bebizonyították, hogy az LM-Sg és az AES kéreg idegsejtjei sajátos szenzoros receptív mező tulajdonságokkal rendelkeznek. A vizuális idegsejtek extrém nagy receptív mezővel rendelkeznek, és elsősorban a kicsi, és specifikus irányban nagyon nagy sebességgel mozgó vizuális ingerre a legérzékenyebbek. Semminemű retinotopikus szerveződés nem mutatható ki sem az LM-Sg-ben, sem az AES kéregben. A tekto-talamo-kortikális rendszer másik érdekes jellegzetessége a többféle szenzoros (vizuális, auditoros, szomatoszenzoros) modalításra való érzékenység, és a nagy számú multiszenzoros idegsejt. Azoknak az agyi területeknek, amelyek multiszenzoros információt dolgoznak fel, és multiszenzoros sejteket is tartalmaznak, megvan az a képességük, hogy integrálják a különböző modalitású információkat. Az AES kéregben talált multiszenzoros neuronok nagy száma ellenére ez idáig nincs ismeretünk a macskaagy e vizuális asszociatív kérgének multiszenzoros információt integráló képességéről.

Az AES kéregben és az LM-Sg-ben található idegsejtek különösen nagy receptív mezője, és a retinotópia teljes hiánya felveti az AES kéreg-LM-Sg rendszerben a multiszenzoros információ kódolásának speciális, nem klasszikus-topografikus alapú lehetőségét. A madarak tectum opticumában végzett neurofiziológiai kísérletek eredményei azt bizonyítják, hogy az egyes nagy receptív mezőjű idegsejtek képesek a tüzelési ráta változtatásával információt szolgáltatni a receptív mezőn belül lévő inger forrásának helyéről. Ezért ezek panoramikusan kódolják a teret. Az ingerforrás helyének pontos meghatározása az ilyen panoramikusan kódoló idegsejtek nagy populációján megosztott információ (megosztott populációs kód) alapján történik. Létezik-e a vizuális és multiszenzoros információ panoramikusan kódoló neuronokon alapuló megosztott populációs kódja az emlős agykéregben illetve talamuszban?

2. A tanulmány céljai

Kísérleteink célja az volt, hogy megvizsgáljunk a vizuális és multiszenzoros információ nem hagyományosan topografikus, alternatív kódolási mechanizmusát az extragenikuláris talamuszban és az AES asszociációs kéregrészen, és hogy meghatározzuk az információ áramlásának irányát e két képlet között. Konkrét céljaink a következők voltak:

1. Az LM-Sg és AES kéreg idegsejtjei térbeli vizuális és multiszenzoros információ kódolási képességének vizsgálata, és a két képlet vizuális receptív mezői belső szerveződésének összehasonlítása.
2. Bizonyítékot szolgáltatni az AES kéreg idegsejtjeinek multiszenzoros integrációs képességéről.
3. Az AES kéreg és az LM-Sg idegsejtek vizuális válaszlatencia számítása a két terület közti információáramlás irányának szemléltetése céljából.
4. Az LM-Sg átkapcsoló funkciójának vizsgálata, annak eldöntése érdekében, hogy az LM-Sg a vizuális információ első rendű vagy magasabb rendű talamikusan átkapcsoló magja-e.

3. Anyagok és módszerek

Az AES kéregben és az LM-Sg-ben extracelluláris egysejt elvezetést végeztünk wolfram mikroelektrodával, halothánnal altatott, immobilizált, mesterségesen lélegeztetett macskákban. Az egyes sejtek megkülönböztetése akciós potenciál elkülönítő rendszerrel (SPS-8701, Ausztrália) történt. A vizuális, auditoros és bimodális ingerlés közben felvett akciós potenciálok számát és időbeli megoszlását peristimulus időhisztogramok (PSTH) formájában tároltuk a későbbi statisztikai analízis céljából. A nettó tüzelési rátát az ingerlés alatti (vizuális, auditoros vagy bimodális inger) és az ingerlés előtti (szenzoros ingerek nélkül) tüzelési ráta különbségeként számítottuk. A nettó tüzelési rátát akkor tekintettük a sejt válaszána, ha t-teszt alkalmazásával szignifikáns ($p < 0,05$) különbséget kaptunk a két érték között. Az LM-Sg megközelítése az anterior 4,5-6,5 és laterális 4-7 Horsley-Clarke féle koordináták között, 10-13mm sztereotaxikus mélységben, függőleges irányból történt. Az AES kéreg idegsejtjeinek működését az anterior 11-14 és laterális 12-14 koordináták között vettük fel, 13-19mm sztereotaxikus mélységben. A kísérletek végén az állatokat pentobarbitállal túlaltattuk, és 4%-os paraformaldehid oldattal transzkardiális perfúziót végeztünk. Az agyat eltávolítottuk, 50 μ m-es koronális metszeteket készítettünk, amit neutrál vörössel vagy acetilkolin-észterázzal festettünk. Az elektródák helyét elektrolitikus léziók jelezték. Az összes, később kiértékelt idegsejt vagy az AES kéregben vagy az LM-Sg-ben volt található.

3.1. Ingerlés és adatfeldolgozás az AES kéreg és az LM-Sg vizuális receptív mező belső szerveződésének összehasonlítása esetében

A számítógép vezérelt vizuális ingerlést egy, az állattal szemben, attól 57cm-re elhelyezett, 18 hüvelykes képernyőn keresztül valósítottuk meg. A kísérleti állatnak az area centralis-t lefedő 24° x 32°-os területre mozdulatlan vizuális zajt (szemcseméret: 0,2-1,5°) mutattunk. Ezt az ingerelt területet 12 darab, egyenként 8° x 8°-os ablakra osztottuk. A mintát alkotó elemek véletlenszerűen kiválasztott 8° x 8° méretű darabját 2500ms ideig 10°/s sebességgel mozgattuk. A vizuális zajminta négy tengely mentén lévő nyolc különböző irányú (0°-315°, 45°-os eltérésekkel) mozgatására adott válaszokat vizsgáltuk, hogy megtaláljuk az adott idegsejt által legpreferáltabb irányt. A későbbi analízishez az idegsejtek számára optimális irányra adott válaszokat használtuk. A választ adó sejtek térbeli szelektivitását egyutas ANOVA-val vizsgáltuk. Akkor neveztünk egy neuront a térbeli irányokra szelektívnek, ha a nettó tüzelési rátája legalább egy ablakban szignifikánsan különbözött a többi átlagától. Maximumhelynek azt az ablakot tekintettük, melynek mozgatása a

legnagyobb nettó tüzelést váltott ki a sejtben. Meghatároztuk a maximumhely közepének távolságát az area centralis-tól, illetve a maximumhelyet az area centralis-szal összekötő vektornak az abszcisszával bezárt szögét. Ezeket az értékeket összehasonlítottuk az AES kéreg és az LM-Sg idegsejtjeinek esetében. Normál eloszlás esetén t-tesztet, más esetben Kruskal-Wallis tesztet használtunk.

3.2. Ingerlés és adatfeldolgozás az AES kéreg multiszenzoros receptív mezők méretének és a multiszenzoros információ kódolásának vizsgálata esetében

Auditoros ingerként tizenkét, fehér zajt (40dB) kibocsátó hangszórót használtunk, amit az interaurális sík 180°-os periméterén 15°-onként helyeztünk el. A vizuális ingert 12 pár, páronként gyors egymásutánban felvillanó LED szolgáltatatta. Ezeket a hangszórókhoz hasonlóan a Horsley-Clarke féle nulla síkon, 165°-os periméteren, az állat szemétől 30cm-re helyeztünk el. Az area centralis minden esetben a 0°-ra vetült. Abban az esetben, ha egy sejt vizuálisan vagy auditorikusan érzékenynek bizonyult, mindhárom ingerfajttal legalább 10 ismétlést végeztünk. A receptív mezőn belüli térbeli hangolás mennyiségi jellemzéséhez meghatároztuk azokat a helyeket, amelyekről érkező ingerek a legnagyobb és a legkisebb, de még szignifikáns nettó választ váltották ki. Bevezettük a következő képletet:

$$\{(Fr_{\max} - Fr_{\min}) / Fr_{\max}\} \times 100 = \text{hangolási erősség\%}$$

ahol az Fr_{\max} a maximum helyen lévő nettó tüzelési ráta, az Fr_{\min} a legkisebb, de még szignifikáns nettó tüzelési ráta.

Akkor fogadtuk el, hogy a modalitások közötti interakció van, ha a leghatékonyabb unimodális ingerre adott nettó válasz és a bimodális peristimulus tüzelési ráta között ANOVA analízissel szignifikáns ($p < 0,05$) különbség mutatkozott.

3.3. A vizuális válaszlatencia számítása

A vizuális válaszok latenciáját minden egyes sejt legnagyobb nettó válasza alapján számoltuk. A késések mérését a laboratóriumunkban fejlesztett számítógépes program segítségével végeztük. A program csúszó ablak módszerrel működik. Két, egyenként 350ms-os ablakot csúsztat a válaszok frekvencia-görbéjén. Az első ablak 5ms-os lépésekben csúszik végig az ingerlés alatti tüzelési frekvenciák felett, és kiválasztja a legnagyobb frekvenciát

tartalmazó 350ms széles részt. Ezután egy második ablak csúszik a görbe mentén, szintén 5ms-os lépésekben. A program minden lépés után t-teszttel kiszámítja a két ablakban lévő frekvencia értékek közötti szignifikancia szintet. A latenciát a p értékek időbeli lefutása alapján, a p értékekre illesztett görbe segítségével határozza meg. Az ingerlés kezdete és a görbe emelkedésének kezdete közötti időintervallum adja a válasz latenciáját.

4. Eredmények és megbeszélés

4.1. Az AES kéreg és az LM-Sg vizuális receptív mezőinek belső szerveződése

Az LM-Sg-ben 35, az AES kéregben 32 vizuális ingerre válaszoló egysejt vizuális receptív mezőjének szerveződését és térbeli kódolási képességét elemeztük részletesen. Szubjektív megállapításaink szerint a vizuális receptív mező mérete mind az extragenikuláris talamuszban, mind a vizuális asszociációs kéregben megegyezett a vizsgált szem látóterével. Egyik képletben sem találtunk retinotopikus szerveződésre utaló jeleket. A vizuális receptív mező mérete mindkét esetben meghaladta az ingerléshez használt számítógép képernyőjének méretét, így, a kísérleteinkben az AES kéreg és az LM-Sg neuronjainak információkódoló képességét csak a receptív mező korlátozott méretű, központi részén vizsgáltuk.

A vizuális idegsejtek jelentős része (LM-Sg: 26/35, 73,7%; AES kéreg: 24/32, 75,0%) érzékeny volt a mozgó vizuális inger térbeli helyzetére. A legnagyobb választ kiváltó ingerlési hely lokalizációja nagy változatosságot mutatott a regisztrált neuronok esetében. Bizonyos sejtek egy bizonyos ingerlési helyet részesítenek előnyben, míg mások más helyekről érkező ingerekre adnak legnagyobb választ. Maximum választ kiváltó ingerlési helyeket a látótér mind a négy kvadránsában találtunk. Eredményeink azt mutatják, hogy az LM-Sg neuronok maximum helyei, hasonlóan az AES kéreg neuronokéhoz, az egész vizsgált területet lefedik. Meghatároztuk a maximumhelyek távolságát az area centralis-tól. Ennek átlaga az AES kéreg idegsejtek esetében $7,99^\circ$ (N=32; tartomány: $0-20^\circ$; SD: $\pm 4,29^\circ$), az LM-Sg sejtek esetében pedig $8,27^\circ$ (N=35; tartomány: $2-18^\circ$; SD: $\pm 3,67^\circ$) volt. A kéregben és a talamuszban talált távolságok átlagos értékei között nem találtunk szignifikáns különbséget ($p=0,55$). Hasonló eredményre jutottunk a maximumhelyet az area centralis-szal összekötő vektorok és a horizontális meridián által bezárt szögek megoszlásában. Ezek átlaga az AES kéregben $136,5^\circ$ (N=32; tartomány: $0-345^\circ$; SD: $\pm 118,0^\circ$), az LM-Sg-ben $146,7^\circ$ (N=35; tartomány: $0-350^\circ$;

SD: $\pm 114,9^\circ$) volt ($p=0,87$). Eredményeinkből arra következtethetünk, hogy a vizuális receptív mezők belső struktúrája és a maximum helyek eloszlása kvázi azonos az AES kéregben és a talamusz LM-Sg magcsoportjában.

4.2. A multiszenzoros információ kódolása az AES kéregben

A vizuális, auditoros és bimodális receptív mezők kiterjedésének vizsgálatára bevezettünk egy kvázi-objektív, számítógép vezérelt módszert. A receptív mező kiterjedését vizsgálva, a horizontális síkban 15o-ként elhelyezett ingerlési helyekről kiváltott neuronális válaszokat elemeztük t-próbával. A receptív mező kiterjedését úgy definiáltuk, hogy az az összefüggő tartomány fokokban, ahonnan a stimulálás szignifikáns választ váltott ki. A receptív mezők nagyon nagyok voltak: a vizuális receptív mezők átlagos kiterjedése $75,8^\circ$ (N=59; tartomány: 15-135 $^\circ$; SD: $\pm 28,6^\circ$), az auditoros receptív mezőké $132,5^\circ$ (N=60; SD: $\pm 46,7^\circ$; tartomány: 15-165 $^\circ$) és a bimodális receptív mezőké $82,1^\circ$ (N=31; SD: $\pm 22,2^\circ$; tartomány: 30-135 $^\circ$) volt.

Részletesen 168 AES kérgi neuron vizuális, auditoros és bimodális válaszát elemeztük. A vizuális sejtek fele (50,5%) szelektív volt a vizuális inger helyére. Az auditoros sejteknek csak megközelítőleg negyed része (27,1%) mutatott ilyen tulajdonságot. Ezzel szemben a bimodális sejtek döntő többsége (80,6%) válaszolt eltérő mértékben a különböző térbeli helyről jövő bimodális ingerekre. A nagy kiterjedésű receptív mezőkön belüli, legnagyobb válaszokat kiváltó vizuális, auditoros és bimodális ingerek helyei nagy változatosságot mutattak a vizsgált neuronok között. Egy bizonyos helyről érkező szenzoros információ az egyes sejteknél maximális választ váltott ki, míg más sejtek máshonnan érkező ingerre válaszoltak legnagyobb tüzelési frekvenciával. Ezek az eredmények arra engednek következtetni, hogy az AES kéreg vizuális, auditorikus és multiszenzoros sejtjei panoramikus kódolási képességgel rendelkeznek, és bizonyítékot szolgáltatnak a vizuális, auditorikus és multiszenzoros információ megosztott populációs kódjának létezésére AES kéregben.

Az vizsgált 168 idegsejt közül 32 (19,0%) olyat találtunk, melyeknél szignifikáns, modalitások közötti interakció volt kimutatható az egy időben és helyről bemutatott vizuális és auditoros ingerekre adott válaszok között. Bimodális válasznövekedést 21 sejt-nél, válasz csökkenést pedig 11 sejt-nél tapasztaltunk. Elemeztük a 21 serkentő interakciót mutató idegsejt serkentő interakcióinak helyfüggőségét. A serkentő interakciók átlagos kiterjedése $75,7^\circ$ (N=21; SD: $\pm 24,6^\circ$; tartomány: 45-135 $^\circ$) volt. Nem találtunk összefüggést az inger helye és az interakció erőssége között (ANOVA, $F(9,190)=0,619$; $p=0,78$).

Az AES kéreg bimodális sejtjeinél kiszámítottuk a vizuális, auditorikus és bimodális válaszok hangolásának erősségét (lásd Módszerek). Ezeknél a neuronoknál a bimodális ingerlés esetén az átlagos hangolási erősség 60,4% volt. Ugyanezen sejteknél a hangolási erősség unimodális vizuális és unimodális auditoros ingerlés esetén 36,3% (N=31, SD: $\pm 25,1\%$) és 41,1% (N=31, SD: $\pm 22,4\%$) volt. A bimodális sejtek bimodális hangolási erőssége szignifikánsan nagyobb ($p < 0,01$), mint ugyanezen neuronok vizuális és auditoros unimodális hangolási erőssége. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy az AES kéreg multiszenzoros neuronjai pontosabban tudják kódolni a multiszenzoros információ térbeli helyét, mint az egymagában bemutatott, unimodális stimulus helyét.

4.4. Az AES kéreg és az LM-Sg neuronjainak vizuális válaszlatenciája

A vizuális információ áramlás fő irányát vizsgálva arra voltunk kíváncsiak, hogy kortiko-talamikus vagy a talamo-kortikális út-e az elsődleges. Ennek érdekében kiszámítottuk és összehasonlítottuk 32 AES kérgi és 35 LM-Sg neuron vizuális válaszlatenciáját. Minden sejtneél a maximális választ adó helyhez tartozó neuronális válaszokat elemeztük. Mindkét képletben a legrövidebb latencia 35ms-nak adódott. Összességében azonban az AES kéregben mért válasz latenciák nagyobbak voltak, mint az LM-Sg-ben mérték. Az átlagos válaszlatencia az AES kéregben 81,7ms (N=32; tartomány: 35-185ms; SD: $\pm 42,48\text{ms}$), az LM-Sg-ben 59,4ms (N=35; tartomány: 35-130ms; SD: $\pm 26,28\text{ms}$) volt. A talamik neuronok átlagos vizuális latenciái szignifikánsabban rövidebbek mint az AES kérgi neuronok latencia értékei ($p=0,011$). A fenti eredményekből azt a következtetést lehet levonni, hogy az extragenikuláris vizuális talamusz és a vizuális asszociatív kéreg között mind a talamo-kortikális, mind a kortiko-talamikus út aktív, de a talamuszhoz tartozó összességében rövidebb latenciák azt sugallják, hogy a vizuális információ áramlásának elsődleges iránya a LM-Sg komplex felől az AES kortex felé mutat.

6. Összefoglalás és következtetések

Eredményeink azt mutatják, hogy az AES kéreg és az LM-Sg neuronok vizuális receptív mezői extrém nagyok, és a vizuális receptív mezők belső szerkezete a két képletben nagyon hasonló. A vizuális neuronok többsége érzékeny a vizuális inger térbeli helyzetére. Az AES kéreg és az LM-Sg idegsejtek képesek tüzelési rátájuk által információt szolgáltatni a

vizuális inger helyéről, tehát panoramikus kódolási képességgel rendelkeznek. A legnagyobb választ kiváltó ingerlési helyek megoszlása nagyon hasonló a két képletben. A maximum helyek lefedik a vizuális mező általunk vizsgált egészét. Eredményeink vizuális információ megosztott, populációs kódjára utalnak az AES kéregben és a LM-Sg-ben.

Bizonyítottuk, hogy a multiszenzoros AES kérgi neuronok szintén panoramikus kódolási képességgel rendelkeznek, és igazoltuk a multiszenzoros információ megosztott populációs kódját az AES kéregben. Az AES kéreg multiszenzoros neuronjai képesek integrálni a multiszenzoros információt. Az általunk vizsgált modalitások közötti interakciók nagy része serkentő jellegű volt, de találtunk multiszenzoros válaszcökkenést is. A bimodális sejtek tüzelési frekvenciájuk változtatásával sokkal pontosabban jelzik a bimodális információ forrásának helyét, mint az unimodális információét. Ezek az eredmények a multiszenzoros információ feldolgozása és a modalitások közötti interakció biológiai jelentőségét hangsúlyozzák.

Az LM-Sg és az AES kéreg receptív mezőinek szerveződése közötti rendkívül nagy hasonlóság arra utal, hogy a vizuális információfeldolgozás e két állomása között nagyon élénk információcsere zajlik. Az LM-Sg bonyolult talamo-kortiko-talamikus hurkokon keresztül vesz részt a vizuális információ feldolgozásában. Habár a vizuális információ elsősorban az LM-Sg felől az AES kéreg felé áramlik, a vizuális válaszok latenciáinak összehasonlítása alapján megállapíthatjuk, hogy a kortiko-talamikus út is aktív. Az LM-Sg magcsoport működésében mind az elsőrendű, mind a magasabb rendű talamikus átkapcsoló magokkal jelentős hasonlóságot mutat.

Az LM-Sg és az AES kéreg élettani sajátosságainak jelentős hasonlósága, valamint az a tény, hogy mindkét képlet felé áramló felszálló információ elsősorban tektális eredetű, az SC, a LM-Sg és az AES kéreg multiszenzoros információ feldolgozásában és a szenzori-motoros integrációban betöltött közös szerepére utal.

7. Köszönetnyilvánítás

Köszönetet szeretnék mondani mindazoknak, akikkel eddigi pályám során volt szerencsém megismerkedni, és akik támogató segítségével végigkísérte eddigi munkámat. Megkülönböztetett köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Benedek György professzor úrnak, akinek iránymutatása, szakmai segítsége nélkül ez az értekezés nem készülhetett volna el. Hálás köszönettel tartozom Dr. Nagy Attilának, aki a kutatásokban és a közlemények

elkészítésében nélkülözhetetlen szerepet játszott. Tisztelettel köszönöm Dósai Gabriellának a rendkívül értékes asszisztenciát és a közlemények illusztrációinak elkészítésében nyújtott tökéletes munkáját. Köszönöm Liszli Péternek az informatika minden területén nyújtott pótolhatatlan segítségét, Hermann Kálmánnak pedig hogy a felmerülő technikai problémák megoldásában mindig lehetett rá számítani. Köszönöm Dr. Berényi Antalnak, hogy a szoftverek fejlesztésével megkönnyítette az adatok kiértékelését, és az adatgyűjtéshez való hozzájárulását. Külön köszönettel tartozom Farkas Ágnesnek, Dr. Márkus Zitának, Paróczy Zsuzsannának, Pető Andreának, Dr. Roxin Alíznek a közös kísérleti munkában való részvételükért és az adatok gyűjtésében nyújtott segítségükért. Köszönöm közvetlen kollégáim, Dr. Chadaide Zoltán, Köteles Károly, Dr. Sály Gyula és Dr. Tompa Tamás hasznos segítségét és baráti támogatását. Szeretnék köszönetet mondani az Élettani Intézet valamennyi dolgozójának az évek alatt nyújtott segítségért.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm a családom folyamatos türelmét, szeretetét és támogatását.

A kísérleti munkánkat anyagilag az OTKA/Hungary 29817, T42610 grantok és az FKFP/Hungary 0455/2000 grant támogatta. Köszönet érte.

A tézisek alapjául szolgáló közlemények jegyzéke

I. Benedek G, Norita M, Hoshino K, Katoh YY, Eördegh G, Nagy A (2003) Extrageniculate visual pathways in the feline brain. In: Dumitrascu DL (editor) Psychosomatic Medicine; Recent progress and current trends. "Iuliu Hatieganu" University Publishing House, Cluj, Romania, pp 33-40. ISBN: 973-8385-62-8

II. Nagy A, Eördegh G, Benedek G (2003) Extents of visual auditory and bimodal receptive fields of single neurons in the feline visual associative cortex. Acta Phys Hung 90:305-312

III. Benedek G, Eördegh G, Chadaide Z, Nagy A (2004) Distributed population coding of multisensory spatial information in the associative cortex. Eur J Neurosci 29:525-529

Impact factor: 3.820

IV. Eördegh G, Nagy A, Berényi A, Benedek G (2005) Processing of spatial visual information along the pathway between the suprageniculate nucleus and the anterior ectosylvian cortex. Brain Res Bull 67:281-289

Impact factor: 2.429

V.

A tézisek alapját képező közlemények kumulatív impakt faktora 8,548

Összes kumulatív impakt faktor 24,8