B 5166

AZ EMLŐSAGY VIZUÁLIS MŰKÖDÉSÉNEK PÁRHUZAMOS MECHANIZMUSAI

Kovács Gyula

Szent-Györgyi Albert
Orvostudományi Egyetem,

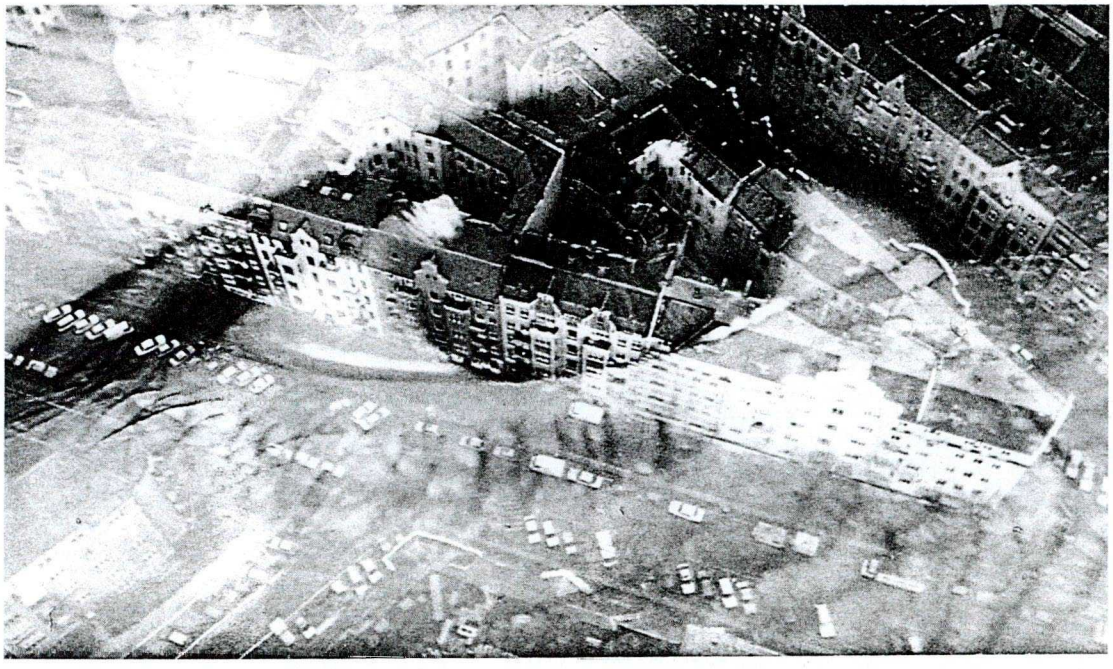
Élettani Intézet,

Szeged

SZTE Egyetemi Könyvtár SZEGED 14.

1992

B 5166
SZTE Egyetemi Könyvtár SZEGED
SZENT-GYÖRGYI ALBERT ORVOSTUDOMÁNYI EGYETEM KÖZLEMÉNYEI KÖNYVTÁRA * SZEGED
E 3.739



Als das Kind Kind war,
war das die Zeit der folgenden Fragen:
Warum bin ich Ich und
warum nicht Du?
Warum binn ich hier und
warum
nicht dort?
Wann begann die Zeit
und Wo endet der Raum?
Ist das Leben unter der Sonne
nicht bloß ein Traum?
Ist, was ich sehe und höre und rieche,
nicht bloß der Schein
einer Welt vor der Welt?
Gibt es tatsächlich das Böse
und Leute, die wirklich die Bösen sind?
Wie kann es sein, daß ich, der Ich bin,
bevor ich wurde, nicht war
und daß einmal ich,
der Ich bin, nicht mehr der,
der Ich bin, sein werde.

(Wim Wenders, Peter Handke:
Der Himmel über Berlin)

TARTALOMJEGYZÉK 4
RÖVIDÍTÉSEK 6
1. BEVEZETÉS 8
1.1. A MACSKA, AZ ÚJVILÁGI, AZ ÓVILÁGI MAJMOK ÉS AZ EMBER LÁTÓRENDSZERÉNEK VÁZLATOS ÖSSZEHASONLÍTÁSA 10
1.1.1. A vizuális thalamus 10
1.1.1.1.A CGL 10
1.1.1.2. A posterior magcsoport 13
1.1.2. Agykéreg 14
1.2. A PÁRHUZAMOS INFORMÁCIÓFELDOLGOZÁS EMBERBEN ÉS MACSKÁBAN 16
1.2.1.Az ember vizuális rendszerének vázlata 17
1.2.2.A macska látórendszerének információfeldolgozása 18
1.3. KÉRDÉSFELTEVÉS 22
1.3.1. Állatkísérletek. 24
1.3.2.Humán kísérletek 25
2. MÓDSZEREK 26
2.1. HUMÁN KÍSÉRLETEK 26
2.1.1. Ingerlés és regisztrálás 26
2.1.2. Kísérleti személyek 26
2.1.3 Adatfeldolgozás 27
2.2. ÁLLATKÍSÉRLETES MÓDSZEREK 27
2.2.1 Műtéti metodika 27
2.2.2. A vizuális ingerlés. 29
2.2.2.1. Egysejtvizsgálatokok 29
2.2.2.2. Vizuális kiváltott válaszok 29
2.2.3 Elektromos ingerlés 30
2.2.4.Szomatoszenzoros és acusticus ingerlés 30
2.2.4.1. Tactilis ingerlés 30
2.2.4.2. Acusticus ingerlés 30
2.2.5. Regisztrálás 30
2.2.5.1.Egysejttevékenység-regisztrálás 30
2.2.5.2. Vizuálisan és elektromosan kiváltott válaszok regisztrálása 31
3. EREDMÉNYEK 32
3.1. A MINTAVÁLTÁSOS KIVÁLTOTT VÁLASZOK PARAMÉTEREINEK TÉRBELI FREKVENCIA ÉS FÉNYSŰRŰSÉG FÜGGÉSE EMBERBEN 32

3.1.1. Az ember TF hangoltsága 32
3.1.2. Az ember TF hangoltságának luminancia függősége és annak jelentősége 39
3.2. A SULCUS ECTOSYLVIUS ANTERIOR KÖRÜLI VIZUÁLIS AREA NEURONJAINAK TULAJDONSÁGAI 42
3.2.1. Az AEV vizuális neuronjainak ingerspecificitása 44
3.2.2. Az AEV elhelyezkedése és határai 49
3.2.3.Az AEV térbeli frekvencia hangoltsága 50
3.3. A STRIATÁLIS KÉREGBŐL ÉS AZ AEV-BŐL REGISZTRÁLT KIVÁLTOTT VÁLASZOK ÖSSZEHASONLÍTÁSA 56
3.4. A NUCLEUS SUPRAGENICULATUS 60
3.4.1. A nucl.SG vizuális tulajdonságai 63
3.4.2. A nucl.SG neuronjainak modalitás specificitása 65
3.5. A NUCLEUS SUPREGENICULATUS ÉS AZ ANTERIOR ECTOSYLVIUS VIZUÁLIS AREA ÖSSZEHASONLÍTÁSA 67
3.5.1. Vizuális tulajdonságok 69
3.5.2. Multimodalitás 70
3.6. AZ ANTERIOR ECTOSYLVIUS VIZUÁLIS AREA AFFERENTÁCIÓJÁNAK KÉRDÉSE 70
3.6.1. A nucl.suprageniculatus és az AEV elektromos kiváltott válaszainak latenciája 72
3.6.2.Az AEV afferenseinek vezetési sebessége 72
4. AZ EREDMÉNYEK ÖSSZEGZÉSE 75
4.1. ÖSSZEFOGLALÁS 75
4.1.1. A nucl. suprageniculatus és az anterior ectosylvius vizuális area tulajdonságai. 75
4.1.2. A humán mintaváltásos kiváltott válaszok térbeli frekvencia és luminanciaszint függése 76
4.2. AZ EMLŐSÖK MÁSODLAGOS LÁTÓRENDSZERÉNEK SZEREPE 76
5. IRODALOMJEGYZÉK 79

RÖVIDÍTÉSEK

AES	sulcus ectosylvisus anterior
AEV	anterior ectosylvius vizuális area
AEV-IVA	anterior ectosylvius-insularis vizuális area
ALG	gyrus anterolateralis
AMLS	anteromedialis suprasylvius lateralis vizuális area
ALLS	anterolateralis suprasylvius lateralis vizuális area
CB	clare-bishop area
CGL	corpus geniculatum laterale
CGM	corpus geniculatum mediale
CM	nucl. centrum medianum
DLS	dorsalis suprasylvius lateralis vizuális area
GW	geniculate wing
EVA	anterior ectosylvius vizuális area
ESA	sulcus ectosylvius anterior
ESP	sulcus ectosylvius posterior
GL	corpus geniculatum laterale
IP	inferior pulvinar
IPc	inferior pulvinar, pars centralis
IPm	inferior pulvinar, pars medialis
IPp	inferior pulvinar, pars posterior
IVA	insularis vizuális area
IT	inferotemporalis cortex
LGN	corpus geniculatum laterale, pars dorsale
LGNv	corpus geniculatum laterale, pars ventrale
LP	nucl. lateralis posterior
LPi	nucl. lateralis posterior, pars intermedialis
LPl	nucl. lateralis posterior, pars lateralis
LPm	nucl. lateralis posterior, pars medialis
LPα	pulvinar, pars ventralis-lateralis
LS	suprasylvius lateralis vizuális area
MT	middle temporal vizuális area
MIN	medialis interlaminárís magvak
NIM	nucl. intralaminaris thalami
OD	discus opticus

OT	tractus opticus
OX	chiasma opticum
PMLS	posteromedialis suprasylvius loateralis vizuális area
PLLS	posterolateralis suprasylvius loateralis vizuális area
P	nucl. posterior
PO	posterior magcsoport
PS	sulcus suprasylvius posterior vizuális area
PT	pretectum
PUL	nucl. pulvinar
RRZ	pulvinar retino-recipiens zonája
SC	colliculus superior
SG	nucl. limitans-suprageniculatus
SVA	splenialis vizuális area
SsS	sulcus suprasylvius
STS	sulcus supratemporalis
V1	primer vizuális kéreg
V2	secunder vizuális kéreg
V3	tertier vizuális kéreg
VL	nucl. ventralis lateralis
VLS	ventralis lateralis suprasylvius vizuális area
VPM	nucl. ventralis posteromedialis

AC	area centralis
C	kontraszt
DS	irányérzékenységi index (direction sensitivity)
PSTH	peristimulus hisztogramm
PR-VEP	mintaváltásos kiváltott válasz
TF	térbeli frekvencia
VEP	vizuális kiváltott válasz

"...vision involves two parallel processes; one ambient, determining space at large around the body, the other focal which examines detail in small areas of space."
(Trevarthen, 1968)

1. BEVEZETÉS

Az idegrendszer a szenzoros modalitások egyes komponenseit, kvalitásait elkülönült neuronhálózatokon át dolgozza fel. Az első, aki ezt a hypotézist felvetette Mountcastle (1957) volt, aki leírta a párhuzamosan futó, két szomatoszenzoros pályát, a lemniscus medialis és az anterolaterális rendszer pályáit.

A látás esetében az ingerkvalitások elkülönítése nem olyan egyszerű mint a szomatoszenzoros rendszer esetében. Többek között ez is oka annak, hogy a vizuális rendszert illetően a párhuzamos információfeldolgozás elmélete csak az utóbbi három évtizedben vált általánosan elfogadottá. Azóta a *parallel processing*-ként elnevezett elv számos aspektusára derült fény mind a főemlősök (és az ember), mind más fajok, köztük a macskák látórendszerét vizsgálva (Stone és Dreher, 1983).

A párhuzamos információfeldolgozásra utaló kísérleti eredményeket két fő csoportba lehet sorolni. Egyrészt Enroth-Cugell és Robson (1966) illetve Stone és Hoffman (1972) sorolta -Bishop (1933, 1969) úttörő munkájára alapozva- az emlős retinális ganglionsejteket X, Y és W csoportokba. A három neuroncsoport - a későbbiekben részletezett módon - jelentős különbségeket mutat subcorticalis, corticalis projekcióját, axonális vezetési sebességét, receptív mezejét, tüzelési mintázatát tekintve.

Ugyanakkor emlősökben leírták a párhuzamos információfeldolgozás másik lényeges aspektusát is. A retinális ganglionsejtek axonjai ugyanis a corpus geniculatum laterale (CGL) mellett az extragenicularis thalamusba, a colliculus superiorba (SC) és más járulékos magvakba is projiciálnak. A

klasszikus, jól ismert retino-geniculo-striatális rendszer mellett, tehát létezik egy másik, az előzőtől elkülönülten haladó pályarendszer is. A retino-tecto-thalamo-corticalis pálya, melyet Trevarthen idézett művében mint középagyi rendszert írt le főleg az alcsonyabbrendű gerincesek és a ragadozó emlősök látórendszerében játszik jelentős szerepet.

Trevarthen négy pontban foglalta össze a másodlagos vagy középagyi látórendszer tulajdonságait: [1] A perifériás retina döntő fontosságú működésében. [2] Scotópiás fényviszonyok között aktív. [3] Működése emberben nem tudatosul. [4] Feladata a mozgás érzékelés. Ennek a rendszernek a szerepét is átveszi főemlősökben és emberben a thalamo-corticalis, helyesebben geniculo-striatá-lis rendszer.

Mivel a két párhuzamos pályarendszer a különböző szinteken igen szerteágazó kapcsolatban van egymással, nehéz a másodlagos vagy középagyi mechanizmus elkülönült vizsgálata. A disszertáció vizsgálati anyagát nagyrészt a macska egy olyan extrastriatális agykérgi területének, az **anterior ectosylvius vizuális areának (AEV)** (Mucke és mtsai, 1982) a vizsgálata teszi ki, amely jelen tudásunk szerint nem kapcsolódik egyetlen, primer látórendszerhez tartozó struktúrához sem és működése a striatális kéreg irtása után is ép marad, ezért a retino-tecto-extrageniculo-extrastriatális látórendszer tanulmányozásának jó alanya. A terület vizuális és más szenzoros tulajdonságainak elemzése által adatokat kívánunk szolgáltatni az emlősök vizuális információfeldolgozásához.

Kísérleteink másik részében az ember látásának scotópiás körülmények között megnyilvánuló jellegzetességeivel foglalkozunk. Az ember scotópiás körülmények közötti látási funkciói sok hasonlatosságot mutatnak a ragadozók másodlagos látórendszeréhez, hiszen mindkét rendszerben elsősorban a perifériás retina (pálcikák) és a mozgás érzékelése a domináló (Lachenmayr, 1989). Kísérleteinkben megpróbáltuk a scotópiás rendszer térbeli frekvencia érzékenységét és annak fényszint függését meghatározni, illetve összehasonlítani a macskák másodlagos látórendszeréhez tartozó AEV

hasonló tulajdonságaival. Mivel a ragadozók és a főemlősök vizuális információfeldolgozása közt jelentős különbségek vannak, fontosnak tarom, hogy az eredmények ismertetése előtt filogenetikus szempontból összehasonlítsuk azokat.

1.1. A MACSKA, AZ ÚJVILÁGI, AZ ÓVILÁGI MAJMOK ÉS AZ EMBER LÁTÓRENDSZERÉNEK VÁZLATOS ÖSSZEHASONLÍTÁSA

A vizuális kutatások legfontosabb modell-állatai a ragadozó **házimacska** (Felis catus), a félmajom **tupaia** (Tupaia glis), az Óvilági majmok közé tartozó **makákó** fajok (Macaca spp.), az Újvilági majmokhoz sorolt **csuklyásmajom** (Aotus trivirgatus), a **galago** (Galago spp.), a **lemur** (Lemur catta) és más Primates rendbeli fajok. Minden fajban közös, hogy a vizuális agykéreg afferenseit három fő forrásból, a vizuális thalamusból, a vizuális claustrumból és más kérgi területekről kapja. Az alábbiakban megpróbálom a filogenetikus utat követve a vizuális rendszer egyes állomásainak fő eltéréseiket vázolni a fontosabb csoportokban.

1.1.1. A vizuális thalamus

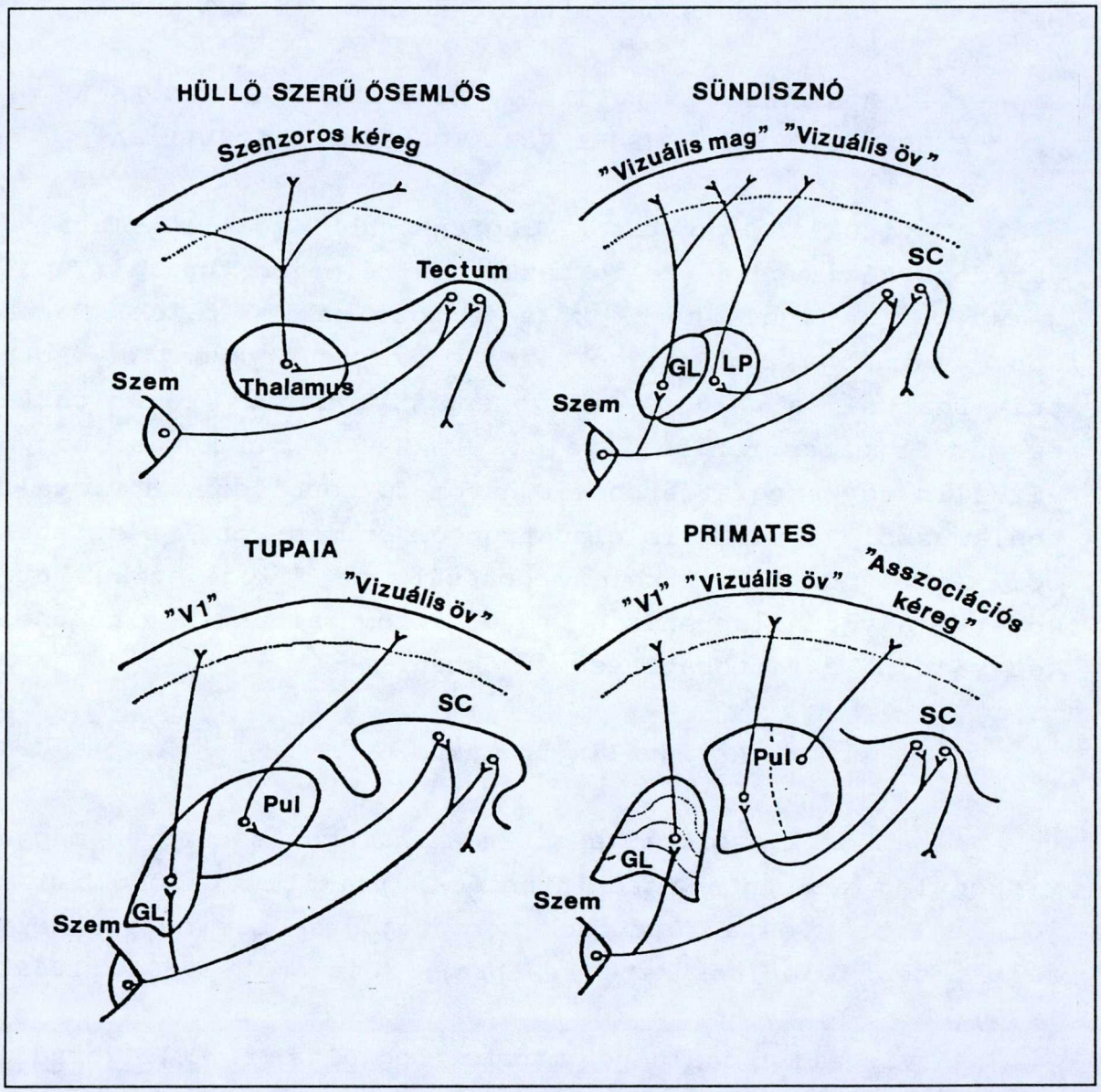
Az emlősök evolúciója során a thalamus szenzoros magjai viszonylag állandónak tekinthetőek, primitív emlősökben is jól fejlettek és a főemlősök törzsfejődése sem befolyásolta jelentősen felépítésüket (1. ábra), (Diamond, 1969a, 1969b, 1979).

A vizuális thalamus magába foglalja a CGL dorzális kiterjedését (továbbiakban CGL), a nucleus medialis intralaminarist (NIM), valamint a posterior magcsoportot (PO), amelyhez tartozik a pulvinar (Pul), a nucleus lateralis posterior (LP), a nucleus limitans-supragenicularus (SG) valamint a nucleus posterior (P) (Mason, 1978)

1.1.1.1.A corpus geniculatum laterale

A CGL az emlősökben a primer látópálya legfontosabb thalamikus átkapcsoló helye, amely a contralateralis vizuá-

lis látótér topografikusan rendezett (retinotópikus) afferenseit kapja. Rétegződése a különböző fajokban részleteiben eltérő módon, de azonos rendező elv szerint található meg.



1. ábra Az emlős thalamus és kapcsolatainak fejlődési vázlata Diamond (1969) alapján módosítva. Az első állomás egy feltételezett faj az emlősök és a hüllők között, a második a primitív (rovarevő) emlősök egy tagja, a harmadik egy újvilági majom (Tupaia glis) és a negyedik egy főemlős (pl. makákó). Az ábrán a szerző pulvinarként azonosítja a thalamus egész posterior magcsoportját.

Macskában 3 fő (A, A1, C) és három alrétegből áll (C1, C2, C3). Az A contralateralis rostjai és az A1 ipsilateralis rostjai kizárólag az A17 és A18 kérgi areákba vetülnek. A contralateralis reprezentációjú C réteg az A17, 18 és 19-be is küld afferenseket. A kissejtes (parvocellularis) C1 (ipsilateralis bemenet), C2 (contralateralis rostok) és C3 (kérdéses, kevert bemenet) rétegek projekciója nem tisztázott. Valószínű, hogy az A17, 18, 19 mellett más kéregrészekbe is vetülnek. Tehát macskában egy igen széles, A17-en kívüli CGL rostprojekciót találunk, ami a többi fent említett fajban nem található meg (Glickstein és mtsai, 1967, Wilson és Cragg, 1967, Niimi és Sprague, 1970).

Ugyanakkor macskában a három retinális ganglionsejttípus jól elkülöníthető a CGL-ben és a különböző rétegek meghatározott arányban tartalmazzák az X, Y és W sejteket. (Bővebben lásd az 1.2.2. pontban).

Újvilági és Óvilági majmokban a rétegződés a macskáétól eltérő jellegű: két kissejtes (parvocellularis) réteg, amely lehet gyengén (újvilági majmok), illetve erősen fejlett, több alrétegre osztott (óvilági majmok - makákó); két nagysejtes, magnocellularis réteg és két gyengén fejlett, változatos megjelenésű felületes réteg. Ezekben a fajokban a funkcionális sejttípusok rétegződése kevésbé tiszta. Lényeges és jól látható különbség azonban a Carnivora macska és a majmok látórendszere között, hogy az utóbbiak CGL-ja kizárólag az elsődleges, striatális látókéregbe (A17) vetül, míg a macskában, mint láttuk, extrastriatális projekciója is megtalálható (Glickstein és mtsai, 1967, Wilson és Cragg, 1967, Niimi és Sprague, 1970).

A Primates, így az ember CGL-ja is hat rétegből áll, amelyekből a négy dorsalisabb a parvocellularis, míg a két ventralisabb a magnocellularis rendszerhez tartozik. Keresztezett, contralateralis rostok az 1., 4., 6. rétegben, ipsilateralis rostok pedig a 2., 3., 5. rétegben végződnek. A Primates CGL a radiatio optica útján kizárólag az elsődleges látókéregbe, az A17-be vetül (Rodieck, 1979). (Bővebben az 1.2.1. pontban.)

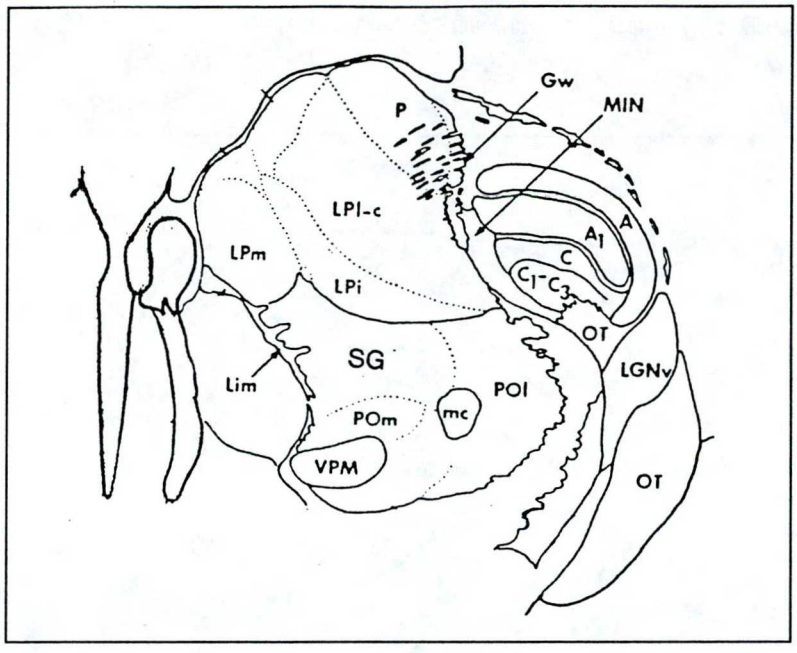
1.1.1.2. A posterior magcsoport

A vizuális thalamus másik legnagyobb struktúrája a posterior magcsoport, amely mind a három faj (macska, csuklyás és rhesus majom) vizuális rendszerében hasonló helyzetet foglal el (Jones, 1985). Egyrészt biztosítja a kapcsolatot a colliculus superior (SC) és a vizuális agykéreg között, másrészt a különböző kérgi areák intracorticalis összeköttetéséhez járul hozzá cortico-thalamo-corticalis utakon keresztül. A filogenezis során ez a struktúra egyre bonyolultabb és nagyobb kiterjedésű lett (Harting és mtsai, 1972)

Macskákban ide tartozik a Pul, a LP lateralis (LPl), intermedialis (LPi) és medialis kiterjedése (LPm), a nucleus limitans-suprageniculatus (SG) valamint a nucleus posterior (P) (2. ábra) (Mason, 1978). A Pul azon része, melyet sokan a CGL-hoz tartozónak vélnek ("geniculate wing") bemenetét a retinából kapja, míg többi része a pretectumból kap rostokat és az A19-be vetül (Berman és Jones, 1982). A LPl corticalis bemenettel rendelkezik, elsősorban az A17 felől és gyakorlatilag az egész vizuális cortexbe vetül. A LPi a SC-ból kap vizuális rostokat és elsősorban a sulcus suprasylvius lateralisba (LS) vetül. A LPm egyes vizsgálatok szerint nem rendelkezik, (Graybiel, 1972, 1973, Heath és Jones, 1971, Hughes, 1980, Updyke, 1981) mások szerint (Benedek és mtsai, 1983) rendelkezik vizuális bemenettel.

Újvilági majmokban a komplex három részre osztható: centralis (IPc), medialis (IPm) és posterior inferior pulvinar (IPp). Az IPm tisztán cortico recipiens, az IPp tisztán tecto recipiens, míg az IPc kevert bemenettel rendelkezik. Kevéssé tisztázott módon, de mindhárom régió a vizuális cortexbe vetül.(Lin és Kaas, 1979)

Makáóban és emberben a Pul két részre osztható: az inferior (IP) és a ventro-lateralis (LPα) pulvinarra. Mindkettő az A17-be vetül és az occipitalis lebenyből kap bemenetet. Az IP ugyanakkor a SC-ból is kap afferenseket. A két rész a látótér két, jól elkülöníthető reprezentációjával rendelkezik (Olszewszki, 1952).



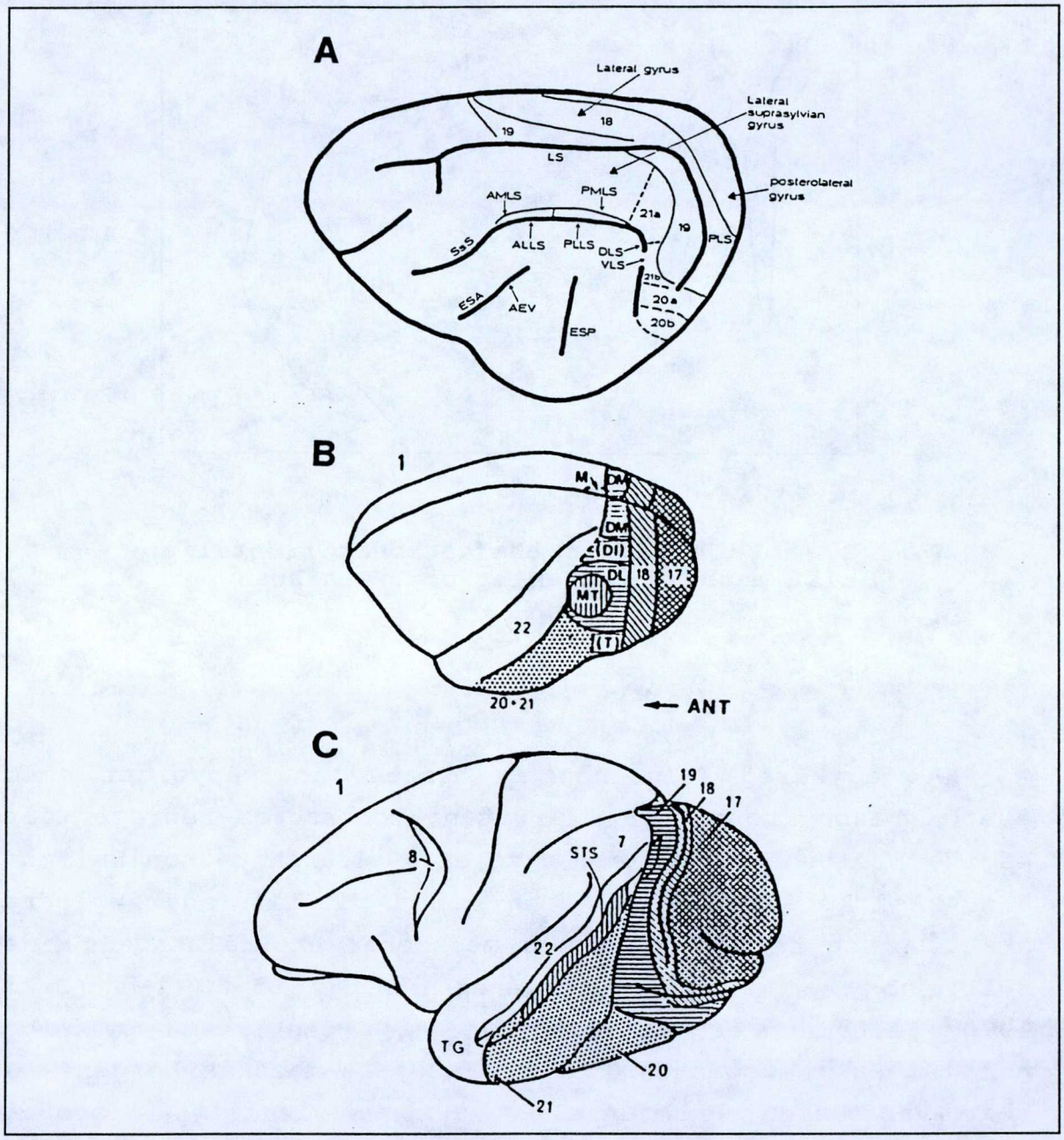
2. ábra A macska thalamusának frontális síkú metszete az anterior 7.2 síkban.

1.1.2. Agykéreg

Az agykéreg felszínén az összes tanulmányozott emlős esetén bizonyították mára a retina többszörös reprezentáltságát. Elektrofiziológiai, cyto és myeloarchitectonikai módszerekkel különítették el a ma ismert vizuális agykérgi areákat. Az egyre kifinomultabb módszerek használatával kiderült, hogy a makákó agykérgének mintegy 55-60 %-a (Zeki, 1970, Fellemann és Van Essen, 1991), a csuklyásmajom kérgének 40 %-a (Newsome és Allman, 1980), a macskák kérgének 30 %-a (Van Essen és Maunsell, 1980) a vizuális információ feldolgozásával foglalkozik. Ugyanakkor a striatalis, tehát primer látókéreg (V1) aránya makákóban 10 %, macskában 12 %, emberben azonban csak 2.5 %-a a kéreg felszínének. (Megjegyzendő azonban, hogy ez a 2.5 % abszolút értékben csaknem háromszorosa a makákóénak.)

Macskában eddig mintegy 14-17 látótér reprezentációt találtak a kéreg felszínén (lásd az 1.2.2.pontot). Ugyancsak többszörös reprezentációt találtak a csuklyásmajomban (17

leírt terület) és a makákóban is (32 elkülönült vizuális terület) (3. ábra).



3. ábra A macska (A), egy újvilági (csuklyásmajom) (B) és egy óvilági majom (makákó) (C) vizuális kérgi területei. Módosítva Creutzfeldt, 1985 és Fellemann, Van Essen, 1991 alapján.

Emberben eddig mintegy húsz vizuális területet írtak le (DeYoe és Van Essen, 1988, Livingstone és Hubel, 1988), de semmi nem indokolja, hogy a listát véglegesnek tekintsük.

Ezek a területek különböznek a vizuális információ transzformálásának szintjében. Tartalmazhatják a látott tér szigorú, pontról pontra történő, retinotópikus leképezését (elsőrendű transzformáció), vagy más, pont-vonal, vonal-vonal (másodrendű transzformáció) illetve kevert reprezentációjuk is lehet. Közös tulajdonságuk a receptív mező bizonyos régiójának túlreprezentáltsága, ami azt jelenti, hogy egyenlő nagyságú területek a látótérben nem egyenlő méretű idegi struktúrákba vetülnek. Általában a látótér központi része (fovea-, vagy macskák esetében area centralis) nagyobb területre vetül mint a perifériás részek.

1.2. A PÁRHUZAMOS INFORMÁCIÓFELDOLGOZÁS EMBERBEN ÉS MACSKÁBAN

Hubel és Wiesel (1962, 1965, 1969) eredeti elképzelése szerint az információ a területek soros kapcsoltsága által egyre magasabb hierarchikus szintre kerülne. Az információfeldolgozás ezen láncolatában helyetfoglaló sejtek egyre specifikusabbak, azaz az inger egyre sajátosabb vonásaira reagálnak. Az elmélet alapját az egyszerű, komplex, alacsonyabb és magasabbrendű hyperkomplex neuronok felismerése adta.

Meddig fokozható ez a hierarchia? Továbbvezetve a gondolatmenetet a végállomás egy olyan neuron lenne amelynek specificitása olyan nagyfokú, hogy csak egy bizonyos dolog érzékeléséért - egy meghatározott tárgy vagy személy, például a "*nagymama*" felismeréséért - felelős ("*grandmother cell*") (Kandel és Schwartz, 1988). Ilyen alapon azonban nem rendelkeznénk megfelelő számú neuronnal az összes elénk kerülő dolog felismerésére. Ugyanakkor a kérdéses neuron pusztulása egyben az illető tárgy vagy személy "elfelejtését" is jelentené. Ellene szól a soros elméletnek a területek közti nagyfokú reciprocitás is.

Tankönyvi adat, hogy az első, aki klinikai adatok alapján a hierarchikus feldolgozás érvényességét megkérdőjelezte Sigmund Freud (1891) volt, amikor bevezette az *agnosia* fogalmát. Ezen betegségben szenvedők nem képesek bizonyos

dolgokat felismerni, de ennek oka nem szenzoros deficit, hanem a látott kép komponenseinek összekombinálására való képtelenség. Egymástól függetlenül lehet jelen például egyazon betegben intakt forma és alaklátás és szerzett színvakság.

Tehát egyrészt bizonyítékok vannak az egymást követő szintek hierarchikus rendjére (pl. egyszerű, komplex, hypercomplex neuronok), másrészt semmi nem indokolja, hogy a fenti hierarchikus rendszer kizárólag sorosan kapcsolt területekből állna.

1.2.1. Az ember vizuális rendszerének vázlata

A párhuzamos információfeldolgozást alátámasztó másik jelenségcsoport élettani és anatómiai kísérletekből ered. Trevarthen (1962, 1968), elsőként citált művében hasítottagyú majmokat vizsgálva leírja a középagy felé, pontosabban a SC felé haladó retinális rostokat. Ezek a rostok, és rajtuk keresztül a *középagyi csatorna* a perifériás, "*környezeti*" (ambient) látásért, míg az *előagyi mechanizmus* elsősorban a centrális, "*fokális*" (focal) látásért lenne felelős. A középagyi csatorna valószínüleg a nem emlős gerincesekben és az alacsonyabbrendű emlősökben, főleg a madarakban fontosabb szerepet játszik mint a magasabbrendűekben. A SC legfontosabb szerepe főemlősökben valószínüleg a figyelem középpontjába került tárgy fixálására korlátozódik (Schiller, 1964).

Újabb kutatások majmokban azt találták, hogy az A17-es area, azaz a primer látókéreg jelentős hányada a látótér perifériás elemeiért felelős. Ez alátámasztja azt, hogy a középagyi mechanizmus Primates fajokban nem játszik közvetlen szerepet a vizuális érzékelésben, feladatát a geniculostriatális rendszer átveszi.

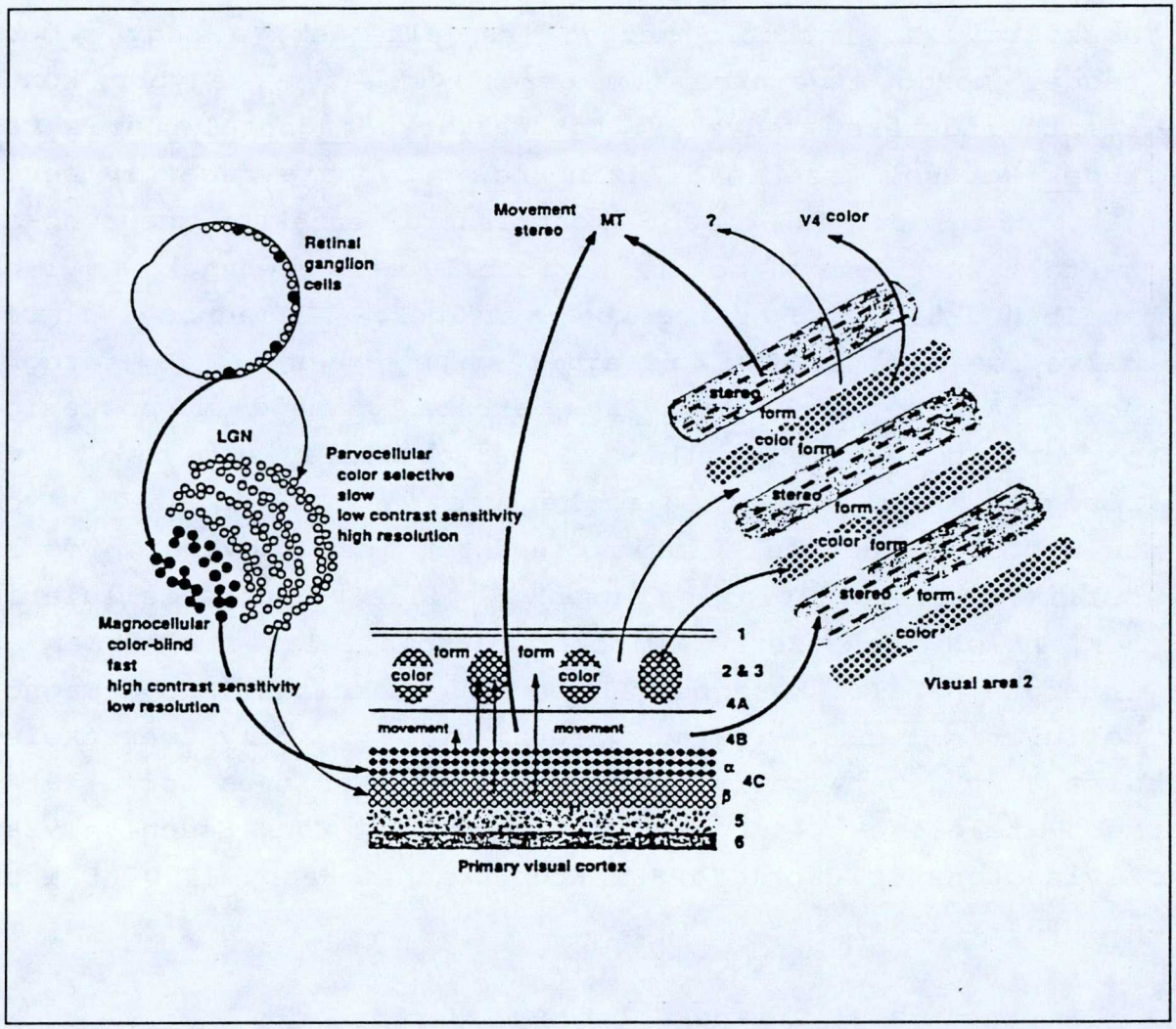
Emberben és főemlősökben tehát a geniculo-corticalis rendszer az amely a vizuális érzékelésben, a látásban közvetlenül részt vesz. Az információ szegregálódása már a CGL szintjén világosan látszik, hiszen a 2 ventralis magnocellularis és 4 dorsalis parvocellularis réteg jelentős különbségeket mutat anatómiailag és élettanilag is. A parvo-

cellularis rétegek érzékenyek az ingerlő fény hullámhosszára, kis receptív mezővel rendelkeznek, a nagy sebességgel mozgó ingerekre nem érzékenyek és a nagyobb kontrasztú ingereket kedvelik. Ugyanakkor a magnocellularis rétegek kevésbé érzékenyek színekre, nagyobb a receptív mezejük, mozgásra és kisebb kontrasztra érzékeny neuronokat tartalmaznak. A magno és parvocellularis rétegek a V1-es areában különböző rétegekbe vetülnek. A magnocellularis pálya sejtjei a 4Cα rétegbe, majd onnan a 4B rétegbe projiciálnak, innen a V2-es areába , majd a posterioparietalis kéregbe vetülnek. A parvocellularis sejtek a 4Cß rétegbe, majd a 2-es, 3-as rétegbe és a V2-es areába vetülnek. A parvocellularis rendszer két további részre oszlik, parvocellularis "*blob*" , illetve parvocellularis "*interblob*" rendszerre. Mindkét parvocellularis rendszer az inferotemporális kéregbe (IT) vetül. Funkcionálisan a magnocellularis rendszer a mozgásérzékelésért, mélységérzékelésért, míg a parvocellularis rendszerek a szín és forma látásért felelősek (4. ábra). (Deyoe és Van Essen, 1988, Livingstone és Hubel, 1988, Krubitzer és Kaas, 1990, Baizer és mtsai, 1991)

1.2.2. A macska látórendszerének információfeldolgozása

Ma úgy tűnik, hogy legalább három, jól definiált funkcionális pálya ered a macskák retinájából, amelyek aztán elkülönülten vetülnek a CGL különböző rétegeibe, illetve a különböző kérgi területekre.

A retinális és CGL sejtek három csoportjának tulajdonságait Stone és mtsai (1979) foglalták össze (5. ábra). Mint az ábrából kitűnik a három neurontípus jelentős különbségeket mutat. Nem egyforma a három ganglionsejttípus subcorticalis projekciója sem. Az X sejtek a CGL-be, az Y sejtek a CGL-be és a SC-ba is, a W sejtek a SC-ba és kisebb részben a pretectumba vetülnek. Fontos megfigyelés, hogy a SC 90 százalékban W, 10 százalékban Y sejtes bemenetet kap.



4. ábra A főemlősök vizuális rendszerének szegregálódása (Livingstone és Hubel, 1988 alapján módosítva).Vastag nyilak: magnocelluláris, vékony nyilak: parvocelluláris pályák.

Eltérések vannak a három csoport corticalis céljait tekintve is. Az X sejtek szinte kizárólag az A17-be vetülnek. Az Y sejtek az A17, 18 és 19 területekre is projiciálnak. A W sejtek legnagyobbrészt az A19 területhez küldenek axonokat. Összegezve, habár egy bizonyos neurontípus több területre is vetül, az A17 fő inputját az X, az A18-ét az Y és az A19 terület bemenetét a W sejtek alkotják. Az Y és W neuronok adják az extrastriatális cortex kizárólagos afferentációját (Stone és mtsai, 1979).

	NEURONTÍPUS		
	X	**Y**	**W**
TULAJDONSÁG			
Neuron soma nagysága	15-20 μm	20-25 μm	15 μm-ig
Neuron axon átmérő	2-3 μm	4-6 μm	0,5-2 μm
Elhelyezkedés a retinán	a.centralis	periféria	a.centralis
Arányuk a retinán	40-80 %	10 %	10-50 %
Receptív mező nagysága	kicsi	nagy	nagy
Axonális ingerületvezetési sebesség	15-23 m/s	30-40 m/s	2-18 m/s
Projekció	CGL 1,2 (3,4,5,6) A17	CGL 1,2, SC A18, extrastriatális cortex	SC Pretectum A19,

5. ábra Emlős retina ganglionsejtek tulajdonságai Stone és mtsai, 1979 alapján módosítva.

Az extragenicularis thalamus, mint már az 1.1.1.2 pontban láttuk fontos szerepet játszik a látásban. Macskákban ez a terület a legfontosabb átkapcsoló állomása a CGL-t elkerülő, pretectalis és tectalis utaknak, amelyek így a geniculo-striatális rostokhoz képest egy másodlagos kapcsolatot alkotnak a retina és a cortex között.

Függetlenül attól, hogy már mintegy 15 éve tudjuk, hogy a látott tér többszörös reprezentációjú a macska cortexén, a vizuális területek pontos számát ma sem ismerjük.

Az A17, vagy V1 macskában (is) a legnagyobb területű vizuális area, az agyféltekék posterio-mediális részén található. Előlről és oldalról határolja az A18 (V2), medialisan a sulcus splenius mélyén az area prostriata, hátulról pedig az A20 veszi körül. Az A18-tól lateralisan található

az A19 (V3). Macskában mindkettő egy-egy látótér-reprezentációval rendelkezik és megfelelnek a secunder illetve tertier látóterületnek (V2 és V3). A V1, V2 és V3 közös tulajdonsága a látótér centrális részének túlreprezentáltsága, ami egyben a területek szerepére is utal. Ellentétben az A17 pontról-pontra történő, elsőrendű leképezésével az A18 és A19 másodrendű leképezéssel rendelkezik, ami azt jelenti, hogy a szomszédos retinális pontok nem egymás melletti pontokra vetülnek az agykéregben (Tusa és mtsai, 1979, Tusa és Palmer, 1980). Az LS mentén található, összesen hat látótér-reprezentáció jelentősen különbözik egymástól. Elnevezésüket a sulcus suprasylvius lateralis menti elhelyezkedésük adta (Palmer, 1978): anteromedialis- (AMLS), anterolateralis- (ALLS), posteromedialis- (PMLS) posterolateralis- (PLLS), dorsalis- (DLS) és ventralis- (VLS) suprasylvius areák. A leképezés ezeken a területeken elsőrendű (AMLS, ALLS) illetve másodrendű (VLS, DLS, PMLS, PLLS). Tusa és Palmer (1980) írta le az A20 és A21 mentén található négy leképezést. Ennek jellege az A20a esetén elsőrendű, míg az A20b, A21a és A21b esetén kevert. Kalia és Whitteridge (1973) írták le a sulcus splenius mélyén fekvő splenialis vizualis areát (SVA). Egy hasonló területet találtak a gyrus cynguli mentén (Rosenquist, 1985), valamint az A7 és a gyrus anterolateralis mentén.

Végül a legutóbb leírt vizuális terület az **anterior ectosylvius vizuális area vagy AEV** (Mucke és mtsai, 1982, 1988) illetve másnéven EVA (Olson és Graybiel, 1981, 1983) és az insularis vizuális area (IVA) (Benedek és mtsai, 1986, 1988).

A fent felsorolt struktúrákon át az információ áramlásának elvileg több lehetősége is van. Az első elmélet a tisztán soros hipotézis (6.a. ábra) (Hubel és Wiesel, 1962), amelyben mindenegyes area az információt egy hierarchikus rendben alatta állótól kapja és egy magasabb szinten állónak továbbítja. Az ezzel ellentétes pólust a tisztán parallel kapcsolatokat tartalmazó párhuzamos modell képviseli (6.b. ábra) (Raczkovski, Rosenquist, 1981). Eszerint, mivel az összes vizuális kérgi terület kap információt a CGL felől

(kivéve az elmélet alkotásakor még ismeretlen AEV-IVA tengelyt), az összes terület primer vizuális areának tekinthető és így nincs köztük alá- és fölérendeltségi viszony. Ennek az AEV ismerete előtt sem volt nagy a valószínűsége, hiszen az egyes területeket a CGL-el összkötő kapcsolatok nem egyforma denzitásúak és fontosságúak. Több, A17-en kívüli vizuális terület afferenseit inkább az extrageniculáris thalamusból kapja mint a CGL-ből. Valószínű tehát, hogy a legjobban a soros és párhuzamos elmélet együttesen írja le a macskák látórendszerét (6.c. ábra).

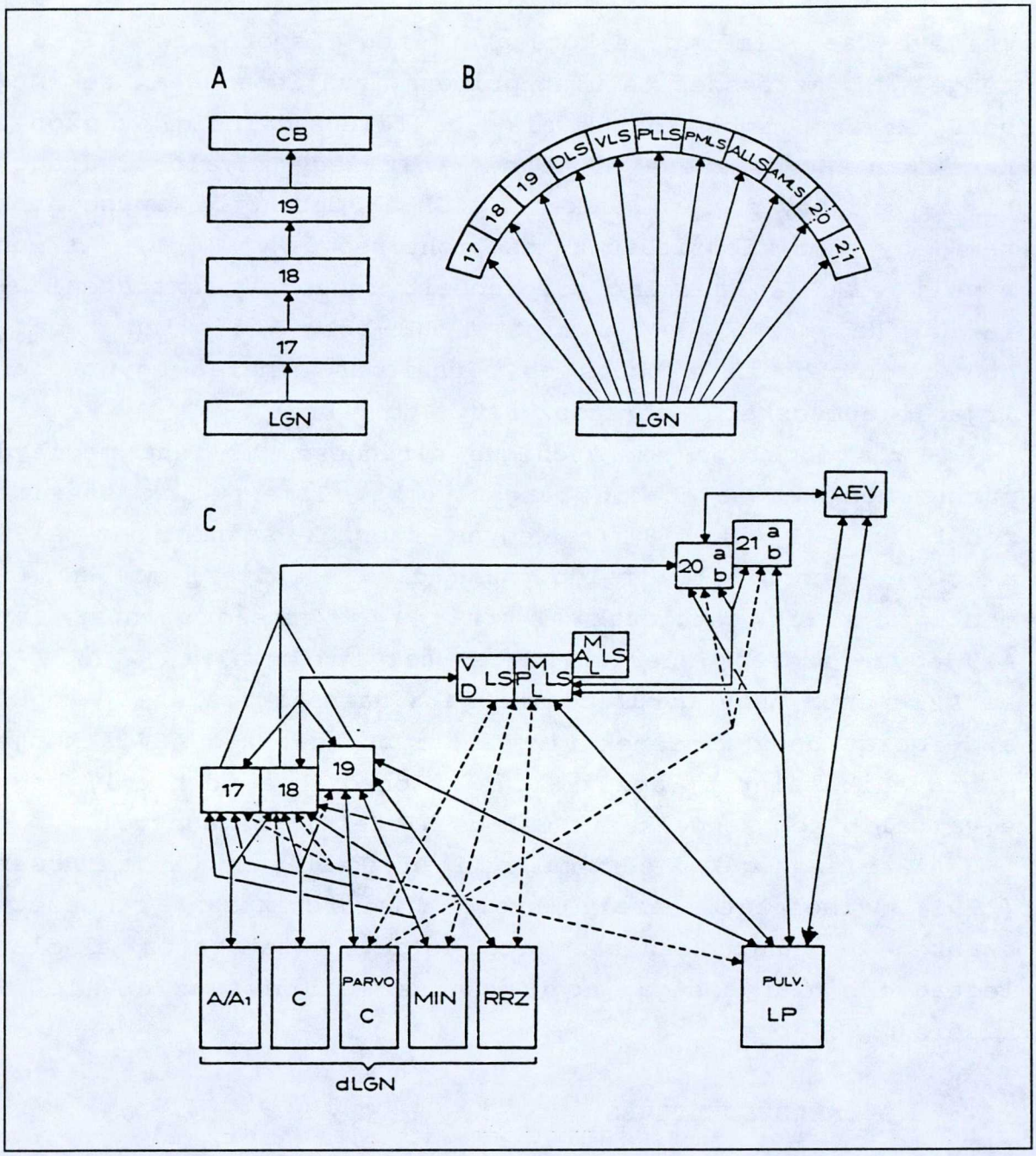
Ez a modell a hierarchikus elrendezés mellett meglévő párhuzamos kapcsolatokat hangsúlyozza. Ismereteink szerint tehát az A17 és A18 (és egyes szerzők szerint az A19) alkotja a corticalis feldolgozás első szintjét, míg az LS menti vizuális területek alkotnák a következő szintet (az A19 egyes szerzők szerint köztes helyet foglal el). Az A20 és A21 menti négy terület alkotja a harmadik szintet, végül a dolgozat nagy részének vizsgálati anyagát adó AEV alkotja a negyedik szintet, amely abban különbözik a többitől, hogy egyáltalán nem rendelkezik CGL és V1 felőli bemenettel.

A teljesség kedvéért megemlítjük Fellemann és Van Essen (1991) elméletét, amely nyolc hierarchikusan rendezett szinten tizenhat területet fog össze. A tetszetős elmélet legnagyobb hiányossága, hogy nem vesz tudomást az AEV létezéséről (7. ábra).

1.3. KÉRDÉSFELTEVÉS

Mint a fentiekből kiderült, a meglévő különbségek ellenére az emlősök látórendszere sok hasonlóságot mutat minden eddig tanulmányozott fajban. Mivel a macskában igen jól elkülöníthető párhuzamos pályákat találunk, a nem Primates fajok közül ez a faj az, amely a látórendszer felépítésének tanulmányozásából - szerencsétlenségére - leginkább kiveszi szerepét.

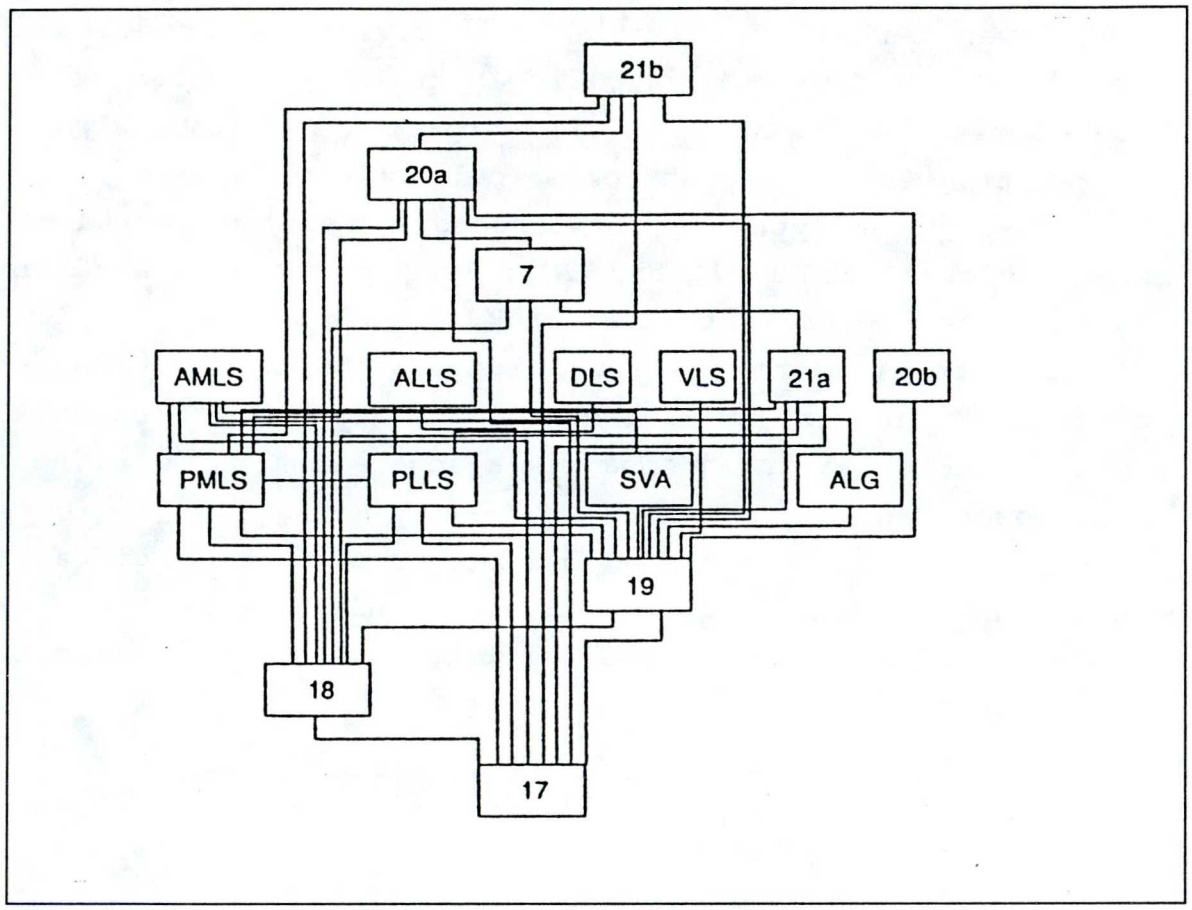
Kísérleteink első részében az 1980-as évek elején felfedezett vizuális területtel, az AEV-vel és IVA-val foglalkoztunk.



6. ábra A macska vizuális corticalis területeinek hierarchiája. A. Soros elmélet, melyben minden egyes terület hierarchikusan magasabb szinten van. B. Parallel hipotézis, melyben az összes area azonos szinten van. C. Soros-párhuzamos elmélet. (Orban, G.A., 1984 alapján módosítva)

Ez a terület azért érdemel különleges figyelmet, mert mai ismereteink szerint ez az egyetlen vizuális area a macska cortexén, amely bemenetét kizárólag az extrageniculo-

extrastriatális rendszeren át kapja. Ez az oka annak, hogy a terület a másodlagos látórendszer vizsgálatára igen alkalmas.



7.ábra A macska vizuális corticalis területeinek hierarchiája Felleman és Van Essen, 1991 alapján. A 6.C ábra elméletének alternatívája. Az AEV nincs az ábrán feltüntetve!

1.3.1. Állatkísérletek.

Meg kívántuk vizsgálni az AEV subcorticalis kapcsolatait. Milyen rostok által, honnan kap vizuális bemenetet az AEV? Ennek megválaszolására a rostok vezetési sebessége alapján kategórizáltuk az AEV vizuális bemenetét.

Milyen élettani tulajdonságokkal rendelkezik az AEV illetve a vele szoros kapcsolatban lévő subcorticalis területek? Mikroelektródás kísérletek során térképeztük föl a neuronok receptív mezejét és annak struktúráját.

Milyen térbeli frekvencia szelektivitással rendelkezik a terület? Mezőpotenciálokat regisztráltunk a kéregből a terület térbeli frekvencia (TF) hangoltság, fényviszony és kontrasztfüggésének meghatározása céljából.

Van-é valamilyen törvényszerűség a neuronok területen belüli eloszlását illetően? A sulcus menti fényérzékeny neuronok elhelyezkedését vizsgáltuk.

Az itt található fényérzékeny neuronok mutatnak-é hetrerogenitást, vagy azonos populációhoz tartoznak? Elektrofiziológiai tulajdonságaik alapján végeztük el a neuronok besorolását.

Milyen az információ áramlásának iránya az AEV és a fő thalamikus bemenetet adó nucl. suprageniculatus között? A két területről elvezetett, elektromosan kiváltott válaszok latenciáit mértük.

Mindezek alapján az AEV és ezen keresztül az extrageniculo-extrastriatális látórendszer feladatának meghatározására tettünk kísérletet.

1.3.2. Emberkísérletek

Kísérleteink másik részét a humán vizuális kiváltott válasz (VEP) vizsgálatok alkották. Elsőként VEP-kat a macska A17-es kérgéről regisztráltunk. Eredményeink a TF hangoltságot illetően meglepően egyeztek azokkal az eredményekkel, amelyeket Sáry Gyula munkatársunk rhesus majmokon regisztrált Leuvenben (nem publikált adatok). Felvetődött a kérdés, hogy a macska, a majom és az ember TF függése hogyan viszonyul egymáshoz, illetve, hogy a fényviszonyok, a kontraszt változtatása hogyan befolyásolja azt. Másrészt a humán scotópiás rendszer -tulajdonságait, szerepét tekintve- közel áll a macska-kísérletekben vizsgált másodlagos látórendszerhez. Ezen állítás alátámasztását szolgálták a humán vizuális kiváltott válasz kísérletek.

2. MÓDSZEREK

2.1. HUMÁN KÍSÉRLETEK

2.1.1. Ingerlés és regisztrálás

A vizuális inger egy TV képernyőn generált fekete-fehér függőleges csíkozat volt. A minta a jobb szem látómezejének középső nyolc fokát foglalta el. A minta átlagos fénysűrűségét 117 és $3*10^{-4}$ cd/m^2 között változtattuk. A kontraszt (C) 75% volt ($C = (L_{max}-L_{min})/(L_{max}+L_{min})$, ahol L_{max} a világos csíkok, míg L_{min} a sötét csíkok fénysűrűsége). A mintaváltási frekvencia 1.2 Hz volt. A bal szem monokuláris ingerlését alkalmaztuk. A kísérletben résztvevő személyeket felkértük, hogy a képernyő közepén elhelyezett 15 szögperces nagyságú vörös foltot fixálják. Közönséges AgCl EEG regisztráló elektródokat használtunk, melyeket 2.5 cm-re az inion fölött rögzítettünk. A föld a nasion fölött, míg a referencia elektród a jobb fülcimpán volt. Az elektródok ellenállása 5 kOhm alatt volt. A felvételeket egy standard EEG készülékkel, a 0.5 - 70 Hz frekvencia-sávban regisztráltuk. Minden esetben 100 választ átlagoltunk; az analízis ideje 500 msec volt. A retinális megvilágítást 117 és $3*10^{-4}$ cd/m^2 között, nyolc lépésben változtattuk neutrális szürke szűrők segítségével. A szükséges adaptáció miatt minimum 10 perc szünetet tartottunk két egymás után következő fényszint között (Zihl and Kerkhoff, 1990). A minta térbeli frekvenciáját (TF) 0.1 és 12 ciklus per látószög-fok (c/d) között mikrokomputer segítségével, pszeudorandom módon változtattuk.

2.1.2. Kísérleti személyek

Hat egészséges felnőtt vett részt önkéntesen kísérleteinkben (2 nő, 4 férfi). Koruk 24 és 27 év között váltakozott, átlagosan 25 évvel. A kísérleti személyek emmetrópok

SZTE Egyetemi Könyvtár SZEGED 14.

voltak korrekcióval (2) illetve anélkül (4). Mindegyikük egyes vizussal rendelkezett. A kísérleti alanyok bármikor visszaléphettek a kísérletektől.

2.1.3 Adatfeldolgozás

A mintaváltásos vizuális kiváltott válaszok (pattern-reversal visual evoked potentials = PR-VEPs) latenciáját az N75, P100 és N145 komponenséknél mértük, amplitúdójukat pedig az N75-P100 és a P100-N145 csúcsok közötti feszültségkülönbség szolgáltatta. Az N75 komponenst mint az első nagy negativitást, a P100 komponenst mint a fő pozitív hullámot, az N145-öt pedig mint a második nagy negatív hullámot azonosítottuk. A különböző PR-VEP komponensek nagy interindividuális variációja miatt az amplitúdókat és a latenciákat is a maximális luminancia szinten, a minimális TF-val nyert válasz százalékában fejeztük ki. Statisztikai feldolgozásra egymintás varianciaanalízist használtunk. Szignifikánsnak tekintettük az eredményt, ha a valószínűségi változó (P) kisebb volt 0.05-nél. A varianciaanalízist a Statistical Graphics System, "Statgrafics" software csomaggal végeztük.

2.2. ÁLLATKÍSÉRLETES MÓDSZEREK

2.2.1 Műtéti metodika

Kísérleteinket felnőtt, mindkét nemből származó 2.5-3.5 kg súlyú macskákon végeztük. Az állatokat a műtét elején 30 mg/kg-os dózisú, intramuscularisan beadott ketamin hydrochloriddal (Calypsol) elaltattuk. A vena femoralist kanüláltuk, majd a tracheát felmetszve abba is kanült vezettünk. Ezután a sebszéleket és a később nyomásnak kitett részeket, azaz a külső hallójáratokat, a szájpadot, a szemkörnyéket Lidocainnal infiltrálva érzéstelenítettük, majd az állatok fejét Kopf féle stereotaxikus fejtartóban rögzítettük a füljáratok, a maxilla és az arcus zygomaticus kitámasztásával.

Az állatokat gallamin thyethiodid (Flaxedil, 20 mg/ml) intravénás injektálásával, a harántcsíkolt izmok bénítása által immobilizáltuk, majd kisállat lélegeztető gépre kapcsoltuk. A lélegeztetés percenként 16-os légzésszámmal, szobalevegővel folyt úgy, hogy a kilélegzett levegő CO_2 szintjét mértük (Datex, Normocap CO_2 Monitor) és 3.8-4.2 % közti értéken tartottuk. A vénás kanülön át izotóniás, 0.5 %-os Na-lactátot, 6 %-os dextránt, 40 %-os glükózt és 20 ml-nyi gallamint tartalmazó oldatot adtunk 3-4 ml/óra sebességgel. Közvetlenül a kísérlet megkezdése után a macskáknak 5 mg dexamethasonumot (Organon) adtunk intravénásan. Ezután az atlas hátsó ívét és a nyakszirtcsont hátsó kerületét összekötő kötőszöveti lemezt, a membrana atlantooccipitalis posteriort átszúrva, a cysterna magnát megnyitottuk és a liquort lebocsájtottuk. Az állatok testhőmérsékletét a rectumba juttatott hőmérővel ellenőriztük és termosztáttal szabályozott fűtőpárna segitségével 37-38 ^{o}C-on tartottuk. Az altatott állapotot a frontalis, illetve az occipitalis lebeny fölé helyezett csavar-elektródok illetve a regisztrálásra használt üvegelektród jeleinek EEG sávban való erősítésével ellenőriztük és szükség esetén pentobarbital (Nembuthal, 10 mg/ml) iv. alkalmazásával tartottuk fönn.

Az immobilizálás után a vizsgálandó szembe athropinos (1 %), majd noradrenalinos szemcseppeket csepegtettünk. A cornea irritációját helyi érzéstelenitő szemcsepp (Obucain) alkalmazásával kerültük el. Monoculáris ingerlés esetén a másik szemet a kisérlet egész ideje alatt fedve tartottuk. A vizsgált szem fókuszpontjától 100 illetve 57 cm-re egy hátulról megvilágított, homogén fényű ernyőt helyeztünk el.

A kisérlet kezdetén erre az ernyőre száloptika segitségével kivetítettük a szem fundusát, majd az ernyőn berajzoltuk a vakfolt helyét, a főbb ereket és meghatároztuk az area centralis (AC) közepét (Bishop, Kozak és Vakkur, 1962). A koponyát fedő lágy részek eltávolítása után a műtét következő lépése a craniotómia volt. A koponyafedő eltávolítása után felnyitottuk a dura matert. Az agy felszínét a kiszáradástól 2.5 %-os, Ringer oldatban felfőzött agar-agarral óvtuk.

A kisérletek végén az állatokat Nembuthallal túlaltattuk. Az anatómiai feldolgozáshoz az állatokat fiziológiás sóoldattal (1000ml), majd 4 %-os formalinnal (1000 ml) transcardiálisan perfundáltuk. Az agy megfelelő részeiből 60 μm-es vastagságú metszeteket készítettünk, majd fixálás és festés után rekonstruáltuk a penetrációk és az egyes sejtek helyét. Az anatómiai feldolgozáshoz neutrálvörössel festettük a metszeteket. A SG helyének pontosabb meghatározásához kolinészteráz festést is alkalmaztunk (Hardy és mtsai, 1976).

2.2.2. A vizuális ingerlés.

2.2.2.1. Egysejtvizsgálatok

Az állat elé helyezett 1 m * 1.2 m nagyságú ernyőt mintegy 5-10 cd/m^2 fénysűrűségű homogén háttérfénnyel világítottuk meg. Erre az ernyőre diavetítő segítségével különböző méretű (6^o x 1.5^o; 1.5^o x 0.5^o) téglalap alakú fényjeleket vetítettünk. Ezek fénysűrűsége a háttérének mintegy tízszerese, azaz 100 cd/m^2 körüli volt. Ezeket a fényjeleket komputer segítségével az ernyőn különböző sebességekkel (20^o/sec, 200^o/sec) és irányokban mozgattuk. A jelek periódikus mozgásának kiinduló és végpontja minden esetben az ernyőn, tehát az állatok által észlelt téren kívülre esett.

A neuronok elektromos aktivitását mikrokomputer (Videoton, TVC) segítségével mértük és regisztráltuk, a fényingerek mozgásával korrelációban. A későbbi feldolgozáshoz az adatokat peristimulus hisztogrammokként (PSTH) számítógépes lemezen tároltuk. A neuronok elektromos aktivitását a kisérlet alatt oszcilloszkópon és hangszórón figyeltük.

2.2.2.2. Vizuális kiváltott válaszok

Az állat bal szemének fundusát a fent már leírt módon vázoltuk az állat szeme elé 57 cm-re helyezett ernyőre, ezután a rajz alapján meghatároztuk az AC helyét. Az ernyőt

ezután a humán kísérleteknél is használt TV képernyővel helyettesítettük, ügyelve arra, hogy a képernyő közepe az AC-ra vetüljön. A képernyőn függőleges sötét-világos csíkozatot generáltunk, melynek paramétereit a humán kísérleteknél leírt módon szabályoztuk. A minta TF-ját 0.025 és 2 c/d között, a fénysűrűséget 117 és 0.02 cd/m2 között változtattuk. A minta kontrasztja- ha nem jelöljük másképp- 75 %. A tulajdonképpeni ingert a fekete-fehér csíkok periódikus egymásba konvertálódása jelentette. A mintaváltási frekvencia itt is 1.2 Hz volt.

2.2.3 Elektromos ingerlés

Az elektromos ingerlésre bipoláris koncentrikus (Leszlauer, Budapest), valamint házi készítésű nem koncentrikus bipoláris elektródákat használtunk. Az ingerlő négyszögjelek 0.1 ms széles, 0.02-1.5 mA áramerősségűek voltak.

2.2.4. Szomatoszenzoros és acusticus ingerlés

2.2.4.1. Tactilis ingerlés

Szomatoszenzoros ingerlésre a test és a végtagok szőrzetének műanyag pálcával történt nyomogatását, borzolását, simogatását, a bajusszőrzet hajlítását használtuk.

2.2.4.2. Acusticus ingerlés

Hangingerlésre természetes zajokat (tapsolás, miákolás, csettintgetés) illetve 80 dB erősségű kattanó hangokat használtunk.

2.2.5. Regisztrálás

2.2.5.1. Egysejttevékenység-regisztrálás

A vizsgálatok során extracelluláris egysejtaktivitást regisztráltunk. Ehhez egycsövű, 1 M-os NaCl-dal töltött

üvegelektródokat használtunk, melyek 7 μm vastag szénszálat tartalmaztak. Hegyüket sztereo-mikroszkóp alatt vágtuk le. Az elektródok ellenállása 0.6-2,0 MΩ között mozgott. A jeleket 30-3000 Hz között erősítettük. Az elektromos jeleket erősítőn keresztül oszcilloszkópra és hangszóróra vittük és mikrokomputer segítségével regisztráltuk, szükség esetén kinyomtattuk. Az agykéregbe Narishige, illetve Kopf féle mikromanipulátorral hatoltunk be. Az egyes penetrációk helyét az agyfelszínről készült vázlaton bejelöltük, a sikeres penetrációk után az elektródok helyét utólagos elektromos lézióval megjelöltük (80-100 V, 20-30 s), az anatómiai feldolgozás után a sejtek elhelyezkedését meghatároztuk.

2.2.5.2. Vizuálisan és elektromosan kiváltott válaszok regisztrálása

A kiváltott mező-potenciálok (field-potentials) regisztrálását házilag készített, 1 M NaCl-dal és 50-100 μm átmérőjű acélszállal töltött üvegelektródával végeztük. Az elektródok ellenállása 500 kOhm alatt volt. A kapott válaszokat a 3.0-100 Hz sávban erősítettük és az egysejtregisztráláshoz hasonló módon tároltuk és analizáltuk.

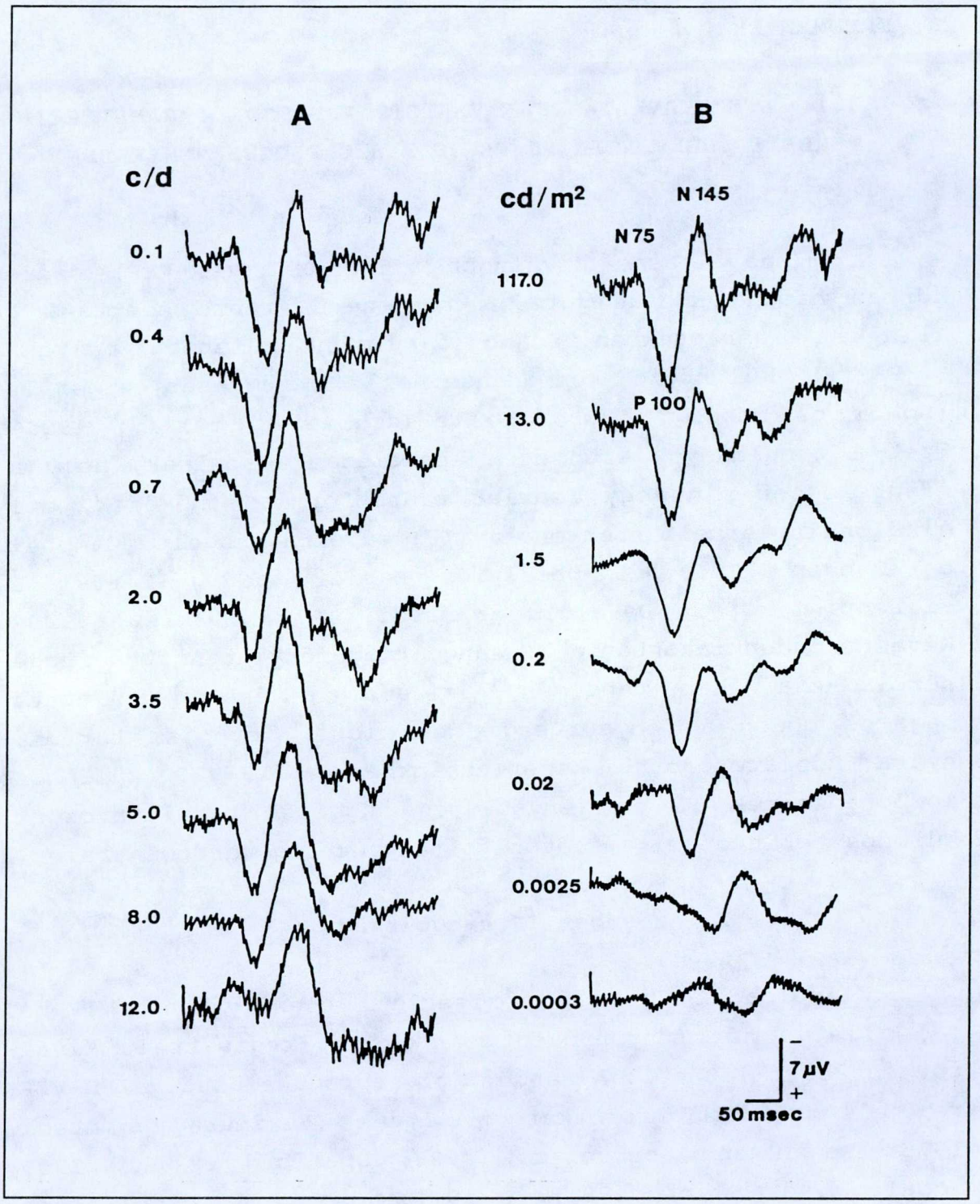
3. EREDMÉNYEK

3.1. A MINTAVÁLTÁSOS KIVÁLTOTT VÁLASZOK PARAMÉTEREINEK TÉRBELI FREKVENCIA ÉS FÉNYSŰRŰSÉG FÜGGÉSE EMBERBEN

A mintaváltásos kiváltott válaszokat (PR-VEP) széles körben használják a vizuális rendszert érintő élettani és klinikai kísérletekben. Számos tanulmány született, melyek a a PR-VEP különböző komponenseinek TF függését vizsgálta (Sokol és mtsai., 1983; Kurita-Tashima és mtsai., 1991). Ezek a tanulmányok azon az elképzelésen alapulnak, hogy az idegrendszer mint egy Fourier transzformátor működik, mely elkülönült térbeli frekvencia (TF) sávokra hangolt (Campbell és Robson, 1968; Campbell és Maffei, 1970; Maffei és Fiorentini, 1973; DeValois és mtsai. 1979; Berkley, 1990). Keveset tudunk azonban a TF hangoltság fényintenzitás függéséről. Az a néhány tanulmány, ami ebben a témában született, sajátos módon a fénysűrűség igen kicsi, fotópiás tartományára korlátozódott. Kísérleteinkben a PR-VEP különböző komponenseinek TF és fénysűrűség függését tanulmányoztuk, különös tekintettel a scotópiás fénysűrűség tartományra.

3.1.1. Az ember TF hangoltsága

A nyolcadik ábrán egy kísérleti személy nyolc TF-nál (a) illetve hét fénysűrűség szinten (b) regisztrált kiváltott válasza látható. Állandó, jól reprodukálható, a PR-VEP-re jellemző hullámformákat találtunk (Fujimura és mtsai, 1975; Regan and Spekreijse, 1986; Spafford és Lu, 1989, McCulloch és Skarf, 1991). A luminancia szint csökkentésekor, 0.02 cd/m^2 fénysűrűség alatt a scotópiás körülmények között, homogén "flash" ingerléssel nyert VEP-hoz hasonló formákat találtunk (Adams és mtsai, 1969, Ciganek, 1970). Nem tudtunk reprodukálható PR-VEP-kat regisztrálni 5, 8 és 12 c/d-al 0.0025 cd/m^2, illetve 3.5, 5, 8 és 12 c/d-al 0.0003 cd/m^2 fénysűrűség szinten.



8.ábra Mintaváltásos kiváltott válaszok az alkalmazott inger térbeli frekvenciájának (A) és fénysűrűségének (B) függvényében

A regisztrált PR-VEP amplitúdó értékei jóval nagyobb inter-individuális varianciát mutattak, mint a latencia értékek

(Oken és mtsai, 1987, Spafford és Lu, 1989, Joost és Bach, 1990, McCulloch és Skarf, 1991).

Szignifikáns lineáris összefüggést találtunk a luminanciaszint logaritmusa és az N75, P100 és N145 hullámok latenciája között minden alkalmazott TF-nál, kivéve a legnagyobbat (I. Táblázat).

A

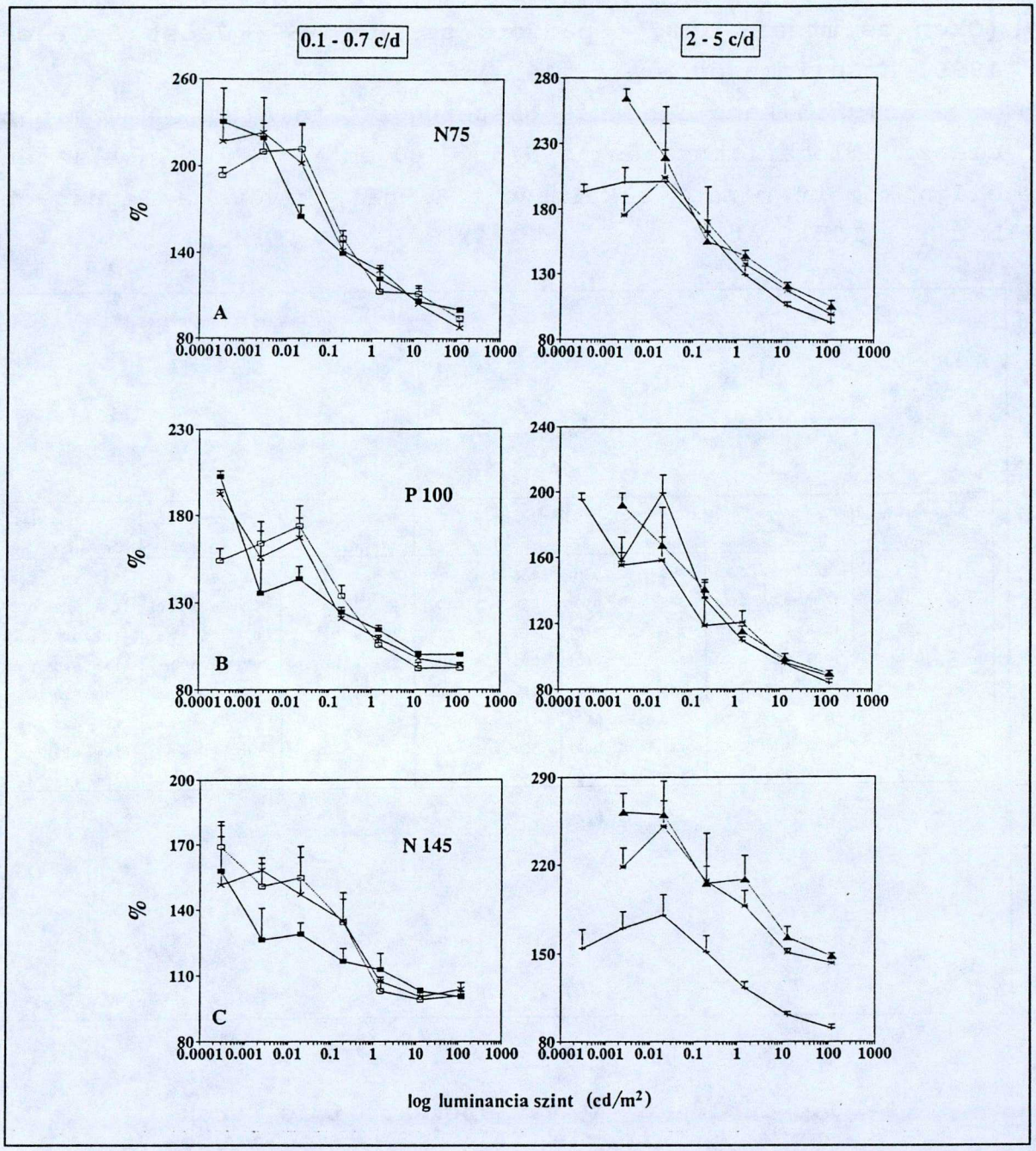
Térbeli frekvencia	N75			P100			N145		
(c/d)	F	df1, 2	p<	F	df1, 2	p<	F	df1, 2	p<
0.1	9.80	6,35	0.001	18.15	6,32	0.001	3.58	6,31	0.01
0.4	17.97	6,29	0.001	15.49	6,30	0.001	5.20	6,29	0.001
0.7	13.88	6,30	0.001	17.15	6,30	0.001	8.20	6,25	0.001
2	14.35	6,28	0.001	38.18	6,29	0.001	10.95	6,26	0.001
3.5	6.91	6,26	0.001	6.68	5,25	0.001	3.90	6,23	0.01
5	8.49	5,25	0.001	7.15	5,25	0.001	5.78	5,22	0.01
8	4.53	4,14	0.05	11.37	4,16	0.001	6.30	4,15	0.01
12	1.30	3,13	n.s.	1.07	3,15	n.s.	9.96	4,17	0.001

B

Térbeli frekvencia	N75-P100			P100-N145		
(c/d)	F	df1, 2	p<	F	df1, 2	p<
0.1	3.55	6,32	0.01	2.42	6,31	0.05
0.4	3.80	6,23	0.01	2.43	6,29	0.05
0.7	0.58	6,31	n.s.	1.02	6,25	n.s.
2	0.77	6,27	n.s.	1.57	6,26	n.s.
3.5	0.76	5,26	n.s.	1.10	6,23	n.s.
5	0.86	4,24	n.s.	1.94	4,23	n.s.
8	0.61	4,19	n.s.	1.94	4,23	n.s.
12	0.17	4,17	n.s.	0.55	4,16	n.s.

I. Táblázat A varianciaanalízis eredménye a latencia (A) és az amplitúdóértékek (B) fénysűrűség függésére, különböző TF-knál. (ns=nem szignifikáns)

A három mért latenciaérték luminancia függése nagyon hasonló volt (9. ábra).0.02 cd/m^2 fényszint alatt a görbék szaturációt mutattak a kis TF-jú ingerek esetén. Minden görbe bizonyos *törést* mutatott 0.2 cd/m^2 körül. Magasabb TF-kal ingerelve (3.5 c/d fölött), sem szaturációt sem törést nem találtunk a görbékben, az összefüggés közel lineáris volt.



9. ábra Az N75 (A), P100 (B) és N145 (C) latenciák luminancia függése. A görbék hat személy átlagos latenciái és a standard error. Ordináta: a latenciák a maximális latenciájú és minimális TF-jú érték százalékában kifejezve. Abscissa: luminancia szint cd/m2-ben. A százalékos érték az N75-re: 78±2.99; P100-ra: 125.2±2.25 és az N145-re 159.9±4.59 msec. Szimbólumok: ■: 0.1 c/d, ×: 0.4 c/d, □: 0.7 c/d, +: 2 c/d, ✱: 3.5 c/d, ▲: 5 c/d.

A három mért latenciaérték TF függésében sem találtunk jelentős eltéréseket (10. ábra). Szignifikáns korreláció állt fenn 0.2 cd/m^2 fényszint fölött az N75 és P100 latenciák és 1.5 cd/m^2 fényszint fölött az N145 latencia és a TF között (II.A. Táblázat). Az összefüggés U alakú, 2 c/d körüli minimumot mutató. Alacsonyabb fényszinteken a latenciák TF függése nem bizonyult szignifikánsnak, a változás jellege monoton növekedést mutatott a TF növelésével (10. ábra). Az N75-P100 amplitúdó az alacsonyabb TF-nál a luminancia szint logaritmusának növekedésével minden TF szinten növekedett. A görbe minimuma 0.002 cd/m^2-nél volt (11.a. ábra).

A

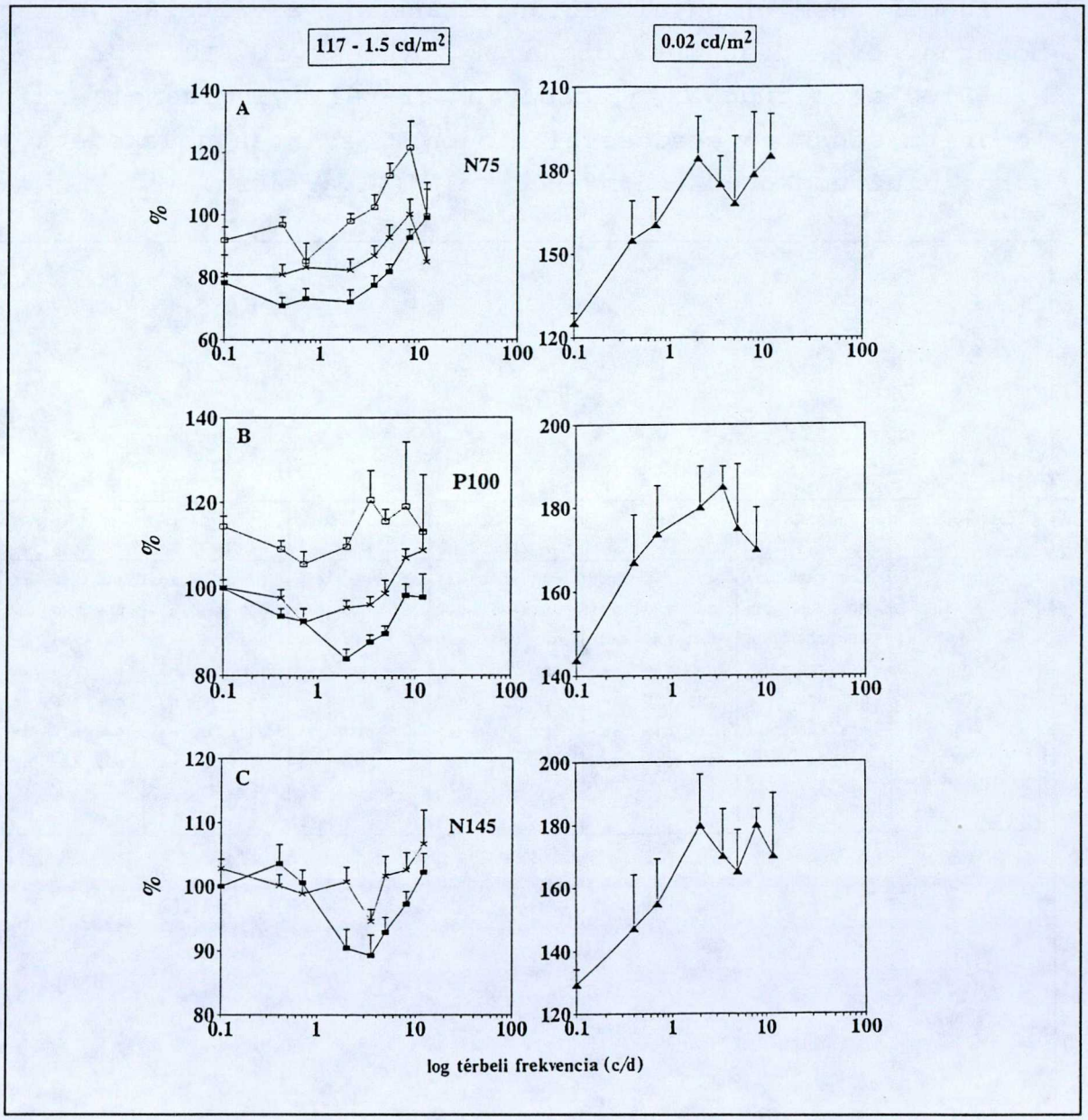
Luminancia szint	N75			P100			N145		
(cd/m^2)	F	df1, 2	p<	F	df1, 2	p<	F	f1, 2	p<
117	5.92	7,43	0.001	4.70	7,45	0.001	4.07	7,39	0.01
13	4.08	7,38	0.01	3.70	7,40	0.01	3.68	7,40	0.01
1.5	4.07	7,39	0.01	6.80	6,26	0.001	0.96	7,34	n.s.
0.2	0.93	7,30	n.s.	0.92	7,28	n.s.	0.53	7,30	n.s.
0.02	0.87	6,28	n.s.	1.39	6,35	n.s.	1.59	7,23	n.s.
0.002	1.03	5,25	n.s.	0.62	5,16	n.s.	1.52	5,17	n.s.
0.0003	0.47	4,6	n.s.	12.34	3,3	0.05	0.06	4,5	n.s.

B

Luminancia szint	N75-P100			P100-N145		
(cd/m^2)	F	f1, 2	p<	F	df1, 2	p<
117	2.25	7,40	0.05	1.05	7,39	n.s.
13	0.89	7,39	n.s.	2.62	7,40	0.05
1.5	0.53	7,36	n.s.	0.44	7,35	n.s.
0.2	1.12	7,30	n.s.	0.76	7,28	n.s.
0.02	0.57	7,37	n.s.	0.35	7,25	n.s.
0.002	0.45	4,15	n.s.	0.48	5,17	n.s.
0.0003	0.76	3,9	n.s.	0.42	4,5	n.s.

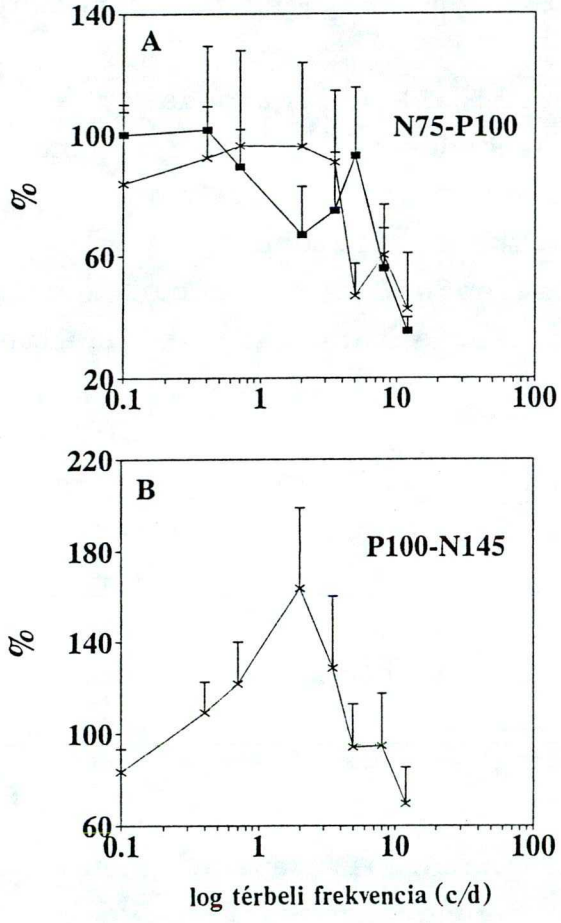
II. Táblázat A varianciaanalízis eredménye a latencia (A) és amplitúdó értékek (B) TF függésére különböző luminancia szinteken.

0.7 c/d fölötti ingerek esetén az amplitúdó luminancia függése nem volt szignifikáns (I.b.Táblázat). 117 és 13 cd/m^2 fényszinten az N75-P100 amplitúdó TF függése szignifikánsnak bizonyult (II.b. Táblázat), 2 c/d körül "csomót" mutatva (11. ábra). Alacsonyabb fényszinteken a kapcsolat lineáris volt.



10. ábra. Az N75 (A), P100 (B) és N145 (B) latenciák térbeli frekvencia függése (átlag ± SE). Ordináta és abszolút értékek: lásd a 9.ábránál. Abscissa: TF (c/d). Szimbólumok: ■: 117 cd/m^2, ×: 13 cd/m^2, □: 1.5 cd/m^2, ▲: 0.02 cd/m^2.

A P100-N145 amplitúdó luminancia függése minden TF szinten lineáris volt (12. ábra). A P100-N145 amplitúdó és a TF logaritmusa közti összefüggés csak 13 cd/^{m2} fényszinten volt szignifikáns, (II.b.Táblázat), aholis inverz U alakú görbét kaptunk 2 c/d körüli maximummal.



11. ábra A térbeli frekvencia növelésének hatása az N75-P100 (A) és a P100-N145 (B)amplitúdókra. Ordináta: az amplitúdók a maximális luminancia szintű és minimális latencia szintű felvétel százalékában vannak megadva. Abscissa: TF c/d-ben. Szimbólumok: ■ : 117 cd/m^2, × : 13 cd/m^2. Abszolút amplitúdó értékek: N75-P100: 21.3±6.1 μV, P100-N145: 25.9±10.0 μV.

A fenti eredmények a mintaváltásos kiváltott válaszok latencia és amplitúdó értékeinek erős fényviszonyfüggését mutatják. A fényintenitás változásának hatását a kiváltott

válaszokra korábban már vizsgálták (Wooten, 1972, Mansfield, 1973, Fujimura és mtsai, 1975, Klingaman, 1976, Chiappa, 1983, Aylaward és Billson, 1989, Froehlich és Kaufman, 1991).

3.1.2. Az ember térbeli frekvencia hangoltságának luminancia függősége és annak jelentősége

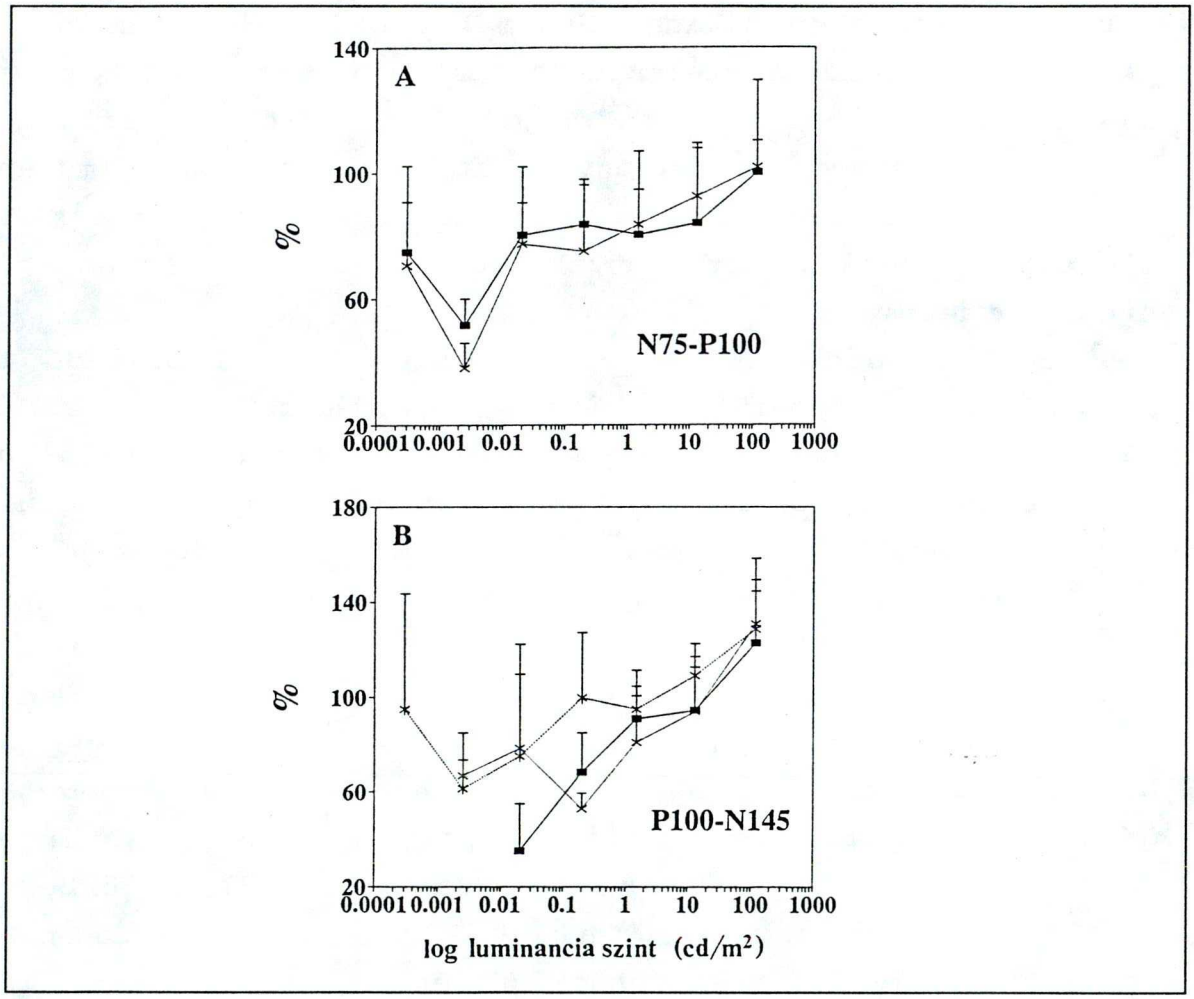
A legtöbb szerző a P100 latencia és a motoros válaszok reakcióidejének növekedését találta a retinális megvilágítás csökkentésével. Froehlich és Kaufman (1991) a luminancia szint és a P100 komponens latenciája közti lineáris kapcsolatot írta le. Meglepő módon, azonban a fenti tanulmányok csak egy szűk luminancia tartományt vizsgáltak, amely kizárólag a photópiás tartományt fedi le.

Azok a kiváltott válasz tanulmányok, amelyekben scotópiás háttér elé flash ingereket vetítettek, igen erősen megnövekedett latenciákat mutattak ki (Adams és mtsai, 1969; Ciganek, 1970).

Kísérleteinkben a PR-VEP latenciák fényviszony-függésében egyfajta szaturációt találtunk az alacsony fényszinteknél. Ez a szaturáció, az alcsony TF-jú ingerlésnél volt a legkifejezettebb, aholis 0.02 cd/m^2 körül "törést" okozott a görbében, ez a szint közel azonos a fotópiás-scotópiás funkciónális határral (Davson, 1990). Ezek az eredményeink összhangban vannak azokkal, melyeket Vaughan és Hull (1965) talált, akik flash- kiváltott válaszokat regisztrálva hasonló "törést" találtak a görbében a fotópiás-scotópiás határon. A lineáris összefüggés, amit Froechlich és Kaufmann (1991) írt le a PR-VEP P100 komponensének luminancia függését illetően valószínüleg elsősorban az általuk alkalmazott luminancia tartománynak tudható be (11 és 0.1 cd/m^2 között), aholis a görbe a mi vizsgálatok aink szerint is lineárisan változik. Kevés tanulmány született az N75 és az N145 komponensek luminancia függéséről is.

Kísérleteink során azt találtuk, hogy luminancia függésük igen hasonló volt a P100 komponens esetén találthoz. Ez arra is utal, hogy a kiváltott válasz három vizsgált csúcsa

olyan kérgi mechanizmusokból ered, melyek luminancia függése azonos. Mivel a különböző PR-VEP komponensek valószínüleg elkülönült kérgi generátorral rendelkeznek (Jeffreys és Axford, 1972a, Jeffreys és Axford, 1972b), ez a megfigyelés további következtetésekre vezethet.



12. ábra Az N75-P100 (A) és a P100-N145 (B) relatív amplitúdók a luminancia szint függvényében, különböző TF-knál. Ordináta és abszolút értékek mint a 11. ábrán. Abscissa: luminancia szint cd/m2-ben. Szimbólumok: × : 0.1 c/d, ✱ : 0.4 c/d, ■ : 0.7 c/d.

Ami a PR-VEP komponensek TF függését illeti, eredményeink szerint az N75 latencia 0.2 c/d körüli minimummal rendelkező, U-alakú görbét mutat fotópiás fényszinteken.

Hasonló, szignifikáns összefüggést mutatott a P100 és N145 komponens is. Előző tanulmányok, sakktábla ingerlést használva (Ristanovic és Hajukovic, 1981, Kurita-Tashima és mtsai., 1991) a három csúcs eltérő TF függését mutatták ki. Eltérő eredményeink valószínű oka lehet, hogy a fent idézett tanulmányok meglehetősen magas (110 cd/m^2 fölötti) fénysűrűségű ingereket alkamaztak, mely luminancia szinten az adatok szórása kísérleteinkben jelentősen megnőtt. 1.5 cd/m^2 alatt a PR-VEP latenciák TF függése nem volt szignifikáns, bár a TF növekedésével bizonyos latencia növekedés kimutatható volt. Ez azt mutatja, hogy a PR-VEP komponensek TF függése scotópiás körülmények közt más mechanizmusokból eredeztethető.

Bach és Joost (1989) a kiváltott válasz amplitúdó TF függésének két típusát, az uni és bimodálisat írta le. Az N75-P100 amplitúdót illetően mi a bimodális modellt találtuk megfelelőnek 117 cd/m^2-en, "csomóval" (notch) 2 c/d körül, míg alacsonyabb fényszinteken az unimodális modell jobban illett eredményeinkhez. Ezek az eredmények további bizonyítékokat szolgáltatnak arra, hogy a PR-VEP komponensek TF függését az alkalmazott inger luminancia szintje befolyásolja. Katsumi és mtsai (1988) különböző görbéket találtak az N75-P100 amplitúdó TF függésében az ingerelt terület nagyságának függvényében. Bimodális görbéket találtak ha az ingerelt terület közepes nagyságú, míg unimodális görbéket találtak, ha az ingerelt terület kicsi, vagy extrém nagy volt. Más tanulmányok fotópiás fényszinteken unimodális görbéket találtak az N75-P100 amplitúdó TF függését illetően (Campbell and Robson, 1968, Regan, 1983). Az uni és bimodális modell együttes meglétét támogatja az a leletünk is, mely szerint a P100-N145 amplitúdó 13 cd/m^2-en szintén tisztán unimodális, sáv-szűrő jelleget mutatott.

Pszichofiziológiai és elektrofiziológiai kontraszt-érzékenységi vizsgálatok ok szerint a TF hangoltsági görbe sáv- illetve aluláteresztő szűrő jelleget mutat. Scotópiás körülmények közt a görbék az alacsonyabb frekvenciaértékek felé és alacsonyabb kontraszt érzékenységi értékek felé tolódnak el (Campbell and Robson, 1968, Campbell és mtsai.,

1973, DeValois és mtsai., 1974, Blake, 1988, Berkley, 1990, Chen és mtsai., 1990, Lachenmayr, 1989).

Összegzésként elmondhatjuk, hogy eredményeink az ingerlő minta TF-jának és fénysűrűség szintjének erős interakcióját mutatják. Az az eredményünk, mely szerint a PR-VEP komponensek TF függése eltérő jelleget mutat a különböző alkalmazott fénysűrűség szinteken alátámasztja azt a megfigyelést, hogy a különböző TF sávokra elkülönült mechanizmusok érzékenyek mind macskákban mind emberben. Eredményeink tehát egybevágnak azzal - a mára széles körben elfogadott - elmélettel, melyet Campbell és mtsai (1969) közöltek először és mely szerint a vizuális információ feldolgozását elkülönült csatornák összekapcsolt tevékenysége alkotná.

3.2. A SULCUS ECTOSYLVIUS ANTERIOR KÖRÜLI VIZUÁLIS AREA NEURONJAINAK TULAJDONSÁGAI

A sulcus ectosylvius anterior (AES) mellett, a gyrus sylviuson található a macskák insuláris cortexe. Az insula pontos meghatározása macskában nehéz feladat. A főemlősöknél és embernél kevésbé barázdált kéreggel rendelkező fajokban a claustrum fölötti kérgi területet szokás insuláris kéregnek nevezni (Brockhaus, 1940, Holl, 1899, Meynert, 1869, Rose, 1928). A terület fényérzékelésben betöltött szerepére először Bignall és mtsai (1966), Buser és Bignall (1967) és Mesulam és Mufson, 1982 és Reinoso-Suárez és Roda, 1985, valamint Graybiel, 1973, Maire és mtsai, 1983, Roda és Reinoso-Suárez, 1983 utaltak. Ehhez a területhez közel, az AES ventralis partjának caudális kétharmadában található az AEV (Mucke és mtsai., 1982, Olson és Graybiel, 1981, 1983, 1987). Felfedezése óta számos tanulmány született az AEV és az insuláris vizuális area (IVA) tulajdonságairól, kapcsolatairól (Avendano és Llamas, 1984, Benedek és mtsai., 1986, Benedek és Hicks, 1988, Hicks és mtsai, 1986, 1988a, 1988b, Higo és Kawamura, 1984, Norita és Katoh, 1986, Norita és mtsai, 1986, Ptito és mtsai, 1987, Reinoso-Suárez, 1984, Tamai és mtsai, 1989, Rosenquist, 1985). Ezek a tanulmányok

sokszor egymásnak ellentmondó eredményekről számoltak be a terület (vagy területek) elhelyezkedését, kapcsolatait és tulajdonságait illetően. Egyes közlemények beszámoltak a sulcus mentén egy szenzoros ingerekkel szemben érzéketlen (Olson és Graybiel, 1983, 1987) illetve tisztán auditórikus (Clarey és Irvine, 1986) területről, mely az AEV és az IVA közt helyezkedik el.

13. ábra A macska agykérgének coronális síkú metszete az anterior 12 síkban. Jól látszik az elektromos lézió által megjelölt penetrációs út.

Kísérleteinkben mi az AES mentén egy összefüggő vizuális területet találtunk, mely magában foglalja az AES egész ventrális partját, annak sulcalis mélyét és gyralis felszínét, tehát mind az AEV, mind az IVA területét. Más szenzoros modalitású neuronokat ebbe a vizuális területbe beékelődve (elsősorban az IVA területén), valamint azt körülvéve találtunk (13. ábra).

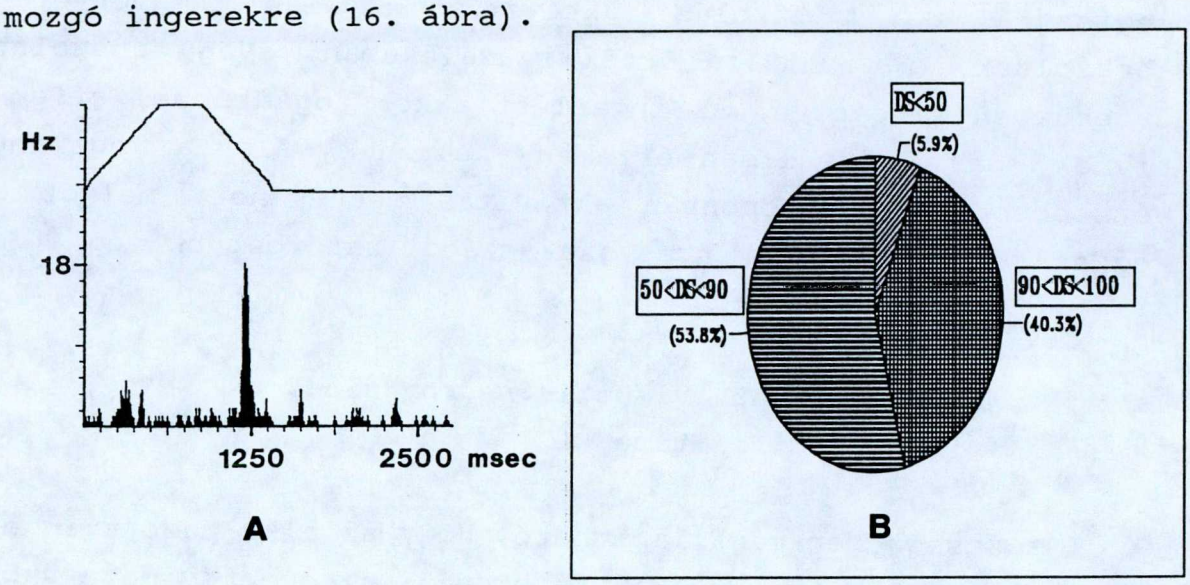
Az AEV vizuális sejtjeit vizsgálva összesen 125 db vizuálisan aktív neuron peristimulus hisztogrammját (PSTH) regisztráltuk. A tüzelési aktivitást az idő függvényében ábrázoltuk, a maximális érték százalékában, avagy abszolút értékükben kifejezve. Az ingerlést akkor fogadtuk el effektívnek, ha a vizuálisan érzékeny neuronok válasza legalább kétszerese volt a spontán aktivitás mértékének, melyet a regisztrátum ingerlésmentes szakaszából határoztunk meg.

3.2.1. Az AEV vizuális neuronjainak ingerspecificitása

Összességében megállapítható, hogy az alkalmazott ingerek közül az AEV fényérzékeny neuronjai a receptív mezejükön gyorsan áthaladó, kisméretű ingerekre reagáltak a legerőteljesebben. A neuronok receptív mezeje igen nagynak bizonyult és felölelte az area centralist, az egész kontralaterális látóteret; alkalmanként az ipsilateralis látótérre is kiterjedt, mintegy 10^{o} mélységben (Benedek és mtsai, 1988).
Irányérzékenység. A neuronok erős irányérzékenységet mutattak. Ez azt jelenti, hogy a receptív mezejükön áthaladó fényingerekre egy bizonyos tengely mentén, illetve legtöbbjük esetében egy bizonyos irányban voltak a legérzékenyebbek. Ezt matematikailag az irodalomban használatos DS=100-B/A*100 összefüggés fejezi ki. A képletben DS= direkció szelektivitási index, A= a neuron által preferált irányban mutatott, spontán aktivitás fölötti válasz nagysága, B= az ellenkező irányban adott válasz nagysága. Ennek alapján megkülönböztettünk irányérzékeny, irányszelektív és nem irányérzékeny neuronokat. Irányérzékenynek ítéltük a neuront, ha DS index értéke nagyobb volt 50-nél, míg irányszelektívnek, ha DS indexe legalább 90-nek bizonyult. 50-es érték alatti DS indexű, tehát a fényinger mozgásának irányára érzéketlen neuront csak néhányat találtunk. A neuronok több mint fele irányszelektív volt (14. ábra).

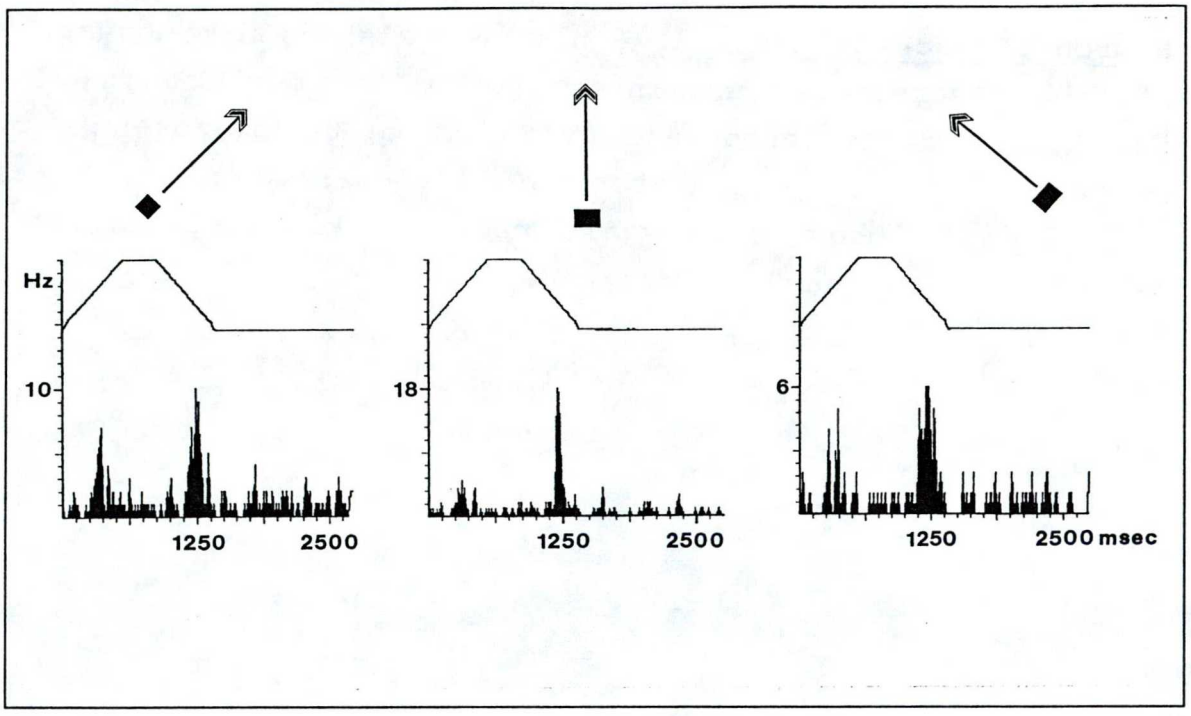
Preferált irányok az AEV területén. 110 neuron esetén megvizsgáltuk, hogy milyen irányú ingermozgást preferál (15.

ábra). Az eredmény azt mutatja, hogy az AEV neuronok nagy többsége nem egyforma mértékben reagál a különböző irányban mozgó ingerekre (16. ábra).



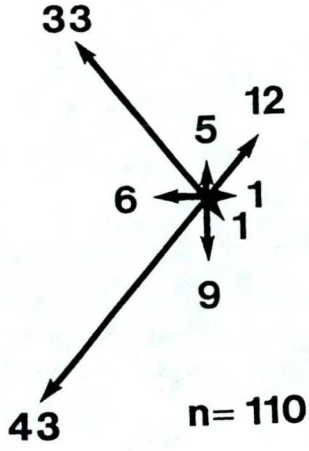
14. ábra A. Az ábrán egy irányszelektív (DS=92) neuron PSTH-ja látható. A regisztrátumokon 10 ingerlési periódus átlaga látható. (Egy perióduson a fényinger egy-szeri oda és vissza söprése értendő a szem látómezején és az adott sejt receptív mezején keresztül). Az ábrák fölső része a fényinger mozgására utal: az emelkedő szakasz a fényinger egyik irányú, az ereszkedő szakasz pedig az azonos tengely menti, ellentétes irányú mozgását jelenti, míg a platószakasz a kettő közti, ingerlésmentes periódust mutatja. Ordináta: kisülési frekvencia, abszcissza: idő. B. Az AEV neuronok irányérzékenységének megoszlása (n=119).

Ingernagyság szelektivitás. Vizsgáltuk a neuronokat a véggátlás (end-inhibition) jelenségét és tüzelésük jellegét illetően is. Véggátlásról akkor beszélünk, ha egy bizonyos nagyság felett a fényingerek gátlást váltanak ki az ingerelt idegsejteken. A végszummáció a jelenség ellentéte. A jelenség alapját a különböző szerzők a retina receptív mezőinek szerveződésében illetve corticalis mechanizmusokban egyaránt látják (30). Az AEV neuronok negyede véggátlást, míg 65 százalékuk végszummációt mutat (17. ábra).



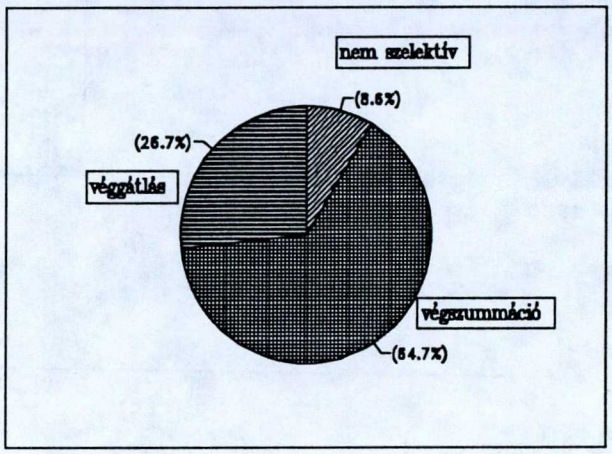
15. ábra Egy AEV neuron három eltérő irányítású ingermozgásra adott válasza PSTH-k formájában. Látható, hogy a legmagasabb aktivitást (preferált mozgástengely) a függőleges tengely mentén mozgó inger váltotta ki.

Sebesség érzékenység. Általában elmondható, hogy az AEV neuronok a nagy sebességű ingereket preferálják. A legerősebb aktivitást 20 fok/sec sebesség fölött mutatta a sejtek 36 százaléka, míg 46 százalékuk preferálta a 20 fok/sec ingersebességet. Mintegy tíz százalékuknál nem volt sebesség szelektivitás megállapítható (18. ábra). Megjegyezzük, hogy az A17 és A18 számára már a 20 fok/sec sebességű inger is "túl gyors" lenne (Dinse és van Seelen, 1981)



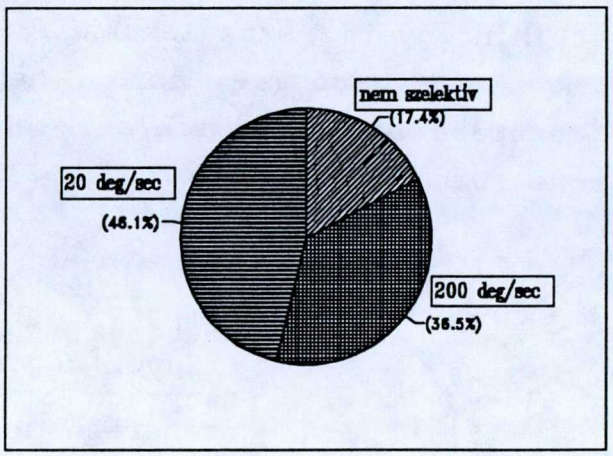
16. ábra Az AEV vizuális neuronjai által preferált irányok megoszlása. A nyilak nagysága az egyes irányokat preferáló neuronok számával arányos (n=110).

Neuron típusok az AEV-ben. A neuronok kisülésének hosszát a különböző sebességek szerint csoportosítva mértük, majd az így nyert adatcsoportokkal elvégeztük a Kolmogorov-Smirnov tesztet. Ha a tesztelt adatok normál eloszlást mutatnak, az azt jelenti, hogy a vizsgált neuronok kisülési idejüket tekintve egy csoportba tartoznak.



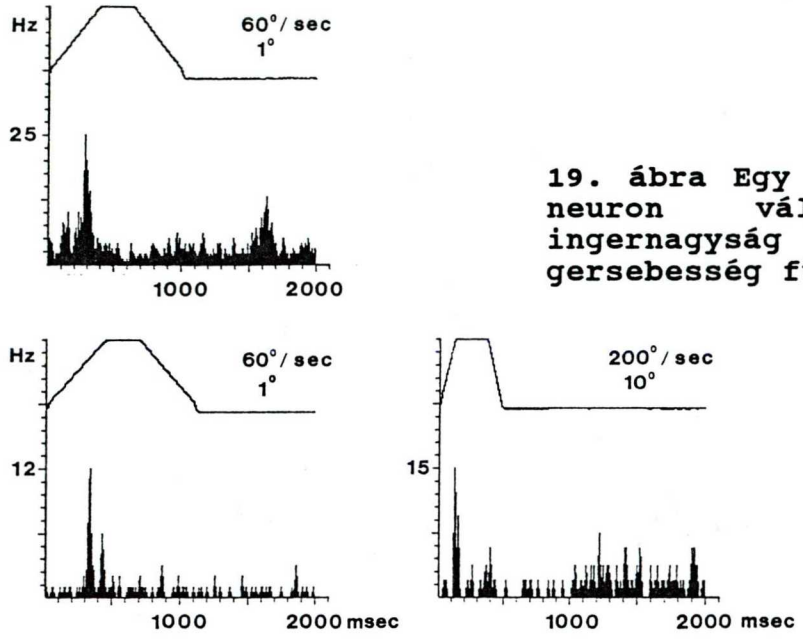
17. ábra Az AEV neuronok ingernagyság szelektivitásának eloszlása. (n=116)

Az illeszkedésvizsgálatok szerint az általunk vizsgált neuronok kisülésének hossza eltér a normáleloszlás haranggörbéjétől ($P<0.005$). Ebből az következik, hogy nem egy neuronpopulációról van szó, hanem legalább két, esetleg több, kisülési hosszukban eltérő csoportról.



18. ábra A neuronok sebességszelektivitásának eloszlása az AEV területén (n= 115).

A többi vizsgálati szempontot is figyelembe véve a neuronokat két fő osztályba soroltuk. Az első csoport olyan sejtekből áll, melyek mozgó fényingerekre röviden, fázisosan reagálnak.

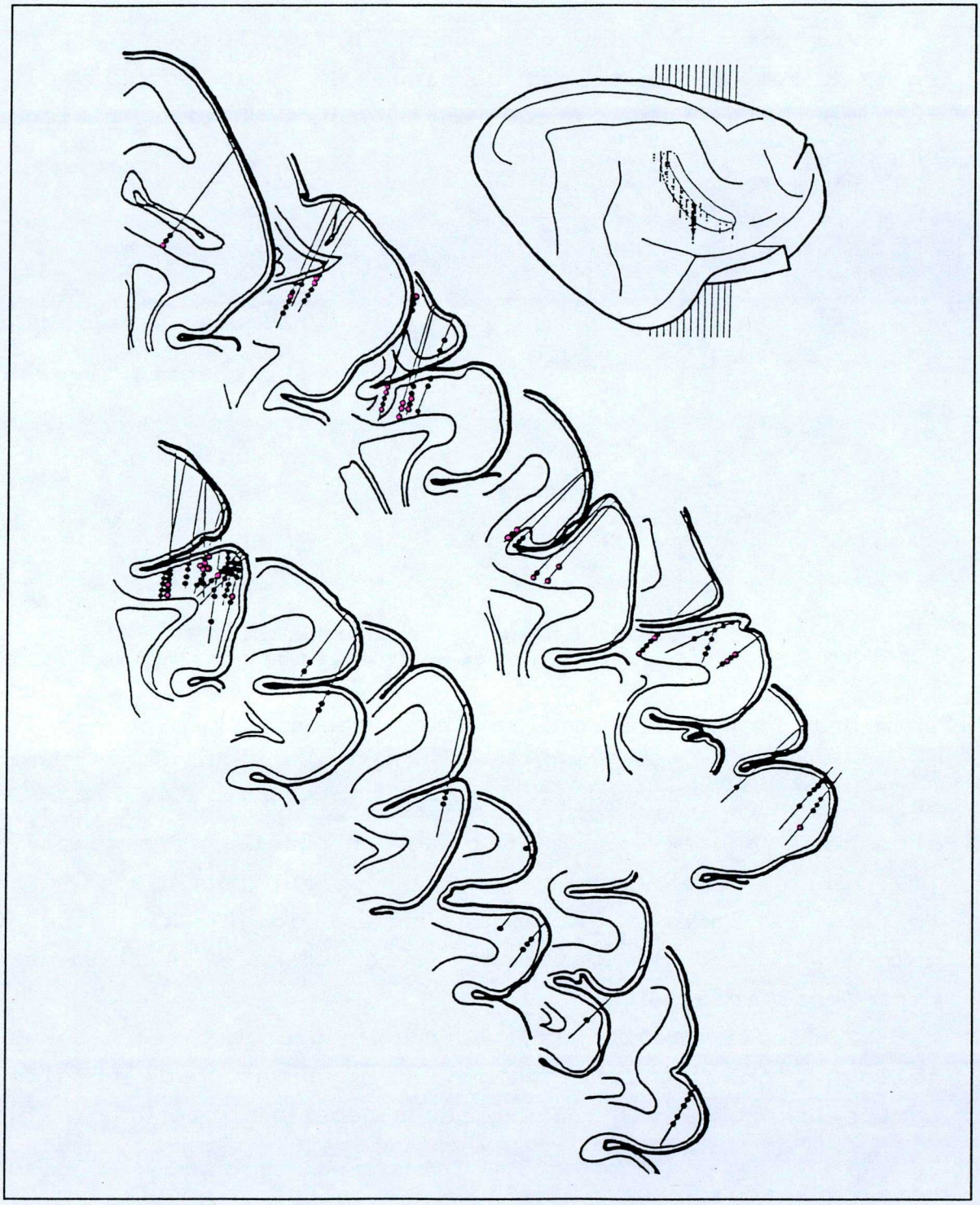


19. ábra Egy fázisos neuron válaszának ingernagyság és ingersebesség függése

Tüzelési frekvenciájukat az inger sebességének növelésével (20 °/sec-tól 200 °/sec-ig) lineárisan növelik. Ezek a sejtek véggátlást mutattak és a kisebb méretű, nagyobb sebességű ingerekre reagáltak nagyobb tüzelési frekvenciával (19. ábra). Ezen neurontípus 81 %-a mutatott 90-es érték fölötti DS indexet. Átlagos tüzelési idejük kis sebességeknél 4953±260 ms, míg nagy sebességeknél 247±120 ms-ig tart (középérték±SD).

A második sejttípusba tartozó neuronokat mint tónusos jellegű csoportot írhatjuk le. Az ilyen neuronok tüzelésük tartós fokozódásával válaszolnak a receptív mezejükön belül, az általuk preferált irányban megjelenő fényingerekre és tüzelésük addig tart, amíg az inger el nem hagyja azt. Ezek a sejtek nem növelik tüzelési frekvenciájukat az inger sebességének növelésével, sőt mintegy 300 °/sec sebesség fölött tüzelési frekvenciájuk jelentősen lecsökken. Mindezek mellett a második típusba tartozó sejtek jellemző vonása a véggátlás jelenségének hiánya és a kisebb fokú irányérzékenyég is. Átlagos tüzelési idejük mintegy a kétszerese a fázisos sejtekének. 20 °/sec-os sebességnél 1501±352 ms, 200°/sec-os sebességnél 650±326 ms.

SZTE Egyetemi Könyvtár SZEGED



20. ábra A vizuális neuronok előfordulása az AES mentén (n=125). A jobboldali inzert a macska agyának vázlatos rajza, rajta látható az ábra alsó részében felnagyított metszések pontos elhelyezkedése. Piros pont-fázisos sejt, fekete pont tónusos neuron.

A fényérzékeny sejtek megoszlása a két csoportban a következő volt: A sejtek 22 %-a, azaz 27 db tartozott az első, általunk fázisosnak ítélt csoportba, míg 78 %-uk, azaz 98 neuron, tónusosnak bizonyult.

3.2.2. Az AEV elhelyezkedése és határai

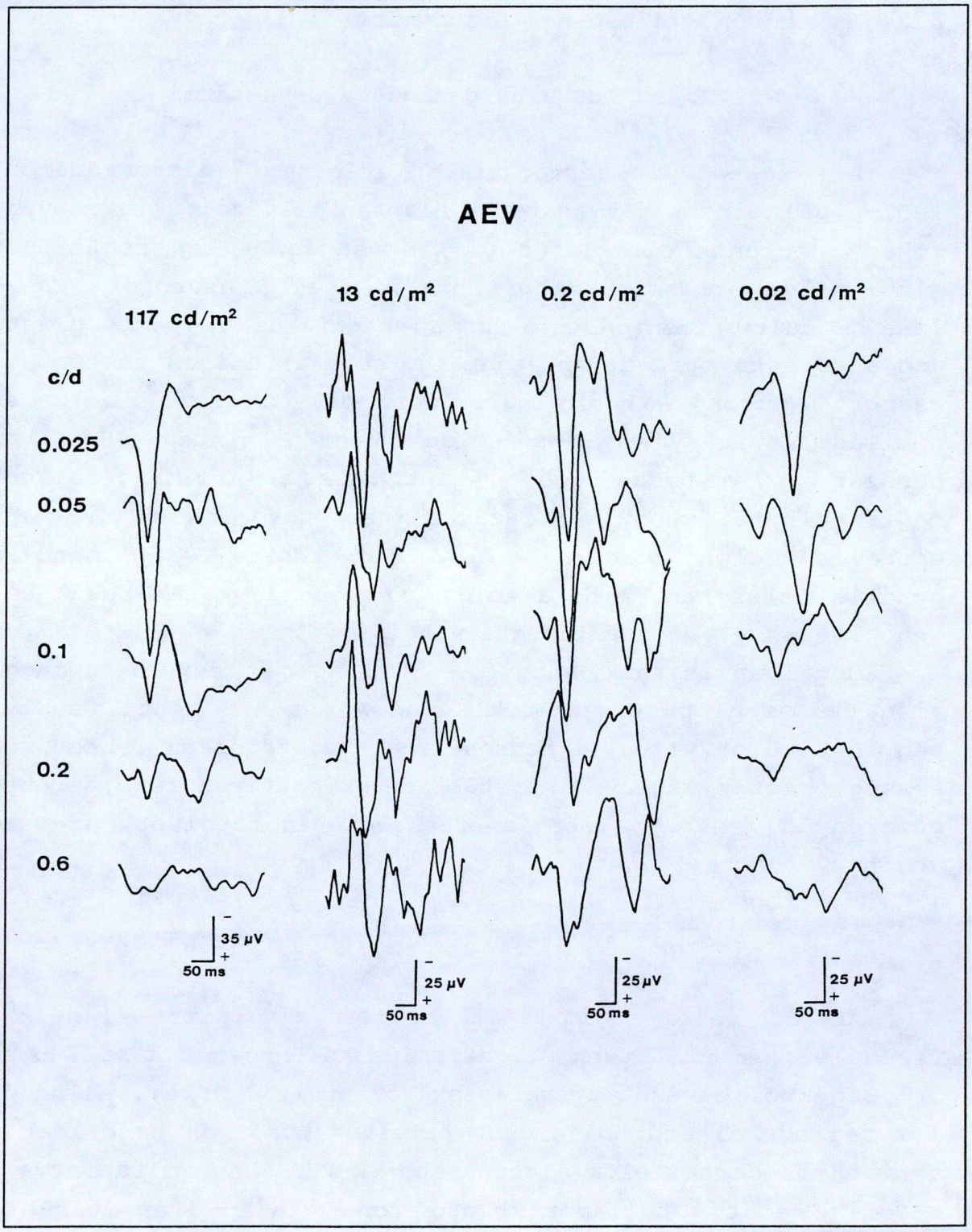
A macskaagy stereotaxikus atlasza (Reinoso-Suárez, 1961), valamint saját adataink alapján felvázoltuk a fényérzékeny neuronok eloszlását az AES mentén. A két sejttípust elkülönítve ábrázoltuk (20. ábra). Mivel a neuronok eloszlása a sulcus mentén nem mutat specifikus csoportosulást, azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a fázisos és tónusos csoport neuronjai nem elkülönülten helyezkednek el, hanem némileg keveredve, és a sulcus mentén mintegy 8-10 mm hosszan egy összefüggő régiót alkotnak. Mindamellett megfigyelhető, hogy a fázikus neuronok inkább az AES caudalis felén fordulnak elő, míg rostralisan, mind a gyralis felszínen, mind a sulcus mélyében a két típusú neuron keveredve, egyaránt megtalálható.

Megállapíthatjuk, hogy az AES mentén egy összefüggő vizuális terület helyezkedik el az A8 és A20 közti területen. A terület vizuális neuronjainak tulajdonságai (nagy sebesség érzékenység, kis méretű ingerek preferenciája, irányérzékenység, stb.) a mozgás érzékelésében betöltött szepere utalnak

3.2.3. Az AEV térbeli frekvencia hangoltsága.

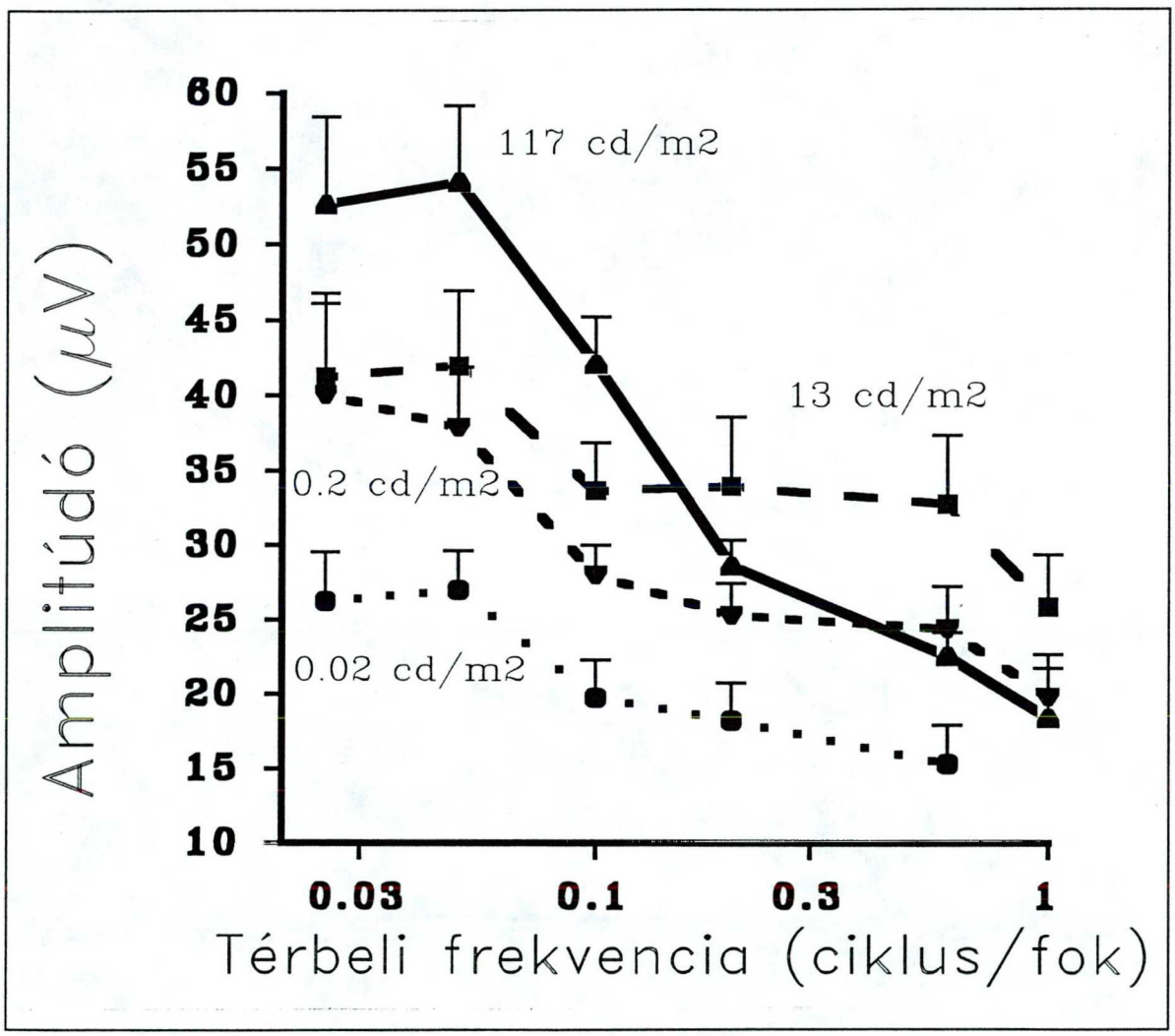
Az AEV felől regisztrált vizuális kiváltott válaszokat vizsgálva nem találtunk szignifikáns különbséget a különböző mélységekből elvezetett válaszok között (21. ábra). Állandó, jól reprodukálható hullámokat találtunk, melyek hasonlóak a striatális cortexfelől elvezethető PR-VEP-khez, eltekintve a második negatív hullámot követő szabálytalan irányítású és formájú hullámok felerősödésétől (Creutzfeldt, 1985). Nem tudtunk reprodukálható PR-VEP-eket regisztrálni a legalacso-

nyabb alkalmazott fényszinten (0.02 cd/m2) 0.2 és 0.6 c/d ingerekkel.



21. ábra 5 TF-nál és 4 luminancia szinten regisztrált PR-VEP.

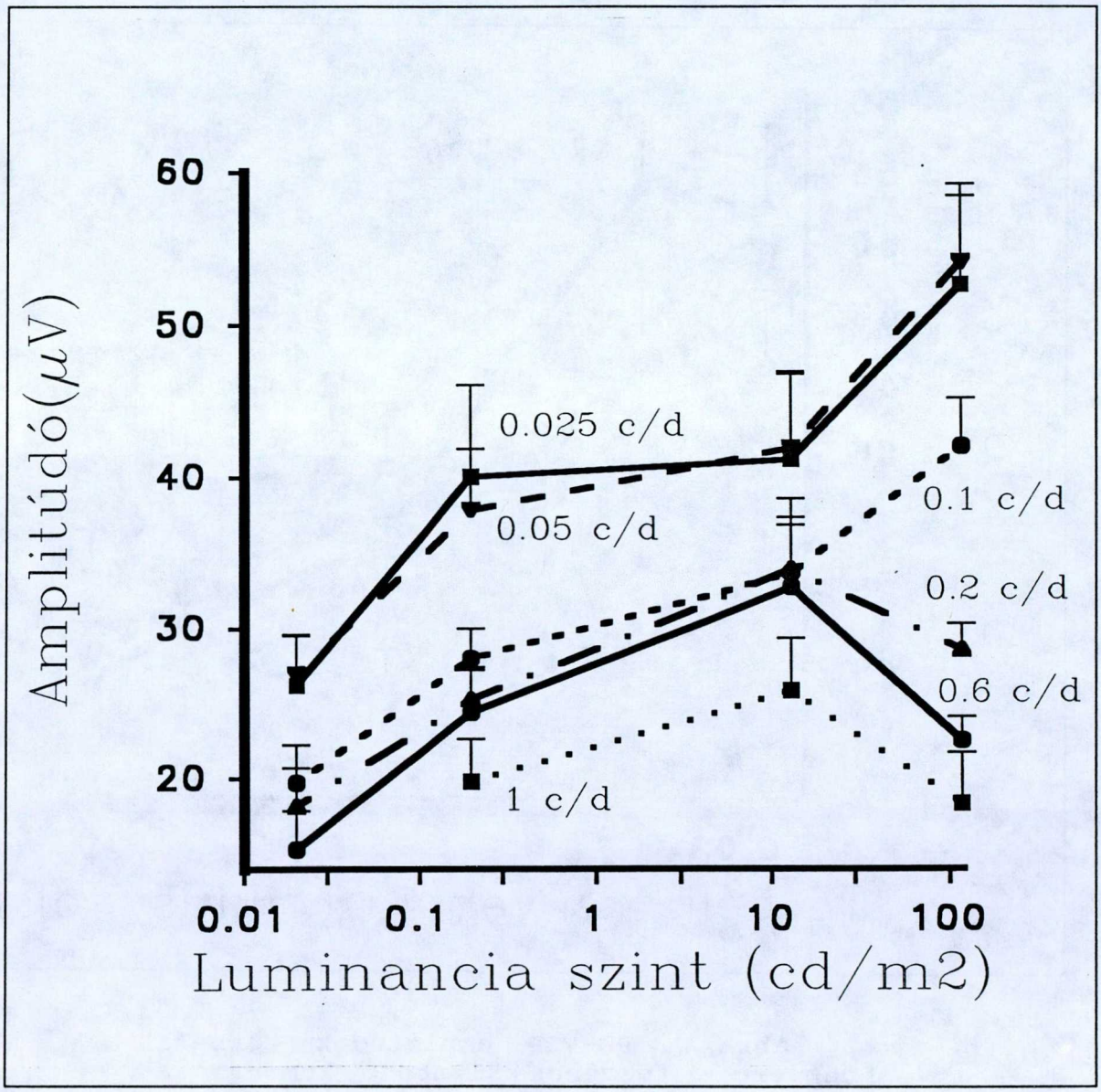
A PR-VEP latenciákat az első pozitív komponens-nél (P1) mértük, az amplitúdokat pedig a P1-N1 (első nagy negatív kitérés) közti feszültségkülönbség adta. A kiváltott válaszok amplitúdói - a humán kísérletekben leírtakhoz hasonlóan - jóval nagyobb mértékben ingadoztak mint a latenciák (Oken és mtsai, 1987, Spafford és Lu, 1989, Joost és Bach, 1990, McCulloch és Skarf, 1991).



22. ábra A PR-VEP amplitúdók térbeli frekvencia függése különböző luminancia szinteken mérve.

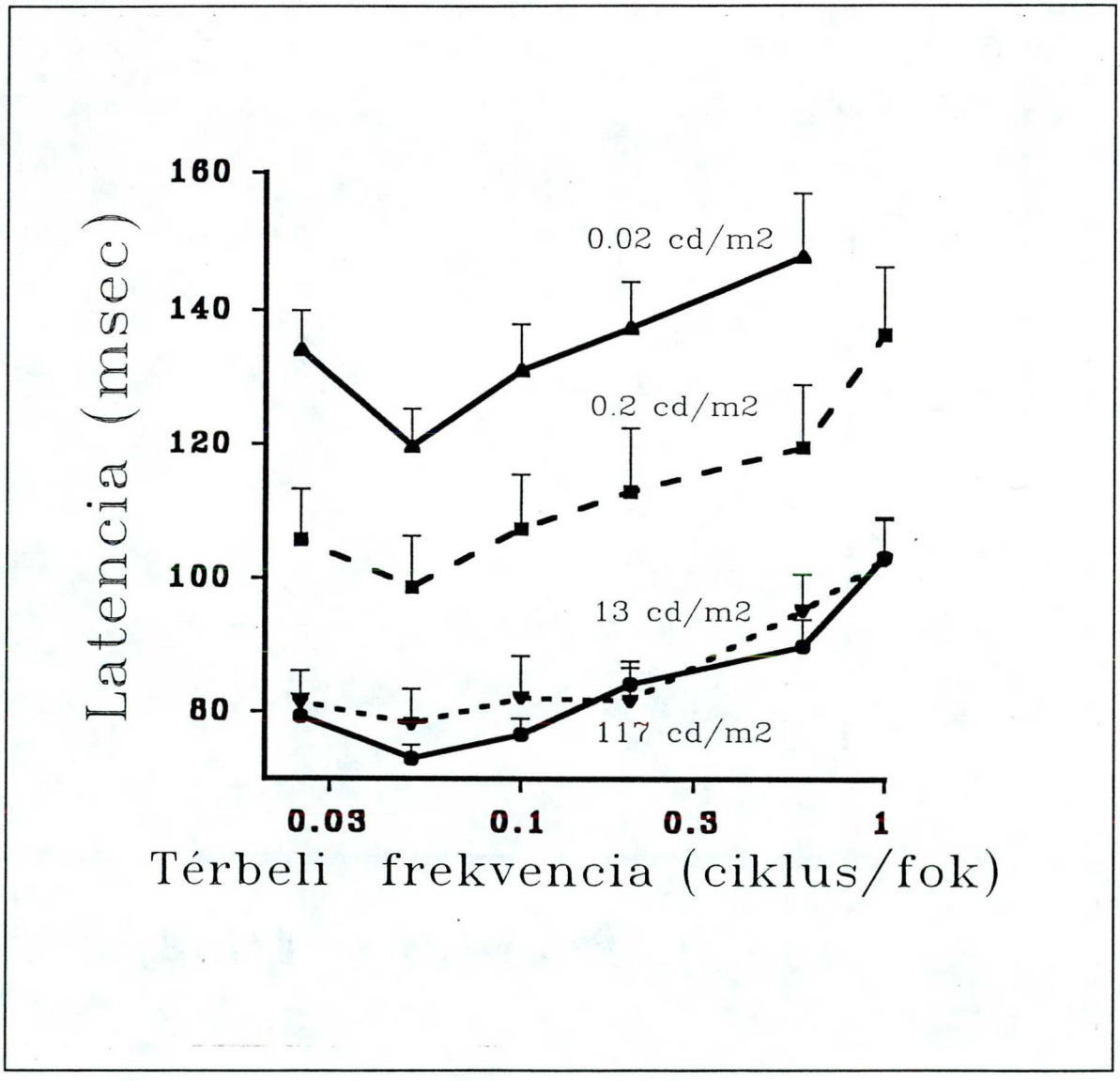
PR-VEP amplitúdók. A 22. ábra a PR-VEP amplitúdók TF függését mutatja a különböző alkalmazott fényszinteken. Minden fénysűrűség szinten un. aluláteresztő, "low-pass"

jellegű görbét találtunk, azaz az amplitúdó a TF növelésével párhuzamosan csökkent. Minél alacsonyabb a fényszint annál kisebb a görbe meredeksége. A nagy TF-jú ingerlésre adott válaszok amplitúdói 13 cd/m2 fényszinten nagyobbak, mint 117 cd/m2-nél. A még éppen elkülöníthető sávozat (just discriminatable grating), vagyis a vizuális acuitás (cut-off frequency) 1 c/d körül van fotópiás és 0.6 c/d körül scotópiás körülmények (0.02 cd/m2) között.



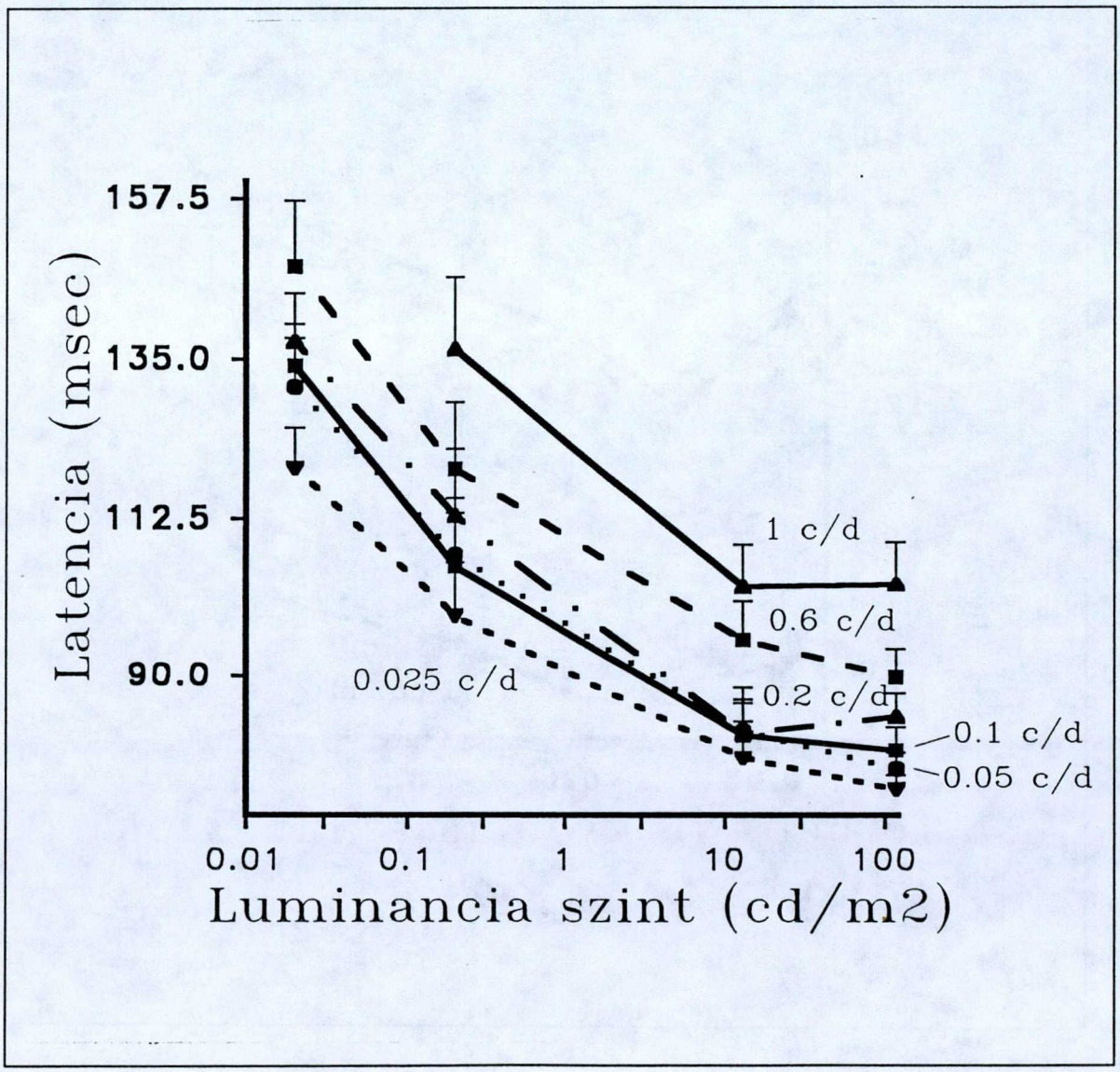
23. ábra A PR-VEP amplitúdók luminancia szint függése a különböző TF-jú ingerek esetén.

A kiváltott válaszok amplitúdó értékei lineárisan növekednek a luminancia szint logaritmusának növekedésekor az alkalmazott alacsonyabb (0.2 c/d alatti) TF-k esetén. 0.2 c/d-nél nagyobb TF-val ingerelve az amplitúdók 13 cd/m2-nél maximumot mutatnak (23. ábra). Ez azt jelenti, hogy az AEV a nagyobb TF-kat 13 cd/m2 körüli, moderáltabb fénysűrűség szinten preferálja. Nem találtunk szignifikáns eltérést a két alkalmazott legkisebb TF, 0.025 és 0.05 c/d luminancia függése között.



24.ábra A PR-VEP latenciák a TF függvényében a négy alkalmazott fényszinten.

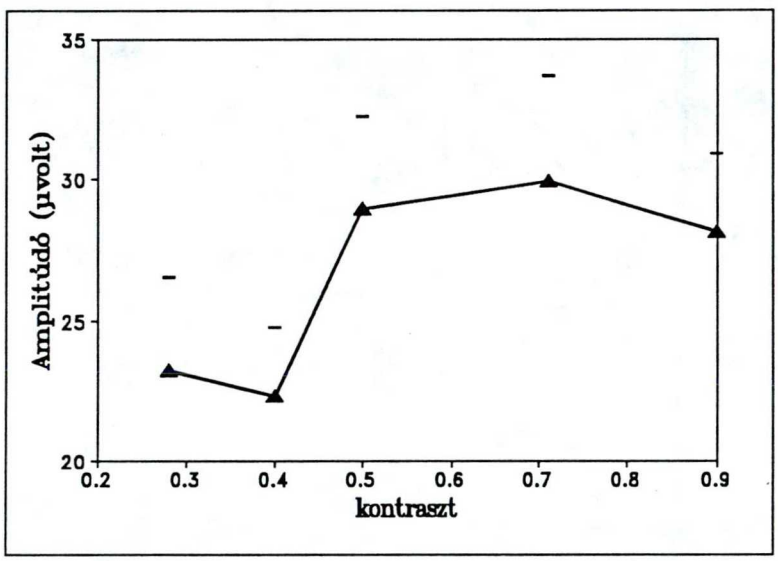
PR-VEP latenciák. Szignifikáns kapcsolatot találtunk a TF logaritmusa és a latenciák között minden luminancia szinten (24. ábra). A latenciák TF hangoltsági görbéje nagyon hasonló minden fényszinten. Minimumot mutatnak a görbék 0.05 c/d TF körül. E fölött az érték fölött a latencia monoton növekedik a TF növekedésével. Nem találtunk szignifikáns eltérést a két legmagasabb fényszint TF hangoltsági görbéje között. Az a tény, hogy a legrövidebb latenciákat a legkisebb TF-knál találhatjuk, arra utal, hogy az AEV a nagyobb, durva felbontású mintákat kedveli.



25.ábra A kiváltott válaszok latencia értékei az alkalmazott inger luminanciájának függvényében.

A latenciák luminancia függése minden TF-nál szignifikánsnak bizonyult (25. ábra). Az ember kísérletekben tapasztaltakhoz hasonlóan a fényszint csökkentése a latencia hoszzabbodásával járt. A különböző TF-jú ingerlések luminancia hangoltsági görbéje hasonló, 13 cd/m2 fölött a görbék szaturációt mutatnak.

Kontraszt érzékenység A PR-VEP amplitúdók kontraszt függése szignifikánsnak bizonyult (26. ábra). Az AEV kontraszt-határértéke kb. 0.3 körül van. 0.5 fölötti kontrasztú ingerek alkalmazásakor a a görbe szaturációt mutat. A latenciák kontraszt függése nem volt szignifikáns.

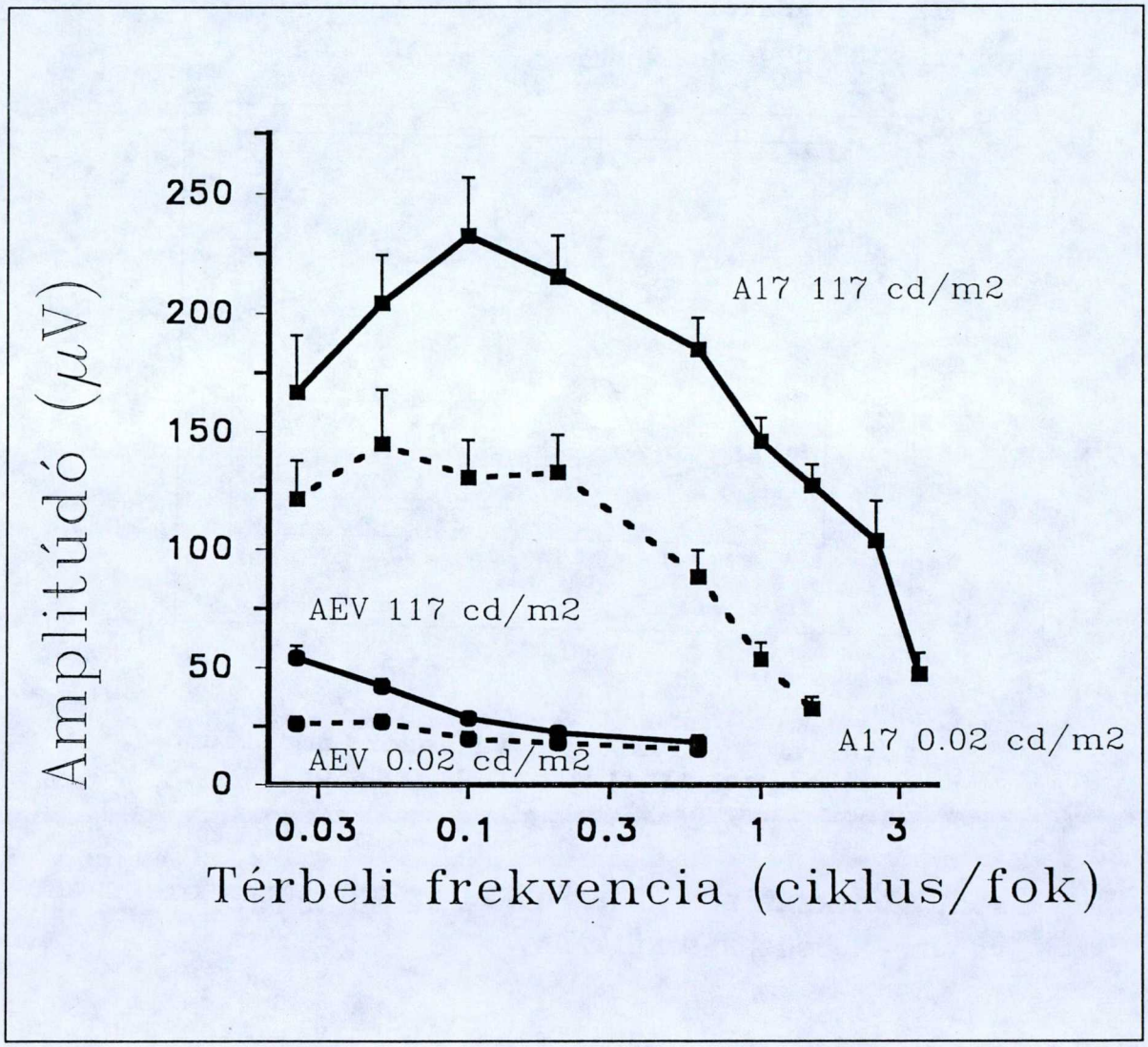


26.ábra A kiváltott válaszok amplitúdó értékei az alkalmazott inger kontrasztjának függvényében.

3.3. A STRIATÁLIS KÉREGBŐL ÉS AZ AEV-BŐL REGISZTRÁLT PR-VEP-K ÖSSZEHASONLÍTÁSA.

Az A17 és az AEV vizuális kiváltott válaszok amplitúdóinak összehasonlítása jól mutatja a két terület közti jelentős különbségeket (27. ábra). Amíg az A17 felől regisztrált kiváltott válaszok TF hangoltsági görbéje sávátereszto ("band -pass") jellegű, 0.1 c/d körüli optimális TF-val, addig az AEV aluláteresztő ("low-pass") hangoltságot mutat. A sáváteresztő szűrő jellemző tulajdonsága az A17 és

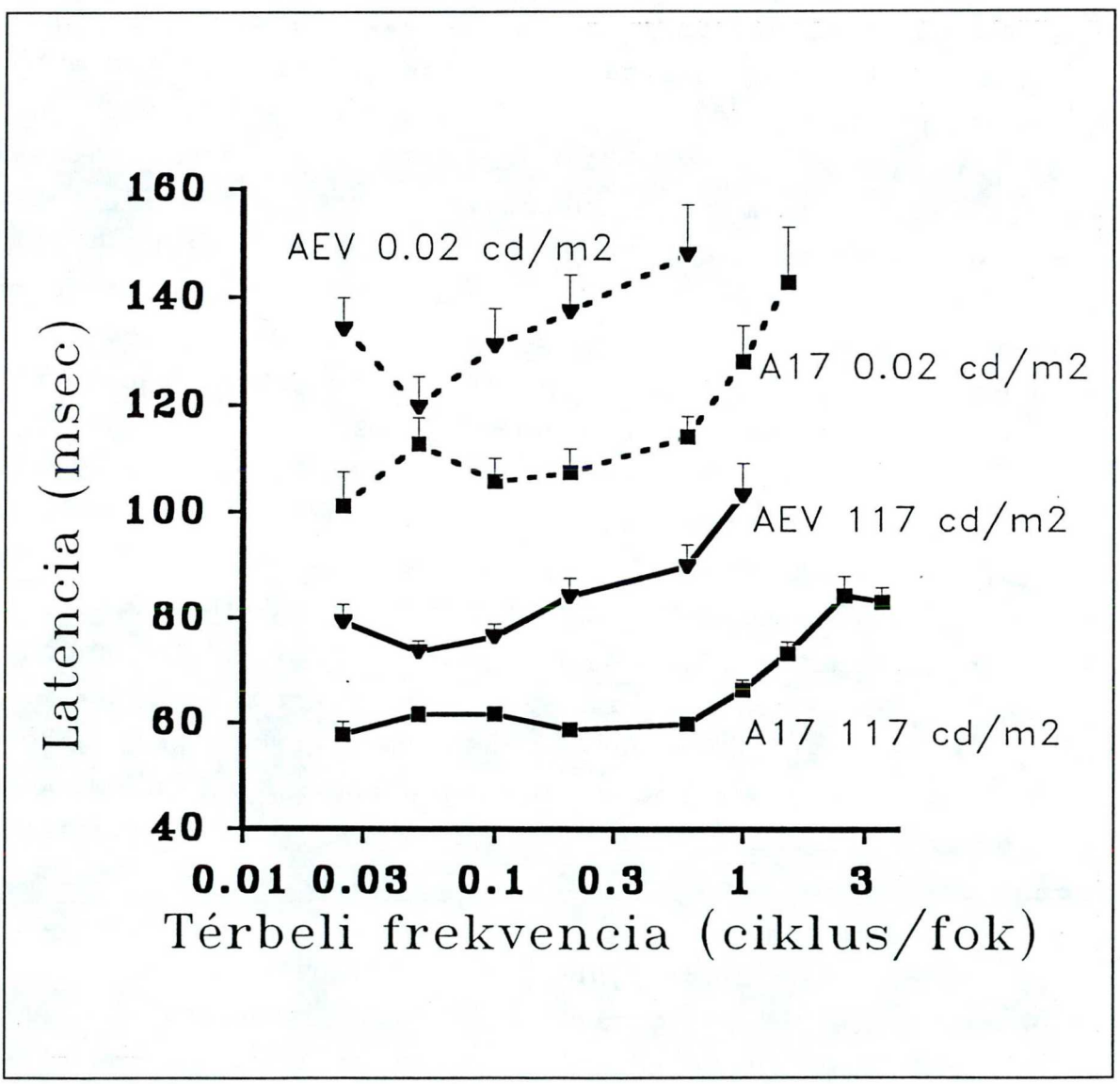
a PMLS-nek. Ezek a területek, tehát egy szűk TF sávot preferálnak, azaz válaszuk gyengül a kisebb TF-k felé és élesen lecsökken egy bizonyos, nagyobb TF-nál (cut-off frequency) (Gizzi és mtsai,1990, Morrone és mtsai, 1986). Az aluláteresző szűrők esetén a kis TF-knál tapasztalható válasz-csökkenés hiányzik. A görbék jellegét egyik esetben sem befolyásolja a luminancia szint, azaz a fénydenzitás csökkentésekor a TF hangoltsági görbe alakja csaknem azonos marad, az alcsonyabb TF-k felé eltolódva.



27.ábra Az A17 és az AEV területéről regisztrált kiváltott válasz amplitúdók TF függésének összehasonlítása egy photópiás és egy scotópiás fénysűrűségű inger esetén.

Másrészt a PR-VEP amplitúdók abszolút értékben nagyobbak az A17-ben mint az AEV-ben, ami a fényérzékeny neuronok nagyobb denzitására utalhat.

A 28. ábra a két terület PR-VEP latenciáit hasonlítja össze. A TF hangoltsági görbék nagyon hasonló képet mutatnak: 0.05 és 0.6 c/d között minden görbén minimumot találhatunk. E fölött az érték fölött pedig a latencia és a TF között egyenes arányosság áll fenn.



28. ábra Az A17 és az AEV PR-VEP-k latencia értékeinek TF függése photópiás és scotópiás fénysűrűség szinteken.

Érdemes megjegyeznünk, hogy scotópiás körülmények között az A17 latenciái hosszabbak mint az AEV-ből fotópiás körülmények között regisztráltaké.

Az a tény, hogy az AEV felől elvezetett PR-VEP latenciák minden fényszinten -kb. azonos mértékben- meghaladják az A17 területéről regisztráltakat, arra utal, hogy az AEV bonyolultabb kapcsoltsági mintázattal rendelkezik mint az A17.

A PR-VEP amplitúdók kontraszt függése 0.3 körüli küszöbértéket mutat, azaz ezen kontraszt alatti ingerrel nem válthattunk ki reprodukálható kiváltott választ. Ez az érték jóval magasabb az A17-re ill. a LS-ra kapottaknál (kb. 0.05), ugyanakkor az Y sejtek és a SC 0.1 kontraszt érték körüli küszöböt mutat (Zumbrovich és Blakemore, 1987, Morrone és mtsai, 1986, Hammond és Pomfrett, 1990). 0.3 és 0.4 kontraszt szint között a válasz amplitúdó hirtelen növekedést mutat, 0.5 fölött pedig a görbe szaturálódik. Ez magasabb mint az A17 vagy a LS esetében tapasztalt szaturáció szintje, de megegyezik a SC-nál megfigyelttel (kb. 0.4). Ezek a tulajdonságok az AEV SC-hoz való nagyfokú hasonlóságát mutatják (Morrone és mtsai (1986)). Az AEV a TF hangoltságot tekintve tehát jelentősen eltér mind az eddig vizsgált striatális és extrastriatális területektől is, azonban hasonlít a SC tulajdonságaihoz. A kérgi TF hangoltságot a térbeli analízis egyik alapkövének tekintik, ez összhangban vannak azzal a széles körben elfogadott elmélettel, mely szerint az olyan neuronok, melyek keskeny TF sávra hangoltak, a finom térbeli feloldóképességet igénylő feladatokban involváltak. Így tehát - elméletileg - egy olyan neuron, amely széles TF sávra érzékeny vagy (1) a kérgi feldolgozás alacsonyabb szintjét képviseli, vagy (2) a durvább minták feldolgozásában játszik szerepet. Az AEV fenti eredményeink tükrében a macska vizuális rendszerének olyan képviselőjének tűnik, amely eltérő tulajdonságokkal rendelkezik mind a striatális, mind más extrastriatális területektől, de hasonlít a SC-ra. Ez a tecto-extrageniculo-extrastriatális és a geniculo-extrastriatális rendszer elkülönült, független működésének újabb bizonyítéka lehet.

3.4. A NUCLEUS SUPRAGENICULATUS

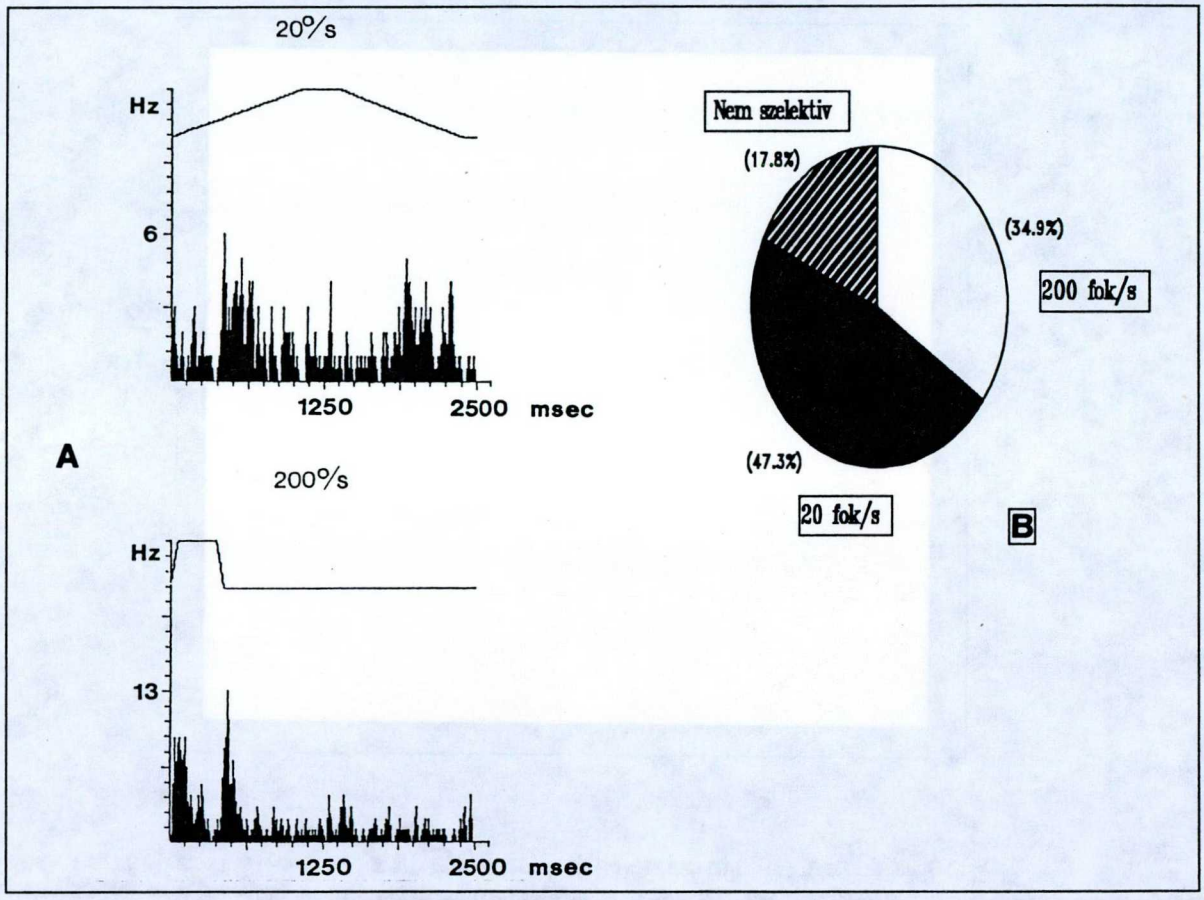
A SG-t mai értelmében macskában először 1960-ban írták le (Poggio és Mouncastle (1960)), mint egy 2.5 mm hosszú, a ventrobasalis komplex és a CGM-CGL között elnyúló, a posterior magcsoporthoz tartozó, nehezen definiálható határú struktúrát (lásd a 2. és a 29. ábrát).

29. ábra A macska thalamusának coronális metszete az A 5.5 síkban. Kolinészteráz festés. Jól látszik az elektromos lézió nyoma a SG területén.

Már az első tanulmányok hagsúlyozták multimodális voltát. Eleinte auditorikus és szomatoszenzoros túlsúlyt mutattak ki benne (Berkley, 1973, Chalupa, 1977, Poggio és Mouncastle, 1960, Krupa és mtsai, 1984), majd -különösen annak a felismerése után, hogy az újonnan felfedezett AEV igen erős, reciprok kapcsolatban áll a SG-al (Hicks és mtsai., 1984, 1986) a mag vizuális tulajdonságai kerültek előtérbe. Az AEV mellett a mag másik fő afferentációját -

hasonlóan a posterior magcsoport más tagjaihoz- a colliculus superior stratum intermediale adja.

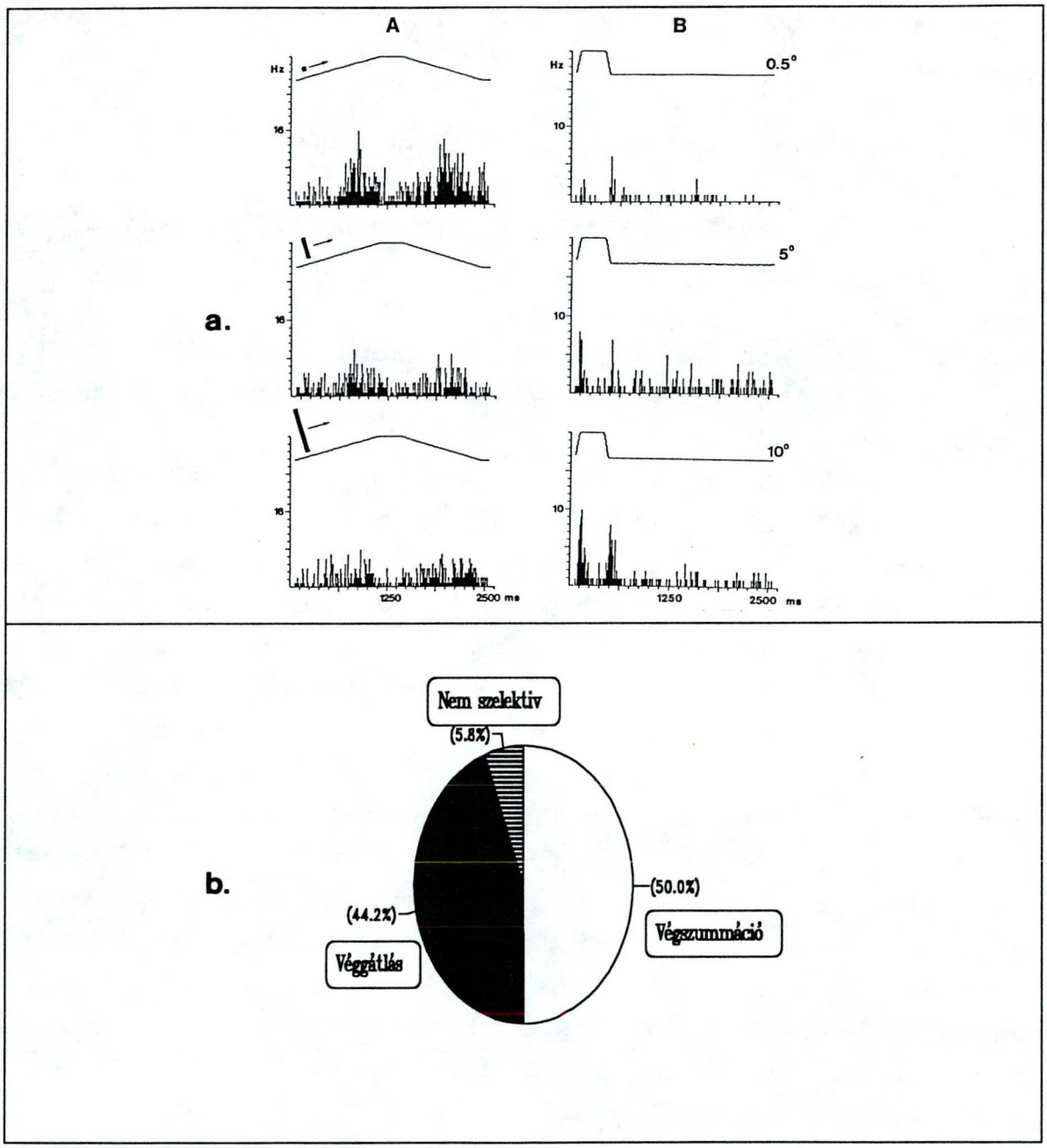
Felvetődik a kérdés, hogy az anatómiailag leírt kapcsolatot a SG és AEV között igazolják-é a fiziológiai kísérletek, vagyis a SG és az AEV vizuális tulajdonságai mennyire egyeznek ill. térnek el. A különböző modalitású neuronok arányának meghatározása volt ezen kísérleteink másik célja.



30. ábra a. Egy SG fényérzékeny neuron PSTH-ja két különböző sebességű fényfolttal való ingerlésekor. b. A SG területén vizsgált 103 neuron eloszlása sebesség érzékenységük szempontjából.

A penetrációk célzásának pontosítására új módszert dolgoztunk ki. A kísérletek során először szénszálas mikroelektródával felkerestük a Reinoso-Suárez atlasz szerinti koordinátáknál a CGL-t, majd a szigorú retinotópia alapján

meghatároztuk az itt talált neuronok pontszerű receptív mezejének pontos helyét az állat által látott térben, a függőleges és vizszintes koordináták alapján.



31. ábra a. Egy véggátlást (A) és egy végszummációt mutató neuron (B) különböző nagyságú ingereknél regisztrált PSTH-i. Figyeljük meg, hogy a neuronok kisülési mintázata mennyire hasonlít az AEV területéről regisztrált hasonló PSTH-khoz (17. ábra). b. A SG vizuális neuronjainak ingernagyság szelektivitása.

Ehhez a Sanderson féle, 1971-ben készült CGL atlaszt használtuk föl, melyben a kontralaterális látótér részletes vetülése található. Ezután a Sanderson atlasz alapján leolvastuk a receptív mezőhöz tartozó agybéli koordinátákat, majd már ezekből az új adatokból visszaszámolva felkerestük a SG-t.

3.4.1. A nucl.SG vizuális tulajdonságai

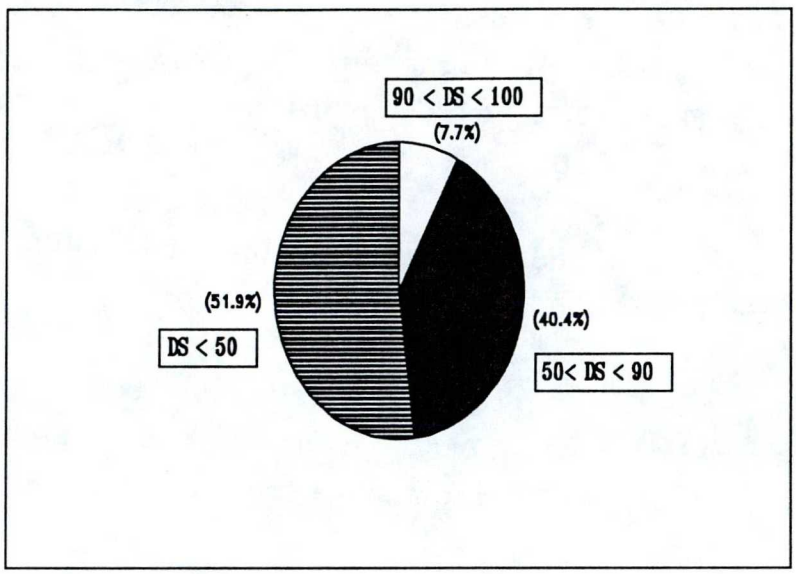
Összesen nyolc állatban 181 unimodális, vizuálisan érzékeny sejtet találtunk. Ebből 112 vizuális neuron részletes karakterizálását végeztük el. Ugyanúgy mint az AEV esetében, meghatároztuk a fényérzékeny neuronok receptív mezejének kiterjedését, sebesség-, irány- és hossz-érzékenységét.

A neuronok a különböző sebességgel mozgatott fény-foltokra különböző aktivitással reagáltak. A 30.a. ábrán ugyanazon neuron két különböző sebességre adott válasza látható, figyeljük meg a nagyobb aktivitást a magasabb sebességnél. A vizsgált 103 neuron 47 százaléka a 20, míg 35 százaléka a 200 °/sec-os sebességű ingert preferálta (30.b. ábra). Csekély százalékuk nem volt sebesség szelektív, ami azt jelenti, hogy az inger sebességének változtatásával aktivitásuk mértéke nem változott számottevően. Megvizsgáltuk, vajon a neuronok mely hányada mutat véggátlást ill. végszummációt. A 31.a. ábrán egy véggátlást és egy végszummációt mutató sejt PSTH-i láthatóak. Pontosan a neuronok fele mutatott vég-szummációt, 44 százalékuk véggátlást és csak 6 százalékuk nem volt érzékeny az inger nagyságának változtatására (31.b. ábra).

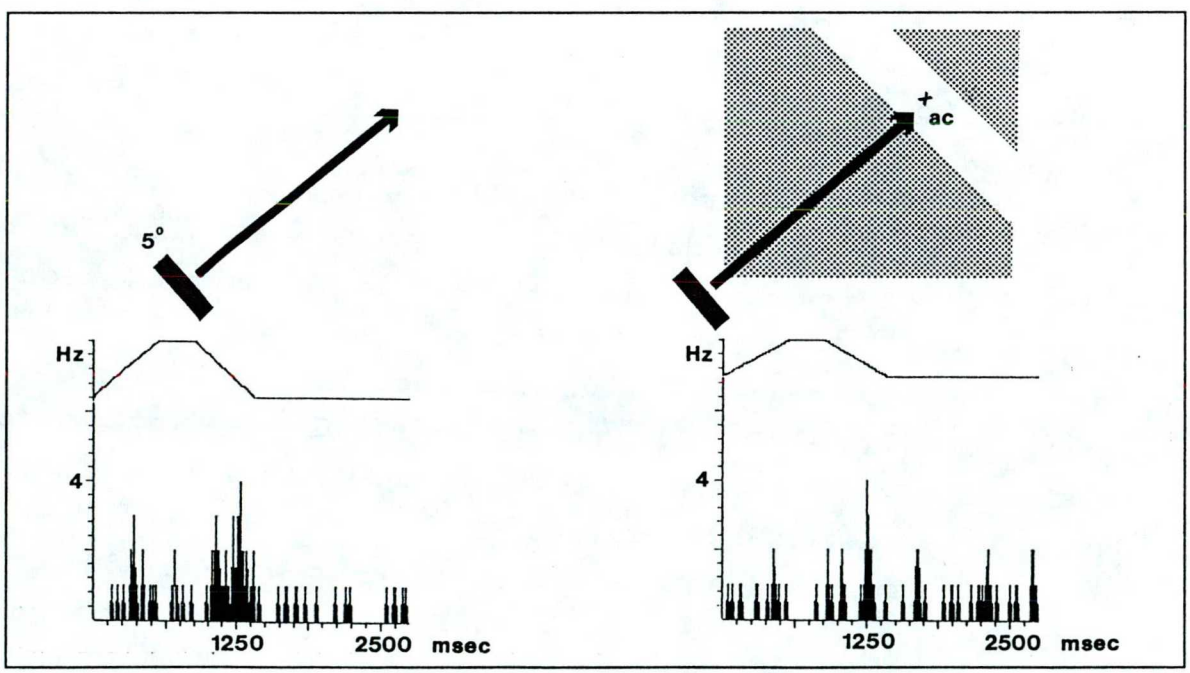
A neuronok irányérzékenységét a (32.) ábra foglalja össze:

Mint a fényérzékeny neuronokra legjellemzőbb adatot, megvizsgáltuk a neuronok receptív mezejének kiterjedését és komplexitását is. Ehhez kézzel mozgatott fényecsetet, illetve komputer által vezérelt fényingert alkalmaztunk. Alapfeltevésünk az volt, hogy a neuronok-az AEV-hez hasonlóan- nem rendelkeznek retinotópiával. A kérdést leegyszerűsítve feltételeztük, hogy receptív mezejükben az area centralis

minden esetben reprezentálva van. Ez utóbbi tétel bizonyítására a receptív mező szelektív eltakarását és így szelektív area centralis illetve perifériális retina ingerlést alkalmaztunk. (33. ábra)



32. ábra A SG irányérzékenysége. A neuronok besorolása hasonlóan történt az AEV-hez



33. ábra Egy SG neuron teljes receptív mező és area centralis szelektív ingerlésével kiváltott PSTH-ja.

Figyelemreméltó, hogy az ingerelt terület AC-ra való korlátozása gyakorlatilag egyetlen neuron esetében sem változtatta meg számottevően a tüzelési mintázatot.

Azt találtuk, hogy a neuronok - ellentétben Hicks 1984-es közlésével - nem mutatnak retinotópikus elrendeződést, a sejtek nagy része uniform, a kontralaterális alsó látómezőre kiterjedő, az AC-t jellegzetesen magába foglaló receptív mezővel rendelkezik. A sejteknek mintegy a 3/4-e mutatta ezt a fajta receptív mezőt.

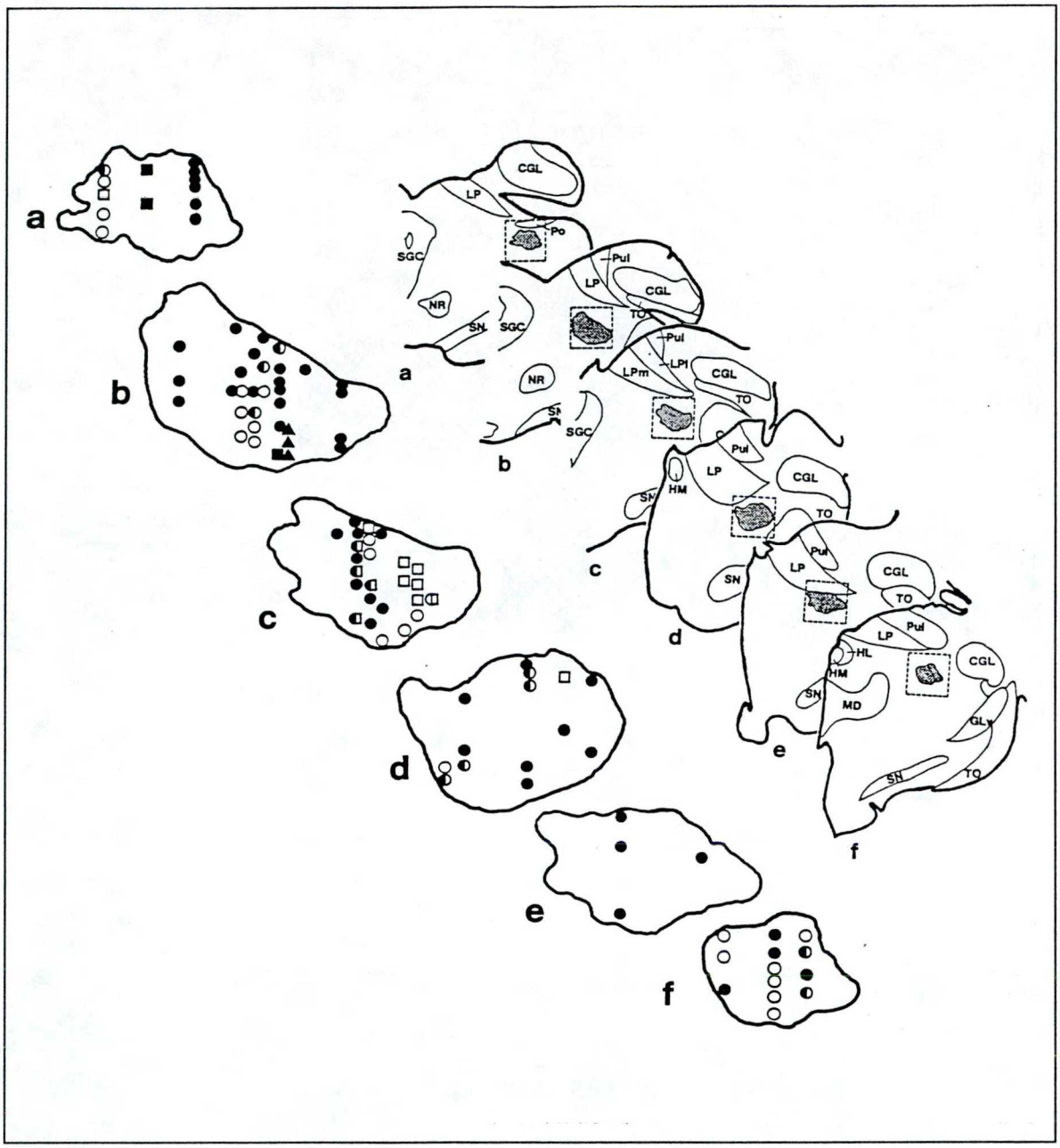
3.4.2. A nucleus supragenicularis neuronjainak modalitás specificitása

A SG multimodalitását vizsgáló tanulmányok eddig sokszor egymással ellenkező eredményekre vezettek. Minden közleményben kiemelték azonban a mag multiszenzoros tulajdonságait (Berkley, 1973, Chalupa, 1977, Poggio és Mouncastle, 1960). A mag vizuális tulajdonságainak elemzése mellett tehát szükségesnek bizonyult a más szenzoros modalitásokra adott válaszok tanulmányozása is. Az AEV területéről nyert modalitás-specificitásra vonatkozó (Benedek és mtsai, 1986, 1988) és a SG adatainak összehasonlítása által a két terület közti összeköttetés fiziológiai természetének leírása volt célunk.

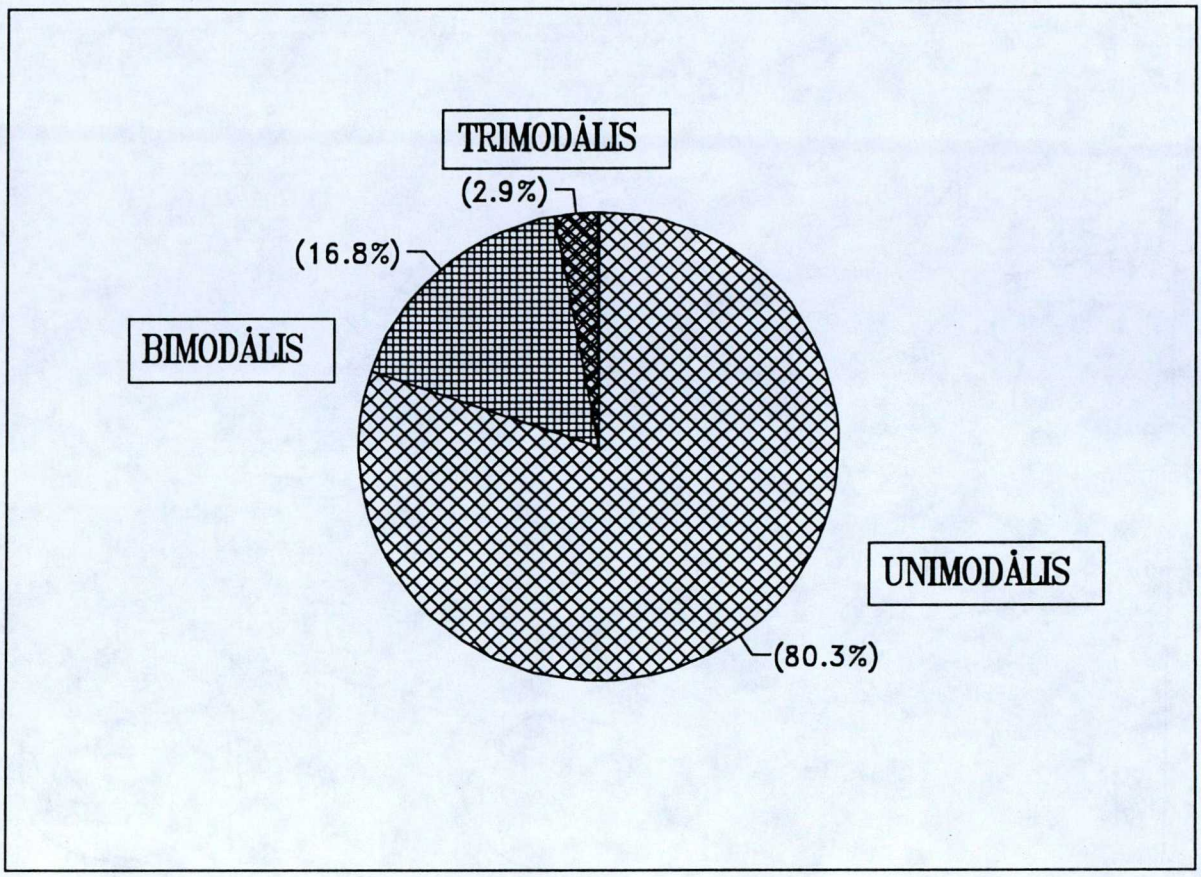
Összesen 142 neuron modalitásspecificitását teszteltük le. A különböző modalitású neuronok elhelyezkedésében rendező elvet nem találtunk (34. ábra). A neuronok megoszlását a 35 és 36. ábrák mutatják.

A szomatoszenzoros neuronok receptív mezeje főleg a contralateralis testfél nagykiterjedésű felületén volt található. Jelentős számú neuron reagált aktivitás fokozódással a bajusszőrök ingerlésére is.

Az acusticus neuronok 10-20 msec-os latenciájú, több kisülésből álló válasszal reagáltak. Habár a neuronok tonotópiáját nem vizsgáltuk, jellemző a SG acusticus neuronjaira az alkalmazott hangingerek széles spektrumára való érzékenység. A 37.ábrán két neuron acusticus illetve szomatoszenzoros ingerlésre adott válasza látható.



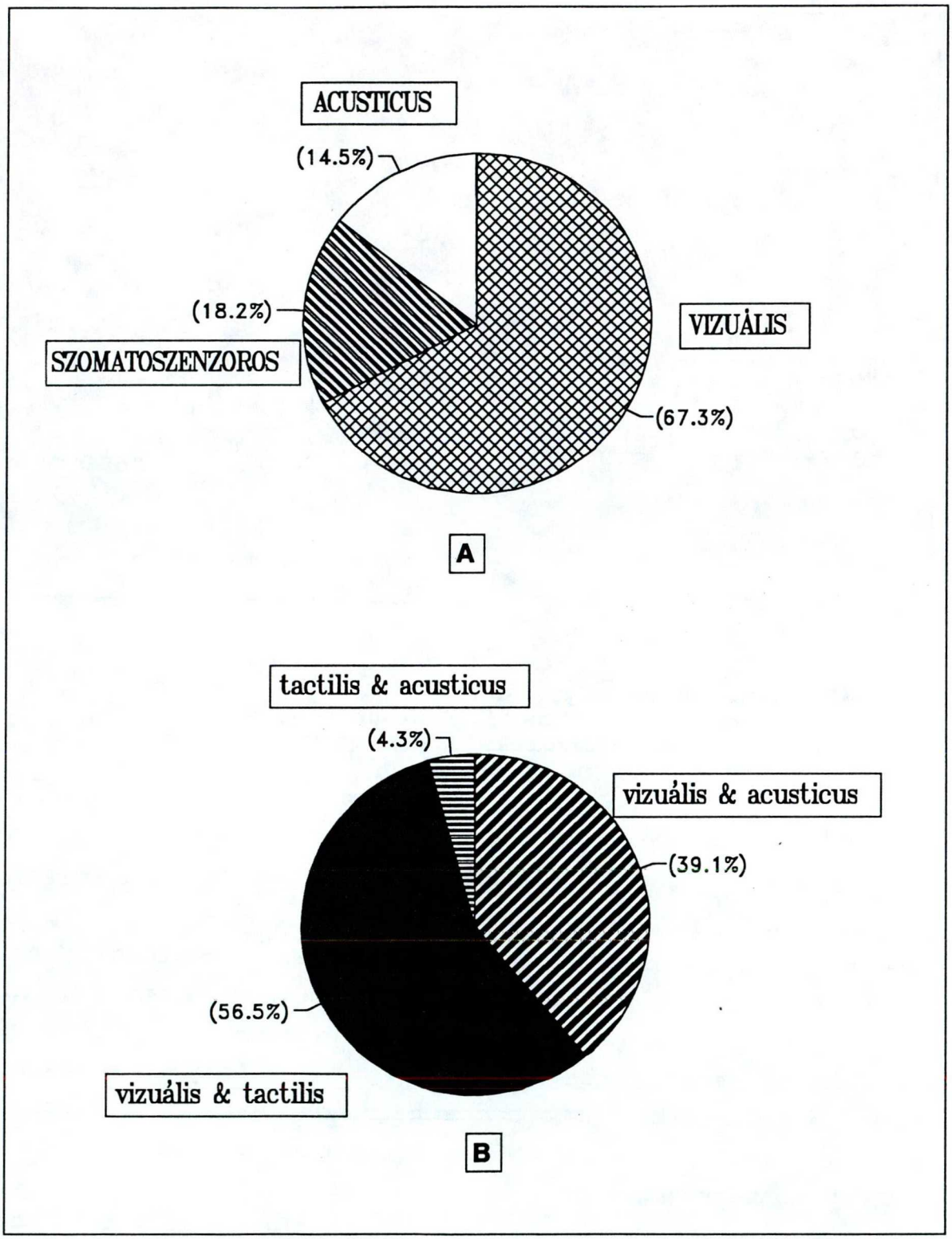
34. ábra A SG területén szövettanilag azonosított neuronok (n=98) elhelyezkedése. Az ábra bal oldalán a jobb fölső részen látható coronális metszetek bekeretezett részei láthatóak kinagyítva. Vizuális neuron: tele kör, szomatoszenzoros: üres kör, nociceptív: tele négyzet, acusticus neuron: üres négyzet, trimodális neuron: tele háromszög.



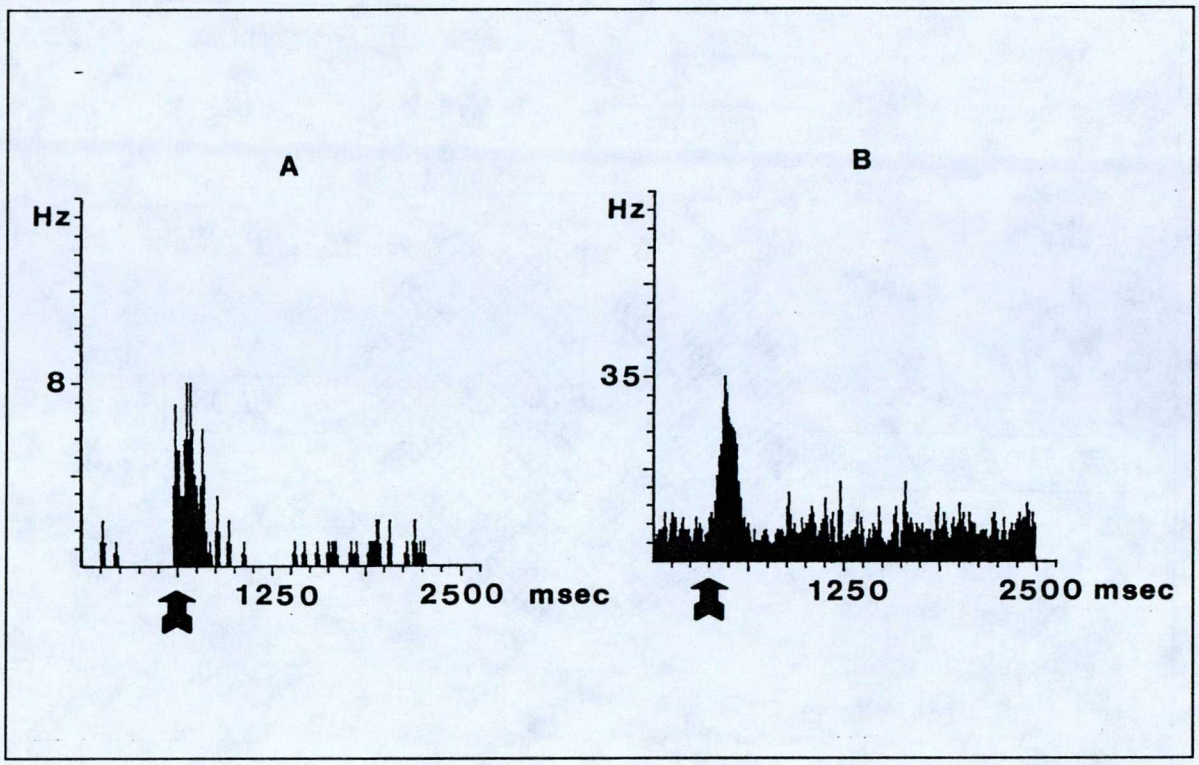
35. ábra A SG modalitásspecificitása (n=142)

3.5. A SG ÉS AZ ANTERIOR ECTOSYLVIUS VIZUÁLIS AREA ÖSSZEHASONLÍTÁSA

A SG vizuális neuronjait illető eredményeink megegyeznek azokkal, amelyeket Godfraind és mtsai (1972), illetve Hutchins és Updyke (1989) talált. Nem egyeznek azonban meg (elsősorban retinotópikus elrendeződés leírása miatt) Hicks és mtsai. (1984) tanulmányával. Ha figyelembe vesszük a SG AEV-vel való igen erős, reciprok kapcsolatát, egyáltalán nem meglepő a két terület rendkívüli hasonlósága modalitás specificitását és vizuális neuronjainak tulajdonságait illeően.



36. ábra A SG unimodális (a) (n=114) és bimodális (b) (n=24) neuronjainak megoszlása az eltérő modalitásokra való érzékenység szempontjából



37. ábra Egy acusticus (a) és egy szomatoszenzoros (b) SG neuron PSTH-ja. A nyilak a megfelelő szenzoros ingerlés időpontját mutatják.

3.5.1. Vizuális tulajdonságok

Ha a felsorolt tulajdonságokra kapott eredményeket összevetjük az előző kísérleteinkből származó, az AEV-re vonatkozó adatainkkal, akkor a következő megállapításokat szűrhetjük le: A két terület DS indexeit tekintve az AEV sejtek mintegy fele mutat irányszelektivitást, míg a SG neuronoknál ez az arány 10 % alatt van. Irányérzékenységet hasonló százalékban mutatnak a neuronok, míg nem irányérzékeny neuront jóval nagyobb mennyiségben tartalmaz a SG. A különböző sebességű ingerekre adott válaszok a két területen hasonló eloszlást mutatnak. Vég-gátlást illetve végszummációt szintén hasonló százalékban mutattak a neuronok.

A fenti eredmények az AEV és a SG vizuális neuronjainak jelentős hasonlóságára utalnak. Meg kell jegyeznünk azonban, hogy a SG sejtek a 200 fok per sec-os sebességre kisebb százalékban érzékenyek, valamint, amíg az SG neuronok 8 %-a irányszelektív, addig az AEV-ben ez az arány 54 %.

A receptív mezőket összehasonlítva a retinotópia hiánya és az uniform, nagyméretű receptív mező megtalálható mindkét struktúrában.

3.5.2. Multimodalitás

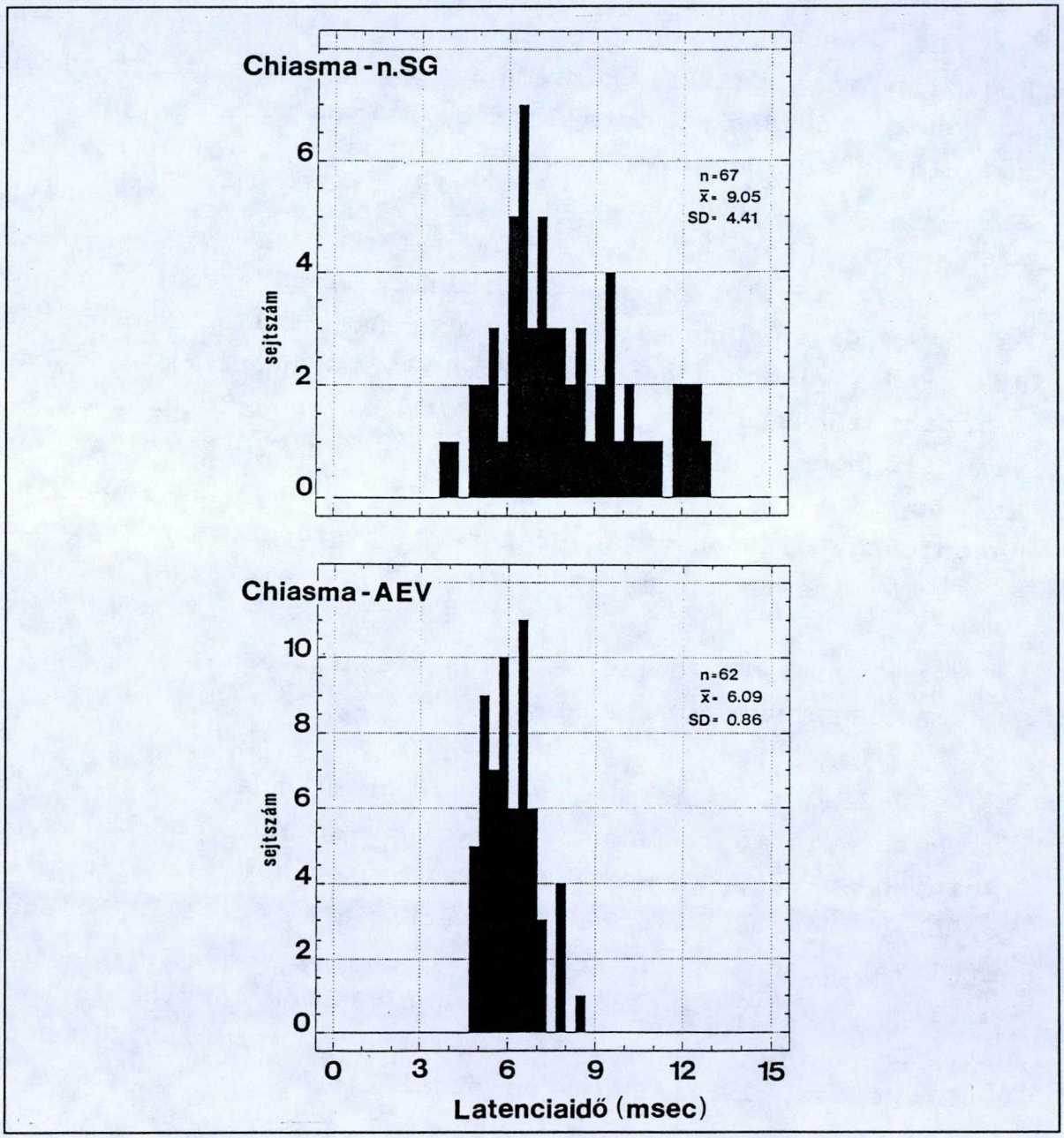
Ha a SG-ra vonatkozó eredményeinket összehasonlítjuk Hicks és mtsai (1986) közleményével, akkor a multimodális neuronok arányának nagyfokú hasonlóságát tapasztaljuk. Ott ugyanis az AEV-ben 75.3 % unimodális, 23.3 % bimodális, 1.4 % trimodális neuront találtak az SG 80, 17 és 3 százalékával szemben.

A két terület összehasonlítását illető eredmények a SG és az AEV igen intenzív, reciprok funkcionális kapcsolatára utalnak. A különböző szenzoros modalitású neoronok előfordulásának aránya a két területen közel azonosnak mondható. A vizuális neuronok aránya mindkét területen 70 % fölött van. Ez és a vizuális neuronok tulajdonságainak nagyfokú hasonlósága alátámasztja a két terület szoros összekapcsoltságát (Norita és mtsai, 1986, Hicks és mtsai, 1986).

3.6. AZ ANTERIOR ECTOSYLVIUS VIZUÁLIS AREA AFFERENTÁCIÓJÁNAK KÉRDÉSE

Az AEV vizuális bemenetét irodalmi adatok szerint az extrageniculáris thalamusból, közvetve tehát a SC-ból kapja (Reinoso-Suárez, 1984). A SC két fő úton kap vizuális afferenseket. Egyrészt a stratum superficiale retinális bemenete által (Abramson és Chalupa, 1988, Hoffman, 1972, Harting és Guillery, 1976), másrészt a mélyebb rétegek corticalis bemenete által (Hollander, 1974, Kawamura és mtsai, 1974, Segal és Beckstead, 1984, Segal és mtsai, 1983, Updyke, 1977). A retino-tectalis kapcsolat 90 %-át W rostok adják, melyek igen alacsony vezetési sebességűek. Ugyanakkor a cortico-tectalis Y rostok vezetési sebessége lényegesen magasabb. Az AEV felé kimenő tectalis rostok tehát elvileg két úton érhetik el a cortexet. Direkt úton a retinából a retino-tecto-thalamo-corticalis rendszeren át, amelyben az informá-

ció a cortex felé felfelé, corticopetális irányban ("upstream") áramlik. Indirekt úton a cortico-tecto-thalamo-corticalis rostokon át, amelyben az információ a cortexből a thalamus felé, corticofugális irányban ("downstream") is áramlana.



38. ábra A chiasma opticum elektromos ingerlésével kiváltott és az SG illetve az AEV területéről elvezetett válaszok latenciaidejének gyakorisági hisztogrammja.

A két lehetőség elválasztható, ha megmérjük az afferensek axonális vezetési sebességét.

Másrészt a kérdés eldönthető, ha a thalamikus és a corticalis állomás elektromosan kiváltott válaszainak latenciaidejét összehasonlítjuk. Ha a corticalis vizuális neuronok chiasma opticum elektromos ingerlése által kiváltott válaszainak latenciája meghaladja a thalamikus válaszokét, akkor az információ minden valószínűség szerint "upstream", míg fordított esetben "downstream" áramlik.

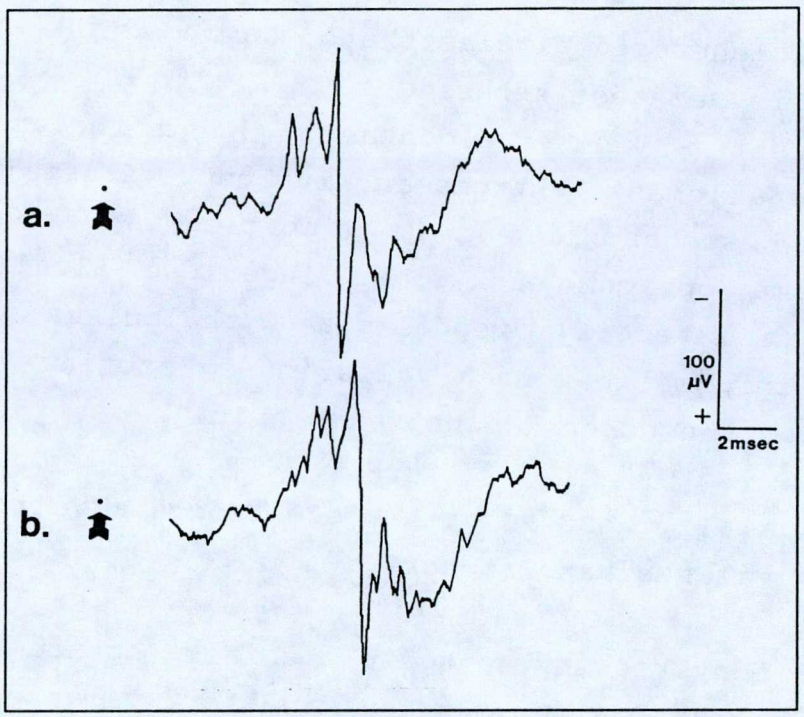
3.6.1. A SG ÉS az AEV elektromos kiváltott válaszainak latenciája

A SG fényérzékeny sejtjeit a chiasma opticum elektromos ingerlésével aktiváltuk. Az így kiváltott válaszok latenciaidejét összehasonlítottuk az AEV-ből regisztrált latenciaidőkkel (38. ábra). Az ábra fölső részén a SG, míg alul az AEV neuronok latenciaidői láthatóak. Feltünő, hogy míg a cortexből mintegy 6 msec-os átlagos latenciát mértünk, addig a thalamusból, amely a klasszikus elgondolás szerint a cortex előtti synaptikus állomás 9 msec-ot kaptunk.

Ezek az adatok azt mutatják, hogy az információ valószínüleg nem kizárólag "upstream" áramlik a thalamustól a cortex felé, hanem "downstream" áramlása is megtalálható corticalis területek felől a SG felé.

3.6.2. Az AEV afferenseinek vezetési sebessége

A vezetési sebesség leméréséhez elektromosan ingereltük az ipsilateralis szem (n=38), illetve contralateralis szem (n=24) látóidegfőjét és a chiasma opticumot. A rostok ingerlésére négyszögimpulzusokat használtunk (0,1 msec, 1-5 mA) (39. ábra). A fényérzékeny neuronokhoz futó rostok vezetési sebességét a két hely ingerlése által kiváltott elektromos válaszok latenciájának különbségéből és a két ingerelt hely közti távolságból számítottuk ki.



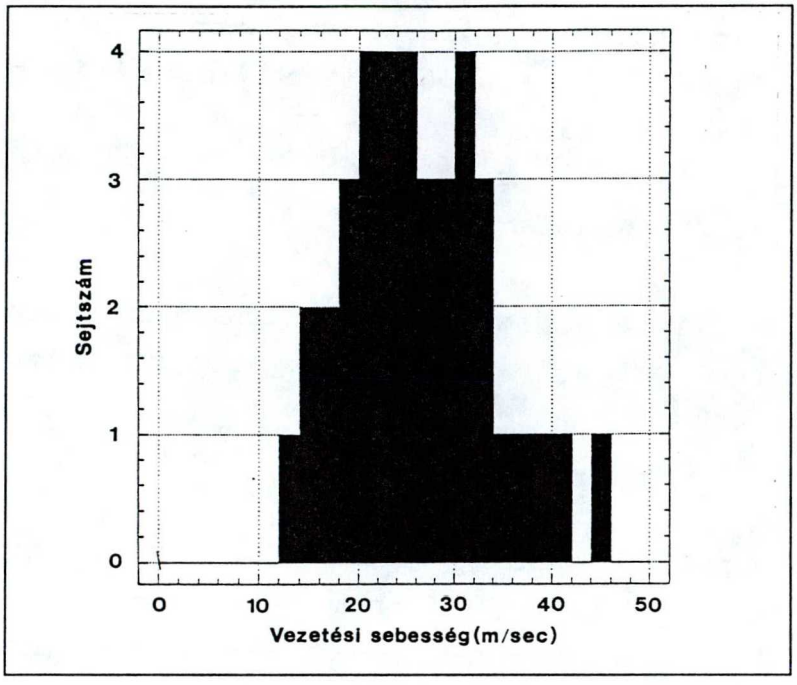
39. ábra Egy vizuális AEV neuron elektromosan kiváltott válasza a chiasma opticum (a) illetve az ipsilaterális papilla nervi optici (b) ingerlésére. A nyilak az ingerlés kezdetét jelzik.

Kísérleteink során összesen 62 vizuálisan szenzitív neuron vezetési sebességét mértük le az AEV-IVA területén. A vezetési sebességek 5,89 m/sec és 48,3 m/sec között váltakoztak, Gauss-eloszlást mutatva, 30 m/sec körüli csúccsal (40.ábra). Nem találtunk szignifikáns különbséget az ipsi és a contralaterális szem látóidegfőjének ingerléséből számított vezetési sebességek között.

Kísérleteinkben úgy találtuk, hogy az AEV afferens rostjainak nagy többsége (87,1 %) 23 m/sec fölötti vezetési sebességű, így bizonyosan nem tartozik a W típusú retinális ganglionsejtekhez. A rostok 66,1 %-a pedig az Y kategóriába esett.

Ezek az eredmények ellene szólnak annak az elméletnek, mely szerint az AEV lassú W rostokon közvetlen retinotectalis bemenetet kapna. Az Y rostok megléte bizonyítani látszik, hogy az AEV indirekt, cortico-tecto-thalamo-corticalis bemenetet kap. Másszóval az AEV afferentációja előzőleg már a cortex más területein átkapcsolódik. A rendszer

ilyentén működése egyben a striatális és extrastriatális rendszer nagymértékű összekapcsolódását is jelenti, mivel a SC-hoz futó vizuális kéreg nem korlátozódik extrastriatrális területekre. A parallel futó rendszerek tehát szoros kapcsolatban vannak és egységes rendszert alkotnak. Ezen elmélet alátámasztása természetesen még számos bizonyítékot igényel.



40 ábra Az elektromosan ingerelt neuronok száma az axonális vezetési sebesség függvényében.

SZTE Szegedi Egyetem Könyvtár

4. AZ EREDMÉNYEK ÖSSZEGZÉSE

Az eredmények értékelését az egyes pontok után már megpróbáltam elvégezni, ezért most csak a legfontosabb funkcionális következtetéseket összegzem. A disszertáció utolsó pontjaként pedig többé-kevésbé spekulatív következtetéseket szolgáltatunk a disszertációban tárgyalt területek és rajtuk keresztül az emlősök másodlagos látórendszerének magatartásban elfoglalt szerepét illetően.

4.1. ÖSSZEFOGLALÁS

4.1.1. A nucleus suprageniculatus és az anterior ectosylvius vizuális area tulajdonságai.

[1] A két terület igen hasonló tulajdonságokkal rendelkezik.

A vizuális sejtekre jellemző a nagy, kontralaterális, alsó látónegyedre kiterjedő, homogén receptív mező; a retinotópia hiánya; a gyorsan, meghatározott irányban mozgó, kisméretű fényingerekre való szelektivitás.

A modalitás vizsgálatok szerint egyik terület sem tekinthető kizárólag unimodálisnak, a vizuális neuronok túlsúlya azonban mutatja a SG és az AEV másodlagos látórendszerhez kötöttségét.

[2] Az információ a két vizsgált struktúra között nemcsak thalamus - cortex irányban, corticopetálisan, hanem minden valószínűség szerint cortex - thalamus irányban, corticofugálisan is áramlik. Erre mutat az AEV vezetési sebesség méréses tanulmányban talált, nagyrészt Y rostokon át történő afferentációja, valamint az elektromosan kiváltott válaszok latenciáinak eloszlása is.

[3] Az AEV térbeli frekvencia függése és kontraszt szenzitivitása az A17-től és más extrastriatális területektől (LS) eltérő képet mutat, de a SC-ra nagymértékben hasonlít. Ez a leletünk alátámasztja azt a korábbi megfigyelést, mely szerint az AEV az egyetlen olyan terület a macska

cortexén, amely a striatális kéreggel nincs sem közvetlen, sem közvetett funkcionális kapcsolatban. A fenti megállapítást támasztja alá az is, hogy az AEV az A17 irtása után is zavartalanul működik. Az AEV TF függésének aluláteresztő jellege, valamint a PR-VEP latenciák A17-hez viszonyított erősen megnyúlt volta, a kontrasztvizsgálatok is arra utalnak, hogy az AEV más úton, a SC-on és más kérgi területeken át kap vizuális bemenetet.

4.1.2. A humán mintaváltásos kiváltott válaszok térbeli frekvencia és luminanciaszint függése

[4] A scotópiás körülmények közt jelentősen megnyúlt latenciaértékek, a PR-VEP latenciák TF függésében talált szaturáció és "törés" arra utal, hogy a scotópiás rendszer más úton vetül a cortexbe mint a photópiás. Erre utalnak azok a kísérletek is amelyekben a kiváltott válaszok kérgi lateralizációját vizsgálták, ugyanis scotópiás és a photópiás körülmények között a válaszok kérgi generátorának centruma elkülönül (Benedek és mtsai, publikálás alatt).

4.2. AZ EMLŐSÖK MÁSODLAGOS LÁTÓRENDSZERÉNEK SZEREPE

A dolgozat legelején idézett Trevarthen volt az első, aki már ismert morfológiai bizonyítékok alapján a parallel vizuális pályákhoz megpróbált magatartási elemeket kapcsolni. Elgondolása szerint az előagyi mechanizmus felelős a fokális látásért. Ez tk. a finom diszkriminációs képességet igénylő célirányos tevékenységek közbeni fixálásért felelős. A másodlagos vagy középagyi látás alatt Trevarthen az ún. "ambient" környezeti látást értette. Ezt a perifériás retina mozgásérzékenysége, scotópiás körülmények közti aktivitása jellemzi.

Az egyed motoros aktusainak pontos végrehajtása más és más szenzoros információkat igényel. A receptorok és az

idegrendszer különböző részei ennek megfelelően a környezet - többé vagy kevésbé - specializált vonásaira reagálnak.

Igen extrém példa, de jól jellemzi ezt a specializálódást a varangyok (Bufo spp.) retinális ganglionsejtjeinek két típusa. A varangy számára a legfontosabb információ az, hogy a közeledő tárgy zsákmány-é vagy ragadozó. Ennek megfelelően a ganglionsejtek egyik csoportja akkor ad impulzusokat, amikor kis, kerek, gyorsan mozgó tárgy halad át a sejt nagy receptív mezején. Ezek a sejtek a látómezőben hirtelen megjelenő, stacionárius és egy bizonyos nagyságnál nagyobb ingerekre egyáltalán nem reagálnak. Találóan ezeket a sejteket "bogárdetektornak" nevezték el, utalva funkciójukra. A másik csoportot a kiterjedtebb körvonalú tárgyak mozgása, vagy a nagy, hirtelen megjelenő árnyékok ingerlik. Ezek a "ragadozó detektorok" (Muntz, 1964).

Emlősökben nem a retina, hanem már az idegrendszer struktúráinak specializálódása a domináló. A párhuzamos rendszerek interakciója nem világos. Egyrészt együttműködnek, másrészt gátolják is egymás működését. A fokális és környezeti látórendszerek közül az éppen szükséges előtérbe kerül a kevésbé szükségessel szemben. Ez nyilvánul meg pl. a scotópiás és photópiás látás közti átkapcsolásban, ami a fényviszonyok változtatásakor együtt jár a látott tér komponenseire való érzékenység változásával is. Az interakció alapja a magasabbrendű struktúrák integráló működése.

Az állatok térbeli tájékozódását és viselkedését tanulmányozva jóval általánosabb formában, nem kötve anatómiai struktúrához, de ugyanezt a kettősséget írta le az etológia egyik megalapozója Nico Tinbergen is:

"...Először is, a térbeli analízis teszi lehetővé az állat számára a tárgyak "felismerését". Továbbá lehetővé teszi a tárgyaknak a környezet más részeihez viszonyított lokalizációját, és így az orientált mozgásokat, melyek megfelelnek az állatot körülvevő térbeli elrendeződésnek."
(Tinbergen, 1951).

Ez megfelel a Trevartheni "mi" (fokális) és "hol" (környezeti) látásnak.

Tinbergen természetesen nemcsak a vizuális információk feldolgozására gondolt, hanem a szenzoros rendszerek- máig ismeretlen módon zajló- konvergenciáját tételezte fel.

Az acusticus, szomatoszenzoros és vizuális információk együttes reprezentáltsága és a vizuális neuronok tulajdonságai a SG, az AEV és a bemenetüket adó SC területén a mozgásérzékelés integrációjában betöltött szerepükre utal.

A multiszenzoros integráció vizsgálata valószínüleg még számos elektrofiziológiai, etológiai és pszichofiziológiai kísérletet igényel.

5. IRODALOMJEGYZÉK

Abramson, B.P., Chalupa, L.M. (1988) The laminar distribution of cortical connections with the tecto- and cortico-recipient zones in the cat`s lateral posterior nucleus. Neuroscience 15: 81-95

Adams, W.L., Arden, G.B. és Behrman, J. (1969) Responses of human visual cortex following excitation of peripheral retinal rods. Br. J. Ophthalmol., , 53: 439-452.

Avendano, C. Llamas, A. (1984) Thalamic and non-thalamic direct subcortical projections to association areas of the cat's cerebral cortex. In: F. Reinoso-Suárez and C. Ajmone-Marsen (Eds.). Cortical Integration: Basic, Archicortical, and Cortical Association Levels of Neural Integration, IBRO Monograph Series, Vol. II. Raven Press, New York, pp. 195-221

Aylaward, G.W. and Billson, F.A. (1989) The scotopic threshold response in man. Clin. Vision. Sci., 4: 373-377.

Bach, M. and Joost, W. (1989) VEP vs spatial frequency at high contrast: subject have either a bimodal or single-peaked response function. In: J.J. Kulikowski and C.M. Dickinson (Eds.), Seeing contour and color, Pergamon Press, Oxford, 478-484.

Baizer, J.S., Ungerleider, L.G. and Desimone, R. (1991) Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. The J. of Neurosc., 11(1): 168-190.

Benedek G., Jang E.K., Hicks T.P. (1986) Physiological properties of visually responsive neurones in the insular cortex of the cat. Neurosci. Lett. 64: 269-274

Benedek, G. T.P.Hicks (1988) The visual insular cortex of the cat: organization, properties and modality specificity Brain Res. 75: 271-277

Benedek, G., Norita, M., Creutzfeldt, O.D. (1983) Electrophysiological and anatomical demonstration of an overlapping striate and tectal projection to the lateral posterior-pulvinar complex of the cat. Exp. Brain Res., 52: 157-169

Benedek,G., Mucke, L., Norita, M., Albowitz, B., Creutzfeldt, O.D. (1988) Anterior Ectosylvian Visual Area /AEV/ of the Cat.Progress in Brain Res.,Vol 75,T.P.Hicks and GY.Benedek /Eds./, Elsevier Science Publishers B.V. /Biomedical Division/

Berkley, K.J. (1973) Response properties of cells in ventrobasal and posterior group nuclei of the cat. J. Neurophysiol. 36: 940-952

Berkley, M.A. (1990) Behavioral determination of the spatial selectivity of contrast adaptation in cats: some evidence for a common plan in the mammalian visual system. Vis. Neurosci., 4: 413-426.

Berman, A.L., Jones, E.G., (1982) The Thalamus and Basal Telencephalon of The Cat. A Cytoarchitectonic Atlas with Sterotaxic Coordinates, University of Wisconsin Press, Madison.

Bishop, G.H. (1933) Fiber groups in optic nerve. Am. J. Physiol. 106: 460-474

Bishop, G.H., Clare, M.H., Land au, W.M. (1969) Further analysis of fiber groups in the optic tract of the cat. Exp. Neurol. 24: 386-399

Bishop, P.O., Kozak, W. Vakkur, G.J. (1962) Some quantitative aspects of the cat's eye: axis and plane of reference, visual field co-ordinated and optics. J. Physiol. 163: 466-502

Bisti, S., Sireteanu, R.C. (1976) Sensitivity to spatial frequency and contrast of visual cells in the cat superior colliculus. Vision Res. 16: 247-251

Blake, R. (1988) Cat spatial vision. TINS, 11: 78-83.

Brockhaus, H. (1940) Die Cyto und Myeloarchitektur des Cortex claustralis und des Claustrum beim Menschen. J. Psychol. Neurol.(Leipzig) 49: 249-348

Burr,D.C., Ross, J., Morrone, M.C. (1986) Seeing object is motion. Proc. Roy. Soc. B: 227: 249-265

Buser, P. Bignall, K.E. (1967) Nonprimary sensory projections on the cat neocortex. Int. Rev. Neurobiol. 10: 111-165

Campbell, F.W. and Robson, J.G. (1968) Applicaton of fourier analysis to the visibility of gratings. J. Physiol (Lond.), 197: 223-235.

Campbell, F.W., Cooper, G.F. and Enroth-Cugell, C. (196() The spatial frequency selectivity of the visual cells of the cat. J. Physiol (Lond.)., 203: 223-235.

Campbell, F.W. and Maffei, L. (1970) Electrophysiological evidence for the existence of orientation and size detectors in the human visual system. J. Physiol (Lond.), 207: 635-652.

Campbell, F.W., Maffei, L. and Piccolino, M. (1973) The contrast sensitivity of the cat. J. Physiol (Lond.), 229: 719-731.

Chalupa, L.M. (1977) A review of cat and monkey studies implicating the pulvinar in visual function. Behav. Biol. 20: 149-167

Chen, S., Wu, L. and Wu, D. (1990) Objective measurement of contrast sensitivity using the steady-state visual evoked potential. Doc. Ophthalmol., 75: 145-153.

Chiappa, K.H., (1983) Evoked potentials in clinical medicine. Raven, New York,.

Ciganek, L. (1970) Binocular addition of the visually evoked response with different stimulus intensities in man. Vision Res., 10: 479-487.

Clarey, J.C., Irvine, R.F. (1986) Auditory response properties of neurons in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. Brain Res 386: 12-19

Creutzfeldt, O. (1985) Comparative aspects of representation in the visual system. Pontific. Acad. Sci. Script. Var. 54: 53-79

Davson, H., (1990) Physiology of the eye. Macmillan press, London,.

DeValois, K., DeValois, R.L. and Yund, E.W. (1979) Responses of striate cortex cells to grating and checkerboard patterns. J. Physiol (Lond.), 291: 483-505.

DeValois, R.L., Morgan, H. and Snodderly, D.M. (1974) Psychophysical studies of monkey vision. III. Spatial luminance contrast sensitivity tests of macaque and human observers. Vision Res., 14: 75-81.

Deyoe,E.A., Van Essen, D.C. (1988) Concurrent processing streams in monkey visual cortex. TINS, 11,219-226

Diamond, I.T. (1979) The subdivisions of neocortex: a proposal to revise the traditional view of sensory, motor, and association areas. Prog. Psychobiol. Physiol. Psychol. 8: 1-43

Diamond, I.T., Hall, W.C. (1969) Evolution of neocortex. Science 164: 251-262

Diamond,I.T.,Jones, E.G., Powell, T.P.S. (1969) The projection of the auditory cortex upon the diencephalon and brain stem in the cat. Brain Res. 15: 205-340

Dinse, H.R.O. von Seelen, W. (1981) On the function of cell systems in area 18. Part I. Biol. Cybern. 41: 47-57

Enroth-Cugell, C., Robson, J.G. (1966) The contrast sensitivitiy of retinal ganglion cells of the cat. J. Physiol. (Lond.) 187: 517-552

Finkelstein, D., Grűsser, O.J. (1965) Frog retina: detection of movement. Science 150: 1050-1051

Freud,S. 1891. Zur Auffassung der Aphasien: Eine kritische Studie. E. Stengel (trans.), On aphasia. A critical study. London: Imago, 1953.

Froehlich, J. and Kaufman, D.I. (1991) Effect of decreased retinal illumination on simultaneously recorded pattern electroretinogramms and visual-evoked potentials. Invest. Ophthalmol. Vis. Sci., 32: 310-318.

Fujimura, K., Tsuchida, Y., Morita, Y. and Jacobson, J.H. (1975) Application of visually evoked response near the threshold of vision to objective measurement of dark adaptation. Am. J. Opht., 79: 141-150.

Gizzi, M.S., Katz, E. and Movshon, A. (1990) Visual Neurosci. 5, 463-468

Glickstein, M., King, R.A., Miller, J., Berkley, M. (1967) Cortical projections from the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. J. Comp. Neurol. 130: 55-76

Godfraind, J.M., Meulders, M., Veraart, C. (1972) Visual properties of neurons in pulvinar, nucleus lateralis posterior and nucleus supragenicularatus thalami in the cat. I Qualitative investigation. Brain Res 44: 503-526

Graybiel, A.M. (1972) Some fiber pathways related to the posterior thalamic region in the cat. Brain Behav. Evol. 6: 363-393

Graybiel, A.M. (1973) The thalamo-cortical projection of the so-called posterior nuclear group: A study with anterograde degeneration methods in the cat. Brain Res 49: 229-244

Guldin, W.O., Markowitsch, H.J. (1984) Cortical and thalamic afferent connections of the insular and adjacent cortex of the cat. J Comp Neurol 229: 393-418

Guldin, W.O., Markowitsch, H.J., Lampe, R., Irle, E. (1986) Cortical projections originating from the cat,s insular area and remarks on claustrocortical connections. J. Comp. Neurol. 243: 468-487

Hardy, H., Heimer, L., Switzer, R., Watkins, D. (1976) Simultaneous demonstration of horseradish peroxydase and acetylchlinesterase. Neurosci. Letters 3: 1-5

Hammond, P. and Pomfrett, C.J.D. (1990) Vision Res. 30, 359-369

Harting, J.K., Hall, W.C., Diamond, I.T. (1972) Evolution of the pulvinar. Brain Behav. Evol. 6: 424-452

Heath, C., Jones, E.G. (1971) An experimental study of ascending connections from the posterior group of thalamic nuclei in the rat. J. compl. Neurol. 141: 397-426

Hicks, T.P., Metherate, R., Land ry, P., Dykes, R.W. (1986) Bicuculline-induced alterations of response properties in functionally-identified ventroposterior thalamic neurones. Exp. Brain Res. 63: 248-264

Hicks, T.P., Benedek, G., Thurlow, G.A. (1988) Modality specificity of neuronal responses within the cat,s indula. Journal of Neurophys. 60: 422-437

Hicks, T.P., Benedek, G., Thurlow, G.A. (1988) Organization and properties of neurons in a viisual area within the insular cortex of the cat. Journal of Neurophys. 60:397-421

Hicks, T.P., Ruwe, W.D., Veale, W.L., Veenhuizen, J.C. (1985) Aspartate and glutamate as synaptic transmitters of parallel visual cortical pathways. Exp. Brain Res. 58: 421-425

Hicks, T.P., Stark, C.A., Fletcher, W. (1986) Origins of afferents to visual suprageniculate nucleus in the cat. J. Comp. Neurol. 246: 544-554

Higo, S., Kawamura, S. (1984) Topographical linkage of tecto-thalamoanterior ectosylvian sulcal cortex in the cat: An 125I-WGA autoradiographic study. Brain Res Bull 12: 647-655

Hoffmann, K.P. (1973) Conduction velocity in pathways from retina to superior colliculus in the cat: a correlation with receptive field properties. J. Neurophysiol. 36: 409-424

Holl, M. (1899) Über die Insel des Carnivorengehirnes. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt : 217-266

Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat,s visual cortex. J Physiol 600: 106-154

Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1965) Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. J. Neurophysiol. 28: 229-289

Hubel, D.H., Wiesel, T.N. (1969) Visual area of the lateral suprasylvian gyrus (Clare-Bishop area). J Physiol 202: 251-260

Hughes, H.C. (1980) Efferent organization of the cat pulvinar complex, with a note on bilateral claustrocortical and reticulocortical connections. J. Comp. Neurol. 193: 937-963

Hutchins, B.,Updyke, B.V. (1989) Retinotopic organization within the lateral posterior complex of the cat. J.of Comp.Neurol. 285: 350-398

Jeffreys, D.A. és Axford, J.G. (1972a) Source location of pattern-specific components of human visual evoked potentials. I. Components of striate cortical origin. Exp. Brain Res., 16: 1-21.

Jeffreys, D.A. és Axford, J.G. (1972b) Source location of pattern-specific components of human visual evoked potentials. II.Components of extrastriate cortical origin. Exp. Brain Res., 16: 22-40.

Jones,E.G. (1985) The Thalamus. Plenum Press, New York, pp 583-585

Joost, W. and Bach, M. (1990) Variability of the steady-state visually evoked potential: interindividual variance and interindividual reproducibility of spatial frequency tuning. Doc. Ophthalmol., 75: 59-66.

Kalia, M., Whitteridge, D. (1973) The visual areas in the splenial sulcus of the cat. J. Physiol. (Lond.) 232: 272-283

Kandel, E.R., Schwartz,J.H. (1985) Principles of neural science, 2-nd Ed. Elsevier,.

Katsumi, O., Hirose, T. and Tsukada, T. (1988) Effect of number of elements and size of stimulus field on recordability of pattern reversal visual evoked response. Invest. Ophthalmol. Vis. Sci., 29: 922-927.

Kawamura, S., Sprague, J.M., Niimi, K. (1974) Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum and superior colliculus. J. Comp. Neurol. 158: 339-362

Klingaman, R.L. (1976) The human visual evoked cortical potential and dark adaptation. Vision Res., 16: 1471-1477.

Krubitzer, L. and Kaas, J. (1990) Convergence of processing channels in the extrastriate cortex of monkeys. Visual Neurosci., 5: 609-613.

Krupa, M., Maire-Lepoivre, E., Imbert, M. (1984) Visual properties of neurons in the suprageniculate nucleus of the cat. Neurosci. Lett. 51: 13-18

Kurita-Tashima, S., Tobimatsu, S., Nakayama-Hiromatsu, M. and Kato, M. (1991) Effect of check size on the pattern reversal visual evoked potential. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 80: 161-166.

Lachenmayr, B. (1989) Das periphere sehen-funktion und bedeutung. Naturwissenschaften, 76: 447-452.

Lin, C.S., Kaas, J.H. (1979) The inferior pulvinar complex in owl monkeys: architectonic subdivisions and patterns of input from the superior colliculus and subdivisions of visual cortex. J.Comp.Neurol. 187:655-678

Livingstone, M. and Hubel, D. (1988) Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. Science, 240: 740-749.

Maffei, L. és Fiorentini, A. (1973) The visual cortex as a spatial frequency analyzer. Vision Res., 13: 1255-1267.

Mansfield, R.J.W. (1973) Latency functions in human vision. Vision Res., 13: 2219-2234.

Mason, R. (1978) Functional organization in the cat's pulvinar-complex. Exp Brain Res 31: 51-66

McCulloch, D.L. és Skarf, B. (1991) Development of the human visual system: Monocular and binocular pattern VEP latency. Invest. Ophthalmol. Vis. Sci., 32: 2372-2381.

Mesulam, M.-M., Mufson, E.J. (1982) Insula of the Old World monkey. I: Architectonics in the insuloorbito-temporal component of the paralimbic brain. J. Comp. Neurol. 212: 1-22

Meynert, T.C. (1869) Der Bau der Grosshirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten nebst einem pathologisch-anatomischen Corollarium. Heuser`sche Buchhand lung, Neuwied

Morrone, C., Stefano, di,M., Burr, D.C. (1986) Spatial and temporal properties of neurons of the suprasylvian cortex of the cat. J. Neurophysiol. 56: 969-986

Mountcastle, V.B. (1957) Modality and topographic properties of single meurons of cat's somatic sensory cortex. J. Neurophysiol. 20: 408-434

Movshon, J.A., Thompson, I.D., Tolhurst, D.J. (1978) Spatial and temporal contrast sensitivity of neurones in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. J. Physiol. 283: 101-120

Mucke, L., Norita, M., Benedek, G., Creutzfeldt, O. (1982) Physiologic and anatomic investigation of a visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. Exp Brain Res 46: 1-11

Mucke, L., Norita, M., Albowitz, B., Creutzfeldt, O.D. (1988) Anterior ectosylvian visual area (AEV) of the cat: physiological properties. Progr. Brain Res. 75: 245-255

Muntz,W.R.A. (1964), Scient.Amer., March, 210: 111-419

Niimi, K., Kuwahara, E. (1973) The dorsal thalamus of the cat and comparison with monkey and man. J. Hirnforsch. 14: 303-325

Niimi, K., Sprague, J.M. (1970) Thalamo-cortical organization of the visual system in the cat. J. Comp. neurol. 138: 219-249

Norita, M., Katoh, Y. (1986) Cortical and textal afferent terminals in the suprageniculate n ucleus of the cat. Neurosci. Lett. 65: 104-108

Norita, M., Mucke, L., Benedek, G., Albowitz, B., Katoh, Y., Creutzfeldt, O.D. (1986) Some efferent and afferent connections of the anterior ectosylvian visual area (AEV). Exp Brain Res 62: 225-240

Norita, M., Hicks, T.P., Benedek Gy., Katoh, Y. (1991) Afferent and efferent connnections of the feline insular visual cortex. J. Hirnforsch. Közlésre elfogadva

Oken, B.S., Chiappa, K.H. and Gill, E. Normal temporal variability of the P100. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1987, 68: 153-156.

Olson, C.R., Graybiel, A.M., (1981) A visual area in the anterior ectosylvian sulcus of the cat. Neurosci. Abstr. 7: 831

Olson, C.R., Graybiel, A.M. (1987) Ectosylvian visual area of the cat: location, retinotopic organization, and connections. J. Comp. Neurol. 261: 277-294

Olson, C.R.,Graybiel, A.M. (1983) An outlying visual area in the cerebral cortex of the cat. Prog. Brain Res. 58: 239-245

Olszewski, J. (1952) The Thalamus of the Macaca Mulatta. An Atlas for Use with Stereotaxic Instrument. Karger, Basel

Orban, G.A., (1984) Neuronal operations in the visual cortex, Springer-Verlag,.

Palmer, L.A. Rosenquist, A.C., Tusa, R.J. (1978) The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. J. Comp. Neurol. 177: 237-256

Poggio, G.F., Mountcastle, V.B. (1960) A study of the functional contributions of the lemniscal and spinothalamic systems to somatic sensibility. Central nervous mechanisms in pain. Bull. Johns Hopkins Hospú 106: 266-316

Ptito, M., Tassinari, G., Anonini, A. (1987) Electrophysiological evidence for interhemispheric connections in the anterior ectosylvian sulcus in the cat. Exp Brain 66: 90-98

Raczkowski, D., Rosenquist A.C. (1981) Retinotopeic organization in the cat lateral posterior-pulvinar complex. Brain Res 221: 185-191

Regan, D. (1983) Spatial frequency mechanisms in human vision investigated by evoked potential recording. Vision Res., 23: 1401-1407.

Regan, D. and Spekreijse, H. (1986) Evoked potentials in vision research 1961-86. Vision Res., 26: 1461-1480.

Reinoso-Suárez, F. (1961) Topograhischer Hirnatlas der Katze. Fuer Experimental-physiologische Untersuchungen . Darmstadt, FRG: E. Merck, AG.

Reinoso-Suárez, F. (1984) Connectional patterns in parietotemporoocipital association cortex of the feline cerebral cortex. In: Cortical Integration: Basic, Archicortical and Cortical Associuation Levels of Neural Integration, eds. F. Reinoso-Suárez and C. Ajmone-Marsan, New York: Raven, p. 255-278

Reinoso-Suárez, F., Roda, J.M. (1985) Topographical organization of the cortical afferent connections to the cortex of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. Exp. Brain Res. 59: 313-324

Ristanovic, D. and Hajukovic, R. (1981) Effects of spatially structured stimulus field on pattern reversal visual evoked potentials. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 51: 599-610.

Roda, J.M., Reinoso-Suárez, F. (1983) Topographical organization of the projections to the cortex of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. Exp. Brain Res., 49: 131-139

Rodieck, R.W. (1979) Visual pathways Annu. Rev. neurosci. 2: 193-215

Rose, M. (1928) Die Insel des menschen und der Tiere. J. Physiol. Neurol. (Leipzig) 37: 467-624

Rosenquist, A.C. (1985) Connections of visual cortical areas in the cat. In Crebral Cortex. Viusual Cortex, edited by A. Peters and E. G. Jones. New York: Plenu, 3: 81-117

Sanderson, K.J. (1971) The projection of the visual field to the lateral geniculate and medial intralaminar nuclei in the cat. J. Comp. Neurol. 143: 101-118

Schiller, P.H. (1964) The superior colliculus and visual fuction. in Handbook of Physiology, American Physiologycak Society, Washington,D.C. pp.457-505.

Sokol, S., Jones, K. and Nadler, D. (1983) Comparison of the spatial frequency response properties of the human retina and cortex as measured by simultaneously recorded pattern ERGs and VEPs. Vision Res., 23: 723-727.

Spafford, M.M. and Lu, S.L. (1989) Retinal adaptation effects on the patterned VEP and ERG. Optom. Vis. Sci., 66: 507-514.

Stone, J., Dreher, B. (1983) Parallel processing of information in the visual pathways. A general principle of sensory coding. Trends. Neurosci. 5: 441-446

Stone, J., Dreher, B., Leventhal, A. (1979) Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. Brain Res. Rev. 1: 345-394

Stone, J., Hoffmann, K.P. (1972) Very slow conducting ganglion cells in the cat's retina: a major, new functional type. Brain Res. 43: 610-616

Tamai, Y., Miyashita, E. (1989) Subcortical connections of an "oculomotor" region in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus in the cat. Neurosci. Res. 7: 249-256

Tinbergen, N. (1951) Az ösztönről, Gondolat, Budapest (1973)

Trevarthen, C.B., (1962) Double visual learning in split-brain monkeys. Science 136: 258-259

Trevarthen, C.B. (1968) Two mechanisms of vision in primates. Psychol.Forsc. 31: 299-337

Tusa, R.J., Palmer, L.A. (1980) Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat. J. Comp. Neurol. 193: 147-164

Tusa, R.J., Rosenquist, A.C., Palmer, L.A. (1979) Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. J. Comp. Neurol. 185: 657-678

Updyke, B.V. (1981) Topographic organization of the projections from cortical areas 17,18 and 19 onto the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. J.Comp.Neur. 173: 81-122

Updyke, B.V. (1974) Projections from visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent nuclei in cat. J. comp. Neurol. 201: 477-501

Vaughan, H.G. and Hull, R.C. (1965) Functional relation between stimulus intensity and photically evoked cerebral responses in man. Nature, 206: 720-722.

Van Essen, D.C., Anderson, C.H. and Felleman, D.J. (1992) Information processing in the primate visual system: An integrated systems perspective. Science, 255: 419-423.

Wilson, M.E., Cragg, B.G. (1967) Projections from the lateral geniculate nucleus in the cat and monkez. J. Anat. 101: 677-692

Wooten, B.R. (1972) Photopic and scotopic contributions to the human visually evoked cortical potential. Vision Res., 12: 1647-1660.

Zeki,S.M., (1970) Interhemisoheric connections of prestriaste cortex in monkey. Brain Res. 19:63-75.

Zihl, J. és Kerkhoff, G. (1990) Foveal photopic and scotopic adaptation in patients with brain damage. Clin. Vis. Res., 5: 185-195.

Zumbroich, T.J., Grünau, v.M., Poulin, M., Blakemore, C. (1986) Differences of visual field representation in the medial and lateral banks of the suprasylvian cortex (PMLS/PLLS) of the cat. Exp. Brain Res. 64: 77-93

Zumbroich, T.J. and Blakemore, C. (1987) The J. of Neurosc. 7, 482-500

Zumbroich, T.J., Price, D.J. and Blakemore, C. (1988) The J.of Neurosc. 8, 2713-2728

Végül szeretnék köszönetet mondani mindazoknak akik a dolgozat elkészítéséhez segítséget nyújtottak.

Elsősorban is szeretnék köszönetet mondani Prof. Benedek Györgynek, az Élettani Intézet vezetőjének, akinek hálás vagyok azért, mert a kutatói pályán elindított és lehetőséget nyújtott arra, hogy munkájába bekapcsolódjak. Ő ismertetett meg ezen kutatási terület kísérleti módszereivel és segítséget nyújott a megfelelő szakirodalom elsajátításához. Folyamatosan ellátott tanácsaival és ezáltal nagyban hozzásegített dolgozatom elkészítéséhez.

Köszönettel tartozom dr.Sáry Gyulának, aki mellett nagyon sok időt töltöttem el a laboratóriumban és akitől sokat tanultam az ottani munkáról.

A számítógépes programok és a kísérleti műszerek elkészítéséért Rubicsek Györgynek és Liszli Péternek tartozom köszönettel. Türelmüket, amellyel állandó "zaklatásaimat" fogadták, nem lehet túlértékelni. Perényi János és Csákány Béla sok-sok nappalt és éjszakát töltött laboratóriumunkban dolgozva, nyugodt légkört, jó hangulatot teremtve. Siposné Dósai-Molnár Gabriella remek, figyelmes aszisztenciája biztosította a hátteret kísérleteink kivitelezéséhez. A dolgozat ábráinak nagy része is az Ő ízlését és akkurátus munkáját dícséri.

Végül köszönöm az Élettani Intézet összes munkatársának a türelmet, amit velem szemben tanusított.