

Válasz Karmos György Professzor Úrnak
dr. Sály Gyula „A makákó majom látórendszerének elektrofiziológiai vizsgálata”
című MTA doktori értekezésével kapcsolatban feltett kérdéseire, megjegyzéseire

Szeretném megköszönni Professzor Úrnak értekezésem kritikus bírálatát, és kérdéseire, megjegyzéseire az alábbiakban válaszolok.

1. *Formai szempontból apró kritikai megjegyzésem, hogy a szerző nagyon szereti a „stimulus” kifejezést, olyankor is azt használja, amikor magyar szavakat is alkalmazhatna és a saccadikus szó hol k-val, hol c-vel szerepel a szövegben.*

Sajnálom a helyesírási következetlenségeket. A stimulus/inger/kép dilemma engem is sokat foglalkoztatott; a stimulus mellett azért döntöttem gyakrabban, mert az *inger* számomra túlságosan „zsigeri” hatást kelt, a *kép* kifejezésre pedig mentorom, Benedek professzor úr azt szokta mondani, hogy az leginkább a falon van...

2. *Az értekezésben a módszerek ismertetése világos, jól követhető, egyetlen kritikai megjegyzésem, hogy a szerző nem következetes abban, ahogy az egyes kísérletekben alkalmazott állatok számát megadja. A corpus geniculatum laterale (CGL) vizsgálatok leírásánál nem említi, hogy hány állatból származnak az adatok, a későbbi alfejezeteknél (pl. 3.5, 3.6, 3.9) viszont a kísérleteknél használt állatok betűkódját is pontosan megadja.*

Bírálómnak igaza van. A 3.1 alfejezet adatai egy, a 3.2 alfejezet és a többi adatai 2 majomból származnak.

3. *A sötétben végzett spontán, ill. ingervezérelt saccadok elemzésekor fontos megfigyelése a szerzőnek, hogy a CGL sejtaktivitás csökkenés már 90-120 ms-al a mozgás megindulása előtt megjelenhet. Fel kell tennem a kérdést, hogy mi a véleménye a szerzőnek, a motoros tervezés mely szintjéről származhat a CGL-ben aktivitáscsökkenést kiváltó hatás?*

A CGL szupressziója gátló sejtekből származik, tehát n. reticularis thalami, vagy a pretectalis GABAerg rostok, illetve a CGL saját gátló neuronjai közvetíthetik. Számos struktúra szóba jöhet, időben legjobban a colliculus superior aktivitásfokozódása illik a képbe (Sommer & Wurtz, 2008). A szakkadikus szupresszióban azonban valószínűleg szerepe van a kéregnek is, mert a szupresszió mértéke a két szemet ért vizuális inger tulajdonságaitól függ, és az ilyen binokuláris interakció feltételezi a kéreg közreműködését (Chahine & Krekelberg, 2009). A frontális szemmozgató mező egyrészt része a szakkadokat generáló hálózatnak másrészt pedig része annak a colliculus superiorból induló, a frontális szemmozgató mezőbe tartó pályának, mely a szakkád alatti percepció állandóságért felel (Knight, 2012). Ezt tartják a szupresszió kiváltásában meghatározó tényezőnek is (Ibbotson & Krekelberg, 2011).

4. *A saccadot követő aktivitás növekedés a látórendszer különböző szintjein jól ismert jelenség, amely pl. a VI-ben a lokális mezőpotenciálok fázis-összerendeződésével jár együtt. (Rajkai és mtsai Cerebral Cortex, 2008, 18: 200-209.) Van-e a szerzőnek adata ilyen jelenségről a CGL-ben?*

Azok a közlemények, melyek a CGL periszakkadikus modulációjával foglalkoznak (így a mi nashville-i csoportunk is), a sejtek tüzelési rátáját, a receptív mező megváltozott ingerelhetőségét vagy a Ca⁺⁺ burst megjelenését vizsgálták, a mezőpotenciálok nem. Nem találtam az irodalomban sem a CGL-t helyi mezőpotenciálokkal vizsgáló cikket ebben a témában.

5. *Kérdezem, hogy véleménye szerint a komplex vizuális ingerek feldolgozásában mi az a plusz, ami éber állapotban a válaszokban megfigyelhető, viszont narkózisban nincs meg?*

Az éber állatokban vizsgálható a komplex vizuális ingerek feldolgozásakor pl. a szemmozgások, a figyelem hatásai, a stimulus biológiai relevanciája, a tanúlással kapcsolatos jelenségek, a kategóriába tartozás esetleges hatásai (Vogels, 1999), szubkortikális vagy kortikális moduláció. Az egysejt adatokra vonatkozóan ismert, hogy éber állatokban megnő a válaszoló sejtek aránya, és a stimulusokra adott válasz amplitúdója. Ez utóbbi javítja a jel/zaj arányt. Rövidül a válaszok latenciája és a stimuluspreferencia mértéke is kifejezettebbé válik (Tamura & Tanaka, 2001; Tanaka *et al.*, 1991).

6. *Az egységválaszok értékelésével kapcsolatban viszont az a véleményem, hogy a nettó aktivitásváltozás értékelésénél alkalmazott mérési tartomány túl nagy volt, az IC ingerek esetében 400 ms, a feladatfüggő moduláció esetén 300 ms. Nem gondolja a szerző, hogy ezzel esetleg dinamikusabb változásokat elfedett?*

Bírálómnak igaza van, pl. egy gamma dinamika vizsgálatához az átlagolt időszak túl hosszú, elfedi a rövidebb időskálán mozgó változásokat, azonban az akkori kísérleteknél ez nem volt cél. Egyébként, ha a hosszú időszak átlagolására nem is mindig, de a relatíve hosszú regisztrációs időtartamra szükség van. Az IT sejtek válaszainak első 100-150 ms részében megvan az információ jelentős része, sőt, egyesek szerint már a válasz első kisülése lényeges információt hordoz (Delorme & Thorpe, 2001). Ismert azonban az is, hogy az IT válaszai korai és késői szakaszokra oszthatók (Sugase *et al.*, 1999; Tovee *et al.*, 1993) és a válaszok második fele a finom kategória információt hordozza. Másrészt, sokszor volt az a benyomásunk, hogy jó lenne megfigyelni a válasz teljes lecsengését, amihez pl. 300 ms expozíciós idő esetén legalább 400-500 ms mérési tartományra lenne szükség.

7. *Az illuzórikus ingerekkel emberen kiváltott „IC effect” kiváltott potenciál összetevő latenciáját tekintve is jól összevethető a majom IT-ben tapasztalt egységválaszokkal. Izgalmas lenne tudni, hogy majomnál milyen LFP válasz társul ezekhez. Az is felmerül, hogy a Konorski-feladatban az S1 és S2 ingerek között jelentkező aktivitásváltozás mennyiben jár együtt CNV jellegű változással?*

A Konorski feladatok idején, és sajnos még az IC kísérletek idején sem volt meg a lehetőségünk arra, hogy LFP-t regisztráljunk és a kiváltott potenciálokat se vizsgáltuk, így erre a kérdésre nem tudok válaszolni, és az irodalomban sem találtam LFP adatokat. Mostani rendszerünk már képes az alacsony frekvenciájú jeleket és a kisüléseket egyidejűleg vizsgálni, így ez a jövőbeli terveink között feltétlenül szerepel.

8. *Véleményem szerint az adatok értékelésénél több helyen szerepel túl határozott megállapítás. Példaként említhetem a következőket: „Eredményeink szerint az IT sejtek eltérően kódolják az egyszerű és komplex stimulusokat” (62 o.), vagy „Jelen tanulmányunk egyértelműen bizonyítja, hogy a majom IT kéreg kódolni képes az IC-ok jelenlétét” (76 o.). Persze tisztázni kellene, hogy mit értünk kódoláson, de szerintem helyesebb lenne a „szelektíven válaszol” megfogalmazás, hiszen ha a*

látórendszer alacsonyabb szintjén is regisztrálható szelektív válasz az adott ingerre, akkor nincs bizonyíték, hogy az IT szintjén történik az inger „kódolása”.

Valóban, lehet hogy egyes kijelentéseim túl határozottak voltak, azonban egy-egy kísérlet tárgyalásához hozzátartozik egy-egy állásfoglalás is. Védelmemre szeretném megemlíteni, hogy az idézett közlemények bírálói nem kifogásolták egy esetben sem a kijelentések határozottságát. Az egyszerű és komplex ingerekkel kapcsolatban eredményeink egyértelműek voltak: mind a cluster analízis, mind pedig a faktor analízis szerint az IT sejtjei eltérő, az ingerkomplexitástól függő választ adtak stimulusainkra. Az illuzórikus kontúrok kódolásával kapcsolatban azt válaszolom, hogy igaz, hogy a látópálya korai kérgi állomásai is reagálnak IC-re, csak hogy a felismeréshez, diszkriminációhoz ez nem elég. Szükség van a magas hierarchiájú kéreg (ebben az esetben az IT) aktív közreműködésére ahhoz, hogy a felismerés megvalósuljon (Dean, 1976). A kódolást itt abban az értelemben használom hogy az IT sajátos, stimulus-specifikus aktivitásmintázatával képes *jelezni*, hogy IC van a receptív mezőben. A szelektivitás önmagában nem lenne elég, pl. a V1 egyes sejtjeinek orientációszelektivitása lényegesen kifejezettebb, mint az IT sejtjeié, mégis, az IT nélkül nehéz lenne akár csak egy egyszerű vonalas rajz felismerése vagy kategorizálása.

A sejtek ingerszelektivitásával kapcsolatos nézetek egyébként sokat szelídültek; ma már inkább ingerpreferenciáról, illetve a sejtek aktivitásában megnyilvánuló stimulus-reprezentáció különböző hatásokkal szembeni toleranciájáról beszélnek (DiCarlo *et al.*, 2012; Zoccolan *et al.*, 2007).

Válaszaim végén szeretném még egyszer megköszönni Karmos professzor úr értő bírálatát, és azt, hogy doktori értekezésem vitára bocsátását és elfogadását javasolja.

Szeged, 2012-10-04

dr. Sály Gyula PhD
habilitált egyetemi docens

Idézett irodalom

1. Chahine, G. & Krekelberg, B. (2009). Cortical contributions to saccadic suppression. *PLoS.ONE*, **4**, e6900.
2. Dean, P. (1976). Effects of inferotemporal lesions on the behavior of monkeys. *Psychol.Bull.* **83**, 41-71.
3. Delorme, A. & Thorpe, S. J. (2001). Face identification using one spike per neuron: resistance to image degradations. *Neural Netw.* **14**, 795-803.
4. DiCarlo, J. J., Zoccolan, D., & Rust, N. C. (2012). How does the brain solve visual object recognition? *Neuron* **73**, 415-434.
5. Ibbotson, M. & Krekelberg, B. (2011). Visual perception and saccadic eye movements. *Curr.Opin.Neurobiol.* **21**, 553-558.

6. Knight, T. A. (2012). Contribution of the frontal eye field to gaze shifts in the head-unrestrained rhesus monkey: Neuronal activity. *Neuroscience*.
7. Sommer, M. A. & Wurtz, R. H. (2008). Visual perception and corollary discharge. *Perception* **37**, 408-418.
8. Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., & Kawano, K. (1999). Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature* **400**, 869-873.
9. Tamura, H. & Tanaka, K. (2001). Visual response properties of cells in the ventral and dorsal parts of the macaque inferotemporal cortex. *Cereb.Cortex* **11**, 384-399.
10. Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., & Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J.Neurophysiol.* **66**, 170-189.
11. Tovee, M. J., Rolls, E. T., Treves, A., & Bellis, R. P. (1993). Information encoding and the responses of single neurons in the primate temporal visual cortex. *J.Neurophysiol.* **70**, 640-654.
12. Vogels, R. (1999). Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. Part 2: single-cell study. *Eur.J.Neurosci.* **11**, 1239-1255.
13. Zoccolan, D., Kouh, M., Poggio, T., & DiCarlo, J. J. (2007). Trade-off between object selectivity and tolerance in monkey inferotemporal cortex. *J.Neurosci.* **27**, 12292-12307.