

Neuronális összeköttetések a szomatoszenzoros kérgi área 3b és área 1 kézrepresentációs területén főemlősökben*

Pálfi Emese¹ ■ Ashaber Mária dr.² ■ Cory Palmer dr.³
Robert M. Friedman dr.⁴ ■ Anna W. Roe dr.^{4, 5} ■ Négyessy László dr.^{1, 6}

¹Semmelweis Egyetem, Általános Orvostudományi Kar, Anatómiai, Szövet- és Fejlődéstani Intézet, Budapest

²Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Élettani és Biokémiai Tanszék, Budapest

³University of Montana, Department of Mathematical Sciences, Missoula, MT, Amerikai Egyesült Államok

⁴Oregon Health and Science University, Division of Neuroscience, Portland, OR, Amerikai Egyesült Államok

⁵Zhejiang University, Zhejiang University Interdisciplinary Institute of Neuroscience and Technology,
Hangzhou, Kína

⁶Magyar Tudományos Akadémia, Wigner Fizikai Kutatóközpont,
Elméleti Idegtudomány és Komplex Rendszerek Csoport, Budapest

Bevezetés: A szomatoszenzoros kérgi área 3b és 1 közti szoros funkcionális kapcsolatot reciprok neuronális összeköttetések biztosítják, jelezve, hogy a tapintási észlelés meghatározó módon függ a két área interakciójától. **Célkitűzés:** Jelen vizsgálat célja e neuronkörök megismerése volt a distalis ujjbegy-representáció szintjén. **Módszer:** Az áreán belüli és áreák közötti összeköttetések vizsgálatához fiziológiai térképezéssel kombinált pályajelölést alkalmaztunk mókusmajmokban (*Saimiri sciureus*). **Eredmények:** A szerzők kimutatták, hogy a két área közötti reciprok összeköttetések az azonos ujjbegy representációját preferálják. Ezzel szemben az áreán belüli kapcsolatok horizontális eloszlása igazolja a fiziológiai megfigyeléseket, amelyek erős kapcsolatot mutattak a szomszédos ujjbegyek representációi között. Érdekes, hogy az injektált kérgi representáció lokális bemeneti területe, amely a két áreában különbözik, egyforma méretű bőrfelületet reprezentál. **Következtetések:** Eredményeikből azt a következtetést lehet levonni, hogy áreán belül a lokális, horizontális kapcsolatok az ujjak közötti információ integrálásában, az áreák közötti, ujjbegy-representációra lokalizálódó kapcsolatok pedig a kézmozgás során a stimulusok lokalizációjában játszhatnak szerepet. *Orv. Hetil.*, 2016, 157(33), 1320–1325.

Kulcsszavak: tapintás, pályajelölés, elektrofiziológia, intrinsic signal optical imaging, horizontális kapcsolatok

Neuronal connections within the hand representation in areas 3b and 1 of the somatosensory cortex in primates

Introduction: The close functional relationship between areas 3b and 1 of the somatosensory cortex is based on their reciprocal connections indicating that tactile sensation depends on the interaction of these two areas. **Aim:** The aim of the authors was to explore this neuronal circuit at the level of the distal finger pad representation. **Method:** The study was made by bidirectional tract tracing aided by neurophysiological mapping in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). **Results:** Inter-areal connections between the two areas preferred the homologues representations. However, intra-areal connections were formed between the neighboring finger pad representations supporting the physiological observations. Interestingly, the size of the local input area of the injected cortical micro-region, which differed in the two areas, represented the same skin area. **Conclusions:** The authors propose that intra-areal connections are important in integrating information across fingers, while inter-areal connections are important in maintaining input localization during hand movement.

*A Dr. Fehér János Emlékére Alapítvány 2016. évi pályázatán díjazott dolgozat.

Keywords: touch, tract tracing, electrophysiology, intrinsic signal optical imaging, horizontal connections

Pálfi, E., Ashaber, M., Palmer, C., Friedman, R. M., Roe, A. W., Négyessy, L. [Neuronal connections within the hand representation in areas 3b and 1 of the somatosensory cortex in primates]. *Orv. Hetil.*, 2016, 157(33), 1320–1325.

(Beérkezett: 2016. április 19.; elfogadva: 2016. május 25.)

A tapintás leképeződése a szomatoszenzoros kéregben a lemniscus medialisra keresztül valósul meg szomatotópiás térképek formájában. A kéz, különösen az ujjbegyek reprezentációja az agykéreg felszínén aránytalanul nagy területet foglal el, mivel ezek a test egyik legnagyobb receptordenzitással rendelkező területei közé tartoznak [1]. Az ujjbegyek a szó szoros értelmében vett tapintás szerveinek tekinthetők. Receptoraiból két lassan és két gyorsan adaptálódó pálya indul: a lassan adaptálódó Merkel (SAI) és Ruffini (SAII), és a gyorsan adaptálódó Meissner (RA) és Pacini (PC).

A tapintással kapcsolatos idegi funkciók kezdeti lépései szomatoszenzoros kéregben négy funkcionális területre lokalizálható, ezek az área 3a, 3b, 1 és 2 [1]. Ezek közül kitüntetett szerepet kap az área 3b és 1, a szomatoszenzoros kéregnek az a része, amely a precíz diszkriminatív taktilis folyamatoknak ad helyet. Az área 3b és 1 a thalamuson keresztül főleg (nem kizárólag, l. PC) a bőrfelszíni, kis receptív mezejű Merkel- és Meissner-mechanoreceptorokból kapnak bemenetet, amelyeket gyorsan (RA, Meissner) és lassan adaptálódó (SAI, Merkel) rostok idegzenek be [2]. A két áréában egymással az áreahatárra tükröszimmetrikus szomatotópiás térképek találhatóak: a kéz esetében az ujjbegyek reprezentációs területe az área 3b rostralis határán és az área 1 caudalis határán található, míg a tenyér alapjának reprezentációs területe az área 3b és 1 közös határán húzódik.

A többszörös szomatotópiás vetülés a szomatoszenzoros kéregben felveti a kérdést ezek funkciójával kapcsolatban, feltételezve, hogy az egyes áréak más szerepet játszanak a tapintásban. Alaposabb vizsgálatok lényegesen tűnő különbségeket tártak fel: az agykérgi nagyítási faktor nagyobb área 3b-ben, mint área 1-ben, tehát área 3b-ben egységnyi bőrfelszínre nagyobb kérgi terület jut, arra utalva, hogy itt a perifériáról érkező információ nagy részletességgel kerül feldolgozásra [3]. Az área 1-ben az idegsejtek pedig nagyobb méretű és összetettebb tulajdonságokat mutató receptív mezővel rendelkeznek [4–6]. Mindezek alapján mára elfogadottá vált, hogy az área 3b az elsődleges szomatoszenzoros kérgi terület, és az área 1 magasabb szintű feldolgozóállomás [7]. Fontos kérdés, hogy az área 1 összetettebb receptív mező tulajdonságait, valamint a kérgi nagyítási faktorban tapasztalt különbséget az área 3b-ből érkező interaréális kapcsolatok konvergenciája, divergenciája határozza-e meg. Ugyancsak lényeges a tapintás idegi feldolgozásával kapcsolatos kérdés: Hogyan viszonyul az áréakon belüli kapcsolateloszlás az áréak közötti eloszláshoz a funkcionális

térképeken? Az área 3b és 1 tapintásban játszott specifikus szerepének a jobb megértéséhez fiziológiai és anatómiai módszerek ötvözésével vizsgáltuk a distalis ujjbegy-reprezentációk összeköttetéseit áréán belül és azok között.

Módszer

Műtét és hisztológia

A kísérletben hat felnőtt mókusmajom (*Saimiri sciureus*), 3 nőstény és 3 hím vett részt. A tartási és műtéti eljárások megfeleltek az IACUC-nak (Institutional Animal Care and Use Committee), valamint a NIH (National Institutes of Health) előírásainak.

A kézreprezentáció fiziológiai módszerekkel történő feltérképezését követően biotinilált dextrán-amint (BDA, Invitrogen) (10% 0,05 M foszfátpufferben [PB], pH 7,4) iontoforetikus úton injektáltunk az área 3b és área 1 funkcionálisan azonosított területére. A kétirányú neuronális térképezéshez egy, a főemlősökben is már leírt módszert alkalmaztunk [8–10]: két különböző molekulásúlyú BDA, 10 K (anterográdjelölési preferencia) és 3K (retrográdjelölési preferencia) 1:1 arányú keverékét 3 μ A árammal, 7 másodperces on/off ciklussal a kéregfelszín alatt 350 μ m-re (área 3b) 20 percen át, és 350 és 750 μ m-re (área 1) kétszer 10 percen át adtuk be. A beadást 5 állatban a 2-es ujjbegy (d2t) és egy esetben (Mo) a 4-es distalis ujjbegy (d4t) reprezentációjának helyén végeztük, amely SA I-szelektivitással rendelkezett.

Transcardialis perfúziót végeztünk 10–20 napos túlélés után (J: 10 nap, Mc: 14 nap, V: 20 nap, M: 14 nap, Mo: 16, P: 10 nap). Fiziológiás sóoldattal (0,9%-os NaCl desztillált vízben) történő öblítés után 40 percig, 4%-os paraformaldehidet, 0,1%-os glutáraldehidet és 0,2%-os pikrinsavat tartalmazó (0,1 M PB-ben, pH 7,3) fixálót áramoltattunk az agyban. A vizsgálni kívánt területet ez után kivágtuk a kéregből és 4%-os paraformaldehidoldatban (0,1 M PB-ben, pH 7,3) egy éjszakán át utófixáltuk.

Ötven μ m vastag metszetek agyfelszínnel párhuzamosan, tangenciálisan metszett, 110 μ m kihagyással gyűjtött sorozatát vizsgáltuk. Az agyfelszíntől számított 2×100 μ m vastag metszetek után következtek a vizsgált sorozat metszetei. A blokk tetejéről levágott 100 μ m vastag metszetek az arachnoideális (1. és 2. metszet) és részben a neuralis szövet tetejéről (3. metszet) származtak és az anatómiai és funkcionális térképek összeillesztéséhez kellett. Ezekben a metszetekben a vérerek pár-

huzamosak az agyfelszínnel. Az idegszövetben ugyanakkor az erek már függőleges irányban futnak; a nagyobbak követhetők a sorozatmetszeteken, ami segített a metszetsorozatok összeillesztésükor.

A BDA-jelölés láthatóvá tételére standard ABC-protokollt (avidin és biotinilált peroxidáz komplex, Vector) használtunk nikkelinenzifikált diaminobenzidin (NiDAB) kromogén segítségével. Borohidrid oldatát (1% NaBH₄ PB-ben, 30 percig) használtuk a szabadaldehyd-csoportok és 1% H₂O₂-oldatot (PB-ben) az endogén peroxidázaktivitás blokkolására. Krioprotektáns anyaggal (30%-os cukor PB-ben) kezelt metszeteket fagyasztásos-olvasztásos technikával kezeltük a jobb penetráció érdekében, majd a metszeteket egy éjszakán át 4 °C-on ABC-ben inkubáltuk (1:200 PB-ben, 0,1 M, pH 7,4). A NiDAB-reakció elvégzése után a metszeteket ozmiummal kezeltük (1% OsO₄ és 5% szacharóz PB-ben) és műgyantába (Durcupan, Sigma) ágyasztuk. A beágyazásra a metszetek torzulásának minimalizálása miatt volt szükség [11] a funkcionális térképekkel történő illeszthetőség miatt.

Adatelemzés

BDA-jelölés térképezése

A BDA-beadás retrográd és anterográd jelölődést eredményezett. Retrográd jelölődés esetén a perikaryon az axonok által felvett jelölőanyag a sejttestbe történő transzportja révén jelölődik, tehát az injektált régió bemeneti területeit segít azonosítani. Kétféle anterográd jelölődést különböztettünk meg. Az egyik esetben a hosszan követhető rostok, a másikban a foltokat alkotó terminális arborizációk által jelzett célterületek, ahol az axonok finom ágakra bomlanak és sok boutonszerű öblösödést képeznek. A retrográd térképezést 10-szeres és 20-szoros, az anterográd térképezést 10-szeres, 20-szoros és 40-szeres objektív nagyításon végeztük NeuroLucidával. A BDA-jelölés feltérképezéséről, az adatok exportálásáról és kvantitatív elemzéséről részletesebb információ *Négyessy és mtsai* [12] és *Ashaber és mtsai* [13] cikkeiben olvasható. Röviden összefoglalva:

A retrográd jel sűrűségterképének elkészítésénél mindkét esetben a beadási hely körül lévő 300 µm átmérőjű területet („uptake zone”) kihagytuk az analízisből, mivel itt a jelölőanyag beadása miatt keletkezett sérülések helyén a neuronok direkt módon, transzport nélkül is felvehették a jelölőanyagot. A sűrűség jellemzésére a neuronok távolsága által meghatározott méretű Voronoi-cellákat alkalmaztunk [12, 13]. A Voronoi-áreák fordítottan arányosak a BDA-jelölt neuronok sűrűségével. A Voronoi-cellák méretét a sorozatban kapott legnagyobb értékkel osztva normalizáltuk, a kapott értékek logaritmusát vettük, majd kiszámoltuk az átlagot és a szórást (SD). A sűrűség megjelenítésére a Voronoi-cellák méretét SD-egységenként szürke árnyaltos skálán kódoltuk.

Az áreák összehasonlításához körül kellett határolnunk az área 3b-t és 1-et, amelyet megfelelő hisztológiai marker hiányában az elektrofiziológiai mérések adatai alapján végeztünk. Az área 3b-ben és área 1-ben, valamint a szomszédos szomatosenzoros áreákban a bemeneti jel mintázatának meghatározásához a Voronoi-sűrűségterképeket összeillesztettük a funkcionális (elektrofiziológiai, intrinsic signal optical imaging) térképekkel. Ugyanezt elvégeztük az anterográd jeleket tartalmazó térképekkel is.

A rétegeloszlás vizsgálata

A BDA-jel rétegeloszlására a *Kennedy és mtsai* [14] által javasolt paramétert használtuk, amely a supragranularis rétegekben jelölődött neuronok (SLN), terminális axon-arborizációk (SLP) és boutonszerű struktúrák (SLB) arányát adja meg. Az SLN-, SLP- és SLB-értékek kiszámításához a metszetek agyfelszínétől való távolságának ismeretében meghatároztuk a supra-, illetve infragranularis rétegekhez tartozó metszeteket, majd a supragranularisan (I–IV. réteg) jelölődött struktúrák számát osztottuk az összes jelölődött struktúra számával a vizsgált kérgi területen. A supra- és infragranularis rétegek elválasztását a különböző méretű piramis sejtek megoszlása és a lateralis kapcsolatok (retrográd, anterográd jelölődés) eloszlása, továbbá a hozzátétőleges mélység alapján végeztük fénymikroszkópos vizsgálattal. Az I–III. rétegben kisebb méretű, az V. rétegben nagyméretű piramis sejtek találhatók. A II–III. rétegben a retrográd és anterográd jelölődés sűrűsége magas, itt található a lateralis kapcsolatok nagy része, míg a IV. rétegben a lateralis kapcsolatok kis területre szorítkoznak, a mély rétegekben közepes kiterjedésűek. Módszertani korlátnak tekinthető, hogy a metszeteken a supra- és infragranularis rétegek elválasztása pontosan nem lehetséges a tangenciális metszés és mintavételezés miatt.

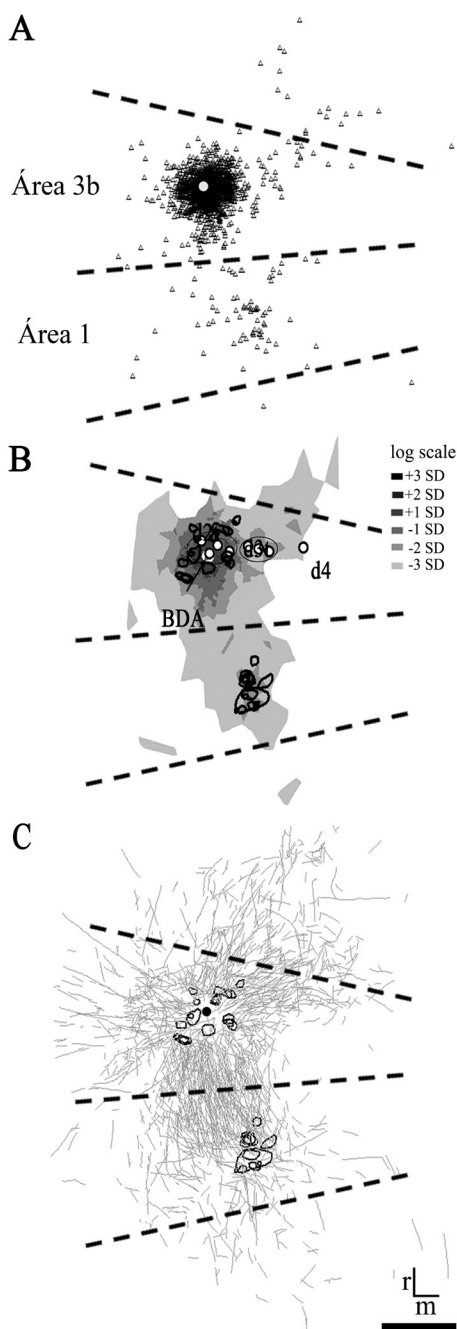
Agykérgi nagyítási faktor (CMF)

Az agykérgi nagyítási faktort (CMF) úgy kapjuk meg, hogy az agykérgi területet, amelyen a vizsgált bőrfelület leképeződik, elosztjuk a reprezentált bőrfelület területével [3, 7, 15]. Ez az érték *Friedman és mtsai* munkája alapján [3] área 3b-ben nagyobbak adódott (área 3b: CMF = 0,16), mint área 1-ben (área 1: CMF = 0,06). Tanulmányunkban a testfelszín területét úgy határoztuk meg, hogy mindkét áreában a Voronoi-denzitás térképeken meghatároztuk a legsűrűbben jelölődött területek méretét és elosztottuk az adott áreához tartozó már publikált CMF-értékkel [3].

Eredmények

Retrográd jelölődés – bemenetspecificitás

A jelölődött neuronok (1. *Ábra*) döntő hányada minden régióban a supragranularis rétegekben volt található mindkét beadás esetén (1. *táblázat*, SLN).



1. ábra

Retrográd (A), a retrográd térképből származtatott Voronoi sűrűségterképek (B) és az anterográd (C) térképek J esetében (área 3b beadás). A jelölődött neuronok (fekete háromszögek) (A) és axonok (szürke vonalak) (C) áréán belül mediolaterális, áréák között rostrocaudalis eloszlást mutatnak. A Voronoi-sűrűségterkép, elektrofiziológiai térkép és terminális arborizációk illesztése (B) mutatja, hogy a terminális arborizációk a retrográd sűrűségterkép magas denzitású területeivel fednek át, a reciprok összeköttetések jeleként. Szürke körvonalak az egy adott ujjhoz tartozó elektrofiziológiai mérőpontok által azonosított kérszeket jelentik. d2: kettes ujjbegy, a BDA beadás helyét fekete nyíl jelzi. Jól látható az anatómiai és funkcionális térképek szövegben leírt viszonya áréán belül és azok között. A szürke skála az átlagtól való szóráségségentkénti eltérést mutatja. A terminális axon arborizációk (fekete körvonalak) (C) az áréák között futó hosszú rostok elvégződésénél találhatóak. Szaggatott vonalak az áreahatárokat jelölik. A fehér/fekete pontok a beadási helyet jelzik

r: rostralis, m: medialis. Méretarány: 1 mm

1. táblázat | Supragranularis rétegekben jelölődött neuronok (SLN), terminális arborizációk (SLP) és boutonok (SLB) aránya (átlag ± szórási)

Injektált áréa	Áréa 3b		Áréa 1	
	Áréa 1	Áréa 3b	Áréa 1	Áréa 3b
SLN	0,93 ± 0,05	0,77 ± 0,04	0,81 ± 0,13	0,84 ± 0,07
SLP	0,85 ± 0,02	0,84 ± 0,17	0,63 ± 0,25	0,70 ± 0,10
SLB	0,90 ± 0,09	0,88 ± 0,08	0,85 ± 0,11	0,67 ± 0,33

A Voronoi-sűrűségterképeken kétféle mintázatot figyeltünk meg: egy mediolaterális és egy rostrocaudalis irányú eloszlást (1. B ábra). Az analízis azt mutatja, hogy áréán belül a jel mediolaterális irányban mutat nagyobb sűrűségű eloszlást, ami a szomszédos ujjbegy-reprezentációkra is kiterjed áréa 3b-ben és 1-ben is. Ugyanakkor áréák között, rostrocaudalis irányban erőteljes jelölődés mutatható ki az injektált ujjbegy reprezentációjának megfelelő homotóp reprezentáció területén, mind áréa 3b és áréa 1 BDA-beadást követően.

A legnagyobb sűrűségű retrográd jelölődés és az IOS-mérés során aktiválódott terület mérete azonosnak mutatkozott. Az adott áréára számolt Voronoi-denzitástérképeken a legsűrűbben jelölt terület mérete (área 3b: $1,03 \pm 0,26 \text{ mm}^2$, áréa 1: $0,32 \pm 0,11 \text{ mm}^2$) nem különbözött az IOS-aktivitást mutató terület méretétől (área 3b: $1 \pm 0,16 \text{ mm}^2$, áréa 1: $0,37 \pm 0,22 \text{ mm}^2$) a hat eset együttes vizsgálatakor (t-próba, áréa 3b $p = 0,82$, áréa 1 $p = 0,64$). Ez azt jelenti, hogy a funkcionális aktivációval megegyező méretű területeken koncentrált a retrográd jelölődés, azaz a vizsgált distalis ujjbegy-reprezentáció lokális bemeneti régiója.

Anterográd jelölődés – célspecificitás

A jelölődött terminális arborizációk (1. C ábra) minden régióban a supragranularis rétegekben dominálnak mindkét beadás esetén (1. táblázat, SLP).

Azt találtuk, hogy a retrográd jelölődéshez hasonlóan az axonok is két fő irányban futottak: mediolaterális és rostrocaudalis irányban (1. C ábra). A terminális arborizációszerű képletek a rostok végződése körül lokalizálódtak (1. C ábra). A funkcionális, terminális arborizációk és a retrográd sűrűség térképeinek illesztése megmutatta, hogy áréán belül, hasonlóan a retrográd jel eloszlásához, a szomszédos ujjbegy-reprezentációk azonosíthatók célterületekként, áréák között pedig, ugyancsak a retrográd jelölődésnek megfelelően, a homotóp ujjbegy-reprezentációk (1. B ábra).

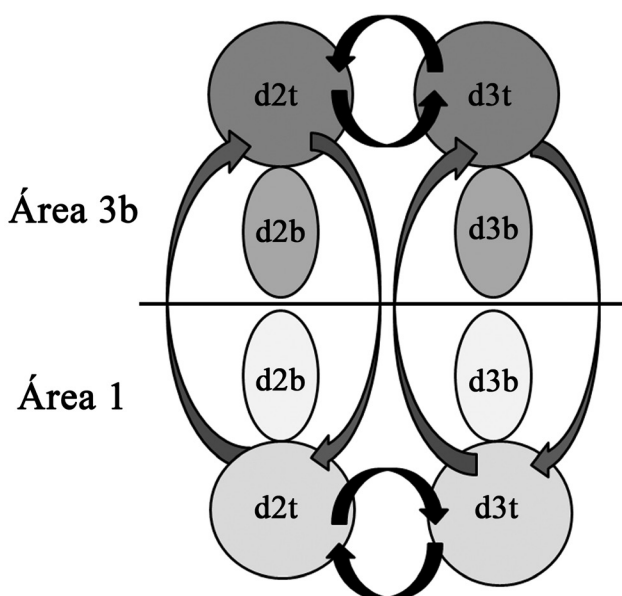
A boutonyszerű struktúrák sűrűségének térbeli eloszlása a terminális arborizációkban a legnagyobb (área 3b beadás: 61%, áréa 1 beadás: 85%), így csak az itt jelölődött boutonyszerű struktúrákat vizsgáltuk tovább. Megfigyeltük, hogy a boutonyszerű struktúrák a supragranularis rétegekben fordultak elő legnagyobb számban mind a hat esetben (1. táblázat, SLB).

Agykérgi nagyítási faktor (CMF) – a funkcionális leképeződés az összeköttetések tükrében

Hasonlóan az egy ujjbegy stimulálásakor a két áréában IOS-mérés során aktiválódó területek méretkülönbségéhez [3], a Voronoi-sűrűségterképek esetén azt találtuk, hogy a legsűrűbben jelölődött kérgi területek kisebb méretűek voltak área 1-ben ($0,32 \pm 0,12 \text{ mm}^2$), mint área 3b-ben ($1,03 \pm 0,28 \text{ mm}^2$) (t-próba, $p < 0,01$). A fenti értékekből a kérgi nagyítási faktor segítségével kiszámolt reprezentált bőrfelület nagysága viszont egyformának adódott área 1-ben ($5,31 \pm 2 \text{ mm}^2$) és área 3b-ben ($6,46 \pm 1,76 \text{ mm}^2$) (t-próba: $p = 0,31$).

Megbeszélés

Legfontosabb eredményként elmondható, hogy a különböző, esetünkben szomszédos, ujjbegyekből származó információ integrációja már a primer szomatoszenzoros kéregben elkezdődik és a magasabb szintű kérgi feldolgozás során is megmarad. Ezzel ellentétben az áréak közötti információcserre erőteljes lokalizációt mutat, esetünkben a homotóp ujjbegy-reprezentációra fókuszálva. Ezzel összhangban spontán, nyugalmi aktivitás esetén az ujjbegy-reprezentáció horizontális kapcsolateloszlásával megegyező funkcionális hálózat azonosítható área 3b-ben és 1-ben, valamint a két área között is [16]. Ez columnaris szinten a struktúra és funkció szoros kapcsolata utal az agykéregben.



2. ábra

Az ujjbegy-reprezentációk hasonló összeköttetési mintázata az área 3b és 1-ben. d2t/3t = 2/3-es distalis ujjbegyek reprezentációja, d2b/3b = 2/3-es ujj proximális ujjperceinek, szőrtelen bőrfelület reprezentációs területe

Az összeköttetések eloszlásának regionális vizsgálata megmutatta, hogy mind az áréán belüli, mind az áréak közötti összeköttetések reciprok jellegűek (2. ábra). Az általunk leírt ujjbegy-reprezentációk közötti áréán belüli laterális kapcsolatok a globális (a tapintott objektum egésze) tapintási érzet kialakulásának neuroanatómiai alapját szolgáltatathatják a szomszédos ujjbegy-reprezentációk közötti kapcsolatok biztosításával. Az áréak közötti információtranszfer ugyanakkor az ujjbegy homotóp reprezentációs területei között valósul meg. Az áréak közötti összeköttetések fontos szerepet játszhatnak az exploráció és manipuláció során az egyes ingerek pontos és/vagy relatív lokalizációjának megtartásában.

Az área 3b-ben a CMF két és félszer nagyobb, mint az área 1-ben, viszont a két áréában az ujjbegy-reprezentáció bemeneti régiója által reprezentált bőrfelület nagysága megegyezik. Az ebből fakadó nagyobb konvergencia az área 1-ben felelős lehet az área 3b-hez képest nagyobb méretű és komplexitású receptív mező tulajdonságainak kialakulásáért. E konvergens kapcsolatok azonosítása további munkát igényel és fontos anatómiai magyarázatul szolgálna azon megfigyelésnek, miszerint az área 1 magasabb feldolgozási szintet képvisel, mint az área 3b.

Funkcionális kitekintés

Tölcserillúzió

A tölcserillúzió jó példa az információ integrálásának szemléltetésére. Ezt az illúziót csak a szomszédos ujjak ingerlésével lehet kiváltani, ami az área 3b-ben és 1-ben az ingerelt ujjak közötti terület aktivitását eredményezi [17]. Ez alátámasztja azt az eredményünket, hogy az área 3b-ben erős kölcsönös kapcsolat van a szomszédos ujjak között. A szomszédos ujjbegyek reprezentációi között futó axonok és végződéseik képesek lehetnek az egyedi ujjbegy-reprezentációk közötti kérgi területeket aktiválni.

Reprezentációs plaszticitás

A szomatoszenzoros kéreg plaszticitására jó példa a vakok egy vagy több ujjal történő Braille-olvasása. Az egy ujjal olvasók esetében az adott ujj kérgi reprezentációjának területe nő meg [18], míg a több ujjal olvasók esetében az ujj kérgi reprezentációja rendezetlenebb, egybeolvad, nehezebb egy ujj reprezentációs területét meghatározni, valamint erősödnek az ujjakat reprezentáló kérgi területek közötti kapcsolatok [19]. Az eredményeinkben leírt áréán belüli kapcsolatok felelősek lehetnek ilyen irányú plaszticitásért. A taktilis információ térbeli feldolgozásában pedig nem csak az ujjspecifikus itt leírt áréak közötti kapcsolatok lehetnek fontosak, hanem egyéb, a szomatoszenzoros és feltehetően motoros rendszert is érintő hálózatokból érkező visszacsatolások.

Anyagi támogatás: FIRCA NS059061 (A. W. R és N. L.), NS044375 (A. W. R.) és OTKA NN79366 (N. L.).

Szerzői munkamegosztás: N. L., A. W. R.: A tanulmány koncepciója és terve. N. L., R. M. F., A. M., P. E.: Adatgyűjtés. Minden szerző: Adatelemzés. P. E., N. L.: Kézirat megírása. A cikk végleges változatát valamennyi szerző elolvasta és jóváhagyta.

Érdekeltségek: A szerzőknek nincsenek érdekeltségeik.

Irodalom

- [1] *Martin, J. H., Jessel, T. M.*: Modality coding in the somatic sensory system. Part V, Chapter 24 in Principles of Neural Science. 3rd ed. Elsevier Science Publishing Co., New York, 1991.
- [2] *Kandel, E. R., Jessel, T. M.*: Touch. Part V, Chapter 26 in Principles of Neural Science. 3rd ed. Elsevier Science Publishing Co., New York, 1991.
- [3] *Friedman, R. M., Chen, L. M., Roe, A. W.*: Responses of area 3b and 1 in anesthetized squirrel monkeys to single- and dual-site stimulation of the digits. *J. Neurophysiol.*, 2008, *100*(6), 3185–3196.
- [4] *Reed, J. L., Qi, H. X., Pouget, P., et al.*: Modular processing in the hand representation of primate primary somatosensory cortex coexists with widespread activation. *J. Neurophysiol.*, 2010, *104*(6), 3136–3145.
- [5] *Reed, J. L., Qi, H. X., Zhou, Z., et al.*: Response properties of neurons in primary somatosensory cortex of owl monkeys reflect widespread spatiotemporal integration. *J. Neurophysiol.*, 2010, *103*(4), 2139–2157.
- [6] *Lipton, M. L., Liszewski, M. C., O'Connell, M. N., et al.*: Interactions within the hand representation in primary somatosensory cortex of primates. *J. Neurosci.*, 2010, *30*(47), 15895–15903.
- [7] *Coq, J. O., Qi, H., Collins, C. E., et al.*: Anatomical and functional organization of somatosensory areas of the lateral fissure of the New World titi monkey (*Callicebus moloch*). *J. Comp. Neurol.*, 2004, *476*(4), 363–387.
- [8] *Rockland, K. S., Knutson, T.*: Feedback connections from area MT of the squirrel monkey to areas VI and V2. *J. Comp. Neurol.*, 2000, *425*(3), 345–368.
- [9] *Rockland, K. S., Knutson, T.*: Axon collaterals of Meynert cells diverge over large portions of area VI in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, 2001, *441*(2), 134–147.
- [10] *Li, H., Fukuda, M., Tanifuji, M., et al.*: Intrinsic collaterals of layer 6 Meynert cells and functional columns in primate VI. *Neuroscience*, 2003, *120*(4), 1061–1069.
- [11] *Kisvárdy, Z. F., Crook, J. M., Buzás, P., et al.*: Combined physiological-anatomical approaches to study lateral inhibition. *J. Neurosci. Methods*, 2000, *103*(1), 91–106.
- [12] *Négyessy, L., Pálfi, E., Ashaber, M., et al.*: Intrinsic horizontal connections process global tactile features in the primary somatosensory cortex: neuroanatomical evidence. *J. Comp. Neurol.*, 2013, *521*(12), 2798–2817.
- [13] *Ashaber, M., Pálfi, E., Friedman, R. M., et al.*: Connectivity of somatosensory cortical area 1 forms an anatomical substrate for the emergence of multifinger receptive fields and complex feature selectivity in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *J. Comp. Neurol.*, 2014, *522*(8), 1769–1785.
- [14] *Barone, P., Batardiere, A., Knoblauch, K., et al.*: Laminar distribution of neurons in extrastriate areas projecting to visual areas V1 and V4 correlates with the hierarchical rank and indicates the operation of a distance rule. *J. Neurosci.*, 2000, *20*(9), 3263–3281.
- [15] *Sur, M., Merzenich, M. M., Kaas, J. H.*: Magnification, receptive field area, and „hypercolumn” size in areas 3b and 1 of somatosensory cortex in owl monkeys. *J. Neurophysiol.*, 1980, *44*(2), 295–311.
- [16] *Wang, Z., Chen, L. M., Négyessy, L., et al.*: The relationship of anatomical and functional connectivity to resting-state connectivity in primate somatosensory cortex. *Neuron*, 2013, *78*(6), 1116–1126.
- [17] *Chen, L. M., Friedman, R. M., Roe, A. W.*: Optical imaging of a tactile illusion in area 3b of the primary somatosensory cortex. *Science*, 2003, *302*(5646), 881–885.
- [18] *Sathian, K., Stilla, R.*: Cross-modal plasticity of tactile perception in blindness. *Restor. Neurol. Neurosci.*, 2010, *28*(2), 271–281.
- [19] *Sterr, A., Müller, M. M., Elbert, T., et al.*: Perceptual correlates of changes in cortical representation of fingers in blind multifinger Braille readers. *J. Neurosci.*, 2008, *18*(11), 4417–4423.

(Pálfi Emese,

Budapest, Tűzoltó u. 58., 1094

e-mail: palfi.emese@med.semmelweis-univ.hu)

Az Orvosi Hetilap 2016, 157, 1096. oldalán (27. szám) megjelent OH-Kvízre egy helyes megfejtés érkezett.

A beküldő: *Dr. Sósik Ibolya* (Budapest).

A nyertesnek szívből gratulálunk.

A nyereményét – egy, az Akadémiai Kiadó webáruházában kedvezményes vásárlásra jogosító kupont – e-mailen küldjük el.