

KOVÁCS ILONA

ELTE Általános Pszichológia Tanszék

A BEMENETI RENDSZEREK MÓDOSÍTHATÓSÁGA A FELNŐTT KÖZPONTI IDEGRENDSZERBEN¹

BEVEZETÉS

A test felszíne — az organizmus és a külvilág közötti kölcsönhatások tere — topografikus módon képeződik le a különböző érzéketi modalitásokhoz kapcsolódó elsődleges érzéketi agyterületekben. A topografikus agyi térképek dinamikus, önszervező módon jönnek létre, és még felnőttben is őriznek némi rugalmasságot.

Az élet korai szakaszára jellemző fokozott rugalmasság szakasza úgy is felfogható, hogy az agynak megvannak a maga „mélystruktúrái”, de ezen struktúrák „finomhangolása” a környezettel való kölcsönhatás során történik, az úgynevezett kritikus periódusok vagy érési ablakok idején. E nézetet 200 évvel ezelőtt már Humboldt megfogalmazta, így próbálván magyarázatot adni a gyerekek hihetetlen mértékű nyelvi érzékenységére.

A beszédnél jóval egyszerűbbnek tűnő képességek esetén (mint például a kétszemmel való mélységlátás) úgy tűnhet, hogy a genetikai információ elegendő az adott működés meghatározására. Valójában azonban itt is szükség van a környezeti hangolásra. Az élőlénynek képesnek kell lennie a környezet sajátos jegyeinek megtanulására, alkalmazkodnia kell sérülésekhez (például egy szem elvesztése), s az agyi reprezentációknak ellensúlyozni kell a testi növekedést (például a szemtávolság növekedé-

¹ Jelen publikáció a Magyar-Amerikai Tudományos és Technológiai Alap JF360 számú támogatásával a NSF és az OTKA közötti együttműködés révén jött létre.

sét). Az agykéreg újraszerveződése követheti mind az élőlény architektuális változásait (növekedés vagy sérülések), mind az ép bőrfelszín vagy retina lokális ingerlésében beálló változásokat. Ez a fajta alkalmazkodás lassú tanulási folyamat, melynek során a tartósan fennálló új feltételek időben hosszú távú változásokat hoznak létre. E lassú tanulás hátterében sejtett mechanizmusokra példa a működésfüggő szinaptikus plaszticitás, kompetitív tanulás és a szomszédos idegsejtek korrelált működése. A tanulási folyamat feltételeit a pavlovi operáns kondicionálás, s a hebbi tanulási szabályok már jó néhány évtizeddel ezelőtt körvonalazták. Az újdonság ezekhez képest az agykérgi érzéketi térképek (sensory maps) s ezek plaszticitását meghatározó tényezők részletes feltárása az idegtudományok fejlett eszközeivel.

A szomatotopikus és vizuotopikus agykérgi reprezentációk alakulása az embriogenezis, a születés utáni kritikus periódusok és a felnőtt élet során sok különböző területen dolgozó kutató érdeklődését keltette fel az utóbbi években [lásd például JULESZ és KOVÁCS (szerk.), 1995]. Az elsődleges szomatoszenzoros kéreg egyike azoknak a modellrendszereknek, melyek vizsgálata nyomán hatalmas tömegű, az agykérgi funkciókat leíró adat gyűlt össze. E modellrendszer kísérleti módszertani előnye, hogy az idegi válaszokat kiváltó ingerek pontosan lokalizálhatók a bőr felszínén. A második fontos modellrendszer az elsődleges látókéreg. Az elsődleges látókéreg tanulmányozásának módszertani előnye, hogy mivel az a retinaképet topografikusan képezi le, az ingerek megintcsak jól lokalizálhatók. Ezen túl a magasabb szintű humán megismerési funkciók megértése a látás esetén a főemlős fiziológia adataival támogatható, mivel a primáták látórendszere nagyban hasonlít az emberéhez.

A jelen előadásban a szomatoszenzoros és a látókéreg felnőtt egyedeknél újonnan feltárt plaszticitására összpontosítunk. A teljesség igénye nélkül néhány olyan példát mutatunk be, ahol egyes sajátos jelenségek megértése — mint az érzéketi bemenettől való megfosztás hatása — a biokémiai, anatómiai, fiziológiai és viselkedéses szinten egyaránt nagyot fejlődött az utóbbi években. Az ingermegvonás drámai hatása már régóta ismert, s kulcsként szolgált az ún. kritikus periódusok feltárásában. A 60-as években HUBEL és WIESEL ingermegvonásos kísérletei nyomán elfogadottá vált a kritikus periódusok fogalma s az a nézet, hogy a kritikus periódus lezajlása után az agy „hardwarejében” már nem történik változás, nem épülnek ki új kapcsolatok, a fiatalkori rugalmasság — legalábbis a szenzoros rendszerek számára — elvész. A rugalmatlan felnőtt agy dogmája a 80-as években dőlt meg. MERZENICH, KASS és PONS kísérle-

tei kimutatták, hogy a szenzoros kéreg felnőttben is képes újjászerveződni. A felnőtt agy plaszticitásának vizsgálatában az első sikeres paradigma szintén a szenzoros ingermegvonás volt. Ezt fogjuk áttekinteni az első részben. A második részben finomabb inger manipulációk nyomán létrejövő plasztikus változásokról lesz szó.

1. AZ ÉRZÉKLETI BEMENET MEGVONÁSA

Az érzéketi bemenet kísérletileg ellenőrzött megvonása (például amputáció, bénítás, deafferentáció révén) az érett idegrendszerben is az inputot fogadó kérgi terület újrászerveződésével jár. Erről a fajta felnőttkori plaszticitásról mind a szomatoszenzoros (MERZENICH és munkatársai, 1983, 1984), mind a látórendszer (KAAS és munkatársai, 1990; GILBERT és WIESEL, 1992) esetén beszámoltak. A talamusz felől érkező inputot fogadó kérgi területek receptív mezői mindkét rendszerben úgy szerveződnek újjá, hogy a néma területtel (érzéklet bemenettől végleg megfosztott kérgi terület) szomszédos részeket fedjék. A látórendszer esetén kimutatták, hogy a változások axonnövekedést is kiválthatnak (DARIAN-SMITH és GILBERT, 1994).

1.1. Szomatoszenzoros kéreg

A főemlősök szomatoszenzoros agykérgében a teljes testfelszín szomatotopikus térképe leképeződik. A bőr minden pontjából afferensek futnak a kéreg adott sejtsoportjaihoz. Egy-egy ilyen sejtpopuláción belül a sejteknek hasonló receptív mezőjük van (a bőr ugyanazon területét „érzik”). Amikor a bőr egy pontját megérintjük, az e pontot tartalmazó receptív mezőjű sejtek tüzelnek és fordítva — amint azt PENFIELD illusztrálta — amikor a kéreg egy pontját ingereljük, a bőr adott részén tapintási érzet keletkezik. A receptív mezők testfelszínén való eloszlásából kiderül, hogy a kérgi projekció szomatotopikus rendet őriz, tehát a testfelszínen szomszédos pontok a kéregben is szomszédosak lesznek (lásd PENFIELD homunculusát: 1. ábra). A továbbiak szempontjából a homunculus két fontos tulajdonságát szeretnénk kiemelni: (1) a test különböző részeinek eltérő viselkedéses jelentősége a kérgi reprezentációk eltérő méretében mutatkozik meg (2. ábra); (2) kialakul néhány, a kéreg saját topográfiájából származó állandó szomszédosság, mint például a kéz és az arc szomszédossága.

MERZENICH és munkatársai (1983) számoltak be először az elsődleges szomatoszenzoros kéreg újrászerveződéséről felnőtt majmok ujjának amputációját követően. Egy ujj eltávolítása durva, de kizárólagos módja az

ujjért felelős kérgi terület elnémitásának, amely — érzékleti bemenet hiányában — átmenetileg inaktívvá válik. Két hónap elteltével azonban a szomszédos ép ujjak reprezentációja benyomul az amputált ujj által korábban elfoglalt kérgi területekre, és a szenzorosan elnémitott terület a szomszédos ujjakat érő ingerlésre kezd válaszolni. Ez az újraszerveződés a talamuszt a kéreggel összekötő axonoknak kb. 1 mm nagyságrendű elágazásos burjánzását jelentheti (MERZENICH és munkatársai, 1984), amennyiben a változások csak a talamusz—kéreg pályát érintik.

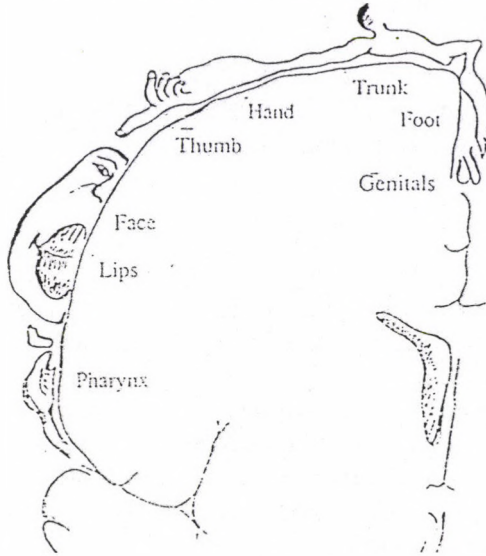
PONS és munkatársai (1988, 1991) részleges perifériás deafferentáció helyett a kéz teljes központi idegrendszeri deafferentációját alkalmazták (az afferens gerincvelői rostok átvágásával, illetve kérgi irtásokkal). A deafferentált kéregrész egy időre elnémult, de néhány hét elteltével az arc, sőt a láb reprezentációja és a szomszédos kérgi részek betüremkedtek, és teljesen elfoglalták a néma kéregdarabot. Ezek a változások már centiméteres kérgi nagyságrendben is létrejöttek. Bár az eltérő kérgi távolságokért, vagyis az átszerveződés mértékének különbségeiért felelős mechanizmus még nem teljesen ismert, a központi manipulációk fokozott újraszervező hatása a perifériás manipulációkkal szemben nyilvánvaló. A kérgi kapcsolatok megszüntetésével elnémított területeket bekebelezik szomszédai, s az „üres” szinaptikus tér új bemeneti forrásokból töltődik fel.

Merzenich és Pons kísérletei nyomán Ramachandran tette fel a kérdést, hogy vajon mit érezhet az élőlény a hosszú deafferentáció nyomán létrejött kérgi újraszerveződéskor. Jóslata szerint ha a kéz deafferentációjával rendelkező majom arcát megérintik, azt nemcsak az arcán, de „érzéketlen” kezén is érezni fogja. A jóslat ellenőrzésére a felsőkar amputációján átesett felnőtt emberek érzéklet-lokalizációs vizsgálatát végezték el (RAMACHANDRAN és munkatársai, 1992, 1993). A bőr egyszerű érintését követően a csukott szemű emberektől megkérdezték, hogy hol érzik az érintést (ily módon térképezve fel az érzékleti „receptív mezőket”). Az arc egyes pontjai és az amputált kéz egyes ujjai (fantom ujjak) között pontos, egy az egyhez leképezést találtak (például az áll és a kisujj, az orca és a hüvelykujj között). Már néhány héttel a műtét után tipikus kettős természetű érzékletek jelentkeztek (arc érintésére mind az arcon, mind a fantom végtagon). Ugyanilyen kettős érzékletet váltott ki a felsőkar csonkjának érintése (mind az ép csonkon, mind a fantom ujjakon). Ramachandran „újraterképezési” hipotézise szerint a jelenség magyarázata az, hogy a szenzoros homunculusban a kéz éppen az arc és a felsőkar között helyezkedik el.

1. ábra

A Penfield-féle homunculus

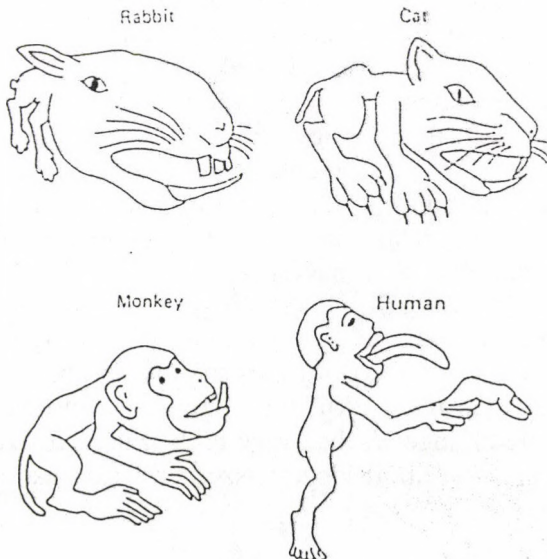
Vegyük észre, hogy a kéz szenzoros területe az arc és a felsőkar között van.



2. ábra

A rajzok különböző fajok szomatoszenzoros agyi térképeit illusztrálják.

A testtájak eltérő viselkedéses relevanciáját a kérgi reprezentáció mérete tükrözi.



Amennyiben igaz az, hogy az arc és a kar érzéketlen inputja „megtámadja” a kéz bemenet nélküli reprezentációját, pontosan a tapasztalt érzékekre lehet számítani. A megfigyelt fantom-érzetek viselkedéses bizonyítékot szolgáltatnak a felnőtt agy alapvető „hardwarejének” meglepő gyorsaságú átszerveződésére.

Az eddig leírt jelenségek felfednek néhányat az agy önszervező tulajdonságaiból, s rámutatnak, hogy a kompetitív reprezentációs behelyettesítés és átszerveződés a plasztikus felnőtt agy általános tulajdonsága.

2. LÁTÓKÉREG

Az elsődleges látókéreg elsődleges szerveződési szintjének tekinthető a látómező topografikus reprezentációja. A retinakép a topografikus viszonyokat megőrizve vetül a kéregbe (vizuotopikus vagy retinotopikus reprezentáció). A szomatoszenzoros kéreghez hasonlóan a látókéreg sejtjei is meghatározott retinadarabokhoz kötődnek. E sejtek viszonylag kicsi, de változó méretű receptív mezővel rendelkeznek. A fontos részek túlreprezentálása itt is igaz, a retina középső, néhány foknyi darabja (fovea centralis) a kéregben aránytalanul sok sejtet foglalkoztat. Újdonság a szomatoszenzoros kéreghez képest például, hogy a látókéreg sejtjeinek receptív mezője orientációval bír, irányérzékeny.

GILBERT és WIESEL (1992) apró retinális léziókat hoztak létre majomban, és az elsődleges látókéreg sejtjeinek receptív mező változásait figyelték. Néhány perccel a mesterséges vakfolt létrehozása után a vakfolt széleire eső receptív mezők megnövekedését találták. Pár hónap múlva azok a sejtcsoportok is visszanyerték működőképességüket, melyek a lézió nyomán teljesen elnémultak, s a vakfoltot körülvevő retinális terület ingerlésére válaszoltak. A hatás igen hasonló a szomatoszenzoros kéregben tapasztalt újraszerveződési jelenséghez. A látókéregben tapasztalt topográfiai eltolódás 4-5 mm volt. A talamusz szintjén nem találták nyomát az átszerveződésnek, s a talamuszt és a kérget összekötő afferensek kérgi szétterjedésének mértéke sem magyaráz 4-5 mm-es elcsúszást. Ezért úgy vélik (GILBERT és WIESEL, 1992), hogy a kérgen belüli asszociációs kapcsolatok átrendeződése a felelős, s nem az afferens input közvetlen átrendeződése. A kérgi sejtek közötti kapcsolatok azonban köztudottan lokális (tehát térileg igen rövid távú) természetűek az elsődleges látókéregben. A néma területek ingerléséhez vagy több szinaptikus kapcsolaton keresztüli láncok, vagy — felnőtt idegrendszerben kizártnak vélt — axonnövekedés szükséges.

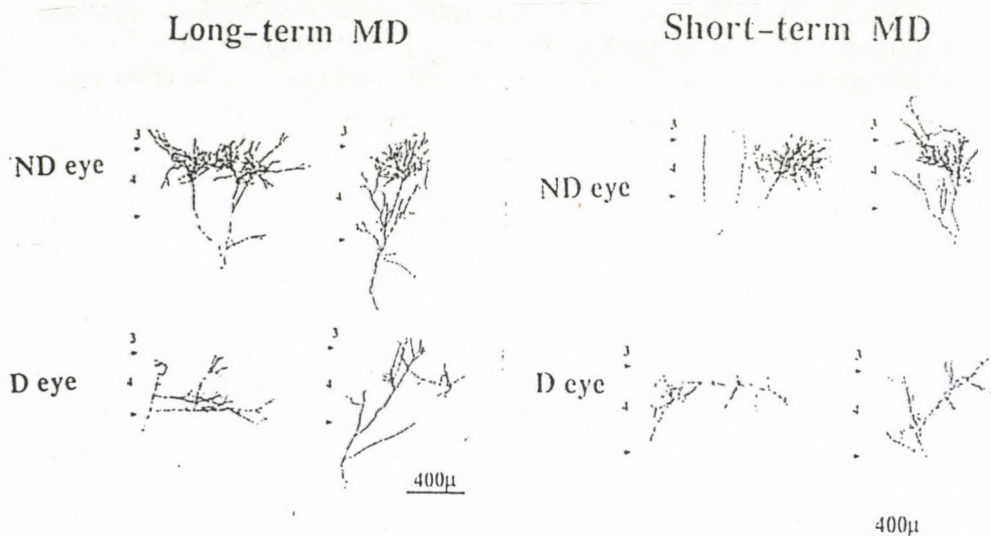
DARIAN-SMITH és GILBERT (1994) az axonnövekedési feltevést vették vizsgálat alá. Retinális lézióknak kitett és normális kérgi idegsejtek szerkezetét vizsgálták. Új szinapszisok nagy tömegű keletkezését és az axonelágazások burjánzását találták. Fontos kiemelni, hogy ez az axonnövekedés a felnőtt agykéregben történik, közvetlenül kapcsolódik funkcionális változásokhoz, s a szenzoros periférián végrehajtott lézió következménye. Darian-Smith és Gilbert úgy vélik, hogy az axonburjánzás és a szinapszisok megsokszorozódása az érett agykéreg normális válasza az érzéketlen tapasztalat tartós változásaira.

A fenti kísérleteket mindkét szem retinájának roncsolásával végezték. Mi történik, ha csak az egyik szemet fosztják meg a bemenettől? Paradox módon éppen ez a kérdés vezette be a kritikus periódusok kísérleti megközelítését s a felnőtt agy rugalmasságába vetett hit elvesztését mintegy 30 évvel ezelőtt. WIESEL és HUBEL (1963) azt találták, hogy macskák életének első néhány hónapjában az egyik szem letakarása e szem kérgi összeköttetéscinek elvesztésével jár. A kéregben jól elkülöníthető szemdominancia oszlopok (váltakozó oszlopok, melyekben a sejtek hol az egyik, hol a másik szem bemenetét részesítik előnyben) átrendeződnek, s az aktív szem javára tolódnak el. Újabb anatómiai vizsgálatok (ANTONINI és STRYKER, 1993) azt is feltárták, hogy elég a kismacskák egyik szemét egy hétre letakarni, s az ehhez a szemhez tartozó kéregbe érkező rostok axonelágazódásai elhálnak (3. ábra). Ha a szemletakarást megfordítják, egy héten belül újra felépülnek a most működő szemhez tartozó axonfák, s az inaktív oldalhoz tartozók elsorvadnak. Ezek a gyors szerkezeti változások normálisan csak a születés utáni néhány hónapban válthatók ki, a kritikus periódus mintapéldájaként.

Érdekes adalék, hogy biokémiai beavatkozásokkal a kritikus periódus e legjellemzőbb megnyilvánulását is sikerült kitolni a felnőttkorra. GU és munkatársai (1994) ún. növekedési faktort (nerve growth faktor, NGF) juttattak be nagy koncentrációban felnőtt macskák elsődleges látókérgébe, s vizsgálták az egyik szem letakarásának következményeit. Felnőtt egyedekben is eltolódást találtak a szemdominancia oszlopokban! Az eltolódás azonban az ellenkező irányban történt, a deprivált szem kérgi reprezentációja kapott nagyobb teret. Mivel az NGF hatásmechanizmusa még nem teljesen ismert, a fordított hatás magyarázatára még csak feltevések vannak. Elképzelhető, hogy az NGF, az axon-növekedést serkentő hatása mellett a sejtek posztzinaptikus működését is gátolja. Vannak arra utaló jelek, hogy egy ingerlés alatt álló kérgi sejt posztzinaptikus aktivitásának gátlása a sejt bemenetének aktív gátlását vonja magával (pre- és posztzi-

A talamuszt a kéreggel összekötő axonok arborizációs változásai macskában monokuláris deprivációt (MD) követően

A bal oldalon több mint egyhónapos (long-term MD) depriváció eredménye látható. A felső képeken a normális, nyitott szem (ND eye) axonvégződése láthatók két nézetből. Az alsó képek a letakart szem (D eye) drámaian lecsupaszodott axonelágazódásait mutatják. A változások a kéreg negyedik (4) rétegében történtek. A jobb oldali ábra rövid távú depriváció (short-term MD) eredményét mutatja. A macskák szeme 7 napig volt letakarva. A hatások hasonlóak a hosszú távú depriváció eredményéhez. A kritikus perióduson belül még ezek a strukturális változások is visszafordíthatók. (ANTONINI és STRYKER, 1993)



naptikus aktivitás kovarianciájának törvénye). Ha ez igaz, akkor a le nem takart szemhez tartozó sejtek kénytelenek működésüket csökkenteni, s vesztenek az NGF-ért való versenyben az elnémított, de konzisztens szinaptikus inaktivitással rendelkező sejtekkel szemben. E paradox hatás nyilván további vizsgálódást igényel, arra azonban felhívja a figyelmet, hogy egyre gazdagodik azoknak a tényezőknek a köre, melyeket figyelembe kell vennünk a plaszticitás és tanulás jelenségeinek megértésében.

3. VERSENYFUTÁS A REPREZENTÁCIÓÉRT

Mit tudtunk meg az eddig említett kísérletekből? Kiderült-e több, mint hogy a felnőtt agy rugalmatlanságának dogmája nem állja meg a helyét? Végül is közhely, hogy felnőttként is remekül tudunk tanulni.

Az első tanulság az, hogy a kéreg funkcionális architektúrája az élet teljes tartamán keresztül változtatható. Szokás a plaszticitást olyan típusú strukturális változásokhoz kötni, ahol nem a már meglévő szinapszisok és létező kapcsolatok pusztán erősségbeli változásáról van szó, hanem nagy változásokról, új axonok (lásd 3. ábra), szinapszisok, akár új idegsejtek növekedéséről. Ez utóbbi kialakulása felnőtt énekes madarakban a plaszticitás egyik híres példája (lásd például NOTTEBOHM és munkatársai, 1994). A kritikus periódusok és a felnőttkori tanulás közötti különbség hagyományosan abban különbözött, hogy a nagymértékű szerkezeti változásokat csak az élet korai szakaszában vélték lehetségesnek, s később csak ún. funkcionális változásokat feltételeztek, a meglévő kapcsolatok módosításával. A felsorolt példák megkérdőjelezzik a „strukturális” vs. „funkcionális” szembeállítást. Strukturális változások mind a fiatal, mind az érett agyban nyilvánvalóan előfordulnak. A kérdés igazából az, hogy miként jönnek létre, hogyan maradnak fenn, s hogyan rombolódnak le.

A hogyanra a fenti példákból már kapunk részleges választ. Az agykérgi plaszticitás mechanizmusai kompetitívek. Amint egy terület „elgyengül”, némává válik, az „erős”, működő területek rávetik magukat, s saját bemenetükkel árasztják el. Az erősek e versenyének szemléletes példái a 2. ábrán látható szenzoros térképek. A viselkedésben fontos testrészek nagyobb teret kapnak, több sejt reprezentálja őket az agyban. Ugyanez történik, ha a majom vagy ember egy adott szenzoros feladatot sokáig gyakorol. A feladathoz tartozó reprezentációk kérgi hangsúlya eltolódik. Ez az eltolódás általában a többi, korábban aktív reprezentáció kárára történik. Lényegében minden egyed „viselkedés-specialistaként” fogható fel ebben a sémában, ahol egyes képességek ragyogóak, mások elhanyagoltak. Ezek az egyéni különbségek a „gyakorlási programok” különbségeiben gyökereznek, melyek kompetíció-keltette reprezentációs változásokat hoznak létre az agyban.

Visszatérve a topografikus újraszerveződéshez, a felsorolt tanulmányok jelentősége az, hogy rávilágítanak a kérgi sejtek közötti kölcsönhatás fontosságára. Sokáig az az értelmezés tartotta magát, mely szerint a deafferentációs plaszticitásért csak a talamuszt a kéreggel összekötő afferens pályák a felelősek. Ha azonban a szinaptikus hatékonyságot és sűrűséget szabályozó elvek a kérgi neuronok között ugyanúgy érvényesek, mint az afferenseknél, akkor kezünkben van az eszköz funkcionálisan összekötött hálózatok létrehozására, ahol a sejtcsoportok formálását a viselkedés alapozza meg. Ezek a sejtcsoportok olyan kérgi egységeket képeznek, ahol egy egyedi sejt csoportbéli tagságát a sejt „saját” sejtjei és

a környező sejtek közötti kompetitív kölcsönhatások döntik el. Ezek az interakciók alapozzák azután meg az elsődleges szenzoros kéreg válasz szelektivitásait és topografikus reprezentációit.

A kézirat elfogadva: 1996. május

IRODALOM

- ANTONINI, A., STRYKER, M. P., 1993, Rapid remodeling of axonal arbors in visual cortex, *Science*, 260, 1819—1821.
- DARIAN-SMITH, GILBERT, C. D., 1994, Axonal sprouting accompanies functional reorganization in adult striate cortex, *Nature*, 368, 737—740.
- GILBERT, C. D., WIESEL, T. W., 1992, Receptive field dynamics in adult primary visual cortex, *Nature*, 356, 150—152.
- GU, Q., LU, Y., CYNADER, M. S., 1994, Nerve growth factor-induced ocular dominance plasticity in adult cat visual cortex, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 91, 8408—8412.
- JULESZ, B., KOVÁCS, I. (eds.), 1995, Maturation windows and adult cortical plasticity, Proc Volume XXV in the Santa Fe Studies in the Sciences of Complexity, Addison-Wesley Publ. Company, Reading, MA.
- KAAS, J. H., KRUBITZER, L. A., CHINO, Y. M., LANGSTON, A. L., POLLEY, H. E., BLAIR, N., 1990, Reorganization of retinotopic cortical maps in adult mammals after lesions of the retina, *Science*, 228, 229—231.
- MERZENICH, M. M., KAAS, J. H., WALL, J. T., NELSON, R. J., SUR, M., FELLEMAN, D. J., 1983, Topographic reorganization of somatosensory cortical areas 3b and 1 in adult monkeys following restricted deafferentation, *Neuroscience*, 10, 33—55.
- MERZENICH, M. M., NELSON, R. J., STRYKER, M. S., CYNADER, M., SCHOPPMANN, A., ZOOK, J. M., 1984, Somatosensory cortical maps changes following digit amputation in adult monkeys, *J. Comp. Neurology*, 224, 591—605.
- NOTTEBOHM, F., LOUGHLIN, B. O., GOULD, K., YOHAY, K., BUYLLA, A. A., 1994, The life span of new neurons in a song control nucleus of the adult canary brain depends on time of year when these cells are born, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 91, 7849—7853.
- PONS, T. P., GARRAGHTY, P. E., OMMAYA, A. K., KAAS, A. K., TAU, E., MISHKIN, M., 1991, Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques, *Science*, 252, 1857—1860.
- PONS, T. P., GARRAGHTY, P. E., MISHKIN, M., 1989, Lesion-induced plasticity in the second somatosensory cortex of adult macaques, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 85, 313—326.
- RAMACHANDRAN, V. S., ROGERS-RAMACHANDRAN, D., STEWART, M., 1992, Perceptual correlates of massive cortical reorganization, *Science*, 258, 1159—1160.

- RAMACHANDRAN, V. S., ROGERS-RAMACHANDRAN, D., STEWART, M., 1993, Behavioral and magnetoencephalographic correlates of plasticity in the adult human brain, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **90**, 10413—10420.
- WIESEL, T. N., HUBEL, D. H., 1963, Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye, *J. Neurophysiol.*, **26**, 1003—1017.

ILONA KOVÁCS

MODIFIABILITY OF INPUT SYSTEMS IN THE ADULT CENTRAL NERVOUS SYSTEM

The paper reviews recent work on neurobiology that shows both in animals and humans that even in the adult CNS there is some room for modification. Studies on the impact of sensory deafferentation are reviewed regarding the somatosensory system and the visual cortex. The new results implying plasticity are interpreted with the notion of competition for representation. Four mechanisms are outlined on the basis of these neurobiological studies: competition, cooperation and association formation, consolidation, and neighbour interactions.