

Bevezetés a magasabb idegrendszeri funkciók szerveződésébe

**Kéri Szabolcs
Polner Bertalan**

BME, 2018

Platón és a lélek:

LOGOS

THYMOS

EROS



Cupido és Psyche, i.e. II. sz.

KOGNITÍV IDEGTUDOMÁNY – MAGASABB SZINTŰ MŰKÖDÉSEK

- neuronális események
- mentális jelenségek
- megfigyelhető viselkedés

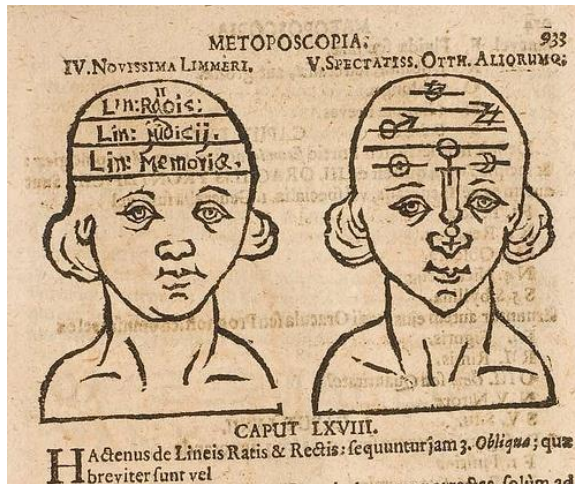
Mentális jelenségek:

1. **Kognitív**
2. **Konatív**
3. **Affektív**
4. **Szociális**

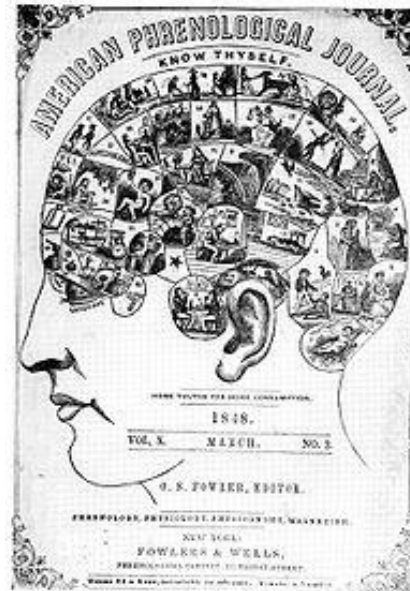
„Social – cognitive - affective neuroscience”

Tudományos diszciplínák integrációja: kísérletes pszichológia, neurológia-pszichiátria, idegélettan-anatómia, számítási modellek, funkcionális agyi képalkotás, genetika, szociológia stb.

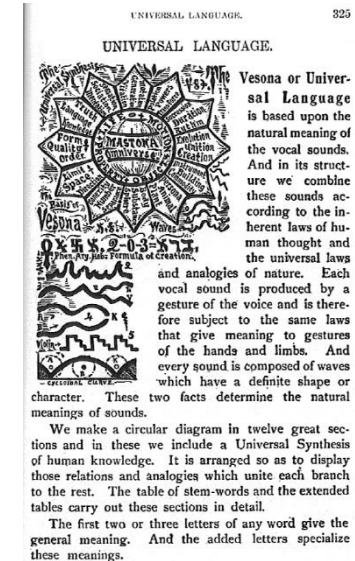
LOKALIZÁCIÓ ÉS MODULOK: AGYI TÉRKÉPEK



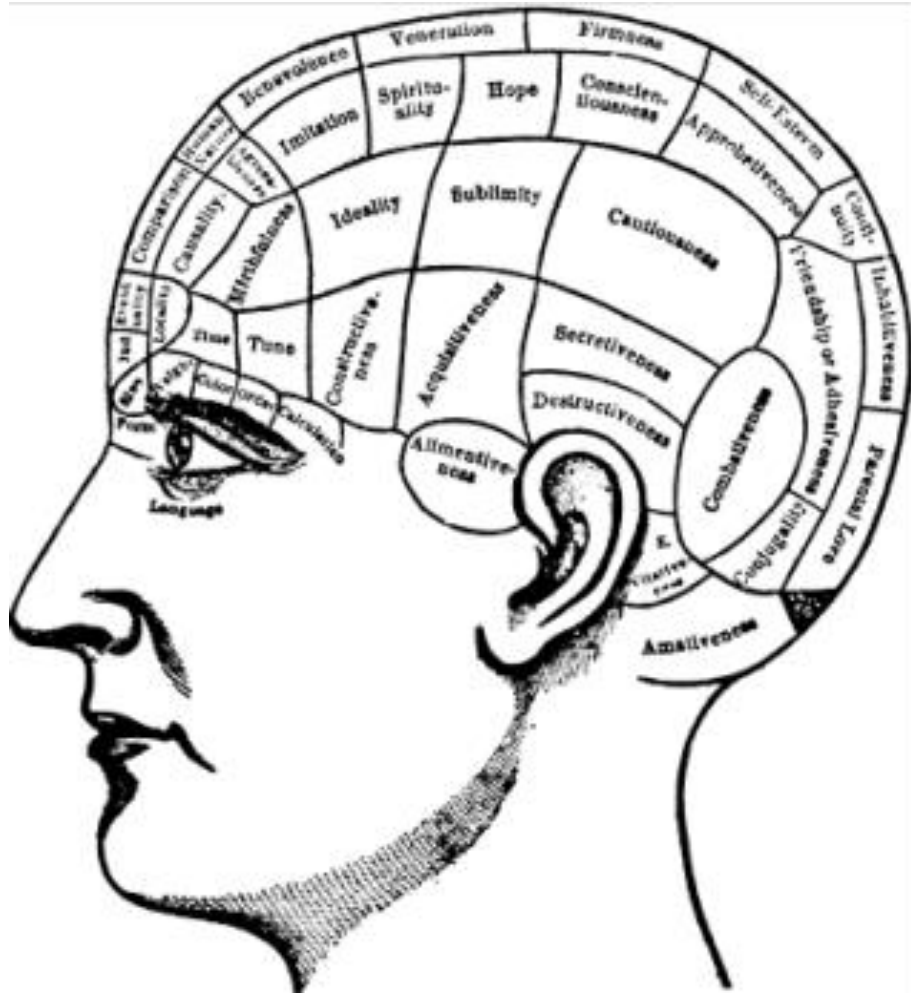
Metoposzkópia:
Gerolamo Cardano (1658)



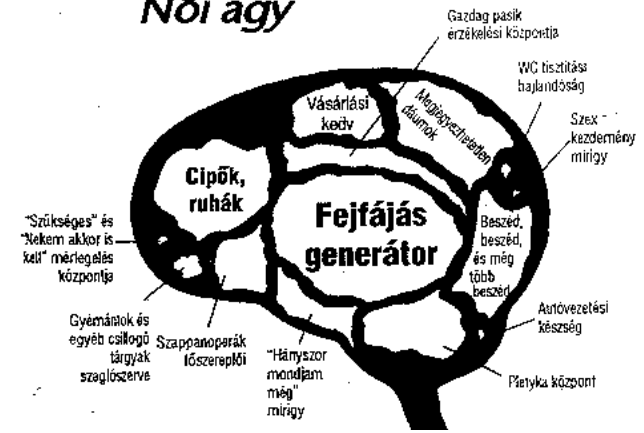
Frenológia:
Gall és Spurzheim (1796)



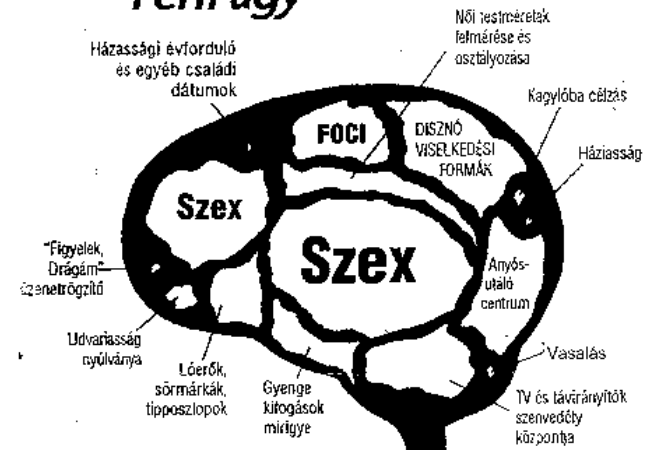
Alesha Sivartha:
The Book of Life (1912)



Női agy



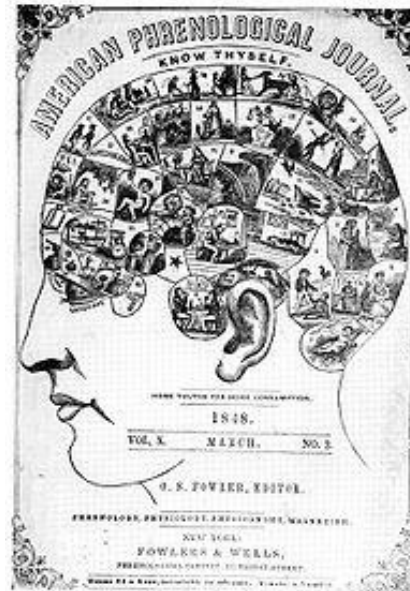
Férfi agy



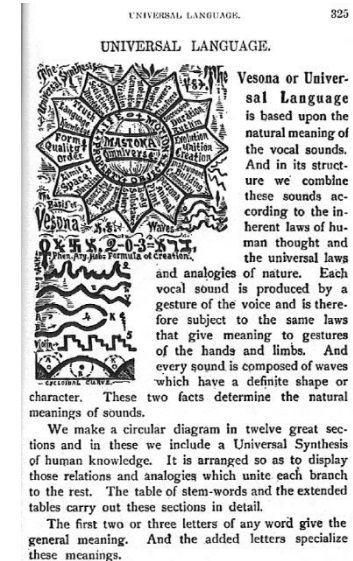
LOKALIZÁCIÓ ÉS MODULOK: AGYI TÉRKÉPEK



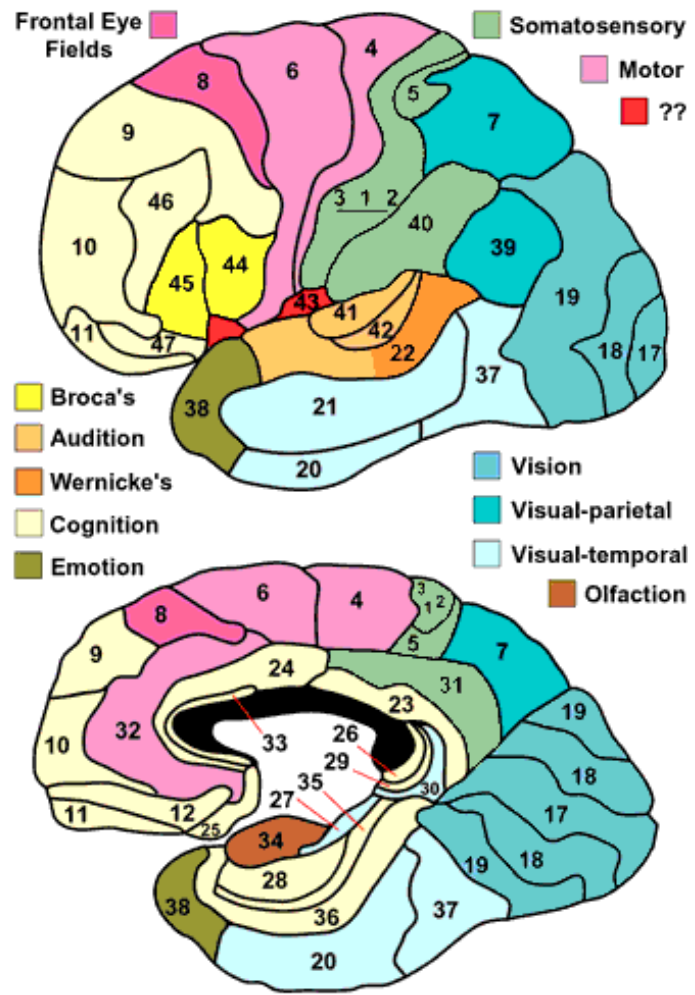
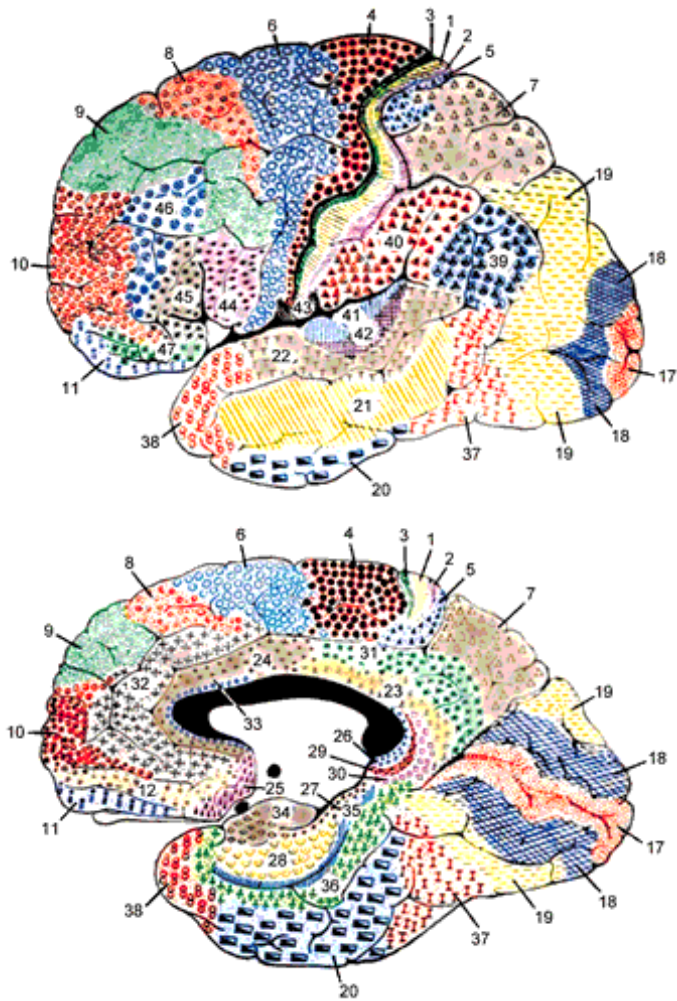
Metoposzkópia:
Gerolamo Cardano (1658)



Frenológia:
Gall és Spurzheim (1796)

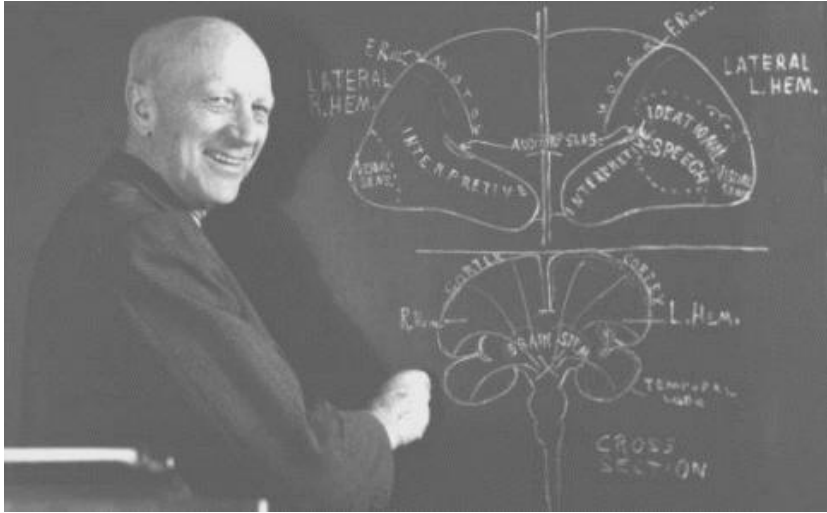


Alesha Sivārtha:
The Book of Life (1912)

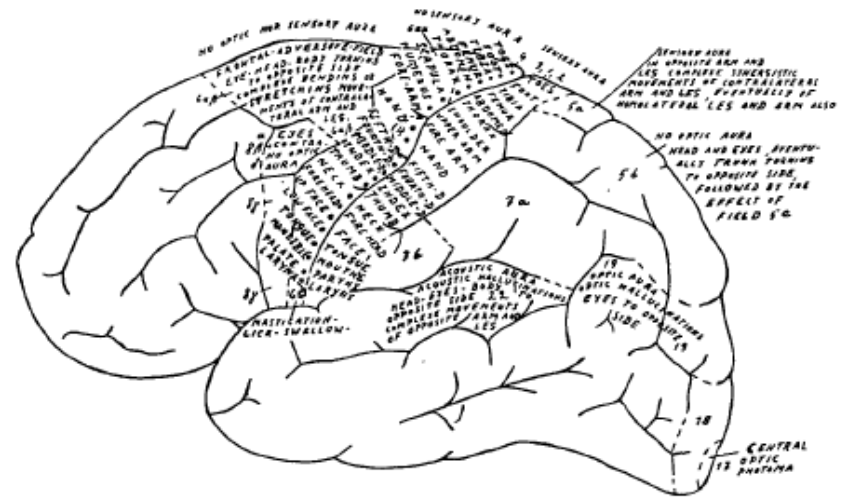


Korbinian Brodmann (1909)

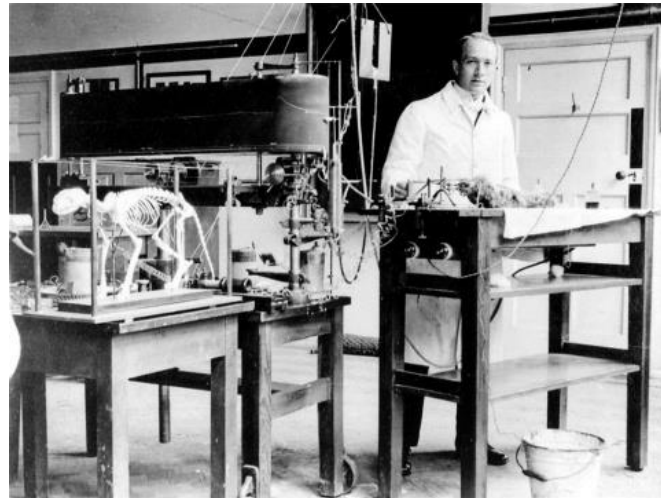
A human cortex funkcionális feltérképezése idegsebészeti műtét alatti ingerléssel



Wilder Penfield



Foerster & Penfield, 1930

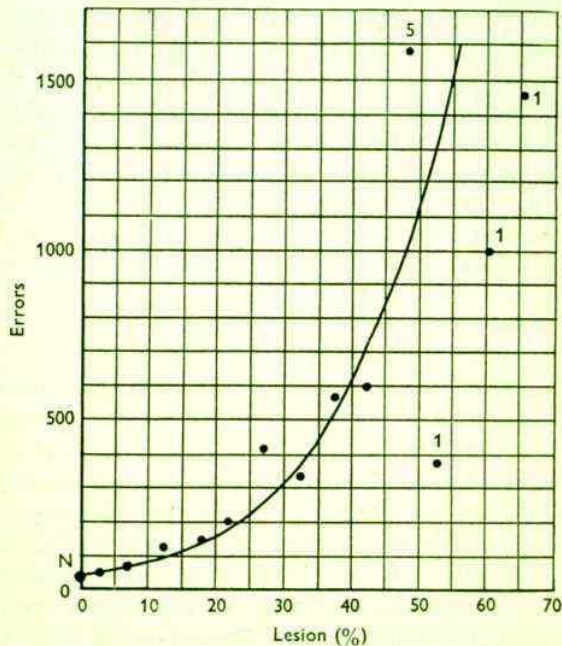


Penfield Sherrington laborjában

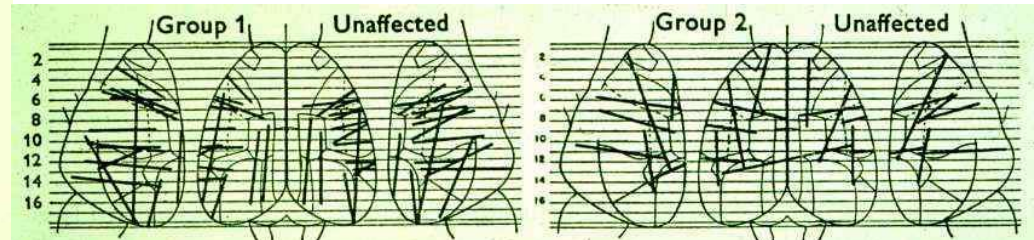
https://neurophilosophy.wordpress.com/2008/08/27/wilder_penfield_neural_cartographer/

Karl Lashley (1933,1944):

A memórianyomok nem lokalizálhatóak, hanem a kéregben elosztottan, hálózatszerűen képeződnek le



Text-fig. 8. The relation of errors in maze learning to extent of cerebral damage in the rat. The extent of brain injury is expressed as the percentage of the surface area of the isocortex destroyed. Data from 60 normal and 127 brain-operated animals are averaged by class intervals of 5% destruction. The curve is the best fitting one of logarithmic form. For lesions above 45% the number of cases (indicated by numerals on the graph) is too small for reliability. (After Lashley & Wiley, 1933.)



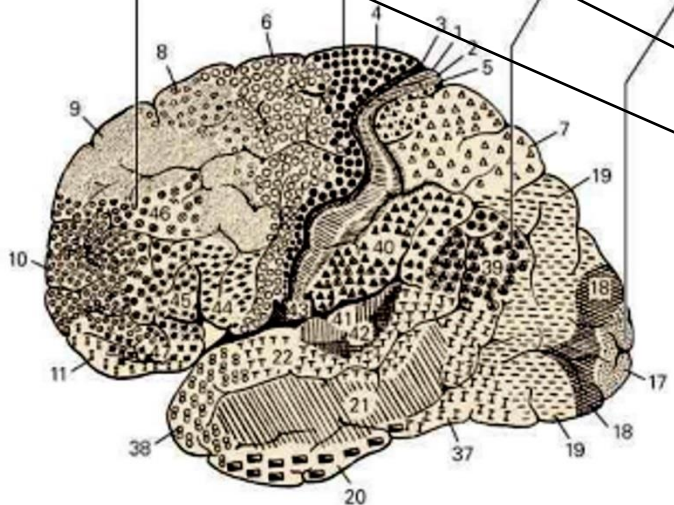
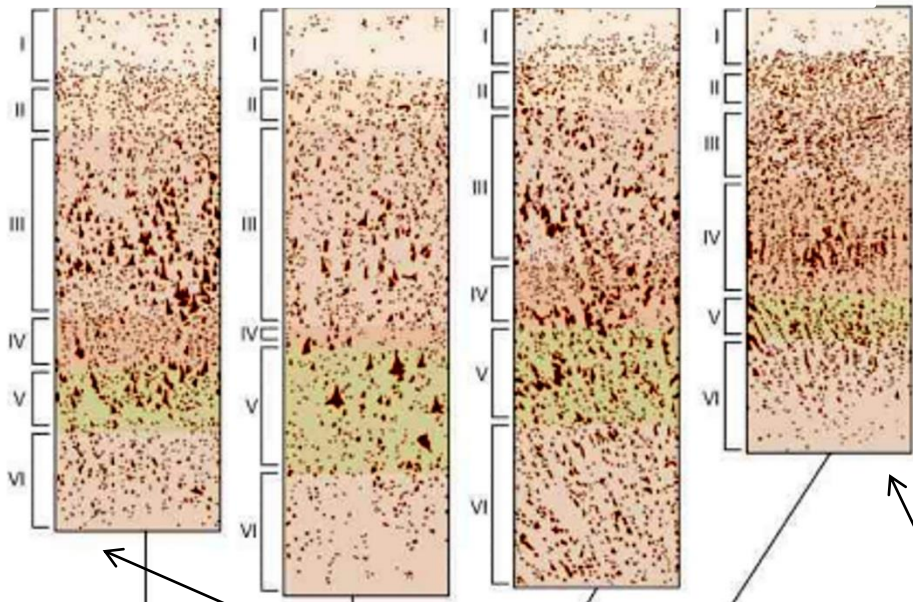
Text-fig. 5. Composite of incisions through the cortex of the rat which did not disturb maze learning (Group 1) or retention (Group 2). One pair of lines, roughly symmetrical in the two hemispheres, represents the lesion in each animal studied (after Lashley, 1944).

Részösszefoglalás 1.

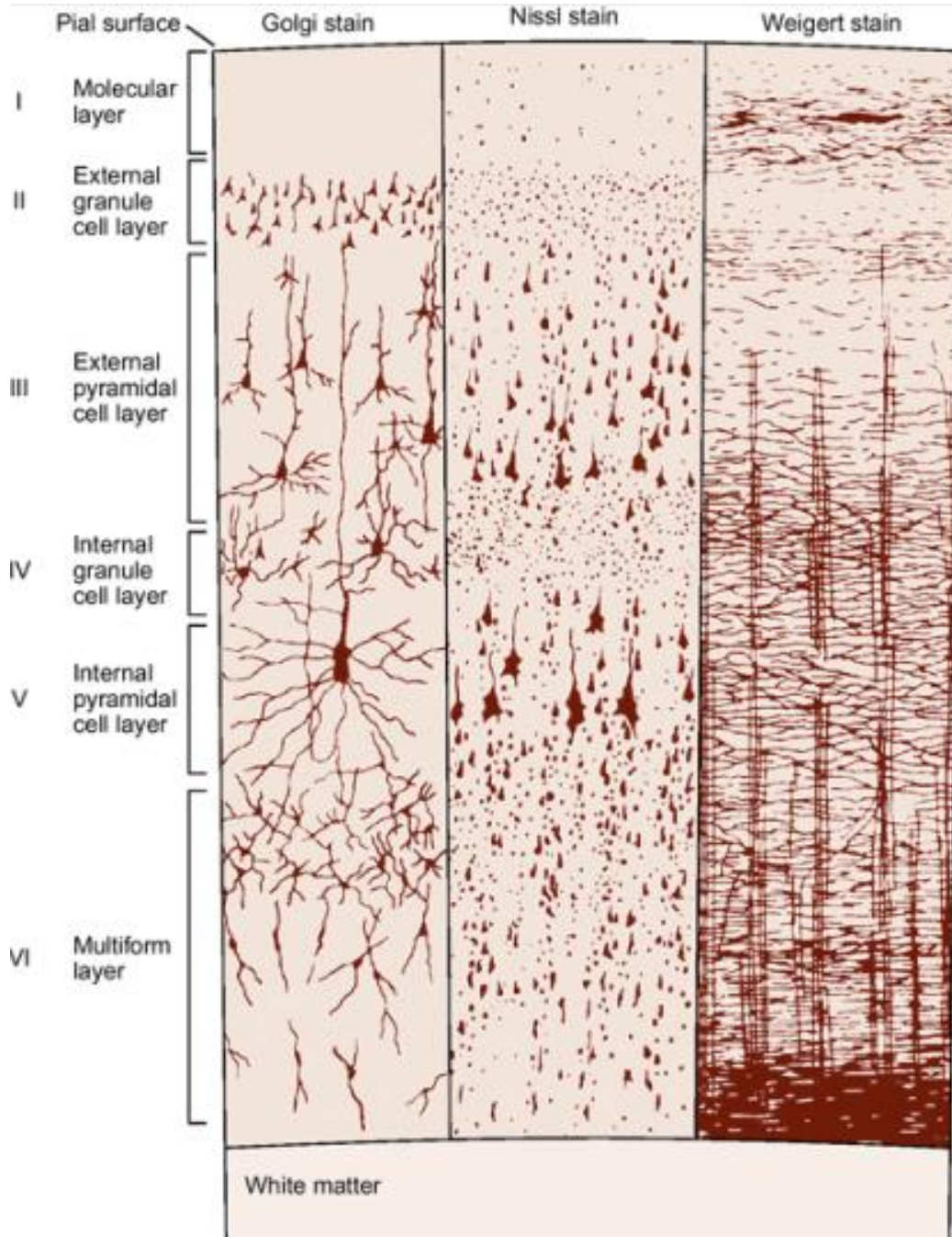
- A lélek „háromosztatúságától” a Brodmann-térképig
- Lokalizáció (modulok) vs. diffúz, elosztott reprezentáció

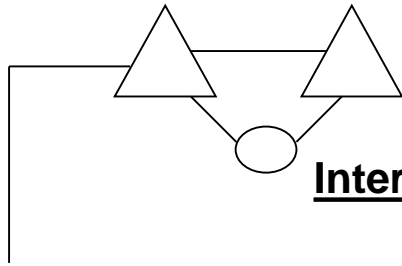
KÉRDÉS:

- Hogyan jutunk el az agy finomszerkezetétől (sejtek, columnák) a funkcionális térképekig?
- Hogyan áll össze egészé a térképek/modulok működése (időbeli integráció)?



Neocortex
Granularis
Agranularis
Isocortex
Archicortex

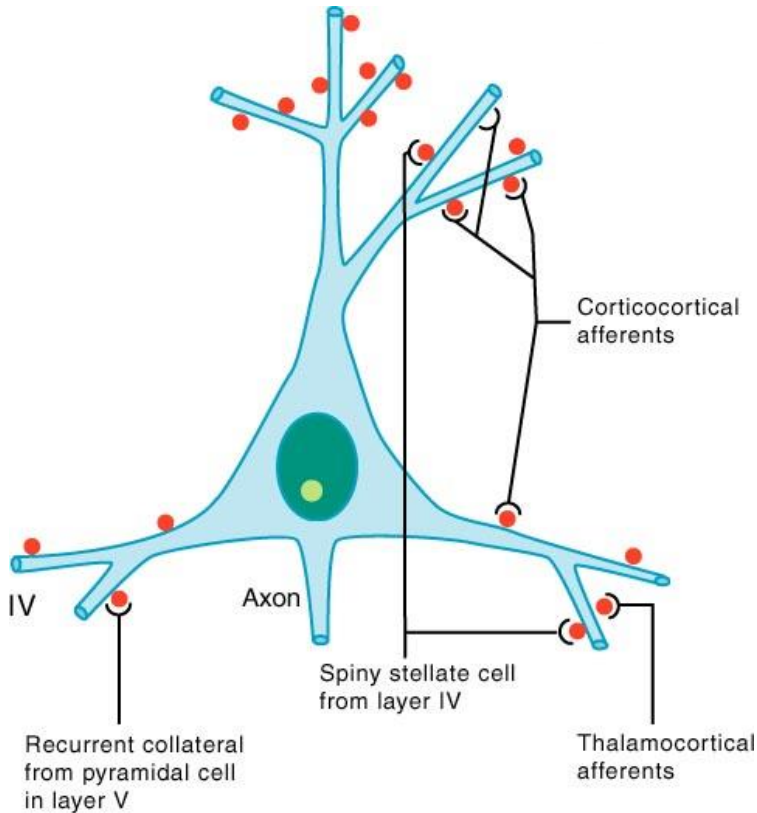




Piramissejt: glutamát (serkentő)

Interneuron: gamma-aminovajsav (GABA) (gátló)

Moduláló pályák az agytörzsből - **dopamin, szerotonin, noradrenalin** - és a basalis előagyból - **acetilkolin**



Kandeláber-sejt:

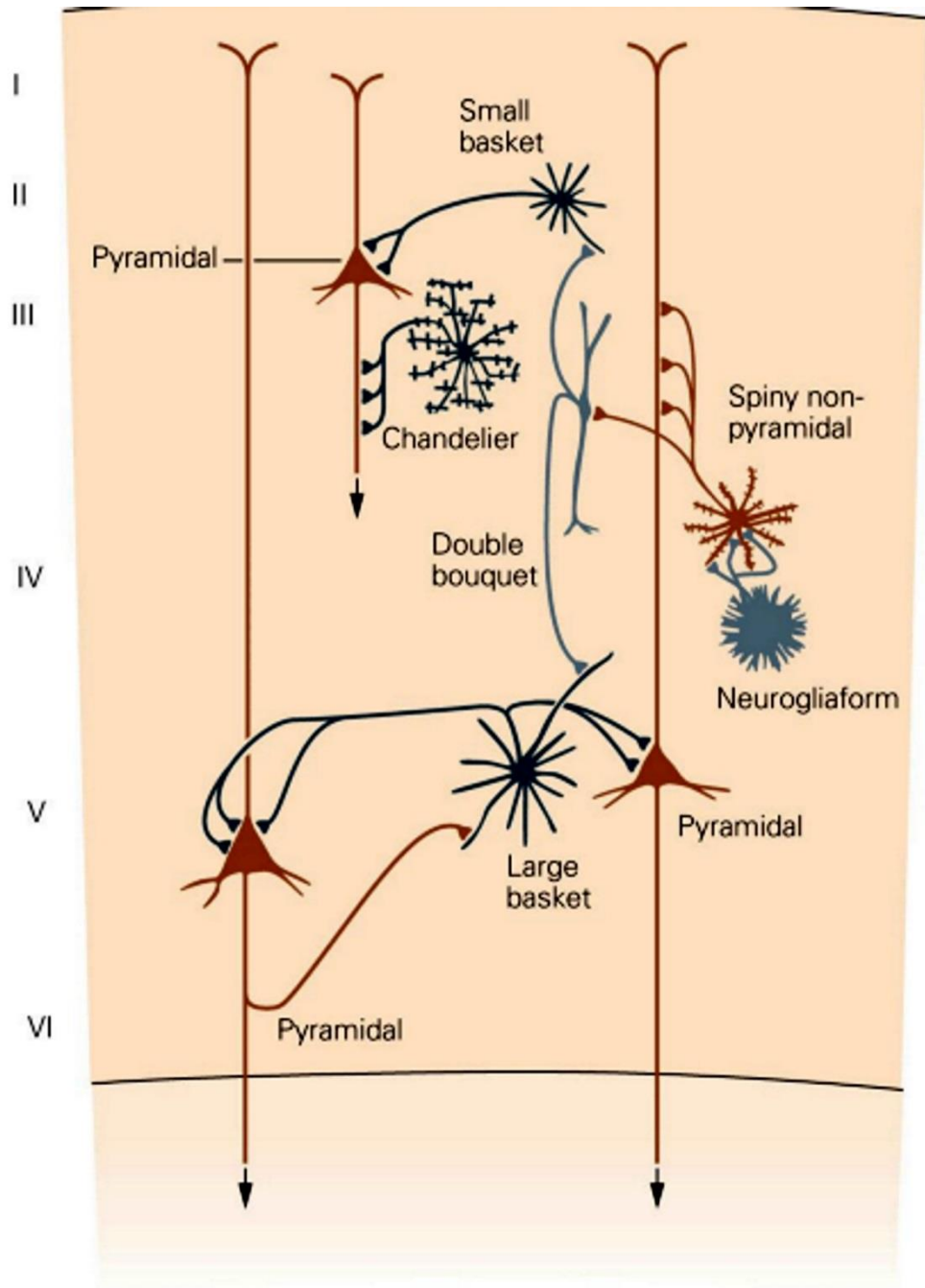
piramissejtek összehangolása
GAD67 (glutamát dekarboxiláz),
tGABA szintézis

Parvalbumin-pozitív

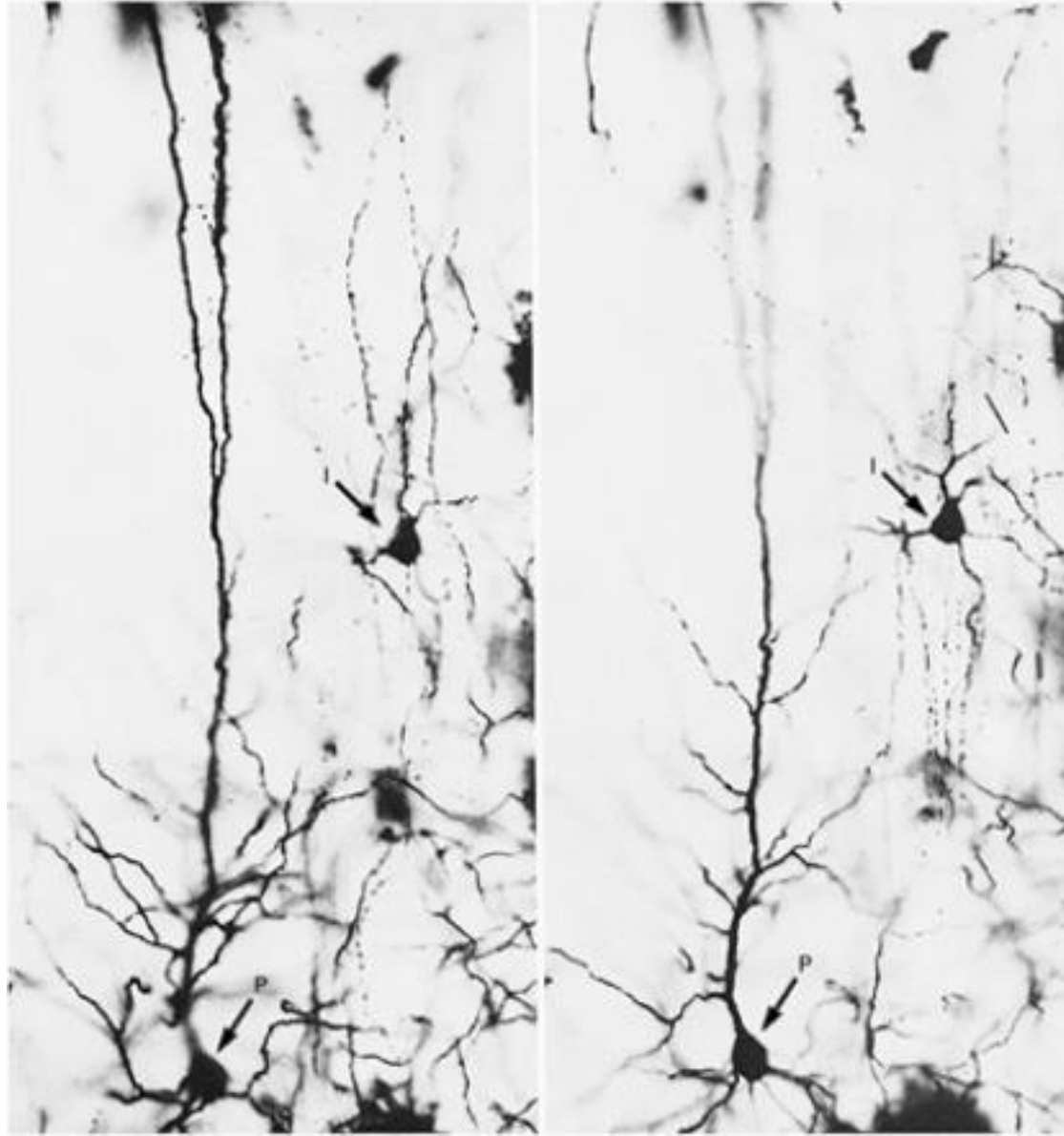
„fast-spiking” GABA-erg sejtek:

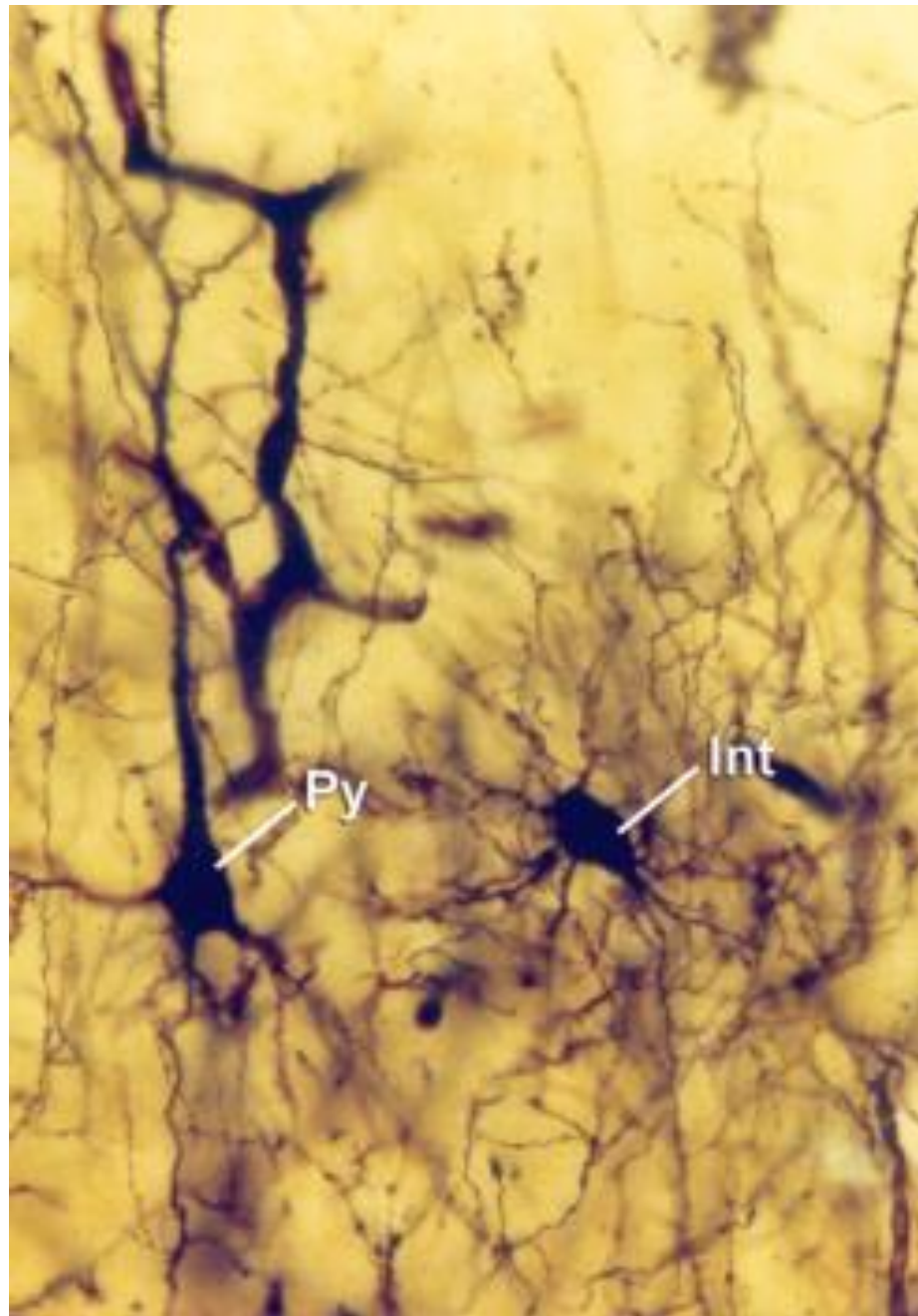
nagy frekvenciájú
gamma-oszcillációk

asszociatív
(PFC: nagy
neuronok)



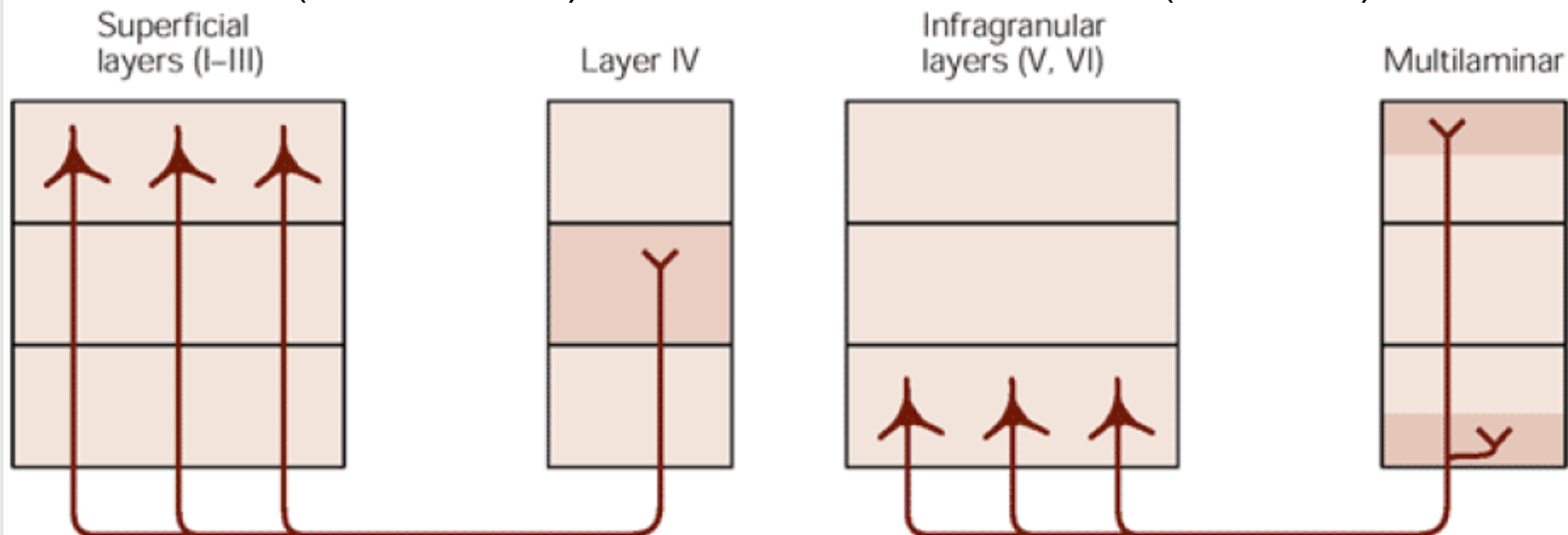
motoros





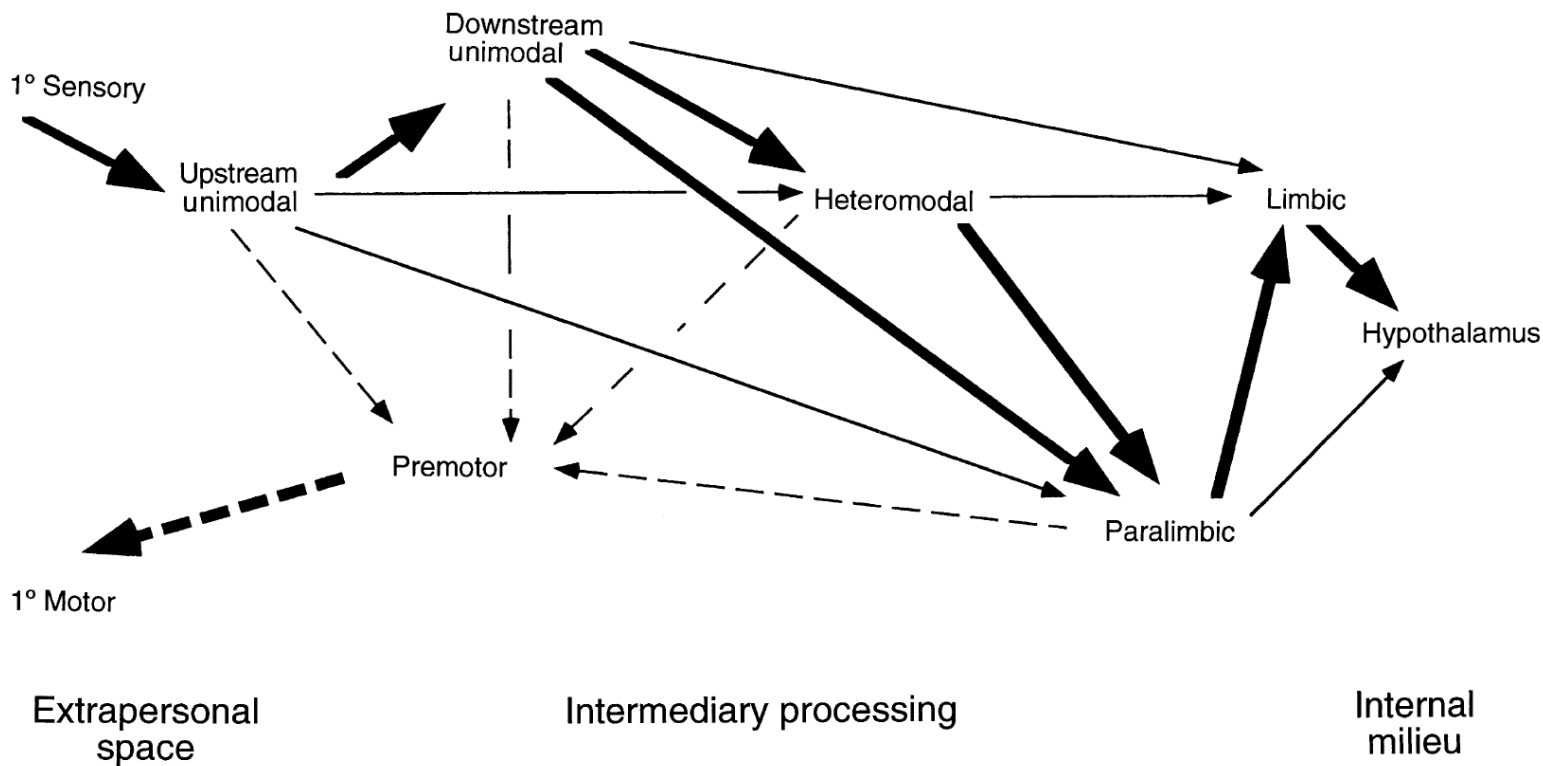
Felszálló (feedforward)

Leszálló (feedback)

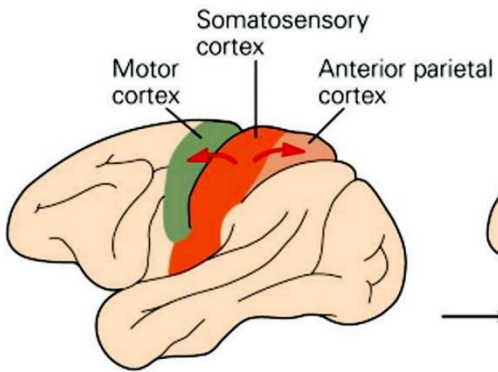


AZ AGYKÉREG KLASSZIKUS FUNKCIONÁLIS SZERVEZŐDÉSE

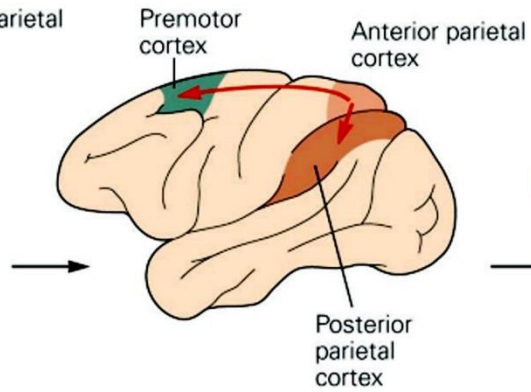
1. Primer szenzoros és motoros kéreg
2. Unimodális asszociációs kéreg
3. Heteromodális asszociációs kéreg
4. Paralimbikus régiók
5. Limbikus régiók



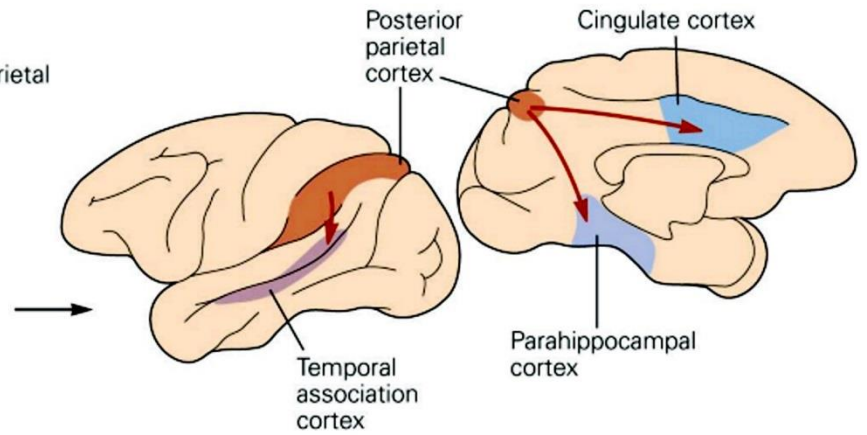
Primary somatic sensory cortex

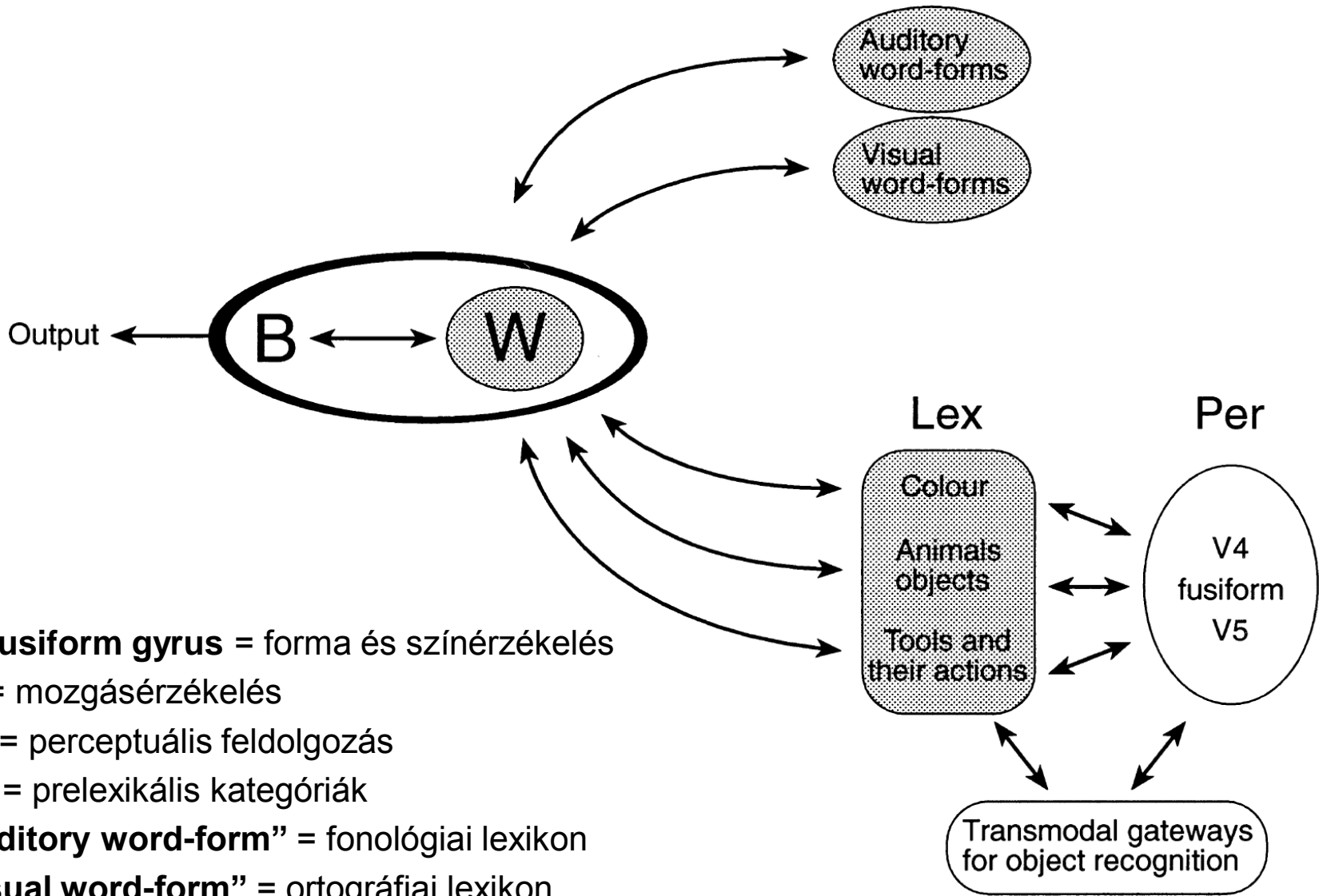


Unimodal association cortex



Multimodal association cortex





V4/fusiform gyrus = forma és színérzékelés

V5 = mozgásérzékelés

Per = perceptuális feldolgozás

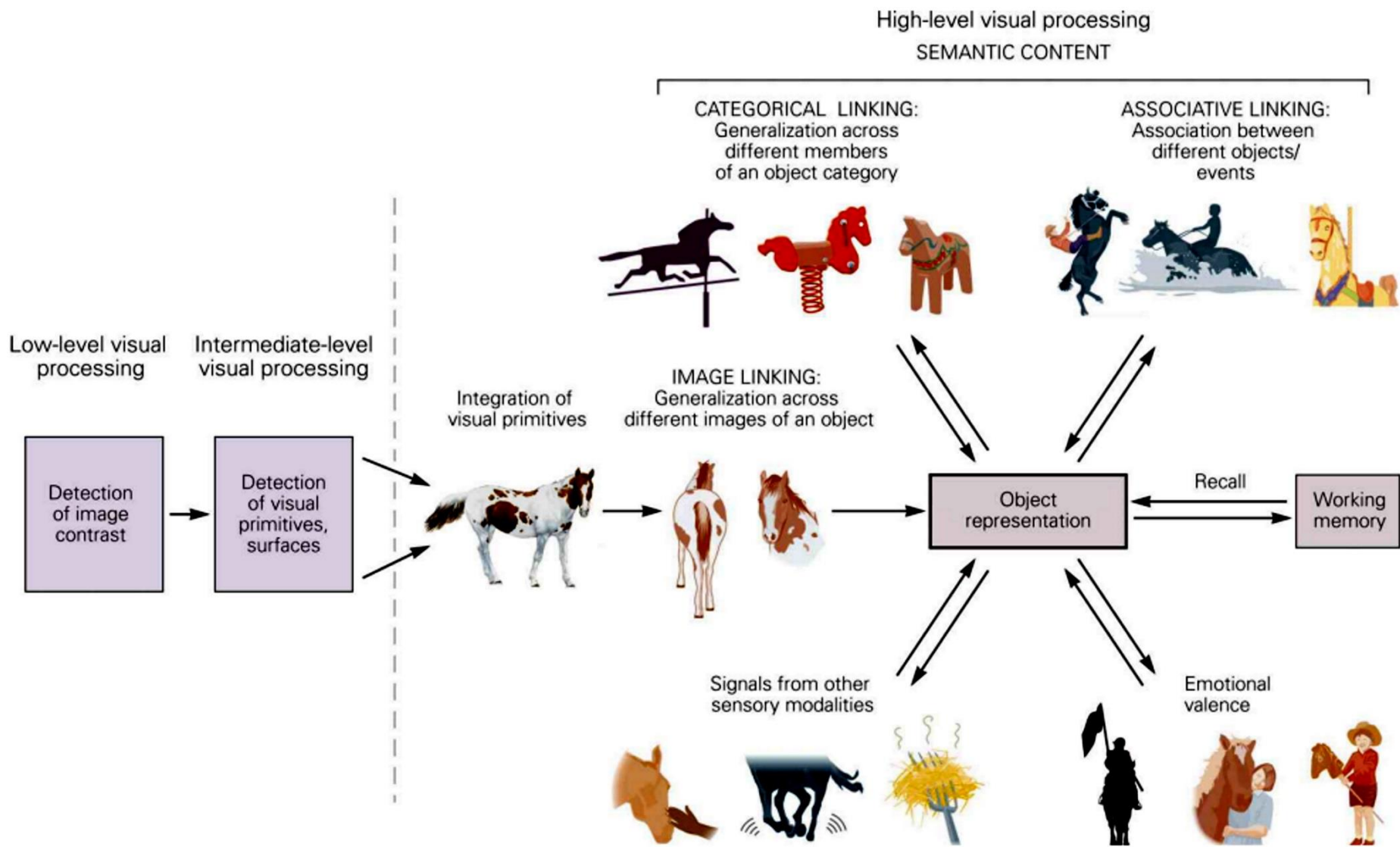
Lex = prelexikális kategóriák

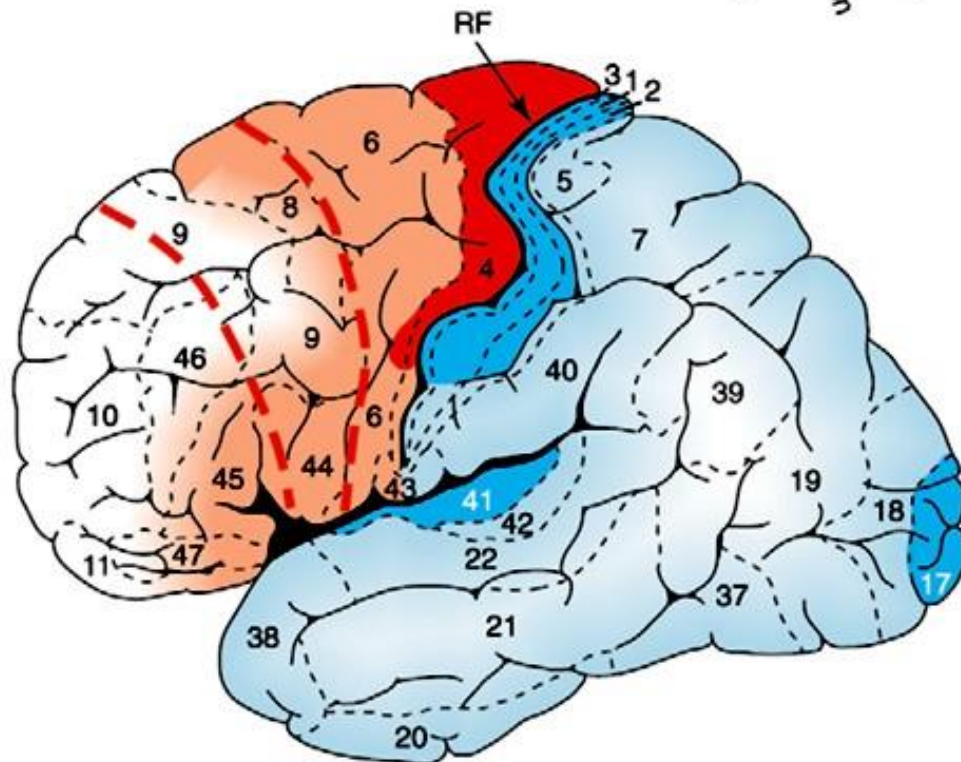
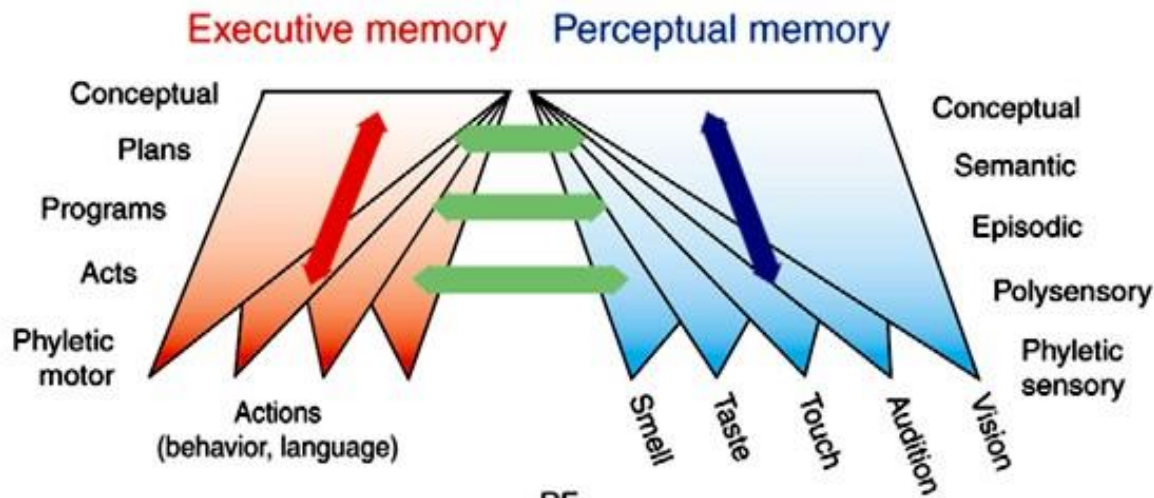
„**Auditory word-form**” = fonológiai lexikon

„**Visual word-form**” = ortográfiai lexikon

W = Wernicke-mező (beszédértés)

B = Broca-mező (beszédmozgás)





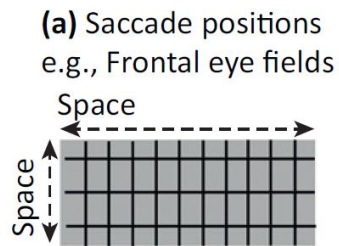
„KOGNIT” (2012)
 memórianyom,
 időben integrált
 kérgi hálózat
 formájában

Mi integrál?

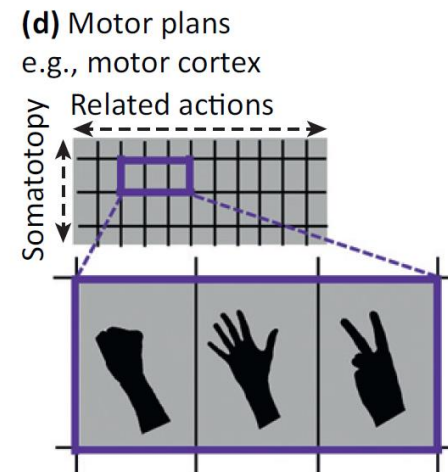
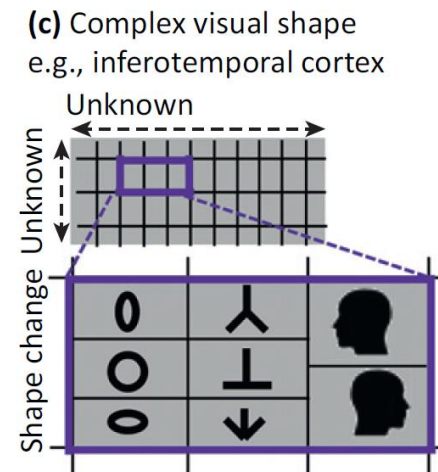
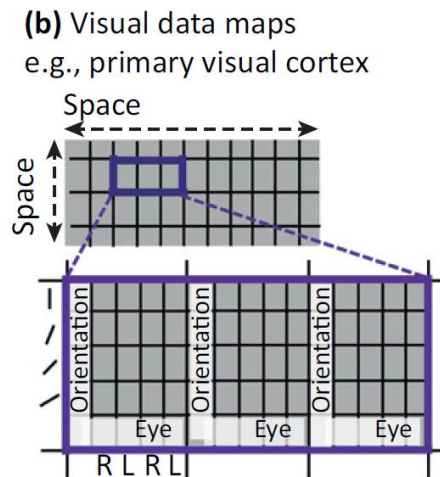


Ritmusok –
agyi „nyelvtan”
 (Buzsáki)

Funkcionális kérgi térképek: saccad pozíciók/figyelmi váltások, perceptuális vonások, összetett formák, motoros programok

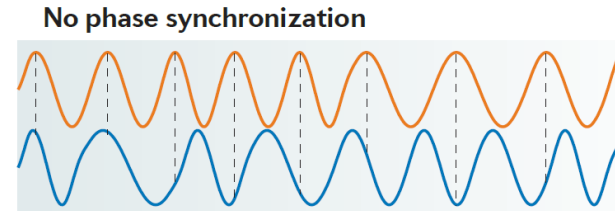
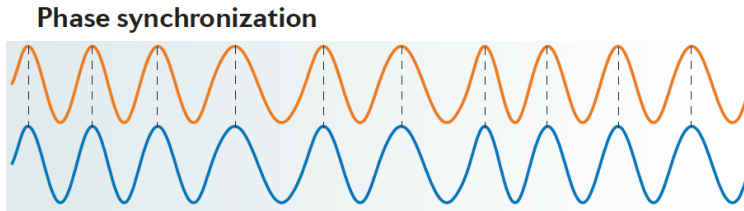


*Some maps are 2D (a)
others (b,c,d) have
embedded dimensions*



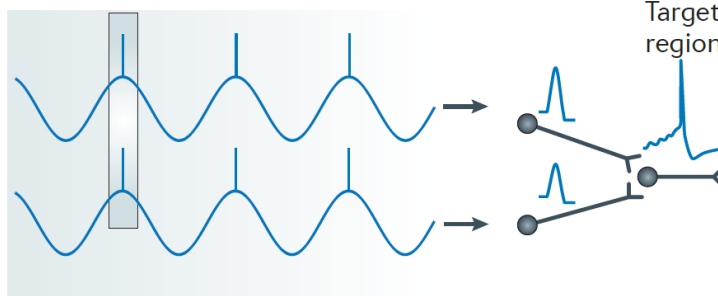
Az agy „nyelvtana”: oszcillációk, szinkronizáció, időbeli kódolás

A



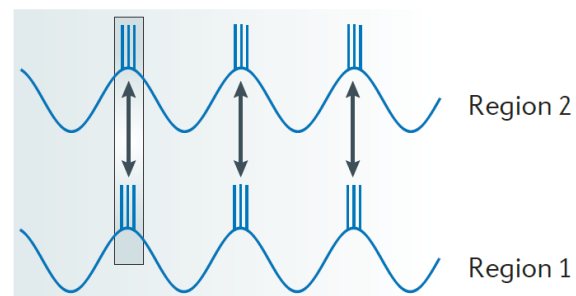
Ba

Coincidence detection



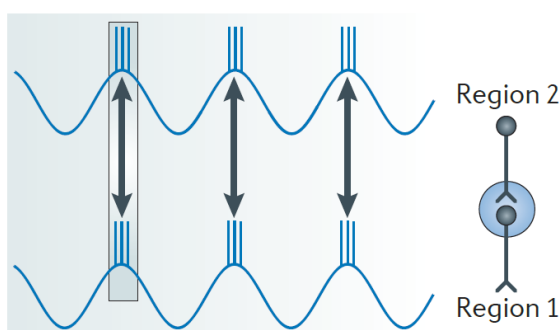
Bb

Neural communication



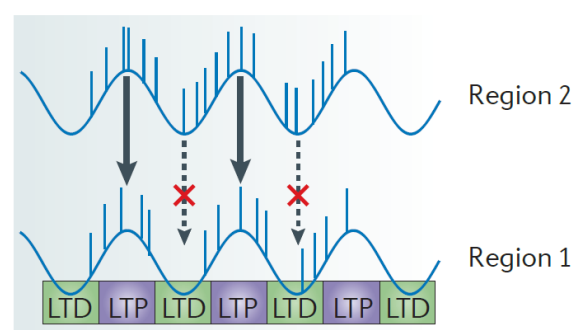
Bc

Neural plasticity



Bd

Theta synchronization and plasticity

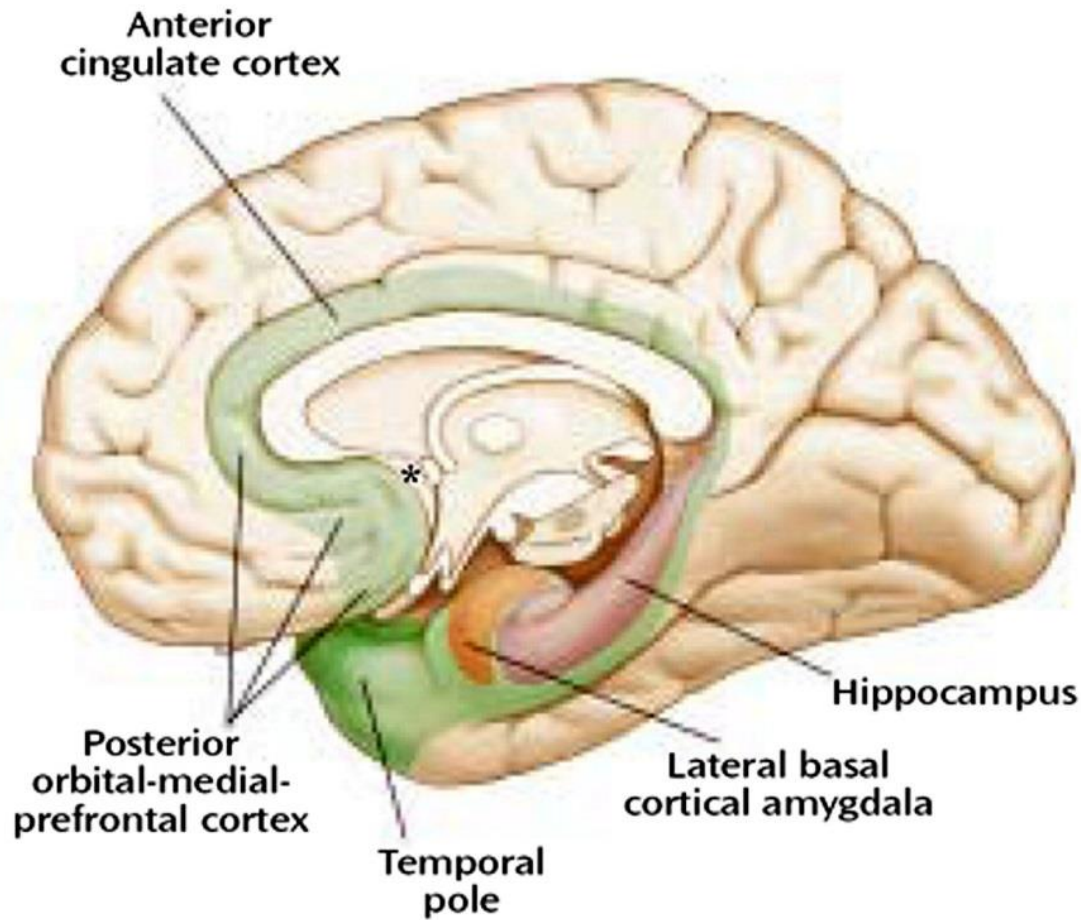


Részösszefoglalás 2.

1. Piramissejtek (glutamát), interneuronok (GABA), subcorticalis moduláló transzmitter-pályák (noradrenalin, acetilkolin, szerotonin) - columnák
2. Parallel-hierarchikus szerveződés, modulok (perceptuális, lexikai, szemantikai-epizodikus, konceptuális, tervek, programok, motoros működések)
3. Időbeli integráció: különböző frekvenciákon fázisszinkronizáció (pl. theta-gamma kapcsolás)

KÉRDÉS: A neocortex kapcsolata a limbikus rendszerrel és a basalis ganglionokkal?

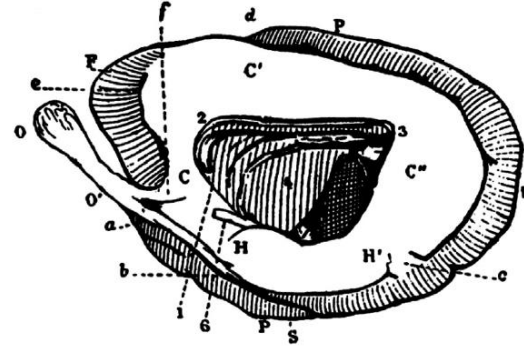
A NEOCORTEX KAPCSOLATA LIMBIKUS RENDSZERREL



„Le grand lobe limbique” (Broca, 1878):
cingulum – parahippocampalis régió (**Papez-gyűrű**)



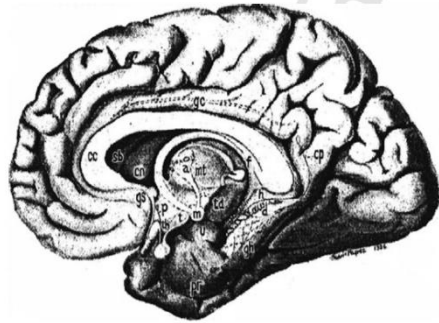
Thomas Willis
(1621-1675)



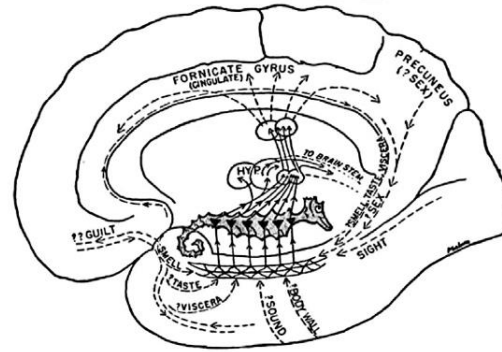
Fi



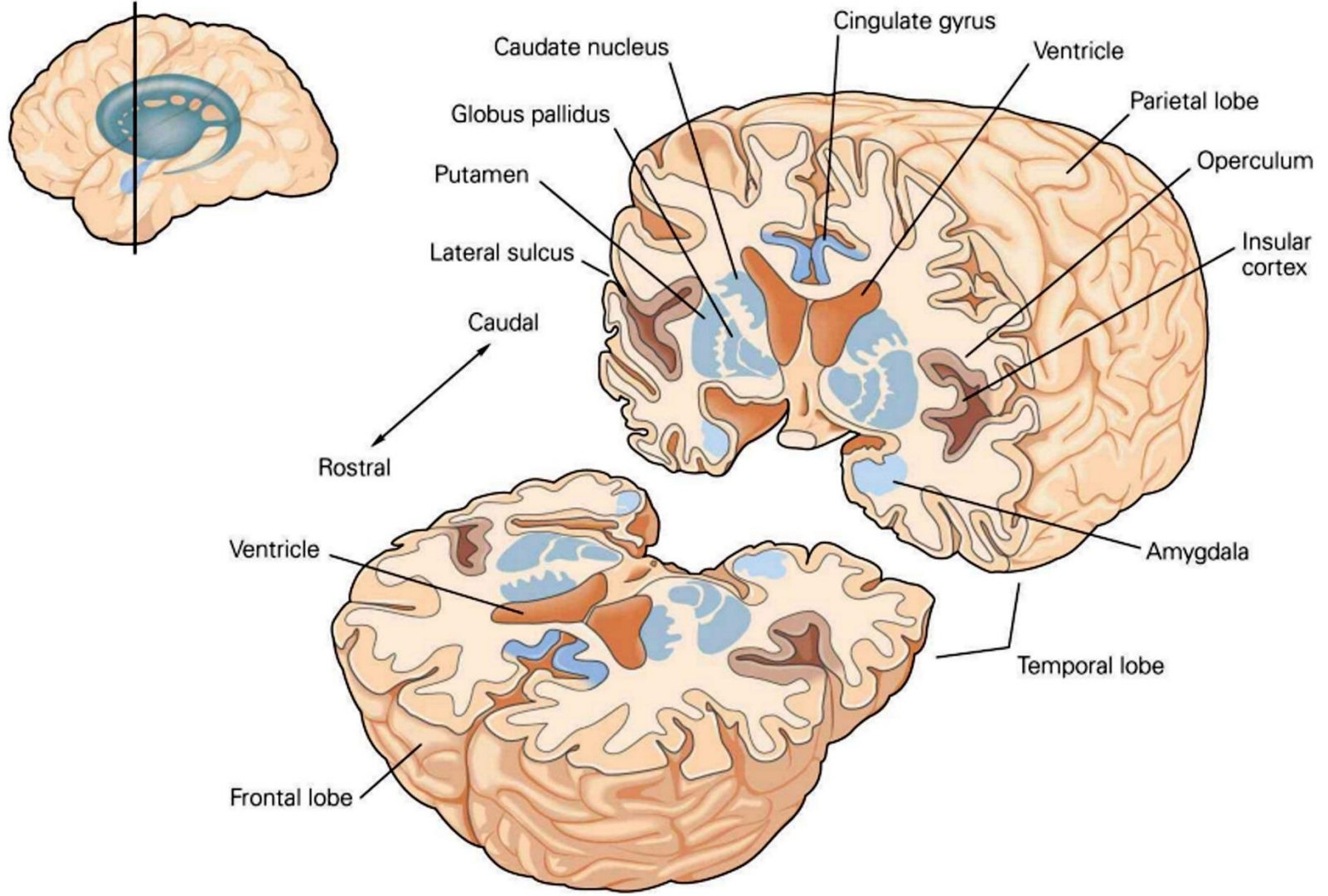
Paul Broca
(1824-1880)



James Papez
(1883-1958)



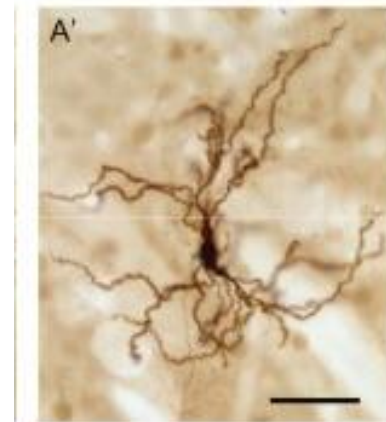
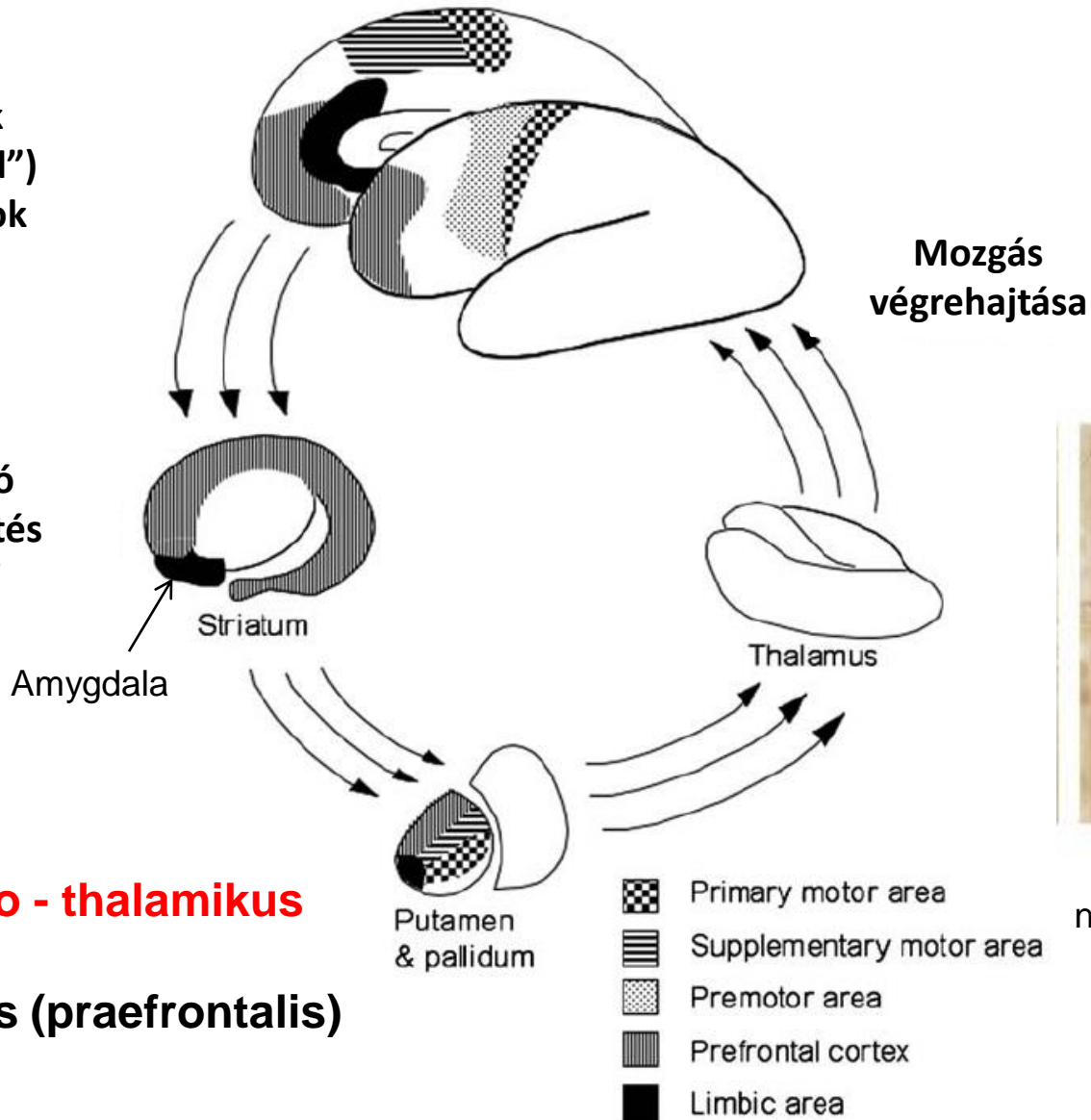
Paul MacLean
(1913-2007)



A NEOCORTEX KAPCSOLATA A BASALIS GANGLIONOKKAL

Tervek, szabályok
Érték („value-based”)
Motoros programok

Szelekció
Megerősítés
„Habit”



Közepes tuskés neuron a striatumban

Fronto – striato - thalamikus körök:

- Dorsolateralis (praefrontalis)
- Limbikus
- Motoros

Medial Prefrontal Cortex **MPFC**

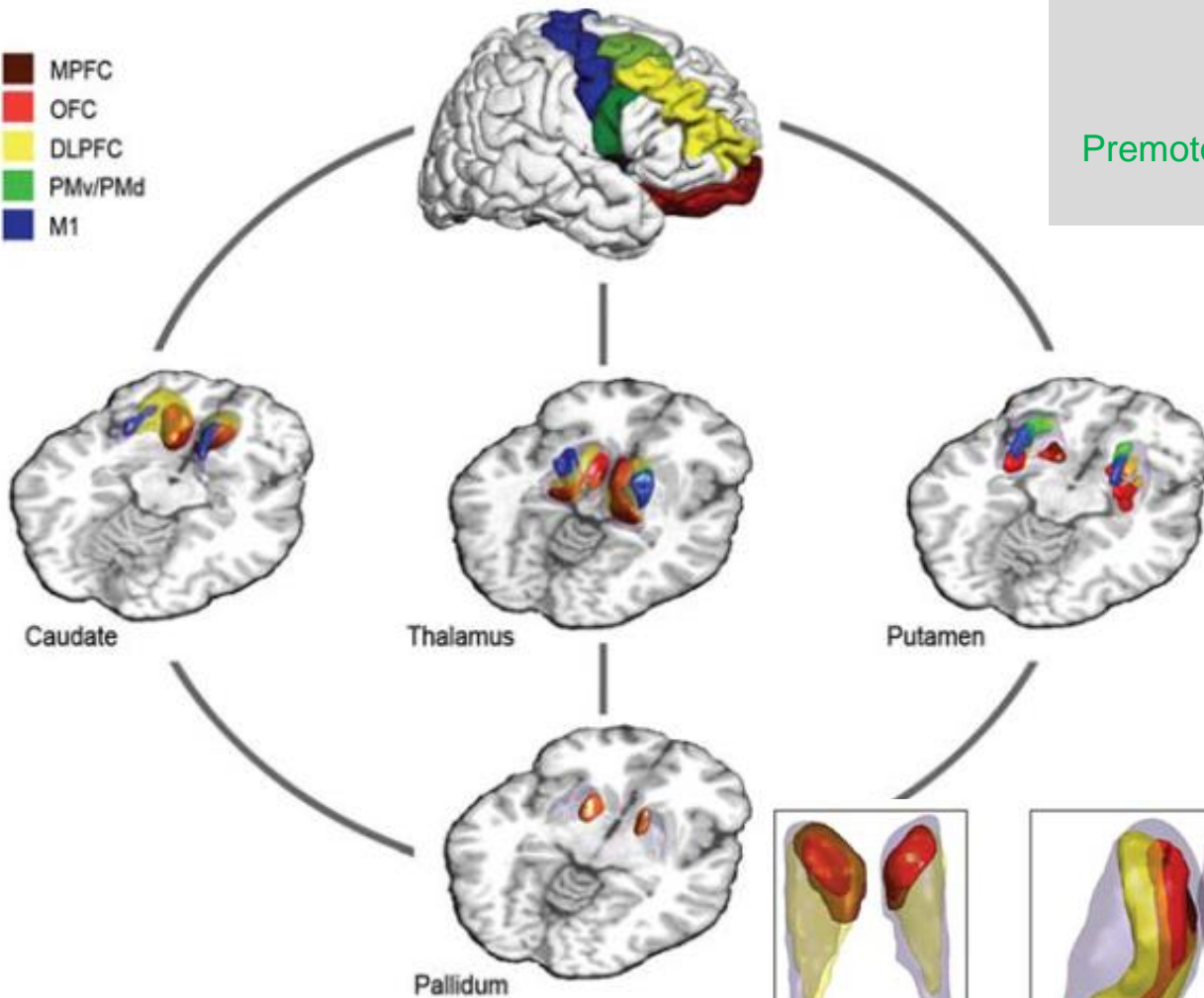
Orbitofrontal Cortex **OFC**

Dorsolateral Prefrontal Cortex **DLPFC**

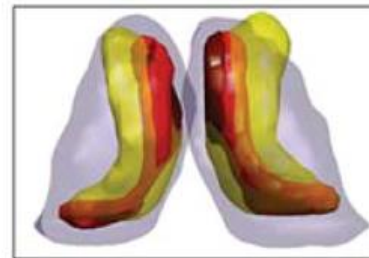
Premotor Cortex, dorsal **PMd** and ventral **PMv**

Primary Motor Cortex **M1**

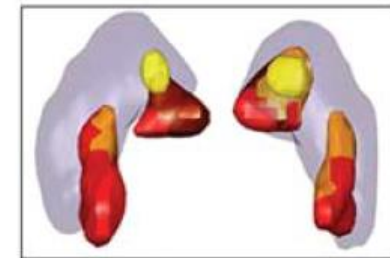
- MPFC
- OFC
- DLPFC
- PMv/PMd
- M1



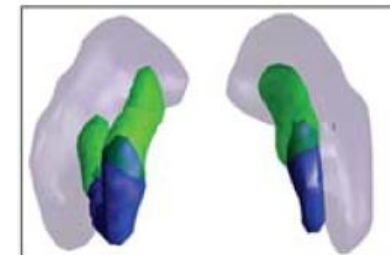
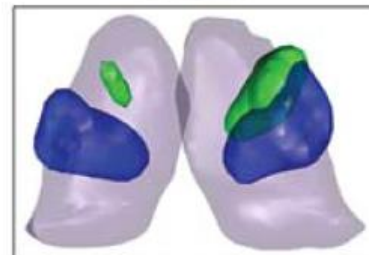
Caudate

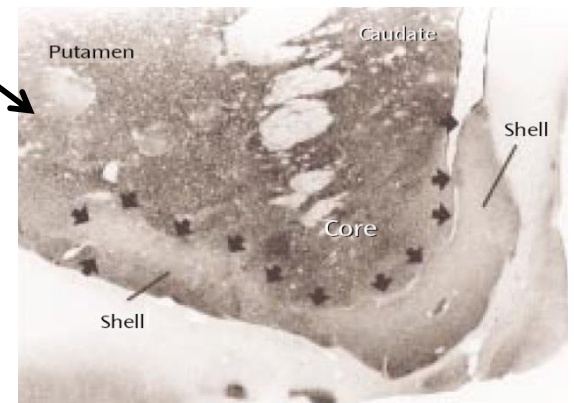
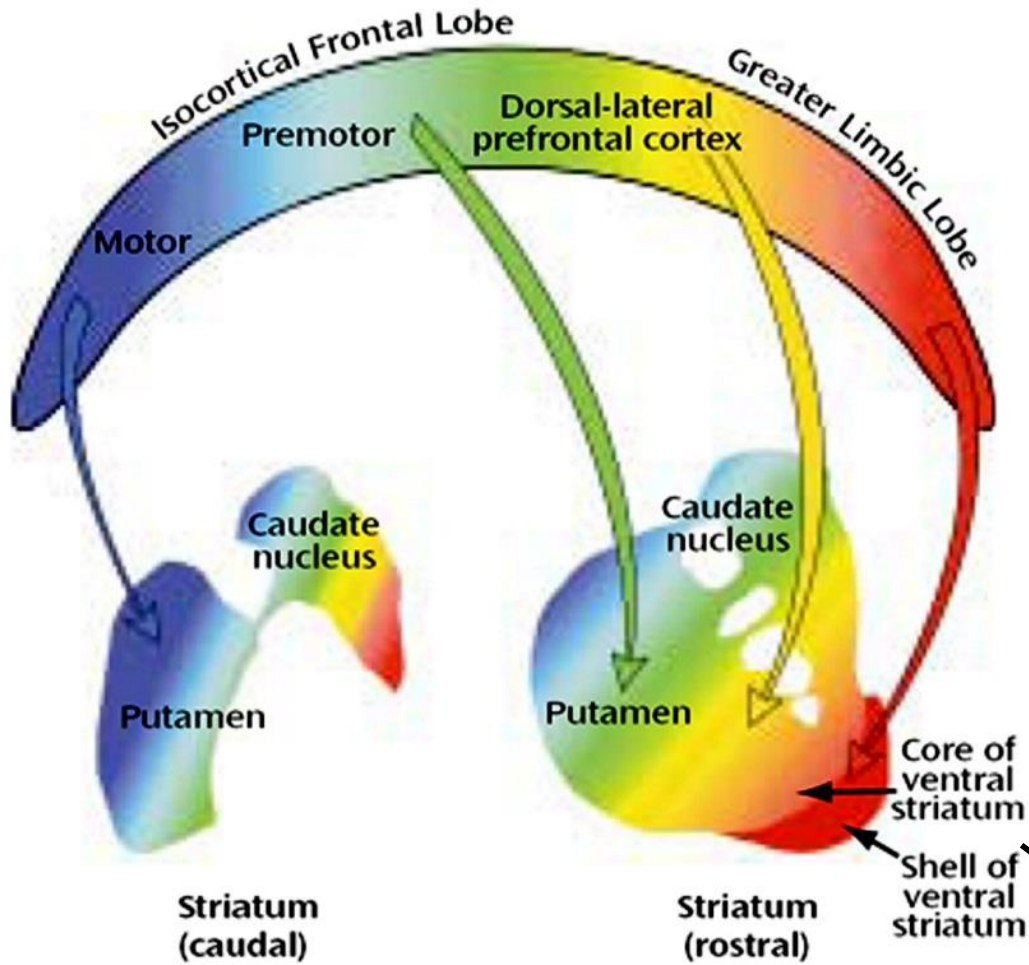


Thalamus

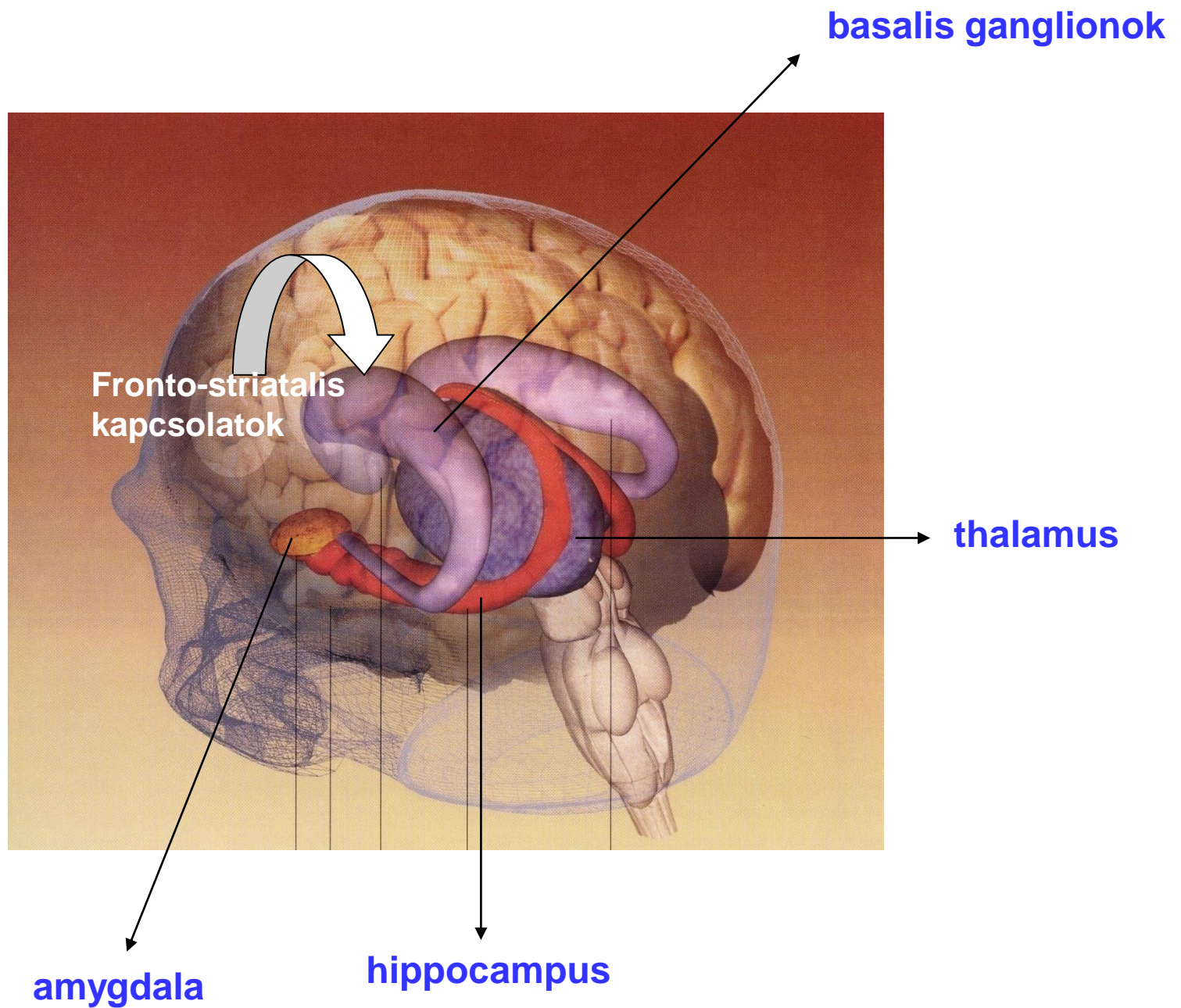


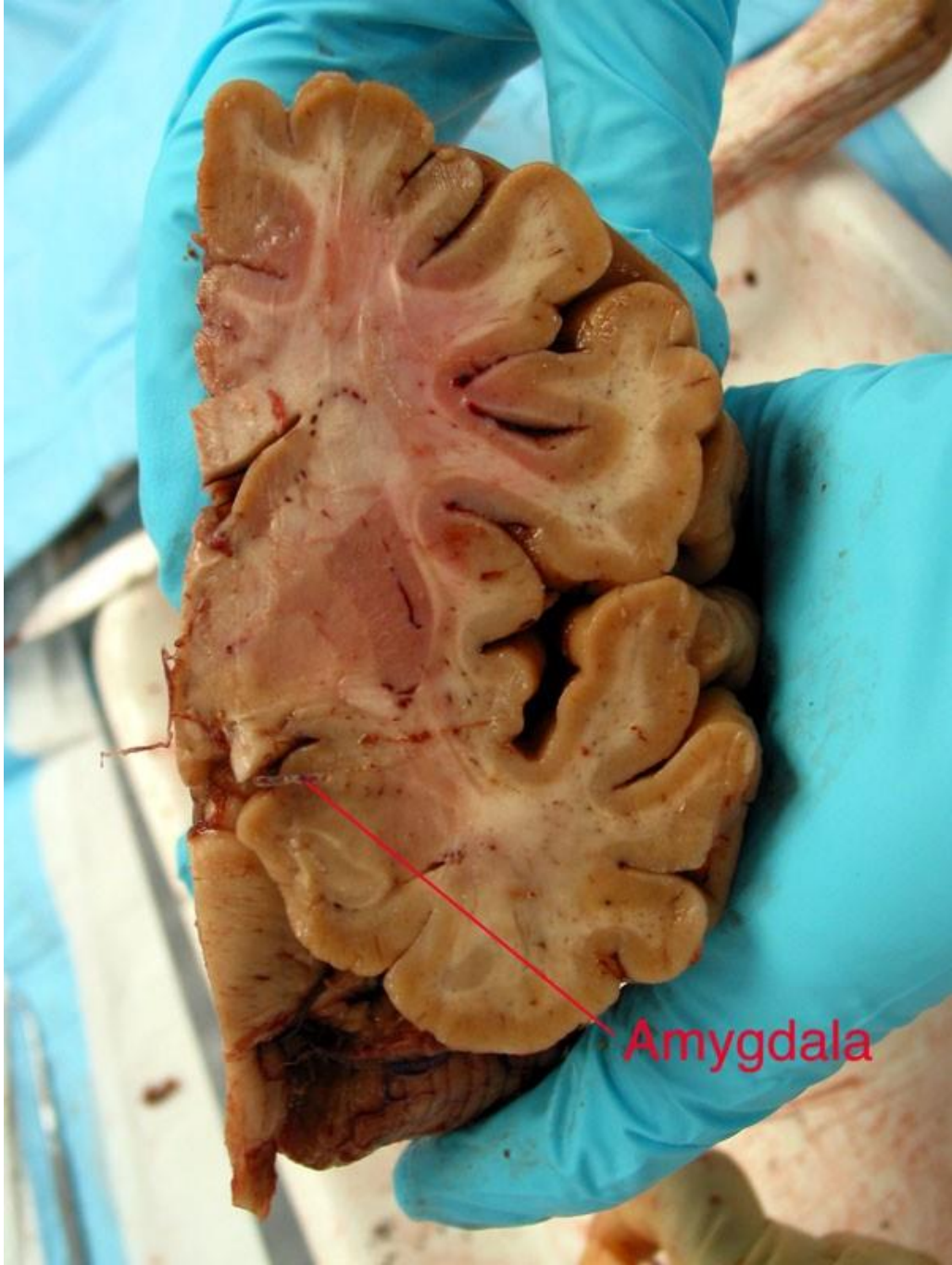
Putamen



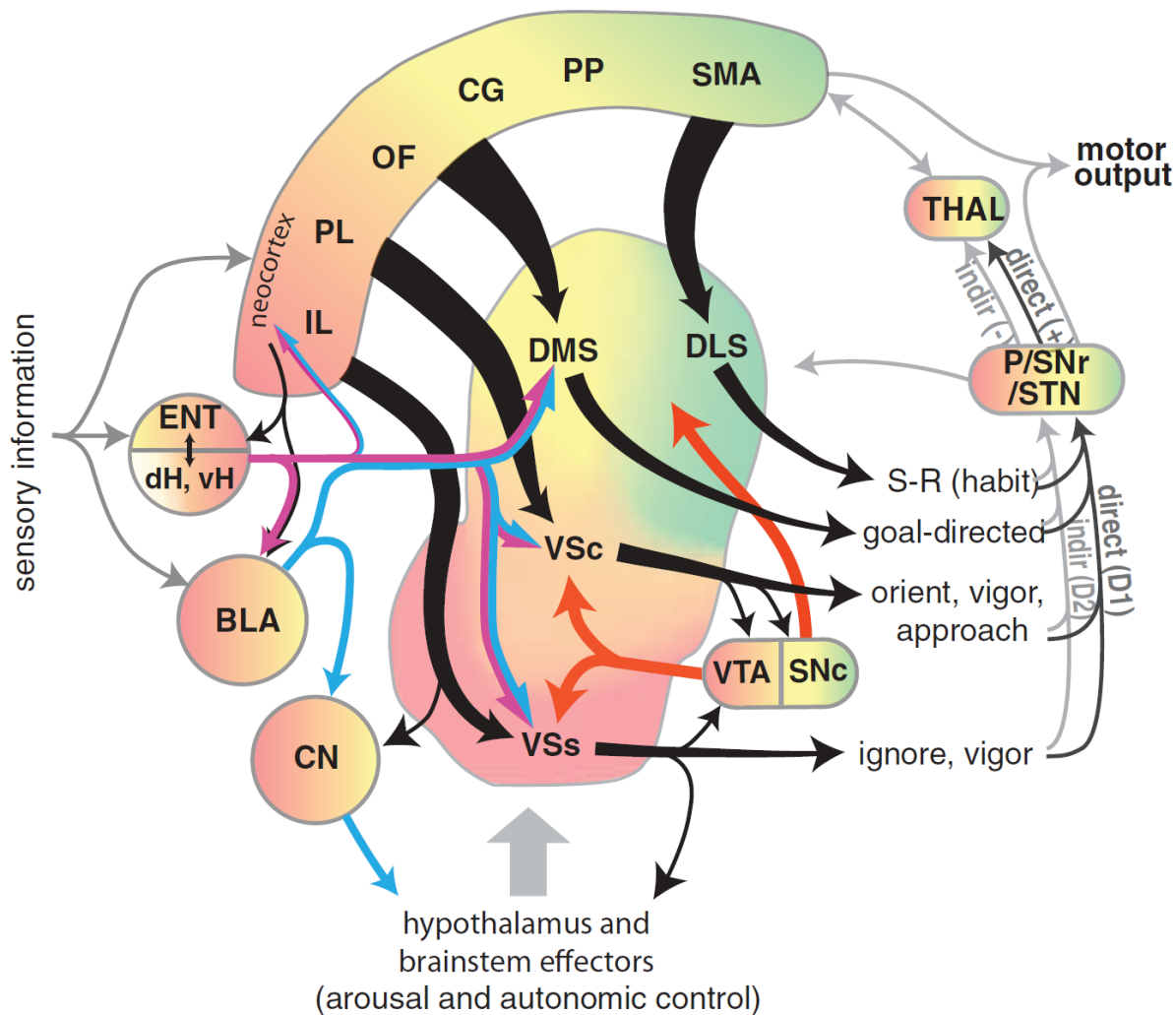


Ventralis striatum = archistriatum = nucleus accumbens





Amygdala



- SMA** – szenzorimotoros
- PP** – parietalis asszociációs
- CG** – cingulum/prefrontalis
- OF/PL/IL** – orbitofrontalis régió
- ENT/H** – hippocampus
- BLA/CN** – amygdala
- DMS/DLS** – dorsalis striatum
- VS** – ventralis striatum
- VTA/SNc** – agytörzs, dopamin és egyéb monoaminok
- THAL** – thalamus
- S** – stimulus
- C** – kontextus
- O** – kimenetel
- R** - válasz

associations	[S, C] - Oa	[S, C] - [R, O]	S-R
association description	Pavlovian	model-based	model-free
effector coordinate system	autonomic	allocentric	egocentric
effector domain	somatic	cognitive/skeletal	skeletal
relative association speed	rapid	fast	gradual
response domain	emotive/motivation	goals	habits
response type	orient, approach, vigor	action by inference	typical response

Részösszefoglalás 3.

1. A neocortex kapcsolata a limbikus rendszerrel: emlékezet (pl. hippocampus) és affektivitás (pl. amygdala)
2. Kapcsolat a basalis ganglionokkal: mintázatszelekció és megerősítés; kognitív, affektív és motoros funkciók szintézise
3. Integrált hálózat (basalis ganglion - limbikus kapcsolat; S-R-O-C különböző arányú felhasználása)

KÉRDÉS: A sejtek szintjén miként valósulnak meg ezek a funkciók?

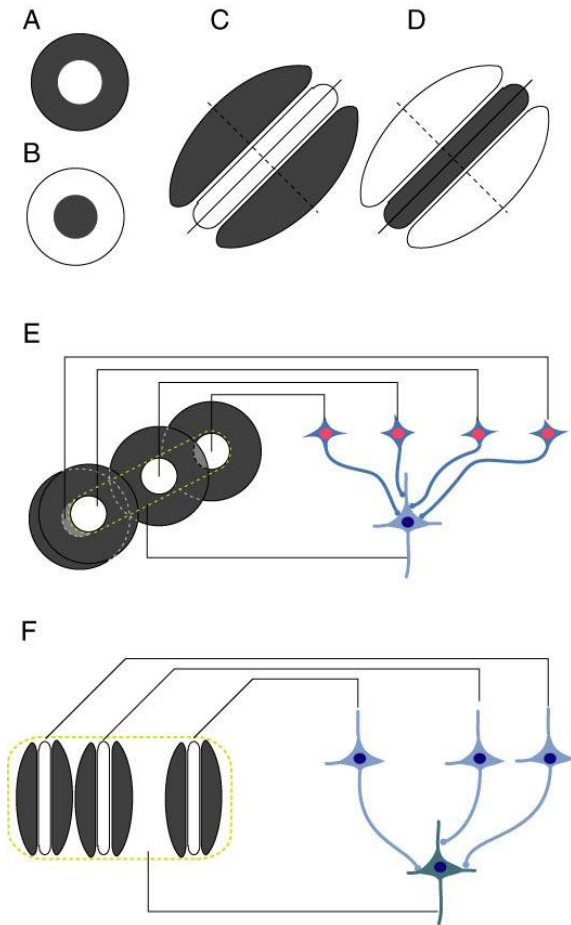
A KOGNITÍV FOLYAMATOK ALAPVETŐ NEURONÁLIS MECHANIZMUSAI

S (STIMULUS) – BELSŐ REPRESENTÁCIÓ – R (RESPONSE) – O (OUTCOME)

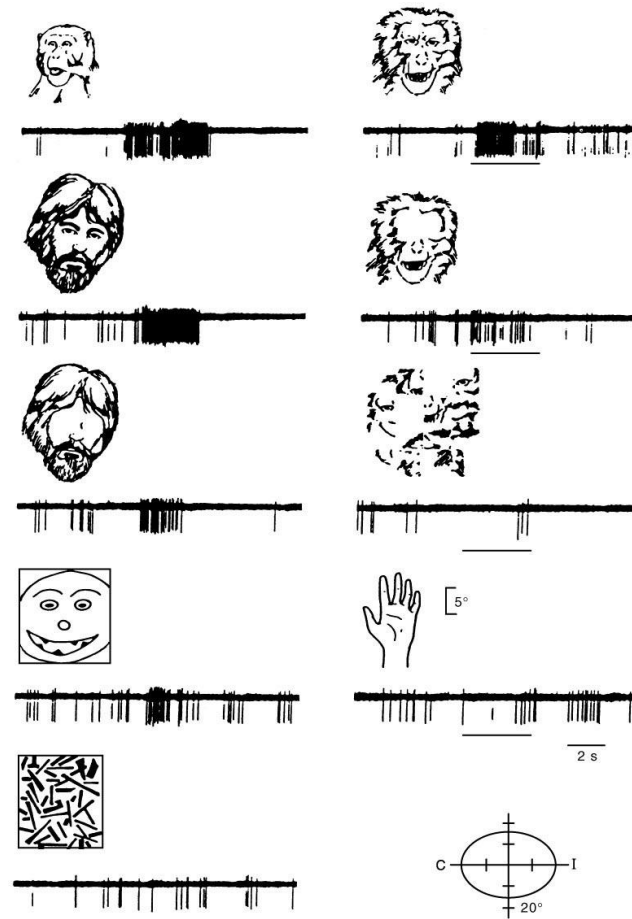
Ingerek érzékelése → belső leképezés (representáció) → asszociációk az ingerek között → alkalmazkodás az ingerekhez

1. **Stimulus-szelektivitás** (Hubel-Wiesel): érzékelés
2. **Asszociatív kapcsolatok** kialakulása (Hebb): alapvető tanulás
3. **Neuronális csoport szelekció**: adaptív viselkedés
4. **Jutalompredikációs hiba („reward prediction error”)**: jutalom, érték, kimenetel
5. **Fenntartott aktivitás**: aktív belső representáció, munkamemória
6. **Tükörneuronok**: társas utánzás, empátia, nyelv

1. Stimulus-szelektivitás



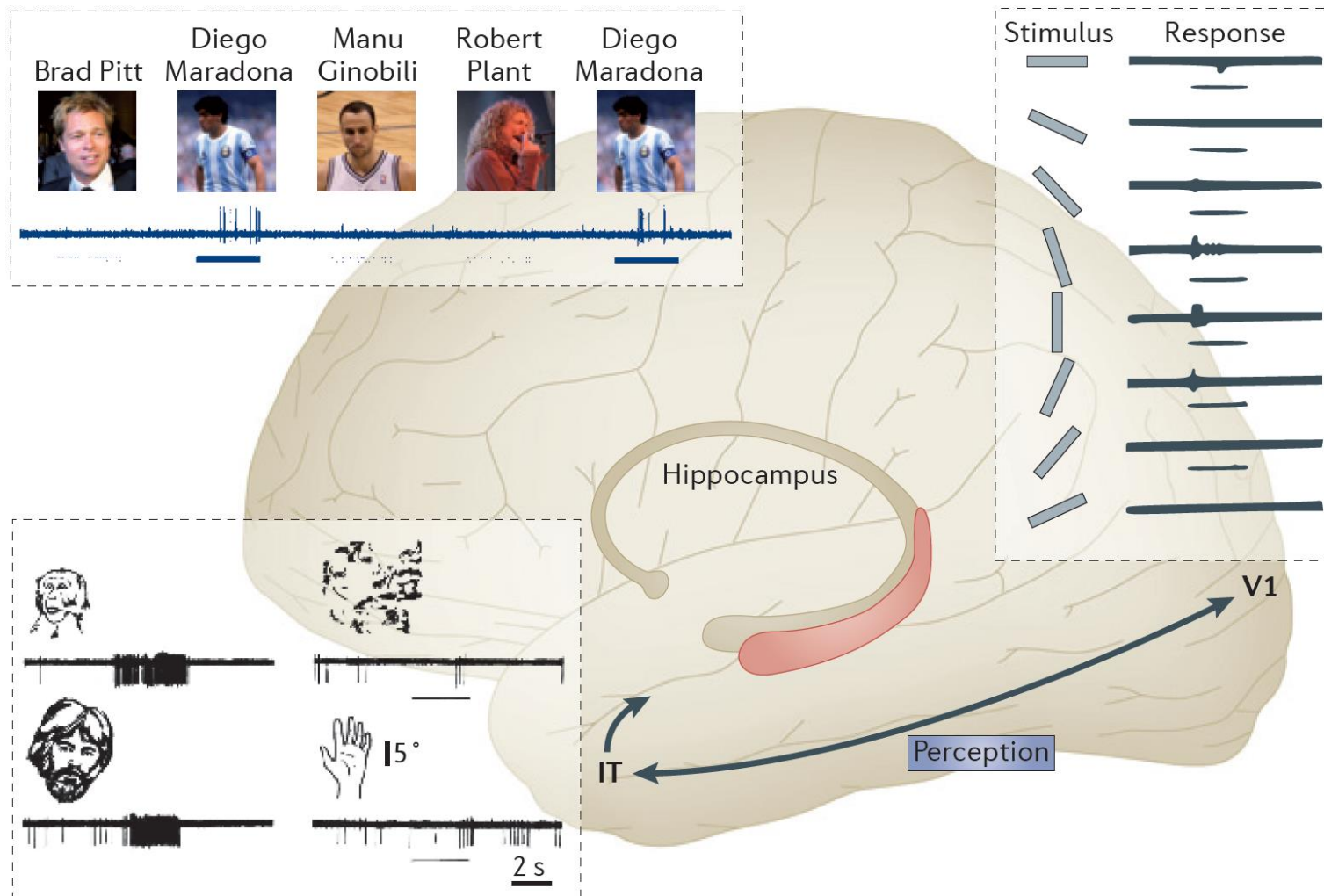
Copyright © 2002, Elsevier Science (USA). All rights reserved.



Copyright © 2002, Elsevier Science (USA). All rights reserved.

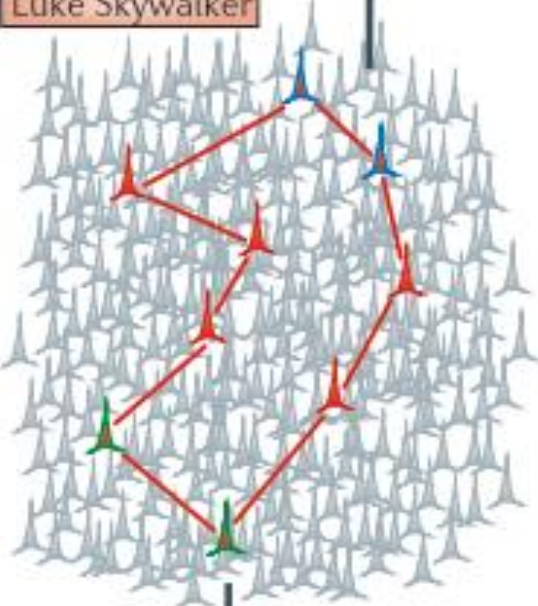
„Grandmother cells” vagy „concept cells”?

In vivo sejtregisztráció humán hippocampusból

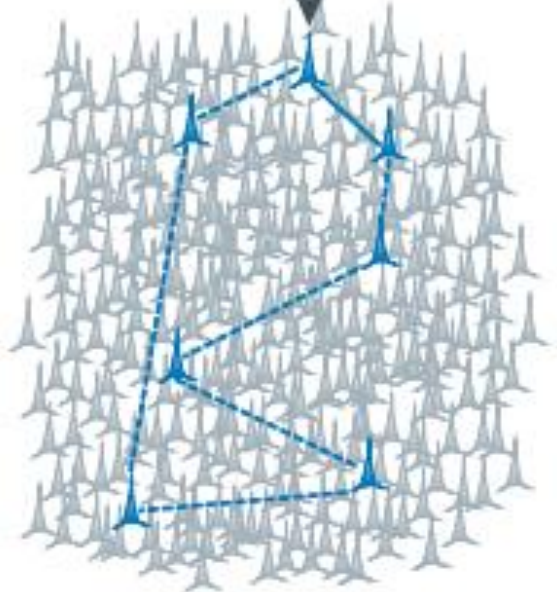




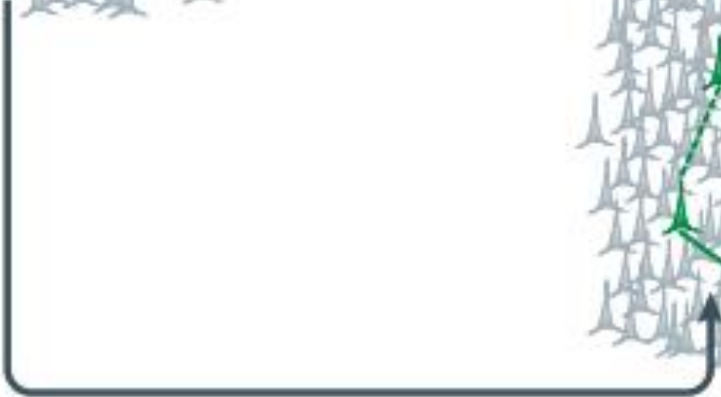
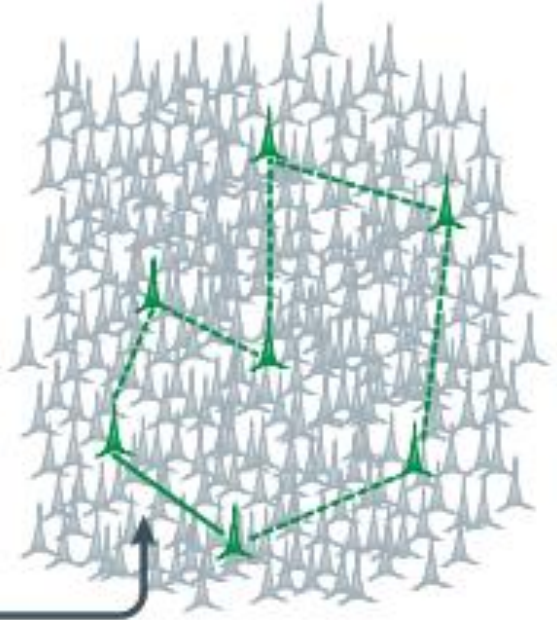
Luke Skywalker



Yoda

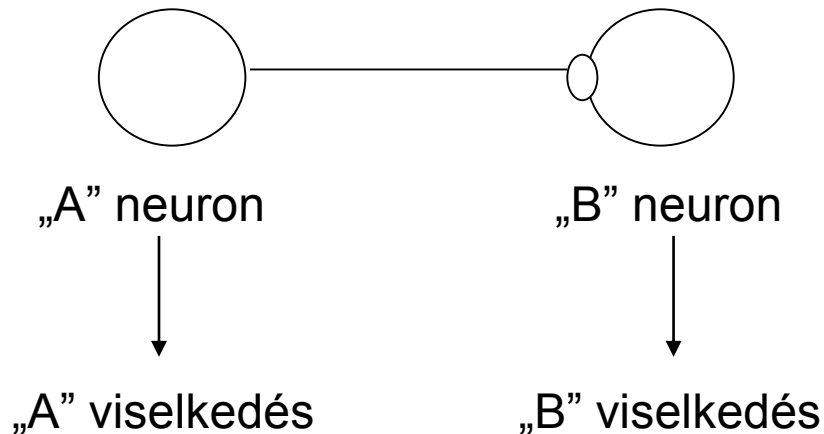


Darth Vader



2. Az asszociatív kapcsolatok neuronális alapjai

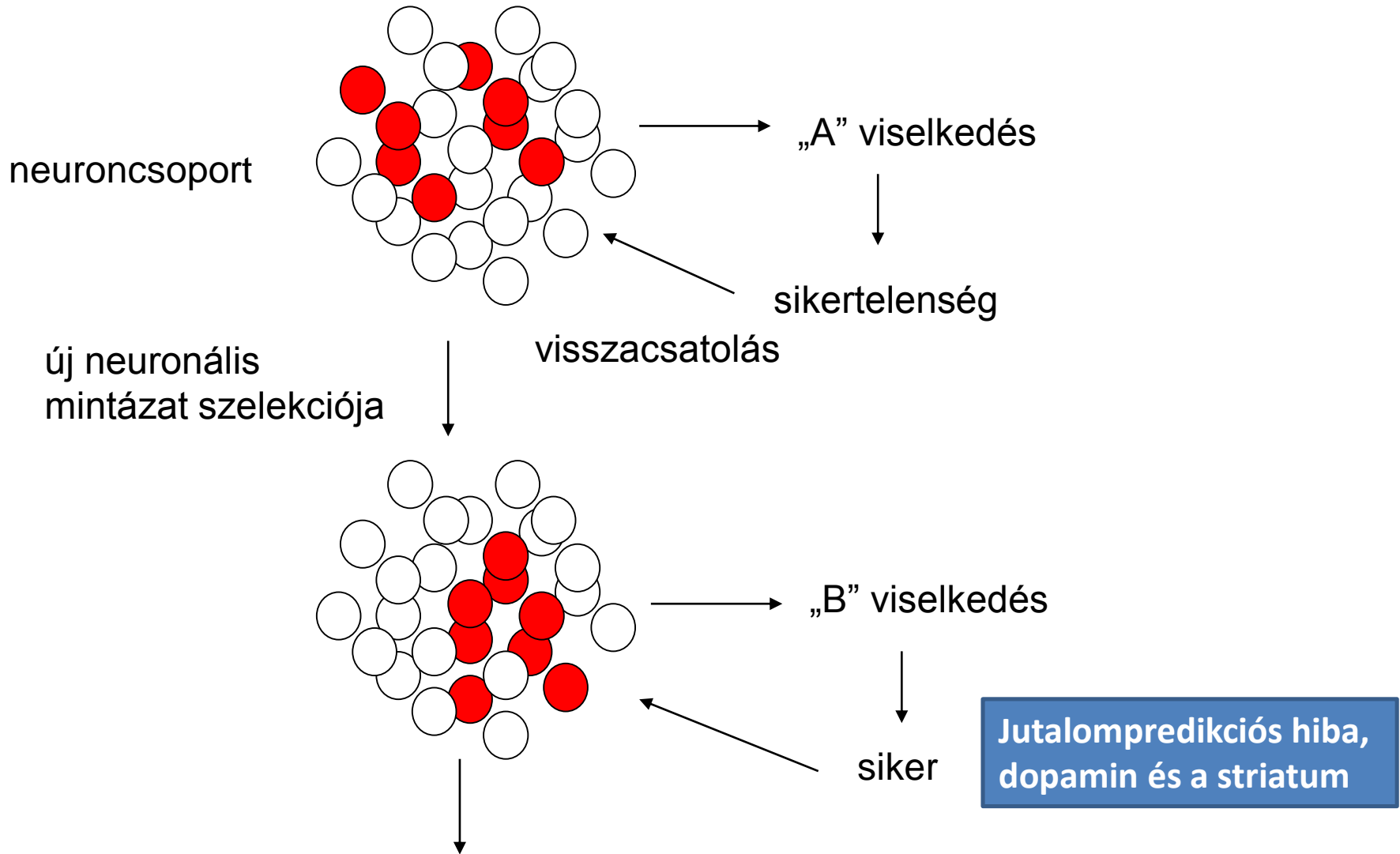
Hebb-szabály: „Neurons that fire together will wire together”



Ha „A” neuron többször ingerületbe hozza „B” neuront, akkor a közöttük lévő szinaptikus kapcsolat megerősödik. „A” és „B” viselkedés között asszociáció jön létre.

Long-term potentiation (LTP): a glutamát és speciális receptorának (NMDA= N-metil-D-aszpartát) szerepe a **hippocampusban**

3. Neuronális csoport szelekció: az operáns tanulás alapja

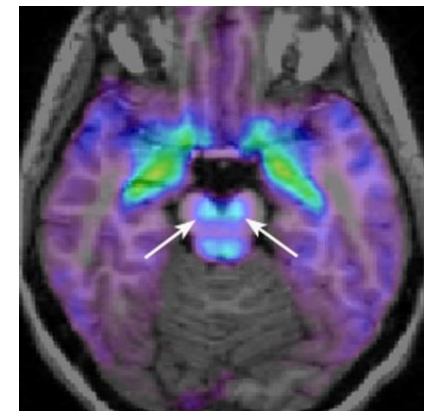
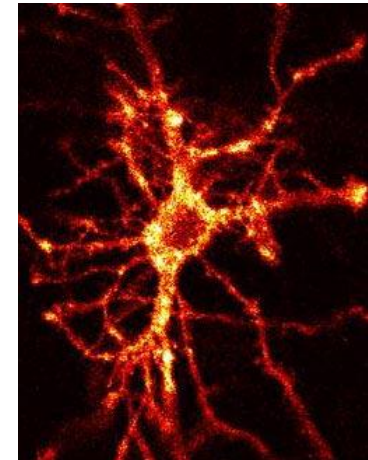
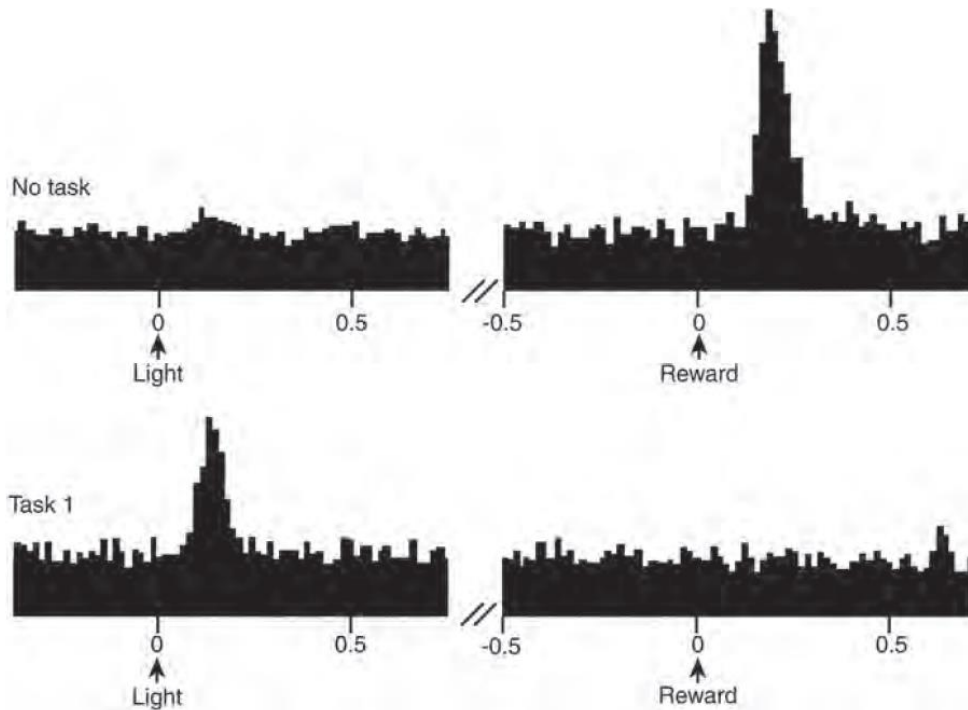


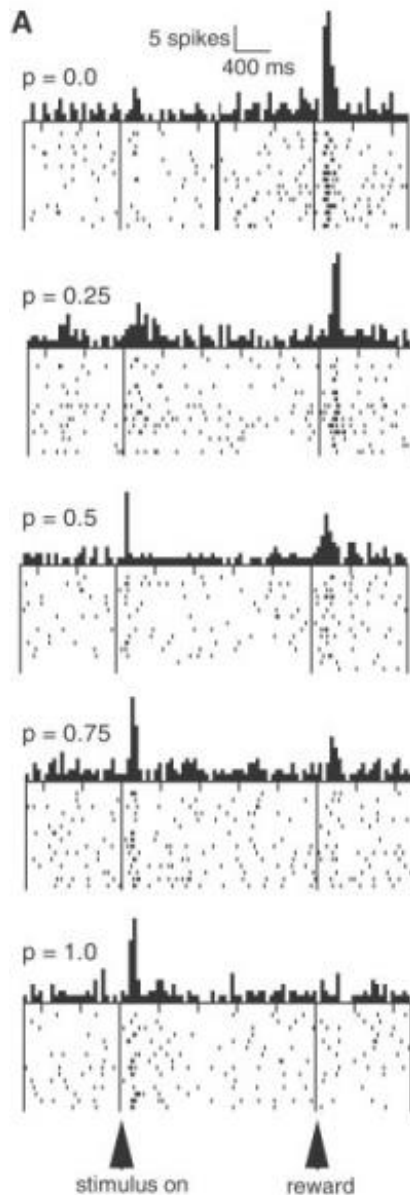
Az adaptív viselkedést elősegítő neuronális mintázat stabilizációja

4. Jutalompredikációs hiba

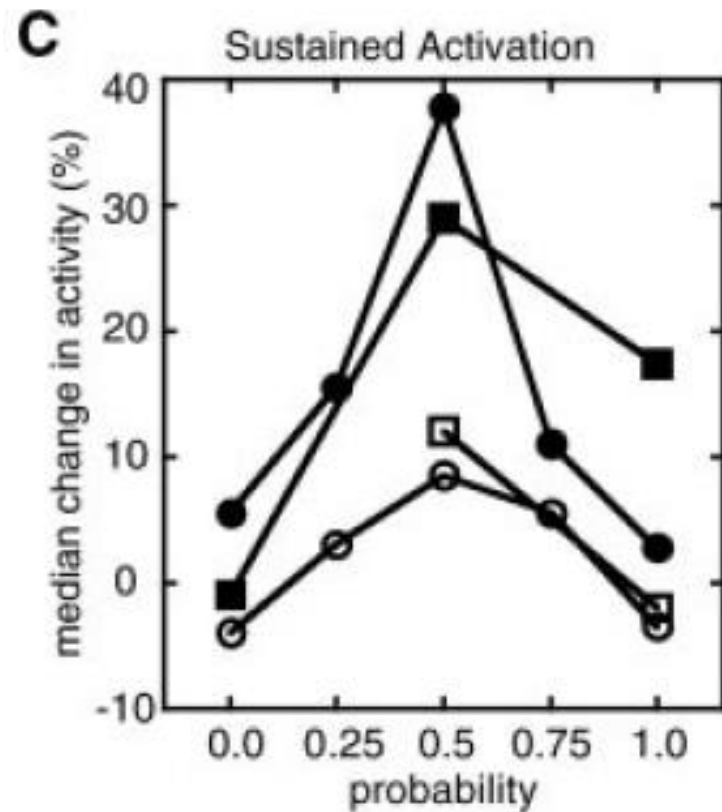
Striatum – agytörzsi dopaminerg pályák: nem várt jutalom esetén és a jutalmat előre jelző kulcsingerek esetén (pl. fény/hang) az agytörzsi dopaminerg sejtek fokozzák az aktivitásukat.

Ha a jutalom elmarad: aktivitáscsökkenés





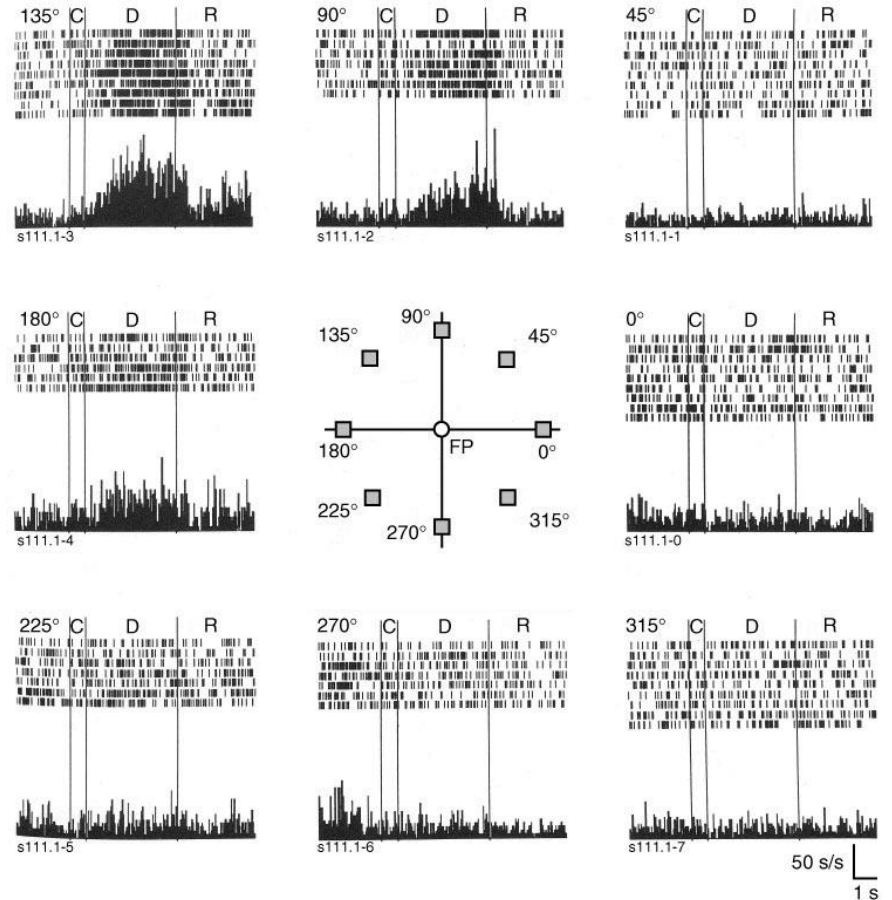
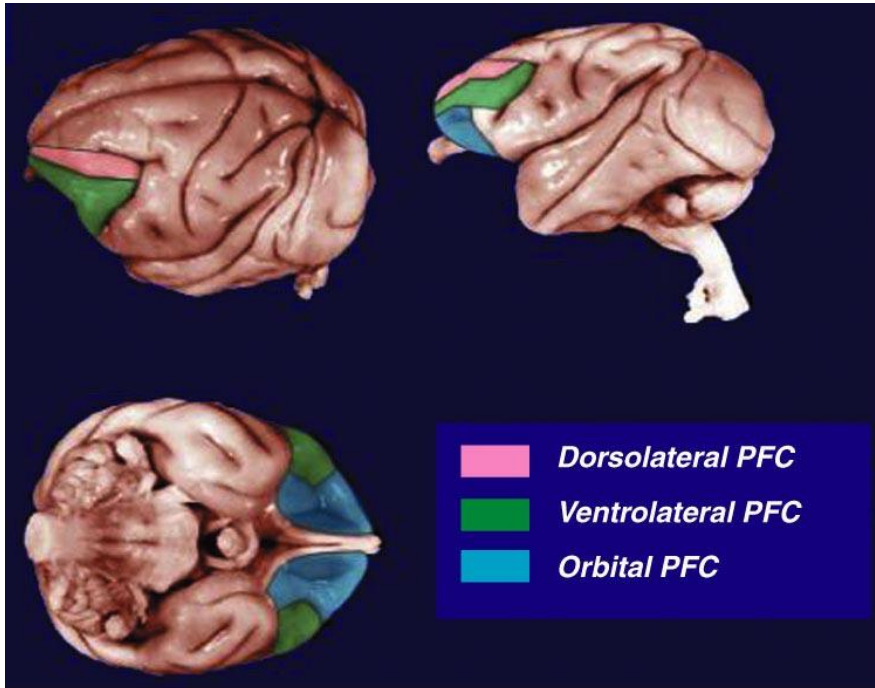
Az agytörzsi dopaminerg neuronokból mért predikciós hiba szignál fázikus aktivitása a jutalmak **valószínűségét** (A), a tónusos aktivitás pedig a **bizonytalanságot** kódolja (C)



5. Fenntartott neuronális aktivitás

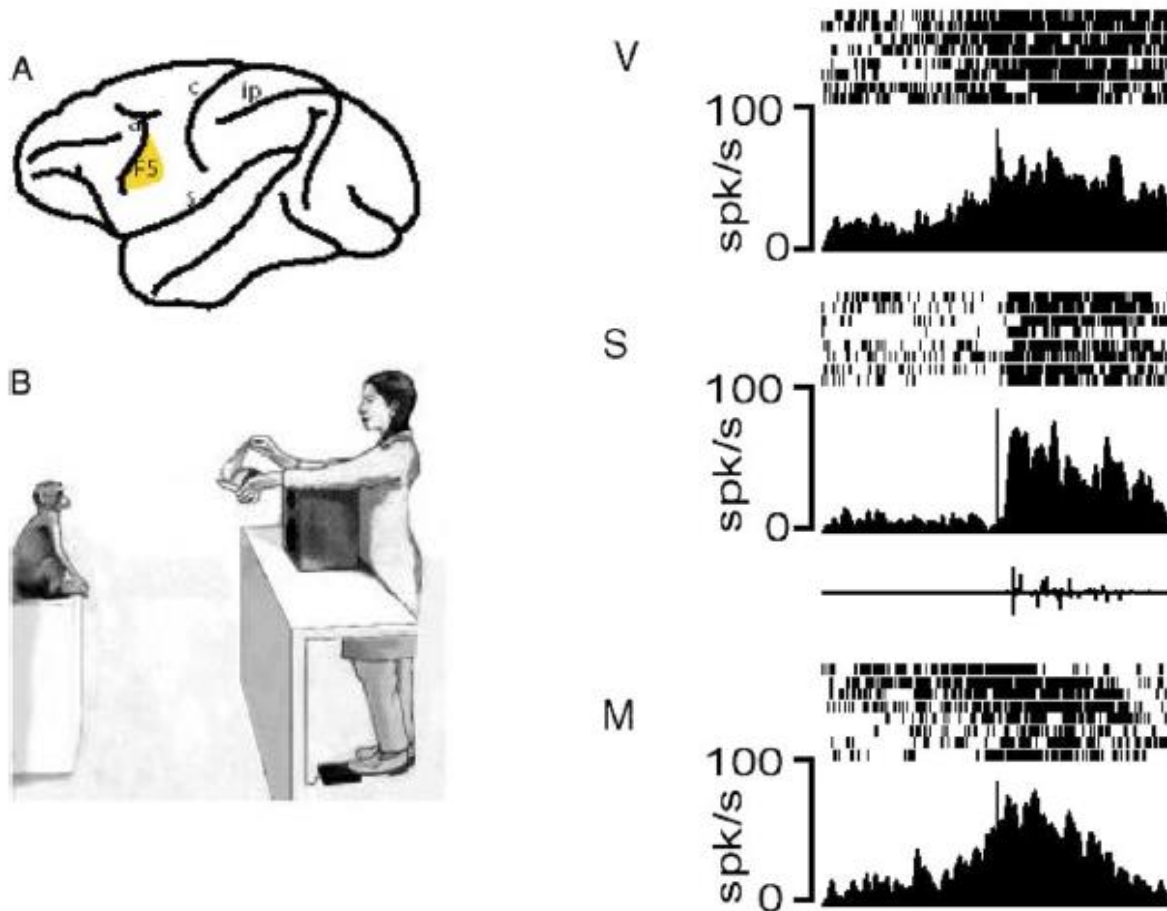
Aktivitás a rövid távú emlékezés – **munkamemória** - alatt

Homloklebeny oldalsó része - **végrehajtó (executív) működések**: fenntartás, frissítés, gátlás, figyelmi fókusz váltása, cselekvések monitorozása



6. Tükörneuronok

Kapcsolat **társas érzékelés** és a **cselekvés** között: mozgások kivitelezésekor és a mozgás megfigyelésekor is aktív sejtek



Részösszefoglalás 4.

- Egyes sejtípusok aktivitása: a magasabb szintű funkciók mechanisztikus, „hiper/mikromoduláris” magyarázata - belső reprezentációk, asszociativitás, korrektív feedback/szelekció, imitáció

KÉRDÉS: Miért van szükség makrohálózatokra, ha mindez a sejtek szintjén megoldható?

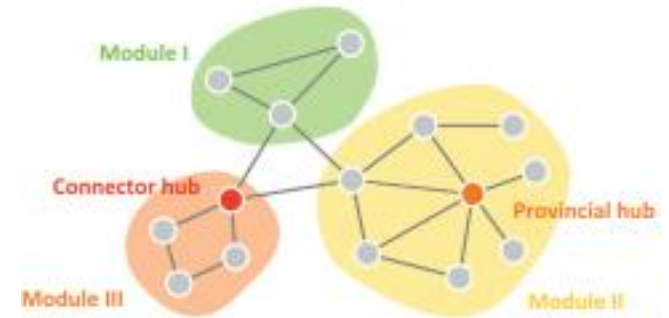
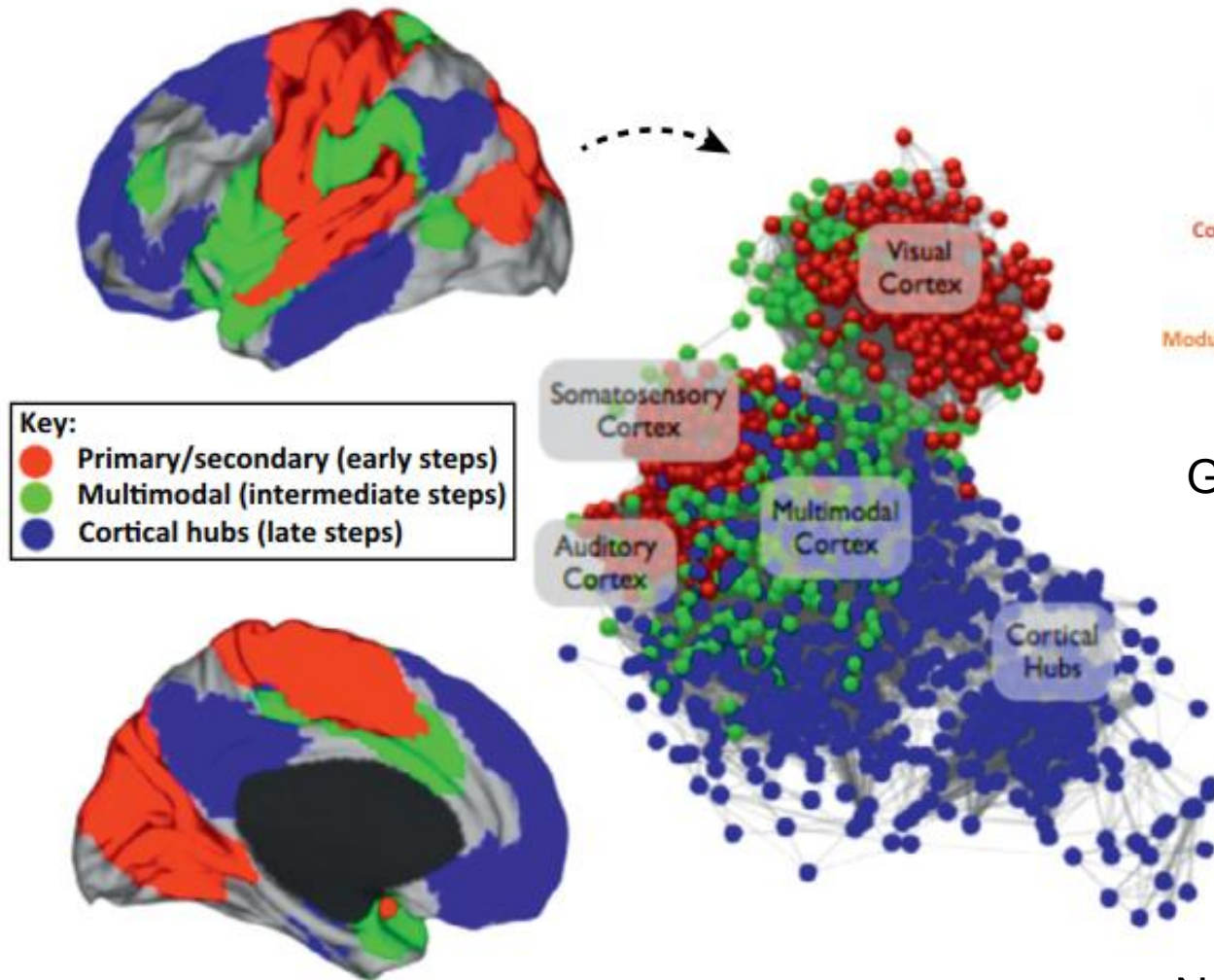
MODULOK, SPECIALIZÁLT SEJTSZINTŰ FOLYAMATOK VAGY ELOSZTOTT NEURONHÁLÓZATOK (LARGE-SCALE NEURONAL NETWORKS)?

1. Kiterjedt, lazán szervezett neuronhálózatok konvergenciapontokkal („hub”)

Az agy szerveződési elve:

„CONNECTOME”

Az agyi csomópontok kulcsszereppel bírnak a komplex megismerés háttérében álló információ-integrálásban

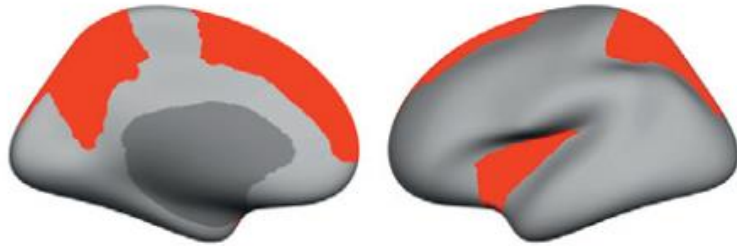


Gráfelmélet és agyi hálózatok

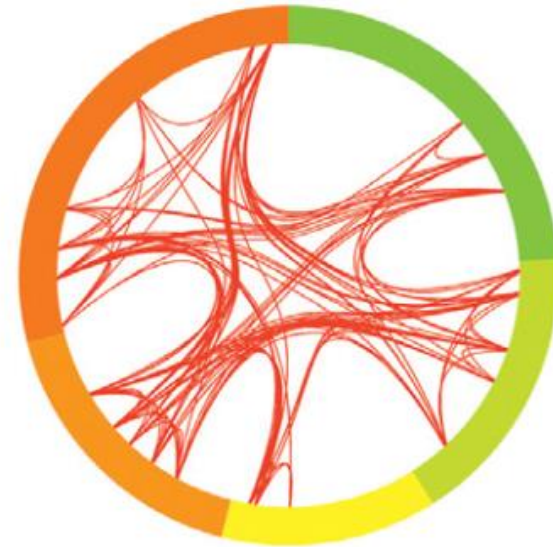
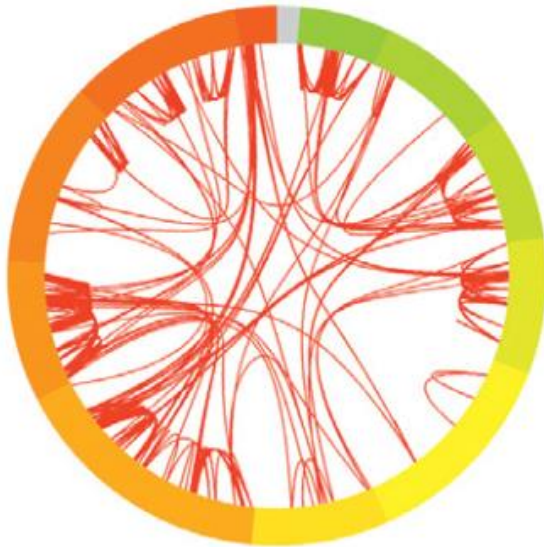
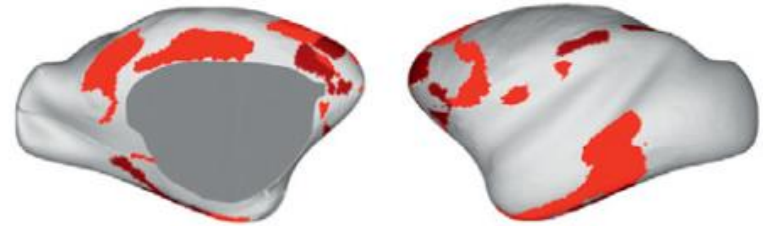
Nyugalmi funkcionális hálózat

Az agyi csomópontok (hub-ok) egyéb emlősökben is azonosíthatóak

Human

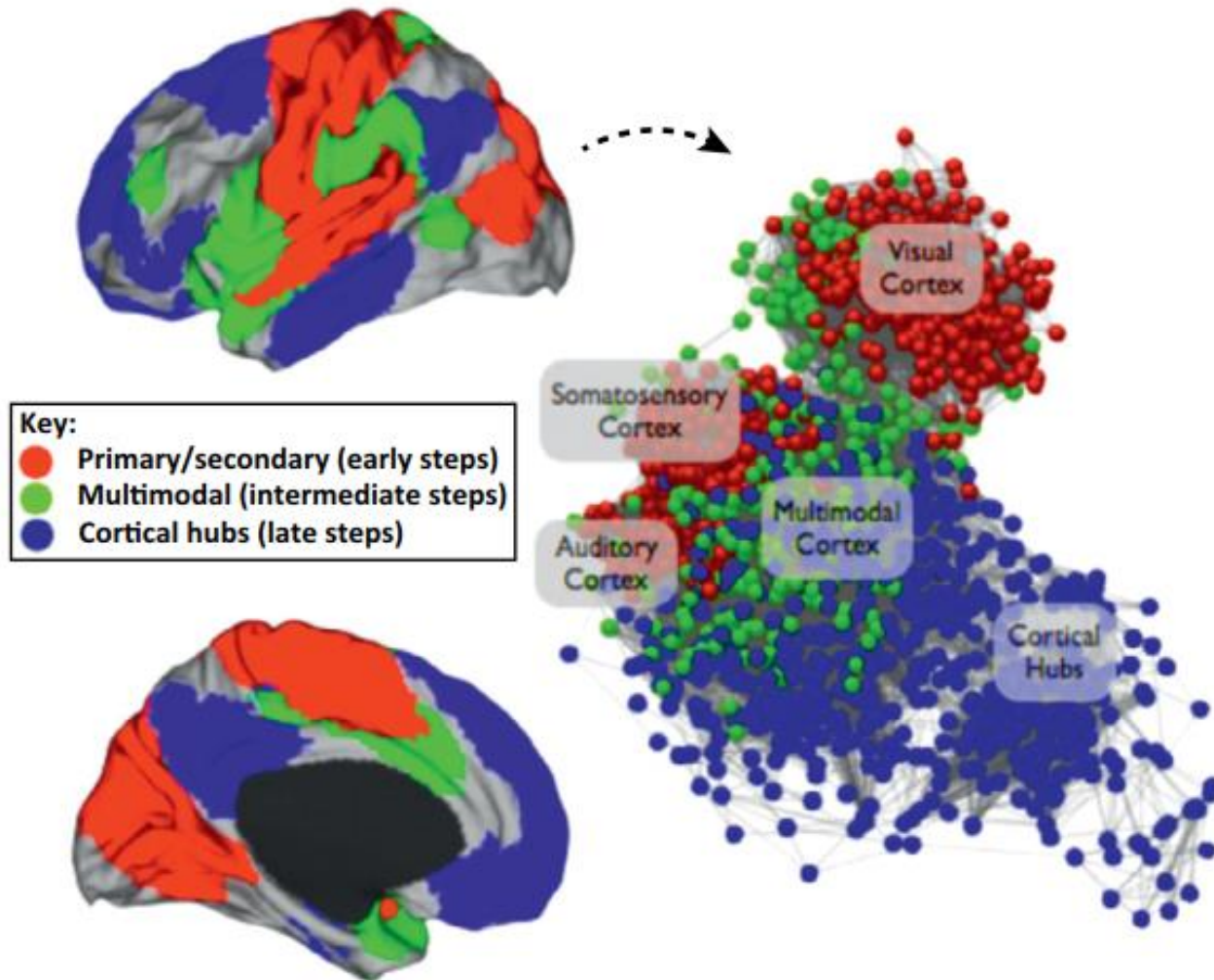


Macaque



Sőt, hub-ok a C. elegans-ban is!

Az agyi csomópontok kulcsszereppel bírnak a komplex megismerés háttérében álló információ-integrálásban



Egyéni különbségek:
IQ, kognitív teljesítmény,
személyiségvonások

Dinamika? Lokális hálók?
„Nyelők” és „források”.

A globális munkatér?

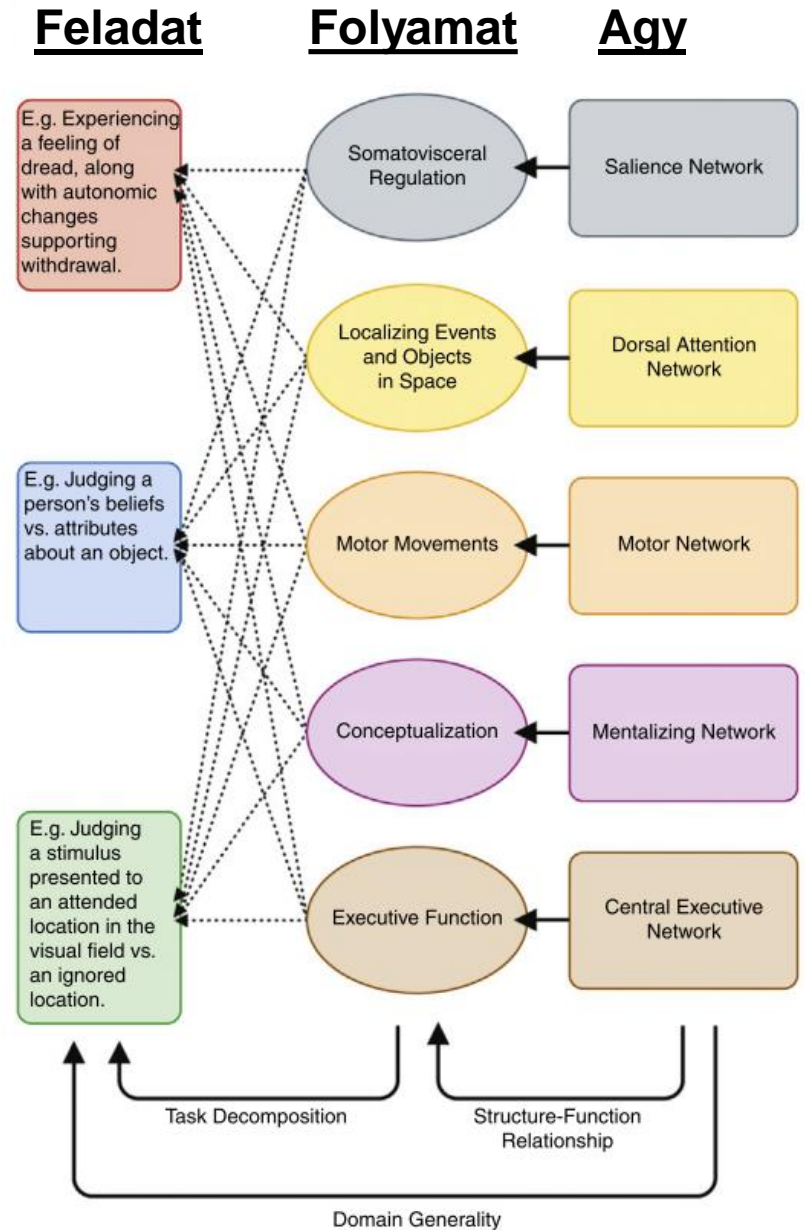
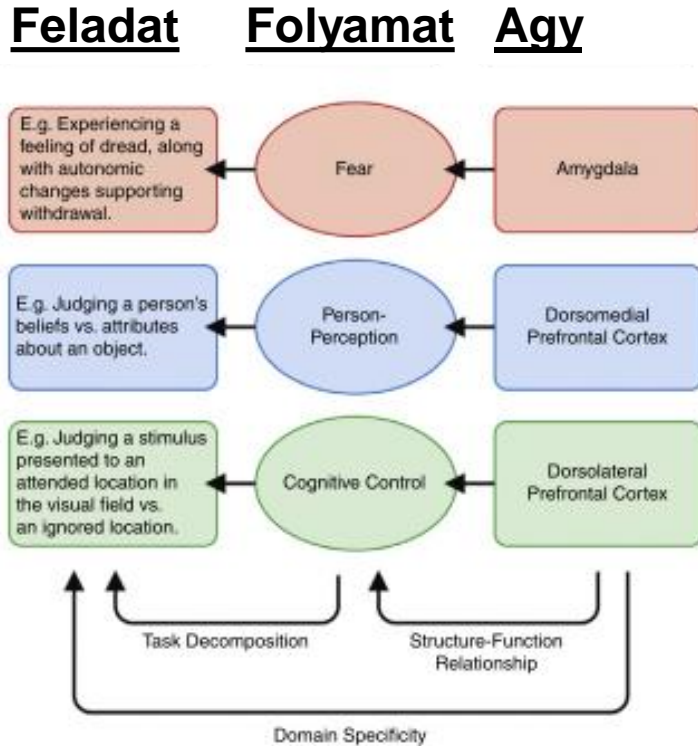
MODULOK, SPECIALIZÁLT SEJTSZINTŰ FOLYAMATOK VAGY ELOSZTOTT NEURONHÁLÓZATOK (LARGE-SCALE NEURONAL NETWORKS)?

1. Kiterjedt, lazán szervezett neuronhálózatok konvergenciapontokkal („hub”)
2. Egy hálózat – több funkció

Az agy szerveződési elve:

„CONNECTOME”

Gyakori csomópontok: lateralis praefrontalis cortex (**LPFC**), orbitofrontalis cortex (**OFC**), anterior/posterior cingulum (**ACC/PCC**), medialis praefrontalis cortex (**MPFC**), temporoparietalis junkció (**TPJ**), intraparietalis sulcus (**IPS**), striatum, amygdala



Érzelem

Társas megismerés

Megismerés

MODULOK, SPECIALIZÁLT SEJTSZINTŰ FOLYAMATOK VAGY ELOSZTOTT NEURONHÁLÓZATOK (LARGE-SCALE NEURONAL NETWORKS)?

1. Kiterjedt, lazán szervezett neuronhálózatok konvergenciapontokkal („hub”)
2. Egy hálózat – több funkció
3. Funkcionális és effektív konnektivitás: korrelációs és antikorrelációs hálózatok
4. Bizonyos frekvenciatartományban oszcilláció a hálózatokban

Az agy szerveződési elve:

„CONNECTOME”

Gyakori csomópontok: lateralis praefrontalis cortex (**LPFC**), orbitofrontalis cortex (**OFC**), anterior/posterior cingulum (**ACC/PCC**), medialis praefrontalis cortex (**MPFC**), temporoparietalis junkció (**TPJ**), intraparietalis sulcus (**IPS**), striatum, amygdala

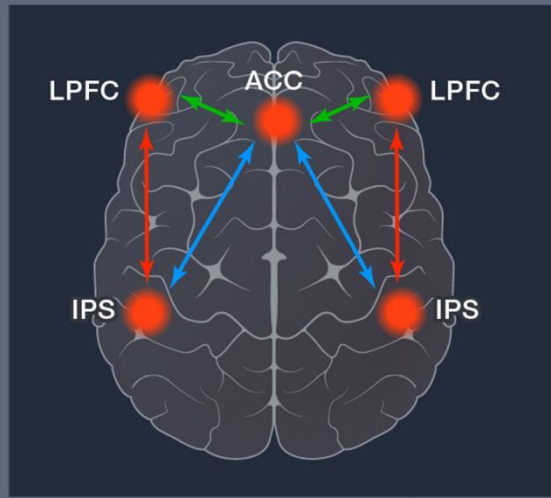
Frontoparietal

Cognitive domain

Working memory
Goal-directed attention
Performance monitoring

Symptom domain

Inattention/distractibility
Working memory deficits
Executive dysfunction



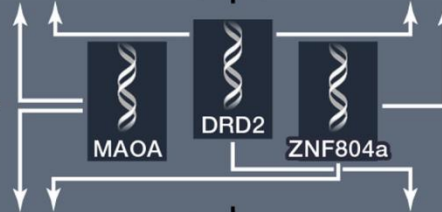
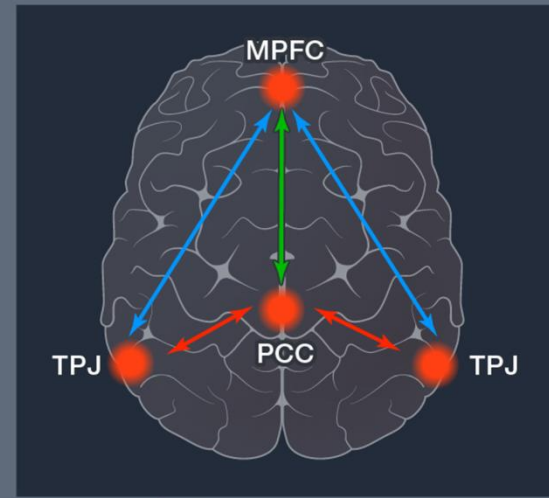
Default Mode Network

Cognitive domain

Mentalizing (theory of mind)
Perspective-taking
Self-representation

Symptom domain

Insensitivity to social cues
Attachment deficits
Impaired empathy

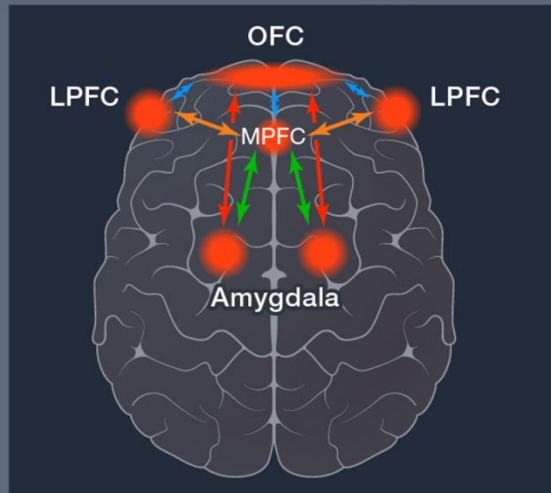


Cognitive domain

Threat detection
Affective responsiveness
Emotion regulation
Fear extinction

Symptom domain

Fear/anxiety
Rumination
Hypervigilance
Affective instability

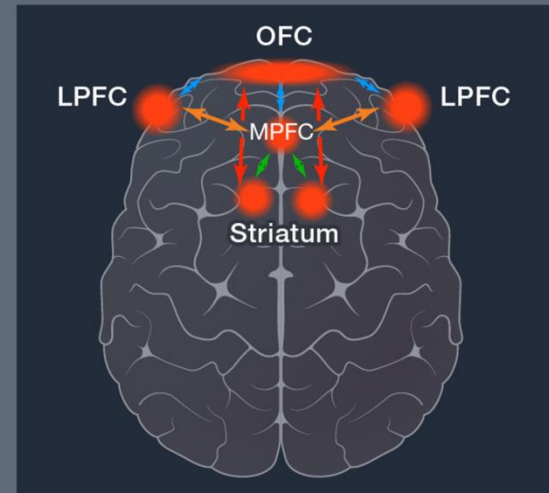


Cognitive domain

Behavioral flexibility
Reinforcement learning
Value-based decision-making
Approach motivation
Salience attribution

Symptom domain

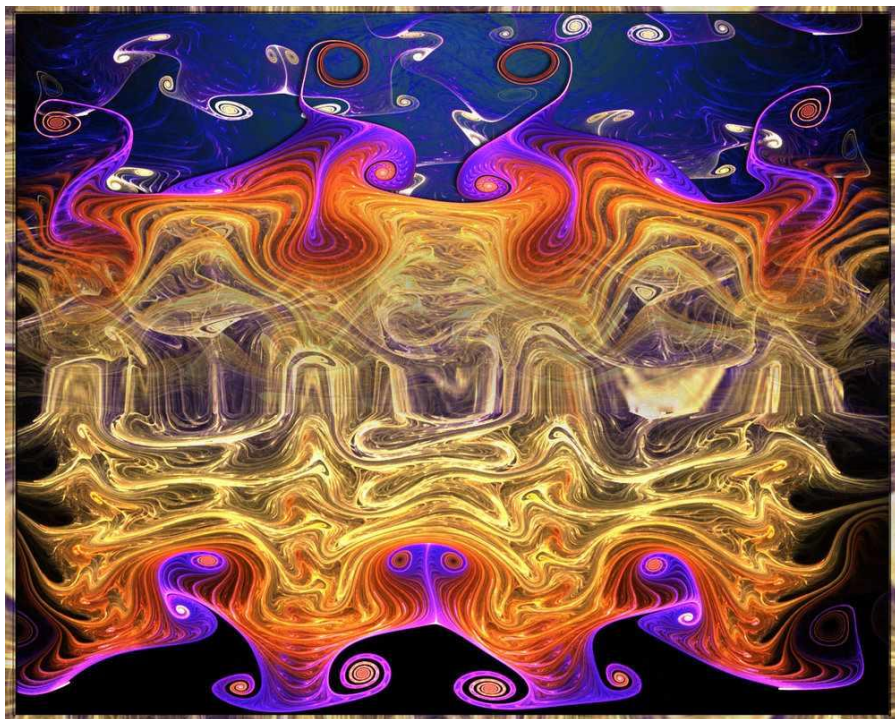
Impulsivity/compulsivity
Hedonic/motivation symptoms
Risk-taking
Psychosis



Corticolimbic

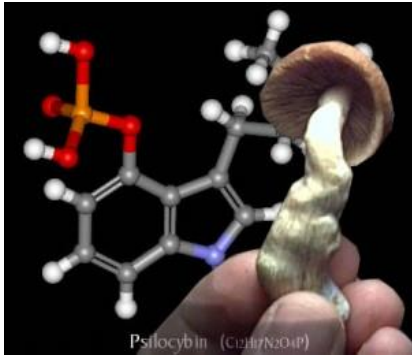
Frontostriatal

A „CONNECTOME” SZEREPE: SZELF, SZUBJEKTIVITÁS, TUDAT

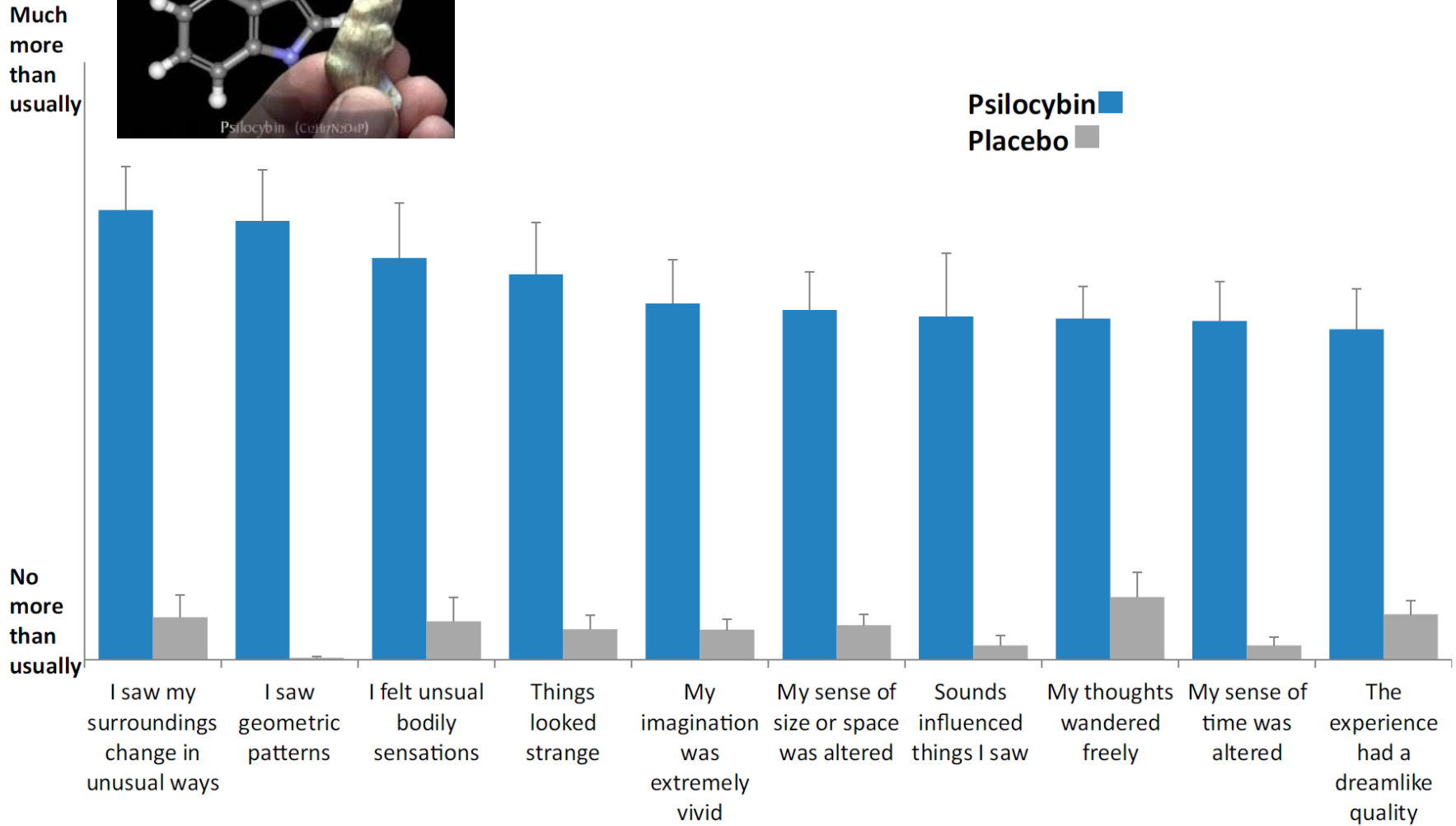


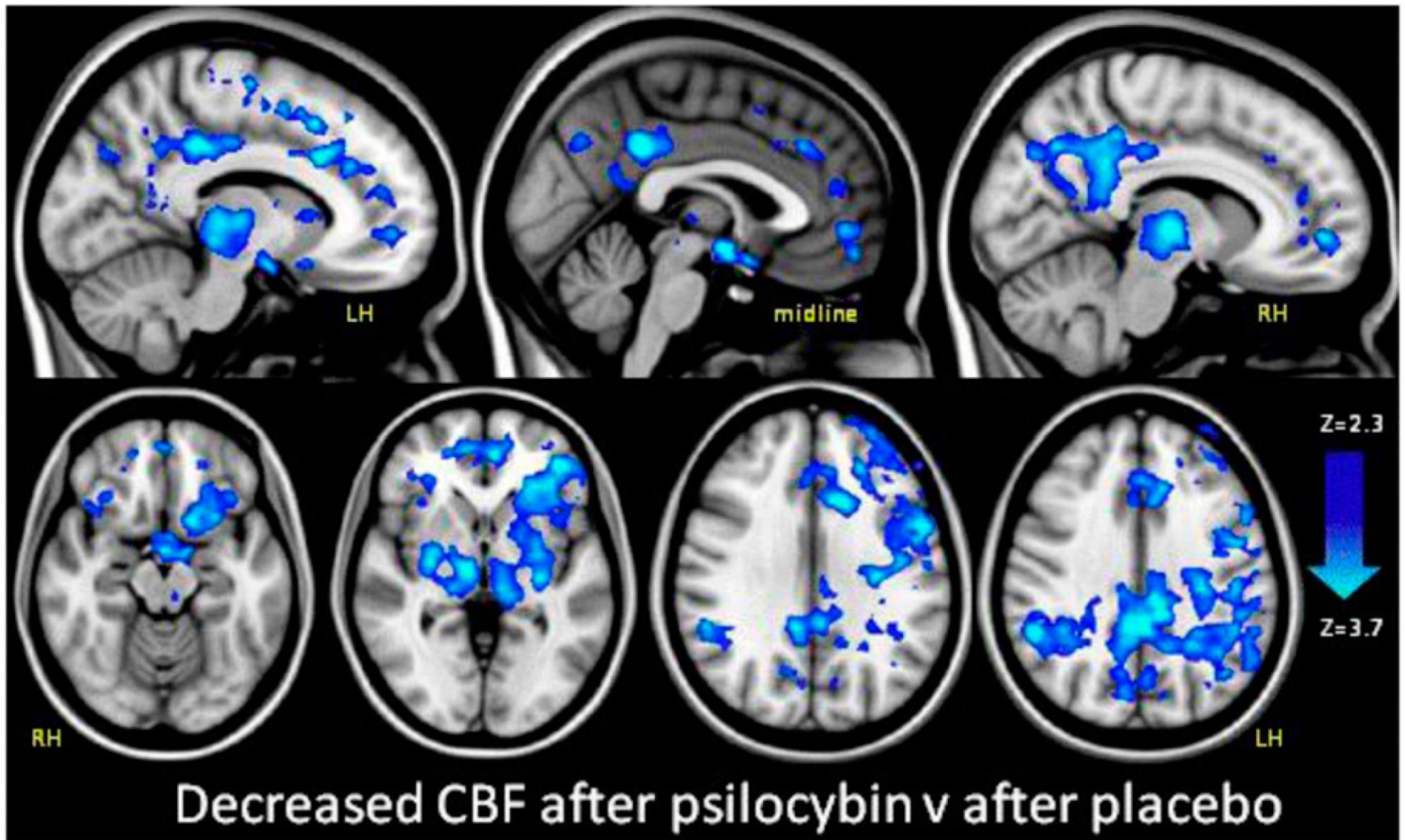
<http://l33tm0b113.deviantart.com/art/Psilocybin-Fever-92014279>

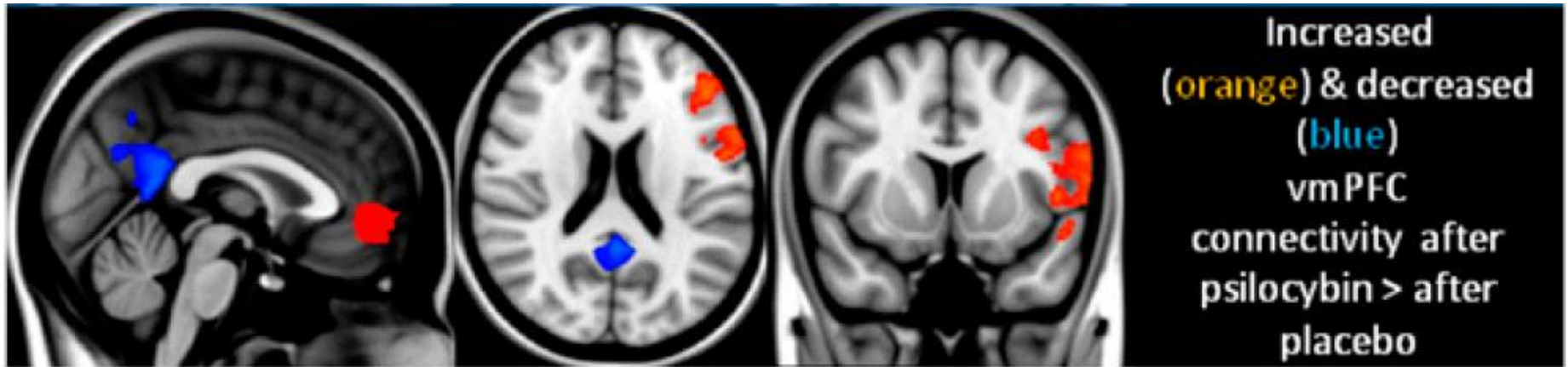




Top 10 rated items

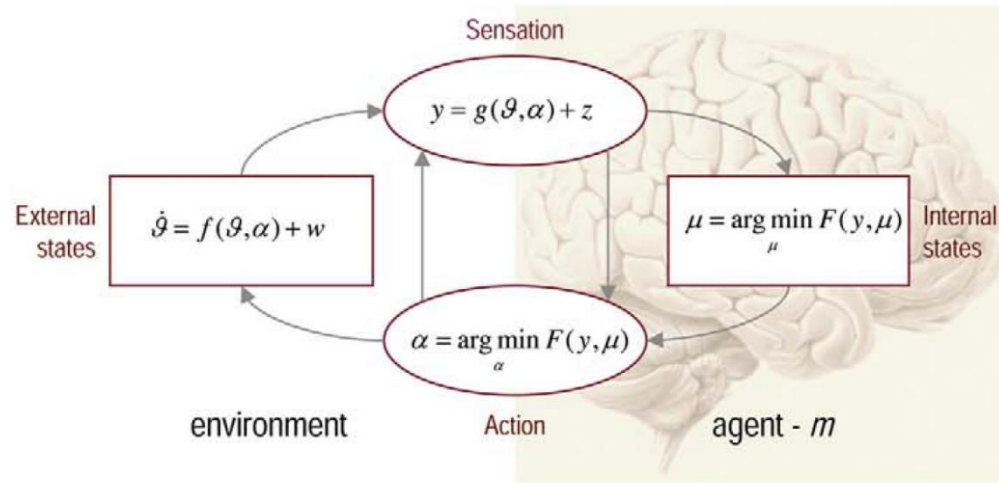






Az agyműködés Friston-féle szabadenergia elmélete

1. Önszabályozó rendszerek (pl. agy): belső variabilitás; cél: szabad energia ↓
2. **Bayes-féle modell:** egy belső probabilitási modell frissítése az új szenzoros adatok (tapasztalatok) alapján – szabad energia csökkenése
3. **Entrópia és „meglepetés”** – „predikciós hiba” ; alacsony entrópia – kiszámítható kimenetel



$$F = \text{Energy} - \text{Entropy} = -\langle \ln p(y, \vartheta | m) \rangle_q + \langle \ln q(\vartheta) \rangle_q$$

Action to minimise a bound on surprise

$$F = \text{Complexity} - \text{Accuracy}$$

$$= D(q \| p(\vartheta)) - \langle \ln p(y(\alpha) | \vartheta, m) \rangle_q$$

$$\alpha = \arg \max_{\alpha} \text{Accuracy}$$

Perception to optimise the bound

$$F = \text{Divergence} + \text{Surprise}$$

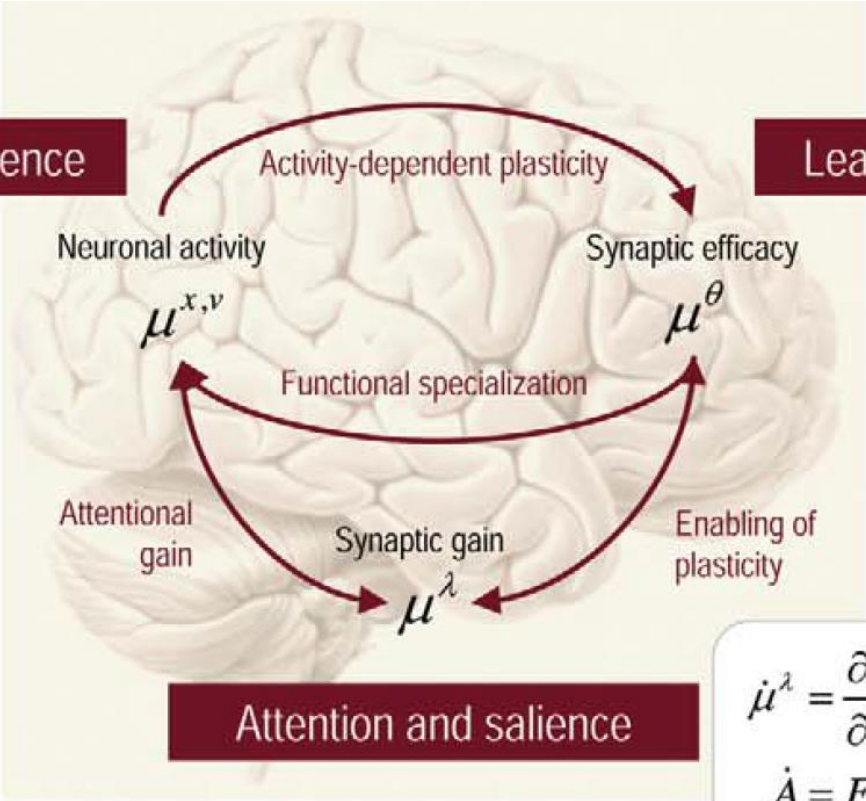
$$= D(q(\vartheta; \mu) \| p(\vartheta | y)) - \ln p(y | m)$$

$$\mu = \arg \min_{\mu} \text{Divergence}$$

Perception and inference

$$\dot{\mu}^x = \frac{\partial F}{\partial x}$$

$$\dot{\mu}^y = \frac{\partial F}{\partial y}$$



Learning and memory

$$\dot{\mu}^\theta = \frac{\partial A}{\partial \theta}$$

$$\dot{A} = F$$

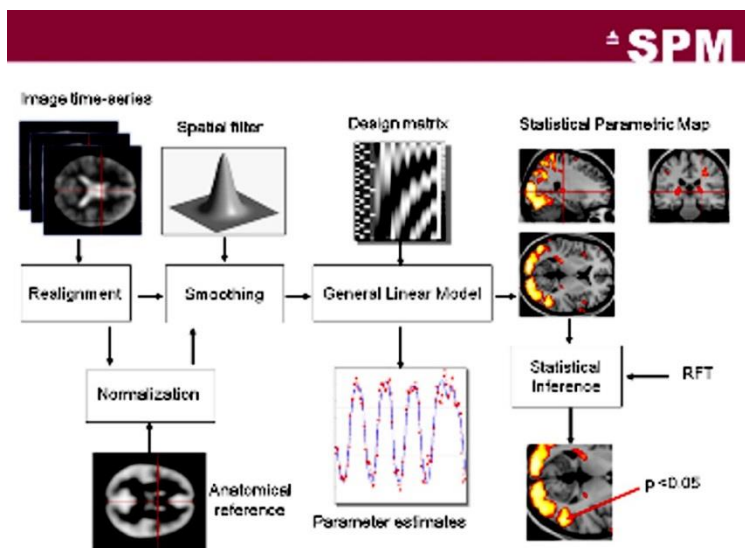
Attention and salience

$$\dot{\mu}^\lambda = \frac{\partial A}{\partial \lambda}$$

$$\dot{A} = F$$

μ – „*recognition density*”: az adatok okának valószínűségi eloszlása – belső *valószínűségi* modell a világról – entrópia (sztochasztikus aktivitás) kell hozzá

Friston, Statistical Parametric Mapping (SPM) az agyi térképezéshez és Freud



<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>

[A computer program just ranked the most influential brain scientists of the modern era](#)

1. Karl Friston



[Karl Friston: resisting the philosophypause](#)

<http://neurocritic.blogspot.hu/2010/03/friston-is-freudian.html>

Table 1 List of quotations pertaining to the characteristics of the secondary process (and the ego) and primary process thinking (and the id)

The ego and the secondary process	Relevant quotations from Freud
1. Default energy store or reservoir, which possesses the property of being spontaneously or tonically active.	Q5, Q15, Q109, Q154, Q162, Q209, Q273, Q298, Q300, Q301, Q314, Q320, Q321, Q416, Q438, Q454
2. Receives and 'contains' or 'represses' endogenous excitation.	Q1, Q15, Q46, Q80, Q132, Q152, Q154, Q183, Q205, Q209, Q212, Q219, Q283, Q283, Q287, Q328, Q358, Q363, Q391, Q392, Q427, Q427, Q429, Q437, Q448, Q475
3. Minimizes free-energy.	Q2, Q8, Q18, Q70, Q199, Q200, Q283, Q285, Q307, Q314, Q321, Q366, Q373, Q410, Q461, Q483
4. Integrates or binds the primary process and its representational system (the id) into a broader, more cohesive, composite organization (the ego).	Q15, Q29, Q45, Q46, Q154, Q209, Q218, Q231, Q233, Q234, Q237, Q300, Q302, Q308, Q314, Q315, Q334, Q339, Q351, Q358, Q360, Q383, Q384, Q385, Q391, Q397, Q402, Q413, Q429, Q447, Q461, Q483
5. Specific ontogenetic development.	Q47, Q113, Q174, Q273, Q300, Q301, Q358, Q414, Q440, Q459, Q486
6. Supports reality-testing and perceptual processing.	Q15, Q19, Q23, Q39, Q51, Q153, Q234, Q258, Q259, Q310, Q350, Q356, Q363, Q373, Q375, Q380, Q392, Q427, Q428, Q429, Q448, Q482, Q485
7. Supports conscious awareness, cognition and directed attention.	Q10, Q21, Q27, Q39, Q40, Q153, Q154, Q204, Q234, Q238, Q249, Q254, Q334, Q372, Q380, Q427
8. Possesses internally and externally-focused components, which are inversely related (anti-correlated).	Q6, Q39, Q162, Q173, Q204, Q243, Q273, Q289, Q300, Q301, Q320, Q329, Q363, Q438, Q448, Q454, Q484
9. Excessive-engagement of internally-focused component and impoverished engagement of externally-focused network during pathological withdrawal; e.g. in depression and schizophrenia.	Q144, Q147, Q158, Q161, Q168, Q169, Q170, Q172, Q244, Q252, Q253, Q263, Q265, Q266, Q267, Q277, Q288, Q292, Q293, Q297, Q301, Q329, Q330, Q368,
10. Failure of systems to minimize free-energy (suppress endogenous excitation) results in disturbed affect, cognition and perception; as seen in non-ordinary states such as dreaming and psychosis.	Q23, Q35, Q58, Q115, Q134, Q135, Q147, Q231, Q261, Q262, Q333, Q365, Q383, Q455, Q462, Q466, Q469, Q475, Q476, Q482, Q485
The id and primary process thinking	Relevant quotations from Freud
11. Characteristics of the system unconscious/the id and primary process thinking: i.e. a primitive, 'magical' or animistic style of thinking, characterized neurophysiologically by 'free' movement of energy. One can think of primary process thinking in evolutionary terms as a 'protoconsciousness'.	Q58, Q63, Q90, Q92, Q97, Q115, Q135, Q151, Q160, Q171, Q198, Q201, Q203, Q209, Q211, Q216, Q217, Q218, Q228, Q229, Q230, Q231, Q233, Q237, Q241, Q242, Q247, Q249, Q254, Q257, Q261, Q270, Q279, Q280, Q282, Q299, Q305, Q311, Q315, Q335, Q359, Q388, Q389, Q396, Q397, Q423, Q424, Q425, Q426, Q437, Q440, Q442, Q443, Q446, Q453, Q461, Q465, Q467, Q468, Q470, Q471, Q472, Q474, Q477, Q479, Q480, Q482, Q490, Q491

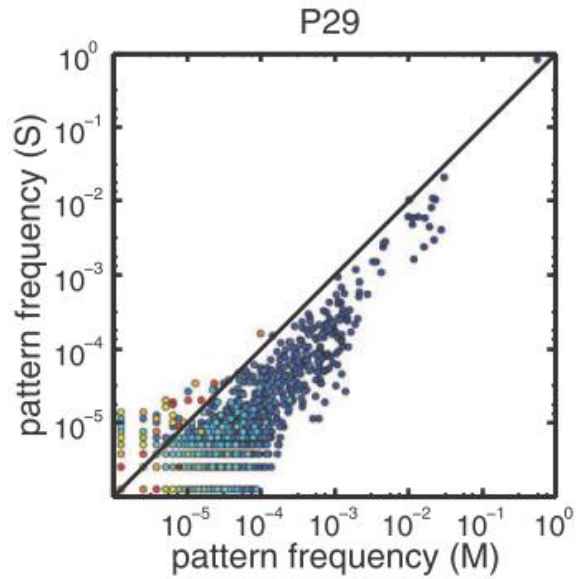
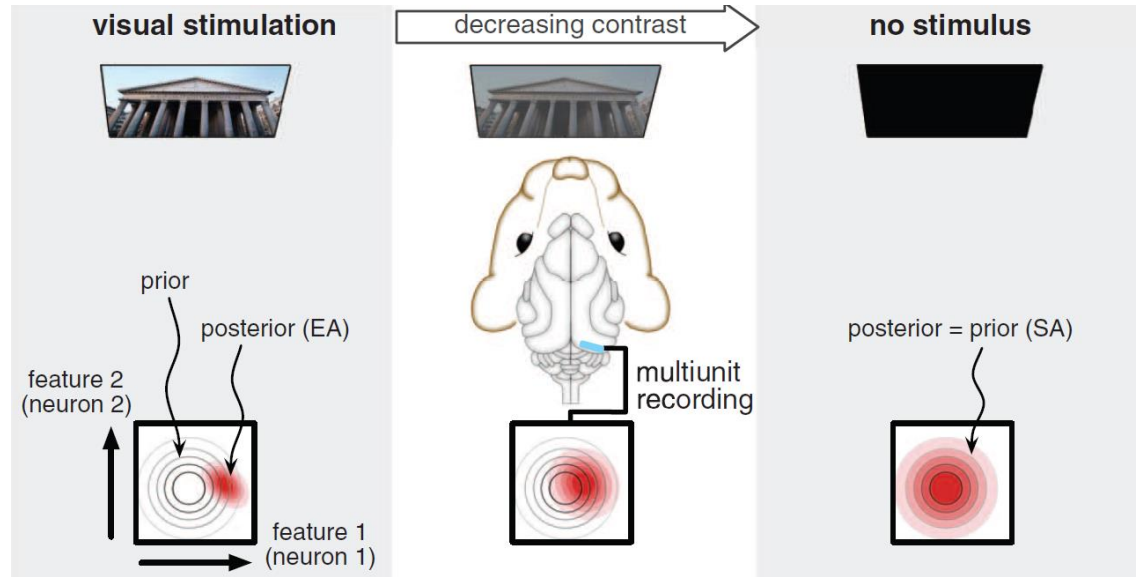
The quotations can be found in Supplementary material.

Szabad-energia minimalizálása || ego – id a Freud-i modellben

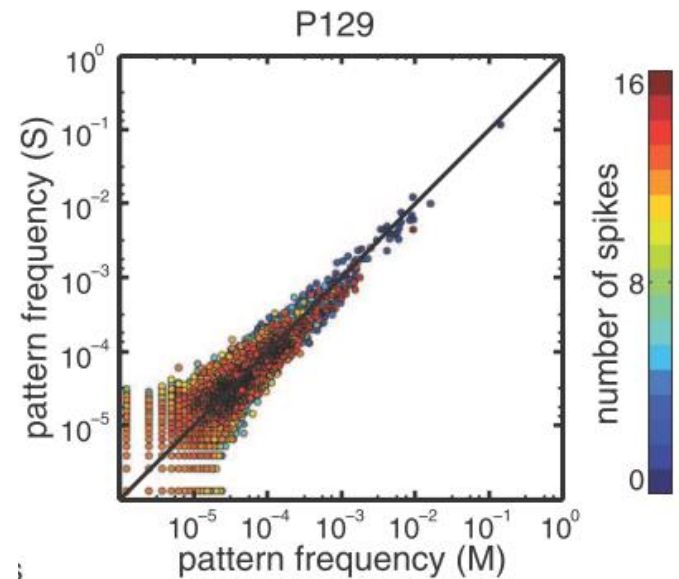
DMN a hierarchia csúcsán, szabályoz:

- közvetlenül : endogén (para)limbikus aktivitás
- közvetve, a figyelmi hálózatok által: exogén szenzoros bemenettel összefüggő predikciós hibák

EA – kiváltott aktivitás
SA – „spontán” aktivitás
S – „spontán”
M – inger („movie”)



szemek kinyílása után



kifejlett állat

Részösszefoglalás 5.

- **„Connectome”** – kiterjedt, koherensen aktiválódó hálózat, többféle funkcióval; pl. „Cortical midline structures” – „default mode network”: introspekció, szelf vs. stimulus-orientált frontoparietalis hálózat
- **Bayes-féle modell:** probabilisztikus belső modell a világról, statisztikus valószínűség, szabadenergia csökkenése