

Kortiko-szubkortikális mozgásszabályozó kör a formatio reticularison keresztül

Ph.D. disszertáció

Bösz Emília

Szentágothai János Idegtudományi Doktori Iskola

Semmelweis Egyetem



Témavezető:

Dr. Acsády László DSc,
csoportvezető

Hivatalos bírálók:

Dr. Alpár Alán MD, DSc, egyetemi
tanár

Dr. Lőrincz Magor László DSc,
egyetemi docens, habilitáció

Komplex vizsga elnök:

Dr. Bereczki Dániel MD, DSc,
egyetemi tanár

Komplex vizsga vizsgabizottság:

Dr. Madarász Emília DSc, kutató
professzor emeritus

Dr. Dobolyi Árpád DSc,
egyetemi tanár

Budapest, 2025

1. Bevezetés

A bazális ganglionok (cortico–basal ganglia–thalamocortical, C–BG–T) a legismertebb motoros szabályozórendszer, amely többszörösen egymásba ágyazott (nested) agyi köröket (loop) alkot. A kortikális jelek direkt és indirekt pályákon keresztül érik el a thalamust, ahol az intralaminaris/parafascicularis magokban (IL/Pf) konvergálnak. Az BG a thalamus mellett motoros agytörzsi magokat is innervál, mint például a hídi formatio reticularis (PRF) vGlut2-pozitív neuronjait. A PRF/vGlut2 sejtek a kontralaterális gigantocellularis (Gi) magon keresztül végül a gerincvelőig jutnak és ezáltal finom hangolják a mozgást. Optogenetikai stimulációja a BG-PRF pályának fontos szerepet játszik egerekben a Parkinson modellben tapasztalható rendellenes forgómozgás helyreállításában is. Ugyanakkor a PRF nemcsak serkentő hanem gátló sejtpopulációt is tartalmaz. A GABAerg/glycinerg PRF GlyT2+ sejtek a thalamus IL/Pf komplexét célozzák hasonlóan mint a BG kimenete. Korábbi vizsgálatok igazolták, hogy a PRF gátló rostok optogenetikai aktivációja az IL/Pf-ben felfüggeszti a mozgást. Mindezek alapján felmerül a kérdés, hogy létezik-e egy kéreg–PRF–

thalamus (C–PRF–T) kör egy, a BG-hurkokkal párhuzamos, amely kulcsfontosságú a mozgásszabályozásban.

2. Célkitűzések

Konkrét célkitűzéseink a következők:

1. A PRF/GlyT2+ sejtek kérgi bemeneteinek vizsgálata, különös tekintettel a motors kérgi (M2) bemenetre
2. Az axonterminálisok ultrastrukturális jellemzése a PRF/GlyT2+ sejtesteken és dendriteken, beleértve a kortikális eredetű terminálisokat.
3. Annak meghatározása, hogy a thalamusba vetítő PRF/GlyT2+ sejteket innerválja-e a kérgi bemenet, ezáltal cortex–PRF/GlyT2+–thalamus kört alkotva
4. PRF-be vetítő kérgi sejtek axonkollaterálisainak vizsgálata a thalamusban
5. A PRF/GlyT2+ sejtestek optogenetikai aktivációja és viselkedéses hatásainak vizsgálata szabadon mozgó egerekben
6. Az M2/Cg kéreg V. rétegének elektrofiziológiai tulajdonságainak elemzése

3. Anyag és módszer

Állatok és tartási körülmények

A kísérletekhez egészséges, felnőtt hím egereket (40–150 napos) használtunk, többféle transzgenikus törzset kombinálva a sejttypus- és projekcióspezifikus jelölés érdekében:

Műtéti protokoll és vírusinjekciók

A műtéteket minden kísérlethez (anatómia, elektrofiziológia, optogenetika) ketamin (111 mg/kg) és xylazin (4,3 mg/kg) anesztéziában végeztük. A műtét során az állatokat sztereotaxiás berendezésben rögzítettük, az injekciókat üvegapillárisal adtuk be.

Cortico L5–PRF vizsgálatok

Az Rbp4/cre//BAC_glyt2/GFP egérvonalban (n=11) az M2/Cg kéregbe AAV5.EF1.dflox.hChR2(H134R)-Cherry.WPRE.hGH (Addgene #20297) vírust injektáltunk. A kérgi axonkollaterálok jelölésére kétféle stratégiát alkalmaztunk először AAVrg-EF1a-DIO-FlpO-WPRE-HGHpA (Addgene #87306-AAVrg) vírust injektáltunk a Pf-be, majd három hét múlva AAV2/1-EF1a-fDIO-mCherry (Addgene #114471-AAV2) vírust az M2/Cg-be. A másik esetben AAVrg-EF1a-Cre (Addgene #55636-AAVrg) vírust adtunk a Pf-be, majd három hét után AAV5.EF1.dflox.hChR2(H134R)-Cherry.WPRE.hGH (Addgene #20297) vírust az M2-be. A thalamus-projektáli

PRF/GlyT2 sejtek vizsgálatánál GlyT2-Cre egerekben (n=4) az M2-be AAV5-CAMKIIa-CHR2(H134R)-EYFP (Addgene #26969-AAV5), a Pf-be pedig AAVrg-hSyn-DIO-mCherry (Addgene #50459-AAVrg) vírusokat injektáltunk.

PRF/GlyT2+–thalamus pálya optogenetikai vizsgálata

Optogenetikai aktivációhoz AAV5.EF1a.DIO.hChR2(H134R)-eYFP.WPRE.hGH (Addgene #20298) vírust használtunk GlyT2-Cre egerekben (n=20). Kontrollként AAV5.EF1a.DIO.eYFP.WPRE.hGH (Addgene #27056) vírust injektáltunk. Optikai szálakat ültettünk be PRF-be és IL/Pf-be, a helyzetet DiI festéssel ellenőriztük. További kísérletekben AAVrg-EF1a-DIO-FlpO-WPRE-HGHpA (Addgene #87306-AAVrg) vírust juttattunk a Pf-be, majd három hét után AAV1-EF1a-fDIO-EYFP (Addgene #55641-AAV1) vagy AAV1-Ef1a-fDIO-mCherry (Addgene #114471-AAV1) vírust a PRF-be.

Hisztológia és immunfestés

Az állatokat pentobarbitál anesztéziában perfundáltuk fiziológiás sóoldattal, majd fixáló oldattal (0,1% glutaraldehyd + 4% paraformaldehid). Agyukat vibratómmal 50 µm vastag koronális metszetekre metszettük.

Immunhisztokémia

A metszeteket TBS pufferben mostuk, szacharózzal

krioprotektáltuk, majd fagyasztottuk. A ChR2-mCherry jelöléshez nyúlban termeltetett anti-mCherry ellenanyagot, a GlyT2+ sejtek és rostok jelöléséhez tyúkbán termeltetett anti-eGFP antitestet használtunk. Fény- és EM-hez DAB/DAB-Ni kromogént alkalmaztunk, konfokális és fluoreszcens vizsgálatokhoz pedig Cy3- és Alexa488-jelölt másodlagos antitesteket. Neurobiotint Cy3-streptavidinnel mutattunk ki.

Fluoreszcens és konfokális mikroszkópia

A vírusexpressziót és az optikai szálak helyzetét fluorezcens és konfokális mikroszkóppal ellenőriztük. Az M2/Cg rostok és a PRF/GlyT2+ dendritek közti szinaptikus kapcsolatok elemzésére nagyfelbontású z-stack felvételeket készítettünk, és az eYFP-/mCherry-jelölt boutonok és dendritszakaszok közelségét manuálisan számláltuk.

Elektronmikroszkópia

A metszeteket OsO₄-ral fixáltuk, dehidratáltuk, Durcupanba ágyasztuk, majd ultramikrotommal vágtuk (60 nm). A dendriteket és terminálisokat FIJI szoftverrel mértük, a képeket HITACHI 7100 elektronmikroszkóppal készítettük.

Juxtacelluláris elvezetés

Az M2/Cg réteg V piramissejtjeit in vivo a **Thy-ChR2-EGFP** egérvonalban optogenetikailag aktiváltuk (473 nm lézer, 5 ms pulzusok, 0,1–10 mW, 1/10/20 Hz). Az LFP-t bipoláris

elektrodákkal rögzítettük a frontális kéregből, a jeleket erősítettük és szűrtük, majd 20 kHz-en digitalizáltuk. Az M2/Cg egysejt-aktivitását üveg mikroelektrodákkal (20–40 M Ω) rögzítettük piezoelektromos mikromanipulátor segítségével. Az elektrodák 0,5 M K-acetátot és 2% neurobiotint tartalmaztak. A felvett sejteket juxtacelluláris áramokkal töltöttük fel neurobiotinnal.

MouseLight adatbázis

A Janelia Mouse Light Neuron Browser adataiból azonosítottuk azokat az M2/Cg L5 sejteket, amelyek a PRF-be vetülnek. Az axonvégződéseket több küszöbértékkel vizsgáltuk, és az anatómiai régiókat a Paxinos atlaszhoz igazítottuk.

Viselkedési kísérletek

A vírusinjekció és optikai szál beültetése után 2 hét kezelés és 3 nap habituáció következett. Az optogenetikai fázisban a PRF/GlyT2+ sejtek vagy rostjaik fotoaktivációját 473 nm DPSS lézerrel, gátlását 589 nm DPSS lézerrel végeztük. A stimulációk 10 s hosszúak voltak, különböző intenzitásokkal ismételve. Az állatok szabadon mozoghattak a dobozban, a kísérletek után perfundáltuk őket és ellenőriztük az injekciók és az optikai szálak helyzetét.

Adatfeldolgozás és analízis

A rostdenzitás térképezését, axon- és terminálanalízist FIJI-ben és konfokális mikroszkóppal végeztük. A juxtacelluláris adatokat Spike2 és MATLAB szoftverrel elemeztük (tüzelési valószínűség, latencia). A viselkedési videókat **Simple Mouse Tracker** (OpenCV, Python) segítségével értékeltük (sebesség, elfordulás, megtett út).

Statisztika

Az állatokat véletlenszerűen osztottuk csoportokba. Az adatokat normalitásra teszteltük (Shapiro–Wilk), az outliereket IQR alapján zártuk ki. A statisztikai elemzéshez R, Jamovi és GraphPad Prism programokat használtunk. A megfelelő tesztek: Spearman-korreláció, Friedman ANOVA + Durbin–Conover, páros t-teszt, valamint Kruskal–Wallis + Dwass–Steel–Critchlow–Fligner.

1. Eredmények

1.1. Az M2/cinguláris kéreg projekciói a PRF/GlyT2+ sejtek zónájában

A klasszikus retrográd jelölések (Fluorogold) korábban kimutatták, hogy az M2/Cg vetít a PRF-be, de a rostok eloszlása és a sejtípus-specifitás nem volt ismert. Mi RBP4-Cre//GlyT2-eGFP kettős transzgenikus egerekben (n=9) anterográd vírusmediált pályajelölést (AAV5-DIO-ChR2-mCherry) alkalmaztunk. Az M2/Cg rostjai sűrű axonhálózatot alkottak a rostrális PRF-ben, ott, ahol a PRF/GlyT2+ neuronok is megtalálhatóak. Az M2/Cg rostok alapján rost-denzitástérképeket készítettünk a PRF területén. Az eredményeink azt mutatják, hogy dorsomediálistól ventrolaterális irányban csökkenő, rostrocaudalis irányban pedig növekvő rostdenzitás figyelhető meg, legnagyobb sűrűséggel Br. -4,84 szinten. Az anterior M2/Cg erősebben vetít a PRF területére a posteriorabb vírusinjekcióhoz képest.

Konfokális és fény-mikroszkópos képeken az M2/Cg terminálisok közvetlen közelében gyakran találtunk PRF/GlyT2+ posztszinaptikus elemeket. Feltételezett

szinaptikus kontaktusokat azonosítottunk dendriteken, ritkábban szomákon, sőt egy esetben egy spine-en is.

Az M2/Cg terminálisok ultrastrukturális jellemzői és szinaptikus kapcsolatai a PRF/GlyT2+ neuronokkal

Elektronmikroszkóppal vizsgáltuk a PRF-ben található terminálisokat és azok kapcsolatait. Az M2/Cg-ből származó terminálisokat a mCherry jel DAB-reakcióval történt megjelenítésével azonosítottuk. Ezek kisméretű, átlagosan $0,44 \mu\text{m}^2$ nagyságú végződéses voltak, 1–3 mitokondriummal, amelyek aszimmetrikus szinapszisokat képeztek közepes átmérőjű dendritekkel. A GlyT2+ szomákon ezzel szemben nagyobb, DAB-al nem jelölt, átlagosan $0,97 \mu\text{m}^2$ nagyságú terminálisokat találtunk, több mint három mitokondriummal. Ezek terminálisok szimmetrikus szinapszisokat képeztek, ami gátló eredetre utal. A GlyT2+ proximális dendriteken 146 preszinaptikus terminálist mértünk, amelyek átlagos mérete $0,64 \mu\text{m}^2$ volt. Ezek sem voltak DAB-bal jelöltek. Ugyanakkor tíz esetben azonosítottunk szinaptikus kapcsolatot az M2/Cg terminálisok és PRF/GlyT2+ dendritek között: kilenc esetben közepes átmérőjű dendriteken, egy esetben pedig spine-on. Az M2/Cg terminálisok átlagos területe $0,60 \mu\text{m}^2$, a posztszinaptikus elemek átmérője átlagosan $0,73 \mu\text{m}$ volt.

Statisztikai elemzésünk kimutatta, hogy az M2/Cg terminálisok szignifikánsan kisebbek, mint a GlyT2+ szomákon ($p < 0,001$) vagy proximális dendriteken ($p = 0,003$) talált DAB negatív, nem jelölt terminálisok. A szomatikus terminálisok a dendritikusaknál is nagyobbak voltak ($p = 0,003$).

Thalamusba vetítő PRF/GlyT2-sejtek M2/Cg innervációja

Annak vizsgálatára, hogy az M2/Cg 5. réteg axonjai valóban azt a PRF/GlyT2+ neuronpopulációt innerválja, amely az IL/PF thalamusba vetít, kettős vírusjelölést alkalmaztunk: az IL/Pf-be AAVrg-hSyn-DIO-mCherry retrográd, míg az M2/Cg-be AAV5-CAMKIIa-hChR2-eYFP anterográd vírust injektáltunk GlyT2-Cre egerekben. A kísérlet során retrográd módon jelölt PRF/GlyT2+ neuronokat találtunk, amelyeket az M2/Cg rostjai sűrűn körbevettek. Konfokális mikroszkóppal igazoltuk, hogy az M2/Cg terminálisok az általunk vizsgált thalamusba vetítő PRF/GlyT2+ dendritek 82%-ával putatív kontaktust alkot ($n = 50$ dendrit, 3 egerből). Egy 50 μm hosszú dendritszakaszon átlagosan $2,4 \pm 0,22$ közeli appozíciót számoltunk.

Az M2/Cg L5 neuronok axonkollaterálisai a PRF-ben és a thalamusban

A MouseLight Neuron Browser adatbázis alapján 23 olyan M2/Cg piramissejtet találtunk, amelyeknek legalább egy axonvégződése a PRF-ben volt. Ezek közül 74% (n=17) az IL/Pf thalamus magokat is innerválta. Az esetek 94%-ában kollaterálisokat találtunk a striátumban is. Azonban, szerettük volna vizsgálni hogy ezek a thalamusba vetítő M2/Cg sejtek a PRF/GlyT2+ sejteket innerválják-e. A következő vírusbeadásokat alkalmaztuk: AAVrg-EF1a-DIO-FlpO vírust injektáltunk az IL/Pf-be, valamint AAV2/1-EF1a-fDIO-mCherry vírust az M2-be RBP4-Cre//GlyT2-eGFP egerekben. Egy másik kísérleti elrendezésben AAVrg-EF1a-Cre retrográd és AAV5-EF1a-DIO-hChR2-mCherry anterográd vírust kombináltunk GlyT2-eGFP egerekben. Mindkét elrendezésben a thalamusból visszajelölt M2/Cg sejtek sűrű innervációját láthattuk az IL/Pf-ben és az ipsilaterális PRF/GlyT2+ zónában is.

Konfokális felvételeken igazoltuk, hogy a thalamusba vetülő M2/Cg rostok közeli appozíciókat alkotnak a PRF/GlyT2+ dendritekkel. Az első konfigurációban az általunk vizsgált dendritek 72,5%-át (n=40), a másodikban 65%-át (n=40) innerválták az M2/Cg terminálisok. Átlagosan 1,5–2 közeli appozíciót mértünk 50 μ m-es dendritszakaszon.

A PRF/GlyT2+ neuronok optogenetikai aktiválása forgómozgásokat vált ki

GlyT2-Cre állatba injektáltunk AAV5-DIO-ChR2-eYFP vírust a PRF-be és vagy a gátló axonokat fotoaktiváltuk az IL/Pf-ben vagy a GlyT2 sejtesteket a PRF-ben. Az IL/Pf-ben a bilaterális stimuláció (20 stimuláció) vagy 15 mW-os egyoldali stimuláció (24 stimuláció) mozgásleállást váltott ki. Alacsonyabb intenzitás (1–10 mW) mellett az egyoldali stimuláció minden esetben kontralaterális forgást indukált. A forgás statisztikai vizsgálata, a Friedman-teszt szignifikáns különbséget mutatott ($\chi^2=10,6$, $p=0,005$), post hoc analízis szerint a forgás a stimuláció alatt nőtt meg szignifikánsan ($p<0,001$).

A PRF/GlyT2+ szomák közvetlen, egyoldali aktiválását 7 állatban vizsgáltuk. A forgómozgás minden intenzitásnál nőtt (1 mW: $\chi^2=6$, $p=0,050$; 5 mW: $\chi^2=8,33$, $p=0,016$; 10 mW: $\chi^2=10,3$, $p=0,006$; 15 mW: $\chi^2=12,3$, $p=0,002$). Azonban a 7 állatból 4 kontralaterális, 3 ipsilaterális forgást mutatott; a két csoport között nem volt szignifikáns különbség ($U=2$, $p=0,229$). A sebességelemzés 1 és 10 mW intenzitásnál szignifikáns gyorsulást mutatott az első másodpercben (1 mW: $p=0,004$; 10 mW: $p=0,012$), ami fennmaradt a stimuláció további részében.

Kontroll (AAV5-DIO-eYFP) állatokban (n=4) sem sebességben, sem forgásban nem volt változás (Friedman tesztek minden intenzitásnál: n.s.).

A thalamusba vetülő PRF/GlyT2+ sejtek elkülönülő projekciós mintázatai

Annak érdekében, hogy választ kapjunk a forgási irányokra, az IL/Pf-be retrográd (AAVrg-EF1a-DIO-FlpO) és a PRF-be anterográd (AAV2/1-EF1a-fDIO-mCherry, n=3) vírusokat injektáltunk, hogy kizárólag a thalamusba vetítő PRF/GlyT2+ sejtek axonjait tudjuk vizsgálni. Ezek a sejtek szignifikánsan több rostot küldtek az ipsilaterális gigantocelluláris magba (Gi) (páros t-próba: $t(2)=22,07$; $p=0,002$). Ezzel szemben a teljes PRF/GlyT2+ populáció jelölése (AAV5-DIO-eYFP, n=4) kétoldali, de szimmetrikus Gi-innervációt mutatott ($t(3)=1,462$; $p=0,24$) amely magyarázhatja az ipsi és a kontralaterális forgást.

Az M2 neuronok elektrofiziológiai vizsgálata

A Thy1-ChR2-EGFP vonalban minden L5 piramissejt kifejezi a ChR2-t és az EGFP-t, így optogenetikailag stimulálható. Altatott egerekben **juxtacelluláris méréseket** végeztünk (n=13 sejt, n=5 egér), miközben különböző intenzitású (0,035–10 mW) és frekvenciájú (1, 10, 20 Hz) fényimpulzusokkal stimuláltuk az M2/Cg L5 neuronokat. Az akciós potenciál kiváltásának valószínűsége meredeken nőtt az intenzitás növelésével, és 10

mW-nál közel elérte a maximumot (1 Hz: 99%, 10 Hz: 98%, 20 Hz: 85%). A Spearman-korreláció erős pozitív összefüggést mutatott az intenzitás és a válaszvalószínűség között ($\rho=0,996$; $\rho=0,983$; $\rho=0,983$; mind $p<0,001$).

A válaszlatencia ezzel szemben fordított összefüggést mutatott: nagyobb intenzitásnál gyorsabb tüzelés jelentkezett. Az átlagos latencia 1 Hz-nél 7,3 ms-ról 3,5 ms-ra, 10 Hz-nél 8,4 ms-ról 3,6 ms-ra, 20 Hz-nél 9,2 ms-ról 4,3 ms-ra csökkent a lézerintenzitás növelésével. A Spearman-korreláció minden frekvencián szignifikáns negatív kapcsolatot igazolt ($\rho=-0,893$; $\rho=-0,929$; $\rho=-0,786$; mind $p<0,05$). Kiegészítő kísérletek (in vitro patch clamp, in vivo juxtacelluláris felvételek) azt mutatták, hogy az M2 terminálisok gyors, glutamáterg szinaptikus válaszokat váltanak ki a PRF/GlyT2+ sejtekben.

18) Diszkusszió

Eredményeink egy kortiko–szubkortikális mozgásszabályozó kört tárnak fel. Az M2/Cg réteg 5. rétegi neuronjai innerválják a rostrális PRF GlyT2-t expresszáló sejtjeit. Ezek a rostok rostrokaudális és lateromediális gradiens mentén oszlanak el, és monoszinaptikus kontaktusokat képeznek a PRF/GlyT2+ sejtek dendritjeivel és tüskéivel. Jelentős részük olyan GlyT2+ sejtekre érkezik, amelyek a thalamuszba is vetítenek, így kortikális kontrollt biztosítanak a thalamikus gátlás felett.

Vírusjelölésekkel és a MouseLight adatbázis analízisével kimutattuk, hogy egy L5 sejt küld axonkollaterálist a PRF-be, az IL/Pf-be és a striátumba is. Ez egy többszörösen beágyazott agyi hálózatot alkot (nested loop), ahol ugyanazon kortikális sejt közvetlen és közvetett úton is befolyásolja a thalamikus aktivitást. Funkcionálisan az elektrofiziológiai vizsgálatok igazolták, hogy az M2/Cg L5 sejtek megbízható, erős excitátoros hatást gyakorolnak a PRF/GlyT2⁺ neuronokra, amelyek toborzása intenzitás- és frekvenciafüggő. A PRF/GlyT2⁺ sejtek manipulációja komplex viselkedési kimeneteket eredményezett: a thalamikus rostok fotostimulációja konzisztensen kontraverzív fordulatokat váltott ki, míg a teljes PRF/GlyT2⁺ populáció aktiválása változékony, ipsi- és kontraverzív rotációkat is előidézett. A vetítési mintázat alapján magyarázható ez a variabilitás: a thalamuszba vetítő PRF/GlyT2⁺ sejtek elsősorban az ipsilaterális Gi-t innerválják. Ugyanakkor a teljes PRF/GlyT2⁺ populáció bilaterálisan vetül, így bizonyos gátló sejtek a kontralaterális Gi-t célozhatják, ami ipsiverzív fogáshoz vezethet.

A motoros hálózatok tágabb kontextusában eredményeink szerint két jelentős kortiko–szubkortikális hurok szabályozza a mozgást:

1. a klasszikus **kortiko–bazális ganglion–thalamo–kortikális (C–BG–T) mozgásszabályozó kör,**
2. valamint az általunk azonosított **kortiko–PRF–thalamusz (C–PRF–T) mozgásszabályozó kör.**

A C–PRF–T hurokban az M2/Cg közvetlenül a PRF/GlyT2+ sejtekre hat, amelyek erős, nem-depresszív gátlást fejtenek ki az IL/Pf neuronokra. Ez részben átfed a BG bemeneteivel, de a PRF és a BG eltérő medulláris targeteket céloznak: míg a BG PRF/vGlut2 sejteket és ezáltal főként kontralaterális serkentő pályán keresztül szabályozza a Gi-t, addig a PRF/GlyT2+ sejtek ipsilaterálisan gátolnak. Így a két rendszer párhuzamosan és potenciálisan szinergikusan szabályozza a forduló mozgásokat.

4. Publikációk

A disszertációhoz kapcsolódó publikációk:

Bósz Emília, Plattner Viktor M.*, Biró László*, Kóta Kata, Diana Marco A., Acsády László

A cortico-subcortical loop for motor control via the pontine reticular formation

CELL REPORTS 44: 2 Paper: 115230, 25 p. (2025)

Közlemény: 35713020 | Folyóiratcikk (Szakcikk) | Tudományos Scopus - Biochemistry, Genetics and Molecular Biology (miscellaneous) SJR indikátor: D1

IF: 7,5

*osztott első szerző

Hádinger Nóra, **Bósz Emília**, Tóth Boglárka, Vantomme Gil, Lüthi Anita, Acsády László

Region-selective control of the thalamic reticular nucleus via cortical layer 5 pyramidal cells

NATURE NEUROSCIENCE 26: 1 pp. 116-130., 15 p. (2023)

Közlemény: 33540834 | Folyóiratcikk (Szakcikk) | Tudományos Scopus - Neuroscience (miscellaneous) SJR indikátor: D1

IF: 21,3

ΣIF: 28,8