

Az inferotemporális kéreg szerepe az illuzórikus kontúrok feldolgozásában

Csibri Péter¹, Sáry Gyula²

¹SZTE BTK Pszichológiai Intézet, ²SZTE ÁOK Élettani Intézet

Email: csibripeter@gmail.com

Absztrakt

A látás egyik alapvető mozzanata az alak elkülönítés a háttértől. Az, hogy a látórendszer hogyan képes megoldani ezt a feladatot azonban még mindig kérdés. Az illuzórikus kontúrok (IC) agyi feldolgozásának vizsgálatával megoldhatónak tűnik a probléma. Fiziológiai tanulmányok támasztják alá a V1 és V2 szerepét az IC percepciójában, a magasabb kérgi területek szerepére azonban csak utalások vannak, elsősorban léziós vizsgálatokból. Jelen tanulmányban egysejt regisztrációs módszerrel megvizsgáltuk makákó majmoknál az inferotemporális kéreg (IT) szerepét az IC-k feldolgozásában. Eredményeink szerint az IT-ben IC-re alak-szelektív sejtek találhatóak, ezzel ismét alátámasztottuk az IT szerepét a formálásban és kiterjesztettük azt az illuzórikus kontúrok által megalkotott formákra is. Feltételezhetjük, hogy Kanizsa illúziók a különböző felületek elkülönítésével segíthetnek a határoló kontúrok azonosításában.

Kulcsszavak: *inferotemporális cortex, illuzórikus kontúr, Kanizsa ábra.*

Az agy sokkal többet tesz annál, minthogy lehetőleg minél pontosabban, passzívan leképi, „tükrözi” a külvilágot a retina információi alapján. A látás aktív folyamat, melynek alapja a világról szerzett, tanult vagy veleszületett ismeretek. Ezek a mindennapi világban jelen lévő, a szenzoros adatok mögött megbúvó fizikai törvényszerűségeken vagy állandókon alapulnak. Ezzel a látórendszer egyfajta megkonstruált percepciót alkot meg. Gyakran ennek a megkonstruált percepciónak a hatását tapasztalhatjuk mikor vizuális illúziókkal találkozunk. Ezek a vizuális tapasztalatok nagyszerű lehetőséget nyújtanak a percepció és idegi aktivitás vizsgálatára, mivel rávilágítanak az agy szerveződésére. Ezáltal talán egy kicsit jobban megérthetjük, hogy „mit gondol” az agy a külvilágról. Így kerültek a látáskutatás központjába az illuzórikus kontúrok (IC).

Evolúciós háttér

Kiterjedt kutatások bőséges bizonyítékokkal rendelkeznek a felől, hogy evolúciósan igencsak különböző utat bejárt élőlények a rovaroktól (Hateren JH van, 1990) az emberekig (Ware, 1978) képesek érzékelni az illuzórikus kontúrokat. Az illuzórikus kontúrok felismerésének képessége ilyen, egymástól nagymértékben függetlenül fejlődött vizuális rendszerekben arra enged következtetni, hogy az optikai illúziók percepciója elkerülhetetlen velejárója a vizuális információk túlélés érdekében történő feldolgozásának. Az illúziók észlelése részét képezi a vizuális információk kétértelműségére adott adaptív válaszoknak melyek megjelenésének alapjául az állat őseinek vizuális tapasztalatai szolgálhattak (Corney & Lotto, 2007). Az illúziók egy része nem a látórendszer szó szerint vett tévedése, hanem inkább őseink által tanult megoldás egy kétértelmű ingerre; az a válasz, amely az élőlény ökológiai fülkéjében egy kétértelműségnek az egyik legvalószínűbb jelentést adja. Esetünkben így lehet a szélek és élek feldolgozása valódi fizikai különbség jelenléte nélkül egy „alapvető vizuális probléma” megoldása, és nem csak a vizuális rendszer egy műterméke.

Magyarázatok

A tanulmányok, folyamatos kutatómunkák során több elmélet is kiállta az idő próbáját és velük egyre sikeresebben, egyre pontosabban magyarázhatjuk a vizuális rendszer működését. Az alábbiakban a teljesség igénye nélkül, csak említés szintjén kiemelnék két irányzatot, melyek jól magyarázzák az illuzórikus kontúrok észlelését. A két elmélet nem áll egymással szemben, sőt, igen jól megférhetnek egymás mellett.

Kognitív irányzat – Alaptézise szerint a tudás befolyásolja a percepciót. A látott képet eddigi tapasztalataink alapján támasztott elvárások fényében értelmezzük, „ha ... akkor” következtetések sorozatán keresztül. Így mikor meglátjuk a Kanizsa ábrát, az elvárás, miszerint egy szabályos háromszög takarna ki három teljes korongból ilyen formájú metszeteket akkor, ha fölöttük helyezkedne el, módosítja a képet, így megjelennek az illuzórikus kontúrok és a Kanizsa ábrára jellemző lebegő felület illúzió (Peterhans & von der Heydt 1991)

Gestalt alaklélektani megközelítés – Az 1920-as években, Németországban megalakuló irányzat szerint „Az egész több mint a részek összessége”. Úgy vélték, hogy az alakfelismerés az inger általános alakján alapul, nem pedig az összetevő tulajdonságjegyeken. Így egy inger eredeti összetevői transzpozícióval kicse-

rélhetőek másik összetevőkre anélkül, hogy az egész minősége megváltozna (Eysenck et al., 2003). Így tehát az egész globális észlelése elkülönül és meg is előzheti a részek észlelését. A globális jellemzőket egyébként akarunktól függetlenül könnyebben is észleljük, mint a lokálist (Navon, 1977). Ez nem is meglepő, hisz sokkal hasznosabb lehet egy tárgy globális jellemzőiről információt szerezni, mint a sok kis elkülönült lokális jellemzővel foglalkozni. A Kanizsa ábrák (KIC) esetében az inducerek összessége és bizonyos formában való elrendezettsége a jó folytatás, közelség, hasonlóság elvei alapján kiugró, globális forma megalkotását teszik lehetővé.

Fiziológiai eredmények

Az illuzórikus kontúrok észlelését sokan kognitív alapon magyarázták (Gregory, 1972; Rock & Anson, 1979), miszerint tapasztalatainkra támaszkodva következtetések során keresztül alkotjuk meg a látott képet. Ettől a nézőponttól sokan elfordultak miután látták, hogy még a méhek is képesek az illuzórikus kontúrok észlelésére (Hateren JH van, 1990) és egy, a látás első szakaszában történő feldolgozásra gondoltak. Pedig ezek az eredmények nem helyezkednek szembe a kognitív magyarázatokkal. Egyrészt, mert nem mondanak semmit arról, hogy milyen mechanizmusok állnak az IC felismerésének hátterében, másrészt nem tudhatjuk, hogy a törzsfajlásnak ezen a fokán az élőlények milyen kognitív képességekkel rendelkeznek, illetve nem rendelkeznek. Ennek ellenére több kísérleti bizonyíték is született mely alátámasztja a V1 és V2 kulcsszerepét az IC percepcióban (Murray és mtsai, 2002; Lee & Nguyen, 2001).

Még ezek az eredmények sem tudtak azonban maradéktalan magyarázattal szolgálni a Kanizsa ábrákkal kapcsolatos minden jelenségre. Továbbra is megválaszolatlanok voltak olyan kérdések, hogy miért lehetséges az, hogy egy olyan illuzórikus forma, mint a Kanizsa illúzió az illúziót előidéző elemek felett látszik megjelenni, miért tűnik az illuzórikus háromszög a háttérnél fényesebbnek, és miért jelenik meg egyes feltételek mellett felületek illúziója, másoknál pedig nem. A látórendszer magasabb hierarchájú részén az IT sejtjei sokkal komplexebb választulajdonságokkal rendelkeznek, így megbirkóznak az alak-háttér elkülönítéssel (Baylis & Driver, 2001; Merigan, 1996), a komplex formafelismeréssel (Sheinberg & Logothetis, 2001), és létrehozhatják a lebegő felület illúzióját. Ezekről a területekről mindeddig nem álltak rendelkezésre egysejt felvételből származó adatok. A KIC feldolgozásával kapcsolatban végzett, az SZTE Élettani



Intézetében folyó munka eredményei azonban rávilágíthatnak egyes, az IT-ben zajló sejtszintű folyamatokra.

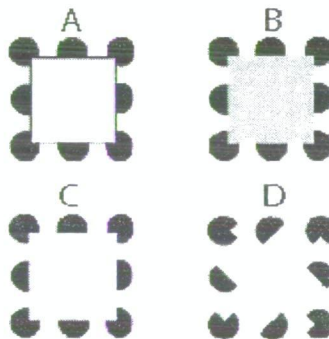
Módszerek

Kísérleti állatok

Kísérleti alanyként két felnőtt makákó majmot (C. és H., (7,3 kg ill. 6,5 kg a kísérlet ideje alatt) használtunk. A méréseket wolfram mikroelektrodokkal végeztük (Z: $\sim 3 \text{ M}\Omega$, FHC Inc., Bowdoin, ME, USA). Az adatok felvétele egy több számítógépből álló rendszer segítségével történt.

Stimuluskészlet

A kísérlet alatt egy 20 elemet tartalmazó színtelen stimuluskészlettel dolgoztunk, mely tartalmazott vonalas rajzokat (LD), szilüetteket (SIL), Kanizsai ábrákat (KIC) és kontrollt (CTR) amelyek „pacman” inducerekkal készültek, de az eredeti pozíciójuktól elfordítva (Brodeur és mtsai, 2006), így nem keltettek többé Kanizsa illúziót (1. ábra).



1. ábra: Egy-egy példa a stimulusokra (feltételekre) A.: vonalas rajzok (LD) B.: szilüettek (SIL) C.: A Kanizsai ábrák (KIC) a „pacman” inducerek egymás felé fordítva D.: kontroll (CTR) „pacman” inducerek elforgatva.

Adatelemzés

Off-line adatelemzést végeztünk. A válaszlatencia kiszámítása módosított Poisson analízissel történt (Legendy & Salzman, 1985; Sály és mtsai, 2006). A szelektivitás tesztelésére hangolási görbéket állítottunk fel (Sály és mtsai, 2007). A stimulus típusának a sejt szelektivitására gyakorolt hatását a különböző hangolási görbék közötti interakció vizsgálatával végeztük.

Eredmények

Egysejt vizsgálat

A két állat eredményi között nem volt szignifikáns különbség, így azokat egybevonva kezeltük. A 129 sejtből 99 (80 sejt C majomtól, 19 sejt H majomtól, összesen 76,7%) bizonyult Kanizsai ábrákra szelektívnek (ANOVA). A dolgozat eredményei ezekből a sejtekből származnak.

Szelektivitás

Először azt mutatjuk be, hogy az IT sejtek reagálnak a Kanizsa ábrákra. Egy kiragadott sejt válaszában végzett statisztika szerint a sejt vonalas rajzra (LD), sziluettre (SIL) és kanizsa kontúrra (KIC) válaszol de kontrollra (CTR) nem. A sejt alakszelektív volt: a válaszok a CTR-t kivéve, egy feltételen belül különböztek egymástól. ANOVA (az LD feltételben: $F(5,59) = 31,54$, $p = 0,001$, a SIL feltételben: $F(5,59) = 32,97$, $p = 0,001$, a KIC feltételben: $F(5,59) = 20,34$, $p = 0,001$, a CTR feltételben: $F(5,59) = 4,71$, $p = 0,147$).

Populáció szinten az alapaktivitás $11,7$ spike/s \pm SE $1,11$, az átlag nettó tüzelési ráták a következőképpen alakultak: LD: $20,83 \pm$ SE $1,80$ spike/s SIL: $28,10 \pm$ SE $2,13$ spike/s KIC: $24,23 \pm$ SE $2,02$ spike/s és CTR: $13,31 \pm$ SE $1,70$ spike/s. Mindegyik sejt mindegyik feltételében adott legjobb válaszait vettük, így minden feltételben az „optimális” stimulust használhattuk. A válaszok szignifikáns különbséget mutattak LD, SIL, KIC és CTR esetében is ($F(3,395) = 35,60$, $p < 0,001$). A post-hoc (Fisher) teszt kimutatta, hogy a CTR-re adott válaszsint alacsonyabb volt, mint bármely más feltételben. Ez tisztán mutatja, hogy az IT sejtek reagálnak a különböző feltételekre, a Kanizsai ábrákat is beleértve. Ráadásul azt találtuk, hogy a SIL-re adott válasz nagyobb volt, mint az LD-re kapott.

Szerettük volna bizonyítani azt is, hogy IT cortex sejtjei képesek szelektíven válaszolni Kanizsa ábrákra. Úgy találtuk, hogy a felvett sejtek 76,6% szelektíven reagált Kanizsa ábrákra (ANOVA). A hangolási görbe a KIC-re és a CTR-re szignifikáns különbséget mutat, a Kanizsa ábrák görbéje szignifikánsan lejt ($F(5,480) = 55,21$, $p < 0,001$), miközben a CTR görbéje gyakorlatilag az x- tengellyel párhuzamban fut ($F(5,480) = 1,05$, $p = 0,383$). Tehát van Kanizsa ábrákra alakszelektivitás az IT-ben.

Ezután összehasonlítottuk az alakszelektív válaszokat az IT corticalis neuronjainak a valós kontúrok által kiváltott válaszaival. Ugyanazt az elemzést

alkalmaztuk KIC, LD és SIL szelektivitásának mérésére, mint az előző esetben KIC és CTR esetében. Az alakszelektivitás a KIC, LD és SIL feltételben egyaránt különbözőnek bizonyult, a leglaposabb görbét az LD rajzolta ki.

A Kanizsa ábrák szignifikánsan nagyobb választ váltottak ki az IT kérgi sejtekben, mint ahogyan azt az LD tette (Wilcoxon, $p = 0,001$). Annak érdekében, hogy kizárjuk a két feltételben kapott jelentős eltérést, amit a KIC-re történő válogatás okozott, keresztpróbat is végeztünk. Tehát az LD-re kapott válaszokat válogattuk ki, és ehhez igazítottuk a többi kondíció válaszait. Az eredmény ugyanaz maradt, annak ellenére, hogy a görbék hasonló rajzolatúak, erősen szignifikáns különbséget találunk a LD és a KIC görbéi között ($F(5,480) = 17,14$, $p < 0,001$).

Mivel a Kanizsa ábrák gyakran okozzák az inducerek felett lebegő felület illúzióját, leteszteltük, vajon a Kanizsa ábrákra adott aktivitás hasonló-e mint a SIL-re adott aktivitás ugyanazon alakok között. A SIL által kiváltott válaszok szignifikánsan nagyobbak voltak, mint a Kanizsa ábrákkal kiváltott válaszok (Wilcoxon, $p < 0,000$), viszont szignifikáns korrelációt találtunk a SIL és a Kanizsa ábrákra adott válaszok között (Spearman Rank Order Correlations, $r=0,77$, $p < 0,05$).

A Kanizsa ábra hangolási görbéje tehát sokkal jobban hasonlít a SIL-hez, mint a LD-hez. Igaz, szignifikáns különbségek vannak a válaszgörbék között ($F(11,480) = 20,61$, $p < 0,001$), de a sejtek nagy arányban hasonló szelektivitással válaszolnak KIC-re és SIL-re.

A latenciaértéket módosított Poisson analízissel kaptuk meg a különböző feltételekben. Az LD-re: $136,47$ ms \pm SD $34,96$, a SIL-re: $135,39$ ms \pm SD $30,33$ és a KIC-re: $147,99$ ms \pm SD $36,06$. Szignifikáns különbséget találtunk ($F(11,480) = 7,30$, $p = 0,001$, $n = 76$); a latencia értékekben a KIC szignifikánsan hosszabb (Fisher post-hoc test) mint a két másik esetben.

Megvitatás

Annak ellenére, hogy az IT sejtjei köztudottan a komplex és színes ábrákra mutatnak erős válaszkészséget (Edwards és mtsai, 2003; Komatsu és mtsai, 1992; Komatsu & Ideura, 1993), a Kanizsa ábrák nagyon hatékony stimulusnak bizonyultak.

A Kanizsa ábrákra szignifikánsan magasabb aktivitást mérhettünk, mint CTR-ra, holott ugyanazon elemekből épültek fel. Ebből arra következtethetünk, hogy a KIC esetében a stimulusnak volt valamilyen többlet tartalma, amit az inducerek által kiváltott illúzió jelenthetett.

A Kanizsa ábrákra adott válaszokból felállíthatunk egy hangolási görbét, mely folyamatos, szignifikáns csökkenést mutat. Ez, függetlenül attól, hogy KIC stimulusok nem rendelkeznek valós kontúrokkal, forma specifikus válasznak felel meg, hisz egy olyan ingersorozat felállítását jelenti, ami egyre jobban megfelel egy sejt ideális ingerének. A CTR esetében az így felállított görbe nem mutat szignifikáns lejtést. Ez a szelektivitás magyarázhatja a formaészlelési invarianciákat (Kovacs és mtsai, 2003; Rolls, 2000; Sály és mtsai, 1993).

Annak ellenére, hogy a Kanizsa illúziók kontúr és felületi illúziót is keltenek, a KIC szelektivitása szignifikáns különbözik mutat SIL és LD stimulusok által kiváltott válaszoktól. Ezt természetesen magyarázhatjuk azzal is, hogy az illuzórikus ábrák sokkal halványabbak, kétértelműek és nehezebben felismerhetőek. A szignifikáns különbség ellenére a KIC válaszok szignifikáns korrelációt mutattak a SIL-re adott válaszokkal. Eszerint az IC-k által határolt formák inkább a felszín észleléséért felelnek, mint a határoló kontúrok felismeréséért. Ezt támasztotta alá egy korábbi tanulmány is eltolt rácsok keltette illúzióval (Sály és mtsai, 2007). A felszín észlelése fontos információt jelenthet tárgyak felismerésénél (főleg egymással kapcsolatban lévő tárgyak esetében) annak meghatározásában, hogy a határoló kontúrok melyik tárgyhoz tartoznak.

A latenciaeredmények szerint a válaszlatencia Kanizsa ábrák esetében minden esetben szignifikánsan hosszabb volt, mint a valódi kontúrokkal rendelkező ábrák esetében (LD és SZIL). Ez az eredmény párhuzamban van a látókéreg korai szakaszaiban kapott eredményekkel (Ramsden és mtsai, 2001). Ez a KIC számításigényesebb feldolgozására utalhat, arra, hogy az agy a környező ingerek jelenlétéből következteti ki az alakzat jelenlétét.

Hivatkozások

- Baylis, G. C. & Driver, J. (2001). Shape-coding in IT cells generalizes over contrast and mirror reversal, but not figure-ground reversal. *Nature Neuroscience*, 4, 937-942.
- Corney, D. & Lotto, R. B. (2007). What are lightness illusions and why do we see them? *PLoS Computational Biology*, 3, 1790-1800.
- Edwards, R., Xiao, D., Keyser, C., Foldiak, P., & Perrett, D. (2003). Color sensitivity of cells responsive to complex stimuli in the temporal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 90, 1245-1256.
- Ginsburg, A. P. (1975). Is the illusory triangle physical or imaginary? *Nature*, 257, 219-220.
- Hateren JH van, S. M. W. P. (1990). Pattern recognition in bees: orientation discrimination. *Journal of Computational Physiology A* 167, 649-654.
- Komatsu, H. & Ideura, Y. (1993). Relationships between color, shape, and pattern selectivities of neurons in the inferior temporal cortex of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 70, 677-694.

- Komatsu, H., Ideura, Y., Kaji, S., & Yamane, S. (1992). Color selectivity of neurons in the inferior temporal cortex of the awake macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, *12*, 408-424.
- Kovacs, G., Sály, G., Koteles, K., Chadaide, Z., Tompa, T., Vogels, R., & Benedek, G. (2003). Effects of surface cues on macaque inferior temporal cortical responses. *Cerebral Cortex*, *13*, 178-188.
- Lee, T. S. & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *PNAS*, *98*, 1907-1911.
- Legendy, C. R. & Saleman, M. (1985). Bursts and recurrences of bursts in the spike trains of spontaneously active striate cortex neurons. *Journal of Neurophysiology*, *53*, 926-939.
- Merigan, W. H. (1996). Basic visual capacities and shape discrimination after lesions of extrastriate area V4 in macaques. *Vision Neuroscience*, *13*, 51-60.
- Michel W. Eysenck, Mark T. Keane (2003). *Kognitív Pszichológia*, Budapest, Nemzeti Tankönyvkiadó
- Murray, M. M., Wylie, G. R., Higgins, B. A., Javitt, D. C., Schroeder, C. E., & Foxe, J. J. (2002). The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, *22*, 5055-5073.
- Navon, D. (1977). Forest before trees: The precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology*, *9*, 353-383.
- Peterhans, E. von der Heydt R. (1991). Subjective contours--bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends in neurosciences*, *14*, 112-119.
- Ramsden, B. M., Hung, C. P., & Roe, A. W. (2001). Real and illusory contour processing in area V1 of the primate: a cortical balancing act. *Cereb. Cortex* *11*, 648-665.
- Rock, I. & Anson, R. (1979). Illusory contours as the solution to a problem. *Perception*, *8*, 665-681.
- Rolls, E. T. (2000). Functions of the primate temporal lobe cortical visual areas in invariant visual object and face recognition. *Neuron*, *27*, 205-218.
- Sály, G., Chadaide, Z., Tompa, T., Koteles, K., Kovacs, G., & Benedek, G. (2007). Illusory shape representation in the monkey inferior temporal cortex. *European Journal of Neuroscience*, *25*, 2558-2564.
- Sály, G., Koteles, K., Chadaide, Z., Tompa, T., & Benedek, G. (2006). Task-related modulation in the monkey inferotemporal cortex. *Brain Research*, *1121*, 76-82.
- Sály, G., Vogels, R., & Orban, G. A. (1993). Cue-invariant shape selectivity of macaque inferior temporal neurons. *Science*, *260*, 995-997.
- Sheinberg, D. L. & Logothetis, N. K. (2001). Noticing familiar objects in real world scenes: the role of temporal cortical neurons in natural vision. *Journal of Neuroscience*, *21*, 1340-1350.
- Ware, C. K. J. M. (1978). Perception of subjective lines, surfaces, and volumes in 3-dimensional constructions. *Perception*, 111-114.