

dc_268_11

Doktori értekezés

**A makákó majom látórendszerének
elektrofiziológiai vizsgálata**

Sáry Gyula

Szeged

2011.

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék	1
Rövidítések és jelölések.....	3
1. Bevezetés	4
A látópálya anatómiájának rövid áttekintése	4
A vizuális kulcs fogalma	8
Célkitűzések.....	10
2. Kísérleti módszerek	12
Vizuális stimulusok	13
Műtéti eljárások	13
Az állatok betanítása.....	15
Elektrofiziológia.....	16
Statisztika.....	16
Válaszkészségi index (RI)	16
Alakszelektivitás.....	17
Latencia-meghatározás.....	17
Poisson aktivitásmintázat analízis	17
Clusteranalízis.....	18
Faktoranalízis	18
A stimulusok fizikai paramétereinek meghatározása	19
„Sparseness index”, szelektivitás	19
Szelektivitási index	20
Modulációs index	20
Szövevény	21
3. Eredmények	23
3.1 Szemmozgáshoz társult moduláció a corpus geniculatum lateraleban	23
3.2 Feladatfüggő moduláció a corpus geniculatum lateraleban.....	34
3.3 A vizuális stimulus redukciója és ennek hatása az IT sejtek aktivitására	40
3.4 A színek eltávolításának hatása az IT sejtek működésére.....	49
3.5 Az ingerkomplexitás és a neuronális aktivitás kapcsolata az inferotemporalis kéregben	54
3.6 Az IT sejtek kódolják az illuzorikus kontúrokat 1.	63
3.7 Az IT sejtek kódolják az illuzorikus kontúrokat 2.	71
3.8 Feladatfüggő moduláció az inferotemporalis sejtek aktivitásában 1.....	79
3.9 Feladatfüggő moduláció az inferotemporalis sejtek aktivitásában 2.....	86
4. Általános diszkusszió	92
4.1 Moduláció a CGL-ben	92
4.2 Moduláció a ventrális látópályában	93
4.3 Stimuluskódolás a majom inferotemporalis kérgében	95
<i>A szinkronizálás szerepe</i>	98
<i>Mi a válasz?</i>	99
<i>Norma (az átlagos) alapú kódolás</i>	99

dc_268_11

4.4 IT sejtek és unimodalitás.....	103
4.5 Tükrözi-e az IT sejtek aktivitása a percepció jelenségeket?	103
5. Köszönetnyilvánítás.....	106

Rövidítések és jelölések

- BW:** standard, 20 tagból álló, szürkeárnyaltos (akromatikus) stimuluskészlet
- COL:** standard, 20 tagból álló, színes stimuluskészlet
- CGL:** corpus geniculatum laterale
- CS:** colliculus superior
- FELISM:** stimulusfelismerési feladat
- FIX:** fixációs feladat
- FP:** fixációs pont
- FST:** a sulcus temporalis superior fundusában található vizuális area
- GS:** geometriai stimulus
- IC:** illuzorikus kontúr/kontúrok
- IT:** inferotemporális, inferotemporális kéreg
- ISI:** interstimulus intervallum
- ITI:** intertrial interval (az ismétlések közti idő)
- KIC:** Kanizsa típusú illuzorikus kontúr/kontúrok
- KIN:** mozgáskülönbségen alapuló stimulus
- LUM:** luminanciakülönbségen alapuló minta (pl. fehér alapon fekete négyzet)
- LFP:** local field potential, mezőpotenciál
- MST:** area temporalis media superior
- MT:** area temporalis media
- NTR:** nucleus reticularis thalami
- OEI:** order effect index (sorrendiségi index)
- PSTH:** peristimulus time histogram (a sejtaktivitás időbeli lefutását mutató ábra)
- RS:** valós tárgy képe
- RC:** valódi kontúr
- RI:** reszponzivitási/válaszkésztségi index
- RF:** receptive field, receptív mező
- SD:** standard deviáció
- SE:** standard error, az átlag szórása
- SI:** szelektivitási index
- SIL:** sziluett
- STP:** temporalis polysensoros area
- TEa:** az inferotemporális kéreg elülső része
- TEO:** az inferotemporális kéreg hátsó része
- TEX:** textúrakülönbségen alapuló minta
- V1:** area striata (primaer látókéreg)
- V2:** másodlagos látókéreg
- V4:** negyedleges látókéreg

1. Bevezetés

"A látás annyira magától értetődő, hogy a vele kapcsolatos furcsaságok fel sem tűnnek. Szemünkben kicsi, torzult, fejjel lefele álló képek keletkeznek, de környezetünkben különálló tárgyakat látunk. A retina ingerlési mintázatából állítjuk elő a környező tárgyi világot, és ez nem más, mint csoda."
R.L. Gregory

A világról szerzett legtöbb benyomásunk és emlékünkhöz a látáson alapul. Számunkra ez olyan hétköznapi folyamat, hogy ritkán vagyunk tudatában bonyolultságának. Hogyan látjuk az alakokat, miként érzékeljük a mozgást, hogyan különböztetjük meg a színeket? Egy arc, vagy egy tájkép szemlélése közben az alakok, mozgás, térbeliség és színek felismeréséhez agyunk olyan műveleteket végez, amelyek messze meghaladják egy logikai feladvány megfejtéséhez vagy sakkozáshoz szükséges bonyolultságot.

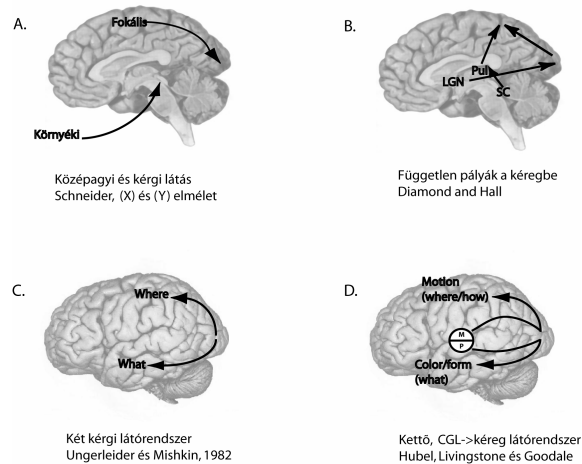
A látórendszert gyakran hasonlítják fényképezőgéphez: a szem törőközegei és a gép lencséje is fordított képet hoz létre. A hasonlóság ezzel véget is ér, mert a látórendszer a környező világról háromdimenziós képet alkot, amely különbözik attól, mint ami a retinára vetül. Az analógia nem veszi figyelembe az idegrendszer kognitív funkcióit sem: egy tárgyat a legváltozatosabb körülmények között is ugyanolyannak látunk, annak ellenére, hogy a retinára vetülő kép szélsőséges határok között változhat. Mozdulás közben, vagy a fényviszonyok változásával megváltozik a tárgyról retinára vetülő kép nagysága, megvilágítása, alakja és a retinára vetülés helye is, mégis, többnyire nem érzékeljük a tárgy változását. Az a képességünk, hogy a tárgyakat állandó formájúnak és állandó színűnek látjuk, az a tulajdonság, ami a látórendszert igazán érdekessé teszi. Látórendszerünk a fényképezőgéppel ellentétben nem passzívan rögzíti a külvilágot, hanem a retinára vetülő és folyamatosan változó fény-árnyék mintázatból stabil, koherens, háromdimenziós világot alkot.

A látópálya anatómiájának rövid áttekintése

A látás kétfázisú folyamat. Elsőként a corneán belépő fénysugarak a retinára vetülnek, majd a csapok és pálcikák elektromos jelekké alakítják őket. A retina ganglionsejtjeiből eredő, annak kimenetét képező rostok egy része a corpus geniculatum laterale (CGL) megkerülésével halad a colliculus superior (CS) felé, ahonnan a pulvinaron keresztül a parietalis kéreg hátsó részéhez tart. A retinális ganglionsejtek nyúlványainak 90%-a kerül a CGL M(magno), P(arvo) és K(onio) rétegeibe, itt átkapcsolódik és a primaer látókéreg (V1) felé halad tovább. A CGL struktúrája a vizuális információ szegregációját szolgálja, és szép példája a szenzoros rendszerek párhuzamos szerveződésének (Casagrande & Norton, 1991). Az egyes rétegekben nem csak a retinából érkező rosttípusok különülnek el, hanem a két szemből jövő, illetve a retina temporalis és nasalis feléből érkező rostok is (Shapley, 1990). Mindkét CGL az ellenoldali látótérből érkező

információt kapja, az átkapcsolás retinotopikus. A CGL sejtjei a vizuális inger különböző aspektusaira érzékenyek: az M sejtek a stimulus mozgásának kezdeti analízisét végzik, a P sejtek a finom részletekre és színekre érzékenyek, a K sejtek pedig valószínűleg a szemmozgásokról közvetítenek információt. A CGL receptív mezőinek (RF) szerveződése és nagysága hasonlít a retinában találtakhoz, az optimális inger kisméretű ($< 1^\circ$), stacionárius, vagy lassan mozgó fényfolt (Wiesel & Hubel, 1966). Annak ellenére, hogy viszonylag sok adat áll róla rendelkezésre (Casagrande *et al.*, 2005a), a CGL funkcionális szerepe ellentmondásos. A látási hierarchia alsó szintjének tekinthető, amelynek az lenne a feladata, hogy a retinából érkező jeleket hűen közvetítse a primaer látókéregbe. A retinából származó információ 30%-a azonban sohasem éri el a primaer látókérget, és a CGL sokkal több bemenő rostot fogad, mint amennyit a primaer látókéreghez küld. A CGL-hez futó pályák a retinán kívül számos kérgi és subcorticalis struktúrából erednek és ez arra utal, hogy a CGL valamilyen visszacsatoláson alapuló szabályozásban vehet részt. Valószínű ezért, hogy az extraretinális jelek, szemmozgások és a stimulusok biológiai jelentősége a CGL-ben módosítani képesek a V1-hez tartó információt. A V1-ben nem ér véget a látópálya. Azok közül a corticalis régiók közül, amelyeket régebben asszociációs területként tartottak számon, sokról kiderült, hogy részt vesznek a vizuális információ feldolgozásában. Felleman és van Essen a főemlős agykéregben 32 vizuálisan aktív területet sorol fel, amelyeket több mint 300 kapcsolat köt össze (Felleman & van Essen, 1991). E területek többsége, úgy tűnik, két nagy pályarendszerre fűzhető: a primaer látókéregből két, anatómiailag és funkcionálisan többé-kevésbé különvált pályarendszer indul ki. Az egyik pályát anatómiai elhelyezkedése miatt ventralis (bemenete főleg a retina P ganglionsejtjeiből ered), vagy funkcionálisan „szín és forma pályának”, illetve „Mi?” pályának nevezik. A dorsalis rendszer (bemenete főleg a retina M sejtjeiből jön) a „mozgáspálya”, vagy „Hol?” pálya nevet kapta (Ungerleider & Mishkin, 1982).

Hasonló felosztást alkalmazott Goodale és Milner, akik szerint a látópálya fejlődéstanilag két részre osztható, és ősi részének sajátosságai lényegesen különböznek a viszonylag újétól (Goodale & Milner, 1992). Értelmezésükben a dorsalis pálya a visuo-motoros feladatokra, míg a ventralis pálya elsősorban a visuo-perceptualis feladatokra specializálódott. Előbbi biztosítja a motoros funkciók kontrollját, valamint az ősi, subcorticalis visuo-motoros részek feletti hatékony ellenőrzést. Utóbbi a külvilágnak a kognitív működésekhez elengedhetetlen gazdag és részletdús reprezentációját biztosítja, ami pl. a tárgyak felismeréséhez és azonosításához szükséges. Az első, az ősi, a dorsalis pályarendszer a V1-ből kiindulva a secundaer látókérgen (V2) keresztül az area temporalis media (MT) felé, az area temporalis media superiorba (MST), majd az area 7a-ba projiciál. A második (ventralis) pályarendszer a V1-et elhagyva a V2-be, majd a V4-be és végül az inferotemporalis (IT) kéregbe küld rostokat.



1.1 ábra

A párhuzamos látópálya koncepciója. Az ábrák négy különböző elképzelést mutatnak. A C és D ábra mutatja a pillanatnyilag leginkább elfogadott modelleket, amelyek a V1-ből kiindulva két pályarendszerre fűzik fel a vizuális feldolgozásban szereplő kérgi területeket.

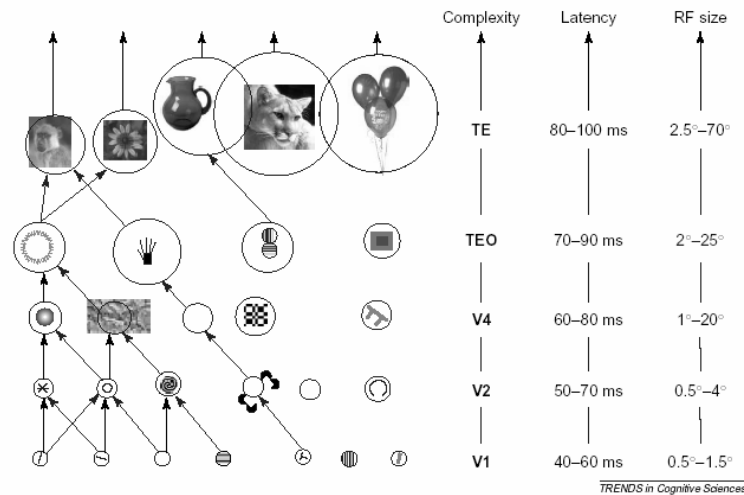
A két rendszer időbeli működésében is jelentős különbség van: a dorsalis rendszer működéséhez szükséges térbeli koordinátákat a mozgások megkezdése előtt, vagyis „real time” kell kiszámítani. Ennek óriási előnye az, hogy sem a mozgás koordinátáit, sem a motoros programot nem kell a memóriában tárolni. A ventralis rendszer ezzel szemben hosszabb időskálán működik, hiszen a tárgyfelismerés nem lenne lehetséges anélkül, hogy a tárggyal való korábbi találkozások emlékét memóriánkban meg ne őriznénk (Goodale *et al.*, 2005). A két pálya elkülönülése korántsem teljes, anatómiai és funkcionális kapcsolatban állnak egymással (Merigan & Maunsell, 1993; Goodale *et al.*, 2005). A két látópálya-koncepció azonban nemcsak abban segített, hogy a korábbi tanulmányok adatait rendszerezék, de egy sor kísérletet is inspirált, amelyek alapfeltevése a két pálya közti munkamegosztás volt.

Az inferotemporalis kéreg (IT) a ventralis pálya utolsó unimodális területe (Desimone & Gross, 1979). Az ide futó rostok főleg a P pályából származnak, de bemenetet kap a temporalis polysensoros areából (STP) és indirekt módon, az IT hátsó részén (TEO) keresztül, az MST-ből és sulcus temporalis superior fundusából (FST)-ből is (Seltzer & Pandya, 1978). Utóbbi kettő már az M pályarendszer tagja. Az IT-t elhagyó rostok a parahippocampalis kéregbe, a perirhinalis kéregbe, az entorhinalis kéregbe, a hippocampusba és az amygdalába tartanak.

Bár minden területnek vannak sajátos vonásai, a ventralis pályán belül megfigyelhetők bizonyos tendenciák (1.2 ábra). Ezek áttekintése megkönnyíti az IT funkcionális szerveződésének megértését. Az IT vizuális információja a V1-ből származik (Gross, 1991). A V1-ből indulva folyamatosan nő a receptív mezők nagysága. Míg a V1-ben a legkisebbek alig érik el a $0,5^\circ$ -ot, az IT-ben akár 70° átmérőjűek is lehetnek és a verticalis meridiánon átnyúlva mindkét látótérre kiterjedő, binocularis receptív mezővel bírnak. A primær látókéreg optimális stimulusai orientált vonalak. Az IT felé haladva viszont a hatékony stimulus egyre bonyolultabbá válik, és végül a komplex, színes vizuális ingerek lesznek azok, amelyek az IT sejtjeit leginkább aktiválni képesek (Tanaka, 1992). A cortico-corticalis összeköttetések elveszítik szigorú topográfiájukat, és a V2-

höz, vagy V4-hez képest a subcorticalis kapcsolatok egyre diffúzabbak lesznek. Másfelől a két féltekén az azonos területeket összekötő callosalis rostok egyre dúsabbá válnak. Ez összevág az ipsilateralis látótér megnövekedett reprezentációjával. Végül soron az IT-ben nagy binocularis receptív mezővel bíró neuronok találhatóak, amelyek kevésbé érzékenyek a vizuális ingerek térbeli pozíciójára, vagyis a stimulusok a retinális helyzettől függetlenül képesek kiváltani választ a sejtekből. A fentiek alkalmassá teszik az IT kéreg az alak és formálátásban betöltött szerepére. Alak- és tárgylátásunk nagyon megbízható folyamat: a tárgyakat színesben, fekete-fehérben, kicsiben és nagyban, kétdimenziós képen is felismerjük, még akkor is, ha a felszíni információ hiányos (sziluett, rajzok), vagy a tárgy egyes részeit valami eltakarja. Ezt a jelenséget percepció állandóságnak hívjuk. Ehhez az IT kéreg épsége szükséges, ugyanis az IT kéreg kétoldali eltávolítása állatkísérletekben alak- és tárgfelismerési zavarokat okoz (Dean, 1976). Az IT kéreg tárgfelismerésben betöltött szerepe azon alapul, hogy sejtjei szelektíven válaszolnak különböző képi ingerekre. Ez azt jelenti, hogy adott stimuluskészletből a sejtek egyesekre jelentősen nagyobb válasszal reagálnak, mint másokra. Ezt a szelektivitást kevésbé befolyásolja a stimulusok nagyságának, retinális helyzetének, kontrasztjának változtatása. A tárgyat a környezetétől elválasztó fizikai paramétert (szín, kontraszt, mozgás, mintázat) vizuális kulcsnak hívjuk (ld. alább). Az IT kérgi sejtek megtartják szelektivitásukat akkor is, ha a vizuális kulcs változik (Sary *et al.*, 1993). A jelenséget invarianciának nevezzük, és invariáns alakszelektivitásról beszélünk. Az inferotemporalis kérgi sejtek szelektivitása és a szelektivitás viszonylagos érzéketlensége a stimulus és a vizuális kulcs módosításaival szemben olyan tulajdonság, amely alapját képezheti a hétköznapi tapasztalt percepció állandóságnak, invariáns alakfelismerésnek.

Környezetünk tárgyait csak akkor látjuk, ha azok a háttértől elválnak. Ezért érdekes megtudni, miként kódolja az IT kéreg a látási hierarchia csúcsán azokat az éleket és határvonalakat, színeket és felszíni információkat, amelyek hozzájárulnak környezetünk dolgainak felismeréséhez. Az itt elhelyezkedő sejteknek aktivitásukban egyrészt tükrözniük kell a vizuális környezet fizikai tulajdonságait másrészt a figyelem, a memória, a feladatban betöltött fontosság itt még megváltoztathatja a sejtek reagálását a látott stimulusokra.



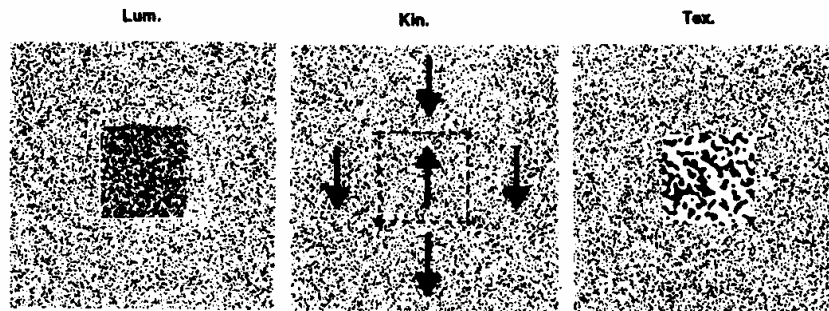
1.2 ábra

A ventralis pálya sémás ábrázolása a V1-től az IT kéreg elülső részéig (TE). A vizuális inger komplex és invariáns képviselte lépésenként épül fel az alacsonyabb szintekről jövő információk integrálása révén. Az áttekinthetőség kedvéért az ábráról hiányoznak a horizontális és feed back kapcsolatok. A receptív mezők növekedését körök mutatják, bennük az adott terület hatásos ingereinek sémás ábrázolásával. Az egyes szintek mellett az irodalomból származó átlagos latenciaértékek láthatók. Anatómiai és funkcionális jellegzetességei alapján a TE terület még tovább osztható, ami a ventralis pályában lehetséges alpályákra utal (Rousselet *et al.*, 2004).

A vizuális kulcs fogalma

A dolgokat, tárgyakat, azok éleit és határoló vonalait csak akkor ismerjük fel, ha a környezettől elkülönülnek. Ha egy objektum mozdulatlan, és színe, távolsága, és/vagy mintázata megegyezik a környezetével, akkor láthatatlan. Nem látjuk a mozdulatlan mezei nyulat, vagy az álcahalóval fedett katonai objektumokat. Az a bizonyos paraméter, amelyben a dolgok környezetüktől a látás szempontjából különböznek, az ún. „vizuális kulcs” (1.3 ábra). Talán a leggyakoribb, hogy luminanciájában különbözik valami a háttértől: a visszavert fény mennyisége eltérő, pl. fekete betűk egy fehér papírlapon; ebben az esetben luminanciakontrasztról beszélünk. A színkontraszt esetében a háttérből és az objektumról visszavert fény hullámhosszában van eltérés, és lehetővé teszi, hogy színes neonfényeket, mozit, vagy festményeket lássunk. A mélységi kontraszt, tehát a háttér és tárgy szemléltetői való különböző távolsága szintén hatásos kulcs. A textúrakontraszt alapját (akár azonos luminancia és szín mellett is) a finom felszíni különbségek képezik, és segítségével lehet pl. az azonos színű, de különböző anyagú kelméket elkülöníteni. Néha a tárgyat és a háttérrel csak látszólagos, virtuális kontúr különíti el egymástól, mint pl. a Kanizsa háromszög esetén (1.4 ábra).

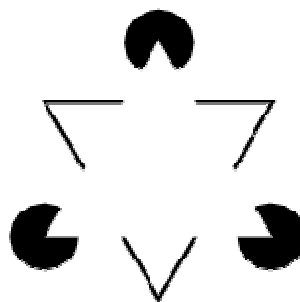
Ha a tárgy és a háttér fizikai paraméterei megegyeznek és a tárgy mozdulatlan, akkor az alakzat láthatatlan. Még ezek a tárgyak is láthatóvá válnak azonban, ha mozgásban vannak (Helmholtz, 1866), mert határvonalaikon a mozgás irányában, vagy sebességében jelenlevő különbségek miatt virtuális kontúrok alakulnak ki (1.3 ábra). A futó nyúl, vagy a mozgásban levő katonai terepjáró jól látszik.



1.3 ábra

Példa a különböző vizuális kulcsokra. Felső sor: egy négyzetet létre lehet hozni úgy, hogy a háttér és az alakzat luminanciája különbözik (Lum.); úgy is, hogy a háttér és az alakzat képpontjai ellentétes irányba mozognak (Kin.); és úgy is, hogy a háttér és az alakzat képpontjainak nagysága eltérő (Tex.). Kin. esetében a nyilak a mozgás irányát jelzik, a szaggatott vonalak pedig azokat a határvonalakat, amelyek csak addig látszanak, míg a képpontok mozognak. Az ábra érzékelteti azt is, mennyire különbözik az alakzatok „láthatósága” (az angol irodalomban: saliency).

A hétköznapok során a vizuális kulcsok többnyire egymással kombinálva jelennek meg, de laboratóriumi körülmények között izoláltan is előállíthatók, kombinálhatók és manipulálhatók, hogy a határvonalak „láthatóságához” való hozzájárulásukat vizsgálni és mérni lehessen (Sary *et al.*, 1994). Ennek egyik lehetséges módja az, hogy pl. egy komputer képernyőjén megjelenítünk egy alakzatot, majd változtatjuk az azt leíró vizuális kulcsot. Ily módon összehasonlíthatók a viselkedési hatások, vagy, mint saját kísérleteinkben is, megvizsgálhatjuk, miként reagálnak a látópálya sejtjei a stimulus paramétereinek változtatásaira (Sary *et al.*, 1995). Hasznos továbbá, hogy a kulcsokat létrehozó tényezők viszonylag könnyen mérhetők és parametrizálhatók - vagyis jól kontrollálhatók.



1.4 ábra

Vizuális kulcs: illuzórikus kontúr. A Kanizsa-háromszögben úgy tűnik, hogy a közepén elhelyezkedő alapján álló háromszögnek jól definiált oldalai vannak (Kanizsa, 1976). A megfigyelők úgy érzékelik, hogy a kontúrok folytatódnak a sarkokon levő fekete körcikkelyeken (inducerek) túl is, sőt, a háromszög világosabb, mint környezete, és úgy látszik, mintha egy áttetsző alakzat (a háromszög) lebegne a háttérre adó ábra felett.

Célkitűzések

Az értekezés alapját képező kísérletek két csoportba oszthatók, anatómiai szempontból két területet foglaltak magukba: a corpus geniculatum lateralét (CGL) és az IT kéregt a majomban. Mi indokolja e két, anatómiailag és funkcionálisan is oly különböző terület kutatását?

- A látórendszer megismerésekor hasznos munkahipotézisnek bizonyult a lineáris, hierarchikusan egymásra épülő, elkülönült állomásokkal feldolgozó apparátus elképzelése, amelynek kezdetén a CGL, (egyik) végén pedig az IT kéreg áll. Hipotézisekhez és ezeket igazoló kísérletekhez vezetett, és ezek ellenőrzése olyan fontos sejt szintű tulajdonságokat tárt fel, amelyek a központi látórendszer érthető képéhez vezettek.
- A kísérleti adatok tömege és a rendelkezésre álló eszközök egyre kifinomultabbak voltak ugyanakkor mára világossá tette, hogy a lineáris kép csak korlátozottan érvényes. A központi idegrendszer új, dinamikus képébe a látórendszerrel is új elképzelés illik. Ebben az információ útja a rendszerben nem egyirányú, fontos szerepe van a mindenkori belső állapotoknak, a magasabbrendű területek már az ingerfeldolgozás legelején érvényesíthetik befolyásukat és megvalósítanak egy alapvető funkciót: az agy feladata végső soron nem pusztán a percepció, hanem a környezeti ingerekre való megfelelő reakció.
- Ha ennek a működésnek a nyomait akarjuk kimutatni, akkor az eddig "legmagasabb szintűnek" (IT kéreg) és "legalacsonyabb szintűnek" (CGL) tekintett központi idegrendszeri területeken vizsgálódhatunk. Így kimutathatóvá válik, hogy vannak-e magas szintű jelenségnyomok az alacsonyabb területeken, és hogyan illeszkednek a magasabb területek az alacsony szintű feldolgozási folyamatokba olyan esetekben, mint pl. az illuzórikus kontúrok feldolgozása, mikor nyilvánvalóak a magasabb területekről érkező feed back hatások. Választ kaphatunk arra is, hogy mi lehet az alapja a két feldolgozási szint látszólagos elszakadásának, mikor a stimulus fizikai paramétereitől alacsony szinten (CGL, V1) nagyban független reprezentáció jön létre (IT kéreg).

Kísérleteinket éber, vizuális feladatokra betanított majmokon végeztük. A feladatok végrehajtása közben az állatok látórendszeréből, a CGL-ből és az IT kéregből vezettünk el extracelluláris egység aktivitást. Vizsgálatainkban az alábbi kérdésekre kívántunk választ kapni.

1. Szemmozgások közben a vizuális percepció gátolt, szupresszió alá kerül. Nem ismert, hogy a gátlás az agy, illetve a látórendszer melyik részén érvényesül, és milyen információt érint. Kísérletünkben a szemmozgásokkal kapcsolatos, ún. perisaccadicus modulációt elemeztük a CGL sejtjein, és azt vizsgáltuk, hogy befolyásolja-e a szemmozgás a CGL neuronjainak működését.
2. A CGL egyik feladata az, hogy a retinából származó jeleket hűen továbbítsa a primer látókéregbe. Kiterjedt kapcsolatrendszere azonban lehetővé teszi, hogy modulálja a

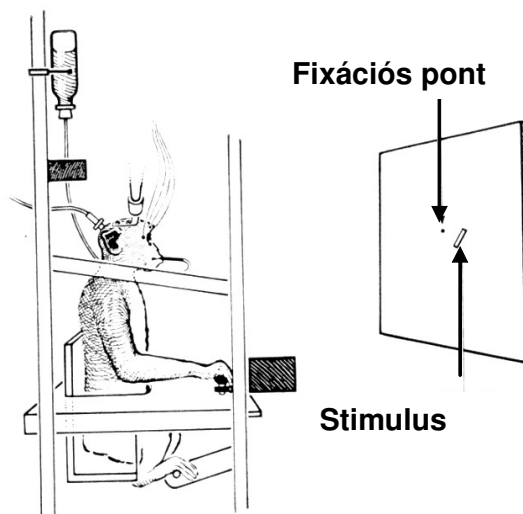
retinából a primaer látókéregbe tartó jelfolyamot. Feltehető ezért, hogy éber majomban a CGL sejtjeinek aktivitását nem csak a képi inger befolyásolja, hanem az a feladat is, amelyet azokkal végezni kell. Megvizsgáltuk, hogy a CGL sejtek tüzelési aktivitását a stimulus jellegzetességein kívül befolyásolja-e, ha a stimulus része a feladatnak?

3. Alak- és tárgyfelismerésünk egyik feltétele, hogy a látott tárgy valamilyen módon elkülönüljön környezetétől. Minél több paraméterben különbözik valami a háttértől, annál jobban látható, és viszont. Adatokat gyűjtöttünk arra vonatkozóan, hogy miként hat az IT kérgi sejtek aktivitására a stimulusok felszíni információinak redukciója: pl. kivontuk belőlük a színeket, belső vonalakat, az árnyalást, és megfordítottuk a képhez tartozó vonalak kontrasztját.
4. A képi ingert határvonala emeli ki környezetéből. Léteznek olyan kontúrok, amelyek fizikailag nem különböznek a háttértől, ezeket szubjektív, vagy illuzórikus kontúroknak nevezzük. Meg kívántuk vizsgálni, hogy kódolják-e az IT kéreg sejtjei az olyan határvonalakat, amelyek illuzórikus kontúrral különülnek el háttérüktől?
5. Környezetünk tárgyai végtelen változatosságban találhatók körülöttünk. Melyek azok a tulajdonságok, amelyek egy vizuális ingert egyszerűvé, vagy bonyolulttá tesznek? Képesek-e az IT kérgi neuronok tüzelésükkel reprezentálni a különböző bonyolultságú stimulusokat?
6. Az IT kéregnek kódolnia kell a képi ingereket ahhoz, hogy felismerjük őket. Befolyásolja-e a neuronális aktivitás sajátosságait az, ha a képi inger felismerése fontos eleme egy vizuális feladat elvégzésének? Változik-e a neuronok stimulusra adott válasza, ha a feladat végrehajtásához emlékezni kell a stimulusra? Befolyásolja-e a neuronok aktivitását a stimulus biológiai relevanciája?

2. Kísérleti módszerek

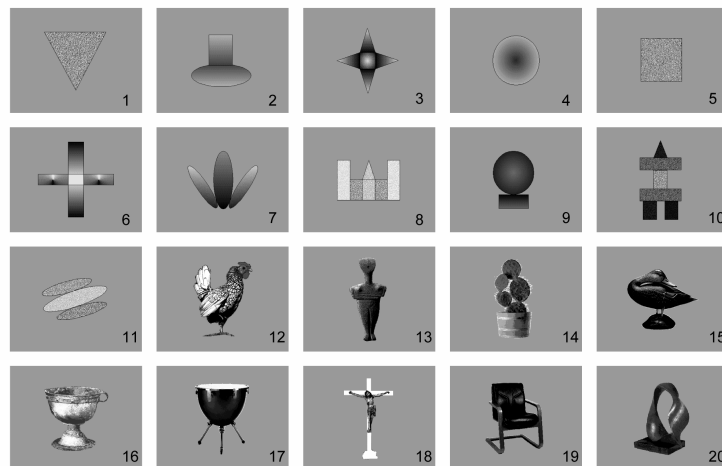
Kísérleteink éber, különféle vizuális feladatokra betanított makákó majmokon (*Macaca mulatta*, *Macaca nemestrina*, *Macaca radiata*) folytak, amelyek a kísérletek idején 5-8 kg testtömegűek voltak (2.1 ábra). A kísérleti procedura megfelelt a National Institute of Health és a Vanderbilt Egyetem (Nashville, TN) ajánlásának, és rendelkezünk a Szegedi Tudományegyetem etikai engedélyével is (I-74-46/2004. MÁB.sz).

Valamennyi kísérletben monitoroztuk az állatok szemmozgásait. A feladat egy fixációs pont (FP) megjelenésével kezdődött. Amennyiben az állat ezt elegendő ideig fixálta, az FP-t egy vizuális stimulus követte. A kísérletekben várt viselkedési válasz minden esetben szemmozgás (vagy annak hiánya) volt, az állatoknak, vagy folyamatosan a FP-t kellett fixálniuk, vagy meghatározott időn belül a vizuális stimulusokat prezentáló képernyő adott pontjaira kellett nézniük (saccadicus szemmozgás). Eközben a temporális lebeny inferotemporalis kérgéből izolált sejtek extracelluláris aktivitását regisztráltuk standard elektrofiziológiai módszerekkel. A sikeresen végrehajtott feladat jutalma néhány csepp víz, vagy gyümölcsle volt. A kísérletek idejét az állatok szabályozták, a jutalom megfelelő adagolásával napi 2-3 órán keresztül tudtuk a sejtek aktivitását regisztrálni.



2.1 ábra

Az éber viselkedő majmot használó kísérlet elrendezése (Wurtz, 1969). Az állat primates székben ül, feje rögzített. A képernyő 57 cm távolságra helyezkedik el, közepén van a fixációs pont. A majom szája előtt a jutalmat adó, gyümölcslel/vízzel töltött csővezeték vége látható. A szemmozgás jelei és a neuronális aktivitás az állat fejére épített korona közvetítésével jutnak a mérőrendszerhez.

Vizuális stimulusok**2.2 ábra**

A kísérletekben használt egyik stimuluskészlet. Ezek az (eredetileg színes) ábrák szolgálták a kísérletek folyamán arra, hogy a regisztrálás során izolálni tudjuk az egyes neuronokat. A szürke háttér, a stimulusok felszíne ($6 \times 5^\circ$) és luminanciája (átlagosan 8 cd/m^2) hasonló volt minden esetben.

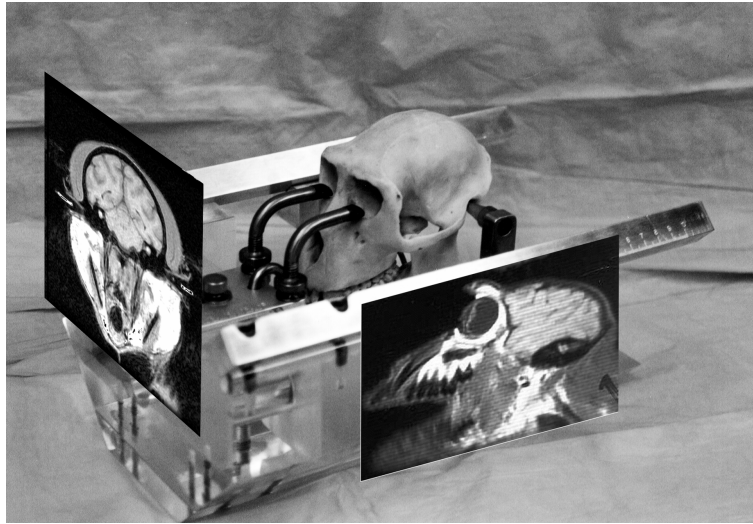
A 20 vizuális inger (2.2 ábra) centrálisan, a FP (átmérő: $0,2^\circ$, luminancia: $5,5 \text{ cd/m}^2$) fixálása közben mutattuk be. A felhasznált stimulusok számát elvi és gyakorlati okok korlátozzák. Elvileg nem lehetséges egy IT sejt optimális ingerének megállapítása a nagyon nagy számú lehetőség miatt, az optimális inger megtalálását pedig technikai szempontból korlátozza az, hogy éber állatban az egyes sejtek megtartásának maximális ideje laboratóriumunkban kb. 50 perc volt. Az egyes esetekben használt speciális stimulusok leírása a megfelelő kísérletek ismertetésénél található. A kísérletekhez Philips Brilliance 17A képernyőt használtunk a kísérleti állattól 57 cm-re (17" képátmérő, 74 Hz frissítési frekvencia, 800×600 pixel felbontás). A CGL kísérletekben használt képernyő egy Sony Multiscan GPS 500 típus volt, 70 Hz frissítési frekvenciával, 640×480 pixel felbontással.

Műtéti eljárások

Valamennyi műtétet intratrachealis narkózisban, aszeptikus körülmények közt végeztük. Az altatást ketamin (Calypsol) injekciójával ($15 \text{ mg/kg im.} + 0,05 \text{ mg/kg atropin}$) indukáltuk, a műtét alatt az állatokat a belélegzett gázba ($\text{N}_2\text{O}:\text{O}_2 = 2:1$) kevert 2% halothannal, ill. $0,5 \text{ mg/kg iv.}$ midazolammal (Dormicum) altattuk. Egy perifériás vénás kanülön keresztül szükség szerint fentanyl ($2-4 \mu\text{/kg}$) is adtunk. Az állatok testhőmérsékletét szabályozott hőmérsékletű fűtőpárna biztosította. Az artériás oxigénsaturációt, a kilélegzett levegő CO_2 szintjét, az altatógáz alveoláris koncentrációját, a rectumban mért testhőmérsékletet és a szívfrekvenciát a műtét alatt monitoroztuk és élettani értékek között tartottuk. A műtétet követő 5 napon

keresztül postoperatív fájdalomcsillapítást (Nalbuphin) és antibiotikus kezelést (Augmentin, 500 mg amoxicillin és 100 mg clavulansav) alkalmaztunk.

A műtét során a koponya tetejére a fej immobilizálását szolgáló fémcsap és egy regisztráló kamra (Narishige) került. A kamra helyét NMR-felvételek (2.3 ábra) és stereotaxiás majomatlasz segítségével (Paxinos *et al.*, 1999) határoztuk meg. Az IT kéreg megközelítéséhez a legtöbb esetben a (hallójáratától számított) A: 17 mm és L: 23 mm volt a megfelelő pozíció.



2.3 ábra

A regisztrálókamra helyének meghatározása. Az ábrán stereotaxiás készülék látható, amelybe egy majomkoponyát (*Macaca mulatta*) fogtunk. A két kép frontális, illetve parasagittalis síkban készített MRI felvétel. A frontális kép a hallójáratok szintjében (0 referencia pont), a sagittalis pedig a laterális 23 mm-nél készült.

A bőr procainos infiltrációját követően a galea aponeurotica eltávolítása után a koponyacsontba traumatológiai csavarokat (Synthes) hajtottunk, majd egy fémcsapot, valamint egy regisztráló kamrát helyeztünk el, a fentieket fogászati cementbe ágyasztuk, majd a bőrlebenyeket visszaöltöttük. A majmok conjunctívája alá vékony, teflon bevonatú dróthurkot helyeztünk a szemmozgások monitorozására (Judge *et al.*, 1980). A cornea limbusának körbemetszése után felpreparáltuk a conjunctivát, és 3 menetes dróthurkot (Ethicon) öltöttünk az ínhártyához. A hurok végeit az orbita laterális szélét megkerülve a fej bőre alatt áthúztuk, és a hozzáferrasztott csatlakozót a koponya tetején fogászati cementtel rögzítettük.

Miután az állat elsajátította a kísérleti feladatot, a regisztráló kamrán belüli csontrészt fogászati fúróval eltávolítottuk. Az így szabaddá váló dura materon keresztül egy vezetőkanülben (G22) bocsátottuk le a regisztráló elektródát, amelyet hidraulikus mikromanipulátor (Narishige) segítségével mozgattunk.

Tapasztalataink szerint a dura mater felszínére hamarosan sarjszövet kúszik, és az állatok nem reagálnak észlelhető módon az elektróda lebocsátására.

Az állatok betanítása

Az állatokat vízmegvonás mellett („controlled water access”) operáns kondicionálással szoktattuk a kísérletek körülményeihez, és tanítottuk meg a feladatokra. Mivel kísérleteinkben kritikus volt, hogy kontrollálni tudjuk a stimulusok retinára vetülésének helyét, minden feladat alapja az volt, hogy az állat megtanulja a képernyőn látható FP fixálását. A betanítás kezdetén az állatot 24 órás vízmegvonás után az elsötétített regisztrálókörbe ültettük, majd az előtte levő képernyőn szabálytalan időközökben felvillantottuk az FP-t, amely piros színű volt. A válasz erre többnyire az volt, hogy az állat saccadicus szemmozgás után rövid ideig fixálta az FP-t. A szemmozgást követő program az FP köré egy virtuális ablakot rajzolt, melynek nagyságát változtatni lehetett. Kezdetben az ablak nagy volt, gyakorlatilag az egész képernyőre kiterjedt, így az állat, valahányszor a képernyőre tekintett, „belenézett” az ablakba, és a program gyümölcslével jutalmazta. Általában 40-60 perc alatt az állat megtanulta, hogy az FP fixálásáért jutalom jár. A virtuális ablak méretének csökkentésével és a jutalom késleltetésével egyre pontosabban fixáltak a majmok, és egyre hosszabb fixációs időt tudtunk elérni; kísérleteink többnyire 0,5°-os pontosságot és 500-1000 ms fixációs időt kívántak meg. A betanításnak ez az időszaka több hétig is eltarthatott.

Azokban a kísérletekben, ahol stimulus fixálása (FIX) volt a cél, a következő feladat az volt, hogy az állat megtanulja, hogy bármi jelenik is meg a képernyőn, a fixációt nem szabad megszakítania. A tréning következő szakaszában viszonylag rövid fixációs idő után az FP mögött homogén, szürke négyzög jelent meg, majd eltűnt, miközben az FP fennmaradt. Az állat akkor kapott jutalmat, ha mindvégig az FP-t fixálta. Ezután a szürke háttérre különböző stimulusokat lehetett felhelyezni, miközben az FP végig látható maradt. A fixációs feladatot az állatok egy-két hónap alatt megtanulták.

A felismerési teszt (FELISM) egy viszonylag egyszerű feladat, ugyanakkor két jelentős előnnyel is jár: biztosítja, hogy a kísérlet alanya *figyelje* a képernyőn felbukkanó ingert, és így a stimulusok manipulálásának hatásai lemérhetők; továbbá lehetővé teszi, hogy megvizsgáljuk, miként változik meg a látópálya neuronjainak aktivitása, ha az állatnak olyan feladatot kell végeznie, ahol a vizuális ingernek biológiai relevanciája is van. A diszkriminációt követelő feladatokban az volt a cél, hogy az állat a tulajdonképpeni kísérlet előtt megtanulja, hogy a stimulusok egy része után a képernyő bal szélé felé, másik része után pedig a jobb szélé felé kell néznie. Hogy a fixációs és diszkriminációs feladatot ne keverjék az állatok, ebben a feladatban az FP színe kék volt. A feladat menete nagyjában hasonlított az előzőekben leírtakhoz, de kezdetben a tanulási fázisban a stimulus eltűnése után a képernyő jobb, vagy bal szélén egy FP jelent meg, annak megfelelően, hogy a stimulus melyik oldalra soroltuk. Az állat többnyire reflexesen az FP-re tekintett. Kezdetben csak néhány stimulus használva viszonylag gyorsan megtanulták, hogy melyik stimulus melyik oldalhoz tartozik. Ha ezután a kép eltűnését követően már a képernyő mindkét szélén megjelent egy-egy FP, akkor a majomnak döntenie kellett, hogy melyik FP-t választja. A jó döntést jutalom követte, a rossz döntést, vagy a fixáció

megszakítását természetesen nem. A stimulusok számát fokozatosan emelve, napi 2,5-3 órát dolgozva, kb. 2 hónap alatt jutottak el az állatok oda, hogy 90% fölött teljesítsenek. E teljesítmény elérése attól is függött, milyen típusú ábrákat használtunk. A színes, valóság-hű stimulusokat (2.2 ábra) gyorsabban tanulták meg az állatok, mint a nonfiguratív ábrákat vagy az illuzórikus kontúrokat.

A kísérleti állatok betanítása időigényes, és mindenek előtt következetességet megkövetelő munka, ráadásul figyelembe kell venni a már megtanult feladatokat is, és ha lehet, egymásra kell építeni őket. Egy-egy állat a feladat bonyolultságától függően 3-6 hónap alatt vált alkalmassá arra, hogy bekerüljön a regisztrációs kísérletekbe. A betanítás befejeztével az állatok heti 5 napon át napi 2-4 órát dolgoztak.

Elektrofiziológia

Kísérleteink adatait extracelluláris egysejtvezetések szolgáltatták. A sejtaktivitást 1-3 MΩ impedanciájú wolframelektrodákkal (FHC) gyűjtöttük. A jeleket erősítettük (FHC), szűrtük (300-3 kHz), és egy erre a célra fejlesztett adatgyűjtő kártya és szoftver (SPS-8701, Real Time Waveform Discriminator System, Malvern, SA, Australia) vagy ablakdiszkriminátor (FHC) közbeiktatása után regisztráltuk. A kísérletek alatt oszcilloszkóp és audiomonitor szolgált a sejtek aktivitásának követésére.

Statisztika

Adatainkat offline dolgoztuk fel. A feldolgozásban általában a nettó sejt válaszokat használtuk, vagyis az alapaktivitás és a stimulus által kiváltott aktivitás különbségét. A statisztikai elemzéshez a Statistica (Statsoft), illetve a MATLAB (Math Works) programcsomagokat használtuk. Az analízisben egy-, illetve kétmintás *t*-próbát, ANOVA-t, cluster- és faktoranalízist, Wilcoxon - féle próbát, a sejt válaszok latenciájának kiszámításához pedig a kumulatív szummáción alapuló módszert, valamint a Poisson aktívás mintázat analízist használtuk. Ahol alkalmazható volt, szignifikáns különbségnek azokat az eseteket tekintettük, ahol a $P < 0,05$ volt.

Válaszkésztségi index (RI)

Ez a dimenzió nélküli mérőszám arra szolgál, hogy adott sejt(ek) esetében mérni lehessen a válaszkésztségi változását különböző, pl. a stimulust érintő változtatások után:

$$RI = R^a - R^b / R^a + R^b,$$

ahol *R* a leghatásosabb ingerre kapott nettó válasz, *a* illetve *b* pedig az egyes kondíciók, pl. színes vagy rajzolt vizuális stimulus stb.

Alakszelektivitás

Az IT sejtek szelektivitásának grafikus megjelenítésére az orientációszelektivitást kifejező, az irodalomban általánosan használt hangolási görbéhez hasonlót szerkesztettünk. Az eljárás lényege az volt, hogy egy kiválasztott vizuális kulcsra (színes ábrák) kapott nettó válaszok alapján sorba rendeztük a stimulusokat, és egy görbét készítettünk, amely a válaszok amplitúdóit tüntette fel a stimulusok függvényében. A stimulusok módosítása után (pl. színek kivonása, belső kontúrok eltörlése) kapott válaszokat ugyanabban a sorrendben vittük fel az ábrára, mint az eredeti stimulusok esetében. Ha a sejtek szelektivitása nem változott, akkor az eredeti stimulusokra kapott görbéhez hasonló lefutású volt a módosított stimulusokra kapott válaszokat feltüntető görbe is. Ha a sejt a módosítás hatására megváltoztatta szelektivitását, a két görbe lefutása már nem volt hasonló; ha a sejt elveszítette szelektivitását, az új görbe a vízszintes tengellyel párhuzamosan futott.

Latencia-meghatározás

A latenciákat több módszerrel határoztuk meg. A leuveni laboratóriumban a kumulatív szummáció módszerét alkalmaztuk (CUSUM, (Ellaway, 1978)). A sejtek alapaktivitásának mérése a stimulus bemutatása előtti 200 ms-ban történt, 20 ms-os ablakokban (bin). A spontán aktivitást a stimulus előtti 10 bin alapján határoztuk meg. A stimulus bemutatását követő minden binben meghatároztuk a spontán tüzelési ráta és az alapaktivitás különbségét. A CUSUM értéke a stimulus óta az aktuális binig eltelt idő különbségeinek összege. A válasz első binjének annak a három binnek az első tagját tekintettük, ahol a CUSUM minden binben emelkedett, és a második binben való emelkedés meghaladta az elsőét. A latenciaértéket a stimulus megjelenése és a középső bin közepe közti idő adja.

Poisson aktivitásmintázat analízis

Alapja az a megfigyelés, hogy a neuronok nyukisülések közti időintervallum (ISI = inter spike interval), illetve az ebből számított tüzelési gyakoriság Poisson - eloszlást követ, és így alkalmas nullhipotézis a neuronális modulációk időpontjának detektálására (Legendy & Salcman, 1985). A módszer meghatározza, hogy mekkora a valószínűsége annak, hogy a tüzelési aktivitás egy bizonyos időtartamon belül véletlenszerű; az egész vizsgált periódusra vonatkoztatott átlagos tüzelési frekvencia alapján összehasonlítja egy időszak kisüléseinek számát azzal a számmal, amit a Poisson - eloszlás jósol. Az algoritmus (Hanes *et al.*, 1995) először meghatározza az átlagos tüzelési rátát az egész vizsgált időtartamra, vagyis attól kezdve, hogy az állat fixálni kezdte a képernyőt, addig, amíg a stimulus el nem tűnt. Ezután a stimulus megjelenését követő időszakban megkeresi az első kisülést, és innen kezdve végighalad a tüzelési sorozaton, míg olyan ISI-t nem talál, amelyből a számított tüzelési frekvencia magasabb, mint az a Poisson - eloszlásból következne. Ez lesz a szignifikáns aktivitásváltozás kezdete. Egy ismétlés alatt természetesen többször is szignifikáns módon megváltozhat az aktivitás, de ez többnyire a stimulus megjelenéséhez vagy eltűnéséhez kapcsolódik. A válaszok latenciájának azt az időpontot vettük, mikor az összes ismétlést figyelembe véve a legnagyobb valószínűséggel változott meg a sejt aktivitása: ismétlésenként, a stimulus bemutatása után az első szignifikáns

aktivitásváltozás kezdetének súlyozott átlaga alapján számoltuk ki. Súlyozásként az adott kisülés utáni kisülések számának reciprokát használtuk.

$$t_{lat} = t_{burst1} - \sum_{i=1}^n \frac{t_i}{N-i}$$

ahol t_{lat} a latencia, t_{burst1} az első aktivitás kezdete, t_i a stimulus megjelenése és a t_{burst1} közti kisülések ideje, n a stimulus megjelenése és t_{burst1} közti kisülések száma, és N a stimulus megjelenése utáni kisülések száma. Adott sejt és adott inger esetében a fenti értékek ismétlések utáni átlagát használtuk. Ez a módszer megbízható és a peristimulus időhisztogramokkal (PSTH) egybevágó eredményt adott.

Clusteranalízis

A clusteranalízist arra használják, hogy az adatokban értelmezhető mintázatot, eloszlást találjanak (Kaufman & Rousseeuw, 1990; Palmer, 1999), és használata a klinikai alkalmazástól (Killian *et al.*, 2000) a neuronális hálózatok analíziséig (Scannell *et al.*, 1999; Laakso & Cotrell, 2000; Li & Roberts, 2001) terjed. Gyakran használják szenzoros rendszerekből származó adatok elemzésére (Hellekant *et al.*, 1997; Scott *et al.*, 1999; Holy *et al.*, 2000), vagy annak meghatározására, hogy az IT kéreg hogyan reprezentálja az alakzatokat (Op *et al.*, 2001b). A clusteranalízis használható arra, hogy az adatokat hasonlóságuk (pl. korreláció, variancia), vagy egymástól való távolságuk alapján csoportokba rendezzük. A hierarchikus cluster módszer kezdetben minden változót egy clusterként kezel. Minden lépés alatt az egymáshoz leginkább hasonló clustereket (változókat) egy csoportba teszi, és a hasonlóságokat újra kiszámítja. A folyamatot a hierarchikus fa vagy dendrogram illusztrálja. A többféle használatos módszer közül a Ward-módszert alkalmaztuk, amely varianciaanalízist használ a clusterek közti távolság kiszámítására, és megkísérli minimalizálni a négyzetek összegét minden két (feltételezetten) elkészíthető cluster esetében. A módszert nagyon hatékonynak tartják, bár hajlamos arra, hogy túl kicsi clustereket hozzon létre. Az adatok távolságát különbözőképpen lehet definiálni, munkánkban az euklidészi távolságokat használtuk.

Faktoranalízis

A faktoranalízis alkalmas sejtek tüzelési mintáinak elemzésére (Fotheringham & Baddeley, 1997). Célja az, hogy a változók közti korrelációkért felelős faktorokat kimutassa. Feltételezi, hogy a változók bivariáns normál eloszlást mutatnak, és a megfigyelések függetlenek egymástól. A normalitásra vonatkozó vizsgálatot követően végeztük el a faktoranalízist, a principális komponens extrakciójának módszerével. Meghatároztuk a faktorok számát azokra az *eigenvalue* értékekre, amelyek értéke 1-nél nagyobb volt.

Sem a cluster-, sem pedig a faktoranalízis nem ad szignifikanciaértékeket, arra azonban jók, hogy a változók közti kapcsolatokat leírják. Ha a különböző módszerek hasonló eredményeket adnak, az az eredmények megbízhatóságát támogatja. Mivel a módszerek elvileg eltérőek, hasonló eredmények esetén a levont konklúziók nagy valószínűséggel helytállóak.

A stimulusok fizikai paramétereinek meghatározása

A laboratóriumunkban használt standard stimuluskészlet egyes tagjai az olyan alapvető paraméterekben, mint a felszín átlagos luminanciája vagy a felszín nagysága, hasonló. Lehetnek azonban „rejtett”, de fizikailag jól megfogható különbségek köztük, amelyek a sejtekre vonatkozó különböző hatékonyságukat magyarázhatják. Ismert pl., hogy egy vizuális stimulus felismerhetőségét a felszínéről érkező információk mennyisége és a belső vonalak mennyisége befolyásolja, segíti (Biederman, 1987). A több belső vonallal bíró bonyolultabb stimulusok felismeréséhez nem kell több idő, mint az egyszerűekhez és az alanyok kevesebb hibát vétének. Hogy a stimulusaink közt jelen levő, az első megközelítésben nem nyilvánvaló különbségeket kit tudjuk mutatni, a következő paramétereket vezettük be: a felszín területe (SA = surface area), a határoló vonal hossza (PL = perimeter line), az összes vonal (kerületi és belső) hossza (AL = all lines), valamint a kerület és a felszín viszonya (PL/SA). Mivel az IT neuronok válasza a stimulusban levő belső vonalak mennyisége is hat (Eskandar *et al.*, 1992), meghatároztuk a belső vonalak sűrűségét is (AL/SA). Humphrey és mtsai. szerint (Humphrey *et al.*, 1994) a természetes tárgyak esetében a színek javítják a felismerést (a mesterségesek esetében nem!) és ezt hétköznapi tapasztalataink is alátámasztják: gondoljunk csak a narancs, paradicsom vagy banán jellegzetes színére. Mivel stimuluskészletünkben mesterséges és természetes tárgyak is vannak, meghatároztuk a színnel kapcsolatos paramétereket és a színátmenetek mennyiségét is. Az egyik módszer esetén a hullámhosszban, a szaturációban és a fényességben mért energiaváltozásokat mértük: elsőként a stimulusokat HSV (Hue, Saturation, Value) képpé alakítottuk, majd a függőleges és a vízszintes tengely mentén meghatároztuk a stimulus szomszédos pixeleinek HSV-értékeit, végül pedig az értékek négyzetösszegét vettük. Stimulusonként három értéket kaptunk, amely azt fejezte ki, hogy mennyi a felszín variabilitása a hullámhossz, a telítettség és a fényesség tartományokban.

Minden stimulusra meghatároztunk egy „színességi indexet” is (Tamura & Tanaka, 2001). Az RGB (Red, Green, Blue) képeken minden egyes pixel három - a piros, a zöld és a kék intenzitásának megfelelő - értéket kapott, majd az értékeket a következő képletbe helyettesítettük:

$$\text{Színesség} = \{\sum \sqrt{(\text{piros-átlag})^2 + (\text{zöld-átlag})^2 + (\text{kék-átlag})^2}\} / M,$$

ahol az *átlag* (piros + zöld + kék)/3, *M* pedig a kép nagysága pixeleken (720*540 felbontásnál). Ez az eljárás egyetlen értéket, a „színességi indexet” eredményezett minden képre.

„Sparseness index”, szelektivitás

Az IT neuronok szelektívek lehetnek a bemutatott vizuális ingerre, vagyis több, hasonló paraméterű, de különböző tartalmú inger közül többnyire van olyan, amelyre nagy

dc_268_11

aktivitásváltozással reagálnak, míg mások csak mérsékelt választ váltanak ki. A szelektivitás mérésére két változót használtunk, a *sparsenesst* (SP) és a *szelektivitási indexet* (SI).

A SP a használt 20 kép és a hatásos stimulusok arányát fejezi ki (Rolls & Tovee, 1995). A „*sparseness*” tulajdonképpen a különböző stimulusokra adott nettó válaszok eloszlásának a „farka” (Treves & Rolls, 1991). Alacsony érték az eloszlás „hosszú farkára” utal: arra, hogy csak néhány olyan stimulus van, amely nagy választ váltott ki. Kiszámítása a következőképpen történik:

$$SP = [\sum_{i=1,n} (R_i/n)]^2 / [\sum_{i=1,n} (R_i^2/n)],$$

ahol R_i az n számú stimulusot tartalmazó készlet i -dik stimulusára adott választ jelenti. Az SP értéke 0 és 1 között változhat, ez utóbbi azt az esetet jelenti, mikor a sejt minden stimulusra jól válaszol. Az SP kiszámításához a negatív nettó válaszokat átalakítottuk oly módon, hogy az abszolút értékben legnagyobb negatív választ egy-egy sejt esetében minden stimulusra kapott válaszhoz hozzáadtuk, így a legkisebb nettó válasz 0 lett.

Szelektivitási index

$$SI = R_{max} - R_{min} / R_{max} + R_{min},$$

ahol R_{max} és R_{min} az adott sejt egy bizonyos stimulusra kapott legnagyobb, legkisebb válaszát jelenti. Minél közelebb van az SI értéke 1-hez, annál nagyobb a legkisebb és a legnagyobb válasz közötti különbség, vagyis annál szelektívebb a sejt.

Modulációs index

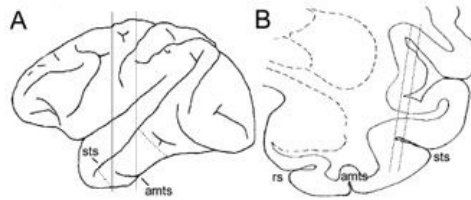
Arra szolgált, hogy segítségével kiszámíthassuk a CGL sejtek aktivitásának változását abban a periódusban, ahol már ismert volt az állat számára az elvégzendő feladat (kulcspériódus) az alapaktivitás százalékában:

$$MI = C/B - 1,$$

ahol C a tüzelési ráta a kulcspériódusban, B pedig az alapaktivitás.

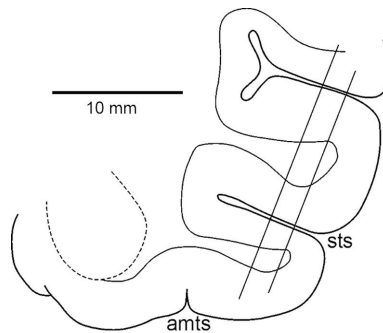
Szövettan

Egyes állatok jelenleg is részt vesznek a kísérletekben. A kísérletek végén a regisztráló kamra egyes koordinátáinak megfelelően egy acéltűvel penetrációkat végeztünk. Barbituráttal végzett túlaltatás után az állatokat 0,1 M foszfátpufferben oldott 0,9%-os sóoldattal, majd 0,1 M foszfátpufferben oldott 4% formaldehid és 0,4% glutáraldehid keverékével perfundáltuk. Az agyat kivettük és egy éjszakára szacharózoldatba tettük. Az agyból 30-50 μ m vastag szeleteket készítettünk, és így azonosítottuk az elektródapenetrációkat. A metszetek szerint az elektródák az STS alsó partján és a TEa areában voltak (2.4 és 2.5 ábra), a külső hallójáratától számított anterior 12 és 17 mm között, illetve áthatoltak a CGL tétegein (2.6 ábra).



2.4 ábra

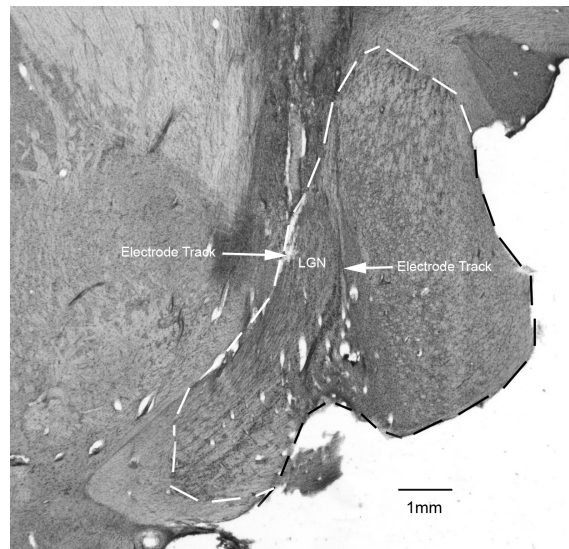
Szövettan, a regisztrációk helye az IT kéregben (Ch majom). **A:** a majomagy felszínének oldalnézete. A regisztrálási helyek a két függőleges vonal közötti területen voltak. **B:** coronalis metszet anterior 17 mm szintjében. A vonalak két rekonstruált elektródapenetrációt mutatnak. A legtöbb neuront a belső (medialis) penetrációtól kifelé (lateralisan) eső területen regisztráltuk. AMTS: sulcus temporalis medius anterior, RS: sulcus rhinalis, STS: sulcus temporalis superior.



2.5 ábra

Szövettan, a regisztrációk helye az IT kéregben (K majom). Részlet a hallójáratától számított anterior 15 mm-nél készített coronalis metszetből. A vonalak rekonstruált elektródapenetrációnak felelnek meg. AMTS: sulcus temporalis medius anterior, STS: sulcus temporalis superior, skála: 10 mm.

dc_268_11



2.6 ábra

Szövetten, a CGL regisztrációk helye (K majom) parasagittalis metszeten. A vonalak a CGL-t zárják közre, a nyilak pedig egy elektródapenetráció helyét jelzik.

3. Eredmények

3.1 Szemmozgáshoz társult moduláció a corpus geniculatum lateraleban

A CGL sejtek aktivitását befolyásolják a szemmozgások: a saccad előtt és alatt a neuronális aktivitás szupressziója, utána pedig facilitáció figyelhető meg.

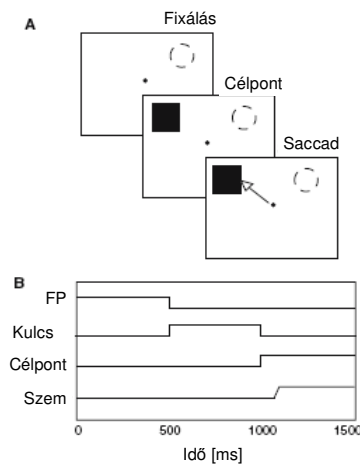
A vizuális percepció folyamatát időről időre megszakítják rövidebb-hosszabb saccadok, amelyek alatt a percepció szünetel. (Ez könnyen ellenőrizhető: a tükörbe nézve sohasem érzékeljük szemünk mozgását, csak azt látjuk, mikor már mozdulatlanul nézünk tükörképünkre.) Az a tény, hogy a látott világ a szemmozgások ellenére stabil, figyelmet érdemel. A gyors, ballisztikus szemmozgások, vagyis saccadok több problémát is jelentenek: a környezet gyors pásztázása miatt elmosódik a látott kép, ugyanakor a látórendszer feladata az, hogy a sok, pillanatfelvételhez hasonló képből koherenes, mozdulatlanak tűnő, stabil képet állítson elő. Számos tanulmány kimutatta, hogy a vizuális információ (egy része) szupresszió alá kerül a saccadok alatt (review: (Volkman, 1986)). Továbbra sem világos azonban, hogy ez az elnyomás az agy, illetve a látórendszer melyik részén érvényesül, milyen információt érint (Castet *et al.*, 2002; Thilo *et al.*, 2004) és nem tudni, hogy az egyes rövid nyugalmi szakaszok alatt felvett vizuális információt hogy kapcsoljuk össze egymással (Khayat *et al.*, 2004). Ismeretesek olyan adatok, miszerint a CGL működése macskában és primatesben is módosul a saccadok alatt (Jeannerod & Putkonen, 1971; Bartlett *et al.*, 1976; Lee & Malpeli, 1998; Ramcharan *et al.*, 2001; Reppas *et al.*, 2002). Az eredmények meglehetősen sokfélék: vannak akik csekély modulációt találtak (Buttner & Fuchs, 1973) van aki szerint a hatás csak egy sejt típuson -a magnocelluláris sejteken- érvényesül (Ramcharan *et al.*, 2001) és van aki szerint a különféle CGL sejt típusokon különféle moduláló hatások érvényesülnek (Lee & Malpeli, 1998; Reppas *et al.*, 2002). A különbségek magyarázhatók a felhasznált speciesekkel, a kísérleti módszerekkel és a kérdéssel feltevéssel is.

Munkánkban a kísérleti állatok kétféle saccadot végeztek: vagy egy, a RF-n kívül eső célpontra kellett irányított saccadot végezniük, vagy teljes sötétségben szabadon tekingethettek. Feltevésünk az volt, hogy a perisaccadicus moduláció eredete a motoros terv efferens másolata. Nem függ sem a vizuális stimulus jelenlététől, sem pedig a szemmozgásokat közvetlenül ellenőrző corolláris kisülésektől, egyetlen célt szolgál: optimalizálja a hozzáférhető információt mikor a szem új helyzetben áll meg, úgy, hogy a mozgás megkezdése előtt már elnyomja a jeleket, és facilitálja őket, mihelyt a szem megállapodik egy új, stabil célpontra. A CGL aktivitásának összehasonlítása vizuális célpont jelenlétében és anélkül - de úgy hogy az RF-et nem ingereljük - több okból is szerencsés: mivel a CGL RF-jei nagyon kicsik (általában 1° körüli átmérőjűek), igen nehéz a szemmozgások és az RF stimulálásának hatását különválasztani. Másrészt, a spontán és a vizuálisan irányított saccadok összehasonlítása segíthet eldönteni,

hogy a saccadok alatti moduláció általános jelenség, tehát *minden* saccadra igaz-e, vagy pedig feed forward (retinális) ingerlés szükséges hozzá, és csak képi ingerek mellett jönnek létre. A kérdések megválaszolására egy, az eddigiéknél érzékenyebb módszert (a Poisson aktivitásmintázat analízis) használtunk.

Vizuálisan irányított saccadok

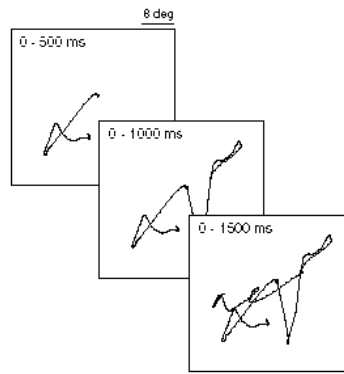
Az állatokat a következő feladatra tanítottuk be. Sötét helyiségben ülve, az előttük 57 cm-re elhelyezett monitoron egy kezdetben fehér színű, egy pixel nagyságú FP jelent meg. A fixációs szakasz ($500 \text{ ms} \pm 30\%$) után a FP színe zöldre váltott, ez volt a „viselkedési kulcs periódus” ($500 \text{ ms} \pm 30\%$). Az FP színe alapján tudta a kísérleti állat, hogy ennek a szakasznak a végén egy stimulus jelenik meg a képernyőn, amire rá kell néznie (saccadikus szemmozgás, 3.1.1 ábra).



3.1.1 ábra

A vizuális irányított saccad feladat. **A:** felülről lefele és jobbra mozogva az időben előre haladunk. A feladat a fixálással kezdődik, a képernyőt képviselő négyzet közepén látható a FP. A szaggatott kör a korábban feltérképezett RF-t jelzi. A célinger (Célpont) a RF-en kívül jelenik meg, és az állat vizuálisan irányított saccadot végez, majd jutalmat kap. **B:** az alsó panel a feladat időviszonyait mutatja be.

Hogy elkerüljük az RF közvetlen ingerlését, a célinger mindig az RF-hez képest szimmetrikusan, a kontralaterális látótérben jelent meg. Az állatok akkor kaptak jutalmat, ha a cél felbukkanását követően 250 ms-on belül a célra néztek, és azt legalább $500 \text{ ms} \pm 30\%$ -ig fixálták. A fixáció időtartama, a fixációs szakasz hossza és a célinger expozíciós ideje véletlenszerűen változott, hogy a majom ne tudja előre kiszámítani a feladat eseményeit. A fixáció megszakítása, túl késői saccad, vagy rossz irány az ismétlés abortálását eredményezte, az állat nem kapott jutalmat és a feladat adatait az analízisben sem használtuk fel. A feladatokat 20-as blokkokban kapták az állatok.



3.1.2 ábra

Spontán saccadok sötétben. Az egyes panelek az állat tekintete által bejárt utat mutatják 500 ms hosszú időszakok alatt.

Spontán saccadok

A CGL aktivitását folyamatosan regisztráltuk, miközben az állatok teljes sötétben szabadon mozgathatták szemüket, legalább 200 s hosszan (3.1.2 ábra). A majmok a szakaszok végén jutalmat kaptak, de csak azután, hogy az adatokat rögzítettük. A jutalmat igyekeztünk a szemmozgásoktól és minden más viselkedéstől függetleníteni.

Saccad detektálás

A következő kritériumokat vettük figyelembe: legalább 8 ms monoton szemmozgás, legalább 40°/s sebességgel. A saccad elejeként az 1. ms-ot vettük, a végének pedig azt a pillanatot, ahol a szemmozgás sebessége 5°/s alá csökkent. Ez a meghatározás megfelelt a vizuálisan irányított saccadokban, mivel ott a saccadot legalább 350 ms fixálás kísérte, azonban nem működött a spontán saccadok esetén. Ezekben az esetekben a követelmény az volt, hogy minimum 1000 ms fixálás övezzen minden saccadot. Ezek alapján a spontán saccadoknak 12%-át ki kellett zárunk az analízisből.

Poisson analízis

A Metodika részben már tárgyalt analízist használtuk arra, hogy kijelöljük azokat az időszakokat a kísérlet alatt, mikor a CGL sejtek aktivitása szignifikáns módon megváltozott. A saccadok izolálása után, a Poisson alkalmazása előtt, a külsősorozatot (spike train), vagy a saccad elejére, vagy végére illesztettük, hogy a moduláció helyét a saccad kritikus pontjaihoz képest meghatározzuk. A szupresszált ill. facilitált aktivitásszakaszok kezdetének és végének meghatározására az ismétléseket a trial kezdetéhez illesztettük. A postsaccadicus moduláció vizsgálatához az ismétléseket a saccad végéhez illesztettük.

A moduláció nagysága

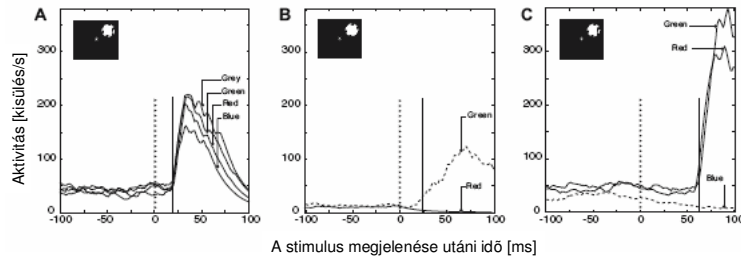
A moduláció relatív mértékét két módon vizsgáltuk. Egyrészt, az ismétléseket (trial) a Poisson analízis segítségével (ld. fent) modulált szakaszokra osztottuk. Alapvonalként a saccadot

megelőző 500 ms fixálás első 100 ms-a szolgált. Az ebben a periódusban számított aktivitást hasonlítottuk össze a saccad előtti, alatti és utáni aktivitással (ANOVA). Másrészt, hogy az általánosan használt módszert kövessük, a saccad előtti 50 ms periódust önkényesen presaccadicus szakasznak, az utána következő 100 ms szakaszt pedig postsaccadicusnak definiáltuk (epoch analízis). Az analízishez itt is ANOVA-t használtunk. Ez az analízis segített azokban az esetekben, ahol az alapaktivitás alacsony volta a Poisson analízist lehetetlenné tette („floor effect”). Ennek ellenére, a vizsgált sejt populáció több mint felében az alapaktivitás elég magas volt ahhoz, hogy a Poisson analízis működjön, és a moduláció időbeli lefutásáról megbízható képet kapjunk.

CGL sejt klasszifikálás

Állataink jelenleg is részt vesznek kísérletekben, szövegtan csak egy esetben áll rendelkezésre (2.6 ábra), ezért a CGL M, P és K sejtjeit egy feltételrendszer alapján soroltuk be, úgy hogy az alábbi követelmények közül legalább háromnak megfeleljenek. 1) az okuláris dominancia váltakozása, 2) a CGL-ben mért mélység, 3) a RF helyzete. Az okuláris dominancia váltakozása csak addig használható a rétegek azonosításához, míg a regisztrálás során a sejtek RF-i a horizontális meridián alatt maradnak. Ez az RF pozíció biztosítja azt, hogy a CGL tetején levő P rétegeken át eljutunk az alsó M rétegekbe, anélkül, hogy újra behatolnánk a P sejtek közé (Lee & Malpeli, 1998). Ha a penetráció valóban függőleges, akkor a legalul levő kontralateralis M sejtek RF-je a legexcentrikusabb helyen lesz legközelebb a vízszintes meridiánhoz. 4) az RF nagysága. A K sejtek RF-je a legnagyobb, ezt követi az M sejteké, majd a P sejtek RF-je (Martin *et al.*, 1997; Xu *et al.*, 2001). 5) színselektivitás: a P sejtek színérzékenyek, míg az M sejtek nem érzékenyek a fény hullámhosszára (Wiesel & Hubel, 1966; Martin *et al.*, 1997). A pirosra és zöldre érzékeny sejteket P-nek, a kékre érzékenyeket K-nak a színérzéketleneket pedig M-nek soroltuk be (3.1.3 ábra). 6) a válasz latenciája a stimulus megjelenésére, vagy eltűnésére. A K sejtek latenciája a leghosszabb, az M sejteké pedig a legrövidebb (Schmolesky *et al.*, 1998) 7) a válasz tranziens jellege. Az M sejtek általában tranziens vagy fázisos jellegű választ adnak, míg a P sejtek válaszára az elhúzódó, tónusos válasz jellemző. A K sejtek mindkét típusú választ produkálhatnak, így azok jellemzése ilyen módon nem lehetséges.

A fentiek értelmében sejtjeink között az irányított saccados feladatban 41 ON sejt, 34 OFF sejt, 10 M, 51 P és 14 K sejt volt. A spontán saccad feladatban 30 ON sejt, 36 OFF sejt, 9 M, 55 P és 2 K sejt volt. A fennmaradó 23 sejtet nem tudtuk klasszifikálni, így azok nem szerepeltek az analízisben.

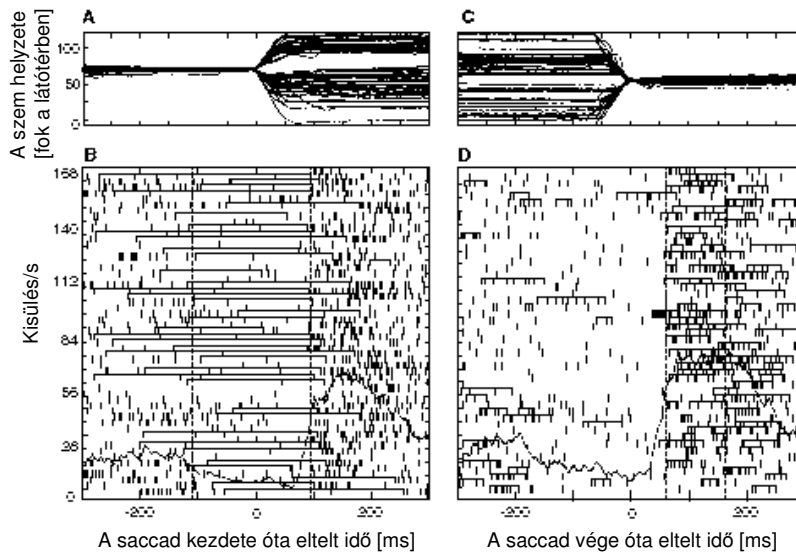


3.1.3 ábra

Peristimulus időhisztogramok (PSTH) három CGL sejtről, az RF izolumináns piros, zöld és kék stimulációját követően. Az ismétléseket a stimulus megjelenéséhez illesztettük. Minden görbe legalább 20 ismétlés átlagát mutatja. A stimulusokat 0 időpontban mutattuk be, a szaggatott függőleges vonal a Poisson analízis alapján mért latenciát mutatja. **A:** színekre nem érzékeny M sejt. A latencia 18 ms volt. **B:** egy P sejt amelynek piros-zöld opponens központú RF-je volt. A latencia 24 ms. **C:** egy K sejt, amely kék-OFF/piros/zöld-ON központú RF-je volt.

Spontán saccadok: Poisson analízis

Amint az a 3.1.2 ábrán látszik, a sötétben végzett saccadok rövidebb-hosszabb szakaszokból állnak, köztük szünetekkel. A regisztrált 66 sejtből 20% (9 P és 4 M sejt) mutatott szignifikáns szupressziót a saccad kezdete előtt (3.1.4 ábra).



3.1.4 ábra

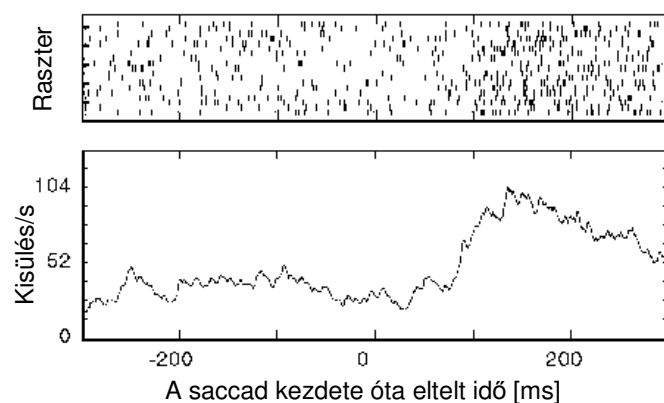
A spontán saccadok hatása a P sejtek aktivitására. **A:** szemmozgások az idő függvényében, 58 spontán, sötétben végzett saccad alatt. A szemmozgásokat a saccad kezdetéhez rendeztük. **B:** Egy CGL sejt PSTH-ja az **A**-n bemutatott saccadok alatt. A kis vonások kiszületeket reprezentálnak. A vízszintes, kapcsos jelek azokat az időszakokat mutatják, amelyekben a kiszületek közti idő (ISI) a Poisson analízis alapján szignifikáns változást mutatott. A szaggatott, függőleges vonal a szupresszió kezdetét, illetve végét jelzi. **C:** az **A**-n mutatott saccadok, a saccad végéhez rendezve. **D:** a kapcsos jelek azokat az időszakokat mutatják, amelyekben az ISI a Poisson analízis alapján szignifikáns változást mutatott.

dc_268_11

A szupresszió mértéke átlagosan 53% volt. A szupresszió általában 120 ms-mal előzte meg a szemmozgás kezdetét, de az adatok széles tartományban mozogtak (109 ms-tól 267 ms-ig). A szupresszió folytatódott a saccad vége után is, átlagosan 53 ms hosszan. Meg kell említsük, hogy alacsony alapaktivitás esetén a Poisson analízis nehezen találja meg az aktivitáscsökkenést. Azokban az ismétlésekben, ahol aktivitáscsökkenést ki lehetett mutatni, általában magasabb volt az alapaktivitás, mint ahol nem (27 ± 4 kisülés/s vs. 12 ± 3 kisülés/s). Ez az ún. „padló effektusra” (floor effect) utal, vagyis az alacsony tüzelési rátáról való aktivitáscsökkenés (még ha nullára is) amplitúdója túl kicsi ahhoz, hogy elérje a szignifikancia szintjét. A modulációt mutató sejtek aktivitását összevetve a modulációt nem mutatókéval azonban a t -próba szerint nem volt különbség, ami azt jelenti, hogy a padló effektus nem magyarázhatja meg teljes mértékben a modulációt.

A presaccadicus modulációt mutató 13 sejt aktivitása a saccad közben is alacsonyabb volt, ami tulajdonképpen a saccad előtti aktivitáscsökkenés folytatásaként is felfogható (3.1.4.ábra, A, B). Átlagosan az ismétlések 36%-ában találtunk a saccad alatt szupressziót, és a változás mértéke hasonló volt a saccad előtti aktivitáscsökkenéshez, átlagosan 58%. Egyetlen sejtben sem találtunk aktivitásfokozódást a saccad alatt.

Megvizsgáltuk a postsaccadikus időszakot is, és a sejtek 27%-ában találtuk az aktivitás fokozódását a saccad befejezte után (3.1.4 ábra, C,D). Az 3.1.5 ábra olyan CGL P sejtet mutat, amely *csak* postsaccadikus facilitációt mutat. A hatás az alapvonal több mint kétszeresét érte el (208%), a saccad vége után 95 ms-al kezdődött és kb. 70 ms-ig tartott. A postsaccadikus facilitáció az ismétlések nagyobb százalékában jelent meg (72%), mint a szupresszió.



3.1.5 ábra

CGL P sejt, postsaccadikus facilitációval, szupresszió nélkül. Felső panel: raszter. A sejt aktivitása a saccad előtt, alatta és utána. Minden vonalka egy-egy kisülésnek felel meg. Az ismétléseket a saccad kezdetéhez illesztettük. Alsó panel: a felső sejt aktivitása PSTH-n.

Spontán saccadok: epoch analízis

A sejtek nagyobb hányadánál találtunk saccad-függő modulációt, ha a különböző szakaszokat (epoch) ANOVA felhasználásával hasonlítottuk össze. A sejtek 38%-a (25/66 sejt, $F = 24,5$, $p < 0,01$, 5 M sejt, 19 P sejt és 1 K sejt) esetében tapasztaltunk saccad függő modulációt. Az a 13 sejt, amelynél hasonló jelenséget tapasztaltunk és a Poisson analízist használtuk, a jelen módszerrel is kimutatható változást mutatott. Az epoch analízis talált két olyan sejtet is, amely csak postsaccadicus modulációt mutatott. Lehetséges, hogy egyes sejtek csak az epoch analízis esetén mutatnak modulációt, mert ez az analízis előnybe kerül a sejtaktivitás átlagolása miatt (Lee & Malpeli, 1998). Ha az összes sejt összes ismétlését illesztik a saccadok kezdetére vagy végére, a presaccadicus aktivitásváltozás nem látható, a postsaccadicus moduláció viszont nyilvánvaló (Lee & Malpeli, 1998). Ha a saccadokat önkényesen definiáltuk, a moduláció nagysága kisebb volt, mint a Poisson analízissel meghatározott saccadok esetében: 44% szupresszió a saccad alatt és 144% facilitáció utána. A Poisson analízis esetén azért nagyobbak a modulációs hatások, mert ebbe definíció szerint nem kerülnek bele azok a saccadok, ahol nincs aktivitásváltozás.

Saccadok vizuális kontroll mellett: Poisson analízis

Hetvenöt CGL sejt aktivitását regisztráltuk, miközben a majom az RF-en kívül fekvő stimulusra végzett saccadikus szemmozgásokat. Minden esetben legalább 20 szemmozgás adatait elemeztük. A sejtek közül 11-nél (15%, 9 P, 1 M, 1 K sejt, 2 ON, 9 OFF) találtunk presaccadicus szupressziót (3.1.6 ábra).

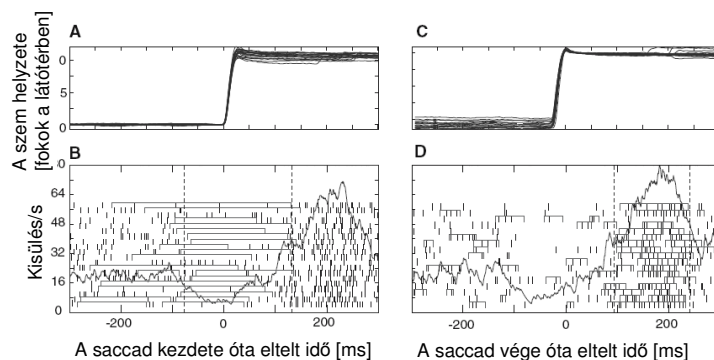
A moduláció mértéke az alapaktivitás 78%-a volt, a szemmozgás kezdete előtt kb. 90 ms-mal kezdődött és gyakran 80 ms-al túlnyúlt a saccad végén. Amint az a spontán szemmozgások esetében is megfigyelhető volt, a moduláció nem jelentkezett minden ismétlésnél; átlagosan az ismétlések 88%-ában volt jelen. A modulációt mutató ismétlésekben a sejtek alapaktivitása szignifikánsan magasabb volt azokénál, mint amelyeknél nem tudtunk szupressziót kimutatni (34 ± 11 kisülés/s vs. 15 ± 9 kisülés/s, t -test, $p < 0,001$) ami arra utal, hogy a modulációt a „padló effektus” magyarázhatja. Másrészt viszont, a sejtek alapaktivitásában nem találtunk különbséget, ami a padló effektus ellen szól.

A fenti 11 sejtnél a szemmozgás alatt is csökkent a sejtek aktivitása. Mint az előzőekben is, ez a szupresszió a presaccadicus aktivitáscsökkenés meghosszabodása volt és a szemmozgás után kb. 25 ms hosszan tartott. A modulált ismétlések aránya hasonló volt az előzőekben tapasztaltnak (88%), de amplitúdójuk kisebb volt (62%).

Végül megvizsgáltuk az esetleges postsaccadikus facilitációt is (3.1.6 ábra). A *sejtek* 23%-ában találtunk a szemmozgás befejezte után aktivitásfokozódást, aminek amplitúdója átlagosan 225% volt, kb. 100 ms-mal a saccad vége után kezdődött, és 180 ms múlva ért véget. Az *ismétlések* 99%-ában tapasztaltunk modulációt.

Saccadok vizuális kontroll mellett: epoch analízis

Több sejtben tudtunk kimutatni ezzel a számítással modulációt, mint a Poisson analízis esetén (20%, 15/75 sejt, $F = 33,55$, $p < 0,01$, 3 M sejt, 10 P sejt és 2 K sejt). Ezekben a sejtekben a saccad alatt jelentősen csökkent az aktivitás. A különbség oka ismét az lehet, hogy a Poisson analízis nem működik azokban az esetekben, ahol az alapaktivitás túl alacsony. Mint a Poisson analízis esetében is, a legfeltűnőbb jelenség a saccad utáni facilitáció volt, bár ez esetben jóval több sejtnél (40%, 30/75 sejt, $F = 43,24$, $p < 0,01$, 26 P sejt, 2 M sejt és 2 K sejt). A saccad alatti aktivitáscsökkenés nem feltétlenül járt együtt a saccad utáni facilitációval 22/75 sejt, 18 P sejt és 4 M sejt esetében láttunk facilitációt szuppresszió nélkül. E 22 sejt spontán aktivitása alacsonyabb volt ($8,7 \pm 4$ kisülés/s), mint annak a 15 sejtnek az aktivitása, amely mindkét irányú változást mutatta ($24,6 \pm 11$ kisülés/s, t -teszt, a különbség szignifikáns $p = 0,05$), amely arra utal, hogy a háttérben a "padló effektus" állhat. Ez a 22 sejt egyéb tulajdonságaiban (sejtosztály, típus, RF polaritása, stb.) csaknem azonos a másik 15 sejttel, ami arra utal, hogy nem külön sejtpopulációról van szó.



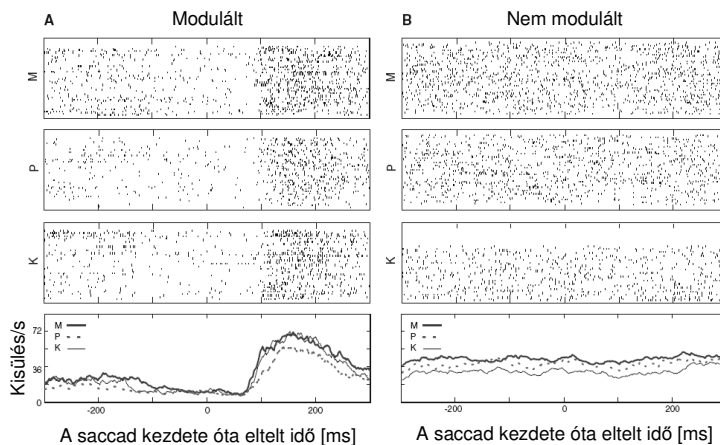
3.1.6 ábra

A vizuálisan irányított saccadok hatása egy CGL P sejt aktivitására. **A:** Szemmozgások az idő függvényében 20 irányított saccad közben. **B:** Egy CGL sejt PSTH-ja az **A**-n bemutatott saccadok alatt. A kis vonások kisüléseket reprezentálnak. A vízszintes kapcsos jelek azokat az időszakokat mutatják, amelyekben az inter spike intervallum (ISI) a Poisson analízis alapján szignifikáns változást mutatott. A szaggatott, függőleges vonal a szuppresszió kezdetét, illetve végét jelzi. **C:** az **A**-n mutatott saccadok, a saccad végéhez rendezve. **D:** a sejt aktivációja, miközben a majom a **C**-n mutatott saccadokat végezte. A kapcsos jelek itt is azokat az időszakokat mutatják, amelyekben az ISI a Poisson analízis alapján szignifikáns változást mutatott.

A moduláció sejtosztályonként és RF polaritás szerint

Bár minden CGL sejt típusnál megfigyeltünk a saccaddal kapcsolatos aktivitásváltozást, mégis, az M sejtek esetében többször láttunk modulációt, mint a P vagy K sejteknél. A 3.1.7 ábrán látható 6 különböző sejt PSTH-ja aktivitásmódosulással, illetve anélkül. Az M sejtek 42%-a, a P sejtek 28%-a és a K sejtek 25%-a esetében találtunk saccadtól függő változást. A spontán saccadok

esetében az OFF sejtek 42%-a az ON sejtek 33%-a mutatott modulációt, amelynek mértéke átlagosan 28% volt. A stimulusvezérelt saccadok *alatt* az ON sejtek 7%-a, az OFF sejtek 35%-a csökkentette aktivitását, a csökkenés mértéke átlagosan 84% volt.



3.1.7 ábra

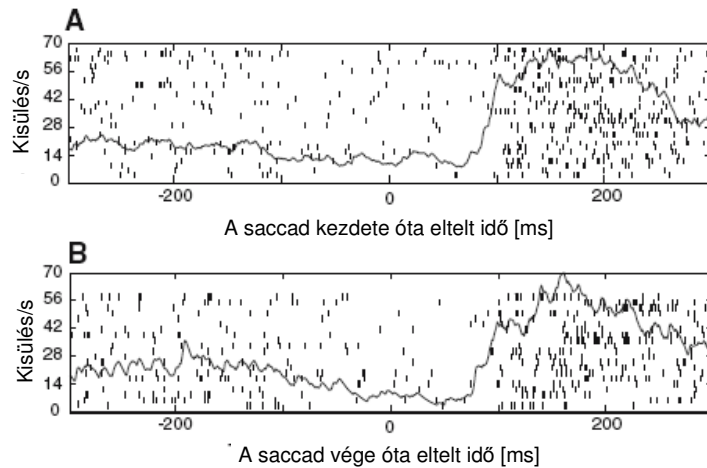
A: persisaccadicus moduláció, **B:** a moduláció hiánya CGL sejtekben. A felső három panelben a raszterek, az alsóban pedig a peristimulus hisztogramok láthatók. Az alsó panel vonalmintái egy-egy M, P és K sejthez tartoznak.

A saccad kapcsolata egyéb paraméterekkel

A perisaccadicus moduláció csak gyengén korrelált a saccad amplitúdójával ($r = 0,13$, 3.1.8 ábra) és nem volt összefüggés a moduláció mértéke és a saccad iránya közt sem ($r = 0,08$). Mindazonáltal, mind a szemmozgás mértéke, mind pedig annak sebessége befolyásolta a moduláció időbeli lefutását. A spontán szemmozgásos kondícióban a majom szemmozgásait nem korlátozta a célpont helyzete, a majom sokkal nagyobb ívű saccadokat végzett, sokkal gyorsabban. Végeredményben a hosszabb saccadok hosszab ideig tartó szupressziót okoztak.

Diszkusszió

Átlagosan a CGL sejtjeinek 25%-a esetében lehetett perisaccadicus modulációt kimutatni. A szupresszió a szemmozgás kezdete előtt kezdődött, tartott a szemmozgás ideje alatt, a saccad vége után fejeződött be és nagy aktivitásemelkedés követte. Mivel a csökkenés a saccadot több mint 100 ms-mal megelőzte, valószínű, hogy magasabb központokból származó motoros terv van a háttérben és nem pedig a szemmozgásokat közvetlenül kontrolláló corollaris aktivitás. Legnagyobbak az a moduláció bizonyult, amely nagyfokú postsaccadicus aktivitás-növekedésben nyilvánult meg. Ez azt az elképzelést támasztja alá, miszerint a jelenség a szemek mozgásának megszűnése után az információátvitel javítását szolgálja, nem pedig a főleg vizuális információ kiszűrését végzi.



3.1.8 ábra

A saccad irányának hatása a CGL aktivitására. **A:** A 0 és 90 fok amplitúdó közé eső saccadok alatti sejtaktivitás. **B:** A 180 és 270 fok amplitúdó közé eső saccadok alatti sejtaktivitás. Mindkét saccadnál jól felismerhető a saccad alatti szupresszió, amit facilitáció követ.

Ha olyan rendszert kellene tervezni, amelynek célja az, hogy az információátvitelt javítsa a fixációk alatt, viszont a zavarok kiküszöbölése céljából akadályozza azt a szemmozgások közben, akkor a fentebb leírt mechanizmus valószínűleg működné. A moduláció három fázisa, a praesaccadicus és a saccadok alatti szupresszió, valamint a postsaccadicus facilitáció olyan rendszert alkothatnak, amely szabályozhatja a geniculocorticalis információátvitelt. A moduláció időzítése azt sugallja, hogy a jelenség a szemmozgás *szándékával*, a motoros tervvel függhet össze, nem pedig a szemet közvetlenül mozgató motoros paranccsal. A postsaccadicus moduláció a saccad befejezése után kb. 50 ms-al ér véget - ez különösen érdekes annak fényében, hogy a retinából származó jelek 20-40 ms elteltével hatnak a CGL sejtekre (Ichida *et al.*, 2003).

A moduláció egyik fontos kérdése annak eredete. A majom CGL fő bemenete a V1-ből, a nucleus reticularis thalamiból (NRT), valamint a mesencephalon és a pons területéről származik (Casagrande *et al.*, 2005a). Mivel a primatesben nem találtak lényeges különbséget az egyes CGL rétegek szerveződésében (Casagrande & Norton, 1991), a bemenetek valószínűleg hasonló módon hatnak az egyes laminákra. A legközvetlenebb gátló bemenetet GABAerg rostok adják. Három ilyen rendszerről tudunk: a CGL inhibitoros neuronjai, az NRT GABAerg bemenete és a pretectalis GABAerg rostok. Mindhárom rendszer bármelyik fenti extraretinalis forrásból és kérgi területről kaphat bemenetet, így hát fennmarad a kérdés, melyik ezek közül az, amely a saccadokkal összefüggésbe hozható információt szállít? Ami szóba jöhet: a colliculus superior, a pretectum, a híd, a nucleus centralis lateralis thalami és a primaer látókéreg (Casagrande & Norton, 1991; Bickford *et al.*, 2000; Casagrande *et al.*, 2005a). A colliculusból származó direkt

input valószínűtlen, mert a colliculusból származó fő bemenet a CGL K sejtjeihez halad (Harting *et al.*, 1991). Nyúlban azonban kimutattak egy indirekt pályát, amely biztosíthatná a kellő bemenetet (Zhu & Lo, 1996): a rostok a colliculus mély rétegeiből indulnak, és a nucleus lateralis centralis érintésével a nucleus reticularis thalamiban érnek véget. Másrészt, a colliculus superior aktiválásának és a CGL szupressziójának időbeli lefutása jól illik a saccadok előtt kezdődő, és a saccad vége előtt véget érő szupresszió időrendjéhez. Számos más pálya is adhat ilyen rostokat. A híd cholinerg rostjai is szállíthatnának ilyen jeleket, de azokról tudjuk, hogy ingerlik a CGL sejtjeit (Fitzpatrick *et al.*, 1989). Megfelelő időzítéssel azonban a cholinerg input létrehozhatja a postsaccadicus serkentést.

A saccad-függő aktivitás másik forrása a pretectogenicularis pálya (Schmidt & Hoffmann, 1992; Schmidt, 1996) lehet. A pretectogenicularis sejtek aktivitása fokozódik saccad közben (Schmidt, 1996). Schmidt és Hoffman szerint a pretectogenicularis sejtek macskában gátolják a CGL interneuronjait és ezzel facilitálják a CGL relésejtjeinek ingerlését, így ez a pálya állhat a postsaccadicus facilitáció mögött (Schmidt & Hoffmann, 1992). Más kutatók ugyanakkor olyan eredményekről számolnak be, melyek szerint macskában a pretectalis aktivitás gátolja a CGL aktivitását és közvetlen módon járul hozzá a saccad alatti gátláshoz (Funk és Eysel, 1995). Elektronmikroszkópos tanulmányok szerint a pretectum mind a CGL relésejtjeihez, mind pedig gátlósejtjeihez küld rostokat, ami a facilitációt és a szupressziót egyaránt lehetővé teszi (Feig és Harting, 1994). Az a tény, hogy kísérletünkben találtunk olyan sejteket, melyek saccad utáni facilitációt mutattak, de saccad alatti szupressziót nem, arra utalhat, hogy a két folyamatért külön-külön pálya felelős. Természetesen az is lehetséges, hogy a sejtek alacsony és igen változékony alapaktivitása miatt nem tudtuk kimutatni az enyhe szupressziót.

A fenti eredmények és az anatómiai viszonyok arra utalnak, hogy a CGL rétegei információt kapnak a szándékolt saccadról, a saccad időviszonyairól és a postsaccadicus facilitáció révén segíthetik a vizuális információ továbbítását a fixációs periódusokban.

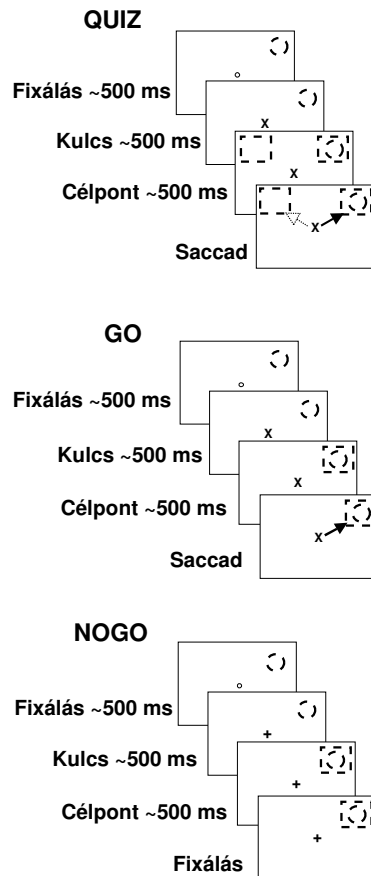
3.2 Feladatfüggő moduláció a corpus geniculatum lateraleban

A CGL sejtek azonos vizuális stimulusra nagyobb választ adnak, ha a stimulus egy feladatban saccad célpontjaként szerepel.

A thalamust mindig is átkapcsolóállomásnak tekintették a periféria és a kéreg között. Joggal merül azonban fel a kérdés: mi értelme van ennek a szervezésnek? Minek továbbítsunk információt anélkül, hogy változtatnánk rajta? Ismert pl., hogy a CGL és a retinális ganglionsejtek receptív mezőinek szerveződése nagyban hasonló (Casagrande & Norton, 1991;Guillery & Sherman, 2002). Azt is tudjuk, hogy a CGL nem csak a perifériáról, vagyis a retina felől, hanem sok corticalis és subcorticalis területről is kap bemenetet. A CGL esetében ezek a bemenetek, a synapsisok számát tekintve, jelentősen meghaladják a retinából származókat (Sherman, 2001). A gátlókörök, a különböző tarszmitterekre érzékeny receptorok elhelyezkedése az excitatórikus sejteken és a CGL-ben levő gátló típusú neuronokon mind arra utalnak, hogy a CGL egyfajta modulálást végez (Uhlrich & Cucchiario, 1992;Guillery & Sherman, 2002). Mégis, attól eltekintve, hogy ismert a tüzelési mintázat ébrenléti szintekkel kapcsolatos változása (Livingstone & Hubel, 1981;Steriade *et al.*, 1993;McCormick & Bal, 1994;Ramcharan *et al.*, 2000), nagyon nehéznek bizonyult a thalamikus magok, mint pl. a CGL viselkedéssel kapcsolatos változásainak kimutatása. Sok tanulmány utal mégis arra, hogy a thalamikus kapcsolómagokhoz haladó sok bemenet a magokat tökéletes helyzetbe hozza ahhoz, hogy a feladatokhoz és figyelemhez hangolva modulálják a magok működését (Crick, 1984;Koch & Ullman, 1985;Guillery *et al.*, 1998;Vanduffel *et al.*, 2000). Ezen felül kimutattak éberségfüggő változásokat a CGL fő projekciós területén, a V1-ben ill. a CGL-hez bemenetet adó corticalis és subcorticalis területeken is (Wurtz & Goldberg, 1972;Moran & Desimone, 1985;Haenny & Schiller, 1988;Motter, 1993;Kastner *et al.*, 1999;Bender & Youakim, 2001;Super *et al.*, 2001;Rossi *et al.*, 2001). Kevés tanulmány kísérelte megvizsgálni a CGL szintjén a feladatfüggő és figyelmi hatásokat és ezek nem hoztak egyértelmű eredményeket (Vanduffel *et al.*, 2000;Bender & Youakim, 2001). Ebben a kísérletben azt a feltevést vizsgáltuk meg, hogy a CGL sejtek információt hordoznak tüzelési aktivitásukban a feladat által támasztott követelményekről.

Kísérletünkben azt vizsgáltuk tehát, hogy az egyes CGL sejtek szintjén kimutatható-e a feladat hatása éber, viselkedő majmokban. Az állatokat két feladatra tanítottuk be, melyek közül az egyik egy „GO-NOGO” típusú feladat volt (3.2.1 ábra). A képernyőn kezdetben csak az FP volt látható, amely 500 ms \pm 30% után színt váltott, jelezvén az állatnak, hogy melyik feladatot kell végrehajtania. A CGL sejt receptív mezőjét a feladat kezdete előtt meghatároztuk. Az FP pirosra váltása azt jelezte, hogy a fixációt folytatni kell (a fixációs ablak mérete < 1x1° volt). Ha az FP színe zöldre változott, az azt jelentette, hogy az állatnak az 500 ms \pm 30% múlva megjelenő stimulusra (célpontra) kell néznie. A célpontot hol az adott CGL sejt receptív mezőjébe (RF), hol

pedig azon kívül, szimmetrikusan, a másik oldali látótérbe helyeztük el (nonRF). Nagysága mindig valamivel nagyobb volt az adott CGL sejt RF átmérőjénél, hogy a központ-periféria szerveződésből és a fixációs microsaccadokból eredő aktivitásvariabilitást a minimumra szoríthassuk. A feladatokat az állat vagy csoportosítva kapta, egy-egy blokkban 20 ismétléssel, vagy pedig váltogatva.



3.2.1 ábra.

Vizuális feladat a CGL sejtek modulációjának vizsgálatára. Felső panel: QUIZ, középső panel: Go, alsó panel: NOGO feladat. A szaggatott vonallal jelölt kör a sejt receptív mezejét, a kis négyzög pedig a vizuális ingeret reprezentálja. Az FP színe ill. az ingerek száma döntötte el, hogy az állat melyik feladatot végezte (ld. a szöveget is).

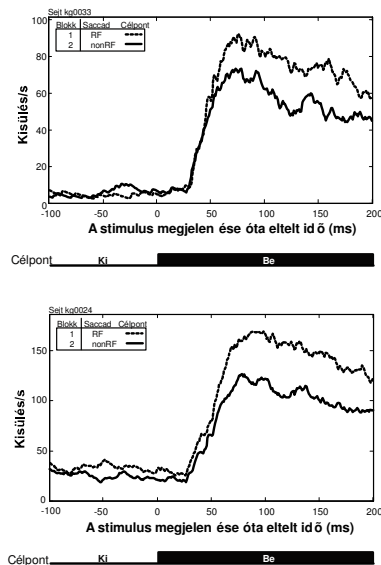
A másik feladatban (QUIZ) egyszerre két célinger jelent meg, az egyik a RF-ben, a másik pedig vele szimmetrikusan a kontralaterális látótérben. A feladat az volt, hogy az állat kitalálja, melyik stimulusra kell néznie, hogy jutalmat kapjon (win-stay / loose-shift stratégia), és ezután a blokk összes ismétlésében erre az oldalra kellett a saccadot végrehajtania. A feladatot 20-as blokkokban mutattuk be, a jutalmazott oldalt véletlenszerűen váltogatva. Eredményeink a GO-NOGO feladatban regisztrált 92 és a QUIZ feladatban regisztrált 81 CGL sejten alapulnak.

QUIZ feladat: bár a sejtek alapaktivitása nem változott, számos sejt válasza nagyobb volt abban az esetben, ha a célul szolgáló stimulus a RF-ben volt (3.2.2 ábra). Ebben a feladatban az RF mindig kap ingerlést, és a különbség pusztán az, hogy az állat az RF-ben levő, vagy az RF-en

kívüli stimulusra tervezi a saccadot. Az egyik állatban a sejtek 47%-ában ($n = 53$) tudtuk kimutatni a csúcsaktivitás 20%-nyi, és az átlagaktivitás 26%-nyi modulációját. A másik állatban nem tudtunk modulációt kimutatni ($n = 28$ sejt). Ez arra utal, hogy az első majomban talált hatás vagy a blokkokban történő ismétlésnek tulajdonítható, vagy annak, hogy a második majom eltérő stratégiát használ a feladat megoldására.

A GO-NOGO feladatban, amennyiben a GO és a NOGO kondíciót nem blokkokban adtuk, hanem váltogattuk, nem tudtunk feladatfüggő hatást kimutatni. Ha azonban a feladatokat blokkokban mutattuk be, a sejtek 79%-a esetében ($n = 38$) lehetett a csúcsaktivitás modulációját kimutatni, melynek átlaga 35% volt.

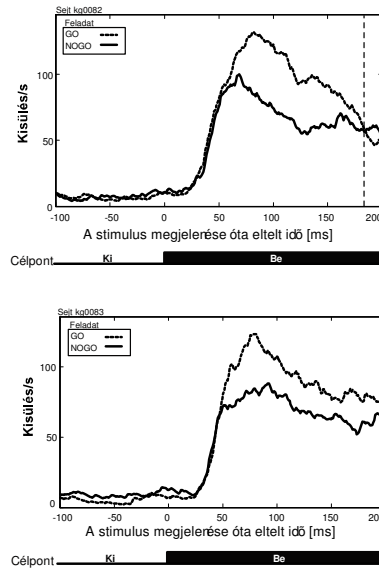
A sejtek egy részénél az alapaktivitás akkor is változott, ha a feladat során az FP színe (a viselkedési kulcs) megváltozott (3.1.4 ábra). A vizsgált 132 sejtből 51 (39%) esetben találtunk olyan modulációt, melyet az FP színváltozása okozott, még mielőtt a vizuális inger megjelent volna. A vizuális inger által kiváltott aktivitás latenciája átlagosan 35 ms volt ami valamivel rövidebb, mint az irodalmi adatok (Bair, 2004); ennek oka valószínűleg az, hogy éber állatokkal dolgoztunk. Ezzel szemben a viselkedési kulcsot követő moduláció latenciája hosszú volt, átlagosan 200 ms.



3.2.2 ábra

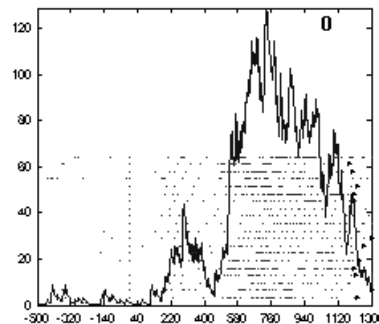
Feladatfüggő moduláció a CGL-ben. Két sejt peristimulus időhiztogramja a QUIZ feladatban. Ebben a feladatban egyszerre két inger jelenik meg, az egyik az aktuális RF-ben, a másik azzal szimmetrikusan a másik látótérben. Mindkét sejt esetében a nagyobb amplitúdójú (felső) görbe jelzi az aktivitást mikor a majom szemmozgásának célpontja a RF-ben levő stimulus, az alsó pedig mikor a saccad célja a nonRF helyen levő stimulus volt. A saccadikus szemmozgás mindkét esetben a hisztogramon bemutatott periódus *után* következett.

dc_268_11



3.2.3 ábra

Feladatfüggő moduláció a CGL-ben. Két sejt peristimulus időhisztogramja a GO-NOGO feladatban. A felső (szaggatott) görbe esetében a majomnak saccadot kellett az RF-ben levő stimulusra végrehajtania, az alsó esetében a feladat az RF-ben levő stimulus fixálása volt.



3.2.4 ábra

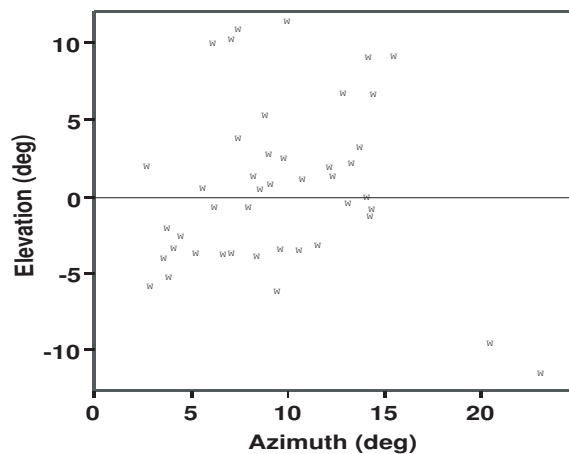
A feladat megoldásához szükséges kulcs befolyásolja a CGL aktivitását a vizuális inger megjelenése előtt. Egy CGL-ben regisztrált P sejt PSTH-ja. A kis pontok egy-egy kisülést jeleznek, a PSTH 20 ismétlés átlaga alapján készült. A kis háromszögek a pontsorok végén a jutalom (gyümölcs) időpontját jelzik. A viselkedési kulcs (az FP színének megváltozása) 0 időpontban történt (függőleges pontsor), a vizuális ingerlés kezdete 500 ms-nál volt. A moduláció az FP színének változása után 240 ms-al kezdődik, még a vizuális stimulus megjelenése *előtt*.

Összehasonlítottuk a kulcs-periódus (az FP színének változásától a stimulus megjelenéséig eltelt idő, $500 \text{ ms} \pm 30\%$) és az alapaktivitás (a fixáció kezdetétől, a kulcs megjelenéséig, $500 \text{ ms} \pm 30\%$) alatti aktivitást a modulációs index szerint (Isd. Kísérleti módszerek). Az moduláció átlagos mértéke az alapaktivitás $43 \pm 2\%$ -a volt. Nem volt szignifikáns különbség az egyes feladatok között.

Adataink szerint a CGL egyes sejtjei szignifikáns, feladatfüggő változást mutatnak *mielőtt* a vizuális információ a V1-be jutna. A CGL aktivitását tehát nem csak az inger fizikai tulajdonságai, hanem az azokkal végzett feladat is befolyásolja.

dc_268_11

Úgy gondoljuk, hogy a moduláció forrását illetően kizárható az RF véletlen stimulálása a következők miatt: 1) az állatok a kulcspériódusban sokkal pontosabban fixáltak, mint az azt megelőző alapaktivitás időszakában. 2) mint azt a 3.2.5 ábra is mutatja, csak két sejt RF-je volt a fixációs pont 3°-os körzetében. A stimulusok nagyságát valamint a CGL sejtek foveához közeli RF méreteit tekintve, a RF-k nem voltak eléggé közel ahhoz, hogy a mindössze 1 pixel nagyságú FP azokat ingerelhesse. A kísérletünkben szereplő sejtek RF távolsága az FP-tól átlagosan 9.4° ($\pm 0,41$ SE) volt, a modulált sejteké pedig $10,3^\circ$ ($\pm 1,6$ SE) volt. 3) a regisztrációra szolgáló helyiség teljesen sötét volt. Elméletileg egy teljesen sötét monitoron is látható a monitor széle, de mint 3.2.5 ábránkon is látszik, a modulált sejtek RF-je nem volt a monitor szélénél közelében.



3.2.5 ábra

A modulációt mutató CGL sejtek receptív mezejének eloszlása. A regisztráció helyéhez képest kontralaterális látótér. A fixáció helyét a függőleges tengelyen lévő 0 pont mutatja, a vízszintes vonal a vízszintes meridiánnak felel meg. Csak 3 RF van az FP 3 fokos körzetén belül.

4) az alapaktivitás alatt (a fixációtól a viselkedési kulcs megjelenéséig) soha nem láttunk modulációt, mindig csak azután, hogy a várt viselkedést jelző kulcs megjelent a képernyőn: egyetlen pixel színváltozása a képernyő közepén levő FP-ban. Ha a moduláció a sejtek véletlenszerű ingerlésének következménye lenne, akkor egyforma valószínűséggel jelenne meg a fixációs periódusban és a kulcspériódusban is. 5) az akaratlan RF ingerlés latenciája a normális vizuális stimulációnál tapasztalt latenciákat eredményezné, nem pedig a hosszú, átlagosan 200 ms-os latenciaértékeket.

Nagyon kevés közlemény foglalkozik a CGL szintjén feladatfüggő modulációval. Leginkább két tanulmány illik ide. Bender és Youakim három különböző fixációs feladatot alkalmazott, hogy a CGL sejtek ingerelhetőségét vizsgálják (Bender & Youakim, 2001), majd megnézték a fixáció alatti válaszokat, miközben a RF-re fényt villantottak. A felvillanó stimulus a majom viselkedése szempontjából irreleváns volt. A fenti kísérletben a CGL-ben nem, viszont a pulvinárban találtak

figyelemfüggő modulációt. A másik kísérletben Vanduffel és mtsai. kettős jelölést alkalmazva hasonlították össze a különböző, figyelemmel kapcsolatos terhelések hatását azonos stimuluskörülmények között (Vanduffel *et al.*, 2000). Egy feladatban a majomnak egy bizonyos tulajdonságra kellett figyelnie, míg egy térbeli figyelemmel kapcsolatos feladatban a célpont helyét kellett lokalizálniuk. A 2- deoxyglukóz aktivitási képek figyelemmel kapcsolatos változást mutattak a CGL magnocellularis rétegeiben, valamint a V1 azon területein, melyek a magnocellularis rétegekből kapnak bemenetet. A CGL-ben a figyelem hatására specifikus retinotopikus aktivitáscsökkenés látszott azokon a területeken, melyek a stimulus reprezentációjától perifériásan helyezkedtek el. Sajnos egyik fent említett tanulmány sem hasonlított kísérleteinkhez, ezért összevetésük nem lehetséges. A Bender f. tanulmány nem vizsgálta meg, hogy a stimulus felbukkanása *előtt* volt-e aktivitásmódosulás. A Vanduffel f. kísérletben nem vizsgálták az egyes sejtek viselkedését, bár adataik arra utalnak, hogy a látópálya korai szakaszán, a CGL szintjén már ki lehet mutatni a feladathoz kapcsolódó modulációkat. Kísérleteink a CGL vizuális feldolgozásban betöltött fontos szerepét hangsúlyozzák. A CGL-t hagyományosan a vizuális hierarchia legalacsonyabb szintjére teszik, de feedback kapcsolatai, helyzete és összeköttetései a hierarchia *legmagasabb* szintjére helyezik. A CGL-t többé nem tekinthetjük egyszerű átkapcsolóállomásnak, hanem olyan szintnek, amely a bejövő jeleket a viselkedési követelményeknek megfelelően folyamatosan modulálja mielőtt azok a magasabb vizuális területeket elérnék.

3.3 A vizuális stimulus redukciója és ennek hatása az IT sejtek aktivitására

Az IT neuronok megtartják alakszelektivitásukat akkor is, ha a retinára vetülő képet variáljuk: a textúra és az árnyalás eltávolítása, a kontraszt megváltoztatása, a körvonalak kiemelése, a belső vonalak vagy a színek kitörlése nem változtatja meg a sejtek szelektivitását.

A tárgyak felismerése a mindennapi tapasztalat szerint nagyon megbízható folyamat: a retinára vetülő információ széles határok között változhat, és ez nem zavarja a felismerést. A retinális kép mérete nőhet vagy csökkenhet, a kép lehet színes, fekete-fehér vagy csak egy sziluett, a felismerésben többnyire nem okoz zavart. Ezek szerint a tárgyak felszíni tulajdonságainak a felismerésben csak alárendelt szerep jut – ez a jelenség azokat a teóriákat támogatja, melyek a vizuális felismerésben az élek szerepét hangsúlyozzák (Biederman, 1987; Ullman, 1989).

Jelen kísérletünkben a cél az volt, hogy megvizsgáljuk, vajon az IT neuronok szelektivitását befolyásolja-e, ha a stimulusfelszín által hordozott információt redukáljuk: eltávolítottuk az árnyalást és a belső mintázatot, megváltoztattuk a kontrasztot, és kitöröltük a belső vonalakat (sziluett); végső soron olyan stimulusokat kaptunk, melyeknek legjellemzőbb vonása a körvonala, éle maradt.

A kísérletekben két majom vett részt (C és K), feladatuk egyszerű fixálás volt. Az IT sejtek aktivitásának regisztrálása közben a laboratóriumban használatos, 20 képből álló standard készletből (2.2 ábra) kiválasztottunk kettőt, amely az adott sejtet maximálisan aktiválta: ezek voltak a „hatásos” stimulusok, és kettőt, amely nem, vagy csak alig változtatta meg a neuronok tevékenységét, ezek voltak a „hatástalan” ingerek. A kiválasztott stimulusokat mind a színes, mind pedig redukált formájukban bemutattuk. A felszínredukált stimulusok a következők voltak (3.3.2 ábra).

BLD (bright line drawing = világos vonalas rajz): a belső árnyalást és a színeket eltávolítottuk, és a vonalakat megtartva a stimulus felszínét homogén világosszürkével töltöttük fel (luminancia: 39 cd/m²).

DLD (dark line drawing = sötét vonalas rajz): a belső árnyalást és a színeket eltávolítottuk, és a vonalakat megtartva a stimulus felszínét homogén sötétszürkével töltöttük fel (luminancia: 1,5 cd/m²).

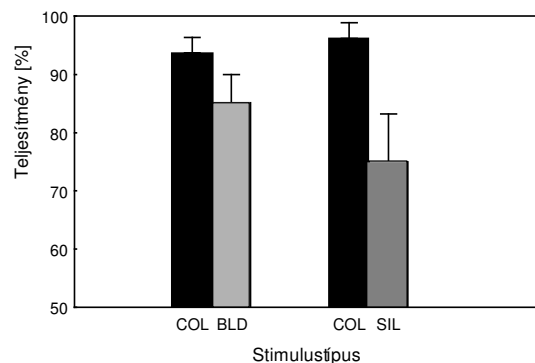
LD (line drawing = rajz): a stimulus belsejét a háttér színével töltöttük fel, megtartva a külső és belső vonalakat.

SIL (sziluett): a stimulusokat homogén sötétszürkével töltöttük fel és a vonalakat eltávolítottuk - ezzel a módszerrel a stimulusok olyanok lettek, mintha fekete fotókartonból vágtuk volna ki őket.

Pszichofizika

Az egyik kísérleti állatot (C) betanítottuk egy stimulusfelismerési tesztre, hogy megvizsgáljuk, miként befolyásolja a képi ingerek felismerését azok módosítása. Az eredeti, színes készletből kiválasztott 8 stimulust kellett diszkriminálnia oly módon, hogy 4 megjelenése után a képernyő jobb szélén, a másik 4 megjelenése után a képernyő bal szélén levő célpontra kellett néznie (Id. Kísérleti módszerek, felismerési feladat). A 90%-os teljesítmény elérése után a színes képek mellé az állat megkapta a BLD és a SIL változatokat is. A pszichofizikai kísérletek eredménye szerint (3.3.1 ábra) az állat a BLD-t 85%-ban, a SIL-t pedig 75%-ban ismerte fel helyesen az első 160 ismétlés után, vagyis transzferet tapasztaltunk a színes stimulusokról a vonalas rajzokra és a szilvettekre.

Eszerint a majmok, emberekhez hasonlóan felismerik és elkülönítik egymástól az olyan stimulusokat is, melyek felszíni tulajdonságait megváltoztattuk. Humán alanyok általában nehezebben ismerik fel a szilvetteket (Kovacs *et al.*, 1996), ez tükröződik a majom alacsonyabb teljesítményében a SIL kondícióban. Arra, hogy a pszichofizikai teljesítményt alátámasztja-e az egyes sejtek viselkedése, az IT neuronok tevékenységének regisztrálása adhat választ.



3.3.1 ábra

A C majom átlagos teljesítménye a kromatikus (COL), a világos, vonalas (BLD) és a szilüett (SIL) stimulusokra az első 160 ismétlést követően. A BLD-re kapott adatok a bal, a SIL-re kapottak a jobb oldalon láthatók.

A sejtek adatai két majomból, összesen 149 IT neuronból származnak (C majom: 67, K majom: 82 neuron).

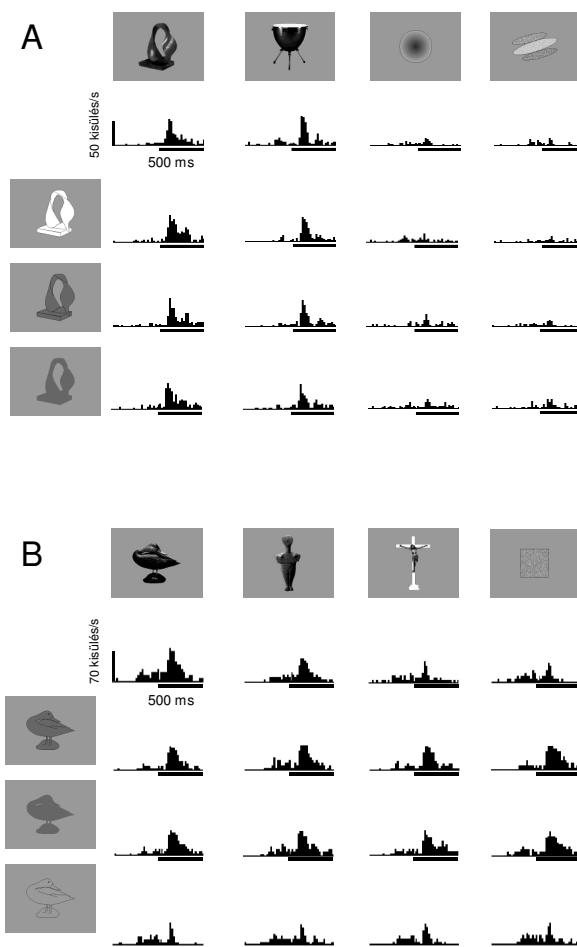
A belső információ (szín, textúra, árnyékolás és belső kontúrok) kivonásának hatása a sejtek válaszkészségére.

Kilencven sejt esetében vizsgáltuk meg, hogyan befolyásolja aktivitásukat a textúra és az árnyékolás eltávolítása, amikor csak vonalak alkotják a stimulusok körvonalait és belső részleteiket (BLD kondíció). Eredményeinket a 3.3.2 ábra illusztrálja (A panel, 2. sor), amely azt mutatja, hogy a sejt igen jól reagált a COL stimulusokra és a válaszok amplitúdója nem változott meg a BLD-k esetében (Scheffe, post hoc analízis, $p > 0,7$ minden stimulusra), és a szelektivitás is ugyanaz maradt (ANOVA, interakció a stimulusok és a kondíciók között, $F(3,74)$

dc_268_11

= 0,28, ns). Bár populáció szinten a neuronok válaszáinak amplitúdója a BLD-re alacsonyabb volt, mint a COL-ra, a legtöbb sejt (~75%), amely jól reagált a COL-ra és szelektív is volt, megtartotta válaszkészségét a BLD-re is.

Mindezekkel együtt, a 3.3.3 ábra (**A** panel) szerint az RI eloszlásának mediánja 0,17 volt, ami azt jelenti, hogy a BLD stimulusok populáció szinten a COL-re adott válasznak csak kb. háromnegyedét váltották ki a sejtekből. A különbség szignifikáns volt (Wilcoxon teszt: $T = 566$, $p < 0,001$, $n = 90$).

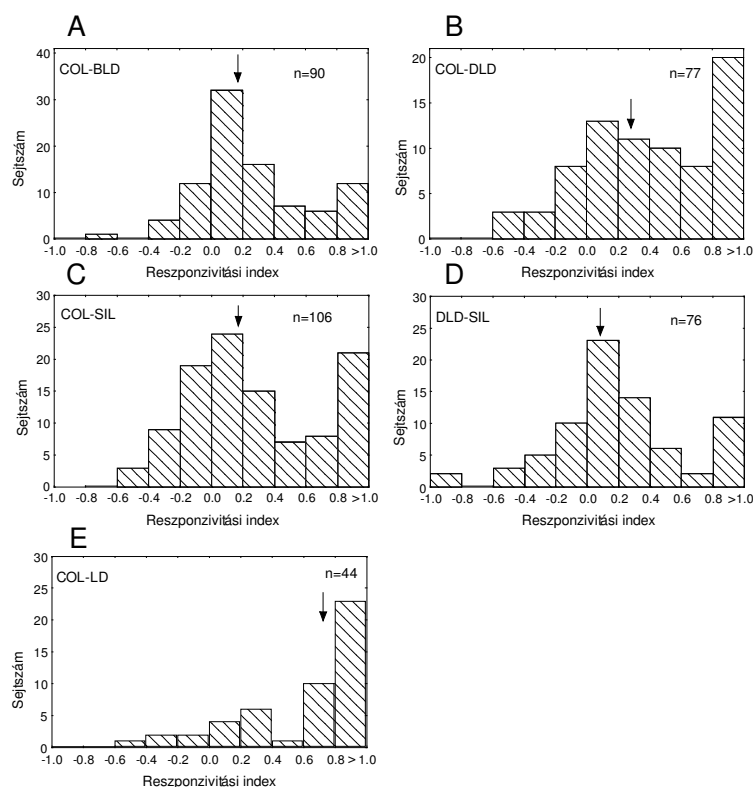


3.3.2 ábra

Két IT neuron alakszelektivitása. **A**: színes, kromatikus (felső sor), BLD (második sor), DLD (harmadik sor) és a SIL (negyedik sor) ingerekre. **B**: COL (első sor), DLD (második sor), SIL (harmadik sor) és az LD-re (negyedik sor).

Hetvenhét sejtnél vizsgáltuk meg, hogyan hat a háttér és a stimulus közti kontraszt megfordítása az IT sejtekre. A 3.3.2 ábra szerint (**A** panel) a példaként kiválasztott sejt esetében a válaszok nem változtak akkor sem, ha a stimulus a háttérnél világosabb vagy sötétebb volt. A 3.3.3 ábra (**B** panel) az RI eloszlását mutatja: az eloszlás mediánja 0,27,

jeleznén, hogy a válaszok csökkenése a COL-hoz képest kissé nagyobb, mint a BLD esetében. Jól korreláltak viszont a BLD-re és a DLD-re kapott válaszok amplitúdói (Spearman $R = 0,58$, $p < 0,001$) ami azt jelenti, hogy az ellenkező kontraszttal bíró stimulusok által kiváltott válaszok nem különböztek lényegesen egymástól.



3.3.3 ábra

A válaszkésztségi (reszponzivitási) index (RI) eloszlása a vizsgált neuronok esetében. A pozitív értékek azt jelentik, hogy a sejtek a színes képekre (COL) jobban válaszoltak, mint a felszínredukált változatokra (**A**, **B**, **C**, **E**) és nagyobb választ adtak a DLD kondícióban, mint a SIL-re (**D**). A nyílak az eloszlás mediánját jelölik. **A**: COL és BLD, **B**: COL és DLD, **C**: COL és SIL, **D**: DLD és SIL.

Ötvenhét sejtet vizsgáltunk olyan stimulusokkal, melyekből hiányzott a belső kontúr (SIL). A 3.3.2 ábrán (**A** és **B** panel) is látható, hogy a sejt válaszára nem volt hatással, ha eltávolítottuk az inger fő részeit egymástól elválasztó belső vonalakat. A vizsgált populációt tekintve a neuronok válaszkésztsége és szelektivitása nem változott a SIL-re a COL-hoz képest. Az 3.3.3 **C** ábra mutatja az RI eloszlását, melynek mediánja 0,19; ez a COL-hoz képest kissé csökkenő válaszokat jelez.

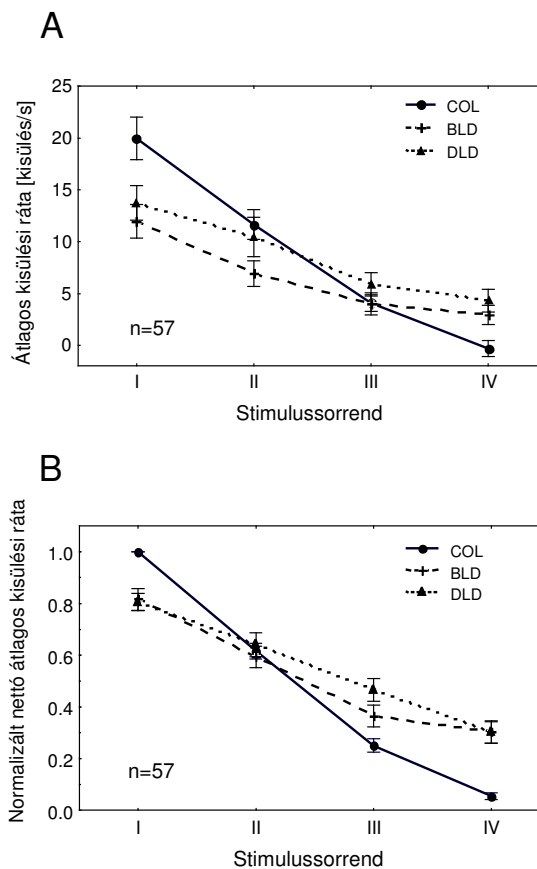
A vizsgált 44 neuronból 70% tartotta meg válaszkésztségét az LD kondícióban, de az összes kontraszt eltávolítása nagy hatással volt a neuronális válaszokra. A 3.3.2 ábra **B** része mutatja egy sejt viselkedését. Az RI eloszlás mediánja (3.3.3 ábra **E**) 0,77 volt, tehát az LD stimulusokra adott válaszok lényegesen kisebbek, mint a COL-ra kapottak (Wilcoxon-teszt, $T = 78$, $p < 0,05$).

A neuronális válaszok latenciái

A sejtválaszok latenciaeloszlásának mediánja a különböző kondíciókban a következő volt: COL: 103 ms, BLD: 114 ms, DID: 110 ms, SIL: 112, LD: 101 ms. A különböző értékek között nem találtunk statisztikai különbséget (Wilcoxon-teszt).

A belső információ kivonásának hatása a sejtek szelektivitására

A fentiekben már láttuk, hogy a bemutatott példákban a sejt szelektivitását nem befolyásolta a stimulus felszíni tulajdonságainak módosítása. A következőkben rátérünk a populációsintű analízisre. Amint az a 3.3.4 **A** ábrán látható, a COL, a BLD és a DLD stimulusokra kapott szelektivitási görbe hasonló lefutású.



3.3.4 ábra

A textúra és az árnyékolás eltávolításának hatása az IT neuronok szelektivitására. **A**: átlagolt válaszok (\pm SE) a stimulus sorrendjének függvényében (a sorrend felállítása a COL kondíció szerint történt) a COL, a BLD és a DLD stimulusokra. **B**: átlagolt normalizált válaszok. A normalizálást minden sejtre és minden kondícióra elvégeztük, hogy a válaszok közti abszolút különbségeket eltüntessük.

A sorrendet a COL-ra kapott válaszok alapján állítottuk fel (ld. Módszerek). A görbék a nettó válaszok alapján készültek, és jól látható, hogy a BLD és DLD görbék lefutása laposabb, mint a COL-é, ami vagy arra utal, hogy különbség mutatkozik a szelektivitásban ha a színes stimulusokat vonalas rajzokra cseréljük, vagy arra, hogy a sejtválaszok amplitúdója alacsonyabb és a görbék meredeksége emiatt csökken. A válaszokat ezért normalizáltuk a COL kondícióban

kapott 1. stimulus (a legnagyobb tüzelést kiváltó) válaszához. Ez az eljárás eltünteti az aktivitásban mutatkozó abszolút különbségeket. A görbék közti különbség kisebb lett ugyan (3.3.4 **B** ábra), de a válaszok stimulusrenddel járó csökkenése (a görbe meredeksége) még mindig kisebb a BLD és DLD esetében, mint a COL-nál (ANOVA, kölcsönhatás a kondíciók és a stimulusrend között, COL-BLD, $F(3,267) = 20,65$, $p < 0,01$, COL-DLD, $F(3,225) = 35,87$, $p < 0,01$). Eszerint a sejtpopuláció szintjén a szín, textúra és az árnyalás eltávolítása kevéssé ugyan, de befolyásolta a szelektivitást.

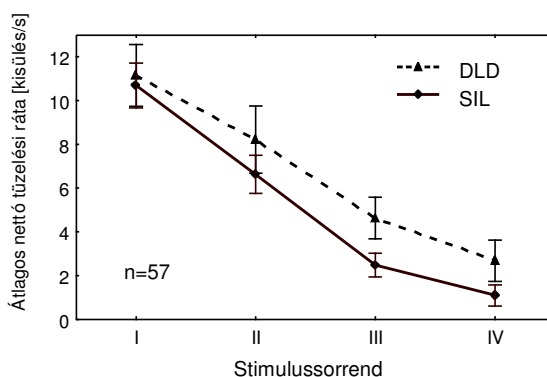
A 3.3.2 **A** ábra tanúsága szerint a bemutatott neuron esetében a kontraszt megfordítása (világos, vagy sötét vonalas rajz) sem a válaszok amplitúdóját, sem az alakszelektivitást nem befolyásolta. Az 57 COL-ra szelektív sejt analízise szerint ez általános jelenség: nincs statisztikai különbség a BLD és a DLD szelektivitási görbék között (3.3.4 ábra) (ANOVA, $F(3,168) = 1,04$, ns), vagyis a háttérnél sötétebb vagy világosabb stimulusok esetén is megmarad a szelektivitás.

Ha az 3.3.2 ábrán látható stimulusokat és a hozzájuk tartozó válaszokat összehasonlítjuk, nyilvánvaló, hogy a belső kontúrok eltávolítása nem egyforma hatású az egyszerű, egy alkotóelemből álló képek (mint pl. a kör), vagy a bonyolult, több alegységből álló stimulusok (mint pl. a dob esetében). Lehetséges, hogy a DLD és a SIL kondíció között azért nincs különbség, mert az egyszerű és bonyolult stimulusokhoz tartozó válaszokat nem válogattuk szét, hanem átlagoltuk őket. Hogy ezt a feltevést ellenőrizzük, elkülönítettük azokat a sejteket, melyek preferált stimulusa legalább 5 részből állt. Ennek feltétele az volt, hogy a képen levő tárgy legalább öt, zárt, konvex vonalakkal bontható részre legyen osztható (pl. stimuluskészletünk utolsó ábrája, 2.2 ábra). Huszonkilenc sejtet teszteltünk, de a szelektivásban így sem volt különbség (ANOVA, DLD és SIL közötti kölcsönhatás, $F(3,84) = 1,31$, ns.), vagyis a szelektivitás különbségének hiánya nem magyarázható azzal, hogy a stimulusok eltérő számú komponensből épülnek fel. A válaszok amplitúdójában szintén nem találtunk különbséget: az RI értéke a DLD-SIL kondícióban 0,11 volt (3.3.4 **D** ábra).

Az 3.3.2 **B** ábrán egy olyan neuront mutatunk be, melyet a COL, DLD, SIL és LD ingerekkel is megvizsgáltunk. A vizsgált populációt figyelembe véve a szelektivitási görbe az LD ingerek esetén sokkal laposabb, mint a COL stimulusoknál (ANOVA, interakció a kondíciók között, $F(3,63) = 10,13$, $p < 0,001$, $n = 22$).

Az 3.3.5 ábra szerint az IT neuronok hasonló szelektivitásúak a belső kontúrral rendelkező, vagy anélküli stimulusok esetében is (ANOVA, interakció a kondíciók (DLD és SIL) és a stimulusrend között: $F(3,165) = 1,07$, ns).

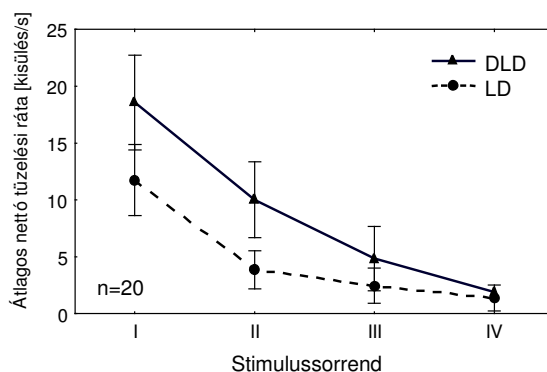
A kontraszteltávolítás hatásának további analizéséhez azt a 20 neuront vizsgáltuk meg, amely a DLD kondícióban jól reagált és szelektív is volt. Négy stimulust a DLD-re adott válasza alapján sorba rendeztünk, a DLD-re és LD-re adott nettó válaszaikat külön-külön normalizáltuk és átlagoltuk, majd a stimulusrendnek megfelelően, annak függvényében ábrázoltuk (3.3.6 ábra). Bár a szelektivitási görbe szignifikánsan laposabb (ANOVA, interakció a kondíciók és a stimulusrend között: $F(3,57) = 3,65$, $p < 0,05$) az LD, mint a DLD stimulusok esetében, az



3.3.5 ábra

A belső kontúrok eltávolításának hatása a szelektivitásra. Az ábra a stimulussorrend függvényében mutatja a DLD és SIL kondícióban kapott tüzelési aktivitást. A stimulussorrendet a DLD-k alapján határoztuk meg.

LD-re kapott válaszok még mindig háromszor akkorák a preferált, mint a nem preferált inger esetében, vagyis az IT neuronok képesek az LD jelenlétét jelezni. A minta elemzése szerint a neuronok 22%-ában a COL kondíció 3. vagy 4. stimulusa a felszín redukált stimulusoknál az 1. helyre került, ami a színes és felszín redukált stimulusokra való különböző szelektivitást jelent. Ez a konklúzió hasonló ahhoz, mint amire a DLD és LD ingerek esetébe jutottunk.



3.3.6 ábra

A kontraszt eltávolításának hatása a szelektivitásra. Átlagos aktivitás a stimulussorrend függvényében, a DLD és LD kondícióban. A stimulussorrendet a DLD-k alapján határoztuk meg.

A válasz korai és késői szakaszainak vizsgálata

A neuronális válaszok korai szakasza már hordoz az alakzatokra vonatkozó információt (Rolls *et al.*, 1994; Kovacs *et al.*, 1995). Sugase és mtsai. szerint a válasz korai szakasza tartalmazza a stimuluskategóriára (pl. arcok, alakok) vonatkozó információt, míg a válasz késői szakasza a finom különbségeket, illetve az archoz tartozó identitást vagy arckifejezést kódolja (Sugase *et al.*, 1999). Ennek értelmében meghatároztuk minden sejt válaszában a latenciáját a COL ingerekre, majd két időablakot választottunk ki: az első 100 ms hosszú volt, és a válasz megjelenése után kezdődött (korai válasz), a másik (szintén 100 ms hosszú) pedig a korai ablakot követte (késői válasz). Ezután ismétlésenként meghatároztuk a nettó tüzelési rátát az előbb vázolt két 100 ms hosszú időablakban. A válaszkészség meghatározásához

összehasonlítottuk az RI indexeket a válaszok korai és késői fázisában a COL-BLD, COL-DLD, COL-SIL és COL-DLD kondíciókban. Egyik esetben sem találtunk számottevő különbséget (egymintás *t*-próba, ns.), ami azt mutatja, hogy a stimulus típusára vonatkozó információ mind a korai, mind pedig a késői válaszban megtalálható.

Hasonló módon megvizsgáltuk, hogy a stimulus szelektivitás különbözött-e a korai és a késői válasz között, és azt találtuk, hogy a korai és késői válasz szelektivitása nem tért el egymástól.

Eredményeink a következőképpen összegezhetőek: Az inferotemporalis sejtek az árnyékolás és a textúra nélküli stimulusokra is szelektívek, de a felszíni tulajdonságok eltávolítása befolyásolja a válaszkészséget. Az IT neuronok jól válaszolnak a fordított kontrasztú ingerekre is. A belső kontúrok eltávolítása csak csekély hatással bír a válaszkészségre és szelektivitásra.

Textúra és árnyékolás

Jelen tanulmányban minden textúrát eltávolítottunk a stimulusokból, de ez csak kis mértékben befolyásolta a neuronok szelektivitását, vagyis a textúra viszonylag kis jelentőségű. Igaz, hogy a tüzelési ráta viszont csökkent, ami azt jelentheti, hogy van bizonyos interakció a textúra, árnyékolás és az alakzat között. Vogels, aki a megvilágítás szögének hatását vizsgálta, hasonló következtetésre jutott, és azt találta, hogy a sejteknek kb. csak felében hatott a megvilágítás szöge a neuronális válaszokra (Vogels & Biederman, 2002).

Sziluettek

Az ellenfényben való tárgyfelismerés nem mindig könnyű, vagyis a tárgyak pusztán kontúrja nem nyújt mindig elegendő információt azok felismeréséhez. Érdekes azonban, hogy azok a vonalas rajzok, melyek a belső vonalakat is tartalmazzák, csaknem olyan biztonsággal ismerhetők fel, mint a szürke tónusban készült, teljes változatok (Biederman & Ju, 1988). A fenti eredményeket a mi kísérleteink is alátámasztották: a majmok transzferje a diszkriminációs feladatban a COL-ról a BLD-re magasabb (85% helyes), mint a SIL-re (75% helyes), ugyanakkor ez nem függött a stimulus bonyolultságától, hiszen a komplexitás nem befolyásolta a transzfert. A sejtek tüzelési rátája átlagosan hasonló mértékben csökkent a DLD és a SIL ingerekre a COL-hoz képest, ami arra utal, hogy a belső kontúrok nem szükségesek a sejtek szelektív válaszaihoz (Vogels, 1999).

Kontraszt

A megvilágítás szöge, a tárgyak belső mintázata a kontraszt változásait idézheti elő, a percepció mégis nagymértékben független ettől. Subramaniam és Biederman szerint a „nem arc” jellegű vizuális ingerek megnevezésének biztonsága (i.e., felismerése), a hosszútávú priming és az azonnali stimulusintegrációs folyamatok függetlenek a külső kontúrok és a belső felszín kontrasztjától (Subramaniam & Biederman, 1997).

Kísérletünkben a BLD-k a háttérnél világosabb, a DLD-k a háttérnél sötétebb luminanciájúak voltak, ez mégsem befolyásolta a válaszok nagyságát, vagy a szelektivitást. Eszerint az IT sejteji nem kódolják a stimulus kontrasztját, vagyis szerepük lehet a kontrasztfüggetlen alakfelismerésben. Ez utóbbi feltevés ellentétben áll Ito és mtsai. (Ito *et al.*, 1994) eredményeivel, akik azt mérték, hogy miként változtatja meg a sejtek viselkedését a háttér és a stimulus luminanciakontrasztjának megfordítása. Altatott állatban alkalmazva a stimulusredukciós módszert (Tanaka, 1992) azt találták, hogy a sejtek jelentős részében a kontrasztváltoztatás a válaszokat körülbelül a felére csökkenti, és a sejteknek több mint felénél a szelektivitás is megváltozott. Ebből arra következtettek, hogy az IT sejtek kódolják a kontraszt polaritását. A fenti eredmények és saját adataink közötti ellentmondás alapvető okokra vezethető vissza. Míg Ito és mtsai. a stimulus és a háttér között is megfordították a kontraszt előjelét, addig mi azonos szürke háttér előtt mutattunk világos, illetve sötét, de egyébként azonos rajzokat. Másrészt Ito és mtsai. a stimulusredukciós módszert használták, vagyis valós, térbeli tárgyól kiindulva vonták ki a színt, árnyalást és textúrát, míg el nem jutottak a kritikus vonásokhoz (3.5.1 ábra), azonban eközben kizárták azokat a neuronokat, melyeknél a textúra, vagy a szín kulcsingerként szerepelt; így végül eredeti sejt számuknak csak töredékét elemezték. Végül pedig, saját kísérleteink aktív, éber állatokon folytak, míg Ito és mtsai. altatott preparátumokon dolgoztak.

A vizuális ingerekből valamennyi kontrasztinformációt kivonva, csak a vonalas rajzokat használva azt találtuk, hogy a sejtek tüzelési rátája jelentősen csökkent és szelektivitásuk is megváltozott. Ez utóbbi eredményünk már összevág Ito és mtsai., 1994-es adataival, miszerint a vonalas rajzok a felszíni mintázattal rendelkező stimulusokhoz képest megváltoztatják a sejtek szelektivitását.

3.4 A színek eltávolításának hatása az IT sejtek működésére

Az IT sejtek stimulusszelektivitása változatlan marad akkor is, ha a stimulusokból elvonjuk a színt, és hasonló luminanciájú, de fekete-fehér ingerekkel helyettesítjük őket.

Az IT egyes sejtjeinek válaszai nagyban függetlenek a stimulus változtatásaitól, ezért is tekinthetők a tárgyfelismerésben megfigyelt invarianciák alapjainak (Tanaka, 2000). A színek megkülönböztetése fontos, bár nem elengedhetetlen feltétele környezetünk tárgyainak felismeréséhez (Gegenfurtner & Sharpe, 1999). Az IT kapcsolatai között szerepelnek színérzékeny sejtekkel bírók is (Tamura & Tanaka, 2001), kimenete pedig valószínűleg valamilyen formában a színi információt is tartalmazza (Saleem & Tanaka, 1996). Livingstone és Hubel szerint a látópálya kezdeti szakasza a formákat és színeket külön kezeli (Livingstone & Hubel, 1988). Még mindig kérdéses, hogy ez a fajta információ különválasztva marad, vagy valahol, a vizuális feldolgozás magasabb szintjén kombinálódik-e egymással. Ennek eldöntéséhez meg kell vizsgálnunk azt a lehetőséget, hogy az alakzat és színinformációk számára vannak-e elkülönült csatornák a ventralis látópályában.

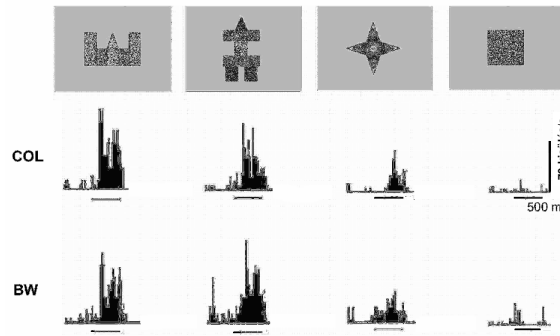
Ebben a kérdésben számos tanulmány született és többségük arra a következtetésre jutott, hogy a temporalis kérgi sejtek szerepet játszanak a színek diszkriminációjában (Komatsu, 1998). A színek szerepe nem mindig kritikus a tárgyak felismeréséhez (Delorme *et al.*, 2000), és ezt az IT sejtjeiről szóló néhány közlemény is alátámasztja (Booth & Rolls, 1998; Vogels, 1999). (Igaz, vannak egyértelmű „diagnosztikus” színek, mint pl. a banán sárgája.) Az ellentmondó eredmények miatt döntöttünk úgy, hogy ezt a kérdést közelebbről megvizsgáljuk.

Míg korábbi kísérletünkben (ld. 3.3 fejezet) csak egyes, a sejt szempontjából kiemelten hatásos, vagy hatástalan ingerek esetében vizsgáltuk meg ezt a kérdést, jelen munkánkban szisztematikus mérést végeztünk az összes, a stimuluskészletben szereplő ingerrel, úgy, hogy alakszelektív IT kérgi sejteket vizsgáltunk színes és achromatikus stimulusokkal.

Eredményeink két majomból regisztrált 54 IT neuronból származó adaton nyugszanak, melyek vagy a színes (COL) vagy a szürkeárnyalatos (BW) stimulusokra voltak szelektívek. A sejtek összesen 80%-a volt mindkét fajta stimulusra szelektív, 48 sejt a COL-re és 51 sejt a BW-ra.

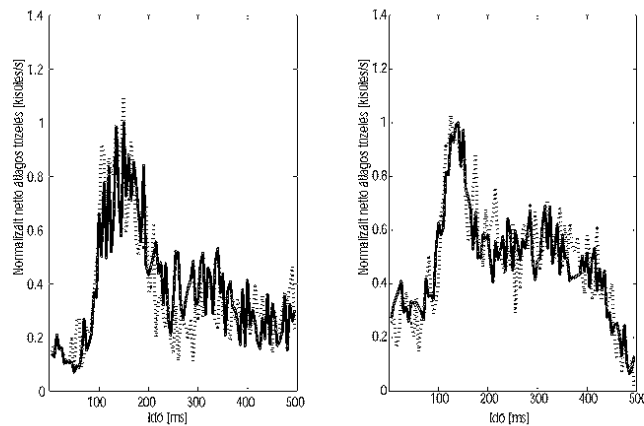
A legtöbb olyan sejt, amely a COL ingerekre válaszolt és szelektív is volt, a BW stimulusokra is reagált és szelektív maradt (a 39-ből 33, vagyis 85%). Egy olyan sejt válaszait mutatjuk be a 3.4.1 ábrán, melyet négy, mindkét fajtához tartozó stimulusal teszteltünk. Ez a sejt kifejezetten szelektív volt a COL stimulusokra, és reagálókészségét és szelektivitását megtartotta az achromatikus ingerekre is.

dc_268_11



3.4.1 ábra

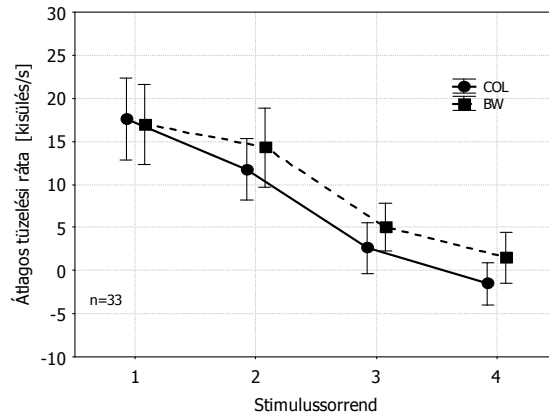
Egy izolált IT sejt válaszai színes (COL) és ezzel isolumináns szürke árnyalatban készült (BW) ingerekre. A peristimulus hisztogramok a fenti ingerek két típusára adott válaszokat mutatják. A vízszintes vonalak a stimulus expozíciójának időtartamát jelzik.



3.4.2 ábra

Populációhisztogram 1 ms binekben átlagolva COL és BW stimulusokra. A folyamatos vonalak a COL, a szaggatottak a BW stimulusokra adott válaszokat képviselik. A bal oldali hisztogram fixáló, míg a jobb oldali diszkrimináló majom adatai alapján készült.

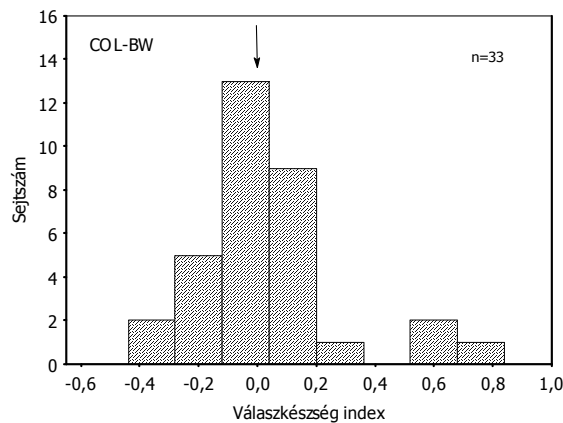
A neuronok szelektivitásának populációsintű összehasonlításához a neuronok COL-ra adott válaszait nagyság szerint sorba rendeztük, és ugyanezt a sorrendet alkalmaztuk a BW stimulusokra kapott válaszok esetén is. Ezt követően kiszámoltuk a COL és BW kondíciókra az átlagos tüzelési rátát a stimulusrend függvényében. A 3.4.3 a ábra a válaszok és a stimulusrend összefüggését ábrázolja a COL és BW stimulusokra. A görbék lejtése hasonló (ANOVA a színek és stimulusok összefüggésére, $n = 33$, aktuális hatás $F(3,96) = 1,36$, $p = 0.25$ ns), ami arra utal, hogy a színek eltávolítása nem befolyásolta a stimulusselektivitást. A sejtről-sejtre történő analízis azt mutatta, hogy a neuronok többsége (33-ból 26, 79%) ugyanazt a stimuluspreferenciát mutatta a chromtikus és az achromtikus ingerekre is (ANOVA, interakció a kondíciók és a stimulusrend között minden sejtre külön-külön, ns).



3.4.3 ábra

A színek eltávolításának hatása az IT neuronok alakszelektivitására. A grafikon az átlagos aktivitásszinteket mutatja a stimulusrend függvényében. A stimulusok sorrendjét a COL-ra adott válaszok alapján állítottuk fel.

A két kondícióra számított átlagos RI értéke 0,042 volt ($n = 33$, median 0,00, min 0,39, max 0,80, $SD \pm 0,25$), ami arra utal, hogy a sejtpopulációt tekintve a sejtek válaszkészsége a színes és akromatikus stimulusokra hasonló volt. A 3.4.4 ábrán az RI eloszlása azt mutatja, hogy a neuronok többségénél az RI értéke 0, és a medián értéke is 0. Ez is arra utal, hogy a két kondícióban a válaszok hasonlóak. Az SI nem különbözött a két kondícióban (t -teszt, $p = 0,19$, ns). Ez alátámasztja a fenti ANOVA-eredményeket. A latenciaértékek szintén hasonlóak voltak a két stimuluskészletre (COL: 141,3 ms, BW: 144,6 ms, $p = 0,75$, ns), azonban a két állatban mért átlagos latenciák különböztek: COL: 119,6 ms vs. 158,9 ms, ill. BW: 119,6 ms vs. 163,4 ms, $p < 0,05$) amely további vizsgálandást kíván.



3.4.4 ábra

A válaszkészségi, rezponzivitási indexek (RI) eloszlása a színes (COL) és szín nélküli (BW) ingerekre. A pozitív értékek azt jelentik, hogy az átlagos sejtaktivitás magasabb volt COL-ra, mint BW-re. A nyíl az eloszlás mediánját jelöli, értéke: 0,00, ami gyakorlatilag azonos válaszsíntet jelent a két kondícióban.

Eredményeink, nevezetesen, hogy az IT sejtek hasonlóan dolgozzák fel a színes és akromatikus stimulusokat, összhangban állnak azzal a feltételezéssel, hogy az IT-nek lényeges szerep jut az

alak- és tárgyfelismerés igen flexibilis folyamatában. Korábbi tanulmányok arról számoltak be, hogy a temporális neuronok színszelektívek (Komatsu *et al.*, 1992; Komatsu & Ideura, 1993; Komatsu, 1998; Tamura & Tanaka, 2001) és ez a szelektivitás független az alakszelektivitástól (Komatsu & Ideura, 1993). Néhány kéregirtásos tanulmány az IT vagy egy részének léziója után színdiszkriminációs deficitről számolt be (Horel, 1994; Heywood *et al.*, 1995; Buckley *et al.*, 1997; Heywood *et al.*, 1998). Edwards és mtsai. eredményei szerint az IT és STS területén levő neuronok eltérő módon aktiválódnak, ha emberi arcokat a szürke árnyalataiban, ill. hamis színekkel mutatnak be a majmoknak (Edwards *et al.*, 2003) és funkcionális képalkotó eljárások is kimutatták az IT szerepét a színfeldolgozásban (Takechi *et al.*, 1997). Továbbá, Edwards és mtsai. szerint a majom IT sejtjei nagy részének (70%) válasza függ a stimulus színétől (Edwards *et al.*, 2003). Booth és Rolls ugyanakkor azt tapasztalták, hogy az IT neuronok hasonlóképpen reagáltak ugyanazon stimulusok színes és akromatikus verzióra (Booth & Rolls, 1998). Vogels kategorizációs feladatot végrehajtó majmokban szintén azt találta, hogy bár a színek eltávolítása befolyásolta a tüzelési rátát, sok IT neuron érzéketlen volt a színes-szintelen váltásra, és általában a stimulusok preferenciáját nem befolyásolta a stimulusok illetően változtatása (Vogels, 1999).

Adataink arra utalnak, hogy az IT sejtek többségében a színi információ nem kritikus a tárgyról kapott vizuális információ feldolgozásához. A sejtek nemcsak megtartották válaszuk amplitúdóját a preferált stimulusra, de szelektivitásuk sem változott: a vizsgált sejtpopuláció válaszgörbéi a két kondícióban egymás mellett futnak (3.4.3 ábra). A COL-ra és BW-re kapott válaszok nem különböztek a két állatban, azonban a diszkriminációt végző állat válaszai jobban elhúzódtak (3.4.2 ábra). A különbség a feladatban rejtőzhet, hiszen az egyik állat fixációt, a másik pedig diszkriminációs feladatot végzett. Ennek ellenére, mivel az állatok ugyanazt a stimuluskészletet használták, úgy gondoljuk, hogy érvelésünket ez nem befolyásolja.

Eredményeinkkel nem szeretnénk azt sugallni, hogy az IT nem játszik szerepet a színfeldolgozásban. Lehetséges, hogy a színérzékeny sejtek csoportokat alkotnak a kéregben. Ezt a lehetőséget vetették fel Komatsu és mtsai., (Komatsu *et al.*, 1992), akik színérzékeny kérgi területeket kerestek. A színérzékeny sejtek csoportosulása az agykéregben nem szokatlan: a primaer látókérgi csapok (*blobok*) színérzékeny sejtek csoportjai lehetnek (Livingstone & Hubel, 1988). Tootell és mtsai. is erre utaló adatokról számolnak be: olyan körülírt területeket találtak a temporális kéregben, melyek működését a színek erősen befolyásolták (Tootell *et al.*, 2004). Arra a következtetésre jutottak, hogy ezeken a területeken a színérzékeny sejtek oszlopokba tömörülnek. Az IT szerveződésének egyik elfogadott modellje szerint (Tanaka, 2000) az egyes tárgyak kódolása jellegzetes vonást reprezentáló, oszlopokba tömörült sejtek kombinált aktiválása során valósul meg. Ebben az esetben felmerül az a kérdés, hogy a temporális kéregben vannak-e elkülönült, színeket kódoló sejtek, vagy pedig a reprezentált vonások mind rendelkeznek saját színnel. A mi metodikánk (komplex stimulusokra válaszoló

sejtek színes és akromatikus stimulusokkal való vizsgálata) olyan alakfeldolgozó mechanizmus jelenlétére utal, amely független az alakzat eredeti színétől (igaz, hogy ugyanakkor nem ad információt a színelőfeldolgozás természetéről). Lehetséges, hogy az IT a formákat és színeket egymástól függetlenül dolgozza fel, vagy pedig egymástól eltérő kódolási mechanizmust használ.

Eredményeink szemben állnak azokkal, melyeket a közelmúltban közöltek: színes stimulusokat mutattak be majmoknak gyors egymásutánban. A regisztrált sejtek többségének válaszait és szelektivitásukat is befolyásolta ha a színeket eltávolították a stimulusokból. Úgy gondolták tehát, hogy a temporalis kéreg határozott színszelektivitással bír, amely ráadásul dominál az alakszelektivitás fölött (Edwards *et al.*, 2003). A fenti munka és saját eredményeink közti ellentmondás oka valószínűleg metodikai: eltérő ingerlési paradigma, különböző regisztrációs hely (sok arcszelektív sejt a fenti kísérletekben!) és eltérő adatértékelés. Edwards és mtsai. használtak egy, a mi szelektivitási indexünkhöz hasonló színérzékenységi indexet, amely igen erős színérzékenységet jelzett. A mi szelektivitási indexünk 0,13 volt, ami viszont a színek jelentőségének hiányára utalt. Meg kell még jegyeznünk azt is, hogy az Edwards és mtsai. közlemény adatai egyetlen állatból származott, saját kísérletünket két állaton végeztük. Mindezek alapján valószínű, hogy a vizsgált sejtpopulációk különböztek.

3.5 Az ingerkomplexitás és a neuronális aktivitás kapcsolata az inferotemporalis kéregben

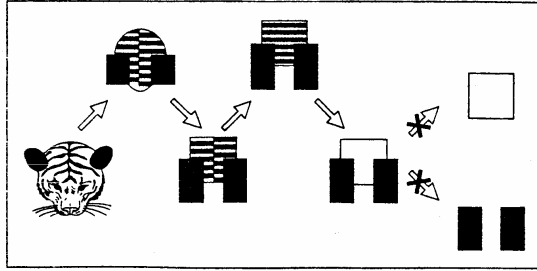
Az IT neuronok populáció szinten eltérő módon kódolják a hasonló luminanciájú és nagyságú, de bonyolultságukban különböző stimulusokat. A vizuális inger körvonalának hossza és tagoltsága, a belső színátmenetek mennyisége valamint a belső vonalak hossza alapján hasonló vizuális ingerek is „egyszerű” és „komplex” csoportra oszthatók, és ennek megfelelően kódolódnak.

A majom IT kérgében levő sejtek differenciált módon reagálnak komplex vizuális ingerekre (Gross *et al.*, 1972; Desimone *et al.*, 1984; Richmond & Sato, 1987; Eskandar *et al.*, 1992). Kimutatták, hogy a kéreg mentén hosszirányú „komplexitásgrádiens” érvényesül, vagyis anterior irányba haladva a sejtek egyre bonyolultabb stimulusokra reagálnak (Tanaka *et al.*, 1991; Cheng *et al.*, 1997; Tanaka, 2000). Tanaka és mtsai. szerint az IT sejtjei oszlopokat - modulokat - alkotnak, és az oszlopok sejtjei közepesen komplex dolgokra szelektívek (Tanaka *et al.*, 1991). Elképzelésüket úgy támasztották alá, hogy az IT sejtek számára hatásos vizuális stimulust fokozatosan egyszerűsítették, míg el nem jutottak egy olyan stimuluskonfigurációhoz, amely tartalmazta a sejtek aktiválásához még éppen szükséges kritikus tulajdonságokat vagy vonásokat („critical features”, 3.5.1 ábra). Úgy gondolták, hogy a környezet dolgait nem egyes sejtek aktivitása kódolja, hanem az IT modulok aktivitásmintázata. A részletes kódolást (leírást) a modulokban levő neuronok finom aktivitásbeli különbségei biztosítják. Ilyen módon az IT sejtek átmeneti társulásokat hoznának létre, melyek a vizuális stimulustól függnék. Az újabb stimulusok új modulok bevonásával, vagy éppen elhagyásával járnának. Az IT így viszonylag kisszámú modullal végtelen sokféleképpen társulva kódolhatná a környezet tárgyait.

Op de Beeck és kollégái (Op *et al.*, 2001a) parametrizált stimulusokat használtak annak kimutatására, hogy az IT sejtjei hasonló tárgyakat metrikusan, „torzítva”, de hasonló módon kódolnak, Sigala és Logothetis pedig azt vetette fel, hogy a vizuális inger kategorizálásához szükséges vonásokat egyes sejtek kódolják az IT-ben (Sigala & Logothetis, 2002). Elképzelésük szerint az IT sejtek tüzelésükkel jelzik a kategorizációhoz szükséges „diagnosztikus” vonásokat, mert azokra speciálisan szelektívek. Kísérletünkben 20 színes stimulust mutattunk be éber majmoknak (2.2 ábra). A stimulusok vagy geometriai formák voltak (GS) vagy pedig valódi tárgyak fotói (RS). A majmok feladata egyszerű fixálás volt. Szándékunk az volt, hogy bebizonyítsuk: a tüzelési ráta változása nem az egyetlen mód arra, hogy az IT sejtjei a hasonlóságot (vagy különbséget) kódolják. Megkíséreltünk továbbá stimulusainkban olyan fizikailag mérhető paramétereket találni, melyek megmagyarázhatják a válaszok hasonlóságát (vagy eltéréseit).

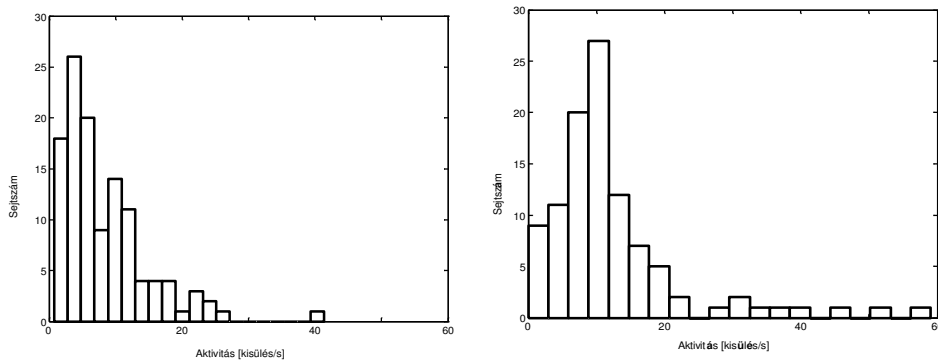
A kísérletekben két majom (K és Ch) vett részt, K-ból 117, Ch-ból 100 sejt aktivitását gyűjtöttük össze, és az adatokat külön-külön analizáltuk. A feldolgozásban clusteranalízist, faktoranalízist,

valamint a fizikai paraméterek vizsgálatát végeztük el. A szignifikancia határát minden analízis alkalmával 0,05-re tettük.



3.5.1 ábra

Példa azon kritikus vonások meghatározására, melyek aktiválni képesek az IT sejtjeit (stimulusredukciós módszer). Ebben az esetben az eredeti háromdimenziós stimulusok közül a leghatásosabb inger a tigris fejének felülnézeti képe volt. A stimulust folyamatosan módosították, miközben regisztrálták a sejt válaszait. A sejt mindaddig válaszolt, míg a tigris feje egy fehér négyszög két sarkán levő fekete négyszögre nem egyszerűsödött. A további egyszerűsítés, vagyis a fekete és fehér négyszögek szétválasztása a sejt aktivitását felfüggesztette (Tanaka, 1992).

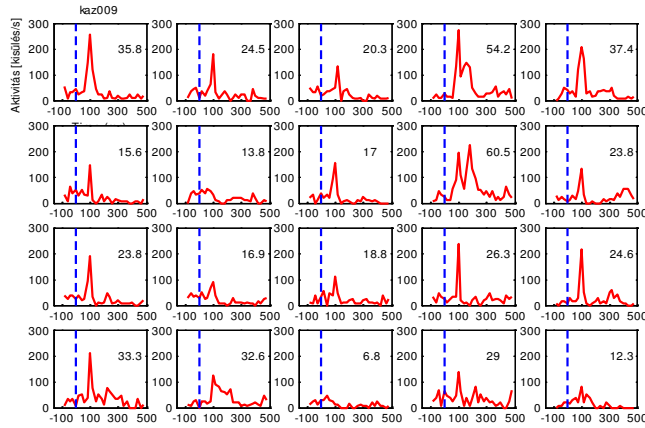


3.5.2 ábra

Az összes stimulusra adott átlagos válaszok eloszlása K (felső ábra) és Ch (alsó ábra) majomban.

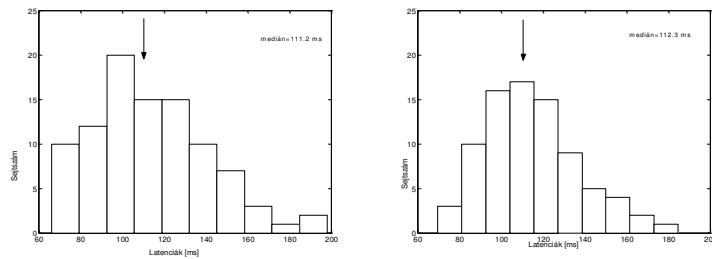
Eredményeink szerint (3.5.2 ábra) a netto tüzelési rátában nem volt különbség a két ingercsoportra adott válaszok között (7,9 kisülés/s (SD \pm 10.3) vs. 8,4 kisülés/s (SD \pm 10.3) a GS illetve a RS ingerekre. A tüzelési ráta meglehetősen alacsony, mert sok neuron aktivitáscsökkenéssel reagált az ingerekre. Ugyanez magyarázza a viszonylag magas SD értékeket is (Kovacs *et al.*, 1995). A 3.5.3 ábra egy példán mutatja be, hogyan reagál egy átlagos IT sejt a stimuluskészletre. A válaszok átlagos latenciája sem különbözött, mindegyik stimulustípus esetében 114 ms körüli érték volt (114 ms SD \pm 21, illetve 114 SD \pm 16 volt a GS, ill. az RS stimulusokra (3.5.4 ábra).

dc_268_11



3.5.3 ábra

Peristimulus hisztogram (PSTH) a K009 sejtről. Minden ablak a 20 közül egy stimulusra adott válaszok átlagát mutatja, 10 ismétlés után. Az ablakok elrendezése megegyezik a 2.2 ábra beosztásával. A szaggatott vonalak a vizuális inger megjelenésének pillanatát jelzi. A számok egy 300 ms hosszú időablakban mért átlagos nettó tüzelési rátát mutatják.



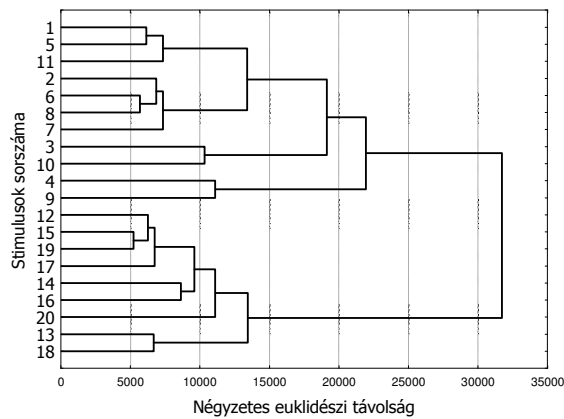
3.5.4 ábra

A válaszok latenciájának eloszlása K (bal) és Ch (jobb) majomban. A nyilak az eloszlás mediánját jelölik.

A clusteranalízis eredményeit K és a Ch majom esetében az 3.5.1 táblázat, az 3.5.5 és az 3.5.6 ábra mutatja be a. Mindkét állatban hasonló eredményeket kaptunk, a clusteranalízis két fő csoportot mutatott, ahol a csoportok az 1-11 és a 12-20 stimulusnak (ld. 2.2 ábra) felelnek meg. Érdekes módon vannak stimulusok, melyek kis csoportot alkotva mindig együtt jelennek meg, pl. a 13. és 18. (kereszt és torzó) vagy az 1. és 5. (háromszög és négyzet), a 3. és 10. (csillag és építőköcka) végül a 14. és 16. (kaktusz és kehely). Hogy eldöntsük, a neuronális válasz melyik része felelős a clusterképződésért, a válaszokat két részre vágtuk: a kezdeti 150 ms részre és a maradékra (a stimulus expozíció 500 ms volt). A clusteranalízist mindkét állatból kapott sejtválaszokra megismételve a következőt tapasztaltuk: a válasz első felével gyakorlatilag megismétlődtek a kezdeti eredmények, a GS és RS stimulusok ismét elkülönültek (3.5.1 táblázat), a válasz második felét használva azonban a stimulusokra adott válaszok összekeveredtek.

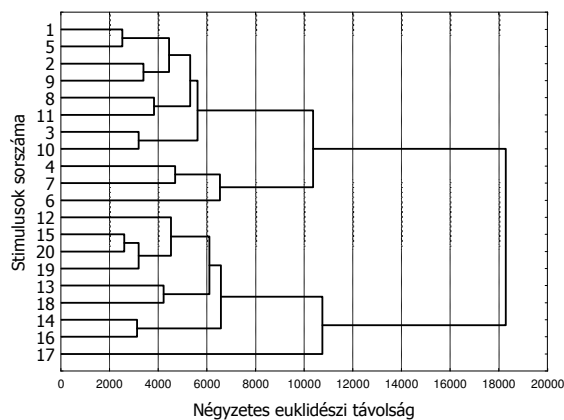
3.5.1 táblázat

A teljes (500 ms) válasz			
	proximitás	módszer	Cluster a stimulus sorszámaival
K.	négyzetes. euklideszi	Ward	(1, 5, 2, 9, 8, 11, 3, 10, 4, 7, 6) - (12, 15, 20, 19, 13, 18, 14, 16,17)
Ch.	négyzetes euklideszi	Ward	(1, 5, 11, 2, 6, 8, 7, 3, 10, 4, 9) - (12, 15, 19, 17, 14, 16, 20, 13, 18)
A válasz első felére (150 ms)			
K	négyzetes euklideszi	Ward	(1,5,11,2,8,7,3,10,9,4,6) - (12,18,13,12,16,15,19,20,17)
Ch.	négyzetes euklideszi	Ward	(1,5,11,2,7,6,8,3,16,10,4,9) - (12,15,19,20,17,13,18,14)
A válasz maradék időtartamára (350 ms)			
K.	négyzetes euklideszi	Ward	(1,5,8,4,3,9,18,2,11,10)-(6,7,15,13,19,20,14,16,12,17)
Ch.	négyzetes euklideszi	Ward	(1,7,6,8,20,2,18,17,16,11,15,3,4,5,9)-(10,13,19,12,14)



3.5.5 ábra

K majom clusteranalízisének eredménye. A dendrogramm az euklidészi távolságok (vízszintes tengely) és a Ward módszer felhasználásával készült. A számok a dendrogrammban a stimulusok számaival egyeznek (2.2 ábra). Az ábra felső részén a geometriai formák (1-11), alsó, részén a valós stimulusokra adott válaszok (12-20) alkotnak clustert.



3.5.6 ábra

A Ch majom clusteranalízisének eredménye. A dendrogramm az előzőhöz hasonló módszerrel készült, a stimulusok számozása is hasonló. A dendrogramm felső részén a geometriai formákra adott, az alsó részén a valós tárgyakat ábrázoló stimulusokra kapott válaszok alkotnak clustert.

3.5.2 Táblázat (K majom)

Faktor	A stimulus száma
1	15, 12, 13, 20, 17, 18, 19, 14
2	10, 11, 8, 1
3	4, 9, 16, 2, 5
4	7
5	6, 3

A faktoranalízis eredményei szerint K majomban az egynél nagyobb *eigenvalue*-vel bíró 5 faktor megmagyarázta a teljes variancia 69,16%-át. (3.5.2 táblázat). Az 1-11. és 12-20. stimulusok ismét különváltak, egyetlen kivétellel, a 16. képhez tartozó válasz (kehely) most a GS között volt.

3.5.3 Táblázat (Ch majom)

Faktor	A stimulus száma
1	12, 14, 13, 19, 18, 16, 17
2	3, 15, 10
3	8, 6, 2, 5
4	11, 1
5	4, 9
6	7, 20

Hasonló eredményt kaptunk Ch majom adataira is. Itt hat 1-nél nagyobb *eigenvalue*-vel bíró faktor volt, melyek együtt a variancia 72,37%-át magyarázták. (3.5.3 táblázat). A stimulusokra adott válaszok általában itt sem keveredtek, de akadt néhány kivétel: a 15. kép válasza (kacsa) a GS közé került, és az utolsó faktort két olyan válasz adta, melyhez tartozó képek különböző csoportba tartoztak: a 7. (oválisok) a GS-be, míg a 20. (szobor) a RS-be.

Stimulusainkat eredményeinknek megfelelően két csoportra osztottuk: a GS-be tartoztak azok, melyek főként geometriai formákat ábrázoltak, az RS-be pedig azok, melyek többnyire a valós életből vett tárgyak fotóit tartalmazták. Annak eldöntésére, hogy a két csoport milyen „rejtett” tulajdonságaiban különbözik, összehasonítottuk a stimulusok fizikai paraméterekkel leírható felszíni tulajdonságait (ld. Kísérleti módszerek: a stimulusok fizikai paraméterei). Az eredményeket a 3.5.7 ábrán összegeztük. A két stimuluscsoport felszínének nagysága közt nem volt szignifikáns különbség (GS: átlagosan 54440 pixel, RS: átlagosan 59220 pixel, *t*-teszt, ns.). Ezzel ellentétben, a RS ingerek kerülete hosszabb volt, mint a GS stimulusoké (805 pixel a 633

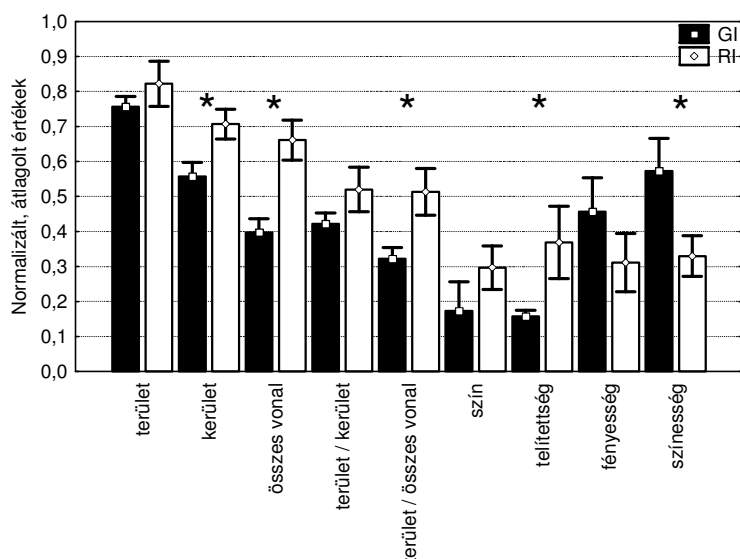
pixellel szemben, t -teszt, $p < 0,02$) és ugyancsak hosszabbnak bizonyult a stimulusban levő vonalak teljes hossza (kerület, + belső vonalak), 2265, illetve 1357 pixel (t -teszt, $p < 0,002$).

Az energiaváltozás mértéke a hullámhossz és fényesség tartományban nem különbözött (hullámhossz: 0,3728 (GS) és 0,3287, t -teszt, $p < 0,24$, fényesség: 1,221 és 0,7660, t -teszt, $p < 0,27$, de szignifikánsan nagyobb volt a GI stimulusok szaturációja (1,3601) a RS stimulusokénál (0,3728), t -teszt, $p < 0,04$).

Az RGB képek analízise szerint a GS és a RS képek különböztek a „színességi indexben” is: a GS átlagos indexe (Colby *et al.*, 1996; Merigan, 1996), magasabb volt, mint a RS képeké (2,52 vs. 1,45) és a különbség szignifikánsnak bizonyult (t -teszt, $p < 0,04$).

A sparsenesst (SP) illetően nem volt különbség sem a kísérleti állatok között, sem pedig a használt stimuluscsoportok között, az SI értéke a GS esetében viszont kissé, de szignifikánsan meghaladta a RS stimulusokban meghatározott értéket (t -teszt, $p < 0,04$).

A 217 sejt nettó válaszait vizsgálva tehát az általunk használt stimuluskészlet két csoportra különíthető: azokra, melyek egyszerű, geometriai formákat ábrázolnak (GS) és azokra, melyek valós tárgyak fotóit (RS). Tanaka és mtsai., (1991) szerint a sejtek válaszaihoz szükséges stimulusok komplexitása a regisztráló helyek előrefelé haladtával (értsd: a temporális lebeny csúcsa felé) fokozatosan nő (Tanaka *et al.*, 1991). Eredményeik szerint az IT-ben egyfajta „komplexitásgrádiens” figyelhető meg, mert a különböző bonyolultságú stimulusra érzékeny neuronok anatómiai lokalizációja is különbözött. Tanaka és mtsai. optimális, illetve hatástalan stimulusokat különítettek el a tüzelési aktivitás alapján: hatékonyak tartották azokat az ingereket, melyek nagy aktivitásváltozást váltottak ki, és fordítva.



3.5.7 ábra

A stimulusok fizikai tulajdonságainak összehasonlítása (átlagok \pm S.E.). Mivel az értékek több nagyságrendet fognak át, mindegyiket a saját kategóriájában a legnagyobb értékhez normalizáltuk és átlagoltuk. Az értékek a két stimuluscsoport fizikai paramétereit hasonlítják össze, a tele oszlopok a GS-hez, az üresek az RS-hez tartoznak. A csillagok a szignifikáns különbségeket jelölik.

Jelen eredményeink azt tanúsítják, hogy az IT sejtek kódolhatják a különböző bonyolultságú vizuális stimulusokat oly módon, ami nem következik pusztán a válaszok amplitúdójából. A válaszok átlagos nagysága a két stimuluscsoportban nem különbözött, de a GS-re kapott szelektivitás mértéke nagyobb volt, mint az RS-re. Elképzelhető, hogy a különbség egyik oka a regisztrációk anatómiai lokalizációja. A GI stimulusok méréseink szerint sok szempontból komplexebbek, mint a RS képek, és ismert, hogy az IT elülső részén levő sejtek inkább a bonyolultabb stimulusokra reagálnak jobban (Tanaka *et al.*, 1991; Tanaka, 2000). A mi adatgyűjtésünk főleg az IT hátsó területén történt, ahol a sejtek egyszerűbb stimulusokra reagálnak jobban.

Míg mások altatott állatokat használtak, mi csak éber majmokkal dolgoztunk. Ismert hogy a válaszoló sejtek aránya és a válaszok átlagos amplitúdója is magasabb éber állatokban (Tanaka *et al.*, 1991; Tamura & Tanaka, 2001). A mi kísérleteinkben ennek ellenére a válaszok szintje eléggé alacsony, aminek oka lehet az is, hogy a stimulusok átlagos luminanciája (8 cd/m^2 körül) lényegesen alacsonyabb, mint a mások által használt ingereké (35 cd/m^2), másrészt, mintákban sok sejt negatív nettó választ adott. További tényező lehet, hogy a kísérletek idején a majmok már sok ezerszer látták a stimulusokat, és hogy a stimulusok maguk a feladat szempontjából (fixáció) irrelevánsak voltak. Ezen kívül, ahelyett, hogy megpróbáltuk volna a leghatékonyabb stimulus(oka)t kiválasztani, teljes ingerkészletünket bemutattuk minden neuronnak. Ez a gyakorlat különböző aktivitást vált ki a sejtekből és elméletileg az aktivitás alapján elkülönítheti a stimulusokat, de tanulmányunk célja a neuronpopuláció vizsgálata volt, nem pedig az egyedi tüzelési szintek vizsgálata.

Eredményeink (a GS és RS stimulusok elkülönülése) legkézenfekvőbb magyarázata az lehetne, hogy a stimulusok különböznek olyan paraméterekben, mint luminancia vagy méret. Adataink ezt a lehetőséget kizárják, és arra utalnak, hogy az ingerek közti különbségek nem az alapszintű fizikai paraméterekre vezethetők vissza. Megkíséreltünk ezek közül néhányat azonosítani. Ismert, hogy a képi inger felszínén hozzáférhető információ és a belső vonalak mennyisége befolyásolja azok felismerését és elkülönülését (Biederman, 1987; Humphrey *et al.*, 1994). Valóban, a GS és RS ingerek mind a kerület hosszában mind pedig az összes vonal hosszában különböztek. Mivel a stimulusok felszíne nem különbözött egymástól, az előbbi különbség azt eredményezte, hogy a RS stimulusok vonalsűrűsége nagyobb volt, mint a GS stimulusoké ($0,04$, illetve $0,0025$, t -test, $p = 0,02$). A felszínen látható fekete-fehér átmenetek száma (tulajdonképpen a belső vonalak) is modulálja az IT kérgi sejtek aktivitását (Eskandar *et al.*, 1992) így ezt a paramétert is figyelembe kell venni eredményeink magyarázatában.

Ha két stimulus felszíne egyenlő, akkor a hosszabb kerületű bonyolultabbnak tűnik (pl. kör és négyzet, kereszt és csillag). Mivel ezek a paraméterek közrejátszanak a stimulusok komplexitásában, úgy gondoljuk, hogy az IT kérgi sejtek megváltoztatják válaszkarakterisztikájukat (a válasz variabilitását populáció szinten) ha a stimulusok ezekben a

tulajdonságokban eltérnek. Ugyanakkor a fenti faktorok szolgálhatnak arra is, hogy a stimulusok közti rokonságot kifejezzék.

Az IT sejtek leginkább színes, komplex ábrákra reagálnak. Két stimuluscsoportunk különbözött a színességi indexben és a szaturáció mértékében is, vagyis a szín egy másik clusterképző tényező lehet. Az alak, és forma olyan tulajdonságok, melyet a válasz amplitúdója vagy a szelektivitás kódolhat, a színi információt azonban nem lehet mindig tetten érni az egyszerű tüzelési rátában. Bár van adat arra, hogy némely IT sejt színszelektív, (Komatsu & Ideura, 1993), érzékeny egy bizonyos szín szaturációjára (Komatsu & Ideura, 1993; Hanazawa *et al.*, 2000) továbbá, hogy a stimulus színének megváltoztatása nagy hatással van a sejtválaszokra (Edwards *et al.*, 2003), a saját laboratóriumunkban végzett korábbi kísérletek inkább arra utaltak, hogy ha a stimulusokból kivonjuk a színi információt, az populáción szinten alapvetően nem változtatja meg az IT sejtek aktivitását (Kovacs *et al.*, 2003; Tompa *et al.*, 2005). Eredményeink azt mutatják, hogy az IT szintjén a szín és a forma különböző módon kódolódik, bár hogy ez pontosan mit jelent, még nem világos. Egy lehetőség lehet az, hogy a sejt más módon kódolja a színt és a formát, a másik pedig az, hogy a színérzékeny sejtek -a látópálya alacsonyabb szintjeihez hasonlóan- csoportokba tömörülnek (Livingstone & Hubel, 1984; Ts'o & Gilbert, 1988). Ez utóbbi mellett szól az a tanulmány, amely szerint a színérzékeny területek foltokban helyezkednek el az IT-n (Tootell *et al.*, 2004). Eredményeink szerint a szín magában, vagy inkább más tényezőkkel kombinálva a válaszok clusteresedését idézheti elő. A szín és egy másik paraméter kombinációja elég lehet ahhoz, hogy populáció szinten különbségeket okozzon, de nem feltétlenül elegendő ahhoz, hogy megváltoztassa a válaszok szintjét akkor, ha az ingerlő stimulusból kivonjuk.

Ismert, hogy az IT sejtek válaszaiban a hasznos információt a válasz első fele tartalmazza (Tovee *et al.*, 1993). Ennek megfelelően a neuronális válaszokat két részre bontottuk és mindkettőre megismételtük a clusteranalízist. Míg a válasz elülső felében a clusteresedés mintája megegyezett a teljes válasz esetén tapasztalttal, vagyis a GS és RS minták egymástól elkülönültek, a válaszok második felének analízise után a clusterek nem a GS és RS csoport mentén váltak külön. Ez alátámasztja Tovée és mtsai. adatait arról, hogy az IT sejtek a válasz első 100-200 ms-ban hordozzák a vizuális stimulusról szóló lényegi információkat. Másrészt, Sugase és mtsai. kimutatták, hogy a stimulusok különböző szintű kategorizációjához szükséges információ a válaszok korai, illetve kései szakaszában van (Sugase *et al.*, 1999).

Mindkét állatban voltak olyan stimulus párok, melyek a dendrogramban együtt fordultak elő: pl. a torzó és a kereszt (3.5.5 és 3.5.6 ábra). Csábító a lehetőség, hogy valamiféle implicit kategorizálást tételezzünk fel a jelenség mögött, és azt gondoljuk, hogy amiatt kerülnek egymás mellé a képek, mert a felsőbb kérgi területekről szemantikus visszacsatolás éri az IT-t. Mégis, úgy gondoljuk, hogy viszonylag kisszámú stimuluskészletünk nem szolgáltat elegendő bizonyítékot ennek alátámasztására.

Adataink egyértelműen jelzik a fizikális vonások fontosságát. A K majomban a 2. és 9. stimulus (négyzet-ellipszis, polygon-kör) együttes előfordulása a körvonal fontosságát (Kovacs *et al.*, 2003) vagy a komponenseket jelzi (Izd. mindkét majomban a 3. és 10. stimulust). A belső mintázat szerepét az 1. és 5. stimulus, a színekét pedig a 14. és 16. stimulus párképzése jelzi (Izd. 2.2 ábra). Ez a jelenség a Tanaka által javasolt kódolási mechanizmust támasztja alá: egyes neuronok különféle vonásokat kódolnak, és a neuronpopuláció aktivitásában bekövetkező kis változások kódolhatják az egész stimulust. Alátámasztja Vogels elképzelését is, aki kimutatta, hogy egy egész neuronpopuláció kódol egy bizonyos kategóriát (pl. fa vs. nem fa, (Vogels, 1999)). Elképzelhető, hogy az azonos kategóriához tartozó stimulusokra hasonló fizikai tulajdonságokkal rendelkeznek (színesség, belső mintázat, építő elemek, színek) és a „magasabb rendű” kategorizáció a válaszok első felében nyilvánul meg, mint ahogy azt Sugase és mtsai. (1999) gondolták.

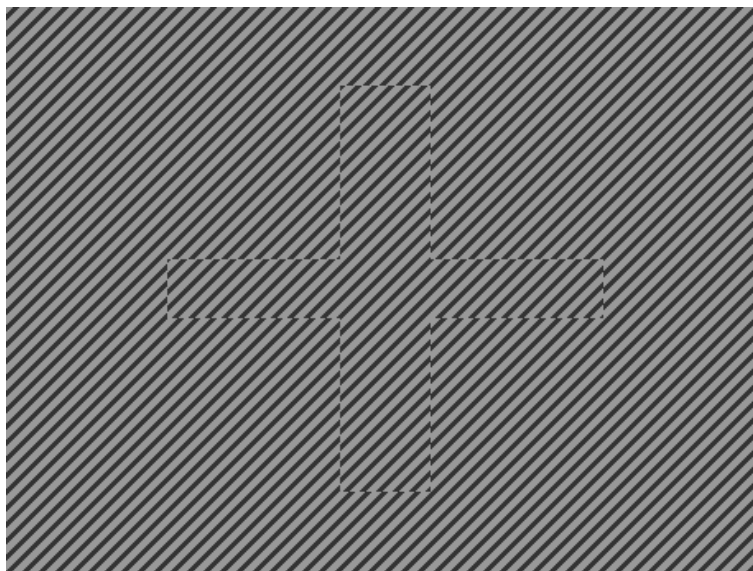
A kísérleteink alatt mért SP értékek nem különböztek lényegesen az irodalomban közöltektől (Rolls & Tovee, 1995; Vogels, 1999). Vogels az SP és a regisztrálás antero-posterior IT helyzetének összefüggését írta le (Vogels, 1999). A jelen tanulmány SP értékei két dolgot jeleznek: 1) a saját elektródáink pozíciója az említett közlemény leghátsó penetrációinak közelében lehet, és 2) a hasonló SP értékek két állatunkban azt bizonyítják, hogy a regisztráció közel azonos területen történt.

Eredményeink szerint az IT sejtek eltérően kódolják az egyszerű és komplex stimulusokat. A sejtek megbízhatóan jelzik a stimulusok bonyolultságát, még akkor is, ha alapvető fizikai paramétereikben nincs különbség. Mivel adataink a két állatban közel azonosak, úgy gondoljuk, hogy az IT sejtekben általános szabályok szerint folyik a különböző stimulusok bonyolultságának kódolása.

3.6 Az IT sejtek kódolják az illuzorikus kontúrokat 1.

Az IT kéreg sejtjei jó választolnak illuzorikus kontúrokra, de szelektivitásuk változik, ha az eredeti stimulusokat illuzorikus kontúrra cseréljük.

Az illuzorikus kontúr (IC) olyan határvonal, melynél nincs fizikai különbség az objektum és háttere között (3.6.1 ábra).



3.6.1 ábra

Példa az illuzorikus kontúrral létrehozott vizuális stimulusra. A képen látható kereszt sem luminanciájában, sem színében, sem pedig mintázatában nem különbözik a háttértől és csak azért látható, mert a csíkozat a mintában és a háttérben egymáshoz képest fél ciklussal eltolódott.

E kontúrok tanulmányozása a látórendszer alapvető működésére világíthat rá: az alakzat-háttér elkülönítésére és a kontúrok integrációjára, különösen olyan esetekben, ahol a szíkontraszt hiányzik (Ramachandran, 1987). Von der Heydt és Peterhans (von der Heydt *et al.*, 1984), valamint Vogels és Orban (Vogels & Orban, 1987) kutatásai szerint a valódi élek és az IC-ok feldolgozása hasonló corticalis mechanizmusokat vesz igénybe. A majom ventralis látópályájának egyes állomásait, különösen a V2-t a valódi és IC-ok hasonló módon aktiválják (Peterhans & von der Heydt, 1991; Grosf *et al.*, 1993; Sheth *et al.*, 1996; Lee & Nguyen, 2001). A pszichofizikai kísérletek arra utalnak, hogy a látópálya korai területei döntő jelentőségűek az IC-ok feldolgozásában (Pillow & Rubin, 2002), a látópálya magasabb rendű területein, mint pl. az IT-ben azonban még nem végeztek szisztematikus kísérleteket arra vonatkozóan, hogy miképp kódolják az itt elhelyezkedő sejtek az IC-eket. Az a néhány adat, amely az IT szerepére utal, azt bizonyítja, hogy az IT-nek fontos szerep jut az IC-ok feldolgozásában (Merigan, 1996; Huxlin *et al.*, 2000), ugyanis IT lézió után állatokban romlik az IC alapú alakzatok diszkriminációja. Ezt támogatják a funkcionális képpalkotó eljárásokat használó munkák is (Larsson *et al.*, 1999; Mendola *et al.*, 1999). Az előbbi megfigyeléseket alátámasztják azok az

eredmények is, melyek a „backward masking” paradigmát használva azt mutatták, ki, hogy míg a valódi kontúrok (RC) feldolgozásához nem kellene feltétlenül a magasabbrendű kérgi területek, ezek nélkülözhetetlenné válnak, ha a kontúrok csak IC-ból állnak (Imber *et al.*, 2005). Mivel az IT kéregben sejtszinten figyelhető meg azok az invarianciák, melyeket a vizuális percepcióban tapasztalunk (Sary *et al.*, 1993; Tanaka, 1996; Logothetis & Sheinberg, 1996), érdekes lehet megvizsgálni, miképp viselkednek az IT neuronok, ha stimulusként a szokásos színes stimulusok mellett IC ingereket is alkalmazunk. Mivel az IT neurális válaszai érzékenyek a kép belső struktúrájára (Vogels *et al.*, 2002), és az IC-ban ezek hiányoznak, ez egyben magyarázatot adhat arra is, miért dolgozza fel a kéreg az IC-t és a színes, részletgazdag RC-t különböző módon. Emiatt megvizsgáltuk azt is, hogy van-e különbség az IC-ra és a szilvettekre (SIL: belső struktúra nélküli, csak luminanciakontraszt által definiált kép) kapott válaszok között.

Kísérleteinkben két majmot (C és K) használtunk, melyek egyszerű fixációs paradigmában kapták a stimulusokat.

A stimulusokat a következőképpen állítottuk elő.

Az IC-hez 45°-ban megdöntött rácsmintát használtunk (ld. 3.6.1 ábra), és a stimulusok határvonalának megfelelően fél fázissal eltoltuk őket egymáson (Vogels & Orban, 1987). Így virtuális éleket kaptunk, melyek két érintkező felszín benyomását keltették, és kirajolták a stimulusokat. A vonalak luminanciája 0,5 cd/m², a kontrasztja 88%, vastagsága pedig 7 szögperc volt. A vonalak periódusa 17.0 szögperc volt (3.66 ciklus/fok) és egy olyan négyzetben mutattuk be melynek élhosszúsága 18 fok, luminanciája pedig 8 cd/m² volt. A fáziseltolást úgy hoztuk létre, hogy a sötét vonalakat 7 szögperccel (4 pixel) eltoltuk egymástól a stimulus határvonalainak megfelelően.

A SIL-hez első lépésként eltávolítottunk minden színt és felszíni textúrát a stimulusokból, majd az alakzatokat és a háttér sötétszürkével töltöttük ki (luminancia: 1,5 cd/m², kontraszt: 68%) és így szilvetteket kaptunk. Ezek a stimulusok hasonlítottak az IC-hez: hiányoztak a belső információk, és csak egyetlen paraméterben különböztek a háttértől, ebben az esetben a luminanciában.

Kontrollként (CONTR) olyan ingert használtunk, amely megegyezett az IC-vel, azzal a különbséggel, hogy nem voltak a háttér vonalai eltolva az ingerhez képest (Mendola *et al.*, 1999).

A kísérleti állatok feladata a stimulusok fixálása volt. A sejteket a COL stimulusok segítségével izoláltuk (2.2 ábra). Amennyiben a sejt válaszolt az ingerekre, kiválasztottunk két hatásos és két kevésbé hatásos stimulust, majd azokat random módon váltogatva mutattuk be az egyes stimuluskondíciókban, legalább 10-10 alkalommal.

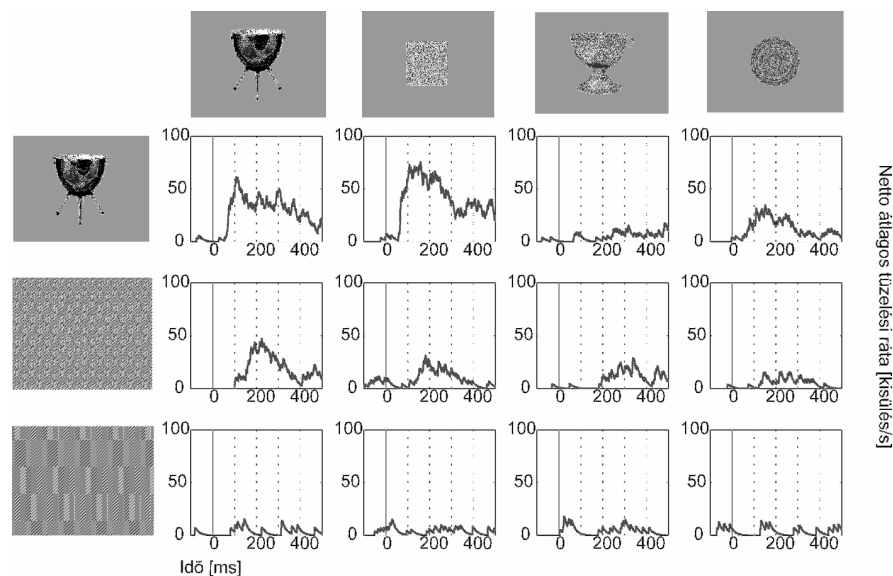
Adataink elemzését off-line végeztük a nettó tüzelési ráták alapján, melyet egy 400 ms-s ablak alapján határoztunk meg. A nyugalmi aktivitást az inger bemutatása előtti 400 ms-ban, a kiváltott aktivitást pedig az utána következő 100-500 ms közti időszakra számoltuk ki. A kettő

különbsége adta a nettó aktivitást. A válaszok és a szelektivitás szignifikanciájának megállapítására varianciaanalízist (ANOVA) használtunk, a neuronális válaszok latenciáját a Poisson eloszláson alapuló módszer segítségével (Legendy & Salcman, 1985) határoztuk meg.

A két majomból a COL, IC, SIL és CONTR kondícióban összesen 178 sejtet regisztráltunk. Valamennyi sejt az STS ventralis partján és a gyrus temporalis inferior lateralis felszínén (area TE) helyezkedett el (ld. Kísérleti módszerek: szövettan).

Válaszkészség és szelektivitás

A 3.6.2 ábrán egy olyan neuron PSTH-ja látható, melynek aktivitását a COL, az IC, és a CONTR kondícióban vettük fel. A neuron szignifikáns választ adott a COL-ra és IC-ra, de nem reagált a CONTR-ra. A sejt ugyanakkor szelektív is volt, a dobra és a négyzetre adott válaszok jóval nagyobbak voltak, mint a kehely és a kör esetében (ANOVA a COL-ra, $F = 21,04$, $p < 0,001$, ANOVA az IC-ra, $F = 11,14$, $p < 0,001$). A szelektivitás különbözött a két kondícióban: a COL-ban a négyzet váltotta ki a legnagyobb választ, majd kisebb volt a dobra és a körre, míg az IC-ban a legnagyobb választ a dob, majd a négyzet, és a kehely váltotta ki (ANOVA, $F = 22,86$, $p < 0,001$). A CONTR-ra nem kaptunk értékelhető választ. A PSTH-ból jól látszik az is, hogy az IC-ra kapott válaszok latenciája hosszabb, mint a COL esetében.



3.6.2 ábra

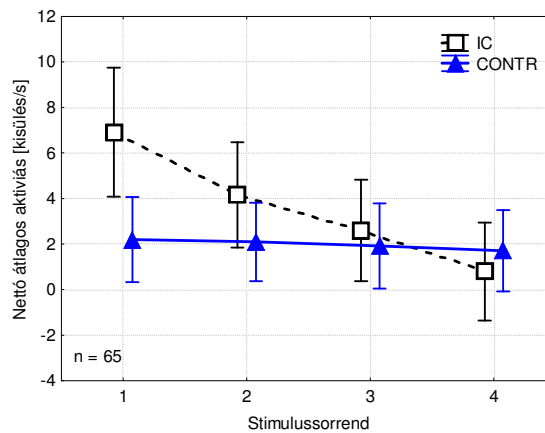
Egy IT sejt válasza két hatásos és két kevésbé hatásos stimulusra. Felső sor: COL, középső sor: IC, alsó sor: CONTR. A stimulusokat a 0 időpontban mutattuk be. Eredeti regisztrátum nyomán.

Először azt vizsgáltuk meg, hogy populáció szinten különböznek-e az IC-ra kapott és a csíkozott háttérre (CONTR) kapott válaszok. Ezzel eldönthető, hogy valóban a stimulusokon levő alakzat váltotta-e ki a sejtek aktivitását. A Wilcoxon teszt szerint az IC-ra kapott válaszok szignifikánsan nagyobbak voltak, mint a CONTR-ra (IC: $4,71 \text{ SEM } \pm 0,99$ kísérlet/s, CONTR: $2,05 \text{ SEM } \pm 0,87$

dc_268_11

kisülés/s, $n = 65$, $T = 561,5$, $Z = 3,34$, $p < 0,001$). Eszerint a neuronok nem elsősorban a csíkos háttérre, hanem a háttérbe ágyazott stimulusokra reagálnak.

Meg szeretnénk tudni azt is, hogy képesek-e az IT sejtek szelektív válaszokra az IC-t illetően. A 3.6.3 ábra populációs hangolási görbét mutat az IC-ra és CONTR-ra. A válaszok közti különbség szignifikánsnak bizonyult ($F = 8,4$, $p < 0,05$, ANOVA). Mikor a stimulusokat az IC-ra adott válaszok alapján állítottuk sorba, az IC hangolási görbéje szignifikáns lejtést mutatott (ANOVA, $F = 58,52$, $p < 0,01$) ami alakszelektivitásra utal, míg a CONTR görbe gyakorlatilag párhuzamosan futott a vízszintes tengellyel.



3.6.3 ábra

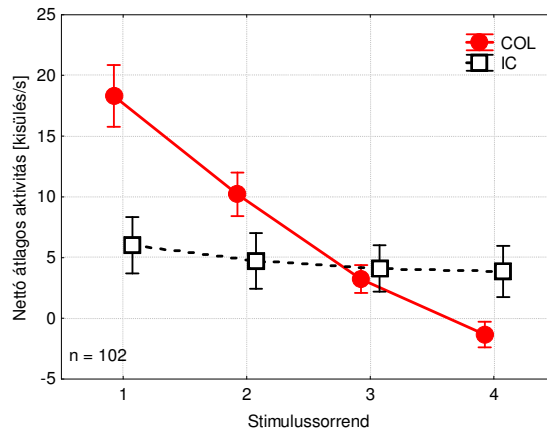
Az IT sejtek szelektíven válaszolnak IC-ra. Válaszamplitúdók a stimulussorrend függvényében. A válaszokat az IC-ra kapott aktivitás sorrendjében tüntettük fel. Az egyes pontok az átlagot és a 95%-os konfidenciaintervallumot mutatják.

Hogy alakul ez a szelektív válasz, ha ugyanazt a stimulust színes változatban mutatjuk be ugyanazon sejteknek?

A két stimulustípusra kapott válaszokat azoknál a sejteknél hasonlítottuk össze, melyeket mindkét kondícióban teszteltünk. A COL-ra kapott aktivitás csaknem háromszorosa volt az IC-ra kapottaknak ($15,95 \text{ SEM} \pm 1,19$ kísülés/s és $5,85 \text{ SEM} \pm 1,16$ kísülés/s), a különbség szignifikáns volt ($n = 102$, $p < 0,001$).

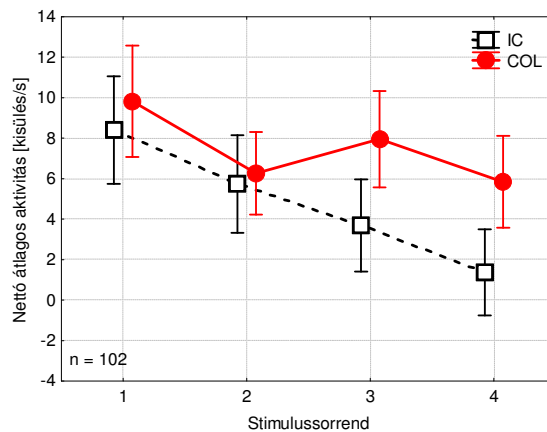
A hangolási görbék összehasonlítását elvégeztük az IC és a COL esetében is. A görbék a 3.6.4 ábrán láthatók. Ha a stimulusokat a COL-nak megfelelően állítottuk sorrendbe, a görbék különböztek ($F = 8,0$, $p < 0,006$). Ez a különbség azonban magyarázható az ún. „padlóeffektussal” is, mivel az IC-ra kapott válaszok amplitúdója meglehetősen alacsony. Ezért megismételtük az analízist, de úgy, hogy most már az IC-ra kapott válaszok alapján rangsoroltuk a stimulusokat. A két görbe (3.6.5 ábra) így is különbözött (ANOVA, $F = 7,99$, $p < 0,006$).

dc_268_11



3.6.4 ábra

A COL és IC stimulusok hangolási görbéje. Válaszamplitúdók a stimulussorrend függvényében. A válaszokat a COL-ra kapott aktivitás sorrendjében tüntettük fel. Az egyes pontok az átlagot és a 95%-os konfidenciaintervallumot mutatják.

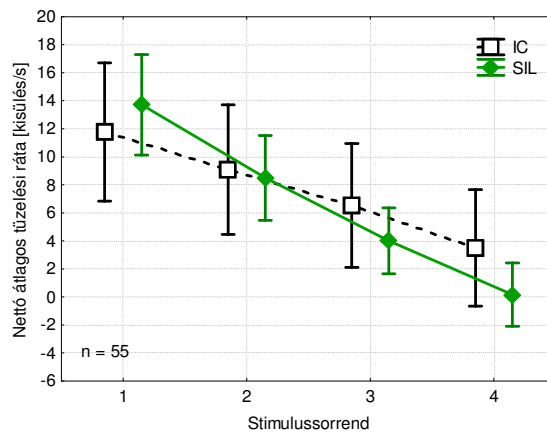


3.6.5 ábra

Az IC és COL stimulusok hangolási görbéje. Válaszamplitúdók a stimulussorrend függvényében. A válaszokat az IC-ra kapott aktivitás sorrendjében tüntettük fel. Az egyes pontok az átlagot és a 95%-os konfidenciaintervallumot mutatják.

A következőkben az IC-ra és a SIL-re kapott neuronális aktivitást hasonlítottuk össze. A SIL-re kapott válaszok kissé nagyobbak voltak ($10,38 \text{ SEM} \pm 1,96 \text{ kísülés/s}$), mint az IC-ra mérték ($8,13 \text{ SEM} \pm 1,96 \text{ kísülés/s}$) de ez a különbség nem volt szignifikáns ($n = 55, p = 0,232$). Ennél fontosabb azonban az, hogy a két kondícióban felvett hangolási görbe nem különbözött szignifikánsan, mint azt a 3.6.6 ábra mutatja.

Ez arra utal, hogy amennyiben a külső kontúrok hasonlóak, az IT sejtek szelektivitása nem változik. Ezen felül a válaszok szignifikáns módon korreláltak is (Spearman $R = 0,36, p < 0,05$).



3.6.6 ábra

Az IC és SIL stimulusok hangolási görbéje. Válaszamplitúdók a stimulussorrend függvényében. A válaszokat az IC-ra kapott aktivitás sorrendjében tüntettük fel. Az egyes pontok az átlagot és a 95%-os konfidenciaintervallumot mutatják.

A válaszok latenciája

A latencia az az idő, ami eltelik a stimulus bemutatásától a válasz megjelenéséig, és többek között a meghatározásához használt módszertől is függ. Szigorú kritériumokat állítottunk: csak azokat a latenciákat hasonlítottuk össze, ahol a Poisson analízis mindkét kondícióban talált latenciaértéket, és így páronkénti összehasonlítást végezhetünk. A Poisson analízisen alapuló latenciamérés megbízható, bár nem képes latenciát mérni azon válaszok esetében, ahol a válasz amplitúdója nagyon alacsony, vagy csak lassan emelkedik. Emiatt tanulmányunkban néhol csak kevés esetben tudtunk összehasonlítást végezni. A latenciák átlaga hosszabb volt a IC-ra, mint a SIL-re (118,73 SEM± 10,72 ms vs. 100,08 SEM± 6,56 ms, n = 11, p = 0,04), hosszabb volt IC-ra, mint a COL-ra (125,6 SEM± 9,64 ms vs. 99,75 SEM± 6,40 ms, n = 22, p = 0,006). Nem volt szignifikáns különbség a COL-re és SIL-re kapott latenciák között (98,57 SEM± 0,33 ms vs. 102,16 SEM± 3,70 ms, n = 56, p = 0,12). A hosszú latenciák háttérben alacsony tüzelési ráta is lehet. Hogy ezt kizárjuk, megvizsgáltuk a tüzelési ráta és a latenciák közti viszonyt. A Spearman korreláció egy esetben sem mutatott összefüggést.

Annak ellenére, hogy emberben sok adat áll rendelkezésre az illuzorikus kontúrok percepciók sajátosságairól, meglepő, hogy milyen kevés a majmokon végzett egysejt tanulmány. Jelen kísérletünkben ezért összehasonlítottuk az IC-k és COL-ok feldolgozását az IT sejtjeiben éber, viselkedő majmokban.

Eredményeink szerint:

1. Az IT sejtjei reagálnak a fáziseltolással létrehozott IC-ra.
2. Az IT neuronok válaszlatenciája hosszabb az IC-ra, mint a COL-ra vagy a valós kontúrral bíró képi ingerekre.
3. Az IT sejtjei szelektíven válaszolnak IC stimulusokra.

4. Az IT sejtek szelektivitása különbözik a COL és IC kondícióban, de hasonló a SIL és IC kondícióban.

Ad 1. A legtöbb korábbi munka az IC és a korai látópálya (von der Heydt *et al.*, 1984; Grosf *et al.*, 1993; Lee & Nguyen, 2001; Marcus & van Essen, 2002), míg mások az IC, a V4, és az MT kapcsolatát vizsgálták (Merigan, 1996; Huxlin *et al.*, 2000). Tudásunk szerint jelen tanulmány az első olyan munka, amely magas rendű, a tárgyak tulajdonságait kódoló IT kéreg (Tanaka, 1996; Logothetis & Sheinberg, 1996), és a fáziseltoláson alapuló IC-k kapcsolatát vizsgálja.

Eredményeink szerint az inferotemporalis sejtek jól reagálnak a csíkok fáziseltolásával létrehozott illuzórikus kontúrokra, bár a válaszok amplitúdója kisebb, mint a színes, illetve más típusú, akromatikus stimulusok esetében. Ennek oka az inger és háttér közti luminancia, textúra, szín vagy a mozgási kontraszt hiánya lehet, amit alátámaszt az is, hogy az IC-ra és SIL-re kapott válaszok nem különböztek lényegesen. Percepció szempontból ez megfelel az IC rosszabb láthatóságának. Továbbá, a sejtek jobban válaszoltak az IC-ra, mint a CONTR-ra, arra utalva, hogy a neuronális válaszok háttérben nem pusztán a csíkozat áll, hanem a fáziseltolással létrehozott kontúr jelenléte.

Ad 2. Az IC által kiváltott neuronális tevékenység hosszú latenciájú, hosszabb, mint a COL vagy SIL esetében. Nem valószínű, hogy ennek háttérben az alacsony tüzelési ráta állna, mivel nem találtunk összefüggést az aktivitás és a válaszok latenciája között. Ezen kívül, néhány neuron esetében megvizsgáltuk azt a lehetőséget is, hogy a hosszú latenciát nem az okozza-e, hogy a stimulusok rácsmintába ágyazva jelennek meg. Ha a SIL-t vagy vonalas rajzot ágyasztunk rácsmintába, a latencia rövidebb volt, mint az IC-ra (átlagosan $100,3 \text{ SEM} \pm 20,2 \text{ ms}$, illetve $72,3 \text{ SEM} \pm 1,3 \text{ ms}$). A hosszú latenciák párhuzamba állíthatók a pszichofizikai kísérletekben mért értékekkel, mikor a kísérleti alanyok RC helyett IC-t kapnak stimulusként (Ringach & Shapley, 1996; Rajimehr *et al.*, 2003). ERP kísérletekben az N1 komponens modulációja IC esetén 145-160 ms körül volt (Herrmann & Bosch, 2001; Proverbio & Zani, 2002; Pegna *et al.*, 2002). MEG adatok szintén azt mutatják, hogy az IC percepciója esetén a válaszok 155 ms körül jelennek meg (Halgren *et al.*, 2003). Adataink szerint az átlagos latencia $\sim 120 \text{ ms}$ volt. A hosszú latencia alátámasztja Lee és munkatársainak elképzelését (Lee & Nguyen, 2001; Lee, 2002). Eszerint az IC-vel kapcsolatos információ gyorsan eléri az IT-t ahol megtörténik a forma durva analízise és ez az információ kerül vissza a V1-be és V2-be. A két terület közti kooperáció és helyi szintű analízis után jelenik meg az IC percepciója a magasabb rendű területeken.

Ad 3. Az IT sejtek az alacsony válaszok ellenére megbízhatóan különítik el az IC-kat, hiszen a hangolási görbének határozott lejtése van a CONTR hangolási görbéjéhez képest. Az IC stimulusokra kapott sejt szintű alakszelektivitás adhatja az alapot az ilyen formák percepció diszkriminációjához. Az irodalomban közöltek tükrében voltaképpen nem meglepő, hogy az IT sejtjei reagálnak az IC-ra. Ismert, hogy V2 neuronok képesek kódolni az IC definiált vonalak orientációját (von der Heydt & Peterhans, 1989), és elektrofiziológiai és optical imaging

kísérletek is azt mutatják, hogy a V1 mind a Kanizsa típusú, mind pedig az általunk használt stimulusok detektálására képes (Grosf *et al.*, 1993). A válasz azonban a RC-hoz képest kicsi amplitúdójú és kb. 50 ms-mal később jelenik meg. Utóbbi az intercorticalis mechanizmusokra utalhat.

Ad 4. A hangolási görbéket összehasonlítva különbséget találtunk az IC és COL közt, de nem volt eltérés az IC és a SIL görbéi között, ami a belső vonalak fontosságára hívja fel a figyelmet. Az IT neuronok gyengébben reagálnak SIL-re, mint színes (Vogels, 1999; Kovacs *et al.*, 2003; Tompa *et al.*, 2005) vagy szürke árnyalatos (Vogels & Biederman, 2002) alakzatokra, szelektivitásuk mértéke kisebb és el is tér (Vogels, 1999; Kovacs *et al.*, 2003). Jelen tanulmány szintén alacsony aktivitást talált, ami eltérő szelektivitással párosult az IC és COL összehasonlításban, ami azt jelzi, hogy mennyire fontosak a belső kontrasztátmenetek az IT neuronok válaszaiban (Sary *et al.*, 2004).

Populáció szinten sem a válaszkészség, sem a szelektivitás nem különbözött a SIL és IC esetében. Ez azt jelenti, hogy a választ elsősorban a képinger kontúrjai határozzák meg, és míg a kontúrok nem változnak, addig a neuronális válaszok is invariánsak maradnak. Az IT neuronok invariáns alakpreferenciája régóta ismert: a válasz szelektivitása független a vizuális kulcstól (Sary *et al.*, 1993), a kontraszt előjelétől (Kovacs *et al.*, 2003), a szín hiányától (Tompa *et al.*, 2005) valamint a megvilágítás szintjétől és az árnyalástól (Vogels & Biederman, 2002). A szerzők ezt az invarianciát általában az alakfelismerésben megfigyelt invarianciákkal hozzák összefüggésbe. Jelen eredményeink támogatják ezt az elképzelést.

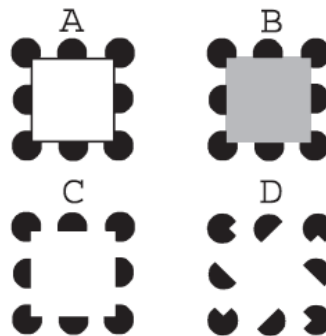
Mindez arra utal, hogy az IT képes ugyan az IC-ok feldolgozására, de más módon kezeli, mint a többi stimulust. Úgy tűnik, az IC-ok feldolgozása hasonlít a SIL-hez; olyankor áll a látás szolgálatában, mikor a színi információ vagy a belső struktúra nem hozzáférhető.

3.7 Az IT sejtek kódolják az illuzorikus kontúrokat 2.

Az IT kéreg sejtjei képesek a Kanizsa típusú illuzorikus kontúrok kódolására. Mint a fáziseltolódásos illuzorikus kontúrok esetében is, megnyúlt latenciájú válaszokat, és a valódi kontúroktól eltérő stimulusszelektivitást kaptunk, amely leginkább a szilvettekére hasonlít.

Az IT kódolási mechanizmusainak felderítésére jól használható a stimulusredukció módszere (3.5.1 ábra), (Tanaka 1992, Sugase, 1999). Korábbi tanulmányainkban már eltávolítottuk a színeket (Tompa *et al.*, 2005) a belső vonalakat (Kovacs *et al.*, 2003) és a valódi körvonalakat is (Isd. előző fejezet). Ebben a tanulmányban azt vizsgáljuk meg, miként viselkednek az IT neuronok akkor, ha gyakorlatilag az *egész stimulust* eltávolítjuk, és nem hagyunk mást, csak annak illuzorikus, Kanizsa típusú inducerekkal létrehozott körvonalait.

Az IT szerepe az illuzorikus kontúrok kódolásában nem világos, de bizonyosnak látszik, hogy kell hozzá (Merigan, 1996, Huxlin *et al.*, 2000). Korábban már leírták, miként reagálnak a az IT sejtek a fáziseltolással létrehozott IC stimulusokra (Vogels és Orban, 1987, Sárosi *et al.*, 2007), most azt vizsgáljuk meg, hogy a Kanizsa típusú ábrák (Isd. 1.4 ábra is) képesek-e aktiválni az IT sejtjeit.



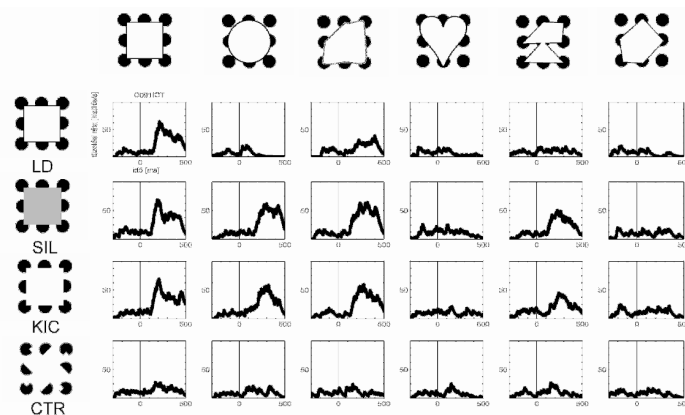
3.7.1 ábra

Példa a jelen kísérletben használt képi ingerek módosítására: **A**: négyzet vonalas rajzként, **B**: sziluettként, **C**: Kanizsa ábra, **D**: kontroll (CTR).

Kísérleteinkhez két felnőtt majmot tanítottunk be. Stimuluskészletként homogén fehér négyzeten (oldalhossz 18° , luminancia 23 cd/m^2) 20, achromatikus vonalas rajzos ábrát (LD) használtunk a sejtek izolálásához, majd a következő stimulusokkal teszteltük őket (3.7.1 ábra): a Kanizsa inducereket közepük homogén szürkével feltöltve kaptuk a szilvetteket (SIL, átlagos luminancia 16 cd/m^2), a Kanizsa kontúrokat a fekete inducerek megfelelő kivágásával hoztuk létre (KIC, átlagos luminancia 20 cd/m^2), a kontrollakat (CTR, átlagos luminancia 20 cd/m^2) pedig az inducerek elforgatásával állítottuk elő.

Az állatok a regisztrálás alatt fixációs feladatot hajtottak végre. A megfelelő hosszúságú kezdeti fixálás után először a fehér háttér jelent meg 300 ms hosszan. Ezután az inducereket (400 ms) majd megkaptuk a stimulusok következtek 500 ms hosszan.

Először bizonyítanunk kellett, hogy a majmok látják a KIC típusú stimulusokat, ezért egyiküket egy felismerési feladatra tanítottuk be (ld. a metodika fejezetet, valamint Kovács és mtsai, 2003, Sály és mtsai, 2006). Az LD ábrákat két csoportra osztva az állatnak saccadikus szemmozgással kellett jeleznie, hogy épp melyik stimulus látja. 90%-os teljesítmény elérése után az LD stimulusok közé SIL és KIC ábrákat kevertünk: a SIL-re 90.3 ± 2.1 %-os, a KIC-ra 86.7 ± 2.8 %-os teljesítményt kaptunk, míg a CTR-ra csak CTR, 59.1 ± 4.0 %-ot. ANOVA és Fisher post-hoc teszt szerint a teljesítmény minden stimulusra jobb volt, mint a CTR-ra, de az egyes stimulus típusokra kapott teljesítmény egymástól nem különbözött. A kísérlet többi része az előző fejezetben hasonló metodikát követett, ezért a továbbiakban csak az eredmények leírására szorítkozunk.



3.7.2 ábra

Egyetlen IT kortikális sejt hisztogramja. Az ábra tetején a különböző stimulusok láthatók. A 0 vonala minden hisztogrammon az inger megjelenésének kezdetét jelzi. A felső sorban a vonalas rajzok (LD), a másodikban a szilüettek (SIL), a harmadikban a Kanizsa ábrák (KIC) az utolsóban pedig a kontroll (CTR) által kiváltott neuronális válaszok láthatók.

Válaszkészség és szelektivitás

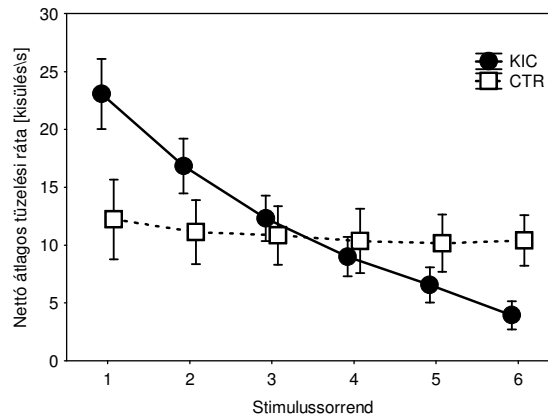
A két majomból 129 sejtet regisztráltunk, ebből 99 volt szelektív a KIC-ra. Az alábbi adatok ebből a sejtpopulációból származnak. A 3.7.2 ábrán látható sejt a CTR kivételével jól reagált az összes ingerfajtára, sőt szelektívnek is bizonyult: a válaszok az egyes kondíciókon belül különböztek egymástól (ANOVA, LD: $F = 31,54$ $F = 0,001$; SIL: $F = 32,97$ $p = 0,001$; KIC: $F = 20,34$ $p = 0,001$; CTR: $F = 4,71$ $p = 0,148$). Populáció szinten az átlagos nyugalmi neuronális aktivitás (kisülés/s): $11,7 \text{ SEM} \pm 1,11$ volt, az egyes ingertípusokra pedig LD: $20,83 \text{ SEM} \pm 1,8$; SIL: $28,10 \text{ SEM} \pm 2,13$; KIC: $24,23 \text{ SEM} \pm 2,02$; CTR: $13,31 \text{ SEM} \pm 1,7$ kisülés/s értéket kaptunk.

A válaszok szignifikáns módon különböztek az egyes kondíciókban (ANOVA, $F = 35,6$ $p = 0,000$). A Fisher post hoc teszt szerint az aktivitás szintje a CTR-ben alacsonyabb volt, mint a többi ingerfajta esetén ezen belül a SIL nagyobb válaszokat váltott ki, mint az LD. Eszerint az IT sejtek jól reagáltak a stimulusokra, beleértve a Kanizsa ábrákat is.

dc_268_11

Eredményeink szerint az IT sejtek 76%-a nem csak választott, hanem szelektív is volt az ingerekre (ANOVA).

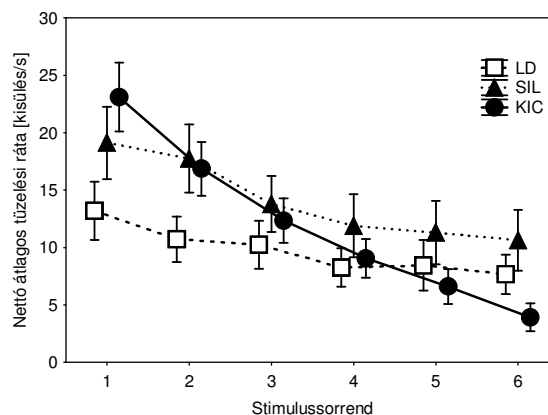
A 3.7.3 ábra populáció szinten mutatja a hangolási görbét a KIC és a CTR kondícióban. Az ANOVA szerint ($F = 55,21$ $p = 0,000$) a KIC görbének szignifikáns lejtése van, míg a CTR-ra kapott válaszok gyakorlatilag párhuzamosan futnak az X tengellyel ($F = 1,05$, $p = 0,38$).



3.7.3. ábra

Populáció szintű hangolási görbék a CTR (üres négyzet) és a KIC (telt kör) kondícióban. A görbe pontjai az átlagokat és a 95 %-os konfidencia intervallumot jelölik. A rangolás a KIC-ra adott válaszok alapján történt.

A szelektivitásokat összehasonlítottuk a többi kondícióban is. Az 1. sz. táblázat mutatja a hasonló vagy eltérő szelektivitású sejtek számát a különböző stimulustípusok esetén, a 3.7.4 ábra pedig a vizsgált sejtek összességén mutatja be az eredményeket.



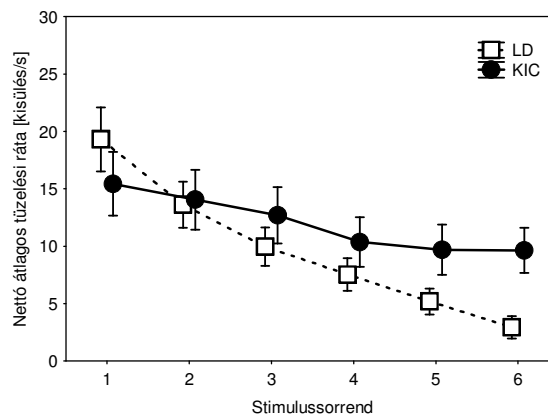
3.7.4 ábra

Populáció szintű hangolási görbék az LD, SIL és KIC kondícióban. A válaszokat a KIC alapján rangsoroltuk. Az egyes pontok az átlagot és a 95%-os konfidencia intervallumot mutatják. A görbék lefutása szignifikánsan különbözik.

A görbék lefutása különbözik, a leglaposabb az LD-ra kapott válaszok görbéje. A KIC stimulusok nagyobb választ váltottak ki a sejtekből, mint az LD-ok (Wilcoxon, $p = 0,001$). Hogy kizárjuk azt, hogy a hangolási görbék az eltérő tüzelési ráták miatt különböznek, megismételtük az

analizist, úgy, hogy az LD ingerekre kapott válaszok szerint állítottuk sorrendbe a válaszokat. Az eredmény hasonló volt, a különbség az LD és a KIC görbék között szignifikáns maradt ($F = 17,14$ $p = 0,000$).

Mivel a Kanizsa ábrák gyakran keltenek olyan benyomást, mintha egy síkidom lebegne az inducereken felett, és mert az IT sejtek érzékenyek a stimulusok belső vonásaira (Vogels & Biederman, 2002), megvizsgáltuk, hogy a KIC ill. A SIL ábrák révén kiváltott válaszok hasonlóak-e. A SIL-re kapott neuronális aktivitás nagyobb volt ($p = 0,0000$), de szignifikáns korrelációt tudtunk kimutatni a SIL-re, illetve KIC-ra kapott válaszok között (Spearman rangsor korreláció, $0,77$, $p < 0,05$). Annak ellenére, hogy a hangolási görbék ezeknél az ingereknél eléggé hasonlóan futnak, (3.7.4 ábra) statisztikailag mégis különböznek (ANOVA, $F = 20,6$ $p = 0,000$). Érdekes azért még megjegyezni, hogy a legnagyobb számú, hasonló szelektivitású sejt a SIL-KIC összehasonlításban volt (3.7.1 táblázat).

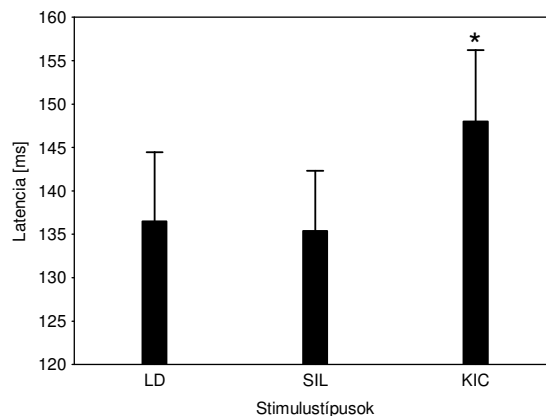


3.7.5 ábra

Az LD és a KIC kondícióban kapott populációs hangolási görbék. A görbe pontjai az átlagértékeket, és a 0,95 konfidencia intervallumot ábrázolják mutatják. Az ábrázolt szelektivitások különböznek. A fenti ábrán a rankolás a LD-ra kapott válaszok alapján történt, ezért különbözik a görbék képe a 3.7.4 ábrától.

Válaszlatenciák

Az egyes ingertípusok esetében mért válaszlatenciák a következőképpen alakultak: LD: $136,47 \pm 34,9$ ms, SIL: $135,39 \pm 30,3$ ms, KIC: $147,99 \pm 36,0$ ms, melyek szignifikánsan különböztek (ANOVA, $F = 7,3$ $p = 0,001$, $n = 76$), a KIC latenciái voltak a leghosszabbak (Fisher *post hoc* teszt).



3.7.6 ábra

Az LD, SIL és KIC kondíciókban mért latenciaértékek. Az oszlopok az átlagot és a konfidenciaintervallumokat mutatják. A KIC átlagos latenciaértéke hosszabb volt, mint a két másik kondícióban.

3.7.1. táblázat

Stimulus	Különböző szelektivitású neuronok	Hasonló szelektivitású neuronok
LD vs. SIL	79	20
LD vs. KIC	86	13
LD vs. CTR	87	12
SIL vs. KIC	70	29
SIL vs. CTR	83	16
KIC vs. CTR	80	19

Diszkusszió

Legjobb tudomásunk szerint jelen munka az első olyan tanulmány, ami Kanizsa stimulusokkal vizsgálja a főemlős IT kéreg sejtjeinek ingerelhetőségét. Valódi szélekkel bíró (LD és SIL) valamint illuzórikus határvonalakkal létrehozott vizuális ingereket használva regisztráltuk az IT sejtek aktivitását és összehasonlítottuk a neuronális válaszokat. Főbb eredményeinket a következőképpen foglalhatjuk össze:

- (i) az IT sejtjei reagálnak a KIC stimulusokra,
- (ii) a neuronális válaszok hosszabb latenciájúak az illuzórikus kontúrok esetében,
- (iii) az IT sejtek különbséget tesznek a KIC stimulusok között, alakszelektivitást mutatnak,
- (iv) a szelektivitás különböző a LD és SIL esetében, a SIL és a KIC szelektivitása azonban közel áll egymáshoz.

(i) Jelen tanulmány legutóbbi közleményünkhöz (Sary *et al.*, 2007) kapcsolódik, ahol a fáziseltolódásos módszerrel létrehozott IC ingereket használtuk. A fenti cikkben találtakkal

ellentétben úgy tűnik, hogy a KIC ábrák hatékonyabb stimulusok, mint a fáziseltolódásos ingerek: a KIC-ra kapott válaszok nagyobbak, mint az LD-ra kapottak. Ugyanakkor meg kell jegyeznünk, hogy a jelen tanulmányban akromatikus stimulusokat használtunk, és ismert, hogy az IT sejtjei a komplex, színes ingereket preferálják (Komatsu *et al.*, 1992; Komatsu & Ideura, 1993; Tamura & Tanaka, 2001; Edwards *et al.*, 2003) így az egyszerű vonalas rajzok nem generálhatnak maximális választ, még ha az inducereket jelen is vannak. Másrészt, a „vadászó stimulusok” akromatikus LD ingerek voltak, így inkább az volt várható, hogy a válaszok e stimulusnak kedveznek (bias). Ismert továbbá, hogy az IT sejtek nem érzékenyek a színek stimulumból való eltávolítására (Tomba *et al.*, 2005) és hogy a válaszok nagysága nem feltétlenül a színek jelenlététől vagy hiányától függ.

A KIC ingerek a CTR-nál nagyobb válaszokat váltottak ki, bizonyítva, hogy a neuronális válaszok nem pusztán az inducereket tulajdoníthatók, hanem a KIC-nak, még valós kontúrok hiányában is. Ez egybevág azzal az eredménnyel, ahol az inducereket különböző változatai nem változtatták meg a kiváltott válaszok P1 komponensét egy olyan kísérletben, ahol Kanizsa típusú ingereket használtak (Brodeur *et al.*, 2006), annak ellenére, hogy a P1-ről ismert, hogy nagyon érzékeny a stimulus fizikai vonásaira (Jeffreys, 1996).

(ii) A KIC-ra kapott válaszok latenciája hosszabb, mint a LD-ra vagy SIL-re kapott válaszoké. Az általunk mért latenciaértékek hasonlóak a más tanulmányokban IC-re kapott latenciákhoz (Kruggel *et al.*, 2001; Bottger *et al.*, 2002), melyeket általában az occipitális kéreg laterális területével kapcsolnak össze (Murray *et al.*, 2004). Másrészt KIC ingerekkel kiderült, hogy a kiváltott válaszok csak kb. 150 ms elteltével jelennek meg az anterolaterális occipitális kéreg felett (Halgren *et al.*, 2003), amely leginkább megfelelhet a majom IT kéregnek (Grill-Spector *et al.*, 1998; Kourtzi & Kanwisher, 2000). Az ICk feldolgozása már a látópálya korai szakaszain is késik: V1 neuronok érzékenyek az IC stimulusok orientációjára (Ramsden *et al.*, 2001; Lee & Nguyen, 2001) de a válaszok később jelennek meg, mint a valódi kontúrok esetén. Ez a tény, és az a jelenség, hogy a V1 válaszai 30 ms -ot késnek a V2 válaszaihoz képest, arra utal, hogy az ICk feldolgozásához interkortikális interakcióra van szükség.

(iii) Adataink szerint az IT kéreg sejtjei szelektíven válaszolhatnak a KIC ingerekre. Humán kísérletek szerint valószínű, hogy az IC-ok feldolgozásában az occipitális kéreg elülső laterális része is részt vesz (Kourtzi & Kanwisher, 2001; Kruggel *et al.*, 2001; Pegna *et al.*, 2002; Halgren *et al.*, 2003). Jelen tanulmányunk egyértelműen bizonyítja, hogy a majom IT kéreg kódolni képes az IC-ok jelenlétét. Az eredmények egyúttal egybevágóak az előző tanulmánnyal is, (Sary *et al.*, 2007) és azt bizonyítják, hogy az IT sejtek KIC-ra (és általában ac IC-ra) szelektív sejtjei részt vesznek az olyan ingerek kódolásában, ahol hiányoznak a valódi kontúrok.

(IV) Előző közleményünkben azt találtuk, hogy a sejtek színes stimulusokra és fáziseltolódásos ingerekre adott válasza különbözött, de hasonló volt a szilvettekéhez (Sary *et al.*, 2007). A jelen tanulmány szerint a szelektivitás az LD-tól és a SIL-től is különbözött. Ez meglepő, lévén, hogy a KIC ingerek gyakran keltik egy lebegő felszín benyomását, melyből hiányzik a belső információ, éppúgy, mint a SIL-ből. Több lehetséges magyarázat is létezik. Egyrészt, az IC ingerekben

sokkal több a bizonytalanság, mint a valódi kontúrok vagy SIL esetén, épp ezért percepciójuk nem egyszerű, ami a mért latenciákban is megnyilvánul (Ringach & Shapley, 1996; Rajimehr *et al.*, 2003; Brodeur *et al.*, 2008). Másrészt, az IT sejtek reagálhatnak ugyan hasonló módon a különbözőképpen létrehozott stimulusokra, de nem érzékenyek a mélységi különbségekre (depth segmentation) amely gyakori a Kanizsa ábrák esetében. Az IT válaszok nem csak a formától fügnek, hanem a határvonal hovatartozásának polaritásától is (Baylis & Driver, 2001). A KIC ingerek esetében jelen levő mélységi információ és ennek hiánya a SIL ingerek esetében magyarázhatja a szelektivitásbeli különbséget.

Az IT sejtek alakszelektivitása régóta tanulmányozott jelenség (Sary *et al.*, 1993; Vogels & Biederman, 2002; Kovacs *et al.*, 2003; Tompa *et al.*, 2005; Sary *et al.*, 2007). Ez a szelektivitás lehet az alapja a perceptuális invarianciának (Sary *et al.*, 1993; Rolls, 2000; Tanaka *et al.*, 2001; Kovacs *et al.*, 2003; Tompa *et al.*, 2005). Úgy gondoljuk, hogy az IT sejtek viszonya a valódi és IC stimulusokhoz képezheti a valódi és illuzórikus kontúrokkal kapcsolatos jelenségek alapjait (Smith & Over, 1979; Vogels & Orban, 1987; Paradiso *et al.*, 1989; Berkley *et al.*, 1994; Dresch & Bonnet, 1995; Brodeur *et al.*, 2008). Eredményeink további adatokat szolgáltatnak az IT kéreg az alak- és formalátásban betöltött szerepéhez, és kiterjesztik azt az illuzórikus kontúrok területére is.

Két lehetséges mechanizmus is elképzelhető a fizikailag nem létező kontúrok feldolgozására (különösen azokon a kérgi területeken, ahol a receptív mezők kisebbek, mint az inducerek közti távolság). Az első esetben sejtek, melyek receptív mezőjében vonalvégződés, vagy vonalvégződésként interpretálható inducerek vannak, facilitálhatják a többi, hasonló orientációérzékenységgű sejteket melyek receptív mezője az inducerek közé esik, így halvány vonal érzetét keltik (Rockland *et al.*, 1982; Polat *et al.*, 1998; Kapadia *et al.*, 1999; Kasamatsu *et al.*, 2001; Bauer & Heinze, 2002; Li *et al.*, 2006). A második esetben a magasabb területeken levő, nagy receptív mezővel (melyben két vagy több inducer is elfér) bíró sejtek visszafelé hatva facilitálhatják azokat a sejteket, melyek részt vesznek az alakzat reprezentációjában (Bullier & Henry, 1979; Givre *et al.*, 1994). A két stratégia nem zárja ki kölcsönösen egymást, együtt is működhetnek (Oliva & Schyns, 1997).

A fenti két lehetőség párhuzamba állítható a stimulussegmentálással kapcsolatos felszín- vagy éldetektálás problémájával. Hatékony formafelismerési stratégia (különösen, ha a szélek fedettek) az, amely az élék követésére irányul, vagyis él-detektáló. A vizuálisan érzékeny neuronok egyik lényeges tulajdonsága az orientált élék detektálása, ugyanakkor legalább ilyen fontos annak eldöntése hogy a kérdéses él hova tartozik. Az élék felszínéhez tartoznak, vagyis fel kell ismerni a felszín ahhoz, hogy eldönthessük az él hovatartozását. Melyik stratégia működik vajon az ICK percepciójában? Dominál egyik a másik felett, vagy karöltve működnek a formák percepciója közben? Az egyik járható út az, hogy a látórendszer adott hierarchikus szintjén megvizsgáljuk az egyes sejtek valós és illuzórikus alakzatokra adott válaszait és azok latenciáját. Saját kísérleteinkben az IC-ok hosszabb latenciájú válaszokat adtak, mint a valós kontúrú stimulusok (Sary *et al.*, 2007). Ez hosszabb feldolgozási időt is jelent, vagyis a

magasabban fekvő kérgi részek nem csak a feed-forward információra hagyatkoznak a formák azonosításánál. Több olyan sejtet találtunk, ahol a SIL és KIC szelektivitás hasonló volt, mint a LD és KIC összehasonlításnál, amely arra utal, hogy a KIC feldolgozása több ponton közös a SIL-el, mint az LD-kal. Hasonló következtetés vonható le a fázis-eltolt IC-ok esetében, ahol statisztikailag sem találtunk különbséget az IC és SIL ingerek szelektivitása között. Ugyanakkor találtunk olyan sejteket is, melyeknél a szelektivitás megegyezett az illuzórikus és a való kontúrok esetében; ezek a sejtek képviselhetik az „éldetektáló” stratégiát. Mivel a viselkedés szempontjából nem lényeges a formát a háttértől elválasztó vizuális kulcs, csak az alakzat felismerése, a különböző kódolási stratégiák azonos viselkedésre vezetnek- mint ahogy különféle közlekedési eszközökkel is eljuthatunk azonos úticélhoz. Az alacsony hierarchiájú területek IC-ra adott megnyúlt latenciája (Lee & Nguyen, 2001) a feedback kapcsolatok fontosságára utal. Lehetséges, hogy a feedback eredete az IT kéreg. Számos tanulmány utal arra, hogy a „magas” területeknek (majomban és emberben) fontos szerepük lehet az IC-ok feldolgozásában (Imber *et al.*, 2005;Seghier & Vuilleumier, 2006;Montaser-Kouhsari *et al.*, 2007). Ezzel együtt, az IT kéregben mért neuronális latenciák hosszabbak IC-re, mint a való kontúrokra, és ez egyezik korábbi adatainkkal is (Sary *et al.*, 2007). Ez arra utalhat, hogy az IT kéreg más kérgi forrásokra hagyatkozik az IC-ok feldolgozásánál. Honnan származhat ez az információ?

A hosszú latencia egybevágh azzal, hogy bizonyos illúziók a „tacit inference”-n alapulnak, melyhez természetesen magasabb rendű területek szükségesek (Purves *et al.*, 1999;Paradiso, 2000;Hung *et al.*, 2007), sőt egyesek szerint ehhez a látórendszernek tanulnia is kell (Gilbert & Sigman, 2007;Li *et al.*, 2008). Az IC-ok esetében ezt erősíti az indukerek „grouping effect”-je, és az az benyomás, hogy az illuzórikus alakzat felszíne fényesebb, mint a környezet.

A fentiek alapján arra következtethetünk, hogy az illuzórikus kontúrok feldolgozásában a magasabb rendű vizuális területeknek fontos szerep jut. Forrásai lehetnek az alacsonyabb területekhez tartó feed back információnak (melyek lényegesek a formák részletes reprezentációjához (Pillow & Rubin, 2002;Lee, 2002)), de ugyanakkor több és hosszabb feldolgozásra van szükségük, mint az egyértelműbben definiált formák esetében.

3.8 Feladatfüggő moduláció az inferotemporális sejtek aktivitásában 1.

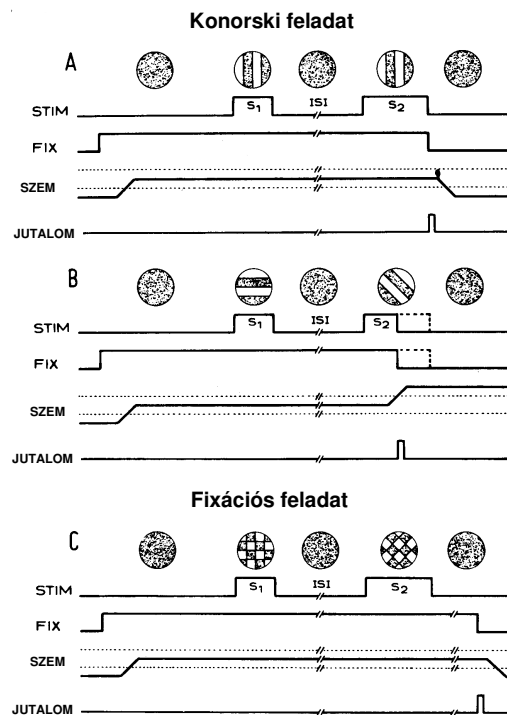
Az inferotemporális sejtek feladatfüggő modulációt mutatnak egy késleltetett hasonlítás („delayed match to sample” (Konorski)) típusú feladatban. A két stimulus közti periódusban megfigyelhető aktivitás valószínűleg a munkamemória megnyilvánulása.

Az inferotemporális sejtek szelektíven reagálnak a vizuális stimulusokra és alapvető szerepet játszanak a tárgyak felismerésében. Ha az IT sejtjeinek aktivitását olyan kísérleti paradigmában regisztrálták, ahol az állatnak két, egymás után bemutatott stimulust kellett megkülönböztetnie, kiderült, hogy az IT sejtjei nem csak hogy szelektíven reagálnak, de a tüzelési ráta függ a feladattól is. Ha két egymás utáni stimulusról el kellett döntenie, hogy egyeznek-e vagy nem (Konorski feladat), az IT aktivitása fizikailag identikus első stimulus (S1) és második stimulus (S2) esetében is változik, mégpedig annak függvényében, hogy milyen sorrendben mutatták be a stimulusokat (Gross *et al.*, 1979). Néhány tanulmányból kiderült, hogy az S2-re kapott válasz sokszor függött attól is, hogy az S2 különbözött-e az S1-től. Az előző jelenség, illetve a sorrendiség hatását az S1 és S2 időbeli összehasonlításának tulajdonítják, melyek a Konorski feladat megoldásához elengedhetetlenek. Az olyan feladatokban, ahol az S1 és S2 bemutatása között lényeges idő telik el, leírtak a stimulusok közti szünetekben is neuronális aktivitást, holott a retinára kép éppen nem vetült (Vogels & Orban, 1994). Ezt az aktivitást az S1 rövid távú tárolásának tulajdonították. Az IT szerepét a rövid távú memóriában azok a tanulmányok is alátámasztják, melyekben az IT lézió után a Konorski feladatban nyújtott teljesítmény romlásáról számoltak be.

Kérdéses az, hogy a leírt, a viselkedési kontextusra visszavezethető hatásokhoz kell-e hogy a kísérleti állat valóban végrehajtsa azt az időbeni összevetést, amely a feladatot jellemzi. Ha a hatások nem jelentkeznek olyankor, mikor az állatnak nem kell az összehasonlítást végrehajtania, akkor az amellet szól, hogy a leírt hatások a vizuális rövid távú memóriához, mégpedig a stimulus aktív tárolásához köthetők. Egy olyan kísérlet, ahol a sejtek aktivitását regisztráljuk, miközben az állatoknak kettős feladatban hol el kell végezniük az összehasonlítást, hol pedig nem, választ adhat a kérdésre.

A kísérletekben két majom IT sejtjeinek aktivitását regisztráltuk, miközben az állatok egy Konorski feladatot, illetve hasonló stimulusokkal egyszerű fixációs feladatot végeztek (3.8.1 ábra).

Eredményeink 49 olyan sejt adatain alapulnak, melyek válaszoltak a Konorski feladatban használt első (S1) vagy második (S2) rácsmintára, illetve a fixációs feladatban használt sakktábla mintára (28 sejt az egyik, 21 sejt a másik majomban). Az egyes sejtekben mért válaszok különbözhetnek a kétfajta stimulusra, de az átlagot tekintve nem volt különbség (Wilcoxon teszt, $T = 563$, ns.) a nettó válaszok mediánja 17,2 kisülés/s (rácsminta), illetve 20,2 kisülés/s (sakktábla) volt. A sorrend hatását a 3.8.2 A ábra mutatja be.



3.8.1 ábra

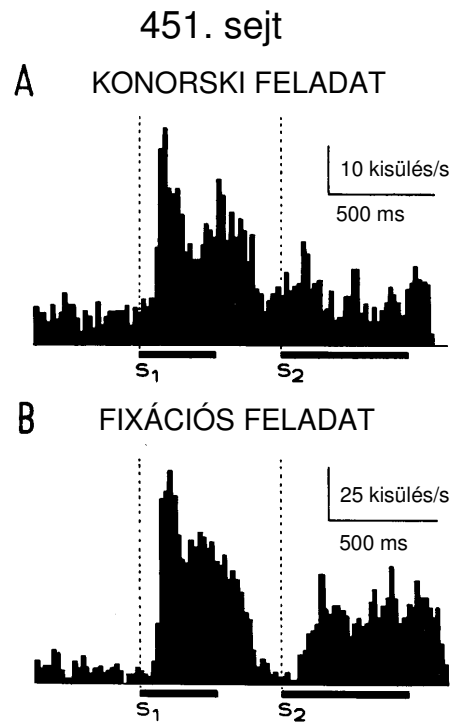
A Konorski (**A**, **B**) és a fixációs (**C**) feladat illusztrálása. A Konorski feladatban fixáció közben két rácsmintát (S1 és S2) kap az állat, melyeket 300 vagy 800 ms hosszú interstimulus intervallum (ISI) választ el. S2 orientációja vagy megegyezik S1-el vagy nem. Ha a minták különböztek, a majomnak saccadot kellett a rácsminta felé tennie, 600 ms-on belül. Ha S1 és S2 orientációja azonos volt, a majomnak tovább kellett fixálnia az FP-t. A fixációs feladatban (**C**) az FP-t kellett az egész ismétlés időtartama alatt fixálni. A sakktábla minta orientációja vagy megegyezett S1-ben és S2-ben vagy nem. A két feladat időbeli lefutása azonos. Az stimulusok közti intervallum az egymás utáni blokkokban azonos hosszúságú volt. A Konorski feladatban a FP piros színű, a fixációs feladatban zöld színű volt.

Ebben a sejtben az S2-re kapott válasz kisebb volt, mint az S1-re, bár a stimulusok azonosak voltak. Ha ez a sorrendiségi hatás a feladat végrehajtásának tudható be, akkor az egyszerű fixációs feladatban nem kellene megjelennie. Ennek ellenére, mint azt a 3.8.2 B ábra mutatja, a sakktáblára kapott, S2 válasz is kisebb volt, mint az S1-re kapott, pedig itt a feladat egyszerű fixálás volt. A sorrendi hatás nagyságának kiszámításához minden sejtire egy sorrendiségi indexet (OEI) határoztunk meg. Pozitív OEI-nél az S1-re kapott, negatívnál pedig az S2-re kapott válasz nagyobb. A Konorski, illetve a fixációs válaszban kapott OEI eloszlását mutatja a 3.8.3 ábra. Mindkét eloszlás a pozitív értékek felé tolódik, ami arra utal, hogy általában az S1 nagyobb választ indukál, mint az S2. Bár a medián értékek különböznek a két eloszlásban (0,15 a Konorskiban és 0,21 fixációs feladatban), a különbség nem szignifikáns (Wilcoxon, $T = 457$, ns). Eszerint a feladat maga nem magyarázza a sorrend hatását.

A 3.8.3 ábra sávozott oszlopai azokat a neuronokat jelölik, ahol az S1 és S2 válasza különbözött (ANOVA). E sejtek aránya a Konorski feladatban 55% míg a fixációs feladatban 53% volt. (Az

S2 válasza a Konorski feladatban az esetek 6%-ban volt nagyobb az S1 válaszáénál, míg a fixációs feladatban nem találtunk ilyen sejtet).

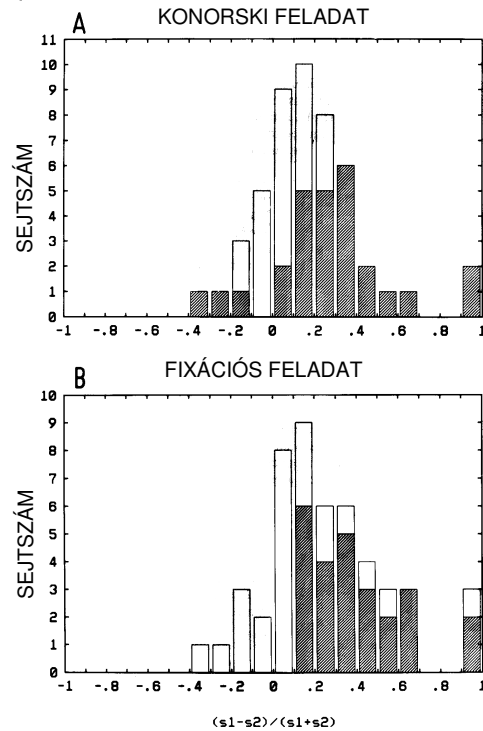
Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a sorrend hatása akkor is érvényesül, ha az állatoknak nem kell diszkriminálni a stimulusokat hanem egyszerű fixáció a feladat.



3.8.2 ábra

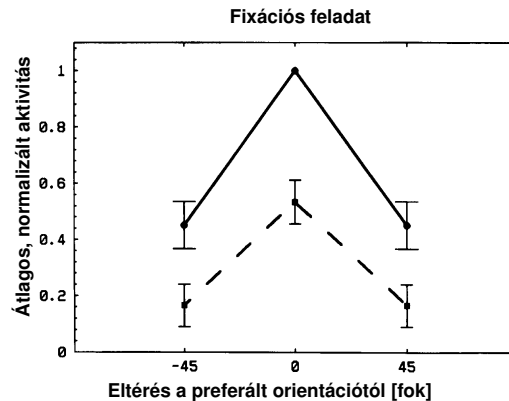
Egyetlen IT sejt válasza a Konorski (**A**) és a fixációs feladatban (**B**). A vízszintes vonalkák az expozíciós időt jelölik. Az S1 és S2 válasz amplitúdója közötti különbség mindkét esetben szignifikáns volt.

Elképzeltető azonban az is, hogy a Konorski feladatban talált S1 és S2 válasza közötti különbség oka az, hogy a sejtek orientációszelektivitása a két stimulusra eltérő, hiszen az S1 és S2 különböző orientációjú rácsmintát tartalmaz és az IT sejtek érzékenyek az orientációra. Azt találtuk azonban, hogy azokban a sejtekben, ahol a sorrend hatása megnyilvánult, az orientációhangolás hasonló volt S1-re és S2-re is. Megvizsgáltuk, hogy ez igaz-e a fixációs feladatban is: mintánkat azokra a sejtekre korlátoztuk, melyeknél a sorrendnek szignifikáns hatása volt, és emellett még érzékenyek voltak a fixációs feladatban az S1 orientációjára is ($n = 9$). Minden sejt esetében normalizáltuk a válaszokat a legnagyobbra (négy kondíció: S1, S2, és két orientáció), majd azokat átlagoltuk és a preferált S1 orientációnak megfelelően rendeztük el (3.8.4 ábra). Ha az S2 hangolása kapcsolódik az S1-hez, akkor arra az S2-re, amely hasonló orientációjú, mint az S1, nagyobb választ kell kapjunk, mint arra, melynek orientációja az S1-el nem egyezik meg. A 3.8.4 ábra szerint a sorrendiség hatása a fixációs feladatban egy általános, az orientációtól független jelenség, ugyanúgy, mint a Konorski feladatban.



3.8.3 ábra

A sorrendiségi index eloszlása abban a 49 sejtben, melyet a Konorski feladatban (**A**) és a fixációs feladatban (**B**) leteszteltünk. A vonalkázott oszlopok mutatják azokat a sejteket, ahol az S1-re és S2-re adott válasz különbözött. Az index pozitív értéke azt jelenti, hogy a válasz nagyobb volt S1-re, a negatív pedig azt, hogy S2-re.



3.8.4 ábra

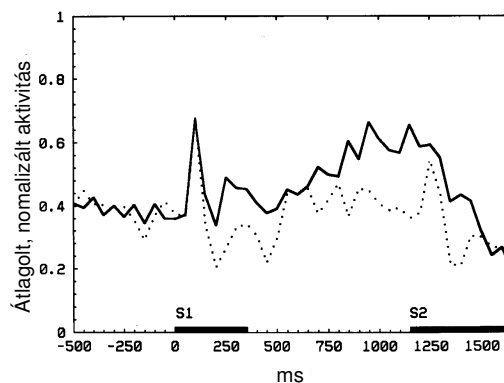
Átlagolt, normalizált válaszok (\pm SE) abból a 9 neuronból, melyek orientációselektívek voltak, és S1-re valamint S2-re adott válaszuk különbözött. A folytonos vonal az S1-re, a szaggatott az S2-re adott válaszokat mutatja.

Az S2-re kapott válaszok közt, akár az „azonos”, akár a „különböző” feladat részeként regisztráltuk őket, nem volt különbség ($F(1,48) = 0,57$, ns.), ami arra utal, hogy az S2-re kapott válasz nem függött attól, hogy S1 és S1 azonos volt-e, tehát az S2 mindkét esetben kisebb volt, mint S1. Ez mindkét típusú feladatra igaz, hiszen az OEI index mindkét feladatban közel volt 0-

hoz (0,02 a Konorski feladatban, 0,03 a fixációsban) és a kettő közt nem volt különbség (Wilcoxon, $T = 741$, ns.).

Négy olyan sejtünk volt, amely a 800 ms hosszú interstimulus intervallumban szignifikáns választ adott. A 3.8.5 ábra mutatja ezek közül három sejtnek az átlagos válaszprofilját (az egyik sejt nem válaszolt sem S1-re sem S2-re). E sejtek a fixációs feladatban nem mutattak számottevő aktivitást a stimulusok közti idő alatt, annak ellenére, hogy válaszuk amplitúdója az S1-re adotthoz hasonló volt. Az S1 előtti 500 ms aktivitását (alapaktivitás) az S2 előtti hasonló idejű időszak (az interstimulus intervallum) aktivitásával összevetve lényeges különbséget találtunk a diszkriminációs feladatban (Friedman ANOVA $X^2 = 38,5$, $df = 19$; $p < 0,0005$) de nem tapasztaltunk hasonlót a fixációsban (Friedman ANOVA $X^2 = 19,27$, $df = 19$; ns.).

Fenti munkánkban az IT sejtjeit két viselkedési kondícióban vizsgáltuk: az egyikben egy azonos/különböző választ kellett adniuk két, egymás után bemutatott rácsmintára (Konorski feladat) a másokban pedig fixálni kellett a képernyőn látható mintát. Mindkét feladatban nagy számban fordultak elő olyan válaszok, ahol S1-re kapott nagyobb volt S2-re kapottnál. Mindkét feladatban hasonló nagyságú volt a sorrend hatásának mértéke és a szelektivitás is, utalva arra, hogy a Konorski feladat végrehajtása nem feltétele a sorrendiségi hatás megjelenésének.



3.8.5 ábra

Három olyan neuron PSTH-ja, melyek az S1 és S2 közötti 800 ms hosszú interstimulus intervallumban is tüzeltek. A folytonos vonal a Konorski, a szaggatott a fixációs feladatban felvett választ mutatja. Mindegyik sejt aktivitását a maximális válasz százalékában fejeztük ki. A vízszintes vonalkák a stimulus expozíciós idejét jelölik.

Az eredmények interpretálásához kritikus fontosságú meggyőződni arról, hogy nem végeznek-e a majmok „rejtett” összehasonlítást a fixációs feladatban használt stimulusokkal. Ez nagyon valószínűtlen, hiszen itt a stimulusok és a FP is eltért a Konorski feladatban használttól, és ez világosan elkülöníti a feladatokat. Mindkét állatot elsősorban a diszkriminációs feladatra tanítottuk, és ehhez csak rácsmintákat használtunk, ezért mikor a sakktáblamintát kapták (fixációs feladat), azokat rögtön fixálni kezdték, szemlátomást nem tudva, mihez kezdjenek velük. Nem tudjuk, hogy a majmok figyeltek-e a sakktáblamintákra, bár megpróbáltuk ennek az

esélyét csökkenteni úgy, hogy a jutalmat és a stimulus megjelenését egymástól szétválasztottuk, és inkább a stimulus eltűnéséhez kötöttük. A cél nem a figyelem, hanem annak vizsgálata volt, hogy a sorrendiségi hatáshoz szükséges-e a Konorski feladat végrehajtása.

Eredményeink szerint a fizikailag azonos S1 és S2 stimulus esetén tapasztalt válaszkülönbség egy passzív, automatikus mechanizmust tükröz, mivel nem szükséges hozzá a diszkriminációs feladat végrehajtása. Úgy tűnik, hogy ez a mechanizmus minden olyan esetben működik, ahol egymás után mutatnak be hasonló vizuális ingereket, bár nem zárható ki a figyelem moduláló hatása, illetve az sem, hogy létrejöttéhez szükség van aktív, folyamatos fixálásra. Néhány sejt a Konorski feladatban az S2-re nagyobb választ adott, mint S1-re, ami része lehet annak az aktív diszkriminációs folyamatnak, ami hiányzik a fixációs feladatból. Ez a magyarázat egybecseng azok elképzelésével, akik a temporális lebeny elülső mediális részén regisztráltak olyan állatokban, melyek sorozatban kapták az ingereket és azokat kellett felismerniük (Miller & Desimone, 1994). Leírtak egy olyan mechanizmust, amely valószínűleg passzív, a válaszok csökkenésében nyilvánul meg és a hasonló stimulusok ismétlődéséhez kötött, akár a felismerendő minta az illető stimulus, akár nem.

A másik folyamat valószínűleg aktív, a válaszok növekedésével jár, és olyankor figyelhető meg, ha a mintaként szolgáló stimulus ismétlődik. Így elképzelhető, hogy bár a regisztrálás helye és a feladat a mi kísérleteinkben különbözik a fentiekétől, az S1-ről S2-re való válaszcsökkenés megfelelhethet az első, passzív folyamatnak.

Jelen kísérletben a S2-re kapott válaszok függetlenek voltak attól, hogy az S1 és S2 megegyezett-e vagy sem, azt sugallván, hogy a sorrend hatása nem függ az „azonos-különböző” hatástól. Ez egyezik Eskandar és mtsai. eredményeivel, akik szerint az IT neuronok sokkal több információt hordoznak arról, hogy a stimulus mintaként szolgál, azonos (match), vagy különböző (non-match) - ez a sorrend hatása, mint az azonos (match) és különböző (non-match) közti fizikális különbségről - ez az „azonos-különböző” hatás (Eskandar *et al.*, 1992). Ez utóbbi általában abban nyilvánul meg, hogy az S2-re adott válasz nagyobb a „különböző” esetben, mint az „azonos” esetben (Eskandar *et al.*, 1992; Miller *et al.*, 1993; Vogels & Orban, 1994). Ez a különbség létrejöhet egyrészt amiatt, hogy az S2-re adott válasz megnő a „különböző” esetben - erre kísérletünkben nem utal semmi -, vagy pedig az S2-re adott válasz csökken az „azonos” esetben. Ez utóbbi valószínűleg kapcsolatos a jelen kísérletben megfigyelt sorrendiségi hatással és így nem kívánja meg a stimulusok összehasonlítását. Az is lehet, hogy ez a hatás azzal kapcsolatos, hogy a sejt kis idővel ezelőtt már „látta” az éppen ismétlődő stimulust (stimulus recency vagy recency detection, Miller és mtsai., 1993); azok a stimulusok, melyek egy feladaton belül ismétlődnek, kisebb választ váltanak ki, ha hasonlítanak az elsőre, mint ha nem. Jelen munkánkban: a sejtek esetleg jelzik, hogy S2 olyan stimulus ami már korábban megjelent (S1 képében), akár azonos orientációjú volt, mint S1, akár nem. Így az „azonos-különböző” hatás hiánya két faktor kombinációjának tudható be: 1) létrejötté, mint a

sorrendiségi hatásé is, az S1 és S2 hasonlóságának függvénye; és 2) a 45 fokban különböző rácsminták (és a sakktáblák) túlságosan is hasonlóak ezeknek a neuronoknak. Eszerint a sorrendiségi hatás nem játszik szerepet az orientációkülönbség detektálásán alapuló Konorski feladatban és bár passzív jellegű, más Konorski feladatban segítségre lehet, ha a stimulusok kellőképpen különböznek egymástól.

Nem szabad a „recency detection” mechanizmusát összekeverni az új stimulusok ismételt bemutatását követő válaszcsökkenéssel, melyet mind az IT-ben, mind a mediális corticalis területeken kimutattak (Riches *et al.*, 1991; Fahy *et al.*, 1993; Li *et al.*, 1993) és olyan ingerekre is igaz, melyeknek nincs viselkedési relevanciájuk (Riches *et al.*, 1991; Fahy *et al.*, 1993). Jelen, és mások kísérleteiben (Eskandar *et al.*, 1992; Vogels & Orban, 1994) a majmok több ezerszer látták a stimulusokat, ezért azok meglehetősen ismerősek voltak. A „recency detection” rövidebb időintervallumban működik: még egy feladaton belül is (Miller és mtsai., 1993), mint az „ismerősségi” jelenség, amely valószínűleg a hosszútávú memóriát veszi igénybe.

Kísérletünkben az ISI alatti aktivitás a Konorski feladathoz kötődött. A fixációs feladatban tapasztalt nagymérvű aktivitáscsökkenés ugyanezen időszakban valószínűleg nem amiatt van, hogy stimulusként sakktáblamintát használtunk. Ismert, hogy azokban a sejtekben ahol kifejezett az ISI alatti aktivitás, az ISI közbeni stimulusselektivitás hasonló mértékű az S1 adott válaszból nyert szelektivitáshoz (Chelazzi *et al.*, 1993; Vogels & Orban, 1994). Mivel az 3.8.2 ábra neuronja esetén az S1 válasz rácsminta és sakktáblaminta esetén is hasonló volt, az ISI időszak alatti aktivitás hiánya a fixációs feladatban nem a stimulusnak, hanem a feladattal kapcsolatos viselkedési követelményeknek tulajdonítható. Az ISI alatti aktivitást az S1-re vonatkozó rövid távú memóriával magyarázzák, ami eredményeinkkel összevág, hiszen a fixációs feladatban nincs szükség arra, hogy az állat emlékezzék S1-re. Mindazonáltal, mivel csak 4 sejten láttuk ezt a jelenséget, nem tudjuk, mennyire általánosítható az ISI aktivitás és a feladat összefüggése.

Összefoglalva, eredményeink szerint a sorrendiségi hatás nem igényli a stimulusok aktív temporális összehasonlítását. „Recency detection” mechanizmusként értékelhető, ami passzív volta ellenére segíthet a Konorski típusú feladatok megoldásában, de valószínűleg csak akkor, ha a stimulusok közti különbség elegendően nagy. Továbbá, a feltételezett „recency detection” jelenléte olyan esetekben, mikor a feladat megoldásához erre az információra nincs szükség (pl. a fixációs feladatban), arra utal, hogy ha egy feladatban fizikailag hasonló stimulusokra különböző válaszokat kapunk az nem jelenti feltétlenül azt, hogy ez a nem szenzoros jelenség a feladat megoldásához kapcsolódik. Sőt, olyan mechanizmusokat jelenthet, melyek irrelevánsak, vagy nem is hordoznak hasznos információt az adott feladat szempontjából (pl. a sorrendiség hatása a fixációs feladatban).

3.9 Feladatfüggő moduláció az inferotemporális sejtek aktivitásában 2.

Interakció mutatható ki a feladatok és az IT kéregben felvett neuronális válaszok latenciája között, ha azonos stimulusokkal különféle, az állat figyelmét eltérő módon igénybe vevő feladatokat végeztetünk.

A látórendszer kulcsszerepet játszik mindazokban a viselkedésekben, melyek a vizuális inputtól függő gyors reagálást kívánnak meg és a figyelemmel kapcsolatosak. A látórendszer viselkedéssel kapcsolatos modulációja nagyon népszerű kutatási terület (Reynolds & Chelazzi, 2004). Ismert pl., hogy az IT kéreg sejtjei gyorsabban dolgozzák fel a szociális szempontból fontosabb stimulusokat (Kiani *et al.*, 2005), de nagyon kevés információ van arra vonatkozólag, hogy miként változik meg ezen sejtek aktivitása akkor, ha a vizuális stimulusokkal adott feladatot kell elvégezni, vagyis a stimulus biológiailag relevánssá válik (Fuster & Jervey, 1981; Richmond & Sato, 1987; Vogels *et al.*, 1995). Kísérletünkben azt tanulmányoztuk, vajon a vizuális inger viselkedési aspektusai befolyásolják-e az IT sejtek válaszait az adott stimulusra.

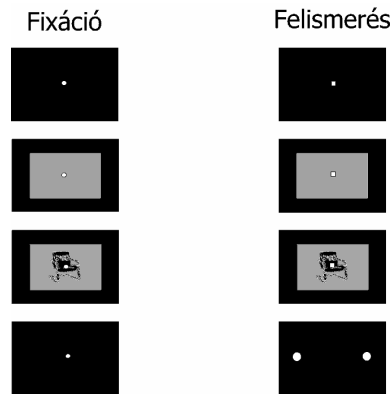
A laboratóriumunkban használatos 20 képből álló stimuluskészlettel (2.2 ábra) fixációs, illetve felismerési feladatot végeztettünk C és S majommal (3.9.1 ábra), miközben az IT kérgi sejtek aktivitását regisztráltuk. A stimulusokat homogén szürke háttéren jelenítettük meg (oldalhossz: 18°, luminancia = 8 cd/m²). A stimulusok hasonló nagyságúak voltak (6x5° terület, luminancia = 8 cd/m²) és centrálisan mutatuk be őket. A fixációs feladat (FIX) egy FP megjelenésével (3.9.1 ábra bal oldalán) kezdődött, ezt a homogén szürke háttér követte, majd megjelent a stimulus. A stimulus eltűnése után fennmaradt az FP, és az állat ennek további fixálása után jutalmat kapott. A felismerési feladathoz (FELISM) a kísérletek előtt betanítottuk a majmokat. Megtanulták, hogy a 20 stimulus két (ad hoc) csoportba osztottuk, és tíz stimulus a jobb oldalhoz, tíz másikat pedig a bal oldalhoz rendeltünk hozzá. A feladat itt is a FP centrális megjelenésével indult (3.9.1 ábra jobb oldala), amit a szürke háttér, majd a stimulus követett. Ennek eltűnése után a képernyő két szélén egy-egy színes pötty jelent meg.

Az állat szemmozgásával, a jobb, illetve bal oldali pöttyre nézve jelezte, hogy a tanultak alapján a jobb oldali vagy a bal oldali pöttyhöz tartozik-e az éppen látott képinger. A helyes válaszokat gyümölcslével jutalmaztuk.

Az adatok értékelése úgy történt, hogy a FIX feladatban a hatásos stimulushoz tartozó válaszokat kiválogattuk a FELISM feladatból is, így egyazon sejt két különböző feladatban kapott aktivitását elemeztük. A neuronális válaszokat két időablakban elemeztük: az első az alapaktivitás megállapítására szolgált, a stimulus megjelenése előtt 300 ms-el kezdődött és a stimulus bemutatásáig tartott, a másikat pedig a válasz mérésére használtuk, ez az inger megjelenését követő 100 ms-tól 400 ms-ig tartott. A kiváltott válaszok elemzésére a nettó tüzelési rátát használtuk fel, ami a neuron stimulusra adott válaszában és az alapaktivitásnak a különbsége. Az adatokat *t*-teszt segítségével hasonlítottuk össze, a szelektivitást a

dc_268_11

sparsenesszel (SP) mértük (Rolls & Tovee, 1995). A latencia meghatározásához a Poisson aktivitásmintázat analízisen alapulót használtuk (Hanes *et al.*, 1995) és az értékeket *t*-teszt segítségével hasonlítottuk össze.



3.9.1 ábra

A kettős feladat paradigma. Az ábra a fixációs és a felismerési feladat eseményeit mutatja. A két feladatban használt stimulusok megegyeznek, a FP színe (az ábrán kör, illetve négyyszög) alapján az állat tudja, hogy melyik feladatot kell végeznie. A feladatot minden esetben az inger eltűnése *után* kellett végrehajtani.

A két feladatot blokkokban futtattuk, minden inger legalább 10 alkalommal mutattunk be, így egy-egy blokk legalább 200 ismétlésből állt. A két majomból 110 sejt aktivitását regisztráltuk, de kizártuk azokat, ahol algoritmusunk nem tudott latenciát megállapítani. A tanulmány az így fennmaradt 87 sejt adatain alapul (3.9.1 táblázat, átlagértékek \pm SEM).

3.9.1 táblázat

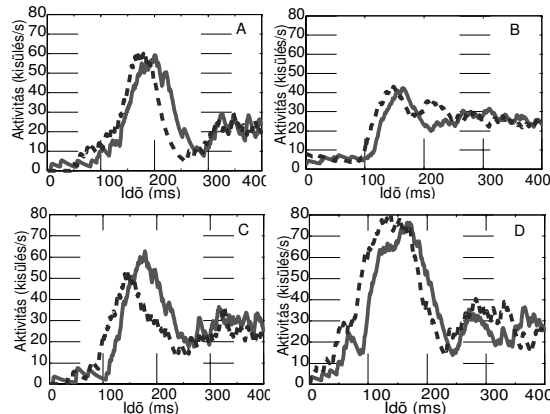
Majom, feladat, Sejtszám	Latencia [ms]	Alapaktivitás [kisülés/s]	Nettó válasz [kisülés/s]	Sparsenes
C. FIX. (57)	132,6 (3,9)	7,7 (0,18)	29,3 (2,37)	0,52 (0,03)
C. FELISM. (57)	122,4 (4,5)	8,0 (0,21)	29,2 (2,58)	0,50 (0,03)
S. FIX. (30)	168,3 (8,4)	8,1 (0,26)	34,2 (4,91)	0,51 (0,04)
S. FELISM. (30)	159,1 (6,4)	9,1 (0,27)	31,9 (3,84)	0,54 (0,04)

Az alapaktivitást, illetve a kiváltott választ illetően inter-individuális különbségeket nem találtunk. A C majomban nem volt feladatfüggő különbség sem az alapaktivításban, sem a kiváltott válaszban, míg S majomban kicsi, de szignifikáns különbség volt a két feladatban mért alapaktivításban (8,1 kisülés/s vs. 9,1 kisülés/s, $p = 0,047$). A vizuális ingerre kapott válaszban nem volt különbség.

A stimulusselektivitás mérésére használt SP értéke 0,5 és 0,54 között mozgott, sem az állatok, sem a feladatok közt nem volt különbség. Kísérleteink legfontosabb eredménye az, hogy a felismerési feladatban a válaszok latenciaértékei rövidebbek voltak, mint a fixációs feladatban.

Ez a latenciakülönbség ugyanazon sejt válaszaiban is megjelent, ha az állat azonos stimulusokkal különböző feladatot végzett. A 3.9.2 ábra négy sejten mutatja be az elmodottakat.

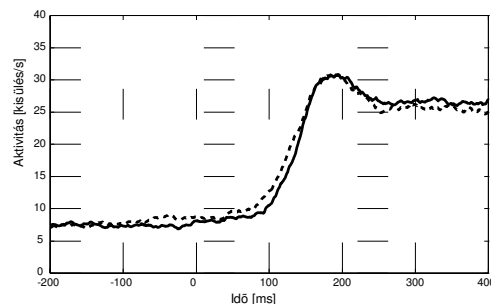
Hasonló eredményt kaptunk populációs szinten is. A 110 sejt aktivitása alapján készült hisztogram enyhe alapaktivitás emelkedést, korai válaszmegjelenést és korábbi válaszlecsengést mutat (3.9.3 ábra). A két feladatban mért latenciák eloszlása különbözött: Kolmogorov-Smirnov teszt, FIX vs. FELISM, $p < 0,0001$.



3.9.2 ábra

Példák a feladatfüggő modulációra az IT-ben. Minden hisztogram 10 ismétlés átlaga alapján mutatja be a neuronális válasz időbeni lefutását. Folyamatos vonal: fixációs feladat, szaggatott vonal: felismerési feladat.

Az átlagos latenciaérték a C majomban 132,6 ms vs. 122,3 ms volt, az S majomban pedig 168,3 ms vs. 159,1 ms volt.



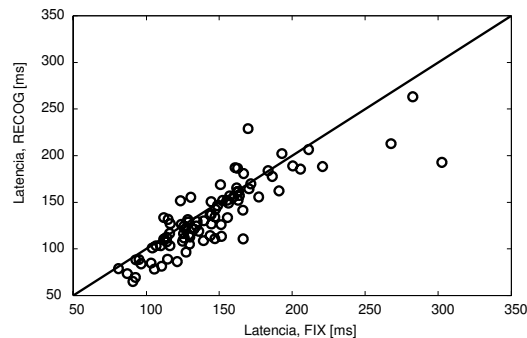
3.9.3 ábra

Feladatfüggő latenciaváltozás az IT-ben. A két majomból regisztrált sejtek populációhisztogramja. Folyamatos vonal: fixációs feladat, szaggatott vonal: felismerési feladat. A két latencia közti különbség ~ 10 ms.

A 3.9.4 ábrán az egyes latenciaértékeket tünteti fel a két feladatban. A pontok zöme az egyenlő latenciákat reprezentáló vonal alá esik, ami arra utal, hogy a felismerési feladatban a latenciák rövidebbek. A 3.9.5 ábra a latenciakülönbségek eloszlását mutatja: a latenciák a negatív

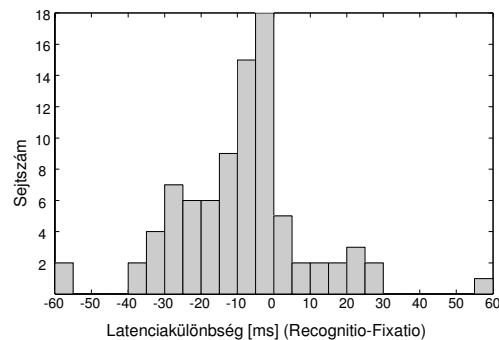
dc_268_11

értékek felé tolódtak el (átlag = 9,87 ms), jelezvén, hogy a felismerési feladatban rövidebbek a latenciák.



3.9.4 ábra

Feladatfüggő latenciakülönbség a neuronális válaszokban. Az ábra a felismerési feladatban mért latenciákat mutatja a fixációs feladat függvényében. Az értékek többsége az azonos értékeket jelölő vonal alá esik, ami a felismerési feladathoz tartozó rövidebb latenciákra utal.



3.9.5 ábra

A feladatfüggő latenciakülönbségek eloszlása. Az eloszlás a negatív értékek felé tolódott el (átlag = -9,87 ms).

Eredményeink azt mutatják, hogy éber, viselkedő majmokban, az IT kéreg sejteiben a felismerési feladatban a latenciák rövidebbek, mint az egyszerű fixálás alatt.

A feladatok sorrendje nem magyarázhatja a különbséget, mivel a feladatokat váltakozva végeztettük el a majmokkal, továbbá, néhány alkalommal az egyik vagy mindkét feladatot megismételtük, hogy megbizonyosodjunk arról, hogy valóban még mindig ugyanarról a sejtől regisztrálunk.

A latenciakülönbségeket két dolog is okozhatja: az FP színének változása a két feladatban, vagy maga a feladat. Az FP átmérője kicsi (sugara 3 pixel), az állatnak az egész képet kell figyelnie a felismerési feladatban, és ebben a FP luminanciája valamivel alacsonyabb, mint a fixációs feladatban. Mindezek alapján nem hisszük, hogy a fentiek állnak a latenciacsökkenlés hátterében; mindazonáltal, a használt metodikával ezt nem zárhatjuk teljességgel ki.

A figyelemmel kapcsolatos modulációt több kérgi területen is megfigyelték, pl. az MT-ben (Martinez-Trujillo & Treue, 2004), a V1-ben (Roelfsema *et al.*, 1998) és az IT kéregben is

(Moran & Desimone, 1985; Desimone & Ungerleider, 1986), de tudomásunk szerint eddig még nem jelentettek sejt szinten mért feladatfüggő latenciacsökkenést.

Több módszer is használatos a sejt válaszok latenciájának meghatározására (Commenges & Seal, 1985; Baylis *et al.*, 1987; Sato, 1988; Rolls *et al.*, 1993; Hanes *et al.*, 1995; Thompson *et al.*, 1996; Roelfsema *et al.*, 1998; Azouz & Gray, 1999; Friedman & Priebe, 1999; Liu & Richmond, 2000; Tamura & Tanaka, 2001; Kovacs *et al.*, 2003; Edwards *et al.*, 2003; Sary *et al.*, 2004). Az IT kéregben talált tipikus latenciaértékek 100 ms körül vannak ez függ a (gyakran közelebről le nem írt) módszertől de találni 150 ms körüli értékeket is (Tanaka *et al.*, 2001). Megbízható és robusztus módszere volt szükség a latenciák kiszámítására.

A Poisson analízis stabil eredményeket hozott, amelyek jól illeszkedtek a hisztogramok alapján várt értékekhez (Sato, 1988; Azouz & Gray, 1999). Ezen kívül, az algoritmus megfelelő módon kezelte a kétséges eseteket is – nem adott ki értéket.

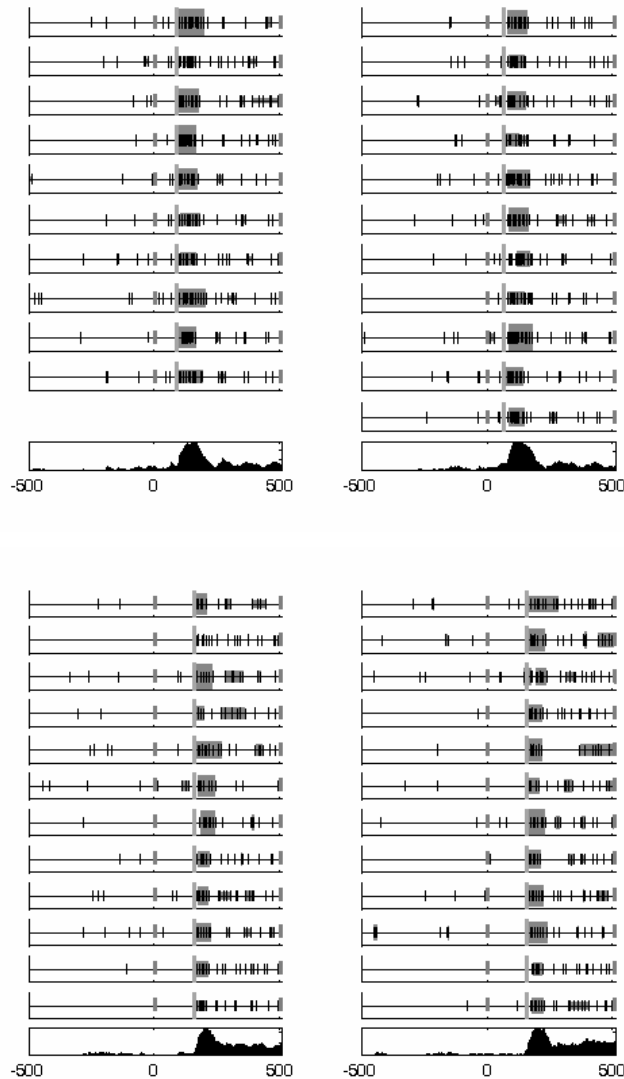
A Poisson analízis a jelen analízisben ismétlésről-ismétlésre halad, és azt vizsgálja, hol történik változás (moduláció) a tüzelési aktivitásban. Ez természetesen többnyire a képi inger megjelenésekor vagy eltűnésekor történik. A latencia kiszámítása több ismétlés után, több lehetséges modulációs időpont összegyűjtése után történik, ami a módszert elég érzékennyé tette ahhoz, hogy kis különbségeket is ki tudjon mutatni (3.9.6 ábra).

Az FP színe a felismerési feladatban azt jelzi, hogy a stimulus kognitív feldolgozást és ennek megfelelő viselkedési választ igényel. Ezzel szemben a fixációs feladatban ilyesmire nincs szükség. Felmerülhet a kérdés, hogy majmaink nem végezték-e rejtett („covert”) módon a felismerési feladatot a fixálás közben, és hogy ez befolyásolhatja-e eredményeinket. Valóban, a fixációs feladat elején néhányszor meg lehetett figyelni olyan szemmozgást, ami arra utal, hogy az állat a felismerési feladatot végzi. Ezeket mindig a feladat elején láttuk, azonban gyorsan el is tűntek, hiszen az állat nem kapott jutalmat. Minden sejtről minden feladatban legalább 200 ismétlést vettünk fel, így a néhány téves viselkedés nem befolyásolhatta eredményeinket. Másrészt, a két feladat bármiféle „keverése” csak csökkentené a feladatfüggő moduláció hatását, így a különbségek, melyekről beszámoltunk, a valódi különbségeknek valószínűleg csak alsó tartományát képviselik.

Bárhonnan is ered a moduláció, a változatlan SP arra utal, hogy a neuronok szelektivitása nem változik meg. Az IT kéreg szelektivitása a V4-ből, a TEO-ból és az IT kéregben levő helyi gátlásokból áll össze (Wang *et al.*, 2000). A modulációt okozó befolyások hathatnak a korai látópályára, vagy olyan diffúz hatást gyakorolnak a fenti területekre, hogy hasonló módon hatnak az IT kéreg sejtjeire, és nem változtatják meg annak szelektivitását. A szelektivitásváltozás hiányát kompenzálhatja az időbeli nyereség, amely biológiailag talán hasznosabb is. Egy bizonyos dologra való figyelés gyorsabb reakciót eredményezhet és rövidítheti a latenciaidőt azokban a vizuális területekben melyek az adott akcióhoz szükséges információt feldolgozzák. Ismereteink szerint ez az első dokumentálása annak, hogy az IT kéregben feladatfüggő moduláció figyelhető meg. A látás-feldolgozás-cselekvés lánc szenzoros

dc_268_11

oldalán kb. 10 ms előnyt (az IT neuronok átlagos latenciáját tekintve 10%-nyi) mutattunk ki, amely több időt hagy a helyes döntés kidolgozására.



3.9.6 ábra

Feladatfüggő latenciamoduláció. Fent: C majom, lent: S majom. Baloldal: fixációs feladat, jobb oldal: felismerési feladat. A sejtek ugyanazok, mint a korábbi ábrán. Minden sor egy ismétlést mutat. Az ingereket a 0 időpontban mutattuk be. A kis vonalkák az egyes kisüléseket, a szürke zónák pedig azokat a periódusokat mutatják, ahol az aktivitás a Poisson analízis alapján szignifikánsnak bizonyult. A szürke zónák magassága a szignifikanciaszinttel arányos. A latenciákat az első szignifikáns aktivitások megjelenési időpontjai alapján számítottuk ki (vastag szürke vonalak). A legelső sorban a peristimulus hisztogramok láthatók.

4. Általános diszkusszió

Jelen tézisek azokat a munkáinkat foglalja össze, melyek a majom látórendszerének vizsgálata közben szerzett adatok elemzésével születtek. A látórendszer hierarchiájának alsó szintjén (corpus geniculatum laterale) és felső szintjén (inferotemporális kéreg) végzett kísérleteink új adatokat szolgáltatottak a látórendszer korai állomásának ill. a kérgi területek működésére vonatkozóan.

Bebizonyítottuk, hogy a látópálya kezdeti szakaszán működő CGL részt vesz a saccadicus szemmozgások alatt megfigyelt percepció gátlásban, és facilitálja a saccad utáni információáramlást. Adataink szerint a stimulus biológiai relevanciája is módosítja a CGL sejtek működését. A sejtek nagyobb választ adnak egy vizuális ingerre akkor, ha az inger a feladat részét képezi, ill. ha az ingerre irányított saccadot kell végrehajtani. Eredményeink megváltoztathatják a CGL működéséről és a látásban betöltött szerepéről kialakult képet: egyszerű, passzív információtovábbító struktúrából egy feed back hatásokkal működő, a látási információt modulálni képes állomássá avathatják.

4.1 Moduláció a CGL-ben

A CGL-t hagyományosan úgy tekintik, mint a vizuális hierarchia legalsó fokát, de feed back kapcsolatainak szempontjából anatómiai lokalizációja és összeköttetései a hierarchia legmagasabb szintjére helyezi. Emlősökben a CGL M és P sejteinek RF ingerlésre kapott válaszai hasonlítanak a bemenetüként szolgáló retinális ganglionsejtekéhez (Casagrande & Norton, 1991). Ez a K sejtekre is igaz, legalább is azokban az esetekben, ahol a retinális inputot azonosítani tudták (Martin *et al.*, 1997; White *et al.*, 1998). Ez nem jelenti azt, hogy a retina és a CGL neuronális válaszai azonosak. A retina-CGL jelátviteli arány még altatott állatban is ritkán haladja meg a 0,7-es értéket és sok retinális jel sohasem éri el a primaer látókérget (Kaplan & Shapley, 1984). Ezen túl, különösen mély anesztézia alatt, vagy alvás közben a CGL sejtjei megváltoztathatják a tüzelés módját tónusosról „burst” módra; ez az aktivitási forma többé nem tükrözi híven a bemenet temporális viszonyait. Továbbá, altatott állatokban kimutatták, hogy a CGL sejtek működését befolyásolja a szemizmok ingerlése, hangok, taktilis stimulusok és az extraretinális bemeneti források ingerlése vagy eltávolítása (Uhlrich & Cucchiaro, 1992; Casagrande *et al.*, 2005a; Sillito *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2006). Az egyik probléma a CGL funkciójának megértésében éppen az, hogy a szemmozgások hatásának vizsgálatán kívül nagyon kevés az éber állatban végzett kísérlet, éppen a metodikai nehézségek miatt (Ross *et al.*, 1996; Ramcharan *et al.*, 2001; Reppas *et al.*, 2002; Ruiz *et al.*, 2006; Royal *et al.*, 2006).

A számtalan extra-retinális forrásból származó bemenet és a CGL bonyolult belső kapcsolatrendszere mellett miért olyan nehéz egyesjt vizsgálatokkal e pályarendszerek funkcióit és moduláló hatásait feltárni? Az egyik feltevés az, hogy a moduláció mértéke igen csekély, ami a következőkkel magyarázható: 1) a retinából minden információt továbbítani kell a CGL-en

keresztül, hogy környezetünkről hű képet kapjunk. 2) sok CGL sejt konvergál egy-egy V1 neuronon. Mivel az extraretinalis szinapszisok döntő többsége három forrásból (a cholinergiás tegmentumból, a nucleus reticularis thalamiból (NRT) és a V1-ből (Casagrande *et al.*, 2005a; Casagrande *et al.*, 2005b) származik és számos adat szerint ezeket a területeket a figyelmi hatások modulálják (Perry *et al.*, 1999; Montero, 2000; O'Connor *et al.*, 2002; Super, 2002; Tong, 2003; McAlonan *et al.*, 2006), elképzelhető, hogy az egyik lényeges, CGL-re gyakorolt befolyás éppen a figyelem eltolódása. Crick elképzelése szerint a NRT egyik fő szerepe éppen a figyelem „fénycsóvjának” mozgatása (Crick, 1984; Llinas, 1988). Mivel a NTR fő projekciós területe a thalamus sensoros magjai, közvetlen kapcsolata a cortexszel viszont nincs, ahhoz, hogy a „fénycsóva” működjön, a CGL működését kell változtatni. Friss adatok az NRT kifejezett figyelmi modulációjáról számolnak be éber majmokban, melyeknek auditorikus és vizuális jelek között kellett váltani (McAlonan *et al.*, 2006). Ennek ellenére csak kevés tanulmány vizsgálja éber állatokban a jelenséget (Vanduffel *et al.*, 2000; O'Connor *et al.*, 2002; Ramcharan *et al.*, 2003; Cheng *et al.*, 2004). Kifejezett hatásokat találtak rejtett figyelmet használó feladatban, ahol a kísérleti alanyoknak vagy a periférián lejátszódó kontrasztváltozásokra, vagy a fixációs ponton megjelenő betűkre kellett figyelni (O'Connor *et al.*, 2002). Ez utóbbi eredmény azért is zavarba ejtő, mert a hatás a CGL-ben nagyobb volt, mint a V1-ben, hasonló, mint a V4-ben. Mi az oka annak, hogy a fMRI változások nagyobbak a CGL-ben, mint a más kérgi területeken? Az egyik magyarázat az lehet, hogy a V1-be topografikusan tartó rostok szűk helyen koncentrálnak a CGL-ben. Ez azt eredményezi, hogy a CGL-ben még fókuszált moduláló hatás topografikusan oszlik el a V1 felszínén. Mivel a V2 kb. fele a V1-nek, a V4 pedig még kisebb, ez utóbbiban a modulációt sokkal könnyebb kimutatni, mert kis területre koncentrálnak. Természetesen az eredmények a felszálló (bottom up) és leszálló (top down) hatások kombinációját is tükrözhetik. Akárhogy is van, a CGL figyelemmel kapcsolatos modulációját egyes sejtek szintjén nehéz kimutatni, mert a RF kicsi, és a több száz corticalis neuronra konvergáló CGL sejt nem szaturálhatja a V1 sejtjeit - vagyis a továbbított aktivitás modulációja szükségszerűen kicsi.

Az értekezésünkben leírt eredményeink megváltoztathatják a CGL működéséről és a látásban betöltött szerepéről kialakult képet: a CGL-t nem lehet többé passzívan működő reléállomásnak tekinteni, hanem olyan helynek, ahol a beérkező információt a viselkedéssel kapcsolatos információk folyamatosan modulálják, mielőtt azok a látókéregbe jutnának.

4.2 Moduláció a ventrális látópályában

Az experimentális pszichológia kezdeteitől fogva nyilvánvaló, hogy a figyelem központi szerepet játszik a percepcióban (James, 1890), a technikai fejlődés pedig lehetővé tette, hogy a figyelem biológiai alapjait vizsgáljuk. A látórendszer figyelemmel és viselkedéssel kapcsolatos modulációja nagyon népszerű kutatási terület (Reynolds & Chelazzi, 2004). A figyelem kérgi megnyilvánulásának talán legjellemzőbb példája a látókérgi neuronok kontrasztérzékenységének változása. Ha a figyelem a neuron receptív mezéjébe irányul, a

neuronok kontrasztérzékenysége megnő, ami lehetővé teszi az olyan stimulusokra való reagálást is, melyek egyébként nem váltanak ki választ. Közepes kontrasztú stimulusok esetében a figyelmi hatás a tüzelési ráta fokozódásában nyilvánul meg, a magas kontrasztú ingereknek pedig alig, vagy egyáltalán nincs hatása a neuronok tüzelésére.

A figyelem a látótér valamely speciális részére, vagy a látótérben fellelhető tárgyra, vagy annak részletére irányulhat. E két utóbbit tárgyközpontú vagy tárgyalapú figyelemnek nevezik. A tárgyalapú figyelem akkor is képes megváltoztatni a neuronok válaszait, ha a térbeli figyelem a látótér egy bizonyos pontjára irányul (Treue & Maunsell, 1999; Treue & Martinez Trujillo, 1999). A ventrális látópályán, a V4-ben a figyelem modulálja a RF-ben megjelenő képi ingerre adott választ (Motter, 1994a; Motter, 1994b). Chelazzi és munkatársai az IT kéreg sejtjeinek aktivitását regisztrálták (Chelazzi *et al.*, 1993) diszkrimináló majmokban, és azt találták, hogy a neuronok aktivitása már a stimulus megjelenése előtt is megemelkedett. Kiani és mtsai. majmokon végzett kísérletekben megvizsgálták a különböző típusú ingerek hatásait IT kérgi neuronokon. Azt találták, hogy bár sok sejt reagált emberi és nem főemlős állati fejek képére, a neuronális válaszok rövidebb latenciájúak voltak, ha emberi arc volt a stimulus. Ez azt mutatja, hogy az IT sejtjei gyorsabban dolgozzák fel a szociális szempontból fontosabb stimulusokat (Kiani *et al.*, 2005).

Viszonylag kevés információ áll rendelkezésre arra vonatkozóan, hogy miként változik meg ezen sejtek aktivitása akkor, ha az egyébként közömbös inger biológiailag relevánssá válik. Majmok színszelektív IT neuronjai másképp reagálnak a színes stimulusokra, ha a színekre figyelni kell (Fuster & Jervey, 1981; Koida & Komatsu, 2007). Ha ugyanazt a stimulust egyszer fixációs, másszor diszkriminációs feladatban használják fel, a diszkrimináció alatt a stimulusra kapott válasz nagyobb (Richmond & Sato, 1987). Saját kísérleteinkben hasonló eredményeket kaptunk: a stimulusokra kapott aktivitás jellegzetes módon változott, attól függően, hogy fixációs feladatban, vagy pedig az ún. Konorski feladatban prezentáltuk azokat a majmoknak (Vogels *et al.*, 1995). Egy közelmúltban megjelent közlemény szerint az IT sejtek válaszai egy színkategorizációs és fixációs feladatban különböztek azoktól, amelyeket diszkriminációs feladat során mértek (Koida & Komatsu, 2007). Saját kísérleteinkhez hasonlóan a szelektivitás itt sem változott (Sary *et al.*, 2006), de a diszkriminációs feladatban kiváltott neuronális válaszok kisebbek voltak, mint a másik két feladatban. Érdekes módon, a kategorizációs feladatban a CGL kísérleteinkben leírtakhoz vagy a Chelazzi és mtsai. által leírtakhoz hasonló módon itt is megfigyelhető volt a stimulus megjelenése *előtt* kismértékű aktivitásfokozódás.

A figyelemmel vagy feladattal kapcsolatos moduláció nem csak a neuronok tüzelésének megváltozásában nyilvánulhat meg. A közelmúltban publikált kísérleteinket úgy terveztük, hogy ugyanazon stimulusokkal a majmoknak fixációs és felismerési feladatot kellett végrehajtani, miközben végig ugyanannak a sejtnek az aktivitását vizsgáltuk. Eredményül azt kaptuk, hogy a tüzelési ráta nem változott, de a neuronális válaszok latenciája szignifikáns módon megrövidült

a felismerési feladatban (Sary *et al.*, 2006). Mivel a figyelem - általánosságban pedig az agy - végső soron a környezet változásaira való gyors(abb) reagálásra szolgál, a válaszok latenciájának rövidülése az IT kéregben időbeli előnyt jelenthet azokban a helyzetekben, ahol a gyors döntés lényeges szerepet játszik.

4.3 Stimuluskódolás a majom inferotemporális kérgében

Kísérleteink megerősítik azokat az adatokat, melyek az IT invariáns forma- és alakreprezentációjáról számolnak be.

Kimutattuk, hogy az IT kérgi sejtek:

- megtartják szelektivitásukat, ha a stimulusok felszíni információit redukáljuk eltávolítva a belső vonalakat, megfordítva a kontraszt előjelét, kitörölve az árnyalásokat;
- alakszelektivitásuk független lehet a stimulusban jelen levő színektől;
- kódolják azokat a rejtett fizikai paramétereket melyek a vizuális stimulusokat egyszerűvé vagy komplexsége teszik és aktivitásukkal elkülönítik ezeket;
- szelektív módon reagálnak az illuzórikus kontúrokra.

A ventralis pályarendszere a hierarchikus felépítés (is) jellemző: a magasabb szinteken levő neuronok az alacsonyabb szintek információit gyűjtik össze, és egyre bonyolultabb stimulusreprezentációra képesek (Logothetis & Sheinberg, 1996; Rolls, 2000), másrészt a RF nagysága a V1-től folyamatosan nő. Az IT neuronok konvergens információt kapnak, nagyobb terület információját integrálják, ebből következően RF-jük is nagyobb; ez képezheti a percepció méret és helyzetinvariancia alapját. Másrészt, a nagyfokú konvergencia lehetőséget nyújt a látási hierarchia alacsonyabb szintjéről érkező információ összegyűjtésére és integrálására. Kísérleteink alapján nem dönthető el, hogy a sejtek a stimulus csak egy részére reagálnak, vagy általában az inger egészére („Gestalt”). A kétféle megközelítés az irodalomban is tetten érhető (Tanaka, 1996 ill. Logothetis és Sheinberg, 1996). Úgy gondoljuk, hogy adataink inkább az első elképzelést támogatják. Eredményeink nem szolgáltatnak alapot a „nagy-mama-sejt”, alakzat detektor vagy „részlet-detektor” elképzelésekhez sem. Ha úgy tekintjük az IT neuronokat, mint amelyek különböző tárgyakat, azok jellegzetes vonásait (vagy azokból legalább néhányat) szimultán kódolnak, nem lehet elmenni a kérdés mellett: úgy működnek-e, mint a „nagy-mama” sejtek (gnosztikus egységek (Konorski, 1967), pontifikális sejtek (Sherrington, 1941; Gross, 2002))? Az arcokra és kezekre kiemelkedő szelektivitású sejtek léte támogatja ezt a lehetséges kódolási módot, azonban a „nagy-mama” sejtekkel kapcsolatban számos elméleti probléma merül fel.

- Sokkal több tárgy, alak, forma, arc, kéz - egyáltalán, vizuális vonás- stb. létezik, mind ahány sejt ezek kódolására rendelkezésre áll. Voltaképpen az egyik probléma az IT szelektivitásának jellemzésekor környezetünk tárgyainak rendkívüli komplexitása - a lehetséges tárgyak változatossága gyakorlatilag végtelen (a sejtek száma viszont nem),

a tárgy reprezentációja emiatt szükségszerűen sokdimenziós, a dimenziók természete viszont nem ismert.

- Ha feltételezzük, hogy léteznek komplex stimulusok kódolására specializálódott sejtek, akkor ez egyben azt is jelenti, hogy a sejtek (pl. korral járó) pusztulása egyre rontaná (ráadásul szelektív módon) felismerési képességünket, ez pedig nem egyezik a napi tapasztalattal.
- A szuperszelektív „nagy mama” sejtekkel igen nehezen lehetne megoldani azonos kategóriába tartozó, egymáshoz nagyon hasonló stimulusok, illetve azok egymáshoz való hasonlóságának kódolását.
- Egy nagyon szelektív „vonásdetektor” sejtet csak az optimális stimulussal lehetne ingerelni, de az IT sejtekre ez többnyire nem igaz; több, néha egymástól nagyon különböző ingerre is válaszolnak. Még az arcokra szelektívnek tartott sejtek is reagálnak nem arc jellegű stimulusokra, igaz, más tüzelési aktivitással (Rolls, 1992; Rolls *et al.*, 1994).

Fentiek alapján tehát a „nagy mama” típusú kódolás nagy valószínűséggel elvethető.

Az IT sejtek szelektivitása abban nyilvánul meg, hogy egy adott stimuluskészletből néhány nagyobb aktivitásváltozást vált ki a sejtekből, néhány pedig kisebbet. A sejtek válasza nem csak az inger alakjától függ, hanem annak láthatóságától (vagyis attól, hogy az adott vizuális kulcs mennyire emeli ki a háttérből), pozíciójától és méretétől is. Ezért az alakszelektivitás kulcsfüggetlen alakszelektivitást jelent ugyan, de nem kulcsfüggetlen válaszamplitúdót. Ez hasonlít az „ambiguitás problémához”: a V1-ben a sejtek aktivitása függ az inger orientációjától, a térbeli frekvenciájától, a kontrasztól és a vizuális inger nagyságától. A kontraszt pl. befolyásolja a válasz nagyságát, a vonalak hossza pedig hat az orientációérzékenységre (Schiller *et al.*, 1976). Az orientációszelektivitás *mértéke* függhet a vonalak hosszától, az *orientációpreferencia* azonban nem. Mikor tehát a temporális sejtek invariáns alakszelektivitásáról beszélünk, nem a szelektivitás mértékének invarianciájáról van szó, hiszen az függ pl. a stimulus láthatóságától. Az invariáns alakszelektivitás azt jelenti, hogy egy sejt a rendelkezésre álló stimulusokat mindig hasonló sorrendben preferálja (vagyis a válaszok mindig hasonlóan, nagyság szerinti sorrendben következnek egymás után). Mivel nagyon ritka az, hogy egy-egy IT sejt kizárólag a stimuluskészlet egy ingerére reagál, tulajdonképpen helyesebb lenne invariáns alakpreferenciáról beszélni.

Az IT kéreg komplex stimulusokra való szelektivitása valószínűleg a látópálya korábbi szakaszairól származik. Kobatake és Tanaka (Kobatake & Tanaka, 1994) szerint azok a sejtek melyek az IT kéregben hatásos bonyolult vonásokat kódolni tudják, már a TEO-ban és a V4-ben is megtalálhatók. Itt a különböző szelektivitású sejteket keverten találták a kéregre merőleges vertikális penetrációkban - ez azt jelentheti, hogy a szelektivitást lokális kapcsolatok alakítják ki ezekben a régiókban (Wang *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2002).

Az IT neuronok „szavaznak” a látott stimulusra. Azok tüzelnek a legerősebben, melyek preferenciája a legnagyobb és azok melyek a stimulust nem preferálják, alacsonyabb aktivitást mutatnak. A stimulust nem egy neuron, hanem neuronpopuláció kódolja. Hasonló mechanizmus merült fel a V1 orientációérzékenységével kapcsolatban is: az orientációt egy neuroncsoport kódolja, és a pontosság többek között a neuronok számától, az átlagos válaszsztinttól, sávszélességétől és a válasz variabilitásától függ (Vogels & Orban, 1990). Ez egyébként hasonló a populáció kódolás Georgopoulos által javasolt mechanizmusához (Georgopoulos *et al.*, 1988). A motoros neuronok populációjának aktivitása határozza meg pl. a majomkéz kinyúlásának irányát. Minden sejt maximálisan tüzel, ha a mozgás az általa preferált irányba történik, és csökken az aktivitása, ha a mozgás iránya nem felel meg neki. Így minden sejt egy vektorral „járul hozzá” a mozgás szándékolt irányához, amit az egész neuronpopuláció kódjának eredő vektora fog meghatározni.

Hogyan épülhet fel egy olyan rendszer aminek kettős, egymásnak látszólag ellentmondó feladatot kell megoldania? Hogy lehet a látott stimulusra szelektív válaszokat generálni, ugyanakor pedig tolerálni a stimulus fizikai változásait? Az alak- és tárgylátás tanulmányozását az teszi érdekessé, hogy a formák agyi kódolásának megoldása fényt deríthet az idegrendszer általános szerveződési, illetve kódolási elveire. A reprezentációk jellegzetes kérgi eloszlását corticalis térkép néven ismerjük. Ahogy a retinális információ fokozatosan kompakt és stabil (generalizálható) reprezentációvá alakul (Connor *et al.*, 2007), változik a kéreg szerveződése is. A V1-ben és a V2-ben a lokális orientáció és térbeli frekvencia kivonása történik, itt a rendező elv a közelség és fizikai hasonlóság (retinotópia és orientáció (Hubel & Wiesel, 1968; Riesenhuber, 2007)). Úgy tűnik, hogy a rendező elvek a magasabb területeken egyre elvontabbak lesznek, bár a közelség és hasonlóság nyomai megtalálhatók (Connor *et al.*, 2007; Riesenhuber, 2007).

Rendező elvként felmerült a forma, az evolúciós fontosság, az inger ismerős volta, a jelentés és a feldolgozás módja (Op de Beek *et al.*, 2007). Sok tanulmány született annak kiderítésére, hogy melyik rendező elv a meghatározó. Sok adat hozzáférhető humán alanyokkal történt kísérletekből és majom IT kéreg elektrofiziológiából, és az általános elvek mindkettőre alkalmazhatónak tűnnek. Az olyan specializált területek, mint az area fusiformis (arcr), vagy az area parahippocampalis (helyszínre) arra engedtek következtetni, hogy a látási hierarchia magasabb szintjein a szerveződés gyökeresen különbözik az alacsonyabbakétól (Downing *et al.*, 2006). Bár nem annyira kifejezetten, mint a humán alanyokban, de majomban is léteznek kategóriákra specifikus teületek. Az alacsony területek elveit követve azt feltételezték, hogy ventralis temporalis kéregben a tárgyak kódolása a dolgok formáján alapul (Haxby *et al.*, 2000). A tárgyak felismeréséhez a rendszernek az egyszerű fizikai formán kívül más tulajdonságokat is integrálnia kell. Ezek a tényezők hathatnak a magasszintű tárgyreprezentációra és egyben be is szűkíthetik a corticalis vizuális területek szelektivitását.

A szinkronizálás szerepe

Mint fent már tárgyaltuk, az egyik uralkodó vélemény az, hogy a vizuális információt IT neuronok csoportja, hálózata, populáció kódban reprezentálja (Tanaka *et al.*, 1991; Wang *et al.*, 1998; Ishai *et al.*, 2000; Hanson *et al.*, 2004; O'Toole *et al.*, 2005). Ez a felfogás ellentétben áll azzal, amely „gnosztikus egységeket” tételez fel (Konorski, 1967). Ha az információ valóban neuronhálózatok hordozzák, akkor logikusnak tűnik az a feltételezés, hogy amennyiben sok neuron aktivitását egyszerre regisztráljuk, akkor az így nyert információ mennyiségének meg kell haladnia az egy neuron aktivitásából kivonható információ mennyiségét (Hung *et al.*, 2005). Hasonló működési elvet tételeztek fel, mikor kategóriára és térbeli lokalizációra vonatkozó információt olvastak ki ~ 100 , nem szimultán regisztrált sejt aktivitásából. Az elképzelés az, hogy a hierarchia alacsonyabb szintjén fekvő területekben megfigyelhető gazdaságosságra törekvés (Connor *et al.*, 2007) az IT szintjén, a neuronpopulációkban már nem érvényesül, épp azért hogy a képi ingerek invariáns reprezentációja megvalósulhasson.

Történt néhány kísérlet arra, hogy szimultán regisztrált neuronok működéséből információt nyerjenek (Anderson, 2007). Egy elektródán, két sejt regisztrációja során Gawne és Richmond (1993) arra a következtetésre jutott, hogy a sejtek által közvetített információ nagymértékben redundáns. Rolls és mtsai (2004) különböző módszerekkel határozták meg a vizuális stimulusok és a tüzelési mintázat közti információt. Kísérletükben a majmok passzívan néztek vizuális ingereket (tárgyakat, arcokat és alakzatokat), miközben több elektróddal 2 ill. 4 neuron aktivitását regisztrálták a TE területen. Mivel ebben a kísérletben a neuronokat külön-külön elektródokkal vették fel, a neuronok közti távolság nagyobb volt, mint a Gawne és Richmond kísérletben. Mindkét közlemény szerint a stimulusra vonatkozó információ java részét a tüzelési frekvencia hordozta, nem pedig a stimulus-függő tüzelési korreláció. Továbbá, alig találtak redundanciát az így vizsgált neuronok által közvetített információban. Franco és mtsai. egy algortimust alkottak, hogy kiolvashassák a tüzelési rátában rejlő információt (Franco *et al.*, 2007). Az eredmények azt mutatják, hogy a stimulus-független korrelációk vagy a stimulus-függő szinkronizáció nagyon keveset ad ahhoz, ami az egyszerű tüzelési rátából kiolvasható.

Vizuális diszkriminációs feladatot végző majmokban, az együttesen regisztrált neuronális aktivitást követően nem találtak lényeges információt a stimulus-függő szinkronizációban (Aggelopoulos *et al.*, 2005). Arc vs. nem arc diszkriminációs feladatban részt vevő majom IT neuronjaiban (Hirabayashi & Miyashita, 2005) találtak ugyan a neuronok aktivitásában stimulus-függő korrelációt, de az így kinyerhető információ mennyisége csak mintegy tizede volt annak, ami a tüzelési rátából származott. A sejt párok aktivitásában megfigyelhető korreláció bizonyos stimulusok (pl. arcra emlékeztető ábrák) erősebb volt, mint más ingerel esetében. A kutatók azt a következtetést vonták le, hogy egy bizonyos egyedi ingerben előforduló lokális tulajdonságok együttes jelenlétét az IT neuronpopuláció aktivitásának átmeneti korrelációja kódolhatja. A fenti eredmények kétségbe vonják ugyan a szinkronizációt, mint stimulusok reprezentációjának egyik lehetséges formáját, ugyanakkor megkísérlik bizonyítani azt, hogy a globális tulajdonságokat

több neuron időben korreláló aktivitása kódolja. Pillanatnyilag eldöntetlen kérdés, hogy a megfigyelt korrlációk részt vesznek-e az ingerek kódolásában az IT-ben.

Mi a válasz?

A populáció alapú kódolás más, érdekes kérdést is felvet. Az a szokás, hogy a stimulusok hatékonyságát aszerint értékelik, hogy az alapaktiváshoz viszonyítva emelik-e számottevően a sejtek aktivitását. A legtöbb tanulmány nem említi, vagy nem vesz tudomást a nettó negatív válaszokról (vagyis, ha az alapaktiváshoz képest csökken a sejt aktivitása), mert sok gondot okoznak (hangolási görbék létrehozása, aktivitásszintek összehasonlítása, szelektivitási index számolása, stb.). A populáció alapú kódolás ezt a megkülönböztetést értelmetlenné teszi, és új értelemmel ruhazza fel a nettó negatív válaszokat. A helyi mezőpotenciálok (LFP) és a sejtek tüzelésének együttes regisztrálása egyre gyakoribb és érdekes adatokat szolgáltat (Kreiman *et al.*, 2006; Nielsen *et al.*, 2006b; Rasch *et al.*, 2008). Az adatok kiemelik annak a kérdésnek a jelentőségét, hogy mit tartsunk egy terület „aktivitásának”, miből állhat egy stimulusra adott válasz? Ennek különös fontosságot ad, ha az fMRI kísérletek eredményeit is megvizsgáljuk, miszerint az aktivitás eredete hasonló az LFP eredetéhez (Logothetis *et al.*, 2001) pl. a területhez haladó input és a dendritek szerepe szempontjából (London & Hausser, 2005). Természetesen csábító a az fMRI és az egysejt vizsgálatok összehasonlítása is (Kriegeskorte *et al.*, 2008a).

Norma (az átlagos) alapú kódolás

A tárgyak és formák kódolásának takarékos és lehetséges módja lehetne a norma alapú kódolás, ami azt jelenti, hogy a sejtek vagy sejtcsoportok alapaktivitása alaphelyzetben egy egy tárgykategória vagy tulajdonság átlagos képviselőjét reprezentálná, és a sejtaktivitás változása az átlagostól való eltérést jelezné. A kéreg így több dimenziós alak-, tárgy- vagy kategóriateret hozna létre, amelyben az egyes, éppen észlelt dolgokat tulajdonságaik átlagostól való eltéréseinek kombinációja képviselné. Nem világos, hogy honnan is ered az „átlagos képviselő”: vagy (statisztikai) tanulás eredménye, vagy az emlősagy előre huzalozott terméke is lehet. Azokban a kísérletekben, melyekben egyszerű alakzatok parametrikusan változtatható dimenzióit használták (Kayaert *et al.*, 2005), azt találták, hogy az IT sejtek ezen formavariációkra kapott hangolási görbéi erősen „húztak” a vizsgált alakzatok szélsőséges képviselői felé. Azt is megfigyelték, hogy a különböző alakdimenziókra kapott hangolások tisztán elkülönültek egymástól. Eredményeik interpretációja szerint a sejtek a multidimenzionális térben az átlagostól való deviációt kódolják.

Freiwald és kollégái hasonló kísérletet végeztek, de arcokkal (Freiwald *et al.*, 2005). Találtak olyan sejteket, melyek monoton hangolási görbét mutattak 11 tulajdonságdimenzióban, ahol a maximális választ az egyik szélsőséges képviselőre, míg a minimális a másokra adták a sejtek. Hasonlóan, Leopold és mtsai. (2006) azt találták, hogy a legtöbb, arcra válaszoló sejt egy bizonytalan, meghatározhatatlan identitású arcra volt hangolva, és a válaszok maximumát egy

szélsőséges, az átlagtól legmesszebb levő képviselőkre adta (a hangolási görbe V alakú volt, amelynek minimuma az átlagnál helyezkedett el).

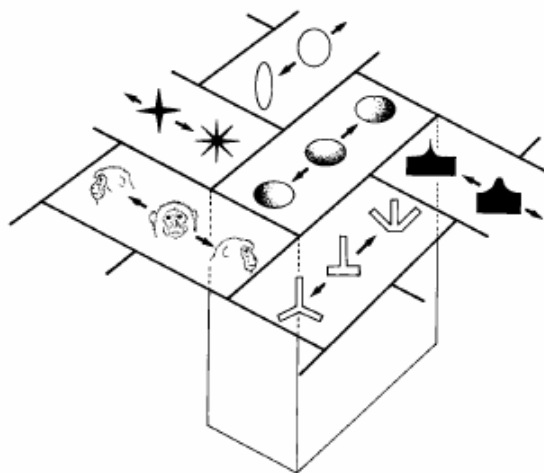
Ha a szervező elv az inger-kategória lenne (vagyis úgy tekintenénk egy-egy átlagos ingerre, mint kategóriájának tipikus képviselőjére), akkor az nem folyamatos, hanem szétszabdalt (mentális) kérgi térképet eredményezne, hiszen a kategóriák sem folyamatosak. FMRI kísérletek topografikusan rendezett, kategória-szelektív területeket mutatnak, melyek arcokra, helyekre és (talán) testrészekre reagálnak (Op de Beeck *et al.*, 2008). Ez a nézet egybevág az agyműködés moduláris modelljével és majom egysejt és képalkotó tanulmányok is támogatják (Pinsk *et al.*, 2005). Mások szerint nem egyes kategóriákra érzékeny modulok vannak, hanem a dolgok tulajdonságai topografikusan rendezett, folyamatos reprezentációval bírnak (Ishai *et al.*, 2000).

Az IT feltételezett szerkezete megoldást kínálhat a fenti problémákra. Fujita és mtsai. az IT-ben lényegében megismételték Hubel és Wiesel klasszikus kísérleteit (Hubel & Wiesel, 1968). Megfigyelték, hogy ha egy elektródával egyszerre több sejtet regisztráltak, az egymáshoz közeli sejteknek gyakran hasonló stimulusszelektivitása volt (Fujita *et al.*, 1992). A kéregre merőleges penetrációkban gyakran előfordult, hogy a penetráció közepén vizsgált sejt preferált stimulusához hasonló stimulusszelektivitást találtak a penetráció elején és végén is, a kéreg teljes vastagságának megfelelően. A kéreggel párhuzamosan vezetett penetrációkban ez a távolság csak kb. 400 μm volt. Az eredményeket optikai képalkotó kísérletek is megerősítik. Az optimális stimulus változtatása (pl. forgatása) a maximális aktivitás folyamatos „vándorlását” okozta a kéreg felszínén. Ezen kívül a stimulus nem csak lokális, körülírt válasz váltott ki, hanem a stimulus (vagy bizonyos vonásai) több ponton is aktiválta a vizsgált kéregrészt sejtjeit (Fujita *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 1998; Tanaka, 2000). Az IT kéreg GABAerg gátló neuronjainak bicucullinos kiiktatása után csaknem minden neuron aktivitása fokozódott. A stimulusszelektivitás úgy változott, hogy egyes stimulusokra a válasz nőtt, míg másokra nem változott. Ezen felül, a szomszédos neuronok szelektivitásának változása jobban korrelált egymással, mint a távoli sejtéké. Mindez a stimuluskódolás térbeli szerveződésére utal (Wang *et al.*, 2000). A fentiek alapján feltételezik, hogy az IT kéreg moduláris szerkezetű, valószínűleg oszlopos felépítésű (Tanaka, 2003), ahol a V1 orientációs oszlopaihoz hasonlóan a hasonló stimulusszelektivitású sejtek oszlopokba tömörülnek (4.1 ábra). Ezt az elképzelést több eredmény is támogatja (Fujita *et al.*, 1992; Tsunoda *et al.*, 2001; Tanigawa *et al.*, 2005). Hasonló, bár árnyaltabb következtetésre jutott Tamura és munkacsoportja. Nagyszámú stimulust használva azt találták, hogy az egymáshoz közeli sejteknél a stimuluspreferencia pozitív korrelációt mutatott (Tamura *et al.*, 2005).

Úgy tűnik, hogy a TE régió funkcionális oszlopos szerveződése a TEO területről ered. A TEO-ba juttatott anterográdfesték a TE régióban a kéreg felszínére merőleges terminálokat festettek meg. A feltételezések szerint ez a szerveződés nem retinotopikus hanem vonásspecifikus (Saleem *et al.*, 1993). Kreiman és mtsai az IT kéregben egysejtaktivitást és mezőpotenciálokat

(LFP) hasonlítottak össze. Eredményeik szerint az IT kéreg sejtjeinek szelektivitását biztosító bemenet topografikusan szervezett. Az egysejtaktivásra a skála $\sim 800 \mu\text{m}$, az LFP esetében akár több mm is lehet (Kreiman *et al.*, 2006).

A „módosított jégkockatartó” modell szerint az egymást részben átfedő, de némileg különböző szelektivitással bíró sejtek funkcionális oszlopokat képeznek. Az egyes modulok részt vehetnek olyan tárgyak kódolásában, melynek hasonló részei vannak (Tsunoda *et al.*, 2001). Az oszlopok átmérője $\sim 400 \mu\text{m}$ lehet. Az egymás melletti oszlopok határa nem feltétlenül merev, hanem elképzelhető, hogy az eltérő, de részben hasonló vonásokat kódoló oszlopok részben átfedik egymást és egy nagyobb egységet hoznak létre. Miért lényeges ez? Azért, mert ez az oszlopos elrendezés döntő lehet az IT stimulusreprezentációjában. Az inferotemporális kéreg TE régiójában két lényeges dolog valósul meg: a kolumnáris elrendeződés, vagyis a stimulusselektív sejtek oszlopokba tömörülnek, és a pozícióinvariancia, vagyis a sejtek nem érzékenyek a stimulus látótérben való helyére. A TE sejtek receptív mezeje nagy és magában foglalja a foveát. A TEO és a V4 receptív mezei kisebbek ugyan de retinotópiás szervezetséget mutatnak. Eszerint a vonások integrációjához és a helyzeti invarianciához két lépés kell: először a bizonyos retinális pozícióhoz tartozó stimulusselektivitás megvalósul a TEO-ban és a V4-ben, majd a helyzeti invarianciát azonos szelektivitású de különböző retinális helyzetű sejtek konvergenciája hozza létre.



4.1 ábra

Elképzelés az IT moduláris szerkezetére („módosított jégkockatartó”). A szomszédos oszlopok közötti határvonalak átfedhetik egymást, ha az egymás melletti oszlopok eltérő, de egymással rokon vonásokat kódolnak, így nagyobb egységeket hoznak létre. Néhány esetben talán lehetséges, hogy valamely paraméter kódolása a kéreg felszínén kontínuumot képez.

Ha igaz a 4.1 ábrán látható szerkezet, akkor ez jó megoldást kínál egy alapvető problémára: véges számú egységgel (sejt ill. oszlop) kell megoldani elvileg végtelen számú vizuális stimulus kódolását. Az oszlopos szerkezet lehetővé teszi, hogy egy tárgy vonásait ne egyetlen sejt,

hanem az oszlopban levő sok sejt aktivitásmintázata. Az egy oszlopban levő sejtek aktivitásán alapuló kódolás ugyanakkor egymásnak látszólag ellentmondó követelményeket is megvalósít: a bemenő stimulus apró változásaival szembeni érzéketlenséget a reprezentáció precizitása mellett (Tanaka, 1993). Az átfedő szelektivitású sejtek által történő kódolás pontosabb lehet, mint a több sejt általi reprezentáció egyszerű összege. Egy bizonyos jelleg apró változását, amely az egyes sejtek aktivitását csak kevéssé változtatja meg, egy részben átfedő de kissé eltérő szelektivitású sejtek aktivitásának különbsége kódolhatja. A TE projekciói a perirhinalis kéregbe nagyfokú divergenciát mutatnak, egyes területekről a perirhinalis kéreg közel 50% -át lefedik (Saleem & Tanaka, 1996). A divergencia lehetővé teszi, hogy a neuronális aktivitás kis különbségei nagy területen oszlojanak szét, így az egyes szinteken történő kódolás más jellegű információkhoz társulhat.

Az egyes oszlopokban levő sejtek eltérő ingerpreferenciájának funkcionális következménye lehet. Elképzelhető, hogy a sejtek szelektivitása az egyes oszlopokban a kéreg felszínével párhuzamosan változik, úgy, ahogy a V1-ben az orientációk reprezentációja is folytonos a hiperoszlopokban. A kis különbségek kódolását az egymás melletti oszlopok horizontális kapcsolatok révén megvalósuló aktiválása hozhatja létre. Másik lehetőség a közeli oszlopok kölcsönös gátlása, amely eredhet helyi vagy akár top-down forrásból is. Az oszlopokban levő sejtek illetve az oszlopok aktivitása óriási variációs lehetőséget kínál, így minden stimulusra elő lehet állítani egyedi, csak rá jellemző aktivitásmintázatot. Az alakszelektív sejtek nagy populációja, melyben minden sejtnek más a preferenciája, alkalmas lehet arra, hogy egyértelműen kódolja retinalis helyzettől, nagyságtól, és kontraszttól függetlenül a környezet tárgyait. A mechanizmus hasonló ahhoz, amit Biederman javasolt: a látórendszer egyszerű vonások kombinációját („geon”) használ a tárgyak kódolására (Biederman, 1987).

Tanaka elképzelését támasztja alá Brincat és Connor eredménye is, amelyben arról számolnak be, hogy a TEO, illetve a TE hátulsó részén levő neuronok több, kontúrelemmel kapcsolatos információt (vonást) integrálnak. Ez a vonásszintű populáció kódolásra utal. Az eredmények szerint az egyes neuronok csak néhány kontúrelemet kódoltak, és még a legszelektívebb sejt is számos alakzatra válaszolt (Brincat & Connor, 2004). Bár csak kétdimenziós ingereket használtak, eredményeik felvetik a részlet-alapú reprezentáció lehetőségét az IT kéregben. Kreiman és mtsai. lokális mezőpotenciálok, multi-unit aktivitás és egysejtpotenciálok alakszelektivitását vizsgálták az IT kéregben. A mezőpotenciálok szelektivitását az magyarázhatja, ha az egysejttaktivitást néhány mm kérgi területen átlagolják (Kreiman és mtsai., 2006), de csak 3-5 mm távolságban. Ez arra utal, hogy a mezőpotenciálok szelektivitása a szelektív neuronok és/vagy ezen neuronok dendritikus aktivitásának topografikus elrendezésében rejlik.

Hány neuron kódolhat egy alakzatot? Amennyiben 500 μm átmérőjű oszlopokat tételezünk fel, a TE felszínén kb. 1300 oszlopnak jut hely (Tanaka *et al.*, 1995). A szükséges neuronok számára szimulációs kísérletekből következtethetünk. Zohary szerint -amennyiben a sejtek közt nincs keresztkorreláció- a stimulus reprezentációjának precizitása a neuronok számának gyökével növekszik (Zohary, 1992). Úgy tűnik, hogy 10 ezer és 100 ezer közt van azoknak a sejteknek a száma, melyek az orientációt és a térbeli frekvenciát kódolni tudják. Ha a precizitást meg akarjuk tartani, minden új dimenzió a sejszám 1,7 -szeres növekedését kívánja. Eszerint a sejtek csak 3-5 különböző dimenzióra lehetnének érzékenyek. Ez az eredmény egyrészt alátámasztja Brincat és Connor megfigyelését (Brincat & Connor, 2004) másrészt újabb érv a vizuális információ párhuzamos feldolgozásának szükségessége mellett. Arcokat használva stimulusként Tovee és Rolls szerint 10 neuronból az arc identitására vonatkozó információ kb. 2 bit. Elvileg 40 ilyen neuron 8 bit információt tudna feldolgozni, vagyis 256 különböző arc megkülönböztetésére lenne képes (Tovee *et al.*, 1993).

4.4 IT sejtek és unimodalitás

A sensoros kérgi területek unimodális volta vitatható (Schiller, 1996; Budinger *et al.*, 2006). Még az elsődleges látókéreg is reagál nem vizuális ingerekre: viscerális eredetű ingerekkel macskák és majmok látókérgét is sikerrel ingerelték (Pigarev, 1994; Pigarev *et al.*, 2006). PET kísérletekben taktilis és hangingerek aktiválták születésüktől fogva vakokban a látókérgyet (Weeks *et al.*, 2000; Burton *et al.*, 2002) és a hallókérgyet lehetett fényingerekkel ingerelni süket alanyokban (Finney *et al.*, 2001). Ugyancsak PET kísérletekben úgy találták, hogy a ventrális látópályához tartozó területek reagáltak hangingerekre (Buchel *et al.*, 1998), egy fMRI tanulmány pedig arról számol be, hogy a primáer látó és hallókéreg között multiszenzoros integráció mutatható ki (Martuzzi *et al.*, 2007).

Az IT kéregről azt tartják, hogy a ventrális látópálya utolsó vizuálisan aktív állomása (Ungerleider & Mishkin, 1982; Tanaka, 1996). Régebbi eredmények szerint azonban ez nem feltétlenül igaz: egy tanulmány szerint a vizsgált neuronok 1/3-a reagált hangokra (Iwai *et al.*, 1987) és az IT sejtjei válaszoltak azokra a hangokra is, melyeknek a feladatban figyelmeztető szerepe volt (Ringo & O'Neill, 1993). Majomban az IT körüli területekben (TEO, a felső temporális auditorikus terület, STP) kimutattak vizuális és auditorikus ingerekre is érzékeny sejteket (Watanabe & Iwai, 1991). Végül, saját megfigyelésünk szerint néhány IT sejt aktivitását modulálni lehetett szimultán adott hangingerrel (Kaposvari *et al.*, 2011). Fentiek alapján úgy tűnik, hogy az IT unimodális volta erősen megkérdőjelezhető.

4.5 Tükrözi-e az IT sejtek aktivitása a percepció jelenségeket?

Számos adat utal arra, hogy az IT sejtek aktivitása jól korrelál a percepció tapasztalatokkal. A percepció folyamatokat nem zavarja a felismerendő tárgyak nagyságának változása, a leíró kulcs változtatása, a színek hiánya, a hiányzó részletek, sőt a valódi kontúrok hiánya sem (Sary

et al., 1993; Ito *et al.*, 1995; Kovacs *et al.*, 1995; Tompa *et al.*, 2005; Sary *et al.*, 2007; Sary *et al.*, 2008). Ezek az adatok arra utalnak, hogy az IT sejtek tulajdonságai lehetnek az az alap, amin a perceptuális állandóság jelensége alapul.

Ha kísérleti alanyok jobb és bal szemébe más-más képet vetítünk, akkor az alany nem a két kép valamiféle kombinációját, hanem két, egymást váltogató képet lát. A jelenséget binokuláris rivalizáció néven ismerjük és egy munkacsoport megkísérelte majomban is megvizsgálni a jelenséget (Leopold & Logothetis, 1996; Sheinberg & Logothetis, 1997). Megtanították arra az állatot, hogy jelezze, hogy a két kép közül melyiket látja, és közben regisztrálták a látópálya különböző sejtjeinek aktivitását. A kérdés az volt, hogy vajon tükrözi-e az egyes sejtek aktivitása a majom „beszámolóját”? A primaer látókéregben a sejtek 18%-a, a V4-ben már 25%-a az inferotemporális kéregben pedig csaknem valamennyi sejt aktivitása megfelelt a majom által észlelt stimulusoknak. Ez arra utal, hogy a látott világ tudatos percepciója a látópálya késői szakaszain levő sejtek aktivitásával jobban korrelál, mint a korai részeken. Crick és Koch szerint is, a tudatosság valószínűleg az agy elülső részein „székel” (Crick & Koch, 1995).

A percepció és neuronális aktivitás kapcsolatának elegáns demonstrálása volt az a kísérlet, ahol azt találták, hogy elektromos mikroingerlés befolyásolja az arc/nem arc kategorizálási feladatban a majmokat. A „zajos” képeken bemutatott stimulusokat az állatok az ingerlés nyomán gyakrabban sorolták az arc kategóriába. Leopold és mtsai. szintén arcokat használtak és egy karikatúra-arcazonosság tengelyen módosították őket. Úgy találták, hogy az IT arcszelektív neuronjainak tüzelése közel lineárisan változott a „karikatúraság” mértékével összhangban, és szerintük a karikatúra tengely meghatározza az arcszelektív neuronok tüzelési rátáját (Leopold *et al.*, 2006).

Egy olyan sejtpopuláció, amely részt vesz a felismerésben, látszólag két különböző követelménynek kell, hogy eleget tegyen. Az aktivitásnak hűen le kell írnia a stimulust, de a retinára vetülő kép változásaival szemben is toleránsnak kell lennie. Érdekes adalékként szolgál Allred és mtsai. kísérlete. Az IT neuronok tüzelési rátájának hasonlóságát viszonyították a stimulusok kvantitatív hasonlóságához. Az ingerek hasonlóságát többek között olyan algoritmusokkal vizsgálták, melyeket perceptuális hasonlóság keresésére terveztek. A hasonló választ kiváltó ingerek az algoritmus szerint is hasonlóak voltak. Az algoritmus és az emberi percepció korrelációja összefüggést mutatott az IT sejtek szelektivitásával, vagyis az IT sejtek alakszelektivitása összefügg a képi ingerek perceptuális hasonlóságával (Allred *et al.*, 2005).

Ha egy tárgyat nagyon lapos szögben világítunk meg és az árnyékok élesek (ilyenkor gyakorlatilag csak két megvilágítási tónus létezik), a háttér kontúrjai folytonosságot képezhetnek a tárgy külső kontúrjaival és a felismerés igen nehézé válik. Ha ugyanezt a tárgyat szürke tónusokból álló képen látjuk először, akkor ezt követően a kéttónusú tárgy felismerése könnyű. Tovee és mtsai. arcra érzékeny sejtek aktivitását regisztrálták. A kéttónusú képekre kapott válasz jelentősen megnőtt, ha előzőleg a szürke árnyalattal készült stimulust mutatták a sejteknek. A jelenség kétféleképpen magyarázható: értelmezhető úgy is, hogy az IT

sejtek képesek a stimulus megtanulására, vagy a limbikus rendszerből, illetve a prefrontális kéregből érkező visszacsatolás érvényesül (Tovee *et al.*, 1996).

A sensoros rendszer megértését célzó kísérletek közben sem feledkezhetünk meg arról, hogy az agy feladata végső soron mégsem csupán a percepció, hanem a külső ingerekre való komplex reagálás, ami csak éber állatokban jöhet létre. Az éber, feladatot végrehajtó majmokkal végzett vizsgálatok több előnnyel is járnak. Először is, a majom (Rhesus macacus) látórendszere igen hasonlít az emberéhez. A látórendszer felépítésében és a kérgi területek funkciójában megnyilvánuló hasonlóságokat számos anatómiai és funkcionális képalkotó eljárást használó tanulmány igazolta (Kaas, 1992; Tanaka, 1997; Tsao *et al.*, 2003; Kourtzi *et al.*, 2003; Denys *et al.*, 2004; Orban *et al.*, 2004; Nielsen *et al.*, 2006a; Kriegeskorte *et al.*, 2008b; Passingham, 2009). Ez az egyik oka annak, hogy a majmok gyakori alanyai a sensoros rendszert vizsgáló kísérleteknek. A másik előny abból adódik, hogy az állatok a kísérlet alatt ébren vannak, és különböző feladatokat végezhetnek. Az éber állat vizsgálatával szerzett adatoknál nem kell figyelembe venni az altatószerek és az anesthesia során használt egyéb gyógyszerek hatásait. Az állatok betaníthatók különböző feladatokra, így elvégeztethetők velük a stimulusok manipulálásának hatásait tanulmányozó pszichofizikai kísérletek. Éber állatban vizsgálhatók a motiváció, a memória és a figyelem megnyilvánulásai is, melyek altatott preparátumban nem lehetségesek. Ezeknek a kísérleteknek talán csak egy hátránya van: a kísérlet időtartamát nem mi szabjuk meg.

5. Köszönetnyilvánítás

Köszönetet mondok dr. Benedek György tanszékvezető egyetemi tanárnak, aki mellett a látórendszer elektrofiziológiai vizsgálatának alapjait elsajátítottam, aki munkámat mindvégig támogatta és a kísérletek elvégzését lehetővé tette.

Köszönettel tartozom dr. Obál Ferenc ny. egyetemi tanárnak, aki az Élettani Intézetbe meghívott és néhai ifj. dr. Obál Ferenc egyetemi tanárnak, akinek vezetése mellett dolgozni kezdtem.

Külön köszönet illeti szüleimet, feleségemet és gyermekeimet, akik mindvégig mellettem álltak és biztosították azokat a körülményeket, melyek munkámat lehetővé tették.

Szeretnék köszönetet mondani kollegáimnak, akikkel a kísérletekben együtt dolgoztam: dr. Chadaide Zoltánnak, dr. Frankó Editnek, Kaposvári Péternek, dr. Kovács Gyulának, Köteles Károlynak és dr. Tompa Tamásnak. Köszönet illeti a hajdani és jelenlegi diákkörösöket is, Babenko Róbertet, dr. Csifcsák Gábort, Fejes Annamáriát, Garab Editet, Hoffer Dánielt, Laczó Bencét, dr. Lenti Laurát, dr. Perjési Lucát, Varga Zsuzsannát. Köszönettel tartozom dr. Vörös Erikának az NMR felvételek elkészítéséért.

Köszönöm prof. Jancsó Gábor, dr. Dux Mária és dr. Tompa Tamás az értekezéssel kapcsolatban tett kritikai észrevételeit.

Hálás vagyok dr. Hajdú Ildikónak és Jász Anikónak a nyelvi lektorálásért és Dobos Ildikónak a könyvtári munkáért.

Az állatok lelkiismeretes és fáradtságot nem kímélő gondozását, valamint a labor működőképességének folyamatos megőrzését szeretném megköszönni Arnold Anitának, Síposné Dósai Gabriellának, Hermann Kálmánnak, Kóródi Jánosnak, Rácz Lászlónak és Liszli Péternek.

Köszönetet mondok azoknak a külföldi kollegáknak is, akik lehetővé tették, hogy rövidebb-hosszabb ideig laboratóriumukban dolgozhassak: Prof. G.A. Orbannak, Prof. Rufin Vogelsnek (KULeuven) és Prof. Vivien A. Casagrandenak (Vanderbilt University, Nashville, TN). Leuvenben igen inspiráló időszakot tölthettem a Collegium Hungaricumban, és köszönettel tartozom az akkor ott lakóknak is: Borsi Attilának, Czakó Erzsébetnek, Czigány Ákosnak, Gáspár Gábornak, Juhász Gergelynek és Pokreisz Péternek.

Köszönöm az Élettani Intézet összes munkatársának, hogy kollégaként és/vagy barátként olyan hangulatú intézetet teremtettek, amelyre mint második otthonomra tekintek.

Támogatás: OTKA T-029817, OTKA T-042610, T-032273, F048396, K83671, ETT 574/2000, ETT 429/2003, ETT 192/2006, FKFP 0455/2000, FKFP 0609/1999 ESPRIT BR 3001 Insight, McDonnell JSMF 96-44, Flemish- Hungarian grant BIL/97/31, EY 01778, IBN-0234646.

6. Idézett irodalom

1. Aggelopoulos, N. C., Franco, L., & Rolls, E. T. (2005). Object perception in natural scenes: encoding by inferior temporal cortex simultaneously recorded neurons. *J.Neurophysiol.* **93**, 1342-1357.
2. Allred, S., Liu, Y., & Jagadeesh, B. (2005). Selectivity of inferior temporal neurons for realistic pictures predicted by algorithms for image database navigation. *J.Neurophysiol.* **94**, 4068-4081.
3. Anderson, B. L. (2007). Filling-in models of completion: rejoinder to Kellman, Garrigan, Shipley, and Keane (2007) and Albert (2007). *Psychol Rev.* **114**, 509-527.
4. Azouz, R. & Gray, C. M. (1999). Cellular mechanisms contributing to response variability of cortical neurons in vivo. *J.Neurosci.* **19**, 2209-2223.
5. Bair, W. (2004). No doubt about offset latency. *Vis.Neurosci.* **21**, 671-674.
6. Bartlett, J. R., Doty, R. W., Lee, B. B., Sr., & Sakakura, H. (1976). Influence of saccadic eye movements on geniculostriate excitability in normal monkeys. *Exp.Brain Res.* **25**, 487-509.
7. Bauer, R. & Heinze, S. (2002). Contour integration in striate cortex. Classic cell responses or cooperative selection? *Exp.Brain Res.* **147**, 145-152.
8. Baylis, G. C. & Driver, J. (2001). Shape-coding in IT cells generalizes over contrast and mirror reversal, but not figure-ground reversal. *Nat.Neurosci.* **4**, 937-942.
9. Baylis, G. C., Rolls, E. T., & Leonard, C. M. (1987). Functional subdivisions of the temporal lobe neocortex. *J.Neurosci.* **7**, 330-342.
10. Bender, D. B. & Youakim, M. (2001). Effect of attentive fixation in macaque thalamus and cortex. *J.Neurophysiol.* **85**, 219-234.
11. Berkley, M. A., Debruyn, B., & Orban, G. (1994). Illusory, motion, and luminance-defined contours interact in the human visual system. *Vision Res.* **34**, 209-216.
12. Bickford, M. E., Ramcharan, E., Godwin, D. W., Erisir, A., Gnadt, J., & Sherman, S. M. (2000). Neurotransmitters contained in the subcortical extraretinal inputs to the monkey lateral geniculate nucleus. *J.Comp Neurol.* **424**, 701-717.
13. Biederman, I. (1987). Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychol.Rev.* **94**, 115-147.
14. Biederman, I. & Ju, G. (1988). Surface versus edge-based determinants of visual recognition. *Cognit.Psychol.* **20**, 38-64.
15. Booth, M. C. & Rolls, E. T. (1998). View-invariant representations of familiar objects by neurons in the inferior temporal visual cortex. *Cereb.Cortex* **8**, 510-523.
16. Bottger, D., Herrmann, C. S., & von Cramon, D. Y. (2002). Amplitude differences of evoked alpha and gamma oscillations in two different age groups. *Int.J.Psychophysiol.* **45**, 245-251.

17. Brincat, S. L. & Connor, C. E. (2004). Underlying principles of visual shape selectivity in posterior inferotemporal cortex. *Nat.Neurosci.* **7**, 880-886.
18. Brodeur, M., Lepore, F., & Debrulle, J. B. (2006). The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked by illusory figures. *Brain Res.* **1068**, 143-150.
19. Brodeur, M., Lepore, F., Lepage, M., Bacon, B. A., Jemel, B., & Debrulle, J. B. (2008). Alternative mode of presentation of Kanizsa figures sheds new light on the chronometry of the mechanisms underlying the perception of illusory figures. *Neuropsychologia* **46**, 554-566.
20. Buchel, C., Price, C., & Friston, K. (1998). A multimodal language region in the ventral visual pathway. *Nature* **394**, 274-277.
21. Buckley, M. J., Gaffan, D., & Murray, E. A. (1997). Functional double dissociation between two inferior temporal cortical areas: perirhinal cortex versus middle temporal gyrus. *J.Neurophysiol.* **77**, 587-598.
22. Budinger, E., Heil, P., Hess, A., & Scheich, H. (2006). Multisensory processing via early cortical stages: Connections of the primary auditory cortical field with other sensory systems. *Neuroscience* **143**, 1065-1083.
23. Bullier, J. & Henry, G. H. (1979). Neural path taken by afferent streams in striate cortex of the cat. *J.Neurophysiol.* **42**, 1264-1270.
24. Burton, H., Snyder, A. Z., Conturo, T. E., Akbudak, E., Ollinger, J. M., & Raichle, M. E. (2002). Adaptive changes in early and late blind: a fMRI study of Braille reading. *J.Neurophysiol.* **87**, 589-607.
25. Buttner, U. & Fuchs, A. F. (1973). Influence of saccadic eye movements on unit activity in simian lateral geniculate and pregeniculate nuclei. *J.Neurophysiol.* **36**, 127-141.
26. Casagrande, V. & Norton, T. T. (1991). The lateral geniculate nucleus: a review of its physiology and function. In *The Neural Basis of Visual Function, Vol 4 of Vision and Visual Dysfunction*, ed. J.R.Cronley Dillon, pp. 41-84. MacMillan, London.
27. Casagrande, V., Royal, D., & Sary, G. (2005a). Extraretinal inputs and feedback mechanisms to the lateral geniculate nucleus (LGN). In *The Primate Visual System: A Comparative Approach*, ed. Jan Kremers, pp. 191-206. John Wiley and Sons, Hoboken.
28. Casagrande, V. A., Sary, G., Royal, D., & Ruiz, O. (2005b). On the impact of attention and motor planning on the lateral geniculate nucleus. *Prog.Brain Res.* **149**, 11-29.
29. Castet, E., Jeanjean, S., & Masson, G. S. (2002). Motion perception of saccade-induced retinal translation. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **99**, 15159-15163.
30. Chelazzi, L., Miller, E. K., Duncan, J., & Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature* **363**, 345-347.
31. Cheng, A., Eysel, U. T., & Vidyasagar, T. R. (2004). The role of the magnocellular pathway in serial deployment of visual attention. *Eur.J.Neurosci.* **20**, 2188-2192.
32. Cheng, K., Saleem, K. S., & Tanaka, K. (1997). Organization of corticostriatal and corticoamygdalar projections arising from the anterior inferotemporal area TE of the macaque monkey: a Phaseolus vulgaris leucoagglutinin study. *J.Neurosci.* **17**, 7902-7925.

33. Colby, C. L., Duhamel, J. R., & Goldberg, M. E. (1996). Visual, presaccadic, and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *J.Neurophysiol.* **76**, 2841-2852.
34. Commenges, D. & Seal, J. (1985). The analysis of neuronal discharge sequences: change-point estimation and comparison of variances. *Stat.Med.* **4**, 91-104.
35. Connor, C. E., Brincat, S. L., & Pasupathy, A. (2007). Transformation of shape information in the ventral pathway. *Curr.Opin.Neurobiol.* **17**, 140-147.
36. Crick, F. (1984). Function of the thalamic reticular complex: the searchlight hypothesis. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **81**, 4586-4590.
37. Crick, F. & Koch, C. (1995). Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature* **375**, 121-123.
38. Dean, P. (1976). Effects of inferotemporal lesions on the behavior of monkeys. *Psychol.Bull.* **83**, 41-71.
39. Delorme, A., Richard, G., & Fabre-Thorpe, M. (2000). Ultra-rapid categorisation of natural scenes does not rely on colour cues: a study in monkeys and humans. *Vision Res.* **40**, 2187-2200.
40. Denys, K., Vanduffel, W., Fize, D., Nelissen, K., Peuskens, H., Van Essen, D., & Orban, G. A. (2004). The processing of visual shape in the cerebral cortex of human and nonhuman primates: a functional magnetic resonance imaging study. *J.Neurosci.* **24**, 2551-2565.
41. Desimone, R., Albright, T. D., Gross, C. G., & Bruce, C. (1984). Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *J.Neurosci.* **4**, 2051-2062.
42. Desimone, R. & Gross, C. G. (1979). Visual areas in the temporal cortex of the macaque. *Brain Res.* **178**, 363-380.
43. Desimone, R. & Ungerleider, L. G. (1986). Multiple visual areas in the caudal superior temporal sulcus of the macaque. *J.Comp Neurol.* **248**, 164-189.
44. Downing, P. E., Chan, A. W., Peelen, M. V., Dodds, C. M., & Kanwisher, N. (2006). Domain specificity in visual cortex. *Cereb.Cortex* **16**, 1453-1461.
45. Dresp, B. & Bonnet, C. (1995). Subthreshold summation with illusory contours. *Vision Res.* **35**, 1071-1078.
46. Edwards, R., Xiao, D., Keyser, C., Foldiak, P., & Perrett, D. (2003). Color sensitivity of cells responsive to complex stimuli in the temporal cortex. *J.Neurophysiol.* **90**, 1245-1256.
47. Ellaway, P. H. (1978). Cumulative sum technique and its application to the analysis of peristimulus time histograms. *Electroencephalogr.Clin.Neurophysiol.* **45**, 302-304.
48. Eskandar, E. N., Richmond, B. J., & Optican, L. M. (1992). Role of inferior temporal neurons in visual memory. I. Temporal encoding of information about visual images, recalled images, and behavioral context. *J.Neurophysiol.* **68**, 1277-1295.
49. Fahy, F. L., Riches, I. P., & Brown, M. W. (1993). Neuronal activity related to visual recognition memory: long-term memory and the encoding of recency and familiarity information in the primate anterior and medial inferior temporal and rhinal cortex. *Exp.Brain Res.* **96**, 457-472.

50. Felleman, D. J. & van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb.Cortex* **1**, 1-47.
51. Finney, E. M., Fine, I., & Dobkins, K. R. (2001). Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nat.Neurosci.* **4**, 1171-1173.
52. Fitzpatrick, D., Diamond, I. T., & Raczkowski, D. (1989). Cholinergic and monoaminergic innervation of the cat's thalamus: comparison of the lateral geniculate nucleus with other principal sensory nuclei. *J.Comp Neurol.* **288**, 647-675.
53. Fotheringham, D. & Baddeley, R. (1997). Nonlinear principal components analysis of neuronal spike train data. *Biol.Cybern.* **77**, 283-288.
54. Franco, L., Rolls, E. T., Aggelopoulos, N. C., & Jerez, J. M. (2007). Neuronal selectivity, population sparseness, and ergodicity in the inferior temporal visual cortex. *Biol.Cybern.* **96**, 547-560.
55. Freiwald, W. A., Tsao, D. Y., & Tootell, R. B. Single-unit recording in an fMRI-identified macaque face patch II. Coding along multiple feature axes. Society for Neuroscience 362[6]. 2005.

Ref Type: Abstract

56. Friedman, H. S. & Priebe, C. E. (1999). Smoothing bandwidth selection for response latency estimation. *J.Neurosci.Methods* **87**, 13-16.
57. Fujita, I., Tanaka, K., Ito, M., & Cheng, K. (1992). Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature* **360**, 343-346.
58. Fuster, J. M. & Jervey, J. P. (1981). Inferotemporal neurons distinguish and retain behaviorally relevant features of visual stimuli. *Science* **212**, 952-955.
59. Gegenfurtner, K. R. & Sharpe, L. T. (1999). *Color Vision: From Genes to Perception* Cambridge University Press, New York.
60. Georgopoulos, A. P., Kettner, R. E., & Schwartz, A. B. (1988). Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. II. Coding of the direction of movement by a neuronal population. *J.Neurosci.* **8**, 2928-2937.
61. Gilbert, C. D. & Sigman, M. (2007). Brain states: top-down influences in sensory processing. *Neuron* **54**, 677-696.
62. Givre, S. J., Schroeder, C. E., & Arezzo, J. C. (1994). Contribution of extrastriate area V4 to the surface-recorded flash VEP in the awake macaque. *Vision Res.* **34**, 415-428.
63. Goodale, M. A., Kroliczak, G., & Westwood, D. A. (2005). Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior. *Prog.Brain Res.* **149**, 269-283.
64. Goodale, M. A. & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci.* **15**, 20-25.
65. Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Itzhak, Y., & Malach, R. (1998). Cue-invariant activation in object-related areas of the human occipital lobe. *Neuron* **21**, 191-202.
66. Grosz, D. H., Shapley, R. M., & Hawken, M. J. (1993). Macaque V1 neurons can signal 'illusory' contours. *Nature* **365**, 550-552.

67. Gross, C. G. (1991). Contribution of striate cortex and the superior colliculus to visual function in area MT, the superior temporal polysensory area and the inferior temporal cortex. *Neuropsychologia* **29**, 497-515.
68. Gross, C. G. (2002). Genealogy of the "grandmother cell". *Neuroscientist*. **8**, 512-518.
69. Gross, C. G., Bender, D. B., & Gerstein, G. L. (1979). Activity of inferior temporal neurons in behaving monkeys. *Neuropsychologia* **17**, 215-229.
70. Gross, C. G., Rocha-Miranda, C. E., & Bender, D. B. (1972). Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the Macaque. *J.Neurophysiol.* **35**, 96-111.
71. Guillery, R. W., Feig, S. L., & Lozsadi, D. A. (1998). Paying attention to the thalamic reticular nucleus. *Trends Neurosci.* **21**, 28-32.
72. Guillery, R. W. & Sherman, S. M. (2002). Thalamic relay functions and their role in corticocortical communication: generalizations from the visual system. *Neuron* **33**, 163-175.
73. Haenny, P. E. & Schiller, P. H. (1988). State dependent activity in monkey visual cortex. I. Single cell activity in V1 and V4 on visual tasks. *Exp.Brain Res.* **69**, 225-244.
74. Halgren, E., Mendola, J., Chong, C. D., & Dale, A. M. (2003). Cortical activation to illusory shapes as measured with magnetoencephalography. *Neuroimage.* **18**, 1001-1009.
75. Hanazawa, A., Komatsu, H., & Murakami, I. (2000). Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey. *Eur.J.Neurosci.* **12**, 1753-1763.
76. Hanes, D. P., Thompson, K. G., & Schall, J. D. (1995). Relationship of presaccadic activity in frontal eye field and supplementary eye field to saccade initiation in macaque: Poisson spike train analysis
6. *Exp.Brain Res.* **103**, 85-96.
77. Hanson, S. J., Matsuka, T., & Haxby, J. V. (2004). Combinatorial codes in ventral temporal lobe for object recognition: Haxby (2001) revisited: is there a "face" area? *Neuroimage.* **23**, 156-166.
78. Harting, J. K., Van Lieshout, D. P., Hashikawa, T., & Weber, J. T. (1991). The parabigeminal projection: connectional studies in eight mammals. *J.Comp Neurol.* **305**, 559-581.
79. Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends Cogn Sci.* **4**, 223-233.
80. Hellekant, G., Danilova, V., & Ninomiya, Y. (1997). Primate sense of taste: behavioral and single chorda tympani and glossopharyngeal nerve fiber recordings in the rhesus monkey, *Macaca mulatta*. *J.Neurophysiol.* **77**, 978-993.
81. Helmholtz, H. V. (1866). *Handbuch der physiologischen Optik* Voss, Hamburg/Leipzig.
82. Herrmann, C. S. & Bosch, V. (2001). Gestalt perception modulates early visual processing. *Neuroreport* **12**, 901-904.
83. Heywood, C. A., Gaffan, D., & Cowey, A. (1995). Cerebral achromatopsia in monkeys. *Eur.J.Neurosci.* **7**, 1064-1073.

84. Heywood, C. A., Nicholas, J. J., LeMare, C., & Cowey, A. (1998). The effect of lesions to cortical areas V4 or AIT on pupillary responses to chromatic and achromatic stimuli in monkeys. *Exp.Brain Res.* **122**, 475-480.
85. Hirabayashi, T. & Miyashita, Y. (2005). Dynamically modulated spike correlation in monkey inferior temporal cortex depending on the feature configuration within a whole object. *J.Neurosci.* **25**, 10299-10307.
86. Holy, T. E., Dulac, C., & Meister, M. (2000). Responses of vomeronasal neurons to natural stimuli. *Science* **289**, 1569-1572.
87. Horel, J. A. (1994). Retrieval of color and form during suppression of temporal cortex with cold. *Behav.Brain Res.* **65**, 165-172.
88. Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J.Physiol* **195**, 215-243.
89. Humphrey, G. K., Goodale, M. A., Jakobson, L. S., & Servos, P. (1994). The role of surface information in object recognition: studies of a visual form agnostic and normal subjects. *Perception* **23**, 1457-1481.
90. Hung, C. P., Kreiman, G., Poggio, T., & DiCarlo, J. J. (2005). Fast readout of object identity from macaque inferior temporal cortex. *Science* **310**, 863-866.
91. Hung, C. P., Ramsden, B. M., & Roe, A. W. (2007). A functional circuitry for edge-induced brightness perception. *Nat.Neurosci.* **10**, 1185-1190.
92. Huxlin, K. R., Saunders, R. C., Marchionini, D., Pham, H. A., & Merigan, W. H. (2000). Perceptual deficits after lesions of inferotemporal cortex in macaques. *Cereb.Cortex* **10**, 671-683.
93. Ichida, J. M., Royal, D., Sary, G., Schall, J. D., & Casagrande, V. (2003). Are there significant onset latency differences between LGN cells that carry S cone signals compared to those that carry M or L cone signals? *SFN*.
94. Imber, M. L., Shapley, R. M., & Rubin, N. (2005). Differences in real and illusory shape perception revealed by backward masking. *Vision Res.* **45**, 91-102.
95. Ishai, A., Ungerleider, L. G., Martin, A., & Haxby, J. V. (2000). The representation of objects in the human occipital and temporal cortex. *J.Cogn Neurosci.* **12 Suppl 2**, 35-51.
96. Ito, M., Fujita, I., Tamura, H., & Tanaka, K. (1994). Processing of contrast polarity of visual images in inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Cereb.Cortex* **4**, 499-508.
97. Ito, M., Tamura, H., Fujita, I., & Tanaka, K. (1995). Size and position invariance of neuronal responses in monkey inferotemporal cortex. *J.Neurophysiol.* **73**, 218-226.
98. Iwai, E., Aihara, T., & Hikosaka, K. (1987). Inferotemporal neurons of the monkey responsive to auditory signal. *Brain Res.* **410**, 121-124.
99. James, W. (1890). *The principles of Psychology* Holt, New York.
100. Jeannerod, M. & Putkonen, P. T. (1971). Lateral geniculate unit activity and eye movements: saccade-locked changes in dark and in light. *Exp.Brain Res.* **13**, 533-546.

101. Jeffreys, D. A. (1996). Simple methods of identifying the independently generated components of scalp-recorded responses evoked by stationary patterns. *Exp.Brain Res.* **111**, 100-112.
102. Judge, S. J., Richmond, B. J., & Chu, F. C. (1980). Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: an improved method. *Vision Res.* **20**, 535-538.
103. Kaas, J. H. (1992). Do humans see what monkeys see? *Trends Neurosci.* **15**, 1-3.
104. Kanizsa, G. (1976). Subjective contours. *Sci.Am.* **234**, 48-52.
105. Kapadia, M. K., Westheimer, G., & Gilbert, C. D. (1999). Dynamics of spatial summation in primary visual cortex of alert monkeys. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **96**, 12073-12078.
106. Kaplan, E. & Shapley, R. (1984). The origin of the S (slow) potential in the mammalian lateral geniculate nucleus. *Exp.Brain Res.* **55**, 111-116.
107. Kaposvari, P., Csibri, P., Csete, G., Tompa, T., & Sary, G. (2011). Auditory modulation of the inferior temporal cortex neurons in rhesus monkey. *Physiol Res.* 60: S93-S99, (2011)
108. Kasamatsu, T., Polat, U., Pettet, M. W., & Norcia, A. M. (2001). Colinear facilitation promotes reliability of single-cell responses in cat striate cortex. *Exp.Brain Res.* **138**, 163-172.
109. Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron* **22**, 751-761.
110. Kaufman, L. & Rousseeuw, P. J. (1990). *Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis* Wiley Interscience, New York.
111. Kayaert, G., Biederman, I., Op de Beeck, H. P., & Vogels, R. (2005). Tuning for shape dimensions in macaque inferior temporal cortex. *Eur.J.Neurosci.* **22**, 212-224.
112. Khayat, P. S., Spekreijse, H., & Roelfsema, P. R. (2004). Correlates of transsaccadic integration in the primary visual cortex of the monkey. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **101**, 12712-12717.
113. Kiani, R., Esteky, H., & Tanaka, K. (2005). Differences in onset latency of macaque inferotemporal neural responses to primate and non-primate faces. *J.Neurophysiol.* **94**, 1587-1596.
114. Killian, K. J., Watson, R., Otis, J., St Amand, T. A., & O'Byrne, P. M. (2000). Symptom perception during acute bronchoconstriction. *Am.J.Respir.Crit Care Med.* **162**, 490-496.
115. Kobatake, E. & Tanaka, K. (1994). Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex. *J.Neurophysiol.* **71**, 856-867.
116. Koch, C. & Ullman, S. (1985). Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Hum.Neurobiol.* **4**, 219-227.
117. Koida, K. & Komatsu, H. (2007). Effects of task demands on the responses of color-selective neurons in the inferior temporal cortex. *Nat.Neurosci.* **10**, 108-116.
118. Komatsu, H. (1998). Mechanisms of central color vision. *Curr.Opin.Neurobiol.* **8**, 503-508.

119. Komatsu, H. & Ideura, Y. (1993). Relationships between color, shape, and pattern selectivities of neurons in the inferior temporal cortex of the monkey. *J.Neurophysiol.* **70**, 677-694.
120. Komatsu, H., Ideura, Y., Kaji, S., & Yamane, S. (1992). Color selectivity of neurons in the inferior temporal cortex of the awake macaque monkey. *J.Neurosci.* **12**, 408-424.
121. Konorski, J. (1967). Some new ideas concerning the physiological mechanisms of perception. *Acta Biol.Exp.(Warsz.)* **27**, 147-161.
122. Kourtzi, Z. & Kanwisher, N. (2000). Cortical regions involved in perceiving object shape. *J.Neurosci.* **20**, 3310-3318.
123. Kourtzi, Z. & Kanwisher, N. (2001). Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science* **293**, 1506-1509.
124. Kourtzi, Z., Tolias, A. S., Altmann, C. F., Augath, M., & Logothetis, N. K. (2003). Integration of local features into global shapes: monkey and human fMRI studies. *Neuron* **37**, 333-346.
125. Kovacs, G., Kéri, Sz., & Benedek, G. (1996). Object recognition based on surface and contour information. *Perception* **25**.
126. Kovacs, G., Sary, G., Koteles, K., Chadaide, Z., Tompa, T., Vogels, R., & Benedek, G. (2003). Effects of surface cues on macaque inferior temporal cortical responses. *Cereb.Cortex* **13**, 178-188.
127. Kovacs, G., Vogels, R., & Orban, G. A. (1995). Selectivity of macaque inferior temporal neurons for partially occluded shapes. *J.Neurosci.* **15**, 1984-1997.
128. Kreiman, G., Hung, C. P., Kraskov, A., Quiroga, R. Q., Poggio, T., & DiCarlo, J. J. (2006). Object selectivity of local field potentials and spikes in the macaque inferior temporal cortex. *Neuron* **49**, 433-445.
129. Kriegeskorte, N., Mur, M., & Bandettini, P. (2008a). Representational similarity analysis - connecting the branches of systems neuroscience. *Front Syst.Neurosci.* **2**, 4.
130. Kriegeskorte, N., Mur, M., Ruff, D. A., Kiani, R., Bodurka, J., Esteky, H., Tanaka, K., & Bandettini, P. A. (2008b). Matching categorical object representations in inferior temporal cortex of man and monkey. *Neuron* **60**, 1126-1141.
131. Kruggel, F., Herrmann, C. S., Wiggins, C. J., & von Cramon, D. Y. (2001). Hemodynamic and electroencephalographic responses to illusory figures: recording of the evoked potentials during functional MRI. *Neuroimage.* **14**, 1327-1336.
132. Laakso, A. & Cottrell, G. (2000). Content and Cluster Analysis: Assessing Representational Similarity in Neural Systems. *Philosophical Psychology* **13**, 47-76.
133. Larsson, J., Amunts, K., Gulyas, B., Malikovic, A., Zilles, K., & Roland, P. E. (1999). Neuronal correlates of real and illusory contour perception: functional anatomy with PET. *Eur.J.Neurosci.* **11**, 4024-4036.
134. Lee, D. & Malpeli, J. G. (1998). Effects of saccades on the activity of neurons in the cat lateral geniculate nucleus. *J.Neurophysiol.* **79**, 922-936.
135. Lee, T. S. (2002). The nature of illusory contour computation. *Neuron* **33**, 667-668.

136. Lee, T. S. & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **98**, 1907-1911.
137. Legendy, C. R. & Salzman, M. (1985). Bursts and recurrences of bursts in the spike trains of spontaneously active striate cortex neurons. *J.Neurophysiol.* **53**, 926-939.
138. Leopold, D. A., Bondar, I. V., & Giese, M. A. (2006). Norm-based face encoding by single neurons in the monkey inferotemporal cortex. *Nature* **442**, 572-575.
139. Leopold, D. A. & Logothetis, N. K. (1996). Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature* **379**, 549-553.
140. Li, L., Miller, E. K., & Desimone, R. (1993). The representation of stimulus familiarity in anterior inferior temporal cortex. *J.Neurophysiol.* **69**, 1918-1929.
141. Li, W., Piech, V., & Gilbert, C. D. (2006). Contour saliency in primary visual cortex. *Neuron* **50**, 951-962.
142. Li, W., Piech, V., & Gilbert, C. D. (2008). Learning to link visual contours. *Neuron* **57**, 442-451.
143. Li, W. C. & Roberts, A. (2001). The classification of spinal interneurons using cluster analysis in *Xenopus laevis* tadpoles. *Journal of Physiology - London* **533**, 56-57.
144. Liu, Z. & Richmond, B. J. (2000). Response differences in monkey TE and perirhinal cortex: stimulus association related to reward schedules. *J.Neurophysiol.* **83**, 1677-1692.
145. Livingstone, M. & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* **240**, 740-749.
146. Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1981). Effects of sleep and arousal on the processing of visual information in the cat. *Nature* **291**, 554-561.
147. Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *J.Neurosci.* **4**, 309-356.
148. Llinas, R. R. (1988). The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: insights into central nervous system function. *Science* **242**, 1654-1664.
149. Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T., & Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature* **412**, 150-157.
150. Logothetis, N. K. & Sheinberg, D. L. (1996). Visual object recognition. *Annu.Rev.Neurosci.* **19**, 577-621.
151. London, M. & Hausser, M. (2005). Dendritic computation. *Annu.Rev.Neurosci.* **28**, 503-532.
152. Marcus, D. S. & van Essen, D. C. (2002). Scene segmentation and attention in primate cortical areas V1 and V2. *J.Neurophysiol.* **88**, 2648-2658.
153. Martin, P. R., White, A. J., Goodchild, A. K., Wilder, H. D., & Sefton, A. E. (1997). Evidence that blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. *Eur.J.Neurosci.* **9**, 1536-1541.
154. Martinez-Trujillo, J. C. & Treue, S. (2004). Feature-based attention increases the selectivity of population responses in primate visual cortex. *Curr.Biol.* **14**, 744-751.

155. Martuzzi, R., Murray, M. M., Michel, C. M., Thiran, J. P., Maeder, P. P., Clarke, S., & Meuli, R. A. (2007). Multisensory interactions within human primary cortices revealed by BOLD dynamics. *Cereb.Cortex* **17**, 1672-1679.
156. McAlonan, K., Cavanaugh, J., & Wurtz, R. H. (2006). Attentional modulation of thalamic reticular neurons. *J.Neurosci.* **26**, 4444-4450.
157. McCormick, D. A. & Bal, T. (1994). Sensory gating mechanisms of the thalamus. *Curr.Opin.Neurobiol.* **4**, 550-556.
158. Mendola, J. D., Dale, A. M., Fischl, B., Liu, A. K., & Tootell, R. B. (1999). The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J.Neurosci.* **19**, 8560-8572.
159. Merigan, W. H. (1996). Basic visual capacities and shape discrimination after lesions of extrastriate area V4 in macaques. *Vis.Neurosci.* **13**, 51-60.
160. Merigan, W. H. & Maunsell, J. H. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annu.Rev.Neurosci.* **16**, 369-402.
161. Miller, E. K. & Desimone, R. (1994). Parallel neuronal mechanisms for short-term memory. *Science* **263**, 520-522.
162. Miller, E. K., Li, L., & Desimone, R. (1993). Activity of neurons in anterior inferior temporal cortex during a short-term memory task. *J.Neurosci.* **13**, 1460-1478.
163. Montaser-Kouhsari, L., Landy, M. S., Heeger, D. J., & Larsson, J. (2007). Orientation-selective adaptation to illusory contours in human visual cortex. *J.Neurosci.* **27**, 2186-2195.
164. Montero, V. M. (2000). Attentional activation of the visual thalamic reticular nucleus depends on 'top-down' inputs from the primary visual cortex via corticogeniculate pathways. *Brain Res.* **864**, 95-104.
165. Moran, J. & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* **229**, 782-784.
166. Motter, B. C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *J.Neurophysiol.* **70**, 909-919.
167. Motter, B. C. (1994a). Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *J.Neurosci.* **14**, 2178-2189.
168. Motter, B. C. (1994b). Neural correlates of feature selective memory and pop-out in extrastriate area V4. *J.Neurosci.* **14**, 2190-2199.
169. Murray, M. M., Foxe, D. M., Javitt, D. C., & Foxe, J. J. (2004). Setting boundaries: brain dynamics of modal and amodal illusory shape completion in humans. *J.Neurosci.* **24**, 6898-6903.
170. Nielsen, K. J., Logothetis, N. K., & Rainer, G. (2006a). Discrimination strategies of humans and rhesus monkeys for complex visual displays. *Curr.Biol.* **16**, 814-820.
171. Nielsen, K. J., Logothetis, N. K., & Rainer, G. (2006b). Dissociation between local field potentials and spiking activity in macaque inferior temporal cortex reveals diagnosticity-based encoding of complex objects. *J.Neurosci.* **26**, 9639-9645.

172. O'Connor, D. H., Fukui, M. M., Pinsk, M. A., & Kastner, S. (2002). Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nat.Neurosci.* **5**, 1203-1209.
173. O'Toole, A. J., Jiang, F., Abdi, H., & Haxby, J. V. (2005). Partially distributed representations of objects and faces in ventral temporal cortex. *J.Cogn Neurosci.* **17**, 580-590.
174. Oliva, A. & Schyns, P. G. (1997). Coarse blobs or fine edges? Evidence that information diagnosticity changes the perception of complex visual stimuli. *Cognit Psychol* **34**, 72-107.
175. Op de Beeck, H. P., Haushofer, J., & Kanwisher, N. G. (2008). Interpreting fMRI data: maps, modules and dimensions. *Nat.Rev.Neurosci.* **9**, 123-135.
176. Op de Beeck, H. P., Wagemans, J., & Vogels, R. (2007). Effects of perceptual learning in visual backward masking on the responses of macaque inferior temporal neurons. *Neuroscience* **145**, 775-789.
177. Op, d. B., Wagemans, J., & Vogels, R. (2001a). Inferotemporal neurons represent low-dimensional configurations of parameterized shapes. *Nat.Neurosci.* **4**, 1244-1252.
178. Op, d. B., Wagemans, J., & Vogels, R. (2001b). Inferotemporal neurons represent low-dimensional configurations of parameterized shapes. *Nat.Neurosci.* **4**, 1244-1252.
179. Orban, G. A., Van Essen, D., & Vanduffel, W. (2004). Comparative mapping of higher visual areas in monkeys and humans. *Trends Cogn Sci.* **8**, 315-324.
180. Palmer, S. E. (1999). *Vision Science: Photons to Phenomenology*, pp. 390-391. The MIT Press.
181. Paradiso, M. A. (2000). Visual neuroscience: illuminating the dark corners. *Curr.Biol.* **10**, R15-R18.
182. Paradiso, M. A., Shimojo, S., & Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Res.* **29**, 1205-1213.
183. Passingham, R. (2009). How good is the macaque monkey model of the human brain? *Curr.Opin.Neurobiol.* **19**, 6-11.
184. Paxinos, G., Huang, F. X., & Toga, A. W. (1999). *The Rhesus Monkey Brain in Stereotaxic Coordinates* Academic Press.
185. Pegna, A. J., Khateb, A., Murray, M. M., Landis, T., & Michel, C. M. (2002). Neural processing of illusory and real contours revealed by high-density ERP mapping. *Neuroreport* **13**, 965-968.
186. Perry, E., Walker, M., Grace, J., & Perry, R. (1999). Acetylcholine in mind: a neurotransmitter correlate of consciousness? *Trends Neurosci.* **22**, 273-280.
187. Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1991). Subjective contours--bridging the gap between psychophysics and physiology. *Trends Neurosci.* **14**, 112-119.
188. Pigarev, I., Almirall, H., Pigareva, M. L., Bautista, V., Sanchez-Bahillo, A., Barcia, C., & Herrero, M. T. (2006). Visceral signals reach visual cortex during slow wave sleep: study in monkeys. *Acta Neurobiol.Exp.(Wars.)* **66**, 69-73.
189. Pigarev, I. N. (1994). Neurons of visual cortex respond to visceral stimulation during slow wave sleep. *Neuroscience* **62**, 1237-1243.

190. Pillow, J. & Rubin, N. (2002). Perceptual completion across the vertical meridian and the role of early visual cortex. *Neuron* **33**, 805-813.
191. Pinsk, M. A., DeSimone, K., Moore, T., Gross, C. G., & Kastner, S. (2005). Representations of faces and body parts in macaque temporal cortex: a functional MRI study. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **102**, 6996-7001.
192. Polat, U., Mizobe, K., Pettet, M. W., Kasamatsu, T., & Norcia, A. M. (1998). Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature* **391**, 580-584.
193. Proverbio, A. M. & Zani, A. (2002). Electrophysiological indexes of illusory contours perception in humans. *Neuropsychologia* **40**, 479-491.
194. Purves, D., Shimpji, A., & Lotto, R. B. (1999). An empirical explanation of the cornsweet effect. *J.Neurosci.* **19**, 8542-8551.
195. Rajimehr, R., Montaser-Kouhsari, L., & Afraz, S. R. (2003). Orientation-selective adaptation to crowded illusory lines. *Perception* **32**, 1199-1210.
196. Ramachandran, V. S. (1987). Interaction between colour and motion in human vision. *Nature* **328**, 645-647.
197. Ramcharan, E. J., Gnadt, J. W., & Sherman, S. M. (2000). Burst and tonic firing in thalamic cells of unanesthetized, behaving monkeys. *Vis.Neurosci.* **17**, 55-62.
198. Ramcharan, E. J., Gnadt, J. W., & Sherman, S. M. (2001). The effects of saccadic eye movements on the activity of geniculate relay neurons in the monkey. *Vis.Neurosci.* **18**, 253-258.
199. Ramcharan, E. J., Gnadt, J. W., & Sherman, S. M. (2003). Single-unit recording in the lateral geniculate nucleus of the awake behaving monkey. *Methods* **30**, 142-151.
200. 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.
201. Rasch, M. J., Gretton, A., Murayama, Y., Maass, W., & Logothetis, N. K. (2008). Inferring spike trains from local field potentials. *J.Neurophysiol.* **99**, 1461-1476.
202. Reppas, J. B., Usrey, W. M., & Reid, R. C. (2002). Saccadic eye movements modulate visual responses in the lateral geniculate nucleus. *Neuron* **35**, 961-974.
203. Reynolds, J. H. & Chelazzi, L. (2004). Attentional modulation of visual processing. *Annu.Rev.Neurosci.* **27**, 611-647.
204. Riches, I. P., Wilson, F. A., & Brown, M. W. (1991). The effects of visual stimulation and memory on neurons of the hippocampal formation and the neighboring parahippocampal gyrus and inferior temporal cortex of the primate. *J.Neurosci.* **11**, 1763-1779.
205. Richmond, B. J. & Sato, T. (1987). Enhancement of inferior temporal neurons during visual discrimination. *J.Neurophysiol.* **58**, 1292-1306.
206. Riesenhuber, M. (2007). Appearance isn't everything: news on object representation in cortex. *Neuron* **55**, 341-344.
207. Ringach, D. L. & Shapley, R. (1996). Spatial and temporal properties of illusory contours and amodal boundary completion. *Vision Res.* **36**, 3037-3050.

208. Ringo, J. L. & O'Neill, S. G. (1993). Indirect inputs to ventral temporal cortex of monkey: the influence of unit activity of alerting auditory input, interhemispheric subcortical visual input, reward, and the behavioral response. *J. Neurophysiol.* **70**, 2215-2225.
209. Rockland, K. S., Lund, J. S., & Humphrey, A. L. (1982). Anatomical binding of intrinsic connections in striate cortex of tree shrews (*Tupaia glis*). *J. Comp Neurol.* **209**, 41-58.
210. Roelfsema, P. R., Lamme, V. A., & Spekreijse, H. (1998). Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature* **395**, 376-381.
211. Rolls, E. T. (1992). Neurophysiological mechanisms underlying face processing within and beyond the temporal cortical visual areas. *Philos. Trans. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* **335**, 11-20.
212. Rolls, E. T. (2000). Functions of the primate temporal lobe cortical visual areas in invariant visual object and face recognition. *Neuron* **27**, 205-218.
213. Rolls, E. T., Cahusac, P. M., Feigenbaum, J. D., & Miyashita, Y. (1993). Responses of single neurons in the hippocampus of the macaque related to recognition memory. *Exp. Brain Res.* **93**, 299-306.
214. Rolls, E. T. & Tovee, M. J. (1995). Sparseness of the neuronal representation of stimuli in the primate temporal visual cortex. *J. Neurophysiol.* **73**, 713-726.
215. Rolls, E. T., Tovee, M. J., Purcell, D. G., Stewart, A. L., & Azzopardi, P. (1994). The responses of neurons in the temporal cortex of primates, and face identification and detection. *Exp. Brain Res.* **101**, 473-484.
216. Ross, J., Burr, D., & Morrone, C. (1996). Suppression of the magnocellular pathway during saccades. *Behav. Brain Res.* **80**, 1-8.
217. Rossi, A. F., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (2001). Contextual modulation in primary visual cortex of macaques. *J. Neurosci.* **21**, 1698-1709.
218. Rousselet, G. A., Thorpe, S. J., & Fabre-Thorpe, M. (2004). How parallel is visual processing in the ventral pathway? *Trends Cogn Sci.* **8**, 363-370.
219. Royal, D. W., Sary, G., Schall, J. D., & Casagrande, V. A. (2006). Correlates of motor planning and postsaccadic fixation in the macaque monkey lateral geniculate nucleus. *Exp. Brain Res.* **168**, 62-75.
220. Ruiz, O., Royal, D. W., Sary, G., Chen, X., Schall, J. D., & Casagrande, V. A. (2006). Low-Threshold Ca²⁺-Associated Bursts are Rare Events in the LGN of the Awake Behaving Monkey. *J. Neurophysiol.*
221. Saleem, K. S. & Tanaka, K. (1996). Divergent projections from the anterior inferotemporal area TE to the perirhinal and entorhinal cortices in the macaque monkey. *J. Neurosci.* **16**, 4757-4775.
222. Saleem, K. S., Tanaka, K., & Rockland, K. S. (1993). Specific and columnar projection from area TEO to TE in the macaque inferotemporal cortex. *Cereb. Cortex* **3**, 454-464.
223. Sary, G., Chadaide, Z., Tompa, T., Koteles, K., Kovacs, G., & Benedek, G. (2007). Illusory shape representation in the monkey inferior temporal cortex. *Eur. J. Neurosci.* **25**, 2558-2564.

224. Sary, G., Chadaide, Z., Tompa, T., Kovacs, G., Koteles, K., Boda, K., Raduly, L., & Benedek, G. (2004). Relationship between stimulus complexity and neuronal activity in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Brain Res.Cogn Brain Res.* **22**, 1-12.
225. Sary, G., Koteles, K., Chadaide, Z., Tompa, T., & Benedek, G. (2006). Task-related modulation in the monkey inferotemporal cortex. *Brain Res.* **1121**, 76-82.
226. Sary, G., Koteles, K., Kaposvari, P., Lenti, L., Csifcsak, G., Franko, E., Benedek, G., & Tompa, T. (2008). The representation of Kanizsa illusory contours in the monkey inferior temporal cortex. *Eur.J.Neurosci.2008.Nov.;28.(10):2137.-46.* **28**, 2137-2146.
227. Sary, G., Vogels, R., Kovacs, G., & Orban, G. A. (1995). Responses of monkey inferior temporal neurons to luminance-, motion-, and texture-defined gratings. *J.Neurophysiol.* **73**, 1341-1354.
228. Sary, G., Vogels, R., & Orban, G. A. (1993). Cue-invariant shape selectivity of macaque inferior temporal neurons. *Science* **260**, 995-997.
229. Sary, G., Vogels, R., & Orban, G. A. (1994). Orientation discrimination of motion-defined gratings. *Vision Res.* **34**, 1331-1334.
230. Sato, T. (1988). Effects of attention and stimulus interaction on visual responses of inferior temporal neurons in macaque. *J.Neurophysiol.* **60**, 344-364.
231. Scannell, J. W., Burns, G. A., Hilgetag, C. C., O'Neil, M. A., & Young, M. P. (1999). The connectional organization of the cortico-thalamic system of the cat. *Cereb.Cortex* **9**, 277-299.
232. Schiller, P. H. (1996). On the specificity of neurons and visual areas. *Behav.Brain Res.* **76**, 21-35.
233. Schiller, P. H., Finlay, B. L., & Volman, S. F. (1976). Quantitative studies of single-cell properties in monkey striate cortex. II. Orientation specificity and ocular dominance. *J.Neurophysiol.* **39**, 1320-1333.
234. Schmidt, M. (1996). Neurons in the cat pretectum that project to the dorsal lateral geniculate nucleus are activated during saccades. *J.Neurophysiol.* **76**, 2907-2918.
235. Schmidt, M. & Hoffmann, K. P. (1992). Physiological Characterization of Pretectal Neurons Projecting to the Lateral Geniculate Nucleus in the Cat. *Eur.J.Neurosci.* **4**, 318-326.
236. Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., & Leventhal, A. G. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *J.Neurophysiol.* **79**, 3272-3278.
237. Scott, T. R., Giza, B. K., & Yan, J. (1999). Gustatory neural coding in the cortex of the alert cynomolgus macaque: the quality of bitterness. *J.Neurophysiol.* **81**, 60-71.
238. Seghier, M. L. & Vuilleumier, P. (2006). Functional neuroimaging findings on the human perception of illusory contours. *Neurosci.Biobehav.Rev.* **30**, 595-612.
239. Seltzer, B. & Pandya, D. N. (1978). Afferent cortical connections and architectonics of the superior temporal sulcus and surrounding cortex in the rhesus monkey. *Brain Res.* **149**, 1-24.
240. Shapley, R. (1990). Visual sensitivity and parallel retinocortical channels. *Annu.Rev.Psychol.* **41**, 635-658.

241. Sheinberg, D. L. & Logothetis, N. K. (1997). The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A* **94**, 3408-3413.
242. Sherman, S. M. (2001). Tonic and burst firing: dual modes of thalamocortical relay. *Trends Neurosci.* **24**, 122-126.
243. Sherrington, C. S. (1941). *Man on his nature* Cambridge University Press, Cambridge.
244. Sheth, B. R., Sharma, J., Rao, S. C., & Sur, M. (1996). Orientation maps of subjective contours in visual cortex. *Science* **274**, 2110-2115.
245. Sigala, N. & Logothetis, N. K. (2002). Visual categorization shapes feature selectivity in the primate temporal cortex. *Nature* **415**, 318-320.
246. Sillito, A. M., Cudeiro, J., & Jones, H. E. (2006). Always returning: feedback and sensory processing in visual cortex and thalamus. *Trends Neurosci.* **29**, 307-316.
247. Smith, A. T. & Over, R. (1979). Motion aftereffect with subjective contours. *Percept.Psychophys.* **25**, 95-98.
248. Steriade, M., McCormick, D. A., & Sejnowski, T. J. (1993). Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. *Science* **262**, 679-685.
249. Subramaniam, S. & Biederman, I. (1997). Does contrast reversal affect object recognition? *Investigative Ophthalmology and Visual Sciences* **38**, 998.
250. Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S., & Kawano, K. (1999). Global and fine information coded by single neurons in the temporal visual cortex. *Nature* **400**, 869-873.
251. Super, H. (2002). Cognitive processing in the primary visual cortex: from perception to memory. *Rev.Neurosci.* **13**, 287-298.
252. Super, H., Spekreijse, H., & Lamme, V. A. (2001). Two distinct modes of sensory processing observed in monkey primary visual cortex (V1). *Nat.Neurosci.* **4**, 304-310.
253. Takechi, H., Onoe, H., Shizuno, H., Yoshikawa, E., Sadato, N., Tsukada, H., & Watanabe, Y. (1997). Mapping of cortical areas involved in color vision in non-human primates. *Neurosci.Lett.* **230**, 17-20.
254. Tamura, H., Kaneko, H., & Fujita, I. (2005). Quantitative analysis of functional clustering of neurons in the macaque inferior temporal cortex. *Neurosci.Res.* **52**, 311-322.
255. Tamura, H. & Tanaka, K. (2001). Visual response properties of cells in the ventral and dorsal parts of the macaque inferotemporal cortex. *Cereb.Cortex* **11**, 384-399.
256. Tanaka, H., Fujita, I., Kobatake, E., Ito, M., Cheng, K., & Tanaka, H. (1995). Neuronal mechanisms of object recognition. *RIKEN Review* **9**, 3-4.
257. Tanaka, H., Uka, T., Yoshiyama, K., Kato, M., & Fujita, I. (2001). Processing of shape defined by disparity in monkey inferior temporal cortex. *J.Neurophysiol.* **85**, 735-744.
258. Tanaka, K. (1992). Inferotemporal cortex and higher visual functions. *Curr.Opin.Neurobiol.* **2**, 502-505.
259. Tanaka, K. (1993). Neuronal mechanisms of object recognition. *Science* **262**, 685-688.

260. Tanaka, K. (1996). Inferotemporal cortex and object vision. *Annu.Rev.Neurosci.* **19**, 109-139.
261. Tanaka, K. (1997). Mechanisms of visual object recognition: monkey and human studies. *Curr.Opin.Neurobiol.* **7**, 523-529.
262. Tanaka, K. (2000). Mechanisms of visual object recognition studied in monkeys. *Spat.Vis.* **13**, 147-163.
263. Tanaka, K. (2003). Columns for complex visual object features in the inferotemporal cortex: clustering of cells with similar but slightly different stimulus selectivities. *Cereb.Cortex* **13**, 90-99.
264. Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., & Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J.Neurophysiol.* **66**, 170-189.
265. Tanigawa, H., Wang, Q., & Fujita, I. (2005). Organization of horizontal axons in the inferior temporal cortex and primary visual cortex of the macaque monkey. *Cereb.Cortex* **15**, 1887-1899.
266. Thilo, K. V., Santoro, L., Walsh, V., & Blakemore, C. (2004). The site of saccadic suppression. *Nat.Neurosci.* **7**, 13-14.
267. Thompson, K. G., Hanes, D. P., Bichot, N. P., & Schall, J. D. (1996). Perceptual and motor processing stages identified in the activity of macaque frontal eye field neurons during visual search 25. *J.Neurophysiol.* **76**, 4040-4055.
268. Tompa, T., Sary, G., Chadaide, Z., Koteles, K., Kovacs, G., & Benedek, G. (2005). Achromatic shape processing in the inferotemporal cortex of the macaque. *Neuroreport* **16**, 57-61.
269. Tong, F. (2003). Primary visual cortex and visual awareness. *Nat.Rev.Neurosci.* **4**, 219-229.
270. Tootell, R. B., Nelissen, K., Vanduffel, W., & Orban, G. A. (2004). Search for color 'center(s)' in macaque visual cortex. *Cereb.Cortex* **14**, 353-363.
271. Tovee, M. J., Rolls, E. T., & Ramachandran, V. S. (1996). Rapid visual learning in neurones of the primate temporal visual cortex. *Neuroreport* **7**, 2757-2760.
272. Tovee, M. J., Rolls, E. T., Treves, A., & Bellis, R. P. (1993). Information encoding and the responses of single neurons in the primate temporal visual cortex. *J.Neurophysiol.* **70**, 640-654.
273. Treue, S. & Martinez Trujillo, J. C. (1999). Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* **399**, 575-579.
274. Treue, S. & Maunsell, J. H. (1999). Effects of attention on the processing of motion in macaque middle temporal and medial superior temporal visual cortical areas. *J.Neurosci.* **19**, 7591-7602.
275. Treves, A. & Rolls, E. T. (1991). What determines the capacity of autoassociative memories in the brain? *Network* **2**, 371-397.
276. Ts'o, D. Y. & Gilbert, C. D. (1988). The organization of chromatic and spatial interactions in the primate striate cortex. *J.Neurosci.* **8**, 1712-1727.

277. Tsao, D. Y., Freiwald, W. A., Knutsen, T. A., Mandeville, J. B., & Tootell, R. B. (2003). Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nat.Neurosci.* **6**, 989-995.
278. Tsunoda, K., Yamane, Y., Nishizaki, M., & Tanifuji, M. (2001). Complex objects are represented in macaque inferotemporal cortex by the combination of feature columns. *Nat.Neurosci.* **4**, 832-838.
279. Uhlich, D. J. & Cucchiari, J. B. (1992). GABAergic circuits in the lateral geniculate nucleus of the cat. *Prog.Brain Res.* **90**, 171-192.
280. Ullman, S. (1989). Aligning pictorial descriptions: an approach to object recognition. *Cognition* **32**, 193-254.
281. Ungerleider, L. G. & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In *Analysis of Visual Behaviour*, eds. David J.Ingle & Melvyn A.Goodale and Richard J.W.Mansfield, pp. 549-580. The MIT Press, Cambridge, MA.
282. Vanduffel, W., Tootell, R. B., & Orban, G. A. (2000). Attention-dependent suppression of metabolic activity in the early stages of the macaque visual system. *Cereb.Cortex* **10**, 109-126.
283. Vogels, R. (1999). Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. Part 2: single-cell study. *Eur.J.Neurosci.* **11**, 1239-1255.
284. Vogels, R. & Biederman, I. (2002). Effects of illumination intensity and direction on object coding in macaque inferior temporal cortex. *Cereb.Cortex* **12**, 756-766.
285. Vogels, R. & Orban, G. A. (1987). Illusory contour orientation discrimination. *Vision Res.* **27**, 453-467.
286. Vogels, R. & Orban, G. A. (1990). How well do response changes of striate neurons signal differences in orientation: a study in the discriminating monkey. *J.Neurosci.* **10**, 3543-3558.
287. Vogels, R. & Orban, G. A. (1994). Activity of inferior temporal neurons during orientation discrimination with successively presented gratings. *J.Neurophysiol.* **71**, 1428-1451.
288. Vogels, R., Sary, G., Dupont, P., & Orban, G. A. (2002). Human brain regions involved in visual categorization. *Neuroimage.* **16**, 401-414.
289. Vogels, R., Sary, G., & Orban, G. A. (1995). How task-related are the responses of inferior temporal neurons? *Vis.Neurosci.* **12**, 207-214.
290. Volkman, F. C. (1986). Human visual suppression. *Vision Res.* **26**, 1401-1416.
291. von der Heydt, R. & Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *J.Neurosci.* **9**, 1731-1748.
292. von der Heydt, R., Peterhans, E., & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science* **224**, 1260-1262.
293. Wang, G., Tanifuji, M., & Tanaka, K. (1998). Functional architecture in monkey inferotemporal cortex revealed by in vivo optical imaging. *Neurosci.Res.* **32**, 33-46.
294. Wang, W., Jones, H. E., Andolina, I. M., Salt, T. E., & Sillito, A. M. (2006). Functional alignment of feedback effects from visual cortex to thalamus. *Nat.Neurosci.* **9**, 1330-1336.

295. Wang, Y., Fujita, I., & Murayama, Y. (2000). Neuronal mechanisms of selectivity for object features revealed by blocking inhibition in inferotemporal cortex. *Nat.Neurosci.* **3**, 807-813.
296. Wang, Y., Fujita, I., Tamura, H., & Murayama, Y. (2002). Contribution of GABAergic inhibition to receptive field structures of monkey inferior temporal neurons. *Cereb.Cortex* **12**, 62-74.
297. Watanabe, J. & Iwai, E. (1991). Neuronal activity in visual, auditory and polysensory areas in the monkey temporal cortex during visual fixation task. *Brain Res.Bull.* **26**, 583-592.
298. Weeks, R., Horwitz, B., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C. M., Cohen, L. G., Hallett, M., & Rauschecker, J. P. (2000). A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *J.Neurosci.* **20**, 2664-2672.
299. White, A. J., Wilder, H. D., Goodchild, A. K., Sefton, A. J., & Martin, P. R. (1998). Segregation of receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of a New-World monkey, the marmoset *Callithrix jacchus*. *J.Neurophysiol.* **80**, 2063-2076.
300. Wiesel, T. N. & Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *J.Neurophysiol.* **29**, 1115-1156.
301. Wurtz, R. H. (1969). Comparison of effects of eye movements and stimulus movements on striate cortex neurons of the monkey. *J.Neurophysiol.* **32**, 987-994.
302. Wurtz, R. H. & Goldberg, M. E. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. 3. Cells discharging before eye movements. *J.Neurophysiol.* **35**, 575-586.
303. Xu, X., Ichida, J. M., Allison, J. D., Boyd, J. D., Bonds, A. B., & Casagrande, V. A. (2001). A comparison of koniocellular, magnocellular and parvocellular receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *J.Physiol* **531**, 203-218.
304. Zhu, J. J. & Lo, F. S. (1996). Time course of inhibition induced by a putative saccadic suppression circuit in the dorsal lateral geniculate nucleus of the rabbit. *Brain Res.Bull.* **41**, 281-291.
305. Zohary, E. (1992). Population coding of visual stimuli by cortical neurons tuned to more than one dimension. *Biol.Cybern.* **66**, 265-272.