



Tartu Ülikool
Psühholoogia osakond

Andero Uusberg

LIIKUMISKIIRUSE MUUTUSE TAJU TINGITUD POTENTSIAALIDE ANALÜÜS JA
KINEMAATILISE ENERGIA MUDEL

Bakalaureusetöö

Juhendajad Jüri Allik ja Kairi Kreegipuu

Läbiv pealkiri: Liikumiskiiruse muutusest tingitud potentsiaalid

Tartu

2004

Kokkuvõte

Mõõdeti juhusliku heledusega ruudustiku liikumise algusest ja kiiruse muutusest tingitud potentsiaale eesmärgiga uurida neuropsühholoogilise meetodiga psühhofüüsikalise taustaga kinemaatilise energia mudelit (KEM) (Dzhafarov, Sekuler, & Allik, 1993). Analüüsiti seitsmelt katseisikult pealae kümnes punktis mõõdetud ajast lähtuvate pingelainete komponendi N2 laineharja keskmisi viiviseid ja amplituude. Viivise sõltumatus ja amplituudi sõltuvus liikumise algusele kuni 120 ms jooksul järgnenud kiiruse muutusest viitavad KEM-i kohase substraktiivse normalisatsiooni võimalikule toimumisele. Korrati Alliku ja Kreegipuu (2004) leidu, et liikumise algusest tingitud potentsiaali N2 viivis sõltub liikumise kiirusest moel, mis on kooskõlas psühhofüüsikaliste faktide ja KEM-iga. Esmakordselt mõõdeti N2 parameetreid ka liikumiskiiruse muutusele. Nende osaline sarnasus liikumise alguse N2 parameetritega viitab KEM-is püstitatud liikumiskiiruse muutuse taju liikumise alguse tajuks taandamise hüpoteesi võimalikule kehtivusele ka neuraalse substraadi tasandil.

Märksõnad: liikumistaju, kinemaatilise energia mudel, liikumiskiiruse muutus, tingitud potentsiaalid

Abstract

“Analysis of visual event-related potentials to changes in motion velocity and the Kinematic Energy Model”.

Running head: motion change related potentials

VEP-s to random-dot pattern motion onsets and changes were measured to explore the psychophysical Kinematic Energy Model (KEM) (Dzhafarov, Sekuler, & Allik, 1993) with a neuropsychological method. Average latencies and amplitudes of N2 from ten leads over seven subjects were analyzed. Dependency of amplitude but not of latency on velocity change following motion onset within 120 ms indicates that subtractive normalization proposed in KEM may take place. Onset-related N2 dependency on velocity found to be similar to psychophysical data and KEM in Allik and Kreegipuu (2004) was confirmed. Change-related N2 were measured for the first time. Their partial similarity to onset N2s indicates KEM hypothesis of reducing detection of changes to detection of onset may be correct on the neural substrate level.

Key words: visual perception, Kinematic Energy Model, change in motion velocity, change-related potentials

Füüsikaliselt on liikumine objekti asukoha muutus ajas. Matemaatiliselt võib liikumist mõista vektorina, mida iseloomustab suund ja kiirus. Inimese tajusüsteemis on liikumise kodeerimine aga keerukam ning pole veel üheselt selge, kuidas täpselt liikumist representeeritakse (Kreegipuu, 2004). Üks lõplikult lahendamata küsimustest on ka liikumise muutuste tajumine. Käesoleva töö eesmärk on tuua sellesse probleemi selgust uudsel moel läbi psühhofüüsikalise ja neuropsühholoogilise paradigma ühendamise. Järgnevalt annan lühiülevaate liikumise kodeerimisest tajusüsteemis neuroanatomilisel ja funktsionaalsel tasandil ning psühhofüüsikute poolt välja töötatud globaalse liikumise analüüsi mudelitest. Töö empiirilises osas esitlen seni valdavalt psühhofüüsika paradigmas kontrollitud mudeli neuropsühholoogiliseks uurimiseks läbi viidud eksperimendi tulemusi.

Liikumise kodeerimine nägemissüsteemis

Liikumist kodeerivad mehhanismid peavad vastama küsimustele, kas miski reaalsuses liikus, mis liikus, mis suunas liikus, kui kiiresti liikus ja kui kaua liikus. Need küsimused ei ole aga lihtsad, kuna nägemissüsteemis representeeritakse reaalsust esmalt ainult silmapõhja langeva valgusintensiivsuse variatiivsust peegeldava suhteliselt väikeste tundlike aladega rakkude kogumi aktsioonipotentsiaalide variatiivsusega. Nii toimub neile küsimustele vastamine järgemööda erinevatel töötlustasanditel. Liikumistajus võib need tasandid üldistades jagada kaheks, lokaalseks ja globaalseks liikumise analüüsiks. Lokaalne liikumistaju toimub üksikute suhteliselt väikese tundliku alaga närvirakkude tasandil. Globaalne liikumistaju tegeleb aga lokaalsete liikumisanalüsaatorite aktivatsioonimustri põhjal tervikobjektide ja terve nägemisvälja liikumiste analüüsiga. Seega arvutatakse nägemissüsteemis esmalt liikumise lokaalsed vektorid ning seejärel toimub nende põhjal juba globaalse liikumisvektori arvutamine.

Lokaalse liikumise analüüsi tulemusena kodeeritakse esmaste nägemisretseptorite poolt signaliseeritud valgusintensiivsuse muutused liikumisandurite aktivatsioonimustriks. 1961. aastal pakkus Werner Reichardt põrnika nägemise küberneetilise mudelina välja bilokaalse korrelaatori tüüpi liikumisdetektori idee. Selle abil on seletatud paljude loomade nägemist ning selle modifitseeritud versioonid on ka enamike inimese nägemist seletavate mudelite aluseks (van Santen & Sperling, 1985; van den Berg, & van de Grind, 1989; Dzhafarov, Sekuler, & Allik, 1993; Culham, Dukelow, & Verstraten, 2001; Derrington, Allen, & Delicato, 2004). Lihtsustatult seisneb mistahes bilokaalse mudeli tööprintsip järgmises. Liikumisretseptor aktiveerub, kui temasse saabub informatsioon teatud ajalise nihkega toimunud aktivatsiooni muutuses kahes nägemisvälja punktis või alas. Kui retseptori ühe tundliku ala asukoht on x , siis teise asukoht on $x + \Delta x$. Samuti, kui liikuv objekt asub asukohas x ajahetkel t , siis retseptori aktiveerimiseks peab objekt asukohta x

+ Δx jõudma ajahetkel $t + \Delta t$. Nii saab iga retseptorit kirjeldada tema aktiveerimiseks vajaliku ruumilise ja ajalise nihke (Δx , Δt) alusel.

Tõenäoliselt täidavad liikumisanduri funktsiooni V1 lihtsad rakud (*simple cells*), mille tundlik piirkond on veel suhteliselt väike, kuid piisavalt suur, et summeerida vähemalt kahe elementaarsema raku aktiivsust viisil, mis võimaldab selle lihtsa raku tundlikkusel sõltuda toimunud valgusintensiivsuse muutuse suunast ning ajalisest ja ruumilisest sagedusest (Movshon & Newsome, 1996; Schrater, & Simoncelli, 1998; Culham, He, Dukelow, & Verstraten, 2001). Oma sisendi saavad V1 lihtsad rakud tõenäoliselt taalamuse lateraalsetes genikulaartuumades ja/või V1 IV rakukihis asuvatest väikese tundliku alaga rakkudest (Bruce, Green, & Georgeson, 2003)

Liikumise globaalse analüüsi eesmärgiks on anda organismile käitumiseks olulist informatsiooni objektide liikumisest keskkonnas. Füsioloogilistest uurimustest on teada mitmeid globaalse analüüsi potentsiaalseid neuraalseid substraate. Näiteks V1-s ja V2-s on ilma tundliku piirkonnata keerulised rakud (*complex cells*), mis aktiveeruvad, kui neisse saabub info teatud mistahes nägemisvälja mistahes osas asuvatest sarnasele suunale ning ajalisele ja ruumilisele sagedusele tundlikest lihtsatest rakkudest (Bruce et al., 2003). On tõendeid ka tõenäoliselt V2-s või V5-s asuvatest suure tundliku alaga rakkudest, mis saavad erutavaid sisendeid nendega tundlikku suunda jagavatelt madalamatelt rakkudelt ja pidurdavaid sisendeid vastupidise suuna rakkudelt (Bruce et al., 2003). Mitmed uurijad on leidnud primaatide ajupiirkonnast V5 ka rakke, mis on tundlikud liikumiskiirusele olenemata ruumilisest ja ajalisest sagedusest (Perrone, & Thiele, 2001; Priebe, Cassanello, & Lisberger, 2003). Liikumise tajumisega on seostatud veel mitmeid teisi alasid, kuid uuringud on seni keskendunud peamiselt V5-le, sest just see piirkond näib olevat kõige otsesemalt seotud teadvustatud liikumise tajuga (Culham et al., 2001).

Globaalse liikumise analüüsi mudelid

Teadmised rakurühmade funktsioonide kohta ei võimalda siiski veel globaalset liikumistaju teoreetiliselt seletada. Seepärast on nägemistaju uurijad välja pakkunud mitmeid käsitlusi sellest, kuidas tajusüsteemis liikumist representeeritakse ja analüüsitakse. Teooria täpsuse huvides käsitletakse tihti liikumise tajumist teatud piiratud tingimustes. Käesolevas töös on vaatluse alla võetud mudeleid, mis on loodud ühemõõtmelise liikumise alguse ja lõpu ning kiiruse ja suuna muutuste taju seletamiseks. Selliseid mudeleid on seni välja käidud kolm: minimaalse vahemaa mudel, kiiruse anduri mudel ja kinemaatilise energia mudel.

Minimaalse vahemaa mudel

Ajalooliselt kõige vanema mudeli kohaselt tajutakse liikumist, kui vähemalt üks lokaalsetest anduritest on aktiveeritud. Andurite defineerivaks tunnuseks on selles mudelis tundlike punktide

vaheline distants Δx . Liikumise alguse tajumiseks piisab minimaalse vahemaa mudeli kohaselt sellest, kui liikuv objekt läbib ruumiliselt kõige peenema eristusvõimega anduri aktiveerimiseks vajaliku vahemaa Δx .

Empiirilisel on aga korduvalt näidatud, et minimaalse distantsi mudel ei ole sobiv paljude liikumistaju fenomenide seletamisel. Näiteks sõltub liikumise alguse märkamiseks kuluv reaktsiooniaeg tegelikult liikumise kiirusest moel, mis ei lange kokku selle mudeli ennustusega (Ball & Sekuler, 1980). Minimaalse vahemaa mudeli kohaselt peaks liikumise alguse märkamiseks kuluv aeg olema lihtsas pöördvõrdelises seoses liikumise kiirusega. Ehk matemaatiliselt peaks kiiruse komponent liikumise algusele reageerimise aegu ennustavas eksponentfunktsioonis olema astmes -1 . Tegelikult kirjeldab reaktsiooniaegade varieeruvust paremini aga eksponentfunktsioon, milles kiiruse astme väärtus jääb $-1/3$ ja $-2/3$ vahele (Dzhafarov et al., 1993; Hohnsbein, Dimitrov, & Mateeff, 1996; Mateeff, Genova, & Hohnsbein, 1999). Samuti viitavad Dzhafarov et al. oma töös (1993) uurimustele, kus liikumise tajumiseks vajamineva minimaalse positsioonimuutuse määr sõltub kolmandatest teguritest nagu liikumise kestus, liikumise trajektoor ja perioodilise liikumise puhul ka sagedus. Mudeli ennustused ei kehti ka näiva liikumise tingimustes, kui objekt muudab järsku asukohta (Dzhafarov et al., 1993).

Kiiruse anduri mudel

1989. aastal avaldasid van den Berg ja van de Grind töö, milles demonstreerisid, kuidas mitmed eelnevalt van Doorni, Koendrinki ja van de Grindi poolt reaktsiooniaegade ja tajulävede paradigmas läbi viidud uurimuste tulemused on kvantitatiivselt kirjeldatavad nende välja käidud kiiruse anduri mudeli abil. Ka see mudel eeldab, et liikumise märkamiseks piisab ühe liikumisanduri aktiveerimisest. Lähenemise uudsus seisneb aga selles, et liikumisedetektorid ei ole tundlikud mitte ainult läbitud vahemaale (nagu eeldab minimaalse vahemaa mudel), vaid läbitud vahemaa ja selleks kulunud aja suhtele ehk sisuliselt liikumise kiirusele ($\Delta x/\Delta t$). Oluline on tähele panna, et iga liikumisedetectori ruumilisele ulatusele (Δx) vastab sellise mudeli kohaselt alati üks konkreetne ajaline intervall (Δt), millele see detektor tundlik on.

Nagu mainitud, on selliste omadustega rakke tõepoolest ka leitud makaakide ajukoore piirkonnas V5 (Perrone, & Thiele, 2001; Priebe, Cassanello, & Lisberger, 2003). Samas jääb selliste rakkude osakaal tõenäoliselt 25% piiresse, nende kiirusele tundlikkus sõltub ka stiimuli omadustest (Perrone, & Thiele, 2001) ning nende liikumise tajumise võime ei vasta kogu organismi liikumise taju võimele (Cook, & Maunsell, 2002).

Minimaalne aeg, mis sellise detectori aktiveerimiseks kulub, on võrdne detectori ajalise viivise ehk teisendades ruumilise nihke ja kiiruse jagatisega. Minimaalsele tajutavale ruumilisele nihkele

tundlikest anduritest aktiveeruvad aga kiiremini lühemale ajale ehk suuremale kiirusele tundlikud retseptorid, sest nende aktivatsiooni tingimus saab täidetud lühema ajaga. Ehk teisisõnu suurema kiirusega objekt läbib sama vahemaa lihtsalt kiiremini ja vallandab läbitud vahemaale tundlikest retseptoritest vastavale kiirusele tundliku anduri reaktsiooni rutem, kui sama vahemaad aeglasemalt läbiv objekt oma kiirusele vastava anduri reaktsiooni. Nii kulub ka selle mudeli kohaselt aeglasema kiirusega liikuva objekti märkamiseks rohkem aega. Van Doorni ja Koendrinki empiirilistele andmetele (1982, viidatud van den Berg, & van de Grind, 1989) tuginedes väidavad van de Grind ja van de Berg, et anduri aktiveerimiseks kuluvat aega määravas eksponentfunktsioonis peaks kiiruse komponendi astendaja väärtuseks olema umbes $-1/2$.

See mudel ennustab hästi paljusid liikumistaju empiirilisi andmeid. Siiski ei saa seda pidada ammendavaks kõigi liikumisfenomenide taju seletamisel. Dzhafarov et al. (1993) annavad ülevaate töödest, milles on näidatud, kuidas kiiruse anduri mudeli ennustused ei lange kokku tegelikke mõõdetud momentaalsete asukohamuutuste reaktsiooniaegadega, tajulävedega ja perioodilise liikumise sageduse mõjudega.

Kinemaatilise energia mudel

Kõigist seni pakutud mudelitest kõige rohkem erinevaid liikumise fenomene suudab seletada Dzhafarovi ja Alliku 1984. aastal avaldatud ja Dzhafarovi, Sekuleri ja Alliku 1993. aasta töös kõige edasiarendatumalt esitatud kinemaatilise energia mudel (KEM). Mudeli peamine idee seisneb selles, et vaatleja otsustab liikumise parameetrite üle tuginedes liikumise kinemaatilisele vormile ehk trajektoorile (Dzhafarov, & Allik, 1984).

Erinevalt eelnevatest mudelites eristavad Dzhafarov et al. (1993) liikumise taju selgelt kahte etappi, kodeerimise ja tajumise faasi. Kodeerimise faasis (*encoding*) kodeeritakse silmapõhja langev info esmaste liikumisandurite võrgustiku aktivatsioonimustrisse ning tajumise või ka otsustamise faasis (*detection*) toimuvad arvutused kodeerimisfaasis aktiveerunud närvirakkude mustri pealt. Need arvutused sõltuvad küsimustest, millele parajasti vastata tuleb. Idee liikumistaju mitmefaasilisusest on kooskõlas eelnevalt kirjeldatud üldiste neuroanatomiliste leidudega. Lisaks järelavad Schellart, Trindade, Reits, Verbunt, & Spekreijse (2004) varasemaid liikumise taju valdkonnas läbi viidud aju elektrilise aktiivsuse mõõtmisi kokku võttes, et enamikes töödes mõõdeti lisaks V5-st pärinevatele signaalidest ka varasemat aktiivsust, mis pärines V1st või V2st. Ka Allik ja Kreegipuu (2004) eristavad tingitud potentsiaalide põhjal tüüpilises reaktsioonijaja katses kodeerimise faasi ja otsustamise faasi.

Kodeerimise faasis aktiveeruvad liikumisandurid on ka KEM-i kohaselt sisuliselt Reichardti tüüpi bilokaalsed korrelaatorid. Erinevalt teistest mudelitest pakuvad Dzhafarov et al. (1993) aga välja, et

kõik nägemisvälja punktid x on mingis suhteliselt suures ruumilises vahemikus omavahel potentsiaalses ühenduses. Seega mistahes kaks punkti võivad moodustada ühe liikumisanduri vahemaaga Δx . Samuti on kõik selliselt moodustunud vahemaad ühenduses kõigi võimalike ajaliste nihetega Δt . Nii võivad sõltuvalt kontekstist sellises võrgustikus ühe liikumisretseptori moodustada mistahes Δt ja Δx lähtuvalt mistahes nende omavahelisest funktsioonist. Dzhafarov et al. ei näe põhjust välistada vahemaa põhjal defineeritud andureid (minimaalse vahemaa mudel), kiirusele tundlikke detektoreid (kiiruse anduri mudel) ega ka ajalise nihke põhjal defineeritud andureid. See hüpotees on kaudselt kooskõlas ka anatoomiliste uuringutega, kus makaakide ajupiirkonnas V5 on leitud erisugusele ajalise ja ruumilise sageduse kombinatsioonile tundlikke rakke (Perrone, & Thiele, 2001).

Sellises võrgustikus on suurem osa liikumisanduritest mistahes liikumise puhul pidevalt aktiveeritud. Seega on liikumisinformatsioon kodeeritud terve võrgustiku aktivatsioonimustrisse. Mistahes liikumisele vastab üks aktivatsioonimuster, mis rahuldab tingimust $x(t + \Delta t) - x(t) = \Delta x$. Ühtne liikumise tajupilt saavutatakse seda aktivatsiooni sisendina kasutatavatest kõrgematest arvutustest. Arvutusprotsessi, mida tajusüsteem esmaste liikumisandurite võrgustiku põhjal teeb, nimetavad Dzhafarov et al. substraktiivseks normalisatsiooniks. Selle sisuks on KEM-i kohaselt liikumisandurite võrgustiku poolt teatud ajalises vahemikus antavate signaalide põhjal ühtse kaalutud liikumise baasvektori arvutamine. See oletus toetub kahele eksperimentaalsele faktile. Esiteks on paljudes liikumistaju töödes leitud, et liikumisinfort integreeritakse teatud ajalises aknas (Mateeff, Dimitrov, & Hohnsbein, 1995; Hohnsbein et al., 1996; Mateeff et al., 2000), mille pikkus võib ulatuda kuni poole sekundini (Dzhafarov & Allik, 1984; Sekuler, Sekuler, & Sekuler, 1990). Teiseks avastasid Dzhafarov et al. (1993), et reaktsiooni aeg liikumise muutumisele sõltub peamiselt vaid absoluutsest kiiruste vahest – lõppkiirus miinus algkiirus. Erinevate esmaste andurite signaalidele kaalude määramise osas pakuvad Dzhafarov et al. (1993) Dzhafarovi, & Alliku (1984) ja Dzhafarovi, Alliku, & Linde (1983, viidatud Dzhafarov et al., 1993) töödest lähtuvalt välja, et antav kaal on võrdne vahemaa ruuduga, kuna suurem läbitud vahemaa iseloomustab suuremat liikumise “hulka”.

Liikumise globaalse analüüsi uurimismeetodid

Liikumistaju uurimiseks on seni eraldiseisvalt kasutatud psühhofüüsikalist ja neuropsühholoogilist paradigma. Eelnevalt refereeritud teadmised liikumistaju neuroanatoomiast ja -füsioloogiast pärinevad peamiselt neuropsühholoogilistest uurimustest, käsitletud mudelid on aga üles ehitatud psühhofüüsikaliste meetodite abil kogutud andmetele. Katseid mudeleid ka neuropsühholoogiliste meetoditega kontrollida on seni tehtud vähe.

KEM, mis algselt oli mõeldud liikumislävede seletamiseks, on võimeline ennustama ka ühtlase lineaarse liikumise alguse märkamiseks kuluva aegu (Allik & Dzhabarov, 1984). 1993. aasta töös sobitasid Dzhabarov et al. oma mudeli lisaks liikumise algusele ka liikumise lõpule ning liikumiskiiruste ning ühesuunaliste liikumissuuna muutustele reageerimiseks kuluva aegadega. Ka mitmed teised uurijad on kinemaatilise energia mudeli abil edukalt seletanud erinevat tüüpi liikumise muutuste taju psühhofüüsikalisi andmeid: ühtlase liikumise alguse taju (Hohnsbein et al., 1996; van den Berg, & van de Grind, 1989); kiireneva liikumise alguse taju (Hohnsbein et al., 1996); liikumise lõpu taju (Hohnsbein, & Mateeff, 1998) ja kiiruse muutuste taju (Mateeff et al., 1995; Mateeff et al., 2000). Teatud tingimustel seletab mudel ka kahedimensioonilisi suunamuutusi (Hohnsbein, & Mateeff, 1998; Mateeff et al., 1999; Genova et al., 2000; Mateeff et al., 2000). Mudeli ennustuste kokkulangematust empiiriliste andmetega on leitud aeglastel kiirustel eristamislävelähedaste kiiruse muutuste tajul (Hohnsbein et al., 1996) ja valikreaktsiooni aegade selgitamisel (Genova, Mateeff, Bonnet, & Hohnsbein, 2000).

Neuropsühholoogias on liikumise taju kohta palju välja selgitatud üksikute rakkude aktivatsiooni uurimine loomadel ja hea ruumilise eristusvõimega meetodite nagu funktsionaalne magnetresonantskuvamine ja positronemissioontomograafia ning hea ajalise lahutusvõimega meetodite nagu elektro- ja magnetentsefalograafia rakendamine inimeste ajutegevuse mõõtmisel. Otseselt globaalse liikumistaju teooriate kontrollimiseks pole keegi peale Alliku ja Kreegipuu (2004) varem rakendanud. Allik ja Kreegipuu näitasid tingitud potentsiaale analüüsides, kuidas ajalainete viivised on teatud tingimustel ennustatavad kinemaatilise energia mudelist tuletatud funktsiooni alusel (vt. Kreegipuu, 2004).

Liikumise tajuga seonduv aju elektriline aktiivsus

Muudel eesmärkidel on liikumise tajumisega kaasnevat aju magnetilist ja elektrilist aktiivsust viimaste kümnendite jooksul korduvalt uuritud. Neist liikuvate objektide tajumise elektro- ja magnetentsefalograafiliste uurimustest on üldjoontes teada järgmised seaduspärasused.

Liikuva stiimuliga seostuvad elektroentsefalogrammis enamasti kolm komponenti: umbes 100 ms laineharja viivisega positiivne laine P1, umbes 200 ms viivisega negatiivne laine N2 ja umbes 300 ms viivisega positiivne laine P3. P1 arvatakse peegeldavat esimeses nägemistaju piirkonnas V1 toimuvat nägemisinfo lokaalsest analüüsi (Kremláček, Kuba, & Holčík, 2003). Selle laine viivis ja amplituud sõltuvad peamiselt liikuva stiimuli omadustest nagu ruumiline ja ajaline sagedus (Markwardt, Göpfert, & Müller, 1988; Kuba, & Kubová, 1992). Vahel eristatakse esimeses komponendis ka väga varast negatiivsust N75, mida seostatakse samuti V1-s oleva aktiivsusega (Kremláček et al., 2003). Kõige eksklusiivsemalt liikumise tajumisega on seotud laine N2. Selle

komponendi viivised ja amplituud on erinevates uuringutes sõltunud kiirusest (Kuba, & Kubová, 1992; Schellar et al., 2004), kestusest (Schellar et al., 2004) ja liikumisstiimuli tugevusest (Patzwahl, & Zanker, 2000). Seega võib seda komponenti pidada just liikumisega ja mitte niivõrd liikuva stiimuli omadustega seostatuks. Kolmas uuringutes tihti esinev komponent on umbes 300 ms järel nähtav positiivsus. See võib olla väga erinev, aga üldiselt seostatakse seda tähelepanu (Kremláček et al., 2003) ja kognitiivsete funktsioonidega (Kuba, Kremláček, & Kubová, 1998).

Töö eesmärgid

Töö üldisem eesmärk on katsetada traditsioonilise neuropsühholoogilise meetodi kasutatavust psühhofüüsikalises paradigmas koostatud teoreetiliste seisukohtade uurimisel ja tõestamisel. Konkreetsemalt on töö eesmärkideks mõõta esmakordselt muutusest lähtuvaid tingitud potentsiaale ning uurida seeläbi aju elektrilise aktiivsuse tasandil kahte kinemaatilise energia mudeli aluseks olevat eeldust. Esiteks eeldab mudel, et tajusüsteem arvutab teatud ajalisel aknas saabunud signaalide ühtse kaalutud liikumise baasvektori. Teiseks pakub mudel välja, et hilisemaid muutusi liikumises tajutakse mitte absoluutsete parameetrite vaid selle baasvektori parameetrite suhtes.

Kinemaatilise energia mudeli kohaselt integreerib tajusüsteem teatud perioodi vältel pärast liikumise algust toimunud muutused ühtseks liikumise kuvandiks. Dzhafarov et al (1993) pakuvad välja ka hüpoteesi selle integreerimise sisust. KEM-i kohaselt arvutatakse selle perioodi jooksul saabuvate liikumissignaalide kaalutud keskmine andes ülesandest lähtuvalt olulisematele signaalidele tähtsama kaalu. Minu töö üks eesmärk on täpsustada selle protsessi ajaliskulgu. Läbiviidud eksperimentides mõõtsin aju elektrilist reaktsiooni liikumise algusele ka tingimustes, kus liikumise algusest 100 või 120 ms möödudes muutus liikuva objekti kiirus. Neis tingimustes mõõdetud aju pingelainete ajaliste parameetrite võrdlemine ilma kiirusemuutusega liikumise alguse poolt tekitatud lainete vastavate parameetritega võimaldab saada aimu ajus toimuvate protsesside ajalisest ülesehitusest. Võrreldes samade lainete amplituudi, saab ka vaadelda, kui võrd baasvektori arvutamise perioodi langev liikumiskiiruse muutus muudab aju elektrilist aktiivsuse määra.

Kinemaatilise energia mudeli teine oluline eeldus on see, et teatud aja möödudes võtab tajusüsteem uute muutuste tajumisel aluseks mitte muutuse absoluutse erinevuse muutumatuse suhtes vaid erinevuse eelnevalt kirjeldatud viisil arvutatud baasvektori suhtes. See tähendab, et liikumise muutuse tajumise ülesanne taandatakse liikumise alguse tajumise ülesandeks. Minu eesmärk on uurida, kas see protsess väljendub ka aju elektrilise aktiivsuse tasandil. Peamiselt keskendun kahele ideele. Läbiviidud eksperimentides mõõtsin muuhulgas aju elektrilist reaktsiooni kiiruse muutustele. Lähtudes substraktiivse normalisatsiooni mainitud eeldusest peaksid need pingelained olema võrreldavad kiiruse alguse poolt tingitud lainetega. Lisaks varieerisin eksperimentis

Liikumiskiiruse muutusest tingitud potentsiaalid

süsteemiliselt ka kiirusemuutuse toimumise aega liikumise alguse suhtes. Eeldades, et üleminek baasvektorile võtab aega, peaks liikumise tingitud potentsiaali kiirusest sõltuvate omaduste variatiivsuse alusel olema võimalik hinnata selle protsessi kulgu. Liikumise alguse suhtes pigem kiiresti toimuva kiirusemuutuse tingimustes peaks tingitud potentsiaal sarnanema pigem liikumise algusele muutusejärgse lõppkiirusega. Juba mõnda aega väldanud liikumisele järgneva muutuse tekitatud N_2 peaks aga sarnanema liikumise algusele kiirusega lõppkiirus miinus algkiirus.

Meetod

Stiimul

Stiimuliks oli juhusliku heledusega ruudustik. Selline ruudustik on sobiv liikumisest tingitud potentsiaalide mõõtmiseks, kuna liikuva juhusliku heledusega ruudustiku ajaline sagedus on nägemisvälja eri punktides erinev ning juhuslikult varieeruv. Seega on nii välistatud ajalise sageduse süstemaatiline mõju keskmistatud tulemustele. (Kuba, & Kubová, 1992). Ruudustik koosnes 960-st ruudust. Iga ruudu heledus ühe seeria jooksul oli üks juhuslikult valitud väärtus 256 võimalikust, mis varieerusid 0 ja $58,7 \text{ cd/m}^2$ vahel. Ruudustiku keskmine heledus oli $30,1$ ($SD=23$) cd/m^2 . Ruudustiku liikumisaistingu tekitamiseks nihutati ruudustikku katse liikuvates faasides iga uue kaadri jaoks kas 2, 5 või 8 pikseli jagu paremale.

Protseduur

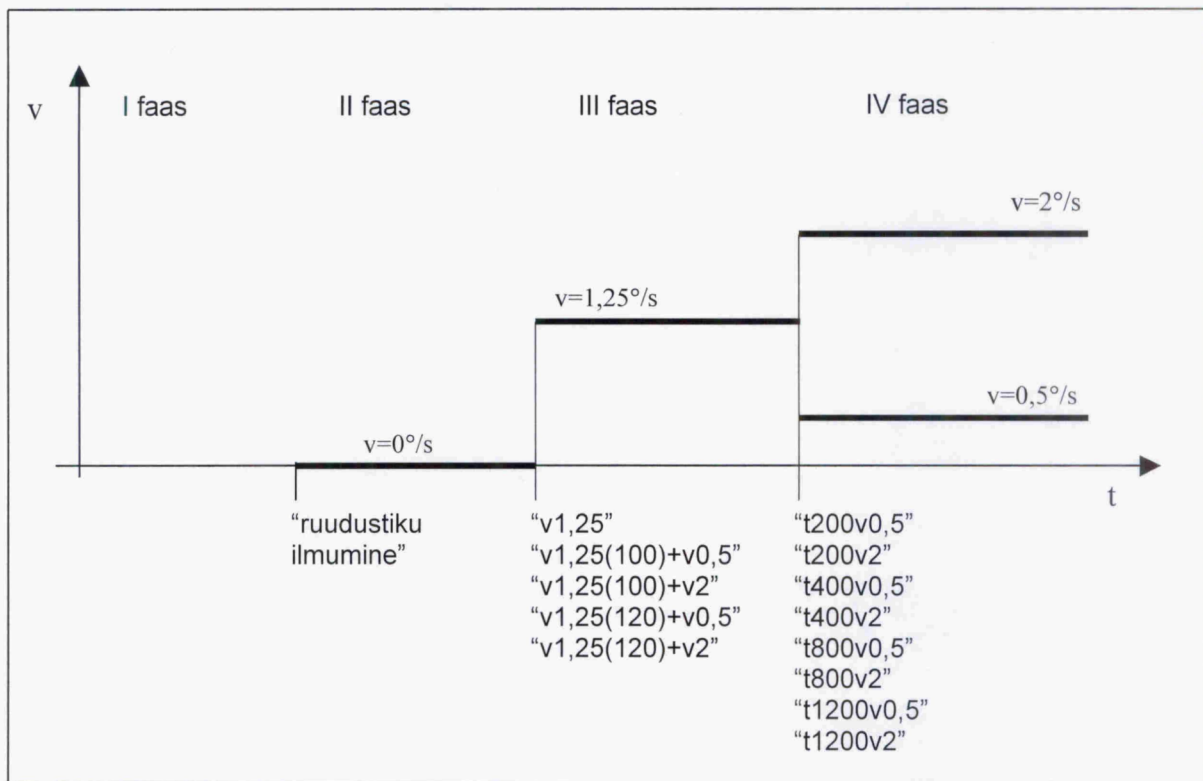
Katse viidi läbi hämaras ruumis. Katseisik istus stiimulist 5 m kaugusel elektriliselt varjestatud puuris. Katseisikutel paluti vaadata punast fiksatsioonipunkti stiimuli keskel ning võimalusel mitte pilguta silmi väljaspool katseelemendi I faasi.

Igas katseelemendis esitati vaatlejale liikuv objekt, mis mingil hetkel pärast liikumise algust muutis oma kiirust. Täpsemalt koosnes üks katseelement 4 faasist. Esimese faasi jooksul oli ekraan 300 ms jooksul ühtlaselt heledusega hall. Teises faasis ilmus ekraanile seisev ruudustik, mis püsis seal 800 kuni 1000 ms pikkuste perioodide seast juhuslikult valitud aja vältel. Peale seda ehk kolmandas faasis hakkas ruudustik liikuma paremale poole esmase kiirusega $v = 1,25 \text{ °/s}$. See esmane kiirus kestis olenevalt katsetingimusest $t = 0, 100, 120, 200, 400, 800$ või 1200 ms. Kestuse $t = 0$ puhul jäi kolmas faas sisuliselt vahele ja ruudustik alustas II faasi lõppedes kohe liikumist lõppkiirusega. Kõigil teistel juhtudel asendus esialgne kiirus lõppkiirusega alles III faasi kestuse ehk aja t möödudes. Lõppkiirusteks olid $0,5 \text{ °/s}$ ja 2 °/s . Lõppkiiruse faas kestis 1000 ms.

Igale katseisikule näidatav seeria koosnes 12 erinevast katseelemendi kombinatsioonist. Kolmanda faasi kestusi 120 ja 1200 ms varieeriti katseisikute vaheliselt, ülejäänuid katseisikute siseselt. 8 mõõtmist viidi läbi kolmanda faasi kestustega 0 – 800 (puudus $t=1200$) ja 5 mõõtmist kestustega 0 – 1200 (puudus $t=120$). Iga elemendikombinatsiooni näidati ühele katseisikule ühe seeria jooksul 100 korda. Kombinatsioonid vaheldusid seeria käigus juhuslikus järjekorras. Seega kokku esitati ühele katseisikule korraga 1200 katseelementi, milleks kulus aega umbes 70 minutit.

Lõplikus analüüsis vaadeldi 16 erinevat katsetingimust. Esiteks vaadeldi kõigi katseelementide kombinatsioonide II faasi alguse ehk seisva objekti ilmumisest tingitud lainet (tingimus “ruudustiku

ilmumine”). Teiseks vaadeldi liikumise algusest tingitud pingelaineid. Üks neist sai alguse katselemendi III-st ehk algkiiruse faasist (tingimus “ $v_{1,25}$ ”). Teised kaks aga katse IV-st ehk lõppkiiruse faasist neis tingimustes, kus $t=0$ (tingimused “ $v_{0,5}$ ” ja “ v_2 ”). Kolmandaks vaadeldi, kuidas reaktsiooni liikumise algusele mõjutab sellele väga lühikese aja jooksul järgnev kiiruse muutus. Selleks vaadeldi III faasi ehk esmase kiiruse algusele järgnenud ajaperioodi pingelaineid tingimustes, kus esmase kiiruse kestus oli 100 ms (tingimused “ $v_{1,25(100)+0,5}$ ” ja “ $v_{1,25(100)+2}$ ”) või 120 ms (tingimused “ $v_{1,25(120)+0,5}$ ” ja “ $v_{1,25(120)+2}$ ”). Neljandaks võeti vaatluse alla reaktsioonid kiiruse muutusele olenevalt esmase kiiruse kestusest. Vaadeldava etapi alguseks oli IV faasi algus (tingimused “ $t_{200v_{0,5}}$ ”, “ t_{200v_2} ”, “ $t_{400v_{0,5}}$ ”, “ t_{400v_2} ”, “ $t_{800v_{0,5}}$ ”, “ t_{800v_2} ”, “ $t_{1200v_{0,5}}$ ”, “ t_{1200v_2} ”).



Joonis 1. Katseskeem ja katsetingimused

Katseisikud

Katses osales 6 naist ja üks mees vanuses 19 – 30. Kõik katseisikud olid paremakäelised. Kahel katseisikutest oli normaalne, ülejäänutel normaalseks korrigeeritud nägemine. 5 katseisikut osalesid vabatahtlikult katses ühe seeria jagu, üks kolme ja üks nelja seeria jagu.

Aparatuur

Stiimuleid esitati 19-tollisel arvutimonitoril (*Hewlett Packard*), mille kaadrisagedus oli 66 Hz. Stiimulite esitamise juhtimiseks ning andmete salvestamiseks kasutati kahte harilikku lauarvutit. Tingitud potentsiaale mõõdeti sisse ehitatud eelvõimendiga aktiivelektroodidega (*BioSemi, Active*

One system). Andmeid töödeldi tarkvarapakettidega Vision Analyzer (*Brain Products GmbH*) ja Statistica (*StatSoft Inc.*)

Aju elektrilise aktiivsuse mõõtmine

Aju elektrilist aktiivsust mõõdeti 14 asukohast katseisiku pealael, mis vastasid umbkaudu rahvusvahelise 10-20 süsteemi punktidele O1, O2, P3, Pz, P4, T5, T6, C3, Cz, C4, F3, Fz, Fpz ja F4. Kaks elektroodi, mida hiljem kasutati referentelektroodidena, olid ühendatud katseisiku kummagi kõrvalesta külge. Lisaks asus üks elektrood katseisiku pealae keskele ning üks kaelal, mida aktiivelektroodide süsteem kasutas ajust pärineva pingevariatiivsuse eristamiseks muu päritoluga aktiivsusest. Lisaks mõõdeti nelja elektroodiga silmade vertikaalseid ja horisontaalseid liigutusi. Vertikaalsete liikumiste jälgimiseks asusid elektroodid näol vasakust silmast all- ja ülalpool ning horisontaalsete liikumiste tarvis kummagi silma suhtes välimisel küljel. Kõikidelt elektroodidelt pärinevaid elektrilise aktiivsuse kõikumisi sagedusvahemikus 0,16 ja 100 Hz salvestati sagedusel 1024 Hz.

Andmetöötlus

Salvestatud elektroentsefalogrammi töödeldi järgnevalt. Esmalt võeti referentelektroodideks kõrvalestal asuvad elektroodid ning arvutati välja iga pealael asuva elektroodi poolt mõõdetud elektrilise pinge kõikumised kõrvade baastaseme suhtes. Seejärel eristati mõõdetud elektroentsefalogrammi igas kanalis kõik piirkonnad, kus pinge kõikumine kahe salvestusmomendi vahel ületas 50 μ V. Sellisele momendile eelnenud ja järgnenud 100 ms jäeti hilisemast analüüsist kõrvale. Järelejäänud andmetest kõrvaldati elektriseadmetest ja -infrastruktuurist tulenev 50 Hz müra ning muud pingekõikumised, mille sagedus ületas 20Hz vastava filtriga, mille allasurumise tegur oli 48 dB. Filtreeritud elektroentsefalogramm segmenteeriti katsetingimustest lähtuvalt 600 ms pikkusteks lõikudeks. Ühe lõigu moodustasid eelnevalt defineeritud sündmusele eelnenud 100 ms ja järgnevad 500 ms. Sündmusteks olid katselemendi faaside muutused. Kõik segmendid, mille jooksul katseisik elektrookulogrammi järgi pilgutas silmi või vaatas kõrvale, jäeti hilisemast analüüsist kõrvale. Järgmisena võeti igas segmendis iga elektroodi signaalis pingekõikumiste baastasemeks sama elektroodi poolt 30 ms enne sündmust mõõdetud keskmine pinge ning „tõsteti“ ühe segmendi pingekõikumiste kõverad sellest lähtuvalt omavahel võrreldavale tasemele. Seejärel arvutati ühe katseseeria käigus ühe katsetingimuse kohta tehtud kasutatavatest mõõtmistest iga salvestatud ajahetke aritmeetiline keskmine ning standardhälve iga katseisiku kohta. Järgmise sammuna keskmistati sama katsetingimuse andmed üle kõigi katseisikute ning arvutati uus standardhälve. Saadud kõverad filtreeriti veelkord 10 Hz / 48 dB filtriga, et saada pingelaine harjadele selged tipud.

Järgmiseks leiti kogu andmestiku keskmistes pingelainetes varasemates uurimustes liikuva stiimuli tajumisega kõige tugevamalt seostatud komponendi N2 laineharjad vahemikust 150 – 300 ms. Laineharjaks loeti baastaseme suhtes kõige suurema pingega punkt, mis asus kahe madalama pingega punkti vahel. Ehk teisisõnu eelistati alati laine harja, isegi juhul, kui see ei olnud antud vahemiku kõige suurema pingega punkt. Iga leitud harja iseloomustamiseks võeti kasutusele kolm suurus: laineharja amplituud (pinge erinevus baastasemest), laineharja piirkonna (sündmusele järgnenud 150 – 300 ms) pingekeskmine standardhälve ning laineharja viivis (ehk kulunud aeg sündmusest).

Lähtudes teoreetilistest kaalutlustest ja signaalidevahelistest erinevustest võeti hilisemasse analüüsi erinevatelt elektroodidelt pärinevad signaalid erinevate kaaludega. Frontaalsete ja tsentraalsete elektroodide C3, Cz6, C4, F3, Fz ja F4 asemel kaasati andmetöötlusse agregeeritud elektrood FR, mille pingelaineharjade amplituudid, standardhälbed ja viivised vastasid mainitud elektroodide amplituudide, standardhälvete ja viiviste aritmeetilisele keskmisele. Agregeerimine oli põhjendatud, kuna üheski katsetingimuses ei olnud agregeeritud elektroodide signaalide laineharja amplituudide ja viiviste keskmiste vahel sõltuvate kogumite T-testi alusel statistiliselt olulisi erinevusi vea tõenäosusel $p < 0,05$ (andmeid pole esitatud).

Tulemused

Olulisus

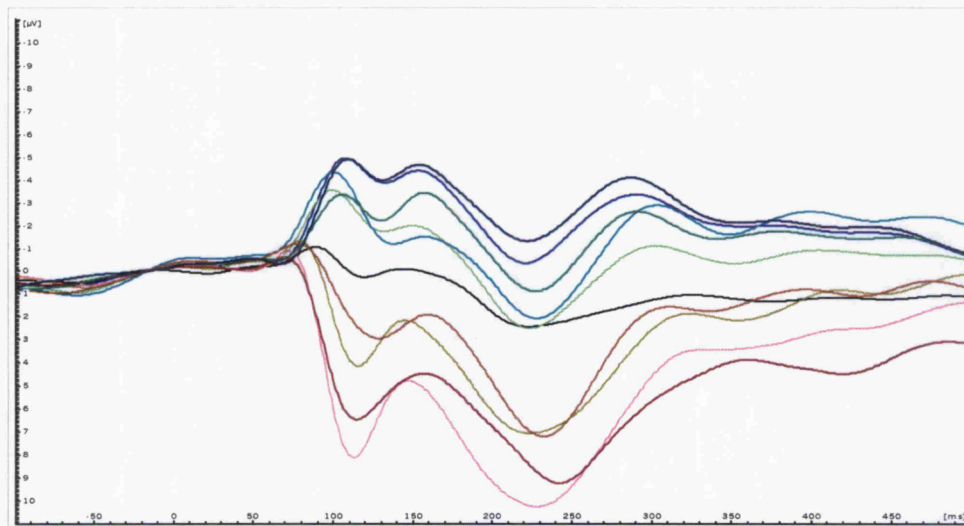
Andmetest tehtavate järelduste olulisust hinnati kolmel tasandil. Esmalt arvutati kõigi kasutatavate elektrootide pinge laineharjade usalduspiirid valemi $CI=1,96*\sqrt{(SD^2/n)}$ alusel, milles SD on laineharja piirkonna keskmine standardhälve ja n laineharja leidmisel kasutatud toormõõtmiste arv. Statistiliselt olulise võnke olemasolu elektrooti signaalis kontrolliti valemi alusel $|U|-CI>0$, milles U on pingelaine harja amplituud ja CI usaldusvahemik. Ehk teisisõnu kontrolliti, kas pingelaine hari erineb piisaval määral 0-ist. Järgnevas analüüsis kasutatavate katsetingimustes olid kõigis kasutatavates elektrootides pingelaine N2 harja amplituudi absoluutväärtuse ja usaldusvahemiku vahe suurem 0-st (andmeid pole esitatud).

Teisel tasandil määrati signaali seostatus katsetingimuses esitatud uuritava stiimuliga. Lähtudes varasemates sarnase meetodikaga uuringutest valiti kriteeriumiks segmendi kõige tugevama negatiivse laineharja langemine vahemikku 150 – 300 ms. Laineharjana mõisteti jällegi pinge punkti, mis asus kahe vähem 0-ist erineva punkti vahel. Üks hari loeti teisest kõrgemaks, kui nendevaheline erinevus oli suurem kui laiemate usalduspiiridega punkti usaldusvahemik. Sellise kriteeriumi alusel võis selgelt liikumise algusele oodatavat negatiivsust eristada kõigis liikumise alguse tingimustes (“v0,5”, “v1,25”, “v2”, “v1,25(100)+v0,5”, “v1,25(100)+v2”, “v1,25(120)+v0,5”, “v1,25(120)+v2”), aga ka liikumise kiiruse muutuse tingimustes esmase liikumise kestusega 200 ja 1200 ms (“t200v0,5”, “t200v2”, “t1200v0,5” ja “t1200v2”) ning tingimuses “t800v2”. Ülejäänud tingimustes (“t400v0,5”, “t400v2” ja “t800v0,5”) ei olnud aga kriteeriumile vastavat laineharja. Enamasti oli neis mitu mitteeristava pingega negatiivse aktiivsuse tippu või asus kõige tugevam tipp väljaspool 150 – 300 ms (andmeid pole esitatud).

Kolmandal tasandil võrreldi laineharjade keskmisi viiviseid ja amplituude omavahel sõltuvate andmekogumite T-testiga Andmekogumi moodustasid 10 kasutatava elektrooti keskmistatud signaalid. Erinevate elektrootide keskmiste signaalide kogumi suurust tähistamiseks töös “N”, toormõõtmiste hulgale viitab aga “n”.

Pingelainete paarmetrid

Ruudustiku ilmumisega seostus kõigis kanalites võrreldes muude tingimustega tugev reaktsioon (joonis 2). Joonisel nähtav kõige tugevama negatiivsega pingega punkti pinge on $U = -4,937 \mu\text{V}$ ja kõige tugevama positiivse pingega punkti pinge on $U = 10,271 \mu\text{V}$. Joonisel nähtav erinevate mõõtmispunktidest pärinevate signaalide järjestatus ülalt alla on sarnane mõõtmispunktide paiknemisele pealael frontaalselt oksipitaalsele.



Joonis 2. Erinevates töös kasutatavates asukohtades mõõdetud keskmine reaktsioon ruudustiku ilmumisele (ajahetkel 0) ($n=6027$)

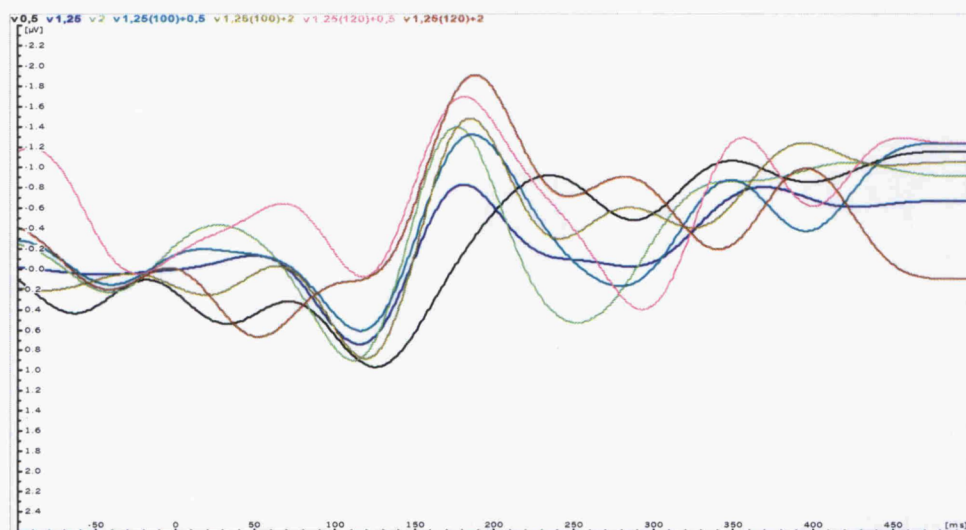
Liikumise algusele kolmel erineval kiirusel ilmnis kõigis vaadeldud kanalites selgelt eristatav negatiivse pinge tipp N2 vahemikus 150–300 ms (joonis 3). Erinevate kiirusega algavate liikumiste tingitud N2 pingelaine harja viivised ja amplituudid iga elektroodi laines on toodud lisas 1. Kõigi katsetingimuste keskmisi viiviseid ja amplituude üle kõigi elektroodide on kujutatud Joonisel 3. Viiviste ja amplituudidevahelisi erinevuste aktsepteerimisel statistilise vea tegemise tõenäosused sõltuvate kogumite T-testi alusel on toodud tabelis 1.

Kolme liikumiskiirusega liikumise alguse viivise keskmised erinesid sõltuvate andmekogumite T-testi alusel statistiliselt oluliselt üksteisest vea tõenäosusel $p < 0,01$. Amplituudi keskmistes olid samuti olulised kõik erinevused peale $0,5^\circ/\text{s}$ ja $1,25^\circ/\text{s}$ kiirusega tingimustes mõõdetud keskmiste (tabel 1).

Joonisel 3 on näha, et II faasi ehk esmase liikumise algusest lähtuvat pingelaine harja N2 võis täheldada ka neljas katsetingimuses, kus esmase liikumise kiirus $1,25^\circ/\text{s}$ muutus 100 või 120 ms pärast liikumise algust kas $0,5^\circ/\text{s}$ või $2^\circ/\text{s}$ (tingimused “ $v_{1,25(100)+0,5}$ ”, “ $v_{1,25(100)+2}$ ”, “ $v_{1,25(120)+0,5}$ ” ja “ $v_{1,25(120)+2}$ ”). Nagu näha jooniselt 4. olid nende tingimuste N2-d viiviselt lähedased liikumise algusele kiirusega $1,25^\circ/\text{s}$ ja moodustasid amplituudilt eraldiseisva rühma. Ka

Liikumiskiiruse muutusest tingitud potentsiaalid

T-testid kinnitavad üldjoontes seda muljet. Kõik neli tingimust erinesid viiviste alusel oluliselt “v0,5-st” ja “v2-st” ning olid sarnased “v1,25-ga” välja arvatud “v1,25(100)+2”, mille viivis erines “v1,25” viivisest vea tõenäosusel $p=0,03$. Omavahel oli nende tingimuste vahel oluline erinevus vaid “v1,25(100)+2” ja “v1,25(120)+2” viivise vahel ($p<0,05$).



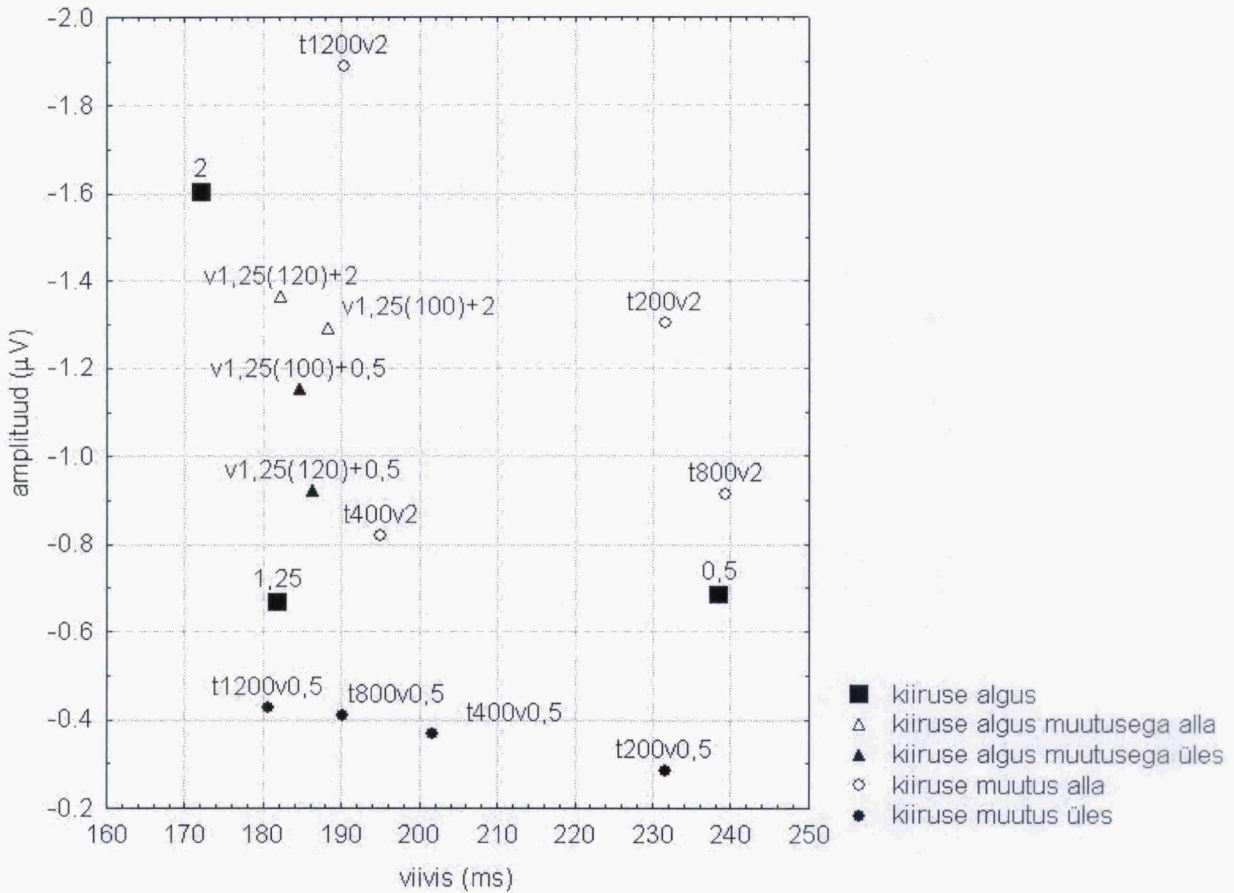
Joonis 3. Asukohas O1 erinevates katsetingimustes mõõdetud tingitud potentsiaalid liikumise algusele kiirusega 1,25 % (ajahetkel 0)

Amplituudi alusel erinesid enamusest tingimustest püsiva kiirusega liikumise alguse tingimustest “v0,5”, “v1,25” ja “v2”. Erinevused puudusid vaid “v1,25(120)+0,5” ja “v1,25” ning “v1,25(120)+2” ja “v2” vahel. Omavahel erines “t120v0,5” amplituudi alusel kõigist peale “t100v0,5”. Ülejäänute vahel olulisi erinevusi ei olnud.

Eemärkidest lähtuvalt on mõttekas võrrelda ka liikumiskiiruse muutuse poolt tekitatud N2-sid liikumise alguse lainetega ning omavahel. Liikumiskiiruse muutustega seonduvate negatiivse pingelaine harja amplituude ja viiviseid on kujutatud joonisel 4. Erinevuste usaldusväärust mõõtvate sõltuvate andmekogumite T-testi järelduste statistiline usaldusväärus on toodud tabelis 1.

Nagu tabelist näha, erines kiirusega 1,25°/s 200 ms kestnud liikumisele järgnenud kiiruse muutus nii alla (“t200v0,5”) kui üles (“t200v2”) oluliselt kõigist kiiruse alguse tingimustest ($p<0,05$) välja arvatud “t0,5”. Teistest liikumiskiiruse muutuse tingimustest oli mõlemad erinevad kõigist ($p<0,05$) peale “t800v2”. Tingimused, kus esialgne kiirus kestis 400 ms ei olnud viivise alusel sarnased ühegi liikumise alguse tingimusega ($p<0,05$). Ülejäänud muutuse tingimustest olid need tingimused lähedased vaid omavahel ning “t800v0,5” ja “t1200v2-ga”. “t800v0,5” oli sarnane vaid “v1,25” ja samuti “t1200v2-ga”. Nagu mainitud ei erinenud “t800v2” ainult 200 ms järgsetest muutustest ning lisaks ka liikumise algusest kiirusega 0,5°/s. “t1200v0,5” erines liikumise algustest kiirusel 0,5°/s ja

kõigist muutuse tingimustest ($p < 0,05$) peale “t800v0,5” ja “t1200v2”. Viimane omakorda erines liikumise algustest kiirusega 0,5°/s ja 2°/s ning muutustest 200 ms järel ning “t800v2”.



Joonis 4. Erinevates katsetingimustes mõõdetud keskmised laineharja amplituudid ja viivised.

Pingelaine amplituudi alusel ei erinenud “t200v0,5” “v1,25-st”, ühestki teisest muutusest kiirusele 0,5 ega ka “t400v2-st”. “t200v2” ei erinenud vaid “v2-st” ja “t400v2-st”. “t400v0,5” ei erinenud liikumise algusest kiirusega 0,5°/s ja 1,25°/s ega ühestki muutustest kiirusele 0,5. “t400v2” erines aga ainult “v2-st”, “t400v0,5-st” ja “t1200v2-st”. “t800v0,5” erines kõigist liikumise algustest ja kõigist muutustest kiirusele 2°/s välja arvatud “t400v2”. “t800v2” aga erines nii kõigist liikumise algustest kui ka muutustest peale “t400v2”. “t1200v0,5” erines liikumise algusest kiirusega 2°/s ning ka kõigist muutustest kiirusele 2°/s v.a. “t800v2”. “t1200v2” erines aga kõigist liikumise muutustest ning ka algustest peale “v2-e”.

Tabel 1. Erinevate katsetingimustes mõõdetud N2 erinevuste olulisus

	v0,5	v1,25	v2	v1,25(100)+0,5	v1,25(100)+2	v1,25(120)+0,5	v1,25(120)+2	t200v0,5	t200v2	t400v0,5	t400v2	t800v0,5	t800v2	t1200v0,5	t1200v2
	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U	L/U
v0,5	1,00	0,76	0,00	0,01	0,00	0,30	0,00	0,03	0,00	0,09	0,59	0,00	0,02	0,06	0,00
v1,25	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,06	0,00	0,08	0,47	0,03	0,04	0,08	0,00
v2	0,00	0,00	1,00	0,01	0,03	0,00	0,06	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,07
v1,25(100)+0,5	0,00	0,18	0,00	1,00	0,11	0,07	0,13	0,01	0,36	0,00	0,14	0,00	0,23	0,00	0,00
v1,25(100)+2	0,00	0,03	0,00	0,07	1,00	0,03	0,34	0,00	0,93	0,00	0,04	0,00	0,02	0,00	0,00
v1,25(120)+0,5	0,00	0,12	0,00	0,74	0,44	1,00	0,02	0,05	0,09	0,01	0,45	0,06	0,98	0,02	0,00
v1,25(120)+2	0,00	0,89	0,00	0,25	0,01	0,06	1,00	0,00	0,62	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00
t200v0,5	0,54	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	1,00	0,00	0,67	0,07	0,31	0,00	0,38	0,00
t200v2	0,54	0,01	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	1,00	1,00	0,00	0,06	0,00	0,02	0,00	0,00
t400v0,5	0,00	0,04	0,00	0,08	0,12	0,06	0,03	0,01	0,00	1,00	0,01	0,81	0,02	0,72	0,00
t400v2	0,00	0,02	0,00	0,11	0,26	0,05	0,03	0,01	0,01	0,22	1,00	0,12	0,74	0,06	0,00
t800v0,5	0,00	0,06	0,01	0,36	0,77	0,37	0,11	0,01	0,01	0,18	0,22	1,00	0,00	0,88	0,00
t800v2	0,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,66	0,63	0,01	0,00	0,00	1,00	0,02	0,00
t1200v0,5	0,00	0,85	0,13	0,57	0,23	0,27	0,75	0,00	0,00	0,01	0,01	0,05	0,00	1,00	0,00
t1200v2	0,00	0,08	0,00	0,06	0,37	0,29	0,06	0,02	0,02	0,22	0,63	0,84	0,00	0,21	1,00

Märkus: L – pingetipu viivis (ms), U – pingetipu amplituud (μ V). N=10. Tabeli alumises osas esitatud p väärtused väljendavad võrreldavates katsetingimustes mõõdetud pingelaine N2 viiviste vaheliste erinevuste aktsepteerimisel tehtava statistilise vea tõenäosused. Tabeli ülemises osas on esitatud samade lainete amplituudide vaheliste erinevuste statistilist olulisust.

Funktsioon

Oodatult sõltus N2 viivis süstemaatiliselt liikumise kiirusest. Pinge tipu viiviste keskmisi vaadeldavates kanalites ennustati järgmise funktsiooni abil:

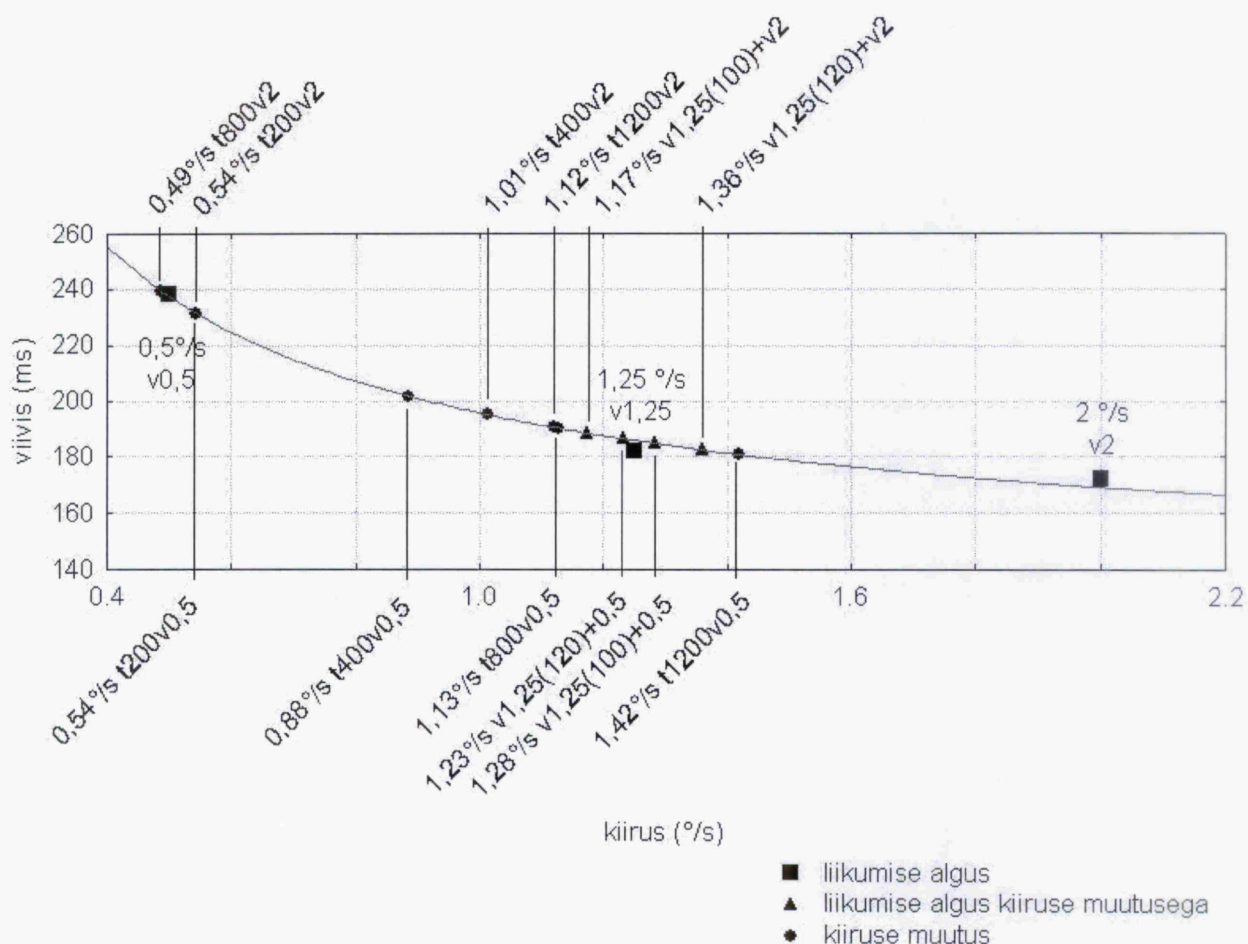
$$L = L_0 + c_L * v^{-2/3},$$

kus L on keskmine viivis; L_0 on viivise liikumise kiirusest sõltumatu komponent, mille väärtuseks antud andmetel kujunes 124 ms (SD = 4.8); c_L on konstant, mille väärtus antud andmetel oli 71 ms (SD=4.3) ning v on liikumise kiirus (Joonis 3.). Mudel seletas 90,77% andmete variatiivsusest (R=0,953).

Amplituudide elektrodidevaheline variatiivsus erineva kiirusega alanud liikumise algusele aga ei olnud sama hästi kirjeldatav analoogse funktsiooniga, milles kiiruse eksponentiks oli -2/3.

Funktsioon $U = U_0 + c_U \cdot v^{-2/3}$ seletas vaid 23,8 % pingelaine amplituudide variatiivsusest ($R=0,488$).

Lähtuvalt toodud viiviste ja liikumise funktsioonist ning puhta liikumise alguse tingimustes mõõdetud konstantidest leiti mõõdetud N2 viivisest lähtuvad arvutuslikud liikumise alguse kiirused ka ülejäänud katsetingimustele. Mäletatavasti neis tingimustes tegelikult kas ei olnud tegemist liikumise alguse vaid hoopis kiiruse muutusega või muutus alanud liikumise kiirus 100 või 120 ms järel. Kõigi katsetingimuste arvutuslikud kiirused koos mõõdetud reaalsete kiirustega on kujutatud joonisel 5. Neljale muutunud kiirusega liikumise alguse tingimusele leitud arvutuslikud liikumiskiirused olid järgnevad: 1,17 °/s - “v1,25(100)+v2”, 1,23 °/s - “v1,25(120)+0,5”, 1,28 °/s - “v1,25(100)+0,5” ja 1,36°/s - “v1,25(120)+v2”. Kiiruse muutuse tingimuste jaoks leitud arvutuslikud kiirused olid aga 0,49 - “t800v2”, 0,54 - “t200v0,5”, 0,54 - “t200v2”, 0,88 - “t400v0,5”, 1,01 - “t400v2”, 1,12 - “t200v2”, 1,17°/s v1,25(100)+v2, 1,36°/s v1,25(120)+v2”.



Joonis 5. Liikumise alguse tingimustes mõõdetud N2 viivise ja liikumiskiiruse funktsioon ning ülejäänud katsetingimuste mõõdetud viiviste alusel leitud arvutuslikud kiirused

Arutelu

Käesoleval tööl oli neli konkreetset eesmärki: (1) mõõta liikumiskiiruse muutusest lähtuvaid tingitud potentsiaale, (2) vaadelda eeldatavalt poolelioleva liikumise alguse globaalse analüüsi käigus esitatud liikumiskiiruse muutuse mõju N2-e viivisele ja amplituudile; (3) võrrelda liikumise alguse ja liikumiskiiruse muutuse pingelaineid ning (4) vaadelda kiirusemuutuse pingelainete kiirusest sõltuvaid komponente lähtuvalt muutuse-eelse liikumise kestusest.

Andmete kvaliteet

Et olla kindel, kas kasutatav meetodika on sobilik liikumise tajuga seotud aju aktiivsuse registreerimiseks ja seega töös püstitatud eesmärkide uurimiseks, analüüsisin saadud andmeid esmalt neljal tasandil. Esiteks uurisin, kas kasutatav meetodika võimaldab üldse registreerida nägemistajuga seotud signaale. Teiseks vaatlesin mõõdetud pingekõikumiste usalduspiire. Kolmandaks võrdlesin leitud pingelainete parameetreid varasemates uurimustes leitudetega. Neljandaks võrdlesin leitud parameetritevahelisi seoseid varasematest uurimustest teadaolevate muutujatevaheliste seostega.

Kasutatava meetodika sobivust visuaalsete tingitud potentsiaalide mõõtmiseks kontrollisin seisva juhusliku heledusega ruudustiku ilmumise järel salvestatud pingelainete analüüsi abil. Nagu näidatud jooniselt 2, mõõdeti kõigis asukohtades ruudustiku ilmudes tugev signaal. Sellest järeldasime, et kasutatud stiimulid ja mõõtmisvahendid olid põhimõtteliselt sobivad nägemistajuga seotud ajuaktiivsuse registreerimiseks.

Teiseks viisin läbi töös analüüsitavate pingelaineharjade olulisuse esmaanalüüsi tehes kindlaks, kas mõõdetud pingelaine harja toormõõtmiste keskmise pingenäitaja usalduspiirid on väiksemad pingelaine amplituudist. Kuna üksikmõõtmiste hulk oli kõigis tingimustes suhteliselt suur, on kõik töösse kaasatud pingelaine harjad selle kriteeriumi alusel oluliselt erinevad baastasemest.

Võrreldes paljude varem läbi viidud liikumistaju elektroentsefalograafiliste uurimustega, olid käesolevas töös mõõdetud pingelainete amplituudid siiski suurusjärgu võrra madalamad. Näiteks Kuba, & Kubová (1992) mõõtsid 65 katseisiku reaktsiooni keskmise heldusega 15 cd/m^2 ruudustiku liikumise kiirusega $5,6 \text{ }^\circ/\text{s}$ algusele ning keskmised leitud amplituudid olid vahemikus $4,9 - 10,9 \mu\text{V}$. Teisalt näiteks Müller, Göpfert, Breuer, & Greenlee (1999) mõõtsid osades oma liikumistaju katsetingimustes meie tulemustega võrreldavas suurusjärgus ehk $0,5 - 2 \mu\text{V}$ piiresse jäävaid amplituude. Seega ainuüksi amplituudide põhjal ei ole võimalik antud töös kasutatavate andmetele lõplikku hinnangut anda.

Ka pingelaine N2 harjade viiviseid on paljudes varasemates uurimustes olnud lühemad kui käesolevas töös, nagu näiteks 135 – 180 ms (Kuba, & Kubová, 1992) ja 74 – 182 ms (Kaneoke, Bundou, & Kakigi, 1998). Siiski on vähemalt kahel põhjusel alust arvata, et vähemalt enamik meie mõõdetud N2-st peegeldavad samu protsesse, mida teistes uurimustes mõõdetud lühemate viivistega N2-d. Esiteks olid meie leitud N2-d sündmusele järgnenud 300 ms kõige kõrgemad negatiivsed laineharjad kõigis tingimustes peale “t400v0,5”, “t400v2” ja “t8000,5”. Seega enamikes tingimustes mõõdetud pingelaine kuju on vähemalt negatiivse tipu osas sarnane varasemates uurimustes leitud. Seda eriti liikumise alguse tingimustes, nagu näha joonistelt 2 ja 4 ning lisast 1. Teiseks tuleb ka arvestada, et lisaks liikumise parameetritele nagu kiirus (Kuba, & Kubová, 1992; Schellart et al., 2004), kestus ja liikumisstiimuli tugevus (Patzwahl, & Zanker, 2000), sõltub N2 ka liikuva stiimuli omadustest nagu kontrastsus, heledus jms (Schellart et al., 2004).

Seepärast on ilmselt informatiivsem erinevates uurimustes mõõdetud absoluutühikute võrdlemise asemel selgitada, kas käesolevas uurimuses mõõdetud seaduspärasused muutujate omavahelistes suhetes on sarnased varem kinnitust leidnutega. Selleks analüüsisin eraldi kolme katsetingimust (“v0,5”, “v1,25” ja “v2”), kus ainsaks sündmuseks oli liikumise algus. Traditsiooniliselt on mõõdetava N2 viivis ja amplituud sõltunud algava liikumise kiirusest (Markwardt et al., 1988; Kaneoke et al., 1998; Müller et al., 1999). Allik ja Kreegipuu (2004) on näidanud ka, et see sõltuvus on hästi kirjeldatav funktsiooni $L=L_0 + c \cdot V^{-2/3}$ abil, kus L tähistab N2-e viivist, ja L_0 ning c on viivise kiirusest sõltumatud komponendid. 90,77% käesoleva töö kolmes puhta liikumise alguse tingimuses mõõdetud N2-e viiviste variatiivsusest oli selle sama funktsiooni alusel ennustatav. Seejuures samade tingimuste N2 amplituudide variatiivsuse ennustamisel ei olnud analoogne funktsioon sobiv. Puhta liikumise alguse tingimuste laineharjade ajaliste parameetrite kokkulangevus varasemate uuringutega viitab aga selgelt sellele, et antud uurimuses saadud tulemused on suure tõenäosusega vähemalt viiviste osas valiidsed.

Kokkuvõttes võib öelda, et antud uurimuse tulemusi ei saa pidada ümberlukkamatuks tõendiks ühegi teoreetilise seisukoha kinnituseks. Küll aga võimaldavad andmed analüüsida sisulisi tendentse.

Liikumisinfor ajaline integratsioon ja baasvektori arvutamine

Töö üks eesmärke oli uurida liikumisinformatsiooni ajalist integreerimist. Peamiseks viiteks sellele, et liikumise kohta käivat infot tööpoolest ajas integreeritakse oli puhta liikumise alguse ja liikumise algusele kiiresti järgnenud kiirusemuutuse katsetingimuste vaheliste erinevuste mitte kokkulangemine amplituudi ja viiviste puhul. Nagu näha tulemustes (vt. joonis 4), erinesid kolm

neljast liikumise algusele kuni 120 ms jooksul järgnenud kiiruse muutuse tingimust (“ $v_{1,25(100)+0,5}$ ”, “ $v_{1,25(100)+2}$ ” ja “ $v_{1,25(120)+2}$ ”) N2 amplituudi alusel statistiliselt oluliselt puhtast kiiruse alguse tingimusest “ $v_{1,25}$ ”. N2 viivise osas erinevused aga kolmel juhul neljast (“ $v_{1,25(100)+0,5}$ ”, “ $v_{1,25(120)+0,5}$ ” ja “ $v_{1,25(120)+2}$ ”) puudusid. Selline erinevuste jaotus viitab kaudselt järeldusele, et liikumisinfot integreeritakse ajalisel aknas. Kui globaalne liikumistaju ei oleks integratiivne, oleks tõenäoline, et tingimustes, kus liikumiskiirus pärast liikumise algust muutus, oleks võimalik mõõta kahte erinevat lainet: puhta kiiruse tingimuses mõõdetud lainega võrreldava amplituudiga liikumise alguse lainet ja sellest 100 või 120 ms hiljem kiiruse muutuse tajumist peegeldavat lainet. Käesoleva töö andmed viitavad aga pigem sellele, et pea pinnal N2-na mõõdetavat pingemuutust põhjustavad globaalse liikumise analüüsiga tegelevad rakurühmad “ootavad ära” vähemalt umbes 120 ms jooksul toimuva sisendi muutuse ja vallandavad alles seejärel selle aja jooksul saabunud sisendite põhjal arvutatud reaktsiooni. Selline tõlgendus on kooskõlas kinemaatilise energia mudeli ideega, mille kohaselt tajusüsteem võtab liikumise parameetrite hindamisel aluseks nende parameetrite variatiivsuse teatud ajalisel aknas.

Liikumise muutuse tajumine

Kinemaatilise energia mudeli üks oletusi on, et teatud aja väldanud ühtlase liikumisele järgnenud liikumise muutuse tajumisel lähtub tajusüsteem muutuse suhtelistest parameetritest eelneva liikumise baasvektori suhtes ja mitte muutuse absoluutsetest parameetritest. Käesolevas töös konstrueeriti 2 tingimusi selle oletuse ajulisele aktiivsuse korrelatsioonide leidmiseks.

Esmalt tahtsin kontrollida, kas liikumiskiiruse muutusele vastav N2 on sarnane liikumise alguse N2-le, nagu võiks eeldada oletades, et eelnevalt arvutuslikul tasandil tõestatud liikumise muutuse tajumise ülesande taandamine liikumise alguse tajumise ülesandeks (Dzhafarov et al., 1993) on ülekantav ka neuraalse substraadi tasandile. Et selline ülekanne oleks õigustatud, peaks teatud aja möödudes liikumise muutuse registreerimisega tegelema samad rakurühmad, mis liikumise algusele registreerimisega. Kaudne kinnitus ideele, et see tõepoolest nii on, on käesolevas töös leitud üldine sarnasus liikumise muutuse poolt esile kutsutud potentsiaalide ja liikumise algusest tingitud potentsiaalide vahel. Viies liikumise muutuse tingimuses kaheksast (v.a. “ $t_{400v0,5}$ ”, “ t_{400v2} ” ja “ $t_{800v0,5}$ ”) võis töös kasutatavate kriteeriumide alusel eristada domineerivat komponenti N2. Nagu näha tabelist 1. olid mõned liikumise muutuse tingitud pingelainete N2 parameetrid ka statistiliselt oluliselt sarnased liikumise alguse lainete vastavate parameetritega. Nendest tulemustest saab järeldada, et teatud tingimustel on ka liikumiskiiruse muutusele järgnev reaktsioon ajus mõõdetuna tingitud potentsiaalina sarnane reaktsioonile liikumise algusele.

Teiseks võimaluseks liikumise muutuse ja liikumise alguse tajumise sarnasuse uurimiseks on liikumise muutuse tingimuse kõrvutamise liikumise alguse tingimustega pingelaine parameetrite kiirusest sõltuvuse alusel. Mäletatavasti võib kinemaatilise energia mudelist lähtudes substraktiivset normalisatsiooni näha kui teatud kestusega protsessi, mis muuhulgas muudab tajusüsteemi jaoks objektiivselt sama liikumiskiiruse "subjektiivset" väärtust. Näiteks käesolevas eksperimendis esitatud liikumine objektiivse kiirusega $2 \text{ }^\circ/\text{s}$ peaks ilma substraktiivse normalisatsioonita (näiteks liikumise alguse tingimuses " v^2 ") tajusüsteemile "tunduma" kui liikumine kiirusega $2 \text{ }^\circ/\text{s}$, mingile teisele kiirusele "normalseerunud" tajusüsteemile aga kui normaliseerunud kiiruse ja objektiivse kiiruse vahe. Näiteks tingimuses " $t1200v^2$ ", kus liikumine kiirusega $1,25 \text{ }^\circ/\text{s}$ on kestnud juba 1200 ms , tunduks kiiruse muutumine väärtusele $2 \text{ }^\circ/\text{s}$ kui liikumise algus kiirusega $2 - 1,25 \text{ }^\circ/\text{s} = 0,75 \text{ }^\circ/\text{s}$. Aimu sellest, millisenä tajusüsteem kiirust parajasti käsitleb, võib aga saada N^2 parameetritest. Nagu eelnevalt mainitud, on varasemates tingitud potentsiaalide uuringutes korduvalt kinnitust leidnud fakt, et pingelainete parameetrid sõltuvad kiirusest. Allik ja Kreegipuu (2004) näitasid ka, et leitud sõltuvus allub põhimõtteliselt samale funktsioonile, millega saab ennustada liikumistaju psühhofüüsikalisi parameetreid. Seega on selle varem korduvalt kinnitatud funktsiooni (vt. kinemaatilise energia mudeli tõestatus lõigus "globaalse liikumise uurimismeetodid") abil võimalik empiirilisel mõõdetud pingelaine viivise alusel välja arvutada stiimuli "subjektiivne" kiirus tajusüsteemi seisukohalt. Sellest loogikast käesolevas töös ka lähtusin.

Nagu eelpool kirjeldatud, uurisin kõigepealt, kas Alliku ja Kreegipuu (2004) pakutud mudel sobib ka antud uurimuse tulemuste seletamiseks. Selgus et funktsioon $L=L_0 + c \cdot V^{-2/3}$ sobib hästi kirjeldamiseks puhta liikumise alguse tingimuste tulemusi, analoogne funktsioon pingelaine amplituudide seletamiseks aga ei sobi. Nii lähtusin edasistes manipulatsioonides ainult viiviste erinevusi ennustavast funktsioonist. Järgmisena leidsin selle funktsiooni abil empiirilisel mõõdetud viiviste alusel igale liikumise muutuse tingimusele arvutusliku kiiruse, mis on toodud tulemustes ja kujutatud joonisel 5. Jooniselt on näha, et kiiruse muutused aeglasemale kiirusele toetavad kinemaatilise energia mudeli eeldust substraktiivsest normalisatsioonist, muutused kiiremale kiirusele aga ei toeta.

Tingimustes, kus liikumiskiirus erinevate intervallide järel aeglasemaks muutus, suurenes leitud "subjektiivne lõppkiirus" koos algkiiruse kestusega. See tendents on kooskõlas kineetilise energia mudeliga ideega, mille kohaselt lühikese (näiteks 200 ms) sekundilise normalisatsiooni perioodi järel toimuva muutuse korral tajub tajusüsteem pigem reaalselt kiirust ($0,5 \text{ }^\circ/\text{s}$), pikemate perioodide jooksul aga juba pigem kiiruste vahet ($0,5 \text{ }^\circ/\text{s} - 1,25 \text{ }^\circ/\text{s} = -0,75 \text{ }^\circ/\text{s}$ ehk liikumine kiirusega $0,75 \text{ }^\circ/\text{s}$ vastassuunas). Leitud erinevustest katsetingimuste vahel on statistiliselt olulised erinevused 200 ms

kestnud algkiiruse ja kõigi teiste kestustega tingimuste vahel ning 400 ja 1200 ms kiiruste vahel. Seejuures tuleb aga arvestada, et tingimus "t400v0,5" oli üks kolmest tingimusest, milles liikumiskiiruse muutusele järgnenud tingitud potentsiaal erines kuju poolest traditsioonilisest liikumise alguse tingitud potentsiaalist. Samuti nagu näha jooniselt 4 on kõigis neis tingimustes viiviselaine amplituudid suhteliselt madalad.

Tingimused, kus liikumiskiirus suurenes, on reastatud aga vastupidises järjekorras, kui mitte arvestada tingimust "t800v2". Kuna aga ka tingimus "t800v2" koos mõlema tingimusega "t400v2" ei olnud oma kujult liikumise alguse tingimustega võrreldavad, ei saa neile tingimustele toetudes väga kaugeleulatuvaid järeldusi teha. Erinevate katsetingimuste viiviste vahelise erinevused olid statistiliselt olulised 200 ms ja 400 ms ning 1200 ms kestnud liikumiste vahel, ning 400 ja 800 ning 1200 vahel. Kui mitte arvestada, et mõõtmised tingimustes "t800v2" ja "t400v2" ei ole antud töös usaldusväärsed, võib oluliseks pidada vaid "t200v2" ja "t1200v2" vahelist erinevust.

Erinevas suunas toimunud kiiruse muutuste erinev käitumine substraktiivse normalisatsiooni eelduste suhtes on üllatav leid. Käesoleva uurimuse põhjal ei ole aga võimalik väita, kas tegemist on sisulise tendentsiga või mõõtmisveaga.

Järeldused

Kokkuvõttes võib käesoleva töö tulemuste põhjal järeldada järgmist.

Esiteks saavutasin eesmärgi mõõta tingitud potentsiaale liikumise kiiruse muutusele. Kasutatava meetodikaga õnnestus registreerida varasemate visuaalsete tingitud potentsiaalidega võrreldavas suurusjärgus signaal visuaalse stiimuli ilmumisel. Kuigi liikumise algusele mõõdetud tingitud potentsiaalide amplituudid ja viivised erinesid oma absoluutväärtustelt mõningatest varasemates uurimustes mõõdetud pingelainetest, vastas mõõdetud lainete viiviste variatiivsuse sõltuvus kiirusest varem korduvalt tõestatud liikumistaju seaduspärasustele. Seega võib ka käesolevas töös osades liikumiskiiruse muutuse tingimustes mõõdetud laine N2 viiviseid pidada suure tõenäosusega liikumiskiiruse muutuse taju korrelaadiks aju elektrilise aktiivsuse tasandil.

Teiseks toetab käesolev töö kaudselt kinemaatilise energia mudeli oletust, mille kohaselt tajusüsteem integreerib teatud ajalises aknas saabuva liikumisinformatsiooni ühtseks baasvektoriks. Enamikus liikumise algusele kuni 120 ms jooksul järgnenud kiirusemuutuse tingimustes mõõdetud pingelaine N2 viivis ei erinevad sama kiirusega liikumise algusest tingitud laine viivisest, küll aga oli erinev pingelaine amplituud. Selline muster ei välista küll teisi seletusi, kuid on kooskõlas ka arusaamaga globaalse liikumise analüsaatorist, mis kogub teatud aja jooksul saabunud signaalid ning reageerib erinevalt sõltuvalt saabunud signaalide sisust.

Kolmandaks toetab töö osaliselt kinemaatilise energia mudeli eeldust, mille kohaselt muutuste tajumisel lülitub tajusüsteem teatud aja möödudes ümber absoluutparameetrite mõõtmiselt suhteliste parameetrite mõõtmisele. Osad mõõdetud liikumiskiiruse muutusest tingitud potentsiaalid olid oma kujult ja N_2 -e parameetritelt sarnased liikumise algusest tingitud potentsiaalide vastavate näitajatega. Kuna on alust arvata, et sarnased pingeerinevused ka pärinevad samade rakukogumite sünkroniseeritud aktiivsusest, võib järeldada, et vähemalt osaliselt toimub liikumise alguse ja liikumise muutuse taju ka neuraalse substraadi tasandil sarnaselt.

Neljandaks leiti töös huvitav erinevus suuremale ja väiksemale väärtuseke muutuvate liikumiskiiruste vahel, mille alusel võib edaspidiseks töödeks püstitada hüpoteesi, et substraktiivne normalisatsioon toimub kiireneva ja aeglustuva kiirusemuutuste puhul erinevalt.

Tänuavaldused

Täna oma juhendajaid Jüri Allikut ja Kairi Kreegipuud töö algidee ning teadusliku ja inimliku toetuse eest, Tiit Mogomit stiimulite juhtimise programmi loomise ning aju- ja muude elektrinähtuste füüsikaliste tagamaade selgitamise eest ning kaasülikoolilõpetajaid perra kaemise eest.

Viited

- Allik, J., & Kreegipuu, K. (2004). Detection of motion onset and offset: Reaction time and visual evoked potential analysis. (käsikiri saadetud avaldamiseks 26.01.2004)
- Ball, K., & Sekuler, R. (1980). Models of stimulus uncertainty in motion perception. *Psychological Review*, 87, 435-469.
- Bruce, V., Green, P. R., & Georgeson, M. A. (2003). The Computation of Image Motion. In *Visual perception, physiology, psychology, & ecology*. (pp. 209-264). New York: Psychology Press.
- Cook, E. P., & Maunsell, J. H. (2002). Dynamics of neuronal responses in macaque MT and VIP during motion detection. *Nature Neuroscience*, 5, 985-994.
- Culham, J., He, S., Dukelow, S., & Verstraten, F. A. (2001). Visual motion and the human brain: what has neuroimaging told us? *Acta Psychologica*, 101, 69-94.
- Derrington, A. M., Allen, H. A., & Delicato L. S. (2004). Visual Mechanisms of Motion Analysis and Motion Perception. *Annual Review of psychology*, 55, 181-205.
- Dzhafarov, E. N., & Allik, J. (1984). A general theory of motion detection. In M. Rauk (Ed.), *Computational models of hearing and vision* (pp. 77-84). Tallinn: Estonian Academy of Sciences.
- Dzhafarov, E. N., Sekuler, R., & Allik, J. (1993). Detection of changes in speed and direction of motion: Reaction time analysis. *Perception and Psychophysics*,
- Genova, B., Mateeff, S., Bonnet, C., Hohnsbein, J. (2000). Mechanisms of simple and choice reaction to changes in direction of visual motion. *Vision Research*, 40, 54, 733-750.
- Hohnsbein, J., & Mateeff, S. (1998). The time it takes to detect changes in speed and direction of visual motion. *Vision Research*, 38, 2569-2573.

- Hohnsbein, J., Dimitrov, G., & Mateeff, S. (1996). What determines the detection of changes in motion velocity? A comment on Dzhafarov, Sekuler, and Allik (1993). *Perception & Psychophysics*, *58*, 1133-1137
- Kaneoke, Y., Bundou, M., & Kakigi, R. (1998). Timing of motion representation in the human visual system. *Brain Research*, *790*, 195-201.
- Kremláček, J., Kuba, M., & Holčík, J. (2003). Model of Visually Evoked Cortical Potentials. *Physiological Research*, *51*, 65-71
- Kreegipuu, K., (2004). Availability and accessibility of information in perception of moving stimuli. Doktoriväitekiri, Tartu Ülikool.
- Kuba, M., & Kubová, Z. (1992). Visual evoked potentials specific for motion onset. *Documenta Ophthalmologica*, *80*, 83-89.
- Kuba, M., Kremláček, J., & Kubová, Z. (1998). Cognitive evoked potentials related to visual perception of motion in human subjects. *Physiological Research*, *47*, 265-270.
- Markwardt, F., Göpfert, E., & Müller, R. (1988). Influence of velocity, temporal frequency and initial phase position of grating patterns on motion VEP. *Biomedica et Biochimica Acta*, *47*, 753-760.
- Mateeff, S., Dimitrov, G., & Hohnsbein, J. (1995). Temporal Thresholds and Reaction Time to Changes in Velocity of Visual Motion. *Vision Research*, *35*, 355-363.
- Mateeff, S., Dimitrov, G., Genova, B., Likova, L., Stefanova, M., & Hohnsbein, J. (2000). The discrimination of abrupt changes in speed and direction of visual motion. *Vision Research*, *40*, 409-415.
- Mateeff, S., Genova, B., & Hohnsbein, J. (1999). The simple reaction time to changes in direction of visual motion. *Experimental Brain Research*, *124*, 391-394.
- Movshon, J. A., & Newsome, W. T. (1996). Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, *16*, 7733-7741