Az arcfeldolgozás „természetes” és atipikus zavarai

Arcadaptáció, zajos arcok feldolgozása, arcfelismerési zavar

Habilitációs tézisek

Zimmer Márta

Elméleti áttekintés és kutatási program

Vitathatatlanul az emberi arcok a legfontosabb szociális ingerek számunkra. Elég egyetlen pillanat ahhoz, hogy rengeteg információt leolvashassunk egy arcról: megállapítjuk az illető nemét, viszonylag pontosan meg tudjuk becsülni az életkorát, meg tudjuk mondani, hogy éppen hová figyel, milyen érzelmek tükröződnek az arcán, és nem utolsó sorban azt, hogy ismerjük-e egyáltalán az illetőt. Bár az arcon tükröződő vonások némelyike időben viszonylag állandó (gondoljunk csak az illető nemére), míg mások akár pillanatról pillanatra váltakoznak (az arcon átsuhanó érzelmek vagy a tekintet iránya), azért e vonások felismerésében, beazonosításában az esetek túlnyomó többségében gyorsak vagyunk, és hiba nélkül teljesítünk. Ráadásul képesek vagyunk akár 20-30 éve nem látott ismerőseinket is azonnal felismerni. Ez a tény már önmagában is azt sugallja, hogy az arcfeldolgozó- és arcfelismerő rendszerünk kapacitása óriási.

Mára az arcfelismerés, illetve szélesebb körben az arcok észlelésének vizsgálata az egyik legtöbbet kutatott területe a pszichológiának és az idegtudományoknak. Ha felteszik a kérdést, miért is ilyen fontosak és érdekesek az arcok, akkor az egyik legelső válasz az lesz a kutatók részéről, hogy azért, mert az arcok sok szempontból speciálisak. Mit is értünk ezalatt?

Egy arc különböző alkotóelemekből épül fel – szemek, orr, száj. Bár a felismeréshez néha elegendő egyetlen ilyen vonás vagy komponens is (gondoljunk csak Chaplin bajuszára vagy Einstein hajára), ám a legtöbb esetben nem tudjuk pontosan megmondani, mi alapján ismertük fel az illetőt. Ez amiatt lehetséges, mert az arcokat, más tárgyakkal ellentétben, hajlamosak vagyunk egységként kezelni, és egészlegesen (holisztikusan) feldolgozni. Az alkotóelemek térbeli elrendeződése (ún. konfigurációja), a vonások egymáshoz viszonyított pozíciója, és a távolságok aránya teszi egyedivé az egyes arcokat. Számos bizonyíték született arra, hogy az arcokat valóban egységként kezeljük. Ezek közül az első kísérleti bizonyítékot Yin (1969) szolgáltatta, aki kimutatta, hogy arcok esetén a 180°-os elforgatás jelentősen rontotta a felismerési teljesítményt, míg más tárgyak esetén ez a teljesítményromlás nem volt kimutatható. (A konfigurális feldolgozásra számos egyéb bizonyíték is született, ezekről részletesebben lehet olvasni az Arcészlelés c. könyvemben (Zimmer, 2013)).

Ugyancsak az arcok, mint kategória egyediségére utal, hogy az arcok központi idegrendszeri reprezentációja is speciális. Valentine 1991-es ún. Multidimenzionális Arctér (MAT) Elmélete azt feltételezi, hogy az arcokat rengeteg különböző „arcdimenzió” mentén kódoljuk

be, és minden egyes dimenzióban egyedi értékeket adunk. Az egyes dimenziók olyan vonások vagy jellegzetességek lehetnek, mint az orr szélessége, a szemek távolsága, vagy a száj vastagsága; ezek a dimenziók alkotják tehát az arcterünk egyes tengelyeit, míg a sokdimenziós koordináta-rendszerünk origóját egy virtuális átlagarc képezi. Számos kísérleti bizonyíték van arra, hogy ez az arctér nem fixen rögzített, hanem az éppen aktuális környezeti ingerekhez igazodva újrakalibrálódik. A tézisfüzetemben több különböző vonás esetén kimutatom az arctérnek ezt a jellegzetességét – az itt bemutatott vizsgálati eredmények igazolják, hogy az utóhatások (és az e hatások mögött meghúzódó idegi történések, az ún. adaptációs hatások) annak bizonyítékai, hogy a MAT pillanatról pillanatra változik.

Az egyedi reprezentációhoz pedig egyedi idegi hálózat is tartozik, mely az arcok kódolásáért, feldolgozásáért felelős. James Haxby (2000) és munkatársai úgy gondolták, hogy az 1990-es évek végén lokalizált, arcokra szelektív területek (FFA – Kanwisher és munkatársai, 1997; OFA – Gauthier és munkatársai, 2000; STS – Puce és munkatársai, 1998) csupán a kezdeti állomásai a feldolgozásnak, melyeknek elsődleges feladata a vizuális kódolás (vagy ha úgy tetszik a képi reprezentáció létrehozása). Ezt a három területet nevezi Haxby *Mag rendszernek* (Core system). Fontos megjegyezni, hogy az egyes területek részfeladatokat hajtanak végre a kódolás során, más terület felelős például az időben relatíve állandó, míg a pillanatonként változó arcvonások kódolásában. Ehhez a központi rendszerhez kapcsolódik az ún. *Kiterjedt rendszer* (Extended system), melyet olyan agykérgi és kéreg alatti területek alkotnak, melyek egyrészt modulálják, másrészt kiegészítik a Mag rendszer által kódolt információt. Például egy személy felismerésekor azonnal kapcsolódik hozzá valamilyen érzelmi töltet is (szimpatikus-e az illető számunkra), korábbi emlékeink, vagy a vele kapcsolatos személyiségjegyek, biografikus tudáselemek.

Az arcészleléssel kapcsolatos elektrofiziológiai vizsgálatok számos eseményfüggő kiváltott potenciál komponenst leírtak. A legkorábbi komponensek az inger bemutatása után kb. 100 ms-mal megjelenő pozitív komponens, az ún. P100, és a negatív polaritású N170, melyeknek fő idegi generátora az occipito-temporalis vizuális területek (Bentin és munkatársai, 1996; Eimer, 2000; Itier és Taylor, 2004a). Bár egyes tanulmányok megkülönböztetnek arc-függő P100-as komponenst (Itier és Taylor, 2004b), a legtöbb esetben a komponenst inger-függetlenül egy korai képi kódolásért felelős idegi jelnek tartják (Desjardins és Segalowitz, 2009). Az N170-et az arcok strukturális kódolásához kötik (Schweinberger, 2011), és erős arc-specifikus jelleget mutat – arc ingerekre nagyobb amplitúdóval és kisebb latenciával váltódik ki (Bentin és munkatársai, 1996; Rossion és Jacques, 2008). A komponens

mindemellett jobb féltekei dominanciát mutat (Bentin és munkatársai, 1996; Allison és munkatársai, 1999). Szintén az arcok által kiváltott korai komponensei közé tartozik a P2, mely az oldalsó occipito-temporalis területek által generálódik az inger megjelenése utáni 200-240 ms-os idői ablakban, és általánosságban olyan feladatok esetén markánsabb a jel erőssége, amikor a feladat mélyebb, részletesebb feldolgozást kíván meg tőlünk egy arc esetében (Németh és munkatársai, 2014). A második negatív komponens, az ún. N250 az arcok felismeréséhez kötött komponens (Schweinberger, 2011), melynek fő idegi generátora az FFA, és az inger megjelenését követő 230-330 ms-os idői ablakban váltódik ki.

Kicsit leegyszerűsítve tehát azt mondhatnánk, hogy az emberi arcfeldolgozás hasonlóképpen működik, mint az általános iskolában matematika órán megtanult logikai gépek. Egy arcot dobunk be a gépbe, amely külön állomásokon és azokat összekötő utakon megy keresztül, míg a gép végén ki nem pottyan egy rengeteg információval telepakolt zsák. Ebben a zsákban éppúgy megtalálható az illető neve (természetesen abban az esetben, ha valóban ismerjük és *fel*ismerjük az illetőt), a szeme színe, az arcán tükröződő érzelem, és olyan információk is, mint például az, hogy az illető a szomszédom, és tegnap egy elég hangos házibulit rendezett, ami miatt nem tudtam aludni. Úgy gondolhatjuk tehát, hogy ez egy igen egyszerű, gyors, automatikus, és mindenek előtt hibátlan gépezet. Azonban néha porszem kerül ebbe a gépezetbe. Kutatásaim során két olyan jelenséggel foglalkoztam/foglalkozom, amikor (a fenti metaforát alapul véve) a gépezet hibás kimenetet ad, vagy nincs kimenete. Előbbi esetben egy vizuális illúzió „áldozatai" leszünk (az illúziót utóhatásnak, a mögötte meghúzódó neurális változásokat adaptációnak nevezzük), utóbbi esetben nem jutunk el a felismerésig (arcfelismerési zavar, *prosopagnosia*).

Az arcpercepció kutatásának egyik izgalmas területe az utóhatások vizsgálata. Már Arisztotelész (1955) óta ismert, hogy egy koherensen mozgó mintázat (az ún. adaptor inger) hosszabb idejű nézése után a szemlélő egy statikus felszínt (tesztinger) az adaptor mozgásával ellentétes irányban mozgónak észlel (mozgási utóhatás, *motion after-effect*, Mather és munkatársai, 1998). Hasonló hatás tapasztalható a humán vizuális rendszer számos állomásán – a retinától (sötétadaptáció, negatív utóképek) kezdve, az elsődleges látókérgen keresztül (dőlési utóhatás) egész az olyan magasabb-rendű látókérgi területekig, mint a tárgy- és arcészlelésben érintett alsó halántéklebenyi (inferior temporális, IT) régiók. Ezek a hatások inger-specifikusak, és hátterükben az áll, hogy az adaptor és tesztinger teljesen vagy részben átfedő neuron-populációt aktiválnak, és e neuronokat az adaptor szelektíven, hosszabb időre deszenzitizálja (azaz érzékenységüket lecsökkenti), emiatt a csökkenés miatt pedig a

tesztinger reprezentációja eltolódik, a valóságostól még eltérőbbnek észleljük az adaptor ingerhez viszonyítva. A legkomplexebb inger, melyre kimutattak ilyen viselkedéses hatást (utóhatást), illetve feltérképezték a mögöttük meghúzódó idegi korrelátumokat, az emberi arcok. Számos arcon tükröződő vonásra kimutattak adaptációs hatást – nemre (Webster és munkatársai, 2004; Kovács és munkatársai, 2005, 2006), érzelemre (Webster és munkatársai, 2004), etnikumra (Webster és munkatársai, 2004), torzításra (Webster és MacLin, 1999), attraktivitásra (Rhodes és munkatársai, 2003), identikumra (Leopold és munkatársai, 2001). A hatás tükröződik a korábbiakban már ismertetett korai arcfüggő kiváltott válasz komponenseken is. Az első komponens, melyen jelentős hatást írtak le az N170 volt, mely arccal történő adaptáció esetén kisebb amplitúdóval jelent meg, mint zajingerrel vagy nem-arc tárggyal történő adaptáció esetén (Kovács és munkatársai, 2006; Harris és Nakayama, 2007, 2008; Nemrodov és Itier, 2012). Fontos megjegyezni, hogy a fent említett tanulmányok (és más arcadaptációs kiváltott válasz kísérletek) direktben nem vizsgálták a pozitív (P100-as és P2-es) komponenseken tükröződő változásokat, de a cikkekben szereplő ábrák egyértelműen jelnövekedést mutatnak adaptált esetben (Kovács és munkatársai, 2007; Zimmer és Kovács, 2011; Feuerriegel és munkatársai, 2015). Ez azt sugallja, hogy a pozitív komponensek hátterében eltérő idegi mechanizmusok állnak, és feltételezhetően eltérő szerepet játszanak az arcészlelésben. Az arcok felismeréséhez kötött N250-es komponens ismételt ingerbemutatás esetén jelnövekedést mutatott, mely akkor volt a legkifejezettebb, ha ugyanazt a képet mutatták az alanyoknak folyamatosan ismétlődve (Schweinberger és munkatársai, 2002).

Doktori értekezésemben (Zimmer, 2010) megmutattam, hogy: 1. az arcadaptációs hatások a magasabb szintű neuronális feldolgozások adaptációjának eredményei; 2. az arcadaptáció kategória-specifikus; 3. mind pozíció-specifikus, mind pozíció-invariáns komponensei vannak az arcadaptációnak; 4. a jelenség féltekei eltéréseket mutat; 5. az adaptor bemutatási idejének hossza kulcsfontosságú az alak-szelektív utóhatásokban. Jelen tézisfüzetemben első részében újabb eredményeink függvényében az itt felsorolt tézispontokat egészítem ki.

Az arcok egyedi jellege melletti egyik érvet a neuropszichológiában ismert kettős disszociáció elve szolgáltatja. Az elv szerint, amennyiben egy beteg károsodott teljesítményt nyújt „A” feladatban, de normális szinten teljesít a „B” feladatban, akkor feltételezhető, hogy a két feladat megoldásához szükséges feladatok elkülönülnek egymástól (disszociálódnak). Amennyiben olyan beteg is található, aki a „B” feladatban teljesít jelentős mértékben az átlag alatt, míg az „A”-ban normális szintet mutat, akkor a két funkció között kettős disszociáció van. Mivel ismerünk olyan tárgyfelismerési zavarral élő (agnóziás) személyeket, akiknek

normál arcfelismerési mutatóik vannak, míg találunk olyan személyeket is, akik súlyos arcfelismerési zavarral élnek, míg tárgyfelismerésük nem sérült, így feltételezhető, hogy a tárgy- és arcfeldolgozás elkülönül egymástól. Azokat a személyeket, akiknek az arcfelismerésük sérült prosopagnosiásoknak (a köznyelvben arcvakoknak), arcfelismerési zavarral élőknek nevezzük. Kialakulási okát tekintve megkülönböztetünk szerzett zavarokat – ekkor valamilyen agysérülés, agyi infarktus, agyvérzés állhat a sérülés hátterében – és veleszületett/fejlődéses eseteket. Ez utóbbi esetben általában nincs (vagy nem ismert) semmiféle neurológiai előtörténete a személyeknek, mégsem képesek személyeket azok arca alapján felismerni (vagy legalább is lényegesen rosszabb a teljesítményük, mint a normál populációnak). Míg a szerzett zavar igen ritka (általában a sérülés kiterjedtebb, mint hogy szelektíven csak az arcfeldolgozással foglalkozó Mag területek sérüljenek), addig a fejlődési prosopagnosia előfordulási aránya meglepően magas, rasszoktól függetlenül 1.8 – 2.3% között mozog (Kennerknecht és munkatársai, 2006, 2007). Ez gyakorlatilag azt jelenti, hogy átlagosan minden ötvenedik embernek gondjai vannak az arcok felismerésével. A fejlődési arcvak személyek az esetek többségében azonban „nem buknak le" előttünk, hiszen különböző módon kompenzálnak. Bizonyos esetekben családi halmozottságot is kimutattak, így szokás genetikai eredetű (ún. congenitalis) zavarról is beszélni. A tézisfüzetem második részében olyan tanulmányokat foglalok össze, melyekben egyrészt egy család három tagjának (apa és két gyermeke) komplex viselkedéses, elektrofiziológiai és képalkotással készült vizsgálatainak eredményét ismertetem. Emellett egy elméleti összefoglalóban érvelünk amellett, hogy indokolt az a feltételezés, miszerint a tárgyfelismerési zavarok csoportosítása során ismert apperceptív/asszociatív elkülönítés arcfelismerési zavarok esetén is helytálló. Végül egy nagy elemszámú vizsgálat eredményeit foglalom össze, melyben 26 fejlődési arcvak személynek, és a hozzájuk személyenként nemben, korban és iskolázottságban illesztett kontrollszemélynek a komplex viselkedéses profilját foglalja össze, valamint egy olyan – korábban normál, egészséges személyekkel is elvégzett – eseményfüggő kiváltott potenciál vizsgálatot, mely különbségeket mutat a két alcsoport agyi aktivitásmintázatában is.

Tézisek

1. tézis Adaptáció-függő utóhatás arcok különböző dimenziói mentén kimutathatóak (torzítás, nem) és bizonyíthatóan magasabb-rendű vizuális területek adaptációjának következményei. (1., 2., 3. közlemény)[1]

Webster és MacLin (1999) elsőként a torzítás dimenziója mentén írt le adaptáció-függő utóhatást olyan komplex vizuális ingerek esetén, mint az emberi arcok. Kimutatták, hogy ha egy arc belső vonásait széthúzzuk (expandáljuk) vagy összetoljuk (kontraháljuk), akkor ezt az ingert adaptorként használva egy ezt követően bemutatott nem torzított arc az ellenkező irányba torzítottnak tűnik. A jelenséget arc torzítási utóhatásnak nevezzük (*face distortion after-effect*, FDAE), és azt gondolják, hogy olyan mechanizmusok eredményeként jelenik meg, melyek a magasabb-szintű vizuális feldolgozást érintik. Keveset tudunk azonban arról, hogy a hatást milyen mértékben befolyásolja az arc-specifikus konfigurális feldolgozás. Tézisfüzetem 1. közleményében azt vizsgáltuk, hogy kiváltható-e a viselkedéses utóhatás olyan sematikus ingerekkel, melyek nem tükrözik egy tipikus arc karakterisztikáját, csupán azok elsődleges konfigurális jellegzetességeit. Szignifikáns arc torzítási utóhatást kaptunk, amennyiben olyan ingerhez adaptáltunk, mely egy szürke ovális alakzaton tartalmazott kissé széthúzott (expandált) vagy összetolt (kontrahált) elrendezésben elhelyezett, csúcsára állított háromszög elrendezésben lévő három fehér pontot. A hatás ugyancsak megmaradt, ha az adaptor méretét vagy kontraszt-polaritását megváltoztattuk. Az adaptor inger 180°-os elforgatása, illetve a kontrasztjának lecsökkentése azonban eltüntette az utóhatást. Az első közlemény eredményei összességében tehát azt sugallják, hogy az arcok konfigurációjának feldolgozásában érintett magasabb-szintű vizuális területek mediálják az arc torzítási utóhatást. Míg az adaptáció nagyrészt invariáns a kontraszt-polaritás megváltoztatására, úgy tűnik, hogy érzékeny az orientáció, valamint az olyan alacsonyszintű manipulációk megváltoztatására, melyek az arc belső vonásainak észrevehetőségére hatnak.

Tézisfüzetem 2. közleményében egy másik arc-dimenzió (a nem) mentén mutattunk ki utóhatást, valamint az ennek hátterében álló neuronális változásokat, aktivitás-csökkenést, ezúttal képalkotó eljárással (funkcionális mágnese rezonancia vizsgálattal, fMRI). Számos korábbi közleményünkben (Kovács és munkatársai, 2005, 2006, 2007) leírtuk, hogy

[1] A zárójelben megadott számot a tézisekhez kapcsolódó publikációk számát jelölik.

egyetlen női arc hosszabb idejű bemutatása esetén egy ezt követő, köztes nemi jelleggel rendelkező arcot férfiasabbnak ítélünk. Ezeknek a vizsgálatoknak az ökológiai validitása azonban igen alacsony volt, hiszen a mindennapi életben igen ritka, hogy izoláltan, csupán egy arc van jelen az aktuális környezetünkben. Az itt összefoglalt tanulmányban adaptorként nyolc különböző arcképből álló ingert használtunk, melyeket egy középen bemutatott fixációs kereszt köré, egy körív mentén, periférián helyeztünk el. Erős viselkedéses utóhatást kaptunk, amennyiben az adaptor ingert alkotó nyolc arc mindegyike ugyanahhoz a nemhez tartozott – nyolc női adaptor együttes perifériás bemutatása után a középen, önmagában megjelenő androgün arcingert férfiasabbnak, míg nyolc férfi adaptor esetén nőiesebbnek ítélték meg a vizsgálatban résztvevők. Amennyiben az adaptor ingereket alkotó arcok fele férfi, míg fele női arc volt, akkor az utóhatás eltűnt. fMRI eredményeink azt mutatták, hogy az egyetlen, középen bemutatott adaptor inger hatásához hasonlóan (Kovács és munkatársai, 2008) a nyolc (azonos nemhez tartozó) arcból álló ingerhez történő adaptáció után a tesztingerek által kiváltott aktivitás mind a bal-, mind a jobb oldali FFA-ban jelentős mértékben lecsökkent. Viselkedéses eredményeink azt mutatják, hogy a környezetünkben egy időben látható arcok statisztikáját képesek vagyunk kivonni. A képalkotó eljárással nyert eredmények újfent megerősítik, hogy az utóhatás hátterében álló neuronális változások állomásai az arcfeldolgozásért felelős occipito-temporalis területek.

Ismert, hogy a majmok azon neuronjai, melyek az arcfeldolgozás magasabb szintjeiben érintettek, az alulsó halántéklebenyi területek mentén helyezkednek el. Az itt található idegsejtek nagy receptív mezővel rendelkeznek, és kevésbé érzékenyek a pozícióra vagy a méretre (Rolls és Baylis, 1986; DiCarlo és Maunsell, 2003; Rolls és munkatársai, 2003). Ha tehát a vizsgálataink során kimutatott utóhatás kialakulásáért egy a majmok alulsó halántéklebenyi területeivel homológ humán agyterület a felelős, akkor az arcfüggő utóhatásoknak részben pozíció-invariánsnak kell lenniük, részben azonban pozíciószelektivitást kell mutatniuk. Korábbi vizsgálatainkban (Kovács és munkatársai, 2005, 2007) mind viselkedéses szinten, mind elektrofiziológiai módszerekkel kimutattuk, hogy a legnagyobb utóhatást akkor érjük el, ha az adaptor és a tesztinger pozícióban átfednek, és az adaptációs idő hosszú (5000 ms). Tény azonban, hogy kisebb, de szignifikáns utóhatást találunk akkor is, ha az adaptor és a célinger eltérő retinális pozícióban kerül bemutatásra. Számos irodalmi adatot áttekintve azt mondhatjuk (tézisfüzet 3. közleménye), hogy míg a pozíció-specifikus arcfüggő utóhatások a ventrális vizuális rendszer alacsonyabb-szintű állomásait érintik, addig a pozíció-invariáns utóhatás

a magasabb-szintű arcfeldolgozásban érintett területek (elsősorban az FFA) aktivációján alapul.

Összességében elmondható, hogy az 1. tézispont alatt ismertetett tanulmányok mind azt sugallják, hogy az arcon tükröződő különböző vonások mentén váltható ki arcfüggő utóhatás, melynek idegi hátterében nagyrészt magasabb-szintű, alsó halántéklebenyi területek neuronjainak adaptációja áll.

2. tézis Az adaptációs idő hosszának változtatásával elkülöníthetők az arcfeldolgozás különböző lépései, melyek az arcfüggő kiváltott válasz komponenseken is tükröződnek. (4. közlemény)

Már az előző tézispontom utolsó közleményének ismertetésekor említettem, hogy az adaptációs idő hosszának változtatásával a vizuális arcfeldolgozás különböző állomásainak szelektív adaptációjához jutunk. a 2. tézisponthoz tartozó egyetlen közleményben (4. közlemény) azt vizsgáltuk, hogy hogyan, és az arcfeldolgozás mely állomásán tükröződnek az általános kategória-specifikus, az identikum-függő, illetve a képi kódolások. E célból, egy két-alternatívás direkt választásos (2AFC) helyzetben, a vizsgálatban résztvevőknek ismerősségi döntést kellett hozniuk. Eközben manipuláltuk az adaptációs idő hosszát (öt különböző időt használtunk, melyek 200 ms és 5000 ms között voltak), valamint azt, hogy az adaptor inger milyen kategóriába tartozott (négyfajta adaptor): 1. az adaptor és a tesztinger teljesen ugyanaz a kép volt (a klasszikus „ismétlési elnyomási" helyzet – RS /*repetition suppression*/); 2. az adaptor és a tesztinger bár ugyanazt a személyt ábrázolta, de a két kép nem volt ugyanaz („ugyanazon személy" kondíció); 3. az adaptor és a tesztinger is arc volt, de két különböző személyt ábrázolt („különböző személyek" kondíció); 4. a kontrollként szolgáló nem adaptált helyzet, melyben adaptor ingerünk egy Fourier fázis-randomizációval készült zajinger volt. Walther és munkatársai (2013) korábban kimutatták, hogy viselkedéses szinten az ingerben tükröződő információ kétértelműségének mértéke dönti el, hogy a hatás előfeszítés (*priming*) lesz-e vagy adaptáció. Mivel jelen vizsgálatban a tesztingereinket nem manipuláltuk, az eredeti, valós fotók voltak ismert és nem ismert személyekről, így nem meglepő módon mind a résztvevők teljesítményében, mind a résztvevők reakció idejében előfeszítési hatást kaptunk. Az elektrofiziológiai eredmények azt sugallják, hogy a rövid idejű adaptáció a P100-as, N170-es és N250-es komponensek kategória-specifikus modulációjához vezetnek. Mindemellett gyors adaptáció esetén (200 ms adaptációs idő)

az N250-es komponensen tükröződtek identikum-specifikus, és kép-specifikus hatások is. *Identikum-specifikus hatás*ként definiáltuk a „különböző személyek” és „ugyanazon személy” kondíciók közötti különbséget, míg *kép-specifikus hatás*nak azt tekintettük, ha eltérés mutatkozott az „ugyanazon személy” és az „ismétlési elnyomás” kondíciók között. A leghosszabb adaptációs időnk (5000 ms) esetén az összes vizsgált komponensen (P100, N170, P2, N250) megnövekedett és kiterjedt adaptációs hatást kaptunk. Továbbá, az adaptációs idő hosszának növekedésével *kép-specifikus* és *identikum-specifikus* modulációk megmutatkoztak az N170-es és P2-es komponensen is. Ez tehát azt jelenti, hogy hosszabb (legalább 3500 ms hosszú) adaptációs idő esetén tisztán elkülöníthető az *általános kategória-*, *identikum-*, és *kép-specifikus* feldolgozási szint az említett komponenseken (nem adaptált – „különböző személyek” – „ugyanazon személy” – „ismétlési elnyomás” sorrendben; N170 esetében monoton csökkenő, míg P2 esetében monoton növekvő módon), ám rövidebb adaptáció esetében ez a mintázat nem mutatkozik meg. Eredményeink tehát azt sugallják, hogy az adaptációs idő hosszának változtatásával a humán arcészlelés különböző lépéseit elkülöníthetjük, és ez a különbség jelentkezik az eseményfüggő kiváltott potenciál komponenseken is.

3. **tézis Az ingerhez adott zaj információ és a döntési dimenzió (kor) eltérő mértékű nehézsége arc és autó ingerek esetén eltérő mértékben befolyásolja a viselkedéses válaszokat és az arc-függő korai kiváltott válasz komponenseket. A neuronális hatás kategória-függő féltekei eltéréseket mutat, melyek már az ingerfeldolgozás képi feldolgozási szakaszában megmutatkoznak. (5. közlemény)**

Korábbi vizsgálatokban (Jemel és munkatársai, 2003; Rousselet és munkatársai, 2007, 2008a, 2008b; Philiastides és munkatársai, 2006; Heekeren és munkatársai, 2008; Nagy és munkatársai, 2009; Bankó és munkatársai, 2011) kimutatták, hogy az arcok által kiváltott korai eseményfüggő kiváltott potenciál komponensek (mint a már említett N170 és P2) amplitúdója az ingerhez adott zaj mennyiségének függvényében szisztematikusan változik. Ezt a változást egy megnövekedett perceptuális feldolgozási igénnyel, valamint az arcokra hozott perceptuális döntés növekvő nehézségével hozzák összefüggésbe. A tézisfüzetemben ismertetett 5. közleményben azt vizsgáltuk, hogy arc és nem-arc ingerekről hozott döntés idegi korrelátumaira ugyanúgy hat-e a zaj manipuláció. Vizsgálatunkban arcok és autók által kiváltott válaszokat vizsgáltunk három különböző zajszinten. A vizsgálatban résztvevőknek mindkét ingerkategória esetén kor döntést kellett

hozni (idős vagy fiatal arc vs. régi /idős/ vagy új /fiatal/ modell). Ehhez a feladathoz morfolt[2] ingerkontinuumokat hoztunk létre (hét köztes lépcsőt használtunk), és egy előzetes vizsgálatban az egyes ingerek nehézségét (ugyanazon zajszinten mely morfolási lépcsőn van azonos viselkedéses teljesítmény) a két kategória esetén páronként összeegyeztettük. A korábbi vizsgálatok viselkedéses eredményeivel összhangban a zajszint növelésével rosszabb teljesítményt, valamint megnövekedett válaszidőket kaptunk függetlenül attól, hogy az inger melyik kategóriába tartozott. Az N170-es komponensen jelentkező hatás (zajinformáció növekedésével csökkenő amplitúdó és növekvő latencia) szintén ismert a korábbi irodalmi adatokból. Mindezidáig azonban a korai P100-as komponensen tükröződő zajhatások vizsgálatának eredményei egymásnak ellentmondóak voltak. Míg egyes tanulmányokban hozzáadott zaj hatására megnövekedett P100 amplitúdóról számoltak be (Schneider és munkatársai, 2007; Rousselet és munkatársai, 2008b; Nagy és munkatársai, 2009; Bankó és munkatársai, 2011), addig mások azt kapták, hogy ez a korai komponens érzéketlen erre az ingermanipulációra (Jemel és munkatársai, 2003; Wild és Busey, 2004). Meglepő módon, jelen vizsgálatunkban azt kaptuk, hogy a P100 amplitúdója kategória-specifikus zajfüggést mutatott, ráadásul a hatás az egyes kategóriák esetében féltekei különbségeket is mutat: arcok esetén a bal, míg autók esetén a jobb féltekei P100 komponens amplitúdója az ingerhez hozzáadott zaj hatására megnő, azonban az ellentett félteke felett az adott kategória esetében (azaz arcokra a jobb félteke felett, míg autókra a bal félteke felett) elvezetett komponens amplitúdója érzéketlen a zajmanipulációra. Bár az N170 még mutatott kategória-specifikus zajfüggést, a P2 amplitúdója már kategóriától függetlenül nőtt meg hozzáadott zaj hatására. A kapott eredményeink tehát azt sugallják, hogy a kiváltott válasz hozzáadott zaj okozta modulációinak kategória-specificitása az inger megjelenése után már 100 ms-mal megjelenik. Fontos továbbá megjegyezni a tézisfüzetem 5. tézispontjában részletesebben ismertetett 10. közleményre előre utalva, hogy jelen eredményeink azt is felvetik, hogy a paradigma alkalmas lehet arra, hogy prosopagnosiás minta bevonásával jobban megérthessük az arcfelismerési zavar mögött meghúzódó idegi folyamatokat.

[2] A morfolás során egy adott arc képén kijelöljük azokat a fontos pontokat, melyek az arc egyedi tulajdonságait meghatározzák, majd ezeket a pontokat alapul véve a kép minden pontjának a megfelelőjét leképezzük egy másik arcra. Ekkor fokozatosan át tudjuk transzformálni az egyik arcot a másikba, létrehozva a két arc közötti fokozatosan változó képeket (Kovács, 2008).

4. **tézis Az egy családon belüli – vélhetően - genetikai eredetű arcfelismerési zavar esetén mind viselkedéses, mind neuronális szinten kimutatható a zavar. Képalkotó eljárásokkal és elektrofiziológiai módszerekkel is bebizonyítható, hogy a *Mag rendszer* területeinek arc-szenzitív neurális válasza jelentősen eltér a neurotipikustól. (6., 7. közlemény)**

Nem meglepő módon, míg szerzett zavar esetében egyszerűen beazonosítható a zavart okozó idegi struktúra (vagy struktúrák), addig veleszületett/fejlődési/genetikai eredetű zavarok esetében közel sincsen ekkora egyetértés, hogy milyen strukturális és/vagy funkcionális jellegű zavart mutat az arcfeldolgozó neuronális hálózat. Talán az irodalomban legtöbbször vizsgált, szerzett zavarral élő beteg P. S., akinek bal féltekei FFA és jobb féltekei OFA sérülése van (bővebben Rossion és munkatársai, 2003). Veleszületett zavar esetén a kép lényegesen árnyaltabb, és sokszor egymásnak ellentmondó eredményeket kaptak. Egyes esetekben jelentős térfogatcsökkenést írtak le a jobboldali FFA-ban és megnövekedett térfogatot a középső halántéklebenyi területeken (Behrmann és munkatársai, 2007), valamint fehérállományi eltérésekről is beszámoltak (csökkent kapcsolatrendszer az FFA és a homloklebenyi, valamint az FFA és a halántéklebenyi területek között: Thomas és munkatársai, 2009). A legtöbb esetben azonban nem találtak strukturális eltéréseket veleszületett zavarral élők esetében (Avidan és munkatársai, 2005; DeGutis és munkatársai, 2007). Funkcionális szempontból mindkét csoport esetén a legtöbbet vizsgált jelenség az arc-szenzitivitás, mely tükröződik egyrészt a Mag rendszer területeinek véroxigén-szint-függő válaszában (az ún. BOLD szignálban), másrészt az N170 komponens amplitúdójában is (nagyobb, időben korábban kiváltódó jel arcok esetén – Bentin és munkatársai, 1996). Bár szerzett zavar esetén nehéz funkcionális vizsgálatokat végezni (hiszen éppen a Mag rendszer területei sérültek részben vagy egészben), azért az agy plaszticitás miatt innen is származnak adatok. A már említett P. S. esetében például az épen maradt jobb féltekei FFA ugyan mutatott arc-szenzitivitást, ám a BOLD jel lefutása a normáltól eltérő volt (Schiltz és munkatársai, 2006). Veleszületett zavar esetében gyakorlatilag teljesen heterogén mintázatot kapunk, van olyan személy, aki egyáltalán nem mutat arc-szelektív aktivitást, míg számos olyan esetről is olvashatunk, ahol a teljes Mag rendszer normális aktivitás-mintázatot mutat. Már önmagában ez a tény is felveti annak lehetőségét, hogy alcsoportokra bontsuk a veleszületett zavarral élőket (részletesebben tárgyalva a tézisfüzetem 5. tézispontjában).

Jelen tézispont alatt két közlemény eredményeit foglalom össze, melyekben egy család három tagjának (apa, fiú, lány) komplex neuropszichológiai, fMRI és eseményfüggő kiváltott válasz vizsgálatainak eredményei szerepelnek. A neuropszichológiai tesztek súlyos arcészlelési és arcfelismerési zavart mutattak mindhárom családtag esetében. A legsúlyosabb zavart a Cambridge Híres Arcok Teszten (Duchaine és Nakayama, 2005) és az Cambridge Arc Emlékezeti Teszten mutatták (Duchaine és Nakayama, 2006) a hozzájuk nemben, korban és iskolázottságban illesztett kontrollszemélyekhez képest. Annak érdekében, hogy a Mag területeik arc-szenzitivitását vizsgáljuk, blokkosított elrendezésben arcokat, 3 dimenziós mesterséges tárgyakat, valamint alakinformációval nem rendelkező zaj képeket mutattunk be, miközben a BOLD jeleket regisztráltuk. A kontrollszemélyekhez képest a (feltételezhetően) genetikai eredetű zavarral élők esetében csökkent BOLD jelet kaptunk egyrészt a Mag rendszerhez tartozó OFA-ban és FFA-ban, másrészt az elsősorban tárgyészlelésben érintett LOC területen is (laterális okcipitális komplexum, Malach és munkatársai, 1995). Ezeken a területeken prosopagnosiás személyeknél nemcsak csökkent jelet kaptunk, hanem a jel lefutása is eltért – a csökkenés gyorsabban és erőteljesebben jelentkezett, mint a neurotipikus személyeknél. Összességében tehát a mi háromfős mintánk is jelentős funkcionális eltéréseket mutatott. Emellett fontos megemlíteni, hogy az LOC tipikustól eltérő mintázata sugallja azt is, hogy a terület – bár nem része a Haxby modell Mag rendszerének – jelentős szerepet játszhat a normál arcfeldolgozásban (ennek további részletezése az 5. tézispontban bemutatott 10. közlemény keretein belül).

Az arcfelismerési zavar elektrofiziológiai vizsgálatainak egy része a neurotipikus arc-szenzitív mintázatot mutatta (Minnebusch és munkatársai, 2007; Towler és munkatársai, 2012), míg mások (pl. Kress és Daum, 2003) csökkent arc-szenzitivitást írtak le, melynek hátterében nem a csökkent arc-jel állt, hanem meglepő módon a nem-arc ingerek által kiváltott N170-es komponens „arc-szerű" jellege. Egyesek azt feltételezik, hogy e hatás hátterében az áll, hogy az elsősorban tárgyak kódolásáért felelős LOC terület a Mag rendszer bekapcsolása előtt előszűri a képi információt, és annak esetleges arcszerűsége esetén „küldi" az információt az arcterületek felé (Duchaine, 2011).

A (feltételezhetően) genetikai eredetű prosopagnosiás család tagjai részt vettek egy eseményfüggő kiváltott válasz vizsgálatban is, ahol egy egyszerű kategorizációs feladat során (arc vagy nem-arc) arcokat és Fourier fázis-randomizációval készült zajképeket mutattunk be. Míg a nemben, korban és iskolázottságban illesztett kontrollszemélyek jelentős arc-szenzitivitást mutattak (nagyobb N170 arcokra, mint zaj ingerekre), addig ez a

hatás egyik prosopagnosiás családtagnál sem mutatkozott. A korábbiakban leírtakhoz hasonlóan mi is azt kaptuk, hogy a szenzitivitás csökkenése annak volt betudható, hogy a zajingerek által generált N170-es komponens amplitúdója lényegesen nagyobb volt, mint a neurotipikusoknál. A mélyebb jelanalízis eredményei azt mutatták, hogy ennek az amplitúdó-növekedésnek a hátterében a zajingerek által kiváltott egyedi N170-ek növekedett idői szinkronizációja, valamint a 130-200 ms-os idői ablakban a theta oszcillációk amplitúdójának növekedése áll. Az eredményeink és az eddig ismertek alapján feltételezhetjük tehát, hogy a Mag területek vagy nem megfelelően előszelektált információt kapnak, vagy nem tudnak szelektív aktivitás-mintázatot mutatni (magyarán a feldolgozási hálózatban a zavar vagy az LOC és a Mag rendszer közötti kapcsolati úton jelentkezhet, vagy magában a Mag rendszerben).

5. **tézis Nagy elemszámú magyar fejlődési arcfelismerési zavarral élő személyek komplex viselkedéses és elektrofiziológiai vizsgálatsorozata kimutatta, hogy a prosoganosiás populáció felbontható apperceptív (korai zavar) és asszociatív (kései zavar) alcsoportokra. Korai zavar esetén feltételezhető, hogy arcokra történő nehéz perceptuális döntések esetén a feladat megoldásához az elsősorban tárgyészlelésért felelős LOC terület bevonásával hozzák meg a döntést. (8., 9., 10. közlemény)**

Bár az elmúlt bő két évtizedben az arcfelismerési zavar vizsgálatát egyre nagyobb érdeklődési övezi, ám a korábban már ismertetett okok miatt (a vizsgálati eredmények heterogenitása) az egyes tanulmányok következtetéseit nehezen lehet általánosítani. Mindehhez szervesen társul az a tény, hogy a legtöbb esetben igen kis elemszámú mintán folytak a vizsgálatok. A XIX. század végén Lissauer (1890) a tárgyfelismerési zavart két altípusra bontotta – megkülönböztetett ún. apperceptív és asszociatív zavarokat. Úgy gondolta, hogy az apperceptív zavarok hátterében a korai vizuális-perceptuális folyamatok sérülése állhat, míg az asszociatív zavar esetében ezek a folyamatok épek, a felismeréshez szükséges, a képi reprezentációhoz kapcsolt (asszociált) szemantikus reprezentáció nem érhető el (olyan információk, mint például a tárgy neve vagy az, hogy mire használjuk az adott tárgyat). A ’80-as évek közepén és a ’90-es évek elején többek felvetették (Benton, 1984; De Renzi és munkatársai, 1991), hogy ez az elkülönítés az arcfelismerési zavarok esetében is megállja a helyét. Ráadásul tézisfüzetemben többször utaltam arra is, hogy a kapott eredmények igen heterogének. Bár az ellentmondásosság nagyrészt valóban azzal

magyarázható, hogy maga a zavar is igen nagy egyéni és/vagy csoportszintű eltéréseket mutat, de sajnos sokszor azt tapasztaljuk, hogy alapvető módszertani problémák is jelentkeznek az egyes vizsgálatokban. Itt nem elsősorban az igen alacsony elemszámra gondolok (bár tény, hogy a legtöbb vizsgálat eredményeit úgy általánosítják, hogy valójában 4-7 személy adatait veszik alapul), hanem arra a problémára, hogy a vizsgálatban használt paradigmák jelentős része például nem percepciót mér. A tézisfüzetem 8. közleménye egyrészt egy alapos irodalmi áttekintést ad az arcfelismerési zavarok vizsgálati eredményeivel kapcsolatban, végig szem előtt tartva azt az elképzelést, hogy a zavaron belüli csoportok közötti differenciálás lehetősége megalapozott. Másrészt olyan jövőbeni paradigmákat vázol fel, melyekkel valóban szelektíven lehet tesztelni a perceptuális és asszociációs feldolgozási állomásokat és utakat.

Mindezeket alapul véve az utolsó két közleményben (konferencia absztraktok) egy máig egyedülállóan nagy mintán végzett vizsgálatsorozat eredményeit ismertetem. 26 fejlődési arcfelismerési zavarral rendelkező felnőtt magyar személyt, valamint hozzájuk egyenként korban, nemben, és iskolázottságban illesztett neurotipikus kontrollszemélyt teszteltünk. Egyrészt egy komplett neuropszichológiai tesztcsomagot vettünk fel a résztvevőkkel, másrészt a 3. tézispont alatt már ismertetett 5. számú közleményben bemutatott eseményfüggő kiváltott potenciál kísérletet ismételtük meg, immár a klinikai csoporton.

Az arcfeldolgozás különböző állomásainak szelektív tesztelése érdekében olyan viselkedéses feladatokat választottunk, melyek egyrészt ki tudják mutatni a sérült arcfelismerést a prosopagnosiás csoportban, másrészt választ adhat arra a kérdésre, hogy a Lissauer-féle apperceptív vs. asszociatív alcsoportok a mi mintánk esetén kirajzolódnak-e. A Cambridge Arc Emlékezeti Teszt (Duchaine és Nakayama, 2006), valamint az ennek analógiájára autó ingereket használó Cambridge Autó Emlékezeti Teszt (Dennett és munkatársai, 2012) eredményeinek statisztikai összehasonlítása azt mutatta, hogy az egész prosopagnosiás csoport lényegesen rosszabb teljesítményt mutat arcok esetén, mint a kontrollszemélyek. Autók esetén ez a csoportközi különbség nem jelentkezett. A perceptuális feldolgozás tesztelésére a Cambridge Arc Percepciós Tesztet (Duchanie és munkatársai, 2007) használtuk, ahol a személyeknek egy végig bemutatott archoz (célinger) viszonyítva egy alatta bemutatott arc-sorozat elemeit kell a célingerhez való hasonlóság szerint sorba rendezni. Eredményeink azt mutatták, hogy ha a két arcteszt eredményeit összehasonlítjuk, akkor az emlékezeti (felismerést igénylő) dimenzió mentén a klinikai csoport homogén volt, mindannyian jelentősen rosszabb teljesítményt mutattak, mint a kontrollszemélyek, addig a perceptuális feladatban az arcfelismerési zavarral élők

két, élesen elkülönülő csoportra váltak szét. Míg egyes prosopagnosiás személyek nagy hibaszámmal teljesítettek a feladatban, addig mások szinte alig vétettek hibát a perceptuális feldolgozásban (és így a neurotipikus kontrollszemélyek teljesítményét tükrözték az adott feladatban).

A 3. tézispontban már felvetettem annak lehetőségét, hogy az ott ismertetett paradigma alkalmas lehet arra, hogy az arcfelismerési zavar hátterében meghúzódó neuronális történéseket feltérképezze, esetlegesen a zavar okára lehessen következtetni. E megfontolások miatt az 5. közleményben ismertetett paradigmát alkalmaztuk a fejlődési arcfelismerési zavarral élő klinikai csoportunk, valamint a hozzájuk illesztett kontrollcsoportunk esetén. Bár a klasszikus korai arcokhoz kötött kiváltott válasz komponenseken tükröződő zaj-függő mintázatot mind a klinikai, mind a neurotipikus csoport esetén megkaptuk (a pozitív polaritású komponensek jelnövekedése, míg az N170 szisztematikus amplitúdó-csökkenése a hozzáadott zaj mértékének függvényében), a P2-es komponensen kategória-specifikus csoportközi eltérések mutatkoztak. Arcingerek esetén ugyanis a hozzáadott zaj hatására a P2-es komponens nagyobb jelnövekedést mutatott fejlődési arcfelismerési zavar esetén, mint a kontrolloknál. Ismert, hogy a P2 idegi generátora az LOC lehet (Schendan és Lucia, 2010), ennek tükrében tehát azt mondhatjuk, hogy zajos arcingerek esetén az LOC „túlaktiválódik" fejlődési arcfelismerési zavarral élő személyeknél. Ha a perceptuális/szemantikai dimenzió mentén kirajzolódó eltéréseket is figyelembe vesszük, akkor érdekes módon úgy tűnik, hogy ez az arc-specifikus jelnövekedés a P2-s komponensen csak az apperceptív zavarral élők esetében jelenik meg. Korábbi funkcionális képalkotó eljárást alkalmazó tanulmányok direkt oksági modelleket feltérképezve (DCM) kimutatták (Nagy és munkatársai, 2012), hogy a Mag rendszerhez szorosan kapcsolódik a tárgyfelismerésben érintett LOC is, mind előreható (feed forward), mind visszaható (feedback) kapcsolatokkal. Úgy tűnik tehát, hogy amennyiben az arcfelismerési zavar már a perceptuális kódolás szintjén megjelenik, akkor a hiba a Mag rendszer és az LOC közötti oda- és/vagy visszaható összeköttetések nem megfelelő működése miatt jelenik meg.

Összegzés

A tézisfüzetemben bemutatott közleményekben az arcfeldolgozás természetesnek mondható és atipikus zavaraival foglalkoztam. Az első tézisponthoz olyan közlemények eredményeit ismertettem, melyek viselkedéses és elektrofiziológiai módszerek segítségével egy komplex vizuális inger, az emberi arcok esetében mutatott be utóhatásokat és vizsgálta a hatás mögött meghúzódó idegi mechanizmusokat. Több arcdimenzió mentén sikerült viselkedéses utóhatást kimutatnunk, és számos vizsgálatunk eredménye megerősíti azt az elképzelést, hogy e hatások egyrészt a magasabb-szintű vizuális területek (főként a majom IT-vel homológ alsó halántéklebenyi területek) adaptációja áll, másrészt a hatás jobb oldali féltekei dominanciát mutat. Továbbá kimutattuk, hogy az adaptációs idő hosszának változtatásával a humán arcészlelés különböző lépéseit elkülöníthetjük, és ez a különbség jelentkezik az eseményfüggő kiváltott potenciál komponenseken is.

Ugyancsak „természetes eredetű" zavarnak tekinthetjük azt a speciális esetet, amikor valamely külső (vagy belső) körülmény hatására egy inger perceptuális kódolása válik nehézzé; például abban az esetben, amikor az inger valamilyen mértékben zajos információt (is) tartalmaz. Kísérletünkben különböző mértékben zajosított arc- és autó ingerek esetén kimutattuk, hogy a kiváltott válasz hozzáadott zaj okozta modulációinak kategória-specificitása az inger megjelenése után már 100 ms-mal megjelenik. Ez a kategória-specifikusság vetette fel annak lehetőségét is, hogy a paradigmát később arcfelismerési zavarral élők esetében is alkalmazzuk és vizsgáljuk eredményeit.

Genetikai eredetű arcfelismerési zavarral élők komplex neuropszichológiai, képalkotó eljárással, valamint elektrofiziológiai módszerekkel végzett vizsgálati eredményeink azt mutatják, hogy Mag rendszer területeinek arc-szenzitív neuronális válaszai jelentősen eltérnek a neurotipikustól. Ez az eltérés mind a BOLD jel nagyságában és idői lefutásában észrevehető, mind az arcok strukturális feldolgozásához kötött N170-es kiváltott válasz komponens arc-szenzitivitásának eltűnésében megmutatkozik.

Nagy elemszámú klinikai vizsgálataink azt mutatták, hogy a tárgyfelismerési zavarok során alkalmazott apperceptív vs. asszociatív megkülönböztetés fejlődési arcfelismerési zavar esetében is helytálló. A viselkedéses profilok alcsoport-függő elkülönülése mellett eredményeink bizonyítékot szolgáltatnak arra, hogy apperceptív zavar esetén feltételezzük, hogy ennek hátterében az LOC terület és a Mag rendszert alkotó OFA, FFA területek közötti összeköttetések nem megfelelő működése állhat. További vizsgálatok

szükségesek azonban annak tesztelésére, hogy az előreható-, vagy a visszacsatoló kapcsolati körök sérülését értük-e tetten.

Válogatott publikációk

1. Vakli, P., Németh, K., *Zimmer, M.*, Schweinberger, S.R., Kovács, G. (2012) Face distortion aftereffects evoked by featureless first-order stimulus configurations. Frontiers in Psychology 3:566. doi:10.33896fpsyg.2012.00566
2. Nagy, K., *Zimmer, M.*, Greenlee, M.W., Kovács, G. (2012) Neural correlates of after-effects caused by adaptation to multiple face displays. Experimental Brain Research 220:261-275. doi:10.1007/s00221-012-3135-3
3. *Zimmer, M.*, Kovács, G. (2011) Position specificity of adaptation-related face aftereffects. Philosophical Transaction of the Royal Society B Biological Sciences 366:586-595. doi:10.1098/rstb.2010.0265
4. *Zimmer, M.*, Zbanţ, A., Németh, K., Kovács, G. (2015) Adaptation Duration Dissociates Category-, Image-, and Person-Specific Processes on Face-Evoked Event-Related Potentials. Frontiers in Psychology 6:1945. doi:10.3389/fpsyg.2015.01945
5. Németh, K., Kovács, P., Vakli, P., Kovács, G., *Zimmer, M.* (2014) Phase noise reveals early category-specific modulation of the event-related potentials. Frontiers in Psychology 5:367, doi:10.3389/fpsyg.2014.00367
6. Németh, K., *Zimmer, M.*, Nagy, K., Bankó, É.M., Vidnyánszky, Z., Vakli, P., Kovács, G. (2015) Altered BOLD response within the core face-processing network in congenital prosopagnosia. Ideggyógyászati Szemle 68(5-6):199-211. http://dx.doi.org/10.18071/isz.68.0199
7. Németh, K./*Zimmer, M.*, Schweinberger, S.R., Vakli, P., Kovács, G. (2014) The Background of Reduced Face Specificity of N170 in Congenital Prosopagnosia. PLoS One 9(7):e101393. doi:10.1371/journal.pone.0101393
8. Németh, K., *Zimmer, M.* (2015) Az arcfelismerési zavarok osztályozása a kialakulás oka, az idegtudományi, valamint a viselkedéses eredmények tükrében. Magyar Pszichológiai Szemle 70(3/2):507-535. doi:10.1556/0016.2015.70.3.2
9. Németh, K., Kovács, P., Vakli, P., Kovács, G., *Zimmer, M.* (2014) Subtypes pf developmental prosopagnosia: the role of the perceptual and memory factors. ECVP 2014 poster, Belgrade, Serbia. Perception 43, supplement, p. 72.
10. *Zimmer, M.*, Németh, K., Kovács, P., Vakli, P., Kovács, G. (2014) Noise-induced perceptual processing demands in developmental prosopagnosia. ECVP 2014 poster, Belgrade, Serbia. Perception 43, supplement, p. 72.

Hivatkozások

Allison, T., Puce, A., Spencer, D.D., McCarthy, G. (1999) Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cerebral Cortex* 9, 415–430.

Arisztotelész (1955) Parva naturalia. Revised text with introduction and commentary by WD Ross. Oxford University Press, Oxford

Avidan, G., Hasson, U., Malach, R., Behrmann, M. (2005) Detailed exploration of face-related processing in congenital prosopagnosia: 2. Functional neuroimaging findings. *Journal of Cognitive Neuroscience* 17, 1150–1167.

Bankó, E.M., Gál, V., Körtvélyes, J., Kovács, G., Vidnyánszky, Z. (2011) Dissociating the effect of noise on sensory processing and overall decision difficulty. *Journal of Neuroscience* 31, 2663–2674.

Behrmann, M., Avidan, G., Gao, F., Black, S. (2007) Structural imaging reveals anatomical alterations in inferotemporal cortex in congenital prosopagnosia. *Cerebral Cortex* 17, 2354–2363.

Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., McCarthy, G. (1996) Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience* 8, 551–565.

Benton, A.L. (1984) Facial recognition. In L. Costa & O. Spreen (Eds.), *Studies in Neuropsychology. Selected Papers of Arthur Benton*. New York: Oxford University Press.

DeGutis, J., Bentin, S., Robertson, L., D'Esposito, M. (2007) Functional plasticity in ventral temporal cortex following cognitive rehabilitation of a congenital prosopagnosic. *Journal of Cognitive Neuroscience* 19, 1790–1802.

Dennett, H.W., McKone, E., Tavashmi, R., Hall, A., Pidcock, M., Edwards, M., Duchaine, B. (2012) The Cambridge Car Memory Test: a task matched in format to the Cambridge Face Memory Test, with norms, reliability, sex differences, dissociations from face memory, and expertise effects. *Behavioral Research Methods* 44(2), 587-605.

De Renzi, E., Faglioni, P., Grossi, D., Nichelli, P. (1991) Apperceptive and associative forms of prosopagnosia. *Cortex* 27(2), 213-221.

Desjardins, J., Segalowitz, S.J. (2009) Deconstructing the P1 and N170 face-effect using independent component analysis. *Psychophysiology* 46, S24. Elérhető online: https://www.brocku.ca/psychology/people/Desjardins%202009%20SPR%20poster.pdf

DiCarlo, J.J., Maunsell, J.H.R. (2003) Anterior inferior temporal neurons of monkeys engaged in object recognition can be highly sensitive to object retinal position. *Journal of Neurophysiology* 89, 3264‑3278.

Duchaine, B., Nakayama, K. (2005) Dissociations of face and object recognition in developmental prosopagnosia. *Journal of Cognitive Neuroscience* 17, 249-261.

Duchaine, B.C., Nakayama, K. (2006) The Cambridge Face Memory Test: results for neurologically intact individuals and an investigation of its validity using inverted face stimuli and prosopagnosic participants. *Neuropsychologia* 44(4), 576-585.

Duchaine, B.C., Germine, L., Nakayama, K. (2007) Family resemblance: ten family members with prosopagnosia and within-class object agnosia. *Cognitive Neuropsychology* 24(4), 419-430.

Duchaine, B. (2011). Developmental prosopagnosia: Cognitive, neural, and developmental investigations. In A. J. Calder, G. Rhodes, M. H. Johnson & J. V. Haxby (Eds.), *The Oxford Handbook of face perception*. Oxford: Oxford University Press.

Eimer, M. (2000) The face-specific N170 component reflects late stages in the structural encoding of faces. *Neuroreport* 11, 2319–2324.

Feuerriegel, D., Churches, O.F., Keage, H.A.D. (2015) Is neural adaptation of the N170 category-specific? Effects of adaptor stimulus duration and interstimulus interval. *International Journal of Psychophysiology* 96, 8–15.

Gauthier, I., Skudlarski, P., Gore, J., Anderson, A. (2000) Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nature Neuroscience* 3, 191–197.

Harris, A., Nakayama, K. (2007) Rapid face-selective adaptation of an early extrastriate component in MEG. *Cerebral Cortex* 17, 63–70.

Harris, A., Nakayama, K. (2008) Rapid adaptation of the m170 response: importance of face parts. *Cerebral Cortex* 18, 467–476.

Haxby, J., Hoffman, E., Gobbini, I. (2000) The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences* 4, 223–232.

Heekeren, H.R., Marrett, S., Ungerleider, L.G. (2008) The neural systems that mediate human perceptual decision making. *Nature Review Neuroscience* 9, 467–479.

Itier, R.J., Taylor, M.J. (2004a) N170 or N1? Spatiotemporal differences between object and face processing using ERPs. *Cerebral Cortex* 14, 132–142.

Itier, R.J., Taylor, M.J. (2004b) Effects of repetition learning on upright, inverted and contrast-reversed face processing using ERPs. *Neuroimage* 21, 1518–1532.

Jemel, B., Schuller, A.M., Cheref-Khan, Y., Goffaux, V., Crommelinck, M., Bruyer, R. (2003) Stepwise emergence of the face-sensitive N170 event-related potential component. *Neuroreport* 14, 2035–2039.

Kanwisher, N., McDermott, J., Chun, M. (1997) The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience* 17, 4302–4311.

Kennerknecht, I., Grueter, T., Welling, B., Wentzek, S., Horst, J., Edwards, S., Grueter, M. (2006) First report of prevalence of non-syndromic hereditary prosopagnosia (HPA). *American Journal of Medical Genetics Part A* 140A, 1617–1622.

Kennerknecht, I., Plümpe, N., Edwards, S., Raman, R. (2007) Hereditary prosopagnosia (HPA): the first report outside the Caucasian population. *Journal of Human Genetics* 52, 230–236.

Kovács, Gy., Zimmer, M., Harza, I., Antal, A., Vidnyánszky, Z. (2005) Position-specificity of facial adaptation. *Neuroreport* 16, 1945–1949.

Kovács, Gy., Zimmer, M., Bankó, É., Harza, I., Antal, A., Vidnyánszky, Z. (2006) Electrophysiological correlates of visual adaptation to faces and body parts in humans. *Cerebral Cortex* 16, 742–753.

Kovács, G., Zimmer, M., Harza, I., Vidnyánszky, Z. (2007) Adaptation duration affects the spatial selectivity of facial aftereffects. *Vision Research* 47, 3141–3149.

Kovács, G. (2008) Az arcpercepció és arcadaptáció elektrofiziológiája. *Magyar Pszichológiai Szemle* 64/1, 9-17.

Kovács G., Cziraki C., Vidnyánszky Z., Schweinberger S.R., Greenlee M.W. (2008) Position-specific and position-invariant face aftereffects reflect the adaptation of different cortical areas. *Neuroimage* 43(1), 156–164.

Kress, T., & Daum, I. (2003) Event-related potentials reflect impaired face recognition in patients with congenital prosopagnosia. *Neuroscience Letters* 352, 133-136.

Leopold, D.M, O'Toole, A., Vetter, T., Blantz, V. (2001) Prototype referenced shape encoding revealed by high-level after effect. *Nature Neuroscience* 4, 89–94.

Lissauer, H. (1890) Ein Fall von Seelenblindheiten nebst einen Beitrage zur Theorie derselben. *Archiv für Psychiatrie and Nervenkrankenheiten, 21*, 222-270.

Malach, R., Reppas, J.B., Benson, R.R., Kwong, K.K., Jiang, H., Kennedy, W.A., Ledden, P.J., Brady, T.J., Rosen, B.R., Tootell, R.B. (1995) Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 92, 8135–8139.

Mather, G., Verstraten, F., Anstis, S. (1998) *The motion aftereffect: a modern perspective* (eds.) MIT Press, Boston, MA

Minnebusch, D.A., Suchan, B., Ramon, M., Daum, I. (2007) Event-related potentials reflect heterogeneity of developmental prosopagnosia. *European Journal of Neuroscience* 25(7), 2234-2247.

Nagy, K., Zimmer, M., Liu, W., Kovács, G. (2009) The sensitivity of face specific ERP components to the nature of stimulus noise. *Learning and Perception* 1, 183–197.

Nagy, K., Greenlee, M.W., Kovács, G. (2012) The lateral occipital cortex in the face perception network: an effective connectivity study. *Frontiers in Psychology* 3:141.

Németh, K., Kovács, P., Vakli, P., Kovács, G., Zimmer, M. (2014) Phase noise reveals early category-specific modulation of the event-related potentials. *Frontiers in Psychology* 5:367.

Nemrodov, D., Itier, R.J. (2012) Is the rapid adaptation paradigm too rapid? Implications for face and object processing. *Neuroimage* 61, 812–822.

Philiastides, M.G., Ratcliff, R., Sajda, P. (2006) Neural representation of task difficulty and decision making during perceptual categorization: a timing diagram. *Journal of Neuroscience* 26, 8965–8975.

Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, J., McCarthy, G. (1998) Temporal cortex activation in humans viewing eye and mouth movements. *Journal of Neuroscience* 18, 2188–2199.

Rolls, E.T., Baylis, G.C. (1986) Size and contrast have only small effects on the responses to faces of neurons in the cortex of the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research* 65, 38–48.

Rolls, E.T., Aggelopoulos, N.C., Zheng, F. (2003) The receptive fields of inferior temporal cortex neurons in natural scenes. *Journal of Neuroscience* 23, 339‑348.

Rossion, B., Caldara, R., Seghier, M., Schuller, A-M., Lazeyras, F., Mayer, E. (2003) A network of occipito-temporal face-sensitive areas besides the right middle fusiform gyrus is necessary for normal face processing. *Brain* 126, 1–15.

Rossion, B., Jacques, C. (2008) Does physical interstimulus variance account for early electrophysiological face sensitive responses in the human brain? Ten lessons on the N170. *Neuroimage* 39, 1959–1979.

Rousselet, G.A., Husk, J.S., Bennett, P.J., Sekuler, A.B. (2007) Single-trial EEG dynamics of object and face visual processing. *Neuroimage* 36, 843–862.

Rousselet, G.A., Husk, J.S., Bennett, P.J., Sekuler, A.B. (2008a) Time course and robustness of ERP object and face differences. *Journal of Vision* 8, 1–18.

Rousselet, G.A., Pernet, C.R., Bennett, P.J., Sekuler, A.B. (2008b) Parametric study of EEG sensitivity to phase noise during face processing. *BMC Neuroscience* 9:98.

Schendan H.E., Lucia L.C. (2010) Object-sensitive activity reflects earlier perceptual and later cognitive processing of visual objects between 95 and 500ms. *Brain Research* 1329:124–141.

Schiltz, C., Sorger, B., Caldara, R., Ahmed, F., Mayer, E., Goebel, R., Rossion, B. (2006) Impaired face discrimination in acquired prosopagnosia is associated with abnormal response to individual faces in the right middle fusiform gyrus. *Cerebral Cortex* 16, 574–586.

Schneider, B.L., Delong, J.E., Busey, T.A. (2007) Added noise affects the neural correlates of upright and inverted faces differently. *Journal of Vision* 7:4.

Schweinberger, S.R., Pickering, E.C., Jentzsch, I., Burton, A.M., Kaufmann, J.M. (2002) Event-related brain potential evidence for a response of inferior temporal cortex to familiar face repetitions. *Cognitive Brain Research* 14, 398–409.

Schweinberger, S.R. (2011) "Covert recognition and the neural system for face processing," in *Oxford Handbook of Face Perception*, eds. A. J. Calder, G. Rhodes, M. H. Johnson, and J. V. Haxby (Oxford, NY: Oxford University Press), 345–366.

Thomas, C., Avidan, G., Humphreys, K., Jung, K., Gao, F., Behrmann, M. (2009) Reduced structural connectivity in ventral visual cortex in congenital prosopagnosia. *Nature Neuroscience* 12, 29–31.

Towler, J., Gosling, A., Duchaine, B., Eimer, M. (2012) The face-sensitive N170 component in developmental prosopagnosia. *Neuropsychologia* 50(14), 3588-3599.

Valentine, T. (1991) A unified account of the effects of distinctiveness, inversion, and race in face recognition. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 43, 161–204.

Walther, C., Schweinberger, S.R., Kaiser, D., Kovács, G. (2013) Neural correlates of priming and adaptation in familiar face perception. *Cortex* 49, 1963–1977.

Webster, M.A., MacLin, O.H. (1999) Figural after-effects in the perception of faces. *Psychonomic Bulletin & Review* 6, 647-653.

Webster, M.A., Kaping, D., Mizokami, Y., Duhamel, P. (2004) Adaptation to natural facial categories. *Nature* 428, 557-561.

Wild, H.A., Busey, T.A. (2004) Seeing faces in the noise: stochastic activity in perceptual regions of the brain may influence the perception of ambiguous stimuli. *Psychonomic Bulletin & Review* 11, 475–481.

Yin, R. (1969) Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology* 81, 141–145.

Zimmer, M. (2010) The behavioural and electrophysiological aspects of the temporal context of face processing. Doctoral thesis.

Zimmer, M., Kovács, G. (2011). Electrophysiological correlates of face distortion after-effects. *Quarterly Journal of Experimental Psychology (Hove)* 64, 533–544.

Zimmer, M. (2013) *Arcészlelés*. AkadémiaiKiadó, Budapest