

Az Alfa Oszcillációk Szerepe a Vizuális Tárgyfeldolgozásban

Tézisfüzet a *Ph.D.* disszertációhoz

Knakker Balázs

Tudományos vezető:

Prof. Vidnyánszky Zoltán
a Magyar Tudományos Akadémia doktora



Roska Tamás Műszaki és Természettudományi Doktori Iskola
Információs Technológiai és Bionikai Kar
Pázmány Péter Katolikus Egyetem

Budapest, 2016

1. Bevezető

Az alfa oszcillációk kutatása hosszú múltra tekint vissza. A korai, a szem kinyitásakor jelentkező alfa amplitudócsökkenéssel kapcsolatos megfigyelések [1, 2] alapján sokáig kötötték a nagy amplitudójú alfa hullámokat valamiféle kérgi üresjáráthoz. Később a szenzoros és motoros tevékenységet kísérő amplitudócsökkenésről (event-related desynchronization, ERD) kimutatták, hogy intenzív kérgi számítások köthetők hozzá [3], míg az ellenoldal, a szinkronizáció (event-related synchronization, ERS) üresjáratként való értelmezése viszonylag sokáig domináns maradt. További számos kutatást követően született meg az ERS-t aktív gátlási, elnyomási folyamatokkal összekötő inhibíciós elmélet [4, 5], mely különösen gyömolcsözőnek bizonyult a figyelmi kutatások terén [6]. A figyelem működésében ugyanis kulcsfontosságú elemnek tekinthető a kérgi reprezentációkért versengő irreleváns ingerek elnyomása, ami által a felszabadult erőforrások a fontos ingerek reprezentációjára fordíthatódnak [7].

Neurofiziológiai szempontból az alfa és több más alacsony frekvenciájú oszcilláció legfontosabb ismérve, hogy igen nagy hatással lehet az idegsejtek tüzelési mintázataira. Az idegsejtek tüzelésére, és a magasfrekvenciájú oszcillációkra is jellemző, hogy intenzitásuk gyakran az alfa oszcillációk fázisától függ [8]; nagyobb valószínűséggel fordulnak elő bizonyos fázisszögek mellett és legátlódnak a ciklus további részei közben. Igaz, a gátlásnak itt is jut szerep, de ebből a nézőpontból sokkal fontosabb az, hogy az alfa oszcillációk csatornát biztosítanak a kérgi kommunikációhoz, ami kisebb, helyi, vagy akár nagyobb, az egész agyon átívelő sejtegyüttesek (*ensembles*) számára lehetővé teszi komplex koordinált számítási feladatok elvégzését [9, 10]. Újabban már azt is lehet tudni, hogy a vizuális rendszeren belüli egyik legfontosabb kapcsolatrendszer, a területek közötti visszacsatoló pályákon való információáramlás fő hordozója is az alfa sávbeli oszcillációs

tevékenység [11, 12], aminek így fontos szerep jut a vizuális rendszer prediktív modelljének megfeleltethető agyi folyamatokban [13].

Ebben a disszertációban az alfa oszcillációk a kérgi vizuális tárgyfeldolgozásban mutatott szerepét két szempontból vizsgálom.

A disszertáció célkitűzései:

Először, kimutatom, hogy a téri és tulajdonság-alapú vizuális figyelem esetében már ismert összefüggésekkel analóg módon az alfa oszcillációk szerepet játszanak az egymással átfedésben lévő komplex természetes tárgyakra (arcokra és szavakra) irányuló, tehát tárgy-alapú figyelem neurális folyamataiban is.

Másodszor, a nyomtatott vizuális szavak esetén megmutatom, hogy a vizuális rendszer gyakori és/vagy fontos ingerekre optimalizált működése – vagyis a vizuális szakértelem – szintén megnyilvánul az alfa oszcillációkban. Azt is megvizsgálom, hogyan alakítja a vizuális szakértelem a kiváltott válaszokat (ERP), és ezek hogyan viszonyulnak a természetes olvasás közben mérhető válaszmodulációkhoz.

2. Módszerek

Az alábbi tézisek alapját vizuális ingerek bemutatásával végzett humán EEG kísérletek eredményei képezik. Az eredményeket Eseményhez Kötött Potenciálok (*Event Related Potentials*, ERP) és wavelet-alapú módszerekkel jellemzett idegi oszcillációk tekintetében vizsgáltam. A statisztikai elemzések során hagyományos parametrikus tesztek és sokszoros egyváltozós tesztek alkalmaztam. Az utóbbi tesztekben az elsőfajú hibát klaszter-alapú permutációs Monte Carlo módszerekkel kontrolláltam.

A kísérletekben részt vevő személyek látása ép vagy korrigált volt, nem szenvedtek neurológiai zavarban, a vizsgálat céljáról és módjáról részletes szóbeli és írásbeli tájékoztatást kaptak, majd

aláírták a beleegyező nyilatkozatot. AZ EEG és EOG jelek rögzítésére BrainAmp erősítőket (BrainAmp MR and Standard, Brain Product GmbH, Munchen, Germany) és elektródsapka (Easycap GmbH, Herrsching-Breitbrunn, Germany) segítségével a skalpon rögzített 64-csatornás aktív elektróda-rendszert (ActiCAP from Brain Products) használtam. A kísérlet alatti fixációt online monitoroztam és mértem IViewX Hi-Speed (SensoMotoric Instruments GmbH, Teltow, Germany) szemmozgáskövető rendszerrel. Az ingerbemutatót és válaszgyűjtést MATLAB és PsychToolbox 3 [14, 15] szoftverek segítségével végeztem.

Az EEG adatok előfeldolgozásához és elemzéséhez Brain Vision Analyzer 1.05 (Brain Products) és MATLAB szoftvereket, valamint EEGLAB toolbox-ot használtam [16]. AZ ERP előfeldolgozása során az adatok időbeli szűréséhez, szegmentálásához és műtermékmentesítéséhez sztenderd módszereket alkalmaztam. Az adatokat gömbi spline interpoláció és felületi Laplace operátor használatával transzformáltam (*Scalp Current Density* transzformáció, SCD [17, 18]). Az SCD-transzformált adatok referenciafüggetlenek, és kevésbé érzékenyek a tömegvezetésre [19]. Az idő-frekvencia elemzést a MATLAB Wavelet Toolbox-ban implementált komplex Morlet waveletekkel történő konvolúcióval készítettem. A statisztikai elemzéseket STATISTICA (StatSoft, Tulsa, OK, USA) és MATLAB szoftverek segítségével végeztem. A sokszoros egyváltozós statisztikákhoz a FieldTrip [9] toolbox-ot alkalmaztam, az elsőfajú hiba kezelésére klaszter-alapú Monte Carlo permutációs statisztikákat használtam [10].

3. Új tudományos eredmények

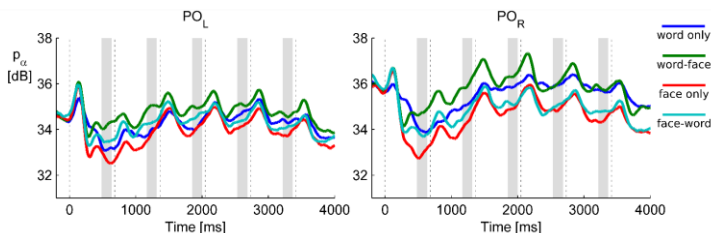
I.Tézis

Elsőként igazoltam, hogy a tárgy-alapú figyelmi szelekció idegi folyamataiban – hasonlóan a téri és tulajdonság-alapú figyelmi szelekcióhoz – a látókérgi alfa oszcillációk is szerepet játszanak.

A szerző kapcsolódó publikációi: [J1].

Az utóbbi két évtizedben a különböző skalpon [20–23] és invazív [8] módszerekkel mért elektrofiziológiai, szimultán képalkotó eljárásokkal [24] és neurostimulációs módszerekkel [25] végzett vizsgálatok eredményei egyaránt hangsúlyozzák a látókérgi alfa oszcillációk szerepét a bejövő vizuális információ figyelmi szűrési folyamataiban [5]. Számos kutatás igazolja, hogy a téri figyelmi szelekció esetén a látómező figyelmen kívüli részét reprezentáló kérgi területeken megnövekedett alfa tevékenység mérhető, míg a releváns területeken csökken az alfa hullámok amplitúdója [20]. Újabb eredmények szerint ezzel analóg modulációk mérhetőek tulajdonság-alapú [6] figyelmi szelekció esetén is. Ugyanakkor tárgy-alapú figyelmi szelekció esetében eddig még nem vizsgálták az alfa oszcillációk szerepét a figyelmi szűrési folyamatokban. EEG vizsgálatunkban a résztvevők tárgy-alapú figyelmi szelekciós feladatot hajtottak végre: az aktuális próba jelzőingerének megfelelően arcokra vagy szavakra irányították a figyelmiüket, ezt követően 6 szó- és/vagy arcingerből álló foveálishan bemutatott képsorozatok jelentek meg. A próbák egyik felében csak a releváns kategóriájú inger szerepelt, a próbák másik felében arcképekre vetített szavak voltak láthatóak. Az ingersorozat megjelenése után a résztvevőknek jelezniük kellett, hogy hányszor (0, 1 vagy 2) fordult elő az, hogy egymást követően két ugyanolyan típusú (arcoknál: férfi/nő; szavaknál: gyümölcs/állat) inger jelent meg. Hasonlóan pontosan teljesítettek a szó- (77%) és arcinger

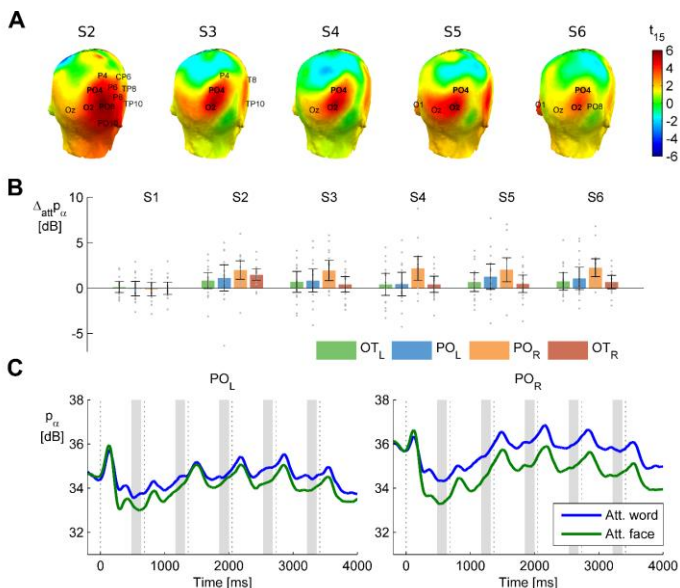
esetén (76%), ugyanakkor zavaró ingerek jelenlétében a pontosság csökkenése (79%-ról 74%-ra) volt megfigyelhető.



1. ábra: Az alfa teljesítmény csoportátlaga a négy kondícióban a parieto-occipitális skalprégióban. Az eredmények részletei a következő ábrákon láthatók.

I/1. Tézis– Kimutattam, hogy a foveálisan bemutatott nyomtatott szóingerek figyelmi szelekciója az arcképekhez képest megemelkedett anticipatorikus alfa aktivitást eredményez a jobb látókéreg felett, továbbá igazoltam, hogy ez a hatás fennmarad egy ingersorozat teljes hosszában.

Eredményeink szerint a jobb oldali parieto-occipitalis elektródokon mért anticipatorikus alfa aktivitás (8-12 Hz) szignifikánsan nagyobb volt, amikor a résztvevőknek a szavakra kellett figyelniük (1. ábra, 2. ábra), mint amikor az arcinger volt a releváns. Kiemelendő, hogy az alfa teljesítménynek ez a tárgykategória-alapú figyelmi modulációja féltekei lateralizációt mutatott: a szavakra irányított figyelem szignifikánsan nagyobb alfa aktivitásnövekményt eredményezett a jobb, mint a bal félteke felett. A tárgykategória-függő figyelmi hatás a sorozat első ingere előtt még nem jelent meg. Ennek feltételezhető oka, hogy az ingerbemutatás hossza nem jelentett időnyomást, így a figyelmi orientáció az inger megjelenése után is eredményes lehetett. A második inger előtt a jobb temporális elektródokra kiterjedő szélesebb topográfiával volt jelen a figyelmi hatás, amely aztán a jobb parieto-occipitalis régióra korlátozódott és nem gyengült az egész ingersorozat során.



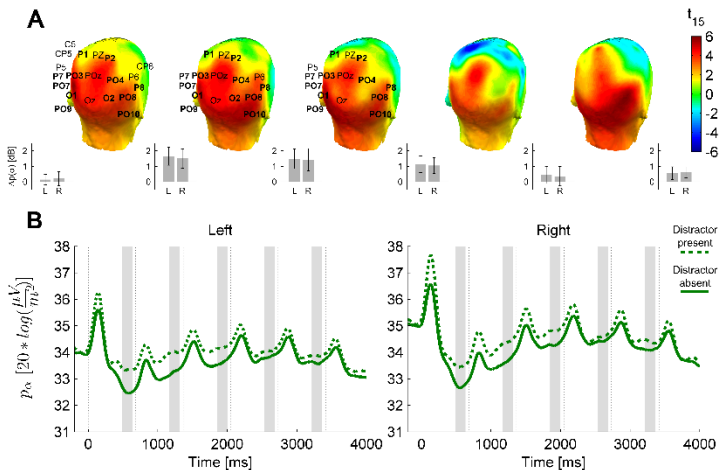
2. ábra: Tárgy-alapú figyelmi moduláció az alfa oszcillációkon.

Amikor a figyelem a szavakra irányult, az anticipatorikus alfa teljesítmény a jobb occipito-temporalis kéreg fölött megnövekedett értéket mutatott ahhoz képest, amikor a résztvevők az arcokat figyelték. Ez a különbség fennmaradt az egész ingersorozat alatt. Az ábrán t_{15} -értékek (A, színskála), egyéni adatok (B, szürke pontok) és átlagos értékek (B, oszlopok \pm 95% konf.int) az ingerek felbukkanását (C, szaggatott vonalak) megelőző kiválasztott időtartományokból (C, szürke sávok). Az A ábrán a szignifikáns hatásokat mutató elektródák nevei fel vannak tüntetve, illetve az ingersorozat alatt végig szignifikáns két elektróda (O2 és PO4) vastag betűvel van jelölve. A C ábrán az átlagos alfa idősorok láthatók a két figyelmi kondícióban (arc és szó) átlagolva a disztraktorkondíciókon keresztül. POL: O1, PO3; POR: O2, PO4; OTL: PO7, P7, PO9; OTR: PO8, P8, PO10

1/2. Tézis – Kimutattam, hogy a jobb féltekei parieto-occipitalis alfa oszcillációkon megfigyelhető tárgy-alapú figyelmi hatás független a figyelt ingerrel átfedésben lévő, tehát erősen zavaró inger jelenlététől. Továbbá jellemeztem a zavaró inger látókérgi alfa oszcillációkra gyakorolt hatását is: megállapítottam, hogy a figyelmi modulációval ellentétben ennek erőssége idővel csökkent, térben pedig szélesebb eloszlást mutatott. Ezek az eltérő jellemzők alátámasztják a két jelenség disszociációját.

Amikor a nem figyelt kategória ingerei (zavaró ingerek) is ugyanazon a foveális helyen jelennek meg, mint maguk a figyelt ingerek, az ingerek megjelenését követő alfa deszinkronizáció kisebb mértékű, nagyobb alfa teljesítményt eredményezve a zavaró ingerek jelenlétében, mint azok nélkül (3.B ábra). Ugyanakkor a zavaró ingerek alfa oszcillációkra gyakorolt hatása tisztán elkülöníthető a kategória-hatástól többféle módon is. Egyrészt nem volt statisztikai interakció a két hatás között. Másrészt a zavaró inger hatása kiterjedtebb topográfiával bírt, lefedve a posterior temporalis, centro-parietalis és occipitalis kéreg nagy részét (lásd 3.A ábra). Harmadrészt, a zavaró inger hatása, a figyelmi hatással szemben, folyamatosan gyengült és majdnem eltűnt az ingersorozat végére.

Feltehetően ehhez kapcsolódóan azt is találtuk, hogy az alfa teljesítmény szaturációs mintázatot mutatott az ingersorozatok során minden kondícióban: az alfa deszinkronizáció S1 után kifejezett volt, majd fokozatosan csökkent vagy teljesen eltűnt a következő ingerek során. (lásd 1. ábra). Az alfa deszinkronizáció erősségének ezen modulációja jóval kifejezettebb volt a jobb félteke felett. Mivel az alfa teljesítményt gyakran tekintik a kérgi excitabilitás markerének [3], ezen eredmények azt sugallják, hogy az irreleváns inger feldolgozására egyre kevesebb erőforrás mozgósítódik, ugyanakkor az is lehetséges, hogy a releváns inger feldolgozása válik hatékonyabbá, kevesebb erőforrást igényelve.



3. ábra A nem figyelt kategóriainger jelenléte csökkenti az alfa deszinkronizációs választ, ugyanakkor hatása egyre gyengül az ingersorozat végére. (A) A 3D fejekre az ingereket (S2-S6) megelőző időszakokban mérhető disztraktorhatáshoz (van disztraktor mínusz nincs disztraktor) tartozó t-értékek vannak vetítve. Az 1. ábrához hasonlóan a szignifikáns elektródok meg vannak jelölve, és megvastagítva azok, amik a hatás teljes tartama (pre-S2-től pre-S4-ig) alatt konzisztensen szignifikánsak. A fejek alatt a disztraktorhatás átlagos értékei láthatók (S1-S6) a bal (L) és a jobb (R) elektródklaszterre nézve, 95%-os konfidencia-intervallumokkal. **(B)** Az alfa aktivitás időbeli lefutása disztraktor jelenlétében illetve hiányában. Elektródklaszterek: Left vagy L: P7, PO7, PO9, PO3, O1, P1; Right vagy R: P8, PO8, PO10, PO4, O2, P2.

II. Tézis

Egy új, a betűköz változtatásán alapuló kísérleti paradigma segítségével igazoltam, hogy az írott szavakkal kapcsolatos vizuális szakértelem hatása mérhető a korai vizuális kiváltott válaszokban és kimutatható a vizuális kérgi alfa oszcillációk modulációjában is.

A szerző kapcsolódó publikációi: [J2].

A korábbi vizuális szófelismeréssel kapcsolatos kutatások többsége a szavak által kiváltott neurális válaszok és álszavak vagy más tárgyak válaszainak összehasonlításán alapult [30, 31]. A vizuális feldolgozás vizsgálatához viszont előnyösebb lehet a szavak vizuális tulajdonságainak finom modulációja úgy, hogy a szavak tartalma és olvashatósága a lehető legnagyobb mértékben érintetlen maradjon. A szófelismerés és az olvasás vizuális folyamatainak vizsgálatát célzó kísérleti paradigmánkat ebben a szellemben terveztük meg: hétköznapi formátumú szavakra adott neurális válaszok mellett csökkentett és megnövelt betűközű szavakat is alkalmaztunk (4. ábra), amivel két tényező vált vizsgálhatóvá és disszociálhatóvá: a) a szófelismerésben szerepet játszó vizuális szakértelmi folyamatok a normál és mindkét modulált formátum összehasonlításával; b) a vizuális feldolgozás általános terhelése, ami egyszerűen a szavak vizuális információsűrűségéből illetve a hasonló vizuális elemek közötti távolságtól függő kompetíciós folyamatokból (vizuális zsúfoltság, *crowding*) következik. Jelen munka fókuszában a hagyományos, kontrollált vizuális ingerlés és fixáció során nyert eredmények állnak; viszont ezeket a természetes olvasással kapcsolatos eredményeink (részletesen: [J2]) kontextusában mutatja be. Az utóbbi, újszerű megközelítés segítségével – számos módszertani, mérés technikai akadály leküzdése után – a hagyományos módszerekkel nem mérhető jelenségek, például az endogén szemmozgások általi aktív vizuális mintavételezés folyamatai is vizsgálhatóvá válnak az olvasásban.

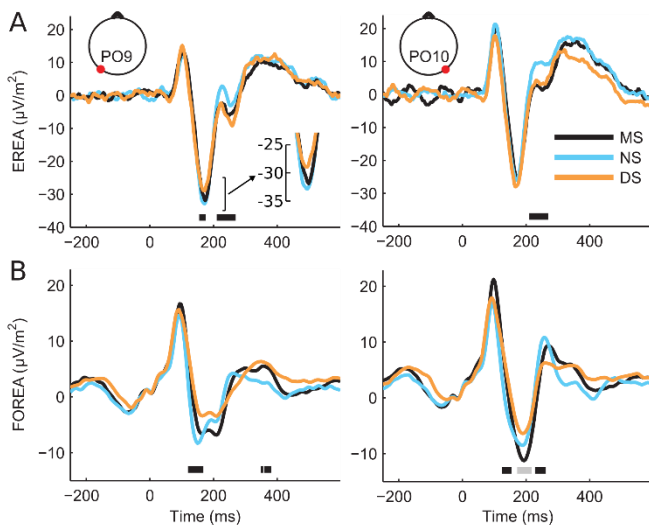
II/1. Tézis – Kimutattam, hogy a nyomtatott szavakkal kapcsolatos vizuális szakértelem két korai (150-300 ms) kiváltott válaszkomponensben is tükröződik. Ebből arra következtettem, hogy a vizuális szakértelem egyrészt a betűk feldolgozásának szintjén, másrészt a betű-reprezentációkat integráló, az egész szót magába foglaló absztrakt, prelexikai reprezentációk létrejöttékor is tetten érhető a látókérgi folyamatokban.

Mivel a betűköz a szavak fontos konfigurális tulajdonsága, melyhez a vizuális feldolgozási folyamatok alkalmazkodtak (vizuális szakértelem), arra számítottunk, hogy a szokásos formátumú szavak hatékony feldolgozására hangolt neurális rendszereket hasonlóan érinti majd a betűköz csökkentése vagy növelése (szakértelemből eredő konfigurális hatás), nem úgy, mint a vizuális információsűrűségre reagáló folyamatokat (amiket a minimális és a dupla betűköz összehasonlításával vizsgálhatunk, vizuális terhelés-hatás). Az N1 komponens idői ablakában (155-185 ms) balra lateralizált, majd később, a P2/N2 komponensek (210-270 ms) idején bilaterális szakértelmi hatást találtunk (5. ábra, A). Az N1 komponens az egyes betűk szintjén történő feldolgozásra érzékeny [26, 27], míg az N2 a betű-reprezentációkat integráló, az egész szót magába foglaló absztrakt, prelexikai reprezentációk létrejöttéhez köthető [26, 28]. Az eredmények tehát azt mutatják, hogy a vizuális szakértelmi folyamatok szerepet kapnak a szövegfelismerés e két stádiumában.

A kötött szemmozgás mellett és természetes olvasáskor nyert eredmények között is találtunk (5. ábra, B); egy késői szakértelmi hatás és egy korai vizuális terhelési hatás nem jelent meg kötött szemmozgás mellett. A korai szakértelem-hatások két paradigma közötti hasonlósága ennek ellenére megerősíti a szavak vizuális feldolgozásával kapcsolatos következtetéseinket, illetve visszaigazolja, hogy a betűközmoduláció mind kötött szemmozgás, mind természetes olvasás mellett hatékony eszköz a szövegfelismerés vizuális szakértelmi folyamatainak vizsgálatára.

közért folt zakó álm delfin
 kotta vakond gólya font lepke pajta ganaj épület korcs
 delfin tojás pata kakadu rend csipa hiúz kakadu koszt gránit katica vipera

4. ábra: Vizuális szóingerek minimális, normális és dupla betűközzel. A kék nyíl a képernyő közepén található, a feladat szempontjából lényeges szót mutatja, oldalt irreleváns határoló szavak láthatók.

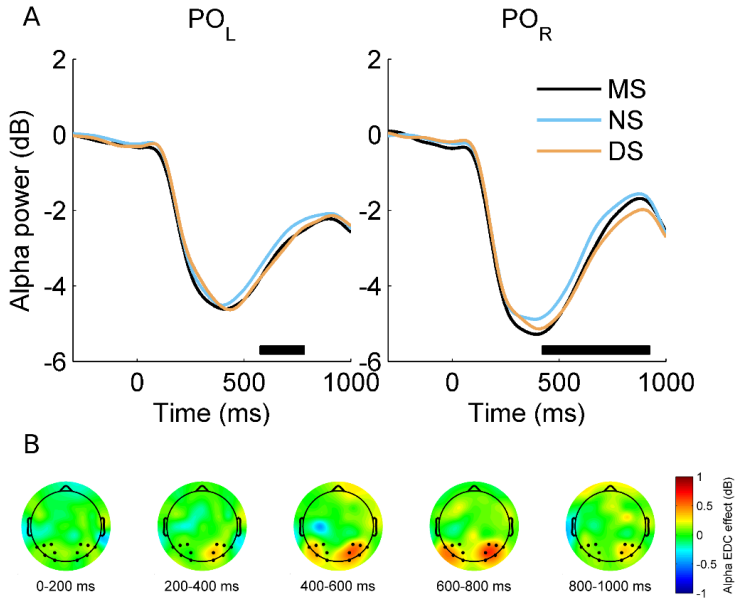


5. ábra; A panel: A betűköz hatása a kötött fixáció közbeni szófelismeréshez köthető EEG aktivitásra. A B panelen a természetes olvasás közbeni fixációkhoz kötött EEG válaszok láthatók (innen: [J2]), az összehasonlítás megkönnyítése végett. Az adatok a PO9 és a PO10 csatornákról származnak (lásd a fenti betűtábrákat). Baloldalt az A panelen az N1 komponens kinagyítva is látható egy betűtábrán, a B panel skálázásának megfelelően. A fekete sávok szignifikáns szakértelem-hatásokat, a szürke sáv a vizuális terhelés hatását mutatja. MS: minimális betűköz, NS: normál betűköz, DS: dupla betűköz.

II/2. Tézis – Kimutattam, hogy az inger által indukált alfa válasz szintén érzékeny az írott szavak konfigurális tulajdonságaira. Ezen eredményeim a kiváltott modulációkon túl a szavakra vonatkozó vizuális szakértelem további markerét adják.

Eredményeink szerint a látókérgi alfa válaszok érzékenyek az írott szavak konfigurális tulajdonságaira: szignifikáns szakértelemből eredő konfigurális hatást mutattunk ki a kétoldali occipito-parietalis kérgi területek felett. Ahogy a 6. ábrán látható, az ingert követő deszinkronizációs válasz (*event-related desynchronization*, ERD) a normál betűközzel bemutatott szavakhoz képest mindkét megváltoztatott betűköz esetén kitartottabb és mélyebb volt (azaz az alfa teljesítmény kisebb volt). Bár szignifikáns lateralizációt ez a hatás nem mutatott, sokkal kifejezettebb volt a jobb félteke felett.

Annak ellenére, hogy a hatás statisztikai értelemben viszonylag késői időablakban (600-700 ms körül) bizonyult a legerősebbnek, úgy gondoljuk hogy ez a moduláció leginkább az eltérő formátum által megkövetelt intenzívebb vizuális feldolgozást tükrözi. A normál és megváltoztatott betűközzel bemutatott szavak esetén mért jobb oldali occipito-parietalis ERD ~270 ms-ig hasonló volt; ekkor a normál kondícióban a deszinkronizációs válasz tetőzött, ugyanakkor megváltoztatott betűköz esetén lassan tovább csökkent. Az eltérés időablaka megfelel annak a feldolgozási állomásnak, ahol a betűszintű reprezentációk egységes szóreprezentációkká integrálódnak [26, 28]. Tehát úgy véljük, hogy az alfa teljesítmény további csökkenése azt tükrözi, hogy az eltérő formátumú szavak esetén az alapvető vizuális szakértelmi folyamatokon túl további erőforrások is bevonódnak a feldolgozásba.



6. ábra: A betűköz hatása az alfa oszcillációkra. (A) Átlagos alfa sávbeli (8-14 Hz) teljesítmény-idősorok a bal és jobb parieto-occipitalis elektródklasztereken (PO_L: O1, PO3, PO7, P7, P5, P3; PO_R: O2, PO4, PO8, P8, P6, P4; lásd még (b) megjelölt csatornáit) a minimális (MS), normális (NS) és dupla betűköz (DS) kondíciókban. Mind az NS, mind a DS alfa teljesítmény alacsonyabb az NS-ben mértnél – a szignifikáns különbséget ($p=0.02$, korrigált) fekete sáv jelöli. (B) Átlagos szakértelemhatás-topográfiaiák 5 időablakban. A szakértelemhatás-kontraszt: $NS - \frac{1}{2}(MS + DS)$, tehát a vörös értékek esetén az NS-beli alfa nagyobb, mint az MS és a DS alfa átlaga.

Következtetések, alkalmazási lehetőségek

A disszertáció fő célkitűzése az alfa oszcillációk komplex természetes vizuális tárgyak kérgi feldolgozásában betöltött szerepének jellemzése volt. Az EEG alfa oszcillációk jelensége majdnem egy évszázada ismert [1, 2], és az intenzív kognitív idegtudományi és neurofiziológiai kutatások nyomán nagy eséllyel a sejszintű kérgi folyamatok egyik legjobb neminvazív EEG markerévé válhatnak [11, 12, 29, 30].

Jelen kutatásokban komplex, mindennapokban is előforduló vizuális tárgyakat használtunk. Különösen a figyelmi kísérletre nézve felmerülhet, hogy kontrolláltabb ingerek használata jobban irányzott kérdésfeltevést is lehetővé tehetett volna. Viszont vegyük figyelembe azt is, hogy a vizuális rendszer legfelsőbb szintjeinek vizsgálata természetes ingerek nélkül lényegi problémákba ütközik, így arcokat és szavakat használtunk. Mindkét ingertípushoz jól jellemzett kérgi feldolgozórendszer kapcsolható, amely minden tipikusan fejlődő, írni-olvasni tudó emberben megtalálható [31–34].

A két kísérlet alfa oszcillációkra vonatkozó fő eredménye – a tárgy-alapú figyelmi és a szakértelem-hatás – topográfiai eloszlását tekintve a vizuális területek fölé korlátozódott, azok közül is a látórendszer ventrális vonulatához. A tárgy-alapú figyelmi hatás a kezdeti szélesebb eloszlás után korai vizuális területek felett maradt fenn leginkább. Értelmezésünk szerint ez a mintázat azt mutatja, hogy a figyelmi hatások visszaterjednek a magasab vizuális területekről az alacsonyabb rendű területek felé, ahol végső soron a figyelmi szűrés megvalósul. A szakértelem-hatás elemzése ROI-alapon történt, de a topográfia szintén ventrális vizuális területekre utal; lehetséges források között említendők a betűalak- és a szóalak-területek illetve a korábbi, a betűk vizuális jellemzőire kevésbé specifikus területek.

Amellett, hogy az első kísérletben kapott eredmények visszaigazolták az alfa oszcillációk figyelemben betöltött szerepe alapján állított hipotéziseinket, mindkét kísérlet eredménye összhangban van az alfa oszcillációk azon szerepével is, mely szerint ez a frekvenciasáv a magasabbrendű területek felől érkező visszacsatoló tárgyspecifikus információ fő hordozója [12, 35]. A figyelem újabb elméletei törekszenek azt nem különálló jelenségként, hanem tágabb látókörben, az agyműködés általánosabb elveinek integráns részeként értelmezni. Buschman and Kastner [36] elméletében például fontos szerephez jut az a feltevés, hogy a figyelemnek alapvetően egy széles spektrumú, nonspecifikus modulatorikus hatása van, ami az említett visszacsatoló körökön át a kérgi hierarchia más szintjeire terjedve válhat specifikussá. Hangsúlyozzák, hogy különálló moduláló pályák létezése a figyelem minden egyes altípusára és lehetséges céljára nézve igen valószínűtlen, és hogy a figyelem terjedését pontosan a látórendszer hatékony, ritkás reprezentációkra épülő adaptív, tapasztalat alapján optimalizálódott felépítése teszi lehetővé [13]. Ebből a szempontból nézve világos, hogy az eredményeink alátámasztják azt a nézetet, miszerint az alfa oszcillációknak fontos szerepe lehet a vizuális rendszer komplex tárgyszakértelmének a hierarchia visszacsatoló mechanizmusain keresztül megnyilvánulásában.

Az alkalmazási lehetőségek szempontjából kiemelendők az olvasással és szófelismeréssel kapcsolatos eredmények. Tipikusan fejlődő olvasókban megismerve a szófelismerés vizuális rendszerbeli alfolyamatait mélyebben megérthetjük az olyan olvasási rendellenességeket is, mint a diszlexia. A betűköz manipulációján alapuló kutatási paradigmáink alkalmasak lehetnek arra, hogy megvizsgáljuk ezeket a reprezentációkat diszlexiában, illetve akár jövőbeni neurofeedback protokollok fejlesztésének alapjait is jelenthetik.

4. Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt köszönettel tartozom témavezetőmnek, Prof. Vidnyánszky Zoltánnak. Köszönöm támogatását, útmutatásait és türelmét, nélküle ez a munka nem jöhetett volna létre. Hálás vagyok Weiss Bélának a beszélgetésekért és hogy az elektrofiziológia módszertanában mentorált. Útmutatásuk és támogatásuk mind személyesen, mind szakmailag nagyon sokat jelent nekem.

Köszönöm a Doktori Iskolának, különösen Prof. Szolgay Péternek és Prof. Roska Tamásnak, hogy lehetővé tették hogy doktoranduszi munkámat multidiszciplináris légkörben végezhettem.

Nagyon hálás vagyok Hermann Petrának a barátságáért, és azért hogy bevezetett a techno zene rejtelseibe. Köszönöm kollégáimnak, Vakli Pálnak, Kovács Petrának, Bankó Évának, Maróti Emesének, Gál Viktornak, Kóbor Istvánnak, Nemes Vandának, Drótos Gergelynek, Meszlényi Reginának, Kettinger Ádámnak, Farkas Dávidnak, Manga Annamáriának, Kiss Máténak és Buza Krisztiánnak hogy velük dolgozhattam, a segítségüket, az inspiráló beszélgetéseket és hogy jól viselték a tömény szóvicceket az évek során. Köszönettel tartozom a BME Kognitív Tudományi Tanszéknek is, Zimmer Mártának, Németh Kornélnak, Szöllősi Ágnesnek, Polner Bertalannak, Pajkossy Péternek a segítségükért, az inspiráló beszélgetésekért és az együtt töltött időért.

Köszönöm az adminisztratív ügyekben nyújtott segítséget, különösen Vida Tivadarné Katinka támogató kedvességét, és köszönöm Torma Anna, Bereczki Ágnes és Herege Mónika munkáját.

Végül, de nem utolsósorban a legnagyobb hálával tartozom Apának és Anyának, Zsófi húgomnak és a nagyszüleimnek, hogy szeretettel és támogatással kísérték, és köszönöm nekik azt az inspirációt, ami elindított ezen az úton. Köszönöm barátaimnak a biztatást, támogatást és a közös pillanatokat.

5. Publikációk

Folyóiratban megjelent publikációk

[J1] **B. Knakker**, B. Weiss and Z. Vidnyánszky, Object-based attentional selection modulates anticipatory alpha oscillations. *Front. Hum. Neurosci.* 8:1048.,Jan. 2015

[J2] B. Weiss, **B. Knakker** and Z. Vidnyánszky, Visual processing during natural reading. *Scientific Reports* 6, Article number: 26902, May 2016

További folyóiratban megjelent publikáció

[J3] E. Maróti, **B. Knakker**, Z. Vidnyánszky and B. Weiss, The effect of beat frequency on eye movements during free viewing. *Vision Research*, 131: pp. 57-66. Feb. 2017

Konferencia-közlemények

[C1] B. Weiss, B. Knakker, Z. Vidnyánszky, Electrophysiological Correlates of Letter Spacing in Natural Reading In: IBRO Workshop: International Brain Research Organization Workshop, Debrecen , Magyarország, Paper P199; Jan. 2014

[C2] B. Knakker, B. Weiss, I. Kóbor, P. Hermann, Z. Vidnyánszky, Electrophysiological correlates of the different hierarchical levels of visual word processing, In: IBRO International Workshop, Szeged, Magyarország, Ideggyógyászati Szemle/Clinical Neuroscience; p. 35. S1; Jan. 2012

[C3] B. Knakker, P. Hermann, I. Kóbor, ÉM. Bankó, Weiss B, V. Gál, Z. Vidnyánszky(2011). Habituation of face specific visual cortical responses are modulated by attention. *Front. Neurosci.*

Conference Abstract: 13th Conference of the Hungarian Neuroscience Society (MITT).

6. Hivatkozások

- [1] H. Berger, “Über das Elektrenkephalogramm des Menschen,” *Arch. Für Psychiatr. Nervenkrankh.*, vol. 87, no. 1, pp. 527–570, Dec. 1929.
- [2] E. D. Adrian and B. H. C. Matthews, “The interpretation of potential waves in the cortex,” *J. Physiol.*, vol. 81, no. 4, pp. 440–471, Jul. 1934.
- [3] G. Pfurtscheller, “Functional brain imaging based on ERD/ERS,” *Vision Res.*, vol. 41, no. 10–11, pp. 1257–1260, Május 2001.
- [4] W. Klimesch, “EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis,” *Brain Res. Rev.*, vol. 29, no. 2–3, pp. 169–195, Apr. 1999.
- [5] W. Klimesch, P. Sauseng, and S. Hanslmayr, “EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis,” *Brain Res. Rev.*, vol. 53, no. 1, pp. 63–88, Jan. 2007.
- [6] J. J. Foxe and A. C. Snyder, “The Role of Alpha-Band Brain Oscillations as a Sensory Suppression Mechanism during Selective Attention,” *Front. Psychol.*, vol. 2, 2011.
- [7] R. Desimone and J. Duncan, “Neural mechanisms of selective visual attention,” *Annu. Rev. Neurosci.*, vol. 18, pp. 193–222, 1995.
- [8] S. Haegens, V. Nácher, R. Luna, R. Romo, and O. Jensen, “ α -Oscillations in the monkey sensorimotor network influence discrimination performance by rhythmical inhibition of neuronal spiking,” *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 108, no. 48, pp. 19377–19382, Nov. 2011.
- [9] P. Fries, “Rhythms for Cognition: Communication through Coherence,” *Neuron*, vol. 88, no. 1, pp. 220–235, Oct. 2015.
- [10] S. Palva and J. M. Palva, “New vistas for α -frequency band oscillations,” *Trends Neurosci.*, vol. 30, no. 4, pp. 150–158, prilis 2007.
- [11] A. M. Bastos, J. Vezoli, C. A. Bosman, J.-M. Schoffelen, R. Oostenveld, J. R. Dowdall, P. De Weerd, H. Kennedy, and P. Fries, “Visual Areas Exert Feedforward and Feedback

- Influences through Distinct Frequency Channels,” *Neuron*, vol. 85, no. 2, pp. 390–401, Jan. 2015.
- [12] G. Michalareas, J. Vezoli, S. van Pelt, J.-M. Schoffelen, H. Kennedy, and P. Fries, “Alpha-Beta and Gamma Rhythms Subserve Feedback and Feedforward Influences among Human Visual Cortical Areas,” *Neuron*, vol. 89, no. 2, pp. 384–397, Jan. 2016.
- [13] K. J. Friston and C. J. Price, “Generative models, brain function and neuroimaging,” *Scand. J. Psychol.*, vol. 42, no. 3, pp. 167–177, Jul. 2001.
- [14] D. H. Brainard, “The Psychophysics Toolbox,” *Spat. Vis.*, vol. 10, no. 4, pp. 433–436, Jan. 1997.
- [15] D. G. Pelli, “The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies,” *Spat. Vis.*, vol. 10, no. 4, pp. 437–442, Jan. 1997.
- [16] A. Delorme and S. Makeig, “EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis,” *J. Neurosci. Methods*, vol. 134, no. 1, pp. 9–21, Mar. 2004.
- [17] J. Kayser and C. E. Tenke, “Principal components analysis of Laplacian waveforms as a generic method for identifying ERP generator patterns: I. Evaluation with auditory oddball tasks,” *Clin. Neurophysiol.*, vol. 117, no. 2, pp. 348–368, Feb. 2006.
- [18] F. Perrin, J. Pernier, O. Bertrand, and J. F. Echallier, “Spherical splines for scalp potential and current density mapping,” *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, vol. 72, no. 2, pp. 184–187, Feb. 1989.
- [19] P. L. Nunez and R. Srinivasan, *Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG*. Oxford University Press, 2006.
- [20] M. S. Worden, J. J. Foxe, N. Wang, and G. V. Simpson, “Anticipatory Biasing of Visuospatial Attention Indexed by Retinotopically Specific Alpha-Band Electroencephalography Increases over Occipital Cortex,” *J. Neurosci.*, vol. 20, no. 6, pp. RC63–RC63, Mar. 2000.
- [21] G. Thut, A. Nietzel, S. A. Brandt, and A. Pascual-Leone, “ α -Band Electroencephalographic Activity over Occipital Cortex Indexes Visuospatial Attention Bias and Predicts Visual Target Detection,” *J. Neurosci.*, vol. 26, no. 37, pp. 9494–9502, Sep. 2006.

- [22] T. A. Rihs, C. M. Michel, and G. Thut, “Mechanisms of selective inhibition in visual spatial attention are indexed by α -band EEG synchronization,” *Eur. J. Neurosci.*, vol. 25, no. 2, pp. 603–610, 2007.
- [23] A. Capilla, J.-M. Schoffelen, G. Paterson, G. Thut, and J. Gross, “Dissociated α -Band Modulations in the Dorsal and Ventral Visual Pathways in Visuospatial Attention and Perception,” *Cereb. Cortex N. Y. N 1991*, Oct. 2012.
- [24] J. M. Zumer, R. Scheeringa, J.-M. Schoffelen, D. G. Norris, and O. Jensen, “Occipital Alpha Activity during Stimulus Processing Gates the Information Flow to Object-Selective Cortex,” *PLoS Biol.*, vol. 12, no. 10, p. e1001965, Oktober 2014.
- [25] P. Capotosto, C. Babiloni, G. L. Romani, and M. Corbetta, “Frontoparietal Cortex Controls Spatial Attention through Modulation of Anticipatory Alpha Rhythms,” *J. Neurosci.*, vol. 29, no. 18, pp. 5863–5872, Jun. 2009.
- [26] S. Laszlo and K. D. Federmeier, “Never seem to find the time: evaluating the physiological time course of visual word recognition with regression analysis of single-item event-related potentials,” *Lang. Cogn. Neurosci.*, vol. 29, no. 5, pp. 642–661, May 2014.
- [27] J. Grainger, “Cracking the orthographic code: An introduction,” *Lang. Cogn. Process.*, vol. 23, no. 1, pp. 1–35, 2008.
- [28] T. Thesen, C. R. McDonald, C. Carlson, W. Doyle, S. Cash, J. Sherfey, O. Felsovalyi, H. Girard, W. Barr, O. Devinsky, R. Kuzniecky, and E. Halgren, “Sequential then interactive processing of letters and words in the left fusiform gyrus,” *Nat. Commun.*, vol. 3, p. 1284, 2012.
- [29] M. X. Cohen, “Where Does EEG Come From and What Does It Mean?,” *Trends Neurosci.*, 2017.
- [30] A. de Pestors, W. G. Coon, P. Brunner, A. Gunduz, A. L. Ritaccio, N. M. Brunet, P. de Weerd, M. J. Roberts, R. Oostenveld, P. Fries, and G. Schalk, “Alpha power indexes task-related networks on large and small scales: A multimodal ECoG study in humans and a non-human primate,” *NeuroImage*, vol. 134, pp. 122–131, Jul. 2016.

- [31] N. Kanwisher, J. McDermott, and M. M. Chun, “The Fusiform Face Area: A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception,” *J. Neurosci.*, vol. 17, no. 11, pp. 4302–4311, Jun. 1997.
- [32] P. Hermann, É. M. Bankó, V. Gál, and Z. Vidnyánszky, “Neural Basis of Identity Information Extraction from Noisy Face Images,” *J. Neurosci.*, vol. 35, no. 18, pp. 7165–7173, May 2015.
- [33] S. Dehaene and L. Cohen, “The unique role of the visual word form area in reading,” *Trends Cogn. Sci.*, vol. 15, no. 6, pp. 254–262, Június 2011.
- [34] C. J. Price and J. T. Devlin, “The interactive account of ventral occipitotemporal contributions to reading,” *Trends Cogn. Sci.*, vol. 15, no. 6, pp. 246–253, Jun. 2011.
- [35] A. Brodski-Guerniero, G.-F. Paasch, P. Wollstadt, I. Oezdemir, J. T. Lizier, and M. Wibral, “Activating task relevant prior knowledge increases active information storage in content specific brain areas,” *bioRxiv*, p. 089300, Nov. 2016.
- [36] T. J. Buschman and S. Kastner, “From Behavior to Neural Dynamics: An Integrated Theory of Attention,” *Neuron*, vol. 88, no. 1, pp. 127–144, Oct. 2015.

