

Arctulajdonságok vizuális rövid-távú memóriájának neurális mechanizmusai

Tézisfüzet a *Ph.D.* disszertációhoz

Bankó Éva Mária
neurobiológus

Tudományos vezető:
Prof. Vidnyánszky Zoltán
a Magyar Tudományos Akadémia doktora



Pázmány Péter Katolikus Egyetem
Információs Technológiai Kar



Szentágotthai Tudásközpont
MR Kutató Központ

Budapest, 2010

1. Bevezetés

Az arcfeldolgozás a kognitív idegtudomány egyik leginkább kutatott területe, mivel az arcokról rengeteg a társas élethez elengedhetetlen információ olvasható le, ami aláhúzza e téma fontosságát. Mitöbb, a megbízható arcfelismerő szoftverek kifejlesztése a mesterséges látásban is megoldandó központi kérdés. Azonban az eddig ráfordított kutatási erőfeszítések ellenére sem létezik még olyan algoritmus, amely képes lenne megoldani e problémát a kép paramétereinek szabadon való változtatása mellett. Az érzékelő zaja, az arc mérete és megvilágítása mind erősen befolyásolja a felismerés sikerességét, nem beszélve az arckifejezések folytonos változásáról, amely jelentősen képes megváltoztatni az adott arc konfigurációját. A máig ismert egyetlen rendszer, amely működését nem érinti hátrányosan a fent említett paraméterek megváltozása, az maga az emberi látórendszer. Emiatt aztán ezen biológiai rendszer működésének, stratégiáinak megértése nem csak azért fontos, mert végső soron az agyműködés megértéséhez visz bennünket közelebb, hanem azért is elengedhetetlen, mert az első lépést jelenti azon az úton, amely végén az agyi mechanizmusok a mesterséges algoritmusok nyelvére történő lefordítása áll. (Összefoglalásért lásd [10]).

Az arcokat külön ingercsoportként szokták tárgyalni, amely eltér a többitől. Feldolgozásukért külön erre specializált agyi mechanizmusok felelősek, melyek különböznek más tárgyakat feldolgozó mechanizmusoktól. Különleges pozíciójuk mibenlétéről azonban már megoszlik a vélemény: a kutatók egyik táboráé mellett tör lándzsát, hogy az arcfeldolgozásért felelős agyterületek, neuronhálózatok kizárólag ezzel foglalkoznak, s más ingercsoportok feldolgozását nem végzik [11, 12]. A másik tábor azonban azt állítja, hogy az arcokra kapott speciális idegi válasz hátterében az arcokról alkotott egyed-szintű kategorizációs döntésünk és a szakértelem magas szintje áll, amellyel meghozzuk ezeket a döntéseket [13, 14]. Az arcok feldolgozásában részt vevő agyterületek hálózatában bizonyos fokú elkülönülés, specializáció figyelhető meg az arcok időben változó és időben állandó azaz invariáns tulajdonságait illetően. Az előbbi csoportba tartoznak az arckifejezések, szájmozgás és tekintet iránya, s feldol-

gozásuk döntően a sulcus temporalis superiorhoz (STS) köthető, míg az utóbbi csoportba a nem és személyazonosság tartozik, s feldolgozásuk elsősorban a fusiform arcterületen (FFA) történik [15]. A két tulajdonság feldolgozásának elkülönülése azonban nem teljes, mivel jelentős átfedések figyelhetők meg a két rendszer között [16].

Mindettől függetlenül azonban, ha az arc ingerek valóban különleges jelentőséggel bírnak, az arctulajdonságok idegi feldolgozását végző folyamatokon kívül a velük foglalkozó magasabb rendű kognitív folyamatoknak is finom-hangoltan kell működniük. Különösen igaz ez a memória folyamatokra, hiszem a társas érintkezések során mit sem ér az adott arcból kinyerhető információ pontos feldolgozása, ha nem emlékszünk arra, kivel is találkoztunk. Kísérleti eredmények abba az irányba mutatnak, hogy nagyobb számú arcot tudunk eltárolni a vizuális rövid-távú memóriában, mint tárgyat vagy akár fejjel lefelé fordított arcot [17]. Érdekes módon ez a különbség normál és fordított állású arcok között csak abban az esetben kimutatható, ha az arcok konfigurációját kell eltárolni, s eltűnik akkor, amikor az egyes arcrészek tulajdonságára kell emlékezni [18]. További eredmények azt mutatják, hogy ugyanolyan jól tudjuk felismerni az arc részeknek illetve konfigurációjuknak durva megváltozását abban az esetben is, amikor a megjegyzendő arc és a teszt arc felmutatása között akár 10 másodperc is eltelik [18].

A finom változások rövid-távú memóriában való tárolása azonban sokkal életszerűbb probléma, mely evolúciós jelentőséggel is bír. Vegyük például az arcimimika folytonos változásának követését, amely a beszélő pillanatnyi érzelmi állapotáról tájékoztat, az pedig az őt körülvevő környezet történéseiről szolgáltat a megfigyelő számára is potenciálisan a túléléshez fontos információt. Ehhez a pontos feldolgozáson kívül a pontos, finom felbontású eltárolás is szükséges. Meglepő módon azonban ezen finom arcimimika eltárolásának időbeli dinamikája nem ismert. Kísérletinkben ezért azt vizsgáltuk, hogy milyen hatékonysággal vagyunk képesek eltárolni érzelmi arckifejezéseket a vizuális rövid-távú memóriában. Továbbá teszteltük azon hipotézisünket, mely szerint az időben folyton változó arctulajdonságok tárolása hatékonyabb lehet, mint az időben állandó arctulajdonságoké, mint amilyen például a személyazonos-

ság. Emellett kíváncsiak voltunk arra, hogy a tárolásban résztvevő agyi folyamatok/struktúrák változnak-e a tárolási időtartam hosszának függvényében, vagy pedig éppen ellenkezően minden esetben azonos folyamatok zajlanak a háttérben.

2. Módszerek, eszközök

A munkám során a kognitív idegtudományi kutatási módszerek széles tárházát alkalmaztam: pszichofizikai módszereket, kiváltott válasz elektrofiziológiát a hagyományos és komplex matematikai elemzési megközelítéssel, valamint funkcionális mágneses rezonancia képalkotást. A kísérletekben az ingerek megjelenítéséhez és az analizáló kódok megírásához a Matlab 7.1-es verzióját (The MathWorks Inc., Natick, MA, USA) használtam különböző ingyenes *toolbox*-okkal kiegészítve (úgy mint a Psychtoolbox 2.54 - [19, 20] az ingermegjelenítéshez és a Psignifit - [21] adatelemzéshez). Továbbá alkalmaztam az elemzés során kereskedelmi forgalomban elérhető szoftvereket is: BrainVision Analyzer 1.05 - EEG preprocessálás (Brainproducts GmbH., Munich, Németo.); BESA 5.2 - forráslokalizáció (MEGIS Software GmbH., Gräfelfing, Németo.); BrainVoyager 1.91 - *fMRI* preprocessálás és adat analízis (Brain Innovation, Maastricht, Hollandia). A *bootstrap bias-corrected and adjusted* (BCa) analízist [22] és a lateralizált readiness potenciál (LRP) analízist [23, 24] Matlab környezetben implementáltam az irodalmi leírások alapján. Az EEG méréseket BrainAmp MR (Brainproducts GmbH., München, Németo.) erősítővel végeztük 64 csatornás elvezetéssel. Az Ag/AgCl elektródok EasyCap sapka (Easycap GmbH, Herrsching-Breitbrunn, Németo.) segítségével voltak a fejre erősítve. Az *fMRI* kísérleteket a Szentágotthai Tudásközpont MR Kutató Központjában (Semmelweis Egyetem, Budapest) végeztem egy 3.0 T Philips Achieva (Best, Hollandia) MR készüléken, kiegészítve egy nyolccsatornás SENSE fejtekerccsel.

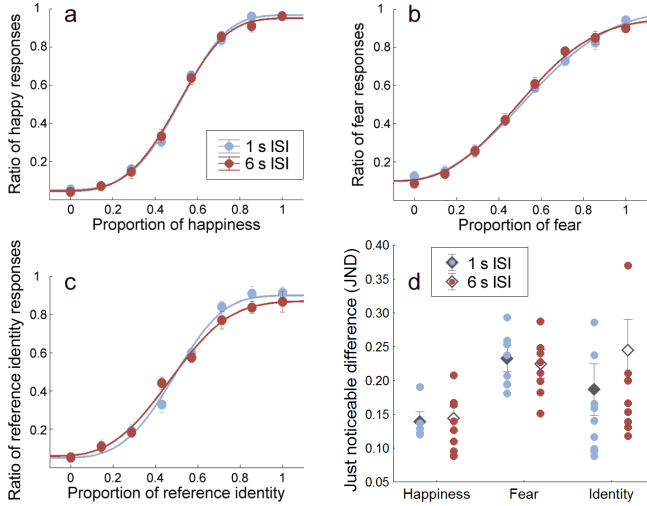
3. Új tudományos eredmények

1. Tézis: Jellemeztem az arcok különböző tulajdonságait tároló vizuális rövid-távú memória teljesítményét, kimutatva, hogy mind az időben változó emocionális arckifejezések mind az invariáns arcidentitás nagy hatékonysággal tárolódnak rövid távon. Továbbá bizonyítottam, hogy e pontos tároláshoz elengedhetetlen az adott arctulajdonság holisztikus feldolgoása.

A szerző kapcsolódó publikációi: [1], [3].

Az érzelmi arckifejezéseknek fontos szerep jut a szociális kommunikációban: többek között az adott érzelmi állapotunk kifejezésére szolgálnak, kifejezésre juttathatjuk e révén a tetszésünket/nem tetszésünket az adott élethelyzetben illetve veszélyforrást jelezhetnek társaink számára. Nem meglepő tehát, hogy igen jók vagyunk az arcokon történő finom változások detektálásában. Azonban mindehhez elengedhetetlenül szükséges, hogy folyamatosan figyeljük és memorizáljuk őket. Ezzel ellentétben vannak olyan arctulajdonságok, amelyek rövid időre nézve állandóak (személyazonosság, nem) [15, 16]. Éppen ezért a társas érintkezés során ezen invariáns tulajdonságok alapos követésére, megfigyelésére nincs szükség. Így kísérletesen megvizsgáltuk, hogy két összehasonlítható arc érzelmi arckifejezése és identitása közötti különbségtételt hogyan befolyásolja, ha a két arcot időben egyre nagyobb időközökkel választjuk el.

1.1. Kimutattam, hogy mind az időben változó érzelmi arckifejezések, mind az invariáns arcidentitás esetén nagy hatékonyságú vizuális rövid-távú memóriával rendelkezünk. Az érzelmi diszkriminációs teljesítmény változatlanul jó a két összehasonlítható arc között eltelt idő több másodpercre emelése mellett is. Ehhez hasonlóan az identitás diszkriminációs teljesítményben sem mutatható ki szignifikáns különbség az egyes késleltetések között.



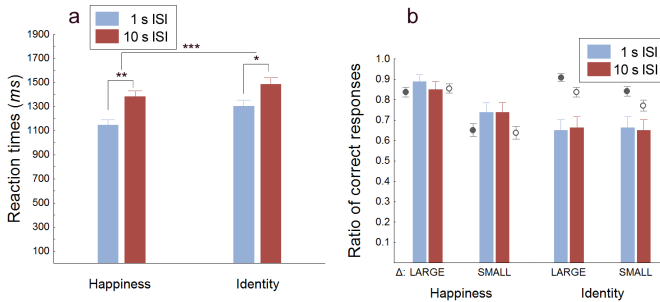
1. ábra. A késletetés hatása az arcemóció és arcidentitás diszkriminációra. Az ábrán (a) vidám, (b) ijedt arckifejezések és (c) arcidentitás diszkriminációs teljesítményére illesztett Weibull görbék láthatóak kékekkel a rövid 1 s, míg barnával a hosszú 6 s késletetés adataival. A (d) panel a megbízható diszkriminációhoz szükség minimális ingerkülönbség (JND) mértékét mutatja az egyes kondíciókban. A pontok az egyes alanyok adatait, míg a hozzájuk tartozó rombuszok a csoport átlagot mutatják. Az adatpontokon az átlag szórása ($\pm SEM$) látható ($N = 10$).

A kísérleti alanyok három arc attribútum - vidám, ijedt arckifejezés és arcidentitás - késletetett diszkriminációját hajtották végre 1 és 6 másodperces késletetés mellett. Mindhárom diszkriminációs kondícióban a reakció idők szignifikánsan hosszabbak voltak 150-200 milliszekundummal a hosszú, 6 másodperces késletetésben a rövid, 1 másodperces késletetéshez képest, ami arra utal, hogy hosszú késletetés mellett plusz memória folyamatok kapcsolódnak be a feldolgozásba. A két érzelmi kifejezés diszkriminációjában nem

volt kimutatható a késleltetéssel összefüggő változás (1.ábra). Ezzel szemben a késleltetés növelése a diszkriminációs teljesítményben kis csökkenést okozott az arcidentitás összehasonlítása esetében; a megbízható diszkriminációhoz szükség minimális ingerkülönbség (JND) enyhén megnőtt a nagyobb késleltetésnél. Azonban a változás mértéke nem volt itt sem szignifikáns. Így az eredmények azt tükrözik, hogy mind érzelmi arckifejezéseket, mind arcidentitást képesek vagyunk finom felbontással és megbízhatóan, veszteség nélkül tárolni a vizuális rövid-távú memóriában.

1.2. Ezen eredményeimet megerősítettem egy 160 alanyt tartalmazó, nagy egyedszámú mintán, amelyből továbbá az is kiderült, hogy a vizuális rövid-távú memória akkor is nagy hatékonyságú mindkét tulajdonság esetén, ha új, eddig ismeretlen arcokat kell diszkriminálni. A gyakorlás pozitív hatással volt az identitás diszkriminációra, az érzelmi diszkriminációs teljesítményt azonban nem befolyásolta.

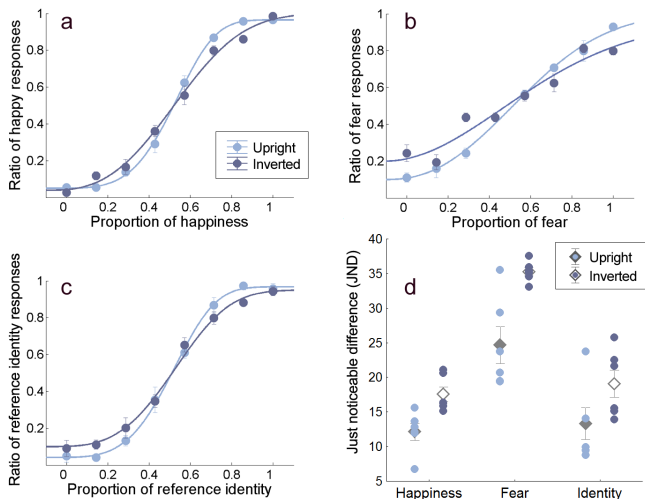
Annak ellenőrzésére, hogy ez a nagy hatékonyságú vizuális rövid-távú memórianyom a fenti arctulajdonságok esetében akkor is fennáll, amikor az alanyok előzetes gyakorlás nélkül ismeretlen arcokat diszkriminálnak, megismételtük a kísérletet nagyobb mintaszámon ($N=160$), mely során minden kísérleti személy csupán négy diszkriminációs döntést hozott: kétszer vidám arcokat, kétszer pedig különböző személyazonosságú arcokat diszkriminált. A résztvevők fele rövid, 1 másodperces késleltetés mellett végezte a diszkriminációt, míg a másik fele esetében az arcokat hosszú, 10 másodperces késleltetés választotta el egymástól. Az eredményekből kitűnik, hogy a diszkriminációs teljesítmény új arcok diszkriminációja mellett sem csökkent (2.ábra). Így az a lehetőség is kizárható, hogy a kapott eredmények nem a rövid-távú memória kapacitást tükrözik, hanem a bemutatott arcokból a kísérlet során leszűrt tartományt felhasználva egy általánosabb hosszú-távú memóriára épülő folyamatot (*criterion-setting elmélet*) [25]. Az eredmények bizonyítják, hogy a jó diszkriminációs teljesítmény hosszú késleltetés esetén is az első arcinger pontos, veszteségmentesen tárolt memórianyomán alapul hasonlóan más késleltetett diszkriminációs feladatokhoz [26, 27].



2. ábra. Reakció idők és diszkrimináció teljesítmény. (a) A reakció idő szignifikánsan megnőtt a 10 másodperces késleltetés esetében az egy másodperchez képest mindkét arctulajdonság diszkriminációjánál (értékelhető mintaszám: $N = 74$ az 1 s és $N = 60$ a 10 s késleltetéses kondícióban). (b) A teljesítmény egyik esetben sem különbözött a két késleltetés között (kék: 1 s; barna: 10 s). Összehasonlításként az előző kísérletben kapott teljesítmény értékek szürke körökkel vannak feltüntetve, amelyek az itt bemutatott nehézségű arcokra az előző kísérletben adott válaszokat mutatják (teli kör: 1 s; karika: 6 s). Az adatpontokon az átlag szórása ($\pm SEM$) látható ($N = 160$ és $N = 10$). * : $p < 0.05$, * : $p < 0.01$, * : $p < 0.001$

1.3. Bizonyítottam, hogy a diszkriminációs teljesítmény az adott arctulajdonság holisztikus feldolgozását tükrözi, s nem magyarázható pusztán a helyi vonások feldolgozásával, tárolásával. Ezzel összhangban megmutattam, hogy az arcemóció finom diszkriminációja során az érzelmi információ magas-szintű, asszociatív kérgi területekhez kötött feldolgozása zajlik.

Fontos volt, hogy megmutassuk, hogy a fenti arcdiszkriminációs paradigmában a diszkrimináció alapját valóban a magas-szintű arcspecifikus részletek illetve azok konfigurációja képezi, és az alanyok nem csupán a köztes vagy alacsony szintű vizuális információ (pl. lokális kontúrinformáció, luminancia) alapján diszkriminálják az arcokat. Ezt alátámasztandó, elvégeztük a kísérletet fordított állású

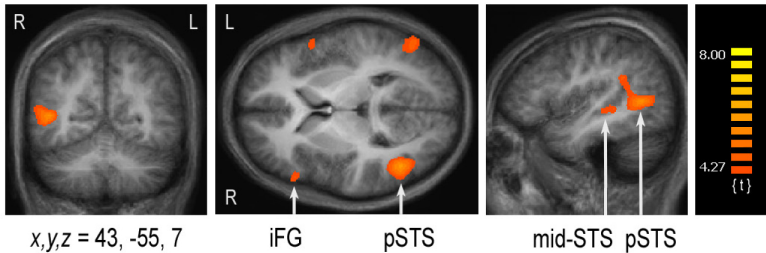


3. ábra. Az inverzió hatása az arcemóció és arcidentitás diszkriminációra. Az ábrán a vidám (a), ijedt (b) arckifejezések és arcidentitás (c) diszkriminációs teljesítményére illesztett Weibull görbék láthatóak világos késsel a normál állású, míg sötét késsel a fordított állású arcok adataival. A (d) panel a megbízható diszkriminációhoz szükség minimális ingerkülönbség (JND) mértékét mutatja az egyes kondíciókban. A pontok az egyes alanyok adatait, míg a hozzájuk tartozó rombuszok a csoport átlagot mutatják; az adatpontokon az átlag szórása ($\pm SEM$) látható ($N = 6$).

arcokkal is, ahol az arc konfigurális feldolgozása zavart szenved, míg a köztes és alacsony szintű feldolgozási lépések érintetlenül maradnak [28, 29]. Szignifikáns teljesítmény csökkenést kaptunk mindhárom arctulajdonságra a fordított arcok esetében, azaz megnövekedett JND értékeket, - amely legerősebb az ijedt arcok esetében volt, - bizonyítva a holisztikus feldolgozást (3.ábra).

Ezen túlmenően azt is megmutattuk, hogy a fenti feladatban az arcemóció diszkrimináció során aktiválódnak a változó arctulaj-

donságok magas-szintű feldolgozását végző agyi területek. *fMRI* kísérletben összehasonlítva azon *trialeket*, ahol a diszkrimináció az arcok emocionális tartalma alapján történt azokkal a *trialekkel*, ahol mindez az identitás tartalom alapján zajlott, erősebb aktivációt kaptunk többek között a jobb *posterior sulcus temporalis superiorban* (pSTS; 4.ábra). Azonban csökkent aktivációt egyetlen terület sem mutatott. Mindez összhangban áll korábbi *fMRI* irodalmi adatokkal, miszerint az arcemócióra az arcidentitáshoz képest megnövekedett pSTS aktiváció az érzelmi arc kifejezés magas-rendű feldolgozási markerének tekinthető [30, 31].



4. ábra. *fMRI* válaszok. Az *arcemóció > arcidentitás* kontrasztban szignifikánsan nagyobb válaszokat kaptunk mindkét oldali *sulcus temporal superiorban* (STS) és mindkét oldali *gyrus frontalis inferiorban* (iFG). (A koordináták Talairach térben értendők; $N = 10$)

2. Tézis: Megmutattam, hogy az eltárolási idő függvényében más-más neurális folyamatok játszanak szerepet az érzelmi arc kifejezések nagy hatékonyságú tárolódásában. Az eredmények mentesek az eltérő késleltetések közötti feladat nehézségi vagy szenzoros feldolgozási különbségektől, így nem magyarázzák azt.

A szerző kapcsolódó publikációi: [2], [3].

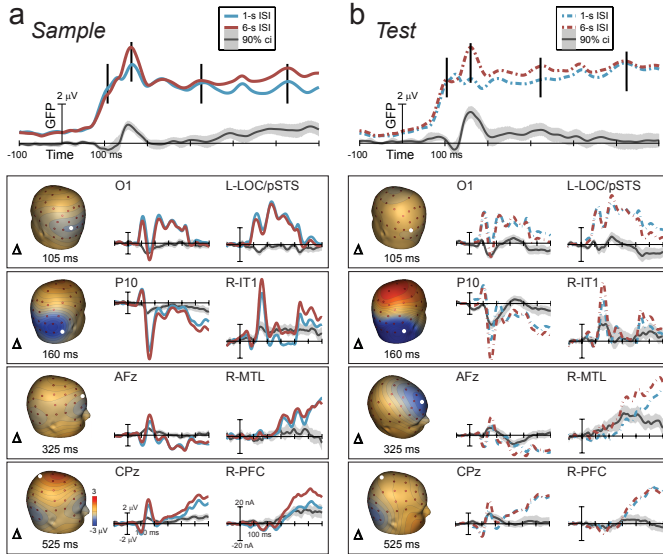
Korábbi kísérletes eredmények abba az irányba mutatnak, hogy vizuális információ rövid-távú memóriába való elkódolása és vissza-

hívása esetén a résztvevő folyamatok változhatnak a tárolás időtartamától függően. Mediális temporális lebeny léziós betegeknel figyelték meg, hogy a betegek a kontroll csoporthoz képest szignifikánsan rosszabban teljesítenek vizuális rövid-távú memória feladatokban abban az esetben, ha az elkódolás és a visszahívás között sok másodperc telik el. Nem találtak teljesítmény különbséget azonban akkor, ha a késleltetés mindössze egy másodperc volt [32, 33]. Továbbá alap vizuális tulajdonságok eltárolását vizsgáló kísérletekben szignifikáns reakció idő növekedést tapasztaltak az 1 másodperces késleltetéshez képest a 3 másodpercnél hosszabb késleltetés esetén [34, 35, 36]. Ezek alapján a kísérleteink célja az volt, hogy közvetlenül összehasonlítsuk a a vidám arckifejezések rövid-távú tárolását azokban az esetekben, amikor egy vagy hat másodperces késleltetéssel követi egymást a két arc. A kísérlet során regisztrált eseményhez kötött potenciálok (EKP) erős modulációt mutattak a késleltetésnek megfelelően mind az arcemóciós információ elkódolási mind az előhívási szakaszában.

2.1. Késleltetett arcemóció diszkriminációs feladat elkódolási fázisa során szignifikáns eltérést találtam a korai eseményhez kötött potenciál komponensekben (P100 és N170). Továbbá a memória folyamatokhoz köthető késői P3b komponens, - melynek forráslokalizációs eredményeink alapján valószínűsíthető forrása a jobb oldali prefrontális kéreg, - szignifikánsan kisebb volt az 1 másodperces késleltetés esetében.

Elkódolás során a késleltetés már a *global field power* (GFP) teljesítmény nagyon korai, 100 ms körüli szakaszára hatással volt, amely az EKP P100-as komponensének feleltethető meg. Ezen komponenst tükröző skalp elektródok és neki valószínűsíthetően megfelelő források aktivitása szignifikánsan nagyobb volt az 1 másodperces késleltetés esetén a 6 másodperccsel összehasonlítva (5a.ábra). Ezzel ellentétben, az N170 EKP komponensnek megfelelő 140-200 milliszekundumig terjedő időablakban a 6 másodperces késleltetés esetében volt nagyobb a GFP. Ennek megfelelően az N170-t tükröző elektródok és a neki valószínűsíthetően megfelelő források aktivitása úgyszintén szignifikánsan nagyobb volt a 6 másodperces késleltetés

mellett.



5. ábra. Késleltetés hatása memória (a) elkódolás és (b) előhívás alatt. Az ábra tetején a *global field power* (GFP) alanyok közötti átlaga látható 1 és 6 másodperces késleltetés mellett az elkódolási (folytonos kék és barna vonal) és az előhívási (szaggatott kék és barna vonal) szakaszban. Az egyes sorokban a fekete vonallal jelölt 1 és 6 másodperces GFP maximumok (i) időpillanatának megfelelő topografikus feszültségkülönbség eloszlás, (ii) az eseményhez-kötött válasz időbeli lefutása a jellemző elektródon és (iii) a GFP komponensnek valószínűsíthetően megfelelő forrás időbeli aktivációja látható balról jobbra haladva. A jellemző elektródok pozícióját fehér pöttyök jelölik a feszültségkülönbség térképeken. Az időbeli lefutásokon feltüntetett halványszürke sávok a 6 és 1 másodperces görbék különbségének (sötétszürke vonal) BCa bootstrap módszerrel számított 90%-os konfidencia intervallumát jelzik.

Hasonló mintázat, nevezetesen nagyobb GFP a 6 másodperces késleltetésnél, egy későbbi, 375-600 milliszekundumig tartó időablakban is előfordult, amely a P3b EKP komponensnek feleltethető meg. Ebben az időablakban hasonló modulációt egyedül a jobb ventrális prefrontális kéregbe (PFC) lokalizált forrás mutatott, ami azt sugallja, hogy a P3b komponensen látott eltérés elsősorban ezen kérgi terület eltérő aktivitásával magyarázható. Ez megfelel korábbi irodalmi adatoknak, ahol azt mutatták ki, hogy az eltárolandó elemek számának növelésével előidézett P3b komponens amplitúdóváltozás szintén a prefrontális kéregből ered [31].

2.2. Forráslokalizációs eredményeink alapján a memória előhívási fázis során ezzel ellentétben az anterior mediális temporális lebenyben (MTL) volt szignifikánsan erősebb forrás aktivitás megfigyelhető a 6 másodperces késleltetés esetén. A forrás aktivitás maximuma 325 milliszekundummal a stimulus prezentáció után jelentkezett, s alátámasztja az MTL szerepét az arcok több másodpercre történő eltárolásában.

Az előhívási szakaszban az elkódoláshoz hasonlóan szignifikánsan nagyobb GFP teljesítményt kaptunk a 6 másodperces késleltetés esetében az N170-nek megfelelő időablakban (5b. ábra). Forrásmodellünk alapján úgy tűnik, hogy ennek háttérében az inferior temporális forrás az 1 s késleltetés esetében erőteljesen lecsökkent tranzienst aktivitása állhat, ami valószínűsíthetően csupán adaptációs hatást tükröz. Azonban hasonlóan nagyobb GFP volt megfigyelhető 6 s késleltetés esetén egy későbbi, 325 ms körüli időablakban is. Ezen moduláció forrása a valószínűsíthetően a jobb anterior mediális temporális lebenyben (MTL) volt, mivel az EKP modulációval egyedül ezen forrás aktivitásváltozása korrelált. Az anterior MTL arcfeldolgozásbeli szerepére több intrakraniális EKP [37, 38] és fMRI kísérletes eredmény [32, 31, 39] is mutat. A jelen tanulmány eredményei abba az irányba mutatnak, hogy az arcok memóriából történő előhívása hosszabb idejű (6 s) késleltetett diszkriminációs feladat során jobban támaszkodik MTL-hez köthető feldolgozási folyamatokhoz, mint rövid idejű (1 s) késleltetés esetén, ami összhangban van a neuropszichológiai kísérletek eredményeivel [32, 33].

4. Az eredmények alkalmazási területei

A jelen kísérletsorozat eredményei alapján megállapítható, hogy nagyon pontos vizuális rövid-távú memóriával rendelkezünk az arcok érzelmi kifejezésének és személyazonosságának tárolására. Ez a nagy hatékonyságú rövid-távú memórianyom elengedhetetlen ahhoz, hogy folyamatosan figyelemmel kísérjük az arckifejezések változását. Sőt, nem kizárt, hogy az olyan pszichiátriai kórképekben (pl. depresszió, autizmus, skizofrénia), ahol az érzelmi információ rendellenes feldolgozása tapasztalható [40, 41, 42], ezen pontos memórianyom kialakulásának vagy tárolódásának zavarában keresendő az ok.

Az itt bemutatott eredmények továbbá az elsőként szolgáltatnak bizonyítékot arra, hogy az érzelmi arckifejezések nagy hatékonyságú rövid-távú tárolódásában az eltárolási idő függvényében más-más neurális folyamatok játszanak szerepet. Ezek alapján az irodalmi rövid-távú memória modelleket, amelyek a vizuális információ-tárolást az időtől függetlenül egységes folyamatként írják le (összefoglalásért lásd [43]), újra kellene gondolni, hogy magában foglalják az idő paramétert is.

5. Köszönetnyilvánítás

Mindenek előtt szeretném köszönetemet kifejezni témavezetőmnek, *Vidnyánszky Zoltánnak* messzemenő támogatásáért. Közös munkánk során végig irányította kezdetben bizonytalan lépéseimet mélyreható szakmai rálátásával, lelkesedésével magával ragadott és a határait feszegette, nem hagyván, hogy megrekedjek a közép-szerű teljesítménynél. Hálás vagyok neki ezért. Köszönöm *Kovács Gyulának*, hogy bevezetett az elektrofiziológia rejtelmeibe kutatópályám kezdetén.

Köszönettel tartozom a doktori iskola vezetőjének, *Roska Tamás* professzor úrnak a multidiszciplináris millió megteremtéséért, amely meghatározó volt PhD tanulmányaim és a matematika és biológia határterületén végzett munkám alatt. Köszönöm továbbá *Vágó Zsuzsának* és *Csurgay Árpád* professzor úrnak, amiért hozzájárultak a matematikai és fizikai tudásom kiterjesztéséhez, amely elengedhe-

tetlen a munkámhoz. Köszönet illeti *Karmos György* és *Hámori József* professzor urakat, amiért megosztották velem oktatási tapasztalataikat és amiért bebizonyították, hogy lehet az ember egyszerre sikeres kutató és jó tanár.

Hálás vagyok közvetlen kollégáimnak, *Gál Viktornak*, *Kóbor Istvánnak*, *Körtvélyes Juditnak* és *Kozák Lajosnak* segítségükért, tanácsaikért és a szakmai beszélgetéseikért. PhD éveim alatt szerencsém volt egy fél évet eltöltenem és tapasztalatokat szerezni a New York University, Center for Neural Sciences kutató központjában *Prof. David Heeger* kutatócsoportjában, ahol köszönöm *Jonas Larsson* és *Tobias Donner* rám szánt idejét és munkáját.

Külön köszönet illeti doktorandusz társaimat, különösen: *Hegyi Barnabást*, *Sóos Gergelyt*, *Benedek Csabát*, *Kiss Andrást*, *Frank Gollast*, *Bérci Norbertet*, *Weiss Bélát*, *Szolgay Dánielt*, *Gyenes Viktort*, *Tisza Dávidot*, *Tátrai Antalt*, *Füredi Lászlót*, *Veres Józsefet*, *Tar Ákost* és *Giovanni Pazienczat*. Végtelenül hálás vagyok nekik a rengeteg elméleti matematikai és programozási segítségért, amely nélkül nem tartanék itt, és nem utolsó sorban a barátságukért, a kedves szavakért és a jó légkörért, amelyet körém varázsoltak. Hasonlóképpen hálás vagyok legjobb barátnőmnek *Kovács Erikának*, aki mindvégig mellettem állt, támogatott és felvidített a tudományos és magánéletem árnyasabb szakaszaiban.

Köszönöm *Csókási Anna*, *Adorján Livia*, *Tihanyi Judit* és a *tanulmányi és gazdasági osztály* többi dolgozójának adminisztratív segítségét. Köszönöm továbbá a *portások* kedvességét és mosolyát, ami elindította a napjaimat.

Végül, de távolról sem utolsó sorban szeretném megköszönni és őszinte hálámat kifejezni *Édesanyámnak* és *Édesapámnak*, akik minden tőlük telhetőt megtettek azért, hogy a kutatásra tudjak összpontosítani. Segítségük és lelki támogatásuk felbecsülhetetlennek bizonyult. Köszönöm húgaimnak *Verkának*, hogy büszke rám és *Áginak*, hogy türelmesen támogatott és elnéző volt velem budapesti éveink során. Kiváltságosnak érzem magam, amiért ilyen család vesz körül. *Köszönöm nektek!*

6. Publikációk

6.1. A szerző folyóirat publikációi

- [1] **É. M. Bankó**, V. Gál, and Z. Vidnyánszky, „Flawless visual short-term memory for facial emotional expressions,” *Journal of Vision*, vol. 9, no. 1, pp. 12.1–13, 2009.
- [2] **É. M. Bankó** and Z. Vidnyánszky, „Retention interval affects visual short-term memory encoding,” *Journal of Neurophysiology*, vol. 103, no. 3, pp. 1425–1430, 2010.

6.2. A szerző nemzetközi konferencia publikációi

- [3] **É. Bankó** and Z. Vidnyánszky, „High-fidelity short-term memory for facial expressions,” *Neuroscience Meeting Planner.*, Atlanta, GA, USA: Society for Neuroscience, 2006. Online. 548.27/X2.

6.3. A szerző egyéb válogatott publikációi

- [4] V. Gál, I. Kóbor, **É. M. Bankó**, L. R. Kozák, J. Serences, and Z. Vidnyánszky, „Electrophysiological correlates of learning-induced modulation of visual motion processing in humans,” *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 3, p. 69, 2010.
- [5] V. Gál, L. R. Kozák, I. Kóbor, **É. M. Bankó**, J. Serences, and Z. Vidnyánszky, „Learning to filter out visual distractors,” *European Journal of Neuroscience*, vol. 29, no. 8, pp. 1723–1731, 2009.
- [6] G. Kovács, M. Zimmer, **É. M. Bankó**, I. Harza, A. Antal, and Z. Vidnyánszky, „Electrophysiological correlates of visual adaptation to faces and body-parts in humans,” *Cerebral Cortex*, vol. 16, no. 5, pp. 742–753, 2006.
- [7] **É. Bankó**, J. Körtvélyes, V. Gál, K. Nagy, G. Kovács, and Z. Vidnyánszky, „Dissociating the neural processes associated with perceptual processing demands and decision difficulty,” Program No. 805.13.

2009 *Neuroscience Meeting Planner*, Chicago, IL, USA: Society for Neuroscience, 2009. Online.

- [8] J. Körtvélyes, **É. Bankó**, V. Gál, P. Domsa, J. Németh, and Z. Vidnyánszky, „Neural correlates of fovea-related impairment of visual object processing in amblyopia,” *The Association for Research in Vision and Ophthalmology Annual Meeting (ARVO)*, Fort Lauderdale, FL, USA, 2009. Poster No. E-3820.
- [9] **É. Bankó**, G. Kovács, D. Melcher, and Z. Vidnyánszky, „Hemifield-contingent face aftereffects,” *Perception ECVF Abstract Supplement*, La Coruña, Spain, p. 34(S):167, 2005.

KUMMULATÍV IMPAKT FAKTOR: **17.516**;

FÜGGETLEN IDÉZETEK SZÁMA: **29**.

6.4. A disszertációban idézett válogatott publikációk

- [10] P. Sinha, B. Balas, Y. Ostrovsky, and R. Russell, „Face recognition by humans: Nineteen results all computer vision researchers should know about,” *Proceedings of the IEEE*, vol. 94, no. 11, pp. 1948–1962, 2006.
- [11] N. Kanwisher, „Domain specificity in face perception,” *Nature Neuroscience*, vol. 3, pp. 759–763, Aug. 2000.
- [12] N. Kanwisher and G. Yovel, „The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces,” *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 361, pp. 2109–28, Dec. 2006.
- [13] M. J. Tarr and I. Gauthier, „FFA: a flexible fusiform area for subordinate-level visual processing automatized by expertise,” *Nature Neuroscience*, vol. 3, pp. 764–769, Aug. 2000.
- [14] C. M. Bukach, I. Gauthier, and M. J. Tarr, „Beyond faces and modularity: the power of an expertise framework,” *Trends in Cognitive Sciences*, vol. 10, pp. 159–166, Apr. 2006.
- [15] J. V. Haxby, E. A. Hoffman, and M. I. Gobbini, „The distributed human neural system for face perception,” *Trends in Cognitive Sciences*, vol. 4, pp. 223–233, June 2000.

- [16] A. J. Calder and A. W. Young, „Understanding the recognition of facial identity and facial expression,” *Nature Reviews. Neuroscience*, vol. 6, pp. 641–51, Aug. 2005.
- [17] K. M. Curby and I. Gauthier, „A visual short-term memory advantage for faces,” *Psychonomic Bulletin & Review*, vol. 14, pp. 620–628, Aug. 2007.
- [18] A. Freire, K. Lee, and L. A. Symons, „The face-inversion effect as a deficit in the encoding of configural information: direct evidence,” *Perception*, vol. 29, no. 2, pp. 159–170, 2000.
- [19] D. H. Brainard, „The psychophysics toolbox,” *Spatial vision*, vol. 10, no. 4, pp. 433–436, 1997.
- [20] D. G. Pelli, „The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies,” *Spatial Vision*, vol. 10, pp. 437–442, 1997.
- [21] F. A. Wichmann and N. J. Hill, „The psychometric function: I. fitting, sampling, and goodness of fit,” *Perception & psychophysics*, vol. 63, pp. 1293–313, Nov. 2001.
- [22] B. Efron and R. J. Tibshirani, *An introduction to the bootstrap*. New York: Chapman and Hall, 1993.
- [23] M. G. Coles, „Modern mind-brain reading: psychophysiology, physiology, and cognition,” *Psychophysiology*, vol. 26, pp. 251–269, May 1989.
- [24] M. Eimer, „The lateralized readiness potential as an on-line measure of central response activation processes,” *Behavior Research Methods, Instruments & Computers*, vol. 30, no. 1, pp. 146–156, 1998.
- [25] M. Lages and M. Treisman, „Spatial frequency discrimination: visual long-term memory or criterion setting?,” *Vision research*, vol. 38, pp. 557–72, Feb. 1998.
- [26] S. Magnussen, „Low-level memory processes in vision,” *Trends in Neurosciences*, vol. 23, pp. 247–51, June 2000.
- [27] T. Pasternak and M. W. Greenlee, „Working memory in primate sensory systems,” *Nature Reviews. Neuroscience*, vol. 6, pp. 97–107, Feb. 2005.
- [28] B. Rossion and I. Gauthier, „How does the brain process upright and inverted faces?,” *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, vol. 1, pp. 63–75, Mar. 2002.

- [29] G. Yovel and N. Kanwisher, „The neural basis of the behavioral face-inversion effect,” *Current Biology*, vol. 15, pp. 2256–62, Dec. 2005.
- [30] J. Narumoto, T. Okada, N. Sadato, K. Fukui, and Y. Yonekura, „Attention to emotion modulates fMRI activity in human right superior temporal sulcus,” *Brain Research. Cognitive Brain Research*, vol. 12, pp. 225–31, Oct. 2001.
- [31] M. L. LoPresti, K. Schon, M. D. Tricarico, J. D. Swisher, K. A. Celone, and C. E. Stern, „Working memory for social cues recruits orbitofrontal cortex and amygdala: a functional magnetic resonance imaging study of delayed matching to sample for emotional expressions,” *The Journal of Neuroscience*, vol. 28, pp. 3718–28, Apr. 2008.
- [32] E. A. Nichols, Y. Kao, M. Verfaellie, and J. D. Gabrieli, „Working memory and long-term memory for faces: Evidence from fMRI and global amnesia for involvement of the medial temporal lobes,” *Hippocampus*, vol. 16, no. 7, pp. 604–616, 2006.
- [33] I. R. Olson, K. Page, K. S. Moore, A. Chatterjee, and M. Verfaellie, „Working memory for conjunctions relies on the medial temporal lobe,” *The Journal of Neuroscience*, vol. 26, pp. 4596–4601, Apr. 2006.
- [34] S. Magnussen, E. Idas, and S. H. Myhre, „Representation of orientation and spatial frequency in perception and memory: a choice reaction-time analysis,” *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, vol. 24, pp. 707–18, June 1998.
- [35] I. Reinvang, S. Magnussen, M. W. Greenlee, and P. G. Larsson, „Electrophysiological localization of brain regions involved in perceptual memory,” *Experimental Brain Research*, vol. 123, pp. 481–4, Dec. 1998.
- [36] S. Magnussen, M. W. Green, P. M. Aslaksen, and O. O. Kildebo, „High-fidelity perceptual long-term memory revisited—and confirmed,” *Psychological science*, vol. 14, no. 1, pp. 74–6, 2003.
- [37] P. Trautner, T. Dietl, M. Staedtgen, A. Mecklinger, T. Grunwald, C. E. Elger, and M. Kurthen, „Recognition of famous faces in the medial temporal lobe: an invasive ERP study,” *Neurology*, vol. 63, pp. 1203–1208, Oct. 2004.
- [38] T. Dietl, P. Trautner, M. Staedtgen, M. Vannuchi, A. Mecklinger, T. Grunwald, H. Clusmann, C. E. Elger, and M. Kurthen, „Proces-

- ing of famous faces and medial temporal lobe event-related potentials: a depth electrode study,” *NeuroImage*, vol. 25, pp. 401–407, Apr. 2005.
- [39] A. C. H. Lee, V. L. Scahill, and K. S. Graham, „Activating the medial temporal lobe during oddity judgment for faces and scenes,” *Cerebral Cortex*, vol. 18, pp. 683–696, Mar. 2008.
- [40] N. Sasson, N. Tsuchiya, R. Hurley, S. M. Couture, D. L. Penn, R. Adolphs, and J. Piven, „Orienting to social stimuli differentiates social cognitive impairment in autism and schizophrenia,” *Neuropsychologia*, vol. 45, pp. 2580–8, June 2007.
- [41] K. Humphreys, N. Minshew, G. L. Leonard, and M. Behrmann, „A fine-grained analysis of facial expression processing in high-functioning adults with autism,” *Neuropsychologia*, vol. 45, pp. 685–95, Mar. 2007.
- [42] M. H. Kosmidis, V. P. Bozikas, M. Giannakou, D. Anezoulaki, B. D. Fantie, and A. Karavatos, „Impaired emotion perception in schizophrenia: a differential deficit,” *Psychiatry Research*, vol. 149, no. 1-3, pp. 279–84, 2007.
- [43] J. Jonides, R. L. Lewis, D. E. Nee, C. A. Lustig, M. G. Berman, and K. S. Moore, „The mind and brain of short-term memory,” *Annual Review of Psychology*, vol. 59, pp. 193–224, 2008.