

Az arcidentitás adaptív kódolása az emberi látókéregben

Tézisfüzet a *Ph.D.* disszertációhoz

Hermann Petra

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, 2015

“Because I am always interested in faces. I just want you to sit down and look at the human face. But if there is too much going on in the background, if the face moves too much, if you can’t see the eyes, if the lighting is too artistic, the face is lost.”

(Ingmar Bergman)

1. Bevezetés

Az arcok kiemelkedően fontos szerepet töltenek be a társas életünkben, hiszen az arcokról rengeteg, a társas élethez elengedhetetlen információ olvasható le. Az arcokon fellelhető információk alapján képesek vagyunk felismerni ismerőseinket, megállapíthatjuk egy ismeretlen ember korát, nemét, vagy arckifejezése alapján az érzelmi állapotáról is tájékozódhatunk. Ezért az a képességünk, hogy arcinformációkat dolgozunk fel az emberi látórendszer egyik kitüntetett funkciója, amely nélkülözhetetlen a normális társas működés szempontjából. Számos felfedező és modell-alapú kutatás tett jelentős előrelépést a rendkívül gyors és hatékony arcfeldolgozás hátterében álló idegi folyamatok feltárásában. Ugyanakkor a rendelkezésre álló eredmények csak bizonyos körülmények között értelmezhetőek, a kutatások nagy része ugyanis tiszta és izolált, kontextus nélküli arcképeket alkalmazott; míg természetes körülmények között gyakran láthatunk arcokat nem megfelelő látási viszonyok között vagy gyors egymásutánban, dinamikusan változó környezetben. Hogy biztosítva legyen a sikeres arcészlelés ezen kihívást jelentő feltételek között is, egy jól működő, optimalizált feldolgozási rendszerre van szükség. Az arcészlelés hátterében álló idegi folyamatok megértése realisztikusabb körülmények között nemcsak a látórendszer működésébe való mélyebb betekintést tesz lehetővé, hanem szerepet játszhat az arcészlelés fejlesztésére irányuló hatékonyabb tréningprogramok kidolgozásában, valamint alapját képezheti a mesterséges látásban kihívást jelentő megbízható arcfelismerő algoritmusok fejlesztésének.

Viselkedéses, neuropszichológiai és képalkotó kutatások eredményei egyaránt igazolják, hogy az arcok a vizuális ingerek egy kitüntetett csoportját képezik, feldolgozásuk specializált idegi mechanizmusokon keresztül történik, az emberi látókéregben azonosított arc-szelektív területeken (összefoglalásért lásd [16–18]). Funkcionális mágneses rezonancia képalkotás (fMRI) segítségével

ugyanis kimutatták, hogy az arcok robosztus és szelektív idegi válaszokat váltanak ki a humán occipitalis és temporalis kéreg több régiójában [19–26], különösen nagy reprodukálhatósággal és megbízhatósággal a fusiform gyrusban található fusiform arc területen (FFA, [20]) [27]. Ez a terület konzisztensen erősebben aktiválódik arcokat ábrázoló képekre, mint egyéb tárgyak képeire. Az FFA-n belüli információfeldolgozás hatékonysága úgy tűnik, nagymértékben hozzájárul az arcészlelés sikerességéhez: fMRI vizsgálatokban azt találták, hogy az FFA-ban mért aktivitás nagysága szoros összefüggést mutat az arcképek detektálásának és azonosításának pontosságával [28–30]. Ezek az eredmények azonban olyan vizsgálatokból származnak, ahol a bemutatott arcképek tiszták, jól láthatóak voltak, mindenféle kontextuális információt mellőzve. Ezzel szemben a való életben gyakran találkozunk olyan arcokkal, amelyeket a kedvezőtlen látási vagy fényviszonyok miatt csak nehezen tudunk felismerni. Illetve a mindennapi társas interakciók során, ahol általában egyszerre több személy van jelen, dinamikusan változhat, hogy éppen kinek az arca kerül figyelmünk fókuszába. Ahhoz, hogy hatékony legyen a kommunikáció ezen kihívást jelentő körülmények között is, a látórendszernek optimalizálnia kell a működését.

Korábbi kísérleti eredmények [31, 32] azt sugallják, hogy kedvezőtlen látási viszonyok esetén a látórendszernek további feldolgozási erőforrásokat kell mozgósítania ahhoz, hogy kezelni tudja a zajos, rossz minőségű arcképeket, feltehetően a forma-érzékeny lateralis occipitalis kérgi területet (LOC, [33]) is magába foglaló visszacsatoló mechanizmusok segítségével. Továbbá, ha a látórendszer egy folytonosan változó környezetbe kerül, ahol az arcok időbeli kontextusban fordulnak elő, a szenzoros információfeldolgozás prediktív kódolás elmélete [34–37] szerint, a megelőző tapasztalatok alapján, iteratív visszacsatoló mechanizmusok segíthetnek újraértékelni és felülírni a beérkező szenzoros információ tartalmával kapcsolatos predikciókat (ugyanazt

vagy egy másik arcot fogok látni), így maximalizálva a neurális feldolgozás hatékonyságát. Hasonló folyamatokra mutatott rá Ewbank és mtsai [38] az FFA-t és az inferior occipitalis kéregben található occipitalis arc területet (OFA, [39]) magába foglaló fő arcfeldolgozó hálózaton belül. Tehát az emberi látórendszer működésének optimalizálásával, feltehetően a magasabb és alacsonyabb rendű látókérgi régiók közötti visszacsatoló idegi mechanizmusok mozgósításával képes az aktuális környezet kihívást jelentő feltételeihez igazodni és megbízható észlelést biztosítani. Ugyanakkor a pontos idegi mechanizmus és annak viselkedéses relevanciája nem ismert.

Kísérleteinkben azt vizsgáltuk, hogy hogyan hat a képminőség lerontása vagy a megelőző perceptuális tapasztalat a látókérgi feldolgozási folyamatokra. Specifikusabban, célul tűztük ki, hogy

- felderítsük azokat a visszacsatoló idegi folyamatokat, amelyek lehetővé teszik az identitásinformációk kinyerését kedvezőtlen látási viszonyok között, amikor az arcok elmosódtak és zajosak.
- megvizsgáljuk a megelőző tapasztalatok hatását közvetítő rövidtávú arcadaptációs folyamatok szerepét az arcészlelésben.

2. Módszerek, eszközök

A munkám során a rendelkezésre álló kognitív idegtudományi kutatási módszerek közül pszichofizikai módszereket, valamint hagyományos feladathoz kötött, illetve nyugalmi funkcionális konnektivitás fMRI módszereket alkalmaztam. A kísérletekben az ingerek megjelenítéséhez és az analízáló kódok megírásához a MATLAB R2010a és R2013b verzióját (The MathWorks Inc., Natick, MA, USA) használtam különböző toolbox-okkal kiegészítve: az ingermegjelenítéshez Psychophysics Toolbox Version 3 (PTB-3) szoftvert [40, 41] (<http://psychtoolbox.org/>), az

fMRI adatok előfeldolgozásához és statisztikai kiértékeléséhez SPM8, illetve SPM12 szoftvercsomagokat (Wellcome Trust Centre for Neuroimaging, London, Egyesült Királyság), valamint a korrelációelemzéshez a Robust Correlation Toolbox-ot [42] alkalmaztam. Egyéb statisztikai számításokat a STATISTICA 12 szoftvercsomag (StatSoft, Tulsa, OK, USA) segítségével végeztem. A nyugalmi funkcionális konnektivitás analízist MATLAB környezetben implementáltuk az irodalmi leírások alapján [43–46]. A BrainNet Viewer toolbox-ot [47] (<http://www.nitrc.org/projects/bnv/>) az fMRI adatok megjelenítésére használtam. Az fMRI kísérleteket a Szentágotthai Tudásközpont MR Kutató Központjában (Semmelweis Egyetem, Budapest, Magyarország) végeztem egy 3 T Philips Achieva (Philips Healthcare, Best, Hollandia) MR készüléken, kiegészítve egy 8-csatornás SENSE fejtekerccsel, illetve a Friedrich-Schiller-Universität Jena MR központjában (Jéna, Németország) egy 3 T Siemens Magnetom Trio (Siemens Healthineers, Erlangen, Németország) MR készüléken kiegészítve egy 20-csatornás fejtekerccsel.

3. Új tudományos eredmények

1. Tézis: Kimutattam, hogy a zajos arcok feldolgozásában elsődleges szerepet játszanak a jobb oldali FFA neurális feldolgozási folyamatai, valamint a bilaterális FFA és LOC által alkotott látókérgi hálózat visszacsatoló feldolgozási folyamatai.

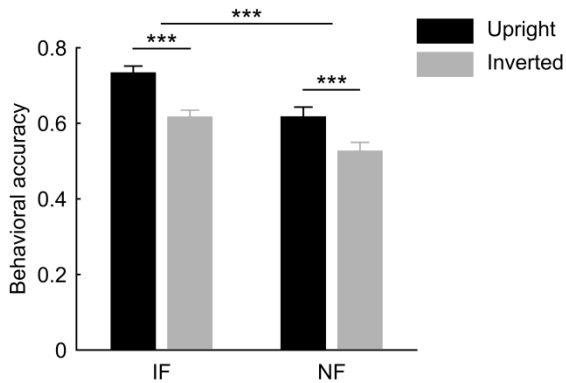
A szerző kapcsolódó publikációi: [1], [3].

Korábbi kísérletek jelentős előrelépést tettek a rendkívül hatékony és látszólag erőfeszítés nélküli emberi arcészlelés idegi alapjainak azonosításában. Azonban továbbra is kevésbé ismertek azok az idegi folyamatok, amelyek lehetővé teszik az arcinformációk kinyerését kedvezőtlen látási viszonyok esetén, amikor az arcképek

rossz minőségűek, zajosak. Kísérletünkben a zajos arcokon fellelhető identitásinformációk kinyerésének háttérében álló idegi folyamatokat vizsgáltuk fMRI módszerrel. Minden egyes résztvevő számára mértünk (1) arcidentitás-diszkriminációs teljesítményt a szkenneren kívül, (2) tiszta és fázisrandomizált arcképekre adott látókérgi fMRI válaszokat, valamint (3) intrinzik funkcionális konnektivitást nyugalmi fMRI módszerrel.

1.1. Kimutattam, hogy a zajos arcok diszkriminációja is arc-specifikus feldolgozási folyamatokon alapszik, szemben az alacsony szintű diszkriminációval.

Képpalkotó és viselkedéses módszereket kombináló kutatások eredményei egyaránt igazolják, hogy az arcok feldolgozása specializált módon történik (összefoglalásért lásd [17, 18]), elsősorban az FFA-hoz köthető agyi mechanizmusokon keresztül [28, 30, 48]. Yovel és Kanwisher [49] kutatási eredményei szerint az arc-specifikus feldolgozás legmegbízhatóbb markere, nevezetesen a viselkedéses arc-megfordítás hatás (face inversion effect, FIE) [50]—azaz a szignifikáns teljesítménycsökkenés a megfordított arcok diszkriminációjában az egyenes állású arcokéhoz képest—szorosan köthető az FFA feldolgozási folyamataihoz. Ennek megfelelően azt feltételeztük, hogy ha az FFA-hoz köthető mechanizmusok képezik az elsődleges idegi alapját a zajos arcok észlelésének is, akkor az arcok megfordítása érinteni fogja a viselkedéses válaszokat zajos arcok esetében is. Eredményeink robosztus arc-megfordítás hatást (azaz megfordított arcok esetében szignifikáns teljesítményromlást) mutattak mind a tiszta mind a zajos kondícióban, mely hatás mértéke nem különbözött a két kondícióban (1. ábra). Ezen viselkedéses eredményeink arra utalnak, hogy a zajos arcok észlelésének háttérében is hasonló, feltehetően az FFA által közvetített neurális mechanizmusok állnak.



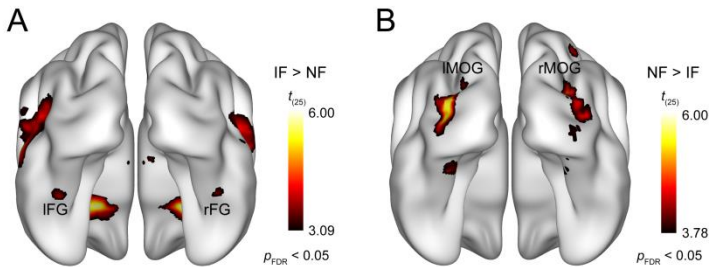
1. ábra. Viselkedési eredmények. Az identitásdiszkriminációs teljesítmény szignifikánsan magasabb volt tiszta arcok esetében, mint zajos arcok esetében, ugyanakkor az arckép megfordítása mindkét esetben egyforma mértékben rontotta le a teljesítményt. A bemutatott adatok a helyes válaszok arányának résztvevők közötti (N = 26) átlaga ± az átlag szórása (SEM). A fekete oszlopok az egyenes állású arcokra, a szürke oszlopok a megfordított arcokra kapott eredményeket jelölik. (IF: tiszta arcok, NF: zajos arcok, ***: $p < 0.001$).

1.2. A teljes-agy analízis eredményei azt igazolják, hogy az arcképekhez adott fáziszaj csökkent fMRI válaszokat eredményez a fusiform gyrus és megemelkedett válaszokat a lateralis occipitalis kéreg területein. Továbbá bizonyítottam, hogy a jobb oldali arc-szelektív fusiform arcterület (FFA) fMRI válaszainak zaj-modulációja szoros összefüggést mutat a zajos arcok identitásdiszkriminációs teljesítményében megfigyelhető egyéni különbségekkel: kisebb fMRI válaszcsökkenés jobb identitásdiszkriminációs teljesítményt jelez.

Korábbi kísérleti eredmények [31, 32] azt sugallják, hogy a fázis-randomizáció következtében az arcvonások térbeli helyzetének eltorzítása, a kontúrinformációk elmosása megemelkedett

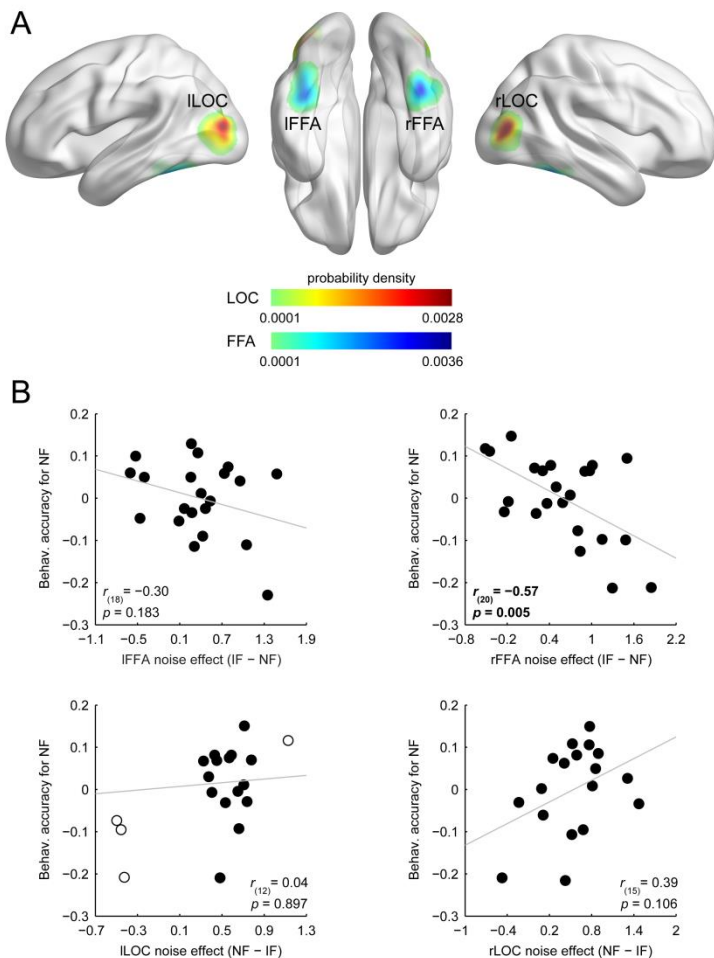
feldolgozási igényekhez vezet, amelyet a látórendszer visszacsatoló feldolgozási mechanizmusai biztosítanak feltehetően az FFA, valamint a retinotipikusan szerveződő [33, 51], és a zajos arcokra megemelkedett fMRI választ mutató [31] lateralis occipitalis kérgi terület (LOC) bevonásával. Ugyanakkor, az a fontos kérdés máig tisztázatlan maradt, hogy vajon az FFA vagy az LOC idegi reprezentációja az, amely alapját képezi a lerontott, zajos arcképek észlelésének. Kombinált viselkedéses és képalkotó vizsgálatok eredményei igazolják a szoros kapcsolatot az arckészítés és az FFA feldolgozási folyamatai között tiszta, egyértelmű ingerek esetén [28, 30, 48, 49], azonban azt még nem vizsgálták, hogy ez az összefüggés zajos, nehezen látható arcok esetében is igaz lenne.

Korábbi eredményekkel összhangban [31, 52] azt találtuk, hogy a fáziszaj csökkent fMRI válaszhoz vezet a kétoldali fusiform gyrusban (2A. ábra), valamint megnövekedett választ eredményez a kétoldali lateralis occipitalis kéregben (2B. ábra).



2. ábra. A teljes-agy random effects analízis eredményei. A fusiform gyrus kétoldali területei szignifikánsan kisebb aktivitást mutattak zajos arcokra, mint tiszta arcokra (A), míg a middle occipital gyrus kétoldali régiói nagyobb választ mutattak zajos arcokra, mint tiszta arcokra (B). A statisztikai térképeket $p_{FDR} < 0.05$ küszöbön egy simított ICBM152 agyra [53–55] vetítettük. (IF: tiszta arcok, NF: zajos arcok, IFG: bal oldali fusiform gyrus; rFG: jobb oldali fusiform gyrus, IMOG: bal oldali middle occipital gyrus, rMOG: jobb oldali middle occipital gyrus).

Ugyanakkor eredményeink szolgáltatják az első bizonyítékát annak, hogy csak a jobb oldali arc-szelektív FFA fMRI válaszáinak zaj-modulációja mutat szoros összefüggést az arcidentitás-diszkriminációs teljesítményben megmutatkozó egyéni különbségekkel (3B. ábra): kisebb fMRI válaszcsökkenés jobb identitásdiszkriminációt jelez zajos arcok esetén. Ezt az összefüggést nem magyarázhatják az általános arcészlelési képességekben megmutatkozó egyéni különbségek, mert a tiszta arcok esetében mért individuális teljesítményt kovariánsként használtuk a szemiparciális korrelációelemzés során. Ezen eredményeink azt igazolják, hogy a zajos arcok identitásának észlelése elsődlegesen a jobb oldali FFA idegi reprezentációján alapul.



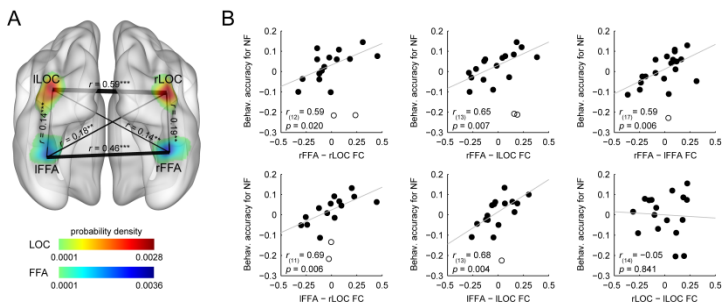
3. ábra. A ROI-alapú korrelációelemzés eredményei. **A:** Valószínűségi sűrűségértékép szemlélteti a legnagyobb zajhatást mutató voxelek résztvevők közötti térbeli eloszlását a kétoldali FFA-ban és LOC-ben. A színskálák valószínűségi sűrűségértékeket reprezentálnak (hideg színek az FFA-ban, meleg színek az LOC-ben). **B:** A zaj-indukálta fMRI válaszmoduláció és a zajos arcok diszkriminációjában mutatott teljesítmény közötti összefüggés.

Az fMRI válaszok kisebb csökkenése a jobb oldali FFA-ban jobb identitásdiszkriminációs teljesítményt jelez. A szemiparciális korrelációs eljárás miatt a korrelációs ábrák reziduális értékeket mutatnak az y -tengelyen. Az y -tengely értékei a zajos arcokra adott viselkedéses teljesítményt jelölik, melyek a helyes válaszok arányának reziduális értékei. Az x -tengely értékei a zaj fMRI válaszokon mért hatásának nagyságát jelölik, mely értékek az IF vs. NF kontrasztból származó béta különbségek. A telített körök az egyes résztvevők adatait mutatják, a bivariáns kiugró értékeket üres körrel ábrázoltuk. A lineáris trendvonal illesztését a legkisebb négyzetek módszerével végeztük. (IF: tiszta arcok, NF: zajos arcok).

1.3. Kimutattam, hogy a kétoldali FFA és a kétoldali tárgyszелеktív LOC által alkotott látókérgi hálózaton belüli intrinzik funkcionális kapcsolaterősség bejósolja az egyéni arcfeldolgozási hatékonyságot zajos arcok esetén.

A korábbi eredmények alapján, melyek arra utalnak, hogy a zajos arcok feldolgozásában fontos szerepet játszanak a látókérgi visszacsatoló idegi mechanizmusok, azt feltételeztük, hogy a zajkezelési hatékonyságban megmutatkozó egyéni különbségek függhetnek az FFA és LOC közötti összeköttetés erősségétől. Hogy teszteljük ezen elképzelésünket, megbecsültük a kétoldali FFA és LOC közötti intrinzik funkcionális kapcsolat erősségét (4A. ábra) nyugalmi fMRI módszerrel [43] (összefoglalásért lásd [56]), majd korrelációt számoltunk az egyéni kapcsolaterősség és a zajos arcok identitásdiszkriminációjában nyújtott individuális teljesítmények között. A korrelációanalízis során a tiszta arcok identitásdiszkriminációjában nyújtott individuális teljesítményt kovariánsként használtuk, hogy kontrolláljunk az általános arcészlelési képességekben megmutatkozó individuális különbségekre. A korrelációelemzés eredményei szerint a bilaterális FFA és LOC közötti funkcionális kapcsolaterősség pozitívan korrelál a zajos arcok esetében mért viselkedéses teljesítménnyel (4B. ábra): minél erősebb a kapcsolat ezen régiók között nyugalmi állapotban, annál jobb a zajos arcok diszkriminációjában nyújtott teljesítmény. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy az arcon fellelhető

identitásinformációk észlelése zajos környezetben a bilaterális FFA és LOC közötti funkcionális együttműködés eredménye.



4. ábra. Az intrinzik funkcionális konnektivitás elemzés eredményei. **A:** A területpárok közötti kapcsolatokat a 3. ábrán is bemutatott valószínűségi sűrűségterképben megjelenített élek reprezentálják. Az élek vastagsága a kapcsolat erősségét (azaz a résztvevők közötti átlagos korrelációs koefficienseket (r)) szemlélteti; minden vizsgált területpár között szignifikáns korrelációt találtunk. **B:** A korrelációs ábrák az intrinzik funkcionális konnektivitás és a zajos arcokkal kapcsolatos viselkedés teljesítmény közötti összefüggést mutatják. A kétoldali FFA és LOC, valamint a jobb és bal oldali FFA közötti funkcionális konnektivitás erőssége pozitívan korrelál az identitásdiszkriminációs teljesítménnyel zajos arcok esetén. A szemiparciális korrelációs eljárás miatt a korrelációs ábrák reziduális értékeket mutatnak mindkét tengelyen. Az y-tengely értékei a zajos arcokra adott viselkedés teljesítményt jelölik, melyek a helyes válaszok arányának reziduális értékei. Az x-tengely értékei a területpárok közötti kapcsolaterősséget jelölik, mely értékek reziduális korrelációs koefficiensek. A telített körök az egyes résztvevők adatait mutatják, a bivariáns kiugró értékeket üres körrel ábrázoltuk. A lineáris trendvonal illesztését a legkisebb négyzetek módszerével végeztük. (NF: zajos arcok, FC: funkcionális konnektivitás, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

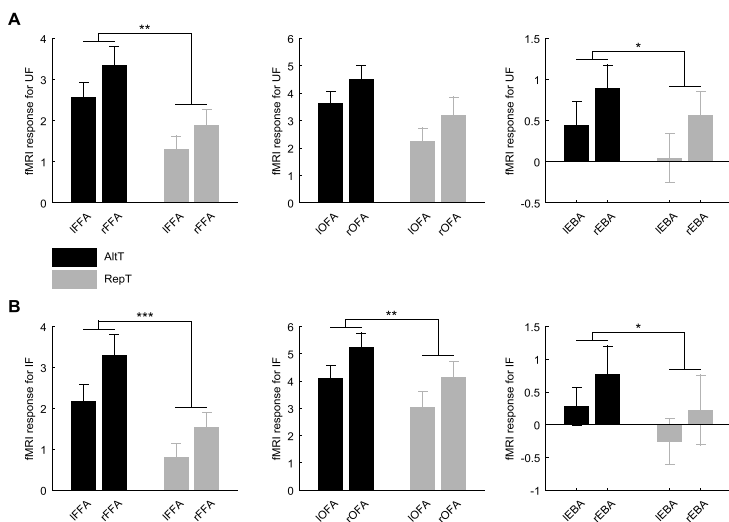
2. Tézis: Kimutattam az FFA és OFA által alkotott fő arcfeldolgozó hálózatra specifikus arc-szelektív, ismétlés által kiváltott fMRIa hatást, mely hatás az arcidentitás-észlelés funkcionálisan releváns adaptációs folyamatait tükrözi.

A szerző kapcsolódó publikációi: [2], [4].

Jól ismert, hogy a szenzoros információfeldolgozásra jelentős hatással van a megelőző perceptuális tapasztalat. Amikor egy szenzoros inger megismétlődik, az általa kiváltott neurális válasz mindig kisebb lesz, mint amit az inger első megjelenésekor regisztrálhatunk, ezt a jelenséget ismétlési elnyomásnak (repetition suppression, RS) [57] hívja a szakirodalom. Hasonlóan, funkcionális mágneses rezonancia képalkotás (fMRI) vizsgálatokban egy adott inger megismétlése a BOLD-válasz szisztematikus csökkenéséhez, fMRI adaptációhoz (fMRIa) vezet a nem-ismétlődő ingerhez képest (összefoglalásért lásd [58]). Korábbi kutatási eredmények kimutatták, hogy ugyanakkor az arcnak az ismételt bemutatása fMRIa-hoz vezet a kétoldali fusiform (FFA) és occipitalis arcterületeket (OFA) magába foglaló fő arc-szelektív occipitotemporalis látókérgi hálózatban [38, 59, 60]. Empirikus és modell-alapú kutatások jelentős előrelépést tettek az RS hátterében álló idegi folyamatok azonosításában (összefoglalásért lásd [61, 62]), ugyanakkor meglepő módon a jelenség viselkedéses relevanciájáról nagyon keveset tudunk. Ezért kutatásunkban megvizsgáltuk, hogy milyen összefüggés van az ismétlés által kiváltott fMRI válaszcsökkenés és az arcészlelési képességek között. Ehhez minden egyes résztvevő számára mértünk fMRI adaptációs hatást az FFA-ban és az OFA-ban, valamint identitásdiszkriminációs teljesítményt a szkenneren kívül egyenes állású és fejjel lefelé fordított arcíngerek esetén.

2.1. *Eredményeim azt igazolják, hogy az ismétlődő arcingerék szignifikáns fMRIa hatást, azaz csökkent BOLD választ váltanak ki a fusiform arcterületen (FFA), valamint egy mérsékelt fMRIa hatást az occipitalis arcterületen (OFA). Továbbá megmutattam, hogy az arc-szelektív fMRIa hatás magnitúdója szoros összefüggést mutat a két arcfeldolgozó régió között.*

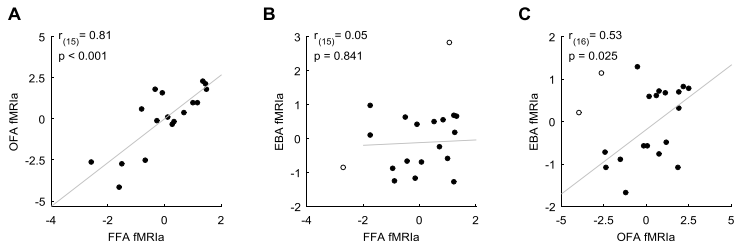
A korábbi eredményeknek megfelelően vizsgálatunkban ugyanannak az arcingernek a megismétlése szignifikáns fMRIa-hoz, azaz csökkent BOLD válaszhoz vezetett az FFA-ban és mérsékelt fMRIa-hoz az OFA-ban, valamint fMRIa hatást idézett elő az extrastriális test területen (EBA) is mind az egyenes (5A. ábra) mind a megfordított (5B. ábra) arcok esetében.



5. ábra. Átlagos aktiváció-profil (\pm SEM) a bal és jobb oldali FFA-ban (bal panel), OFA-ban (középső panel) és EBA-ban (jobb panel) egyenes állású (A) és megfordított (B) arcok esetében. Az ismétlődő arcok (RepT) minden vizsgált területen fMRIa-t, azaz csökkent fMRI választ váltottak ki az alternáló arcokhoz képest (AltT) mind egyenes állású, mind megfordított

esetben. A fekete oszlopok az AltT kondíciót jelölik, a szürke oszlopok a RepT kondíciót. (UF: egyenes állású arcok, IF: megfordított arcok, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

Ugyanakkor azt nem tudjuk, hogy az ezekben a régiókban mért fMRIa hatás háttérében ugyanazok az idegi folyamatok állnak-e. Ennek tesztelésére korrelációt számoltunk az egyes régiókban mért individuális fMRIa hatás nagysága között. A korrelációanalízis során a megfordított arcokra kapott fMRIa hatást kovariánsként használtuk, hogy kontrolláljunk az alacsony szintű vizuális vonásadaptációs folyamatokban megmutatkozó individuális különbségekre. Erős korrelációt találtunk az FFA-ban és az OFA-ban (6A. ábra), valamint az OFA-ban és EBA-ban (6C. ábra) mért arc-szelektív fMRIa hatás nagysága között. Ugyanakkor az FFA-ban és EBA-ban mért arc-szelektív fMRIa hatás nagysága nem mutatott összefüggést (6B. ábra).



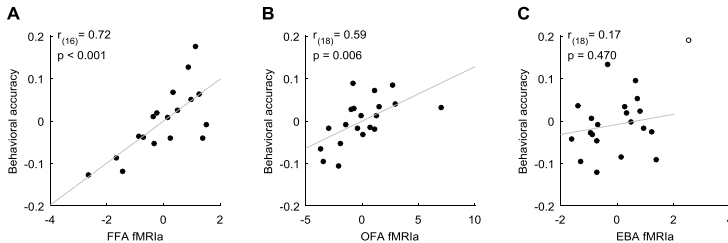
6. ábra. Korreláció az FFA-ban és OFA-ban (A), FFA-ban és EBA-ban (B), valamint az OFA-ban és EBA-ban (C) mért fMRIa között. Szignifikáns összefüggést találtunk az FFA-ban és OFA-ban, valamint az OFA-ban és EBA-ban mért fMRIa nagysága között. Az FFA és EBA esetében nem volt megfigyelhető hasonló összefüggés. A regresszió-alapú eljárás miatt a korrelációs ábrák reziduális értékeket mutatnak mindkét tengelyen. Az y - és x -tengely értékei az fMRIa hatás nagyságát jelölik, mely értékek az AltT vs. RepT kontrasztból származó reziduális béta különbségek. A telített körök az egyes résztvevők adatait mutatják, a bivariáns kiugró értékeket üres körrel ábrázoltuk. A lineáris trendvonal illesztését a legkisebb négyzetek módszerével végeztük.

Ezen eredményeink azt mutatják, hogy az ismétlődő arcok által kiváltott fMRIa-nak különböző komponensei lehetnek: az egyiket a fő arcfeldolgozó hálózatra specifikus idegi folyamatok közvetítik, míg a másik komponens az OFA és EBA fMRI válaszait határozza meg, ugyanakkor az FFA fMRI válaszaira nincs hatással.

2.2. Kimutattam, hogy a fő arcfeldolgozó hálózat két régiójában, nevezetesen az FFA-ban és az OFA-ban mért arc-szelektív fMRIa hatás mértéke előrejelzi az arc-szelektív észlelési képességekben megmutatkozó individuális különbségeket.

A szenzoros információfeldolgozás prediktív kódolás elmélete [34–37] a látórendszert egy következtetőgépként képzelel el, amely aktívan generál és optimalizál predikciókat a beérkező szenzoros információ tartalmával kapcsolatban, hogy minél hatékonyabbá tegye az információfeldolgozást. Ebben az értelmezési keretben az RS nem más, mint a predikciók adaptív változása következtében csökkenő predikciós hiba. Neurális szinten az RS során az idegsejtek rövidtávú plasztikus folyamataik révén alkalmazkodnak az aktuális időbeli kontextushoz, nagy valószínűséggel a visszacsatoló idegi hálózaton belül végbemenő dinamikus szinaptikus változásokon keresztül (összefoglalásért lásd [58, 63–65]). Tehát az RS az idegrendszer rugalmasságát és a folytonosan változó igényekhez való alkalmazkodási képességét tükrözi, így optimalizálva az egyén teljesítményét. Ezek alapján azt gondoltuk, hogy ha az RS (és következésképpen az fMRIa) valóban az idegrendszer jobb predikciós készségét tükrözi, akkor ennek perceptuális szinten is meg kell nyilvánulnia: egy jó generatív arc-modell a következő ingerlés jobb predikcióját eredményezi, amely jobb teljesítményhez és egyúttal csökkent predikciós hibához, következésképp fMRIa-hoz vezet. Ennek tesztelésére korrelációt számoltunk a fő arcfeldolgozó régiókban, nevezetesen az FFA-ban és OFA-ban, valamint a test-szelektív EBA-ban mért individuális fMRIa nagysága és az individuális arcidentitás-diszkriminációs teljesítmény között. A

korrelációanalízis során a megfordított arcokra kapott viselkedés és fMRI eredményeket kovariánsként használtuk, hogy kontrolláljunk az általános tárgyészlelési képességekben és az alacsony szintű vizuális vonásadaptációs folyamatokban megmutatkozó individuális különbségekre. A korrelációelemzés eredményei szerint az FFA-ban (7A. ábra) és OFA-ban (7B. ábra) mért fMRIa nagysága pozitívan korrelál a viselkedés teljesítménnyel: minél nagyobb az ismétlődő arcok által kiváltott fMRI válaszcsökkenés, annál jobb az identitás-diszkriminációs teljesítmény. Ugyanakkor az EBA-ban nem találtunk hasonló összefüggést (7C. ábra).



7. ábra. Korreláció a viselkedés teljesítmény és az FFA-ban (A), OFA-ban (B), valamint EBA-ban (C) mért fMRIa között. A korreláció szignifikáns volt az FFA és OFA esetében, ugyanakkor nem találtunk összefüggést az EBA esetében. A regresszió-alapú eljárás miatt a korrelációs ábrák reziduális értékeket mutatnak mindkét tengelyen. Az y-tengely értékei az arcdiszkriminációs teljesítményt jelölik, mely értékek a helyes válaszok arányának reziduális értékei. Az x-tengely értékei az fMRIa hatás nagyságát jelölik, mely értékek az AltT vs. RepT kontrasztból származó reziduális béta különbségek. A telített körök az egyes résztvevők adatait mutatják, a bivariáns kiugró értékeket üres körrel ábráztuk. A lineáris trendvonal illesztését a legkisebb négyzetek módszerével végeztük.

Ezen eredményeink azt sugallják, hogy az ismétlési nyomás-hatás a fő arcfeldolgozó régiókban előrejelzi az arc-szelektív észlelési képességeket, tehát az arcidentitás-észlelésben funkcionálisan releváns adaptációs folyamatokat tükröz.

4. Az eredmények összegzése és alkalmazási területei

Kutatásaink jelentős új ismereteket szolgáltatottak az arcfeldolgozás kiterjedt agyi hálózatán belüli adaptív információkódolási folyamatokról, különös tekintettel azokra a visszacsatoló (rekurrens) mechanizmusokra, melyek lehetővé teszik azt, hogy az emberi arcérzékelés rendkívül hatékony és robusztus maradjon akkor is, amikor a látási körülmények kedvezőtlenek.

A látórendszer azon stratégiáinak megértése, melyek természetes körülmények között is hatékony arcfeldolgozást biztosítanak, jelentős mértékben hozzájárulhatnak a mesterséges látásban kihívást jelentő arcfelismerő algoritmusok fejlesztéséhez (összefoglalásért lásd [66]).

Továbbá, az arcérzékelés háttérben álló idegi folyamatok minél pontosabb ismerete mind az egyes területek, mind az azokat magukba foglaló hálózatok szintjén kulcsfontosságú lehet az arcérzékelési képességek javítását célzó neurofeedback-alapú tréningprogramok (összefoglalásért lásd [67, 68]) fejlesztésében, amelyek különösen hatékonyak lehetnek prosopagnosia esetén.

5. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani mindenkinek, aki elkísért engem ezen a hosszú, de izgalmas utazáson. Mindenekelőtt hálás vagyok témavezetőmnek, *Vidnyánszky Zoltánnak*, hogy elfogadott, támogatott és mindvégig vezetett. *Zoli*, köszönöm, hogy megismertettél azzal a kivételes tudományos gondolkodásmóddal, amivel rendelkezel. Különösen hálás vagyok a bizalomért és figyelemért, amivel kezdetektől fogva megtisztelsz. Köszönöm a türelmet és a türelmetlenséget is, azt hiszem, mindkettőre szükségem volt, hogy eljussak ideig. Örömmel gondolok vissza a Hantairól („Hantásról”) folytatott vitáinkra.

Szeretném köszönetemet kifejezni *Kovács Gyulának* is közös munkánk során nyújtott segítségéért, és a lehetőségért, hogy tapasztalatokat szerezhettem jénai laborjában.

Hálás vagyok a Doktori Iskolának, különösen *Roska Tamás* és *Szolgay Péter* professzor uraknak az interdiszciplináris milió megteremtéséért, és hogy ennek én is részese lehettem. Köszönettel tartozom *Hámori József* professzor úrnak a figyelemért, és azért, hogy láthattam és hallhattam őt tanítani, és kaphattam abból a végtelen tudásból, amivel rendelkezik, legyen szó akár tudományról akár művészetről.

Végtelenül hálás vagyok tutor kollégáimnak, *Bankó Évának*, *Gál Vikornak*, *Kóbor Istvánnak* és *Weiss Bélának* a sok segítségért, inspiráló beszélgetésekért és hasznos tanácsokért. *Éva*, nem tudom elégszer kifejezni hálámat azért a felbecsülhetetlen szakmai és baráti támogatásért, amellyel kezdetektől fogva ellátsz engem. Nagyon boldog és hálás vagyok, hogy ilyen tutor áll mellettem. *Viktor*, lenyűgöző a szakmai tudásod az MR módszerek területén, rengeteget tanultam Tőled, többek között azt is, hogy humor nélkül nincs kutatás. Köszönöm, hogy részese lehetek a „Viktor miliónek”, és hogy barátként is tekinthetek Rád.

Nagyon köszönöm *Deák Anitának* és *Lábadi Beának*, a Pécsi Tudományegyetem Pszichológia Intézet kutató-tanárainak, hogy elindítottak ezen az úton. Rendkívül hálás vagyok Neked *Anita*, hogy tagja lehettem a pécsi fMRI Kutatócsoportnak, és hogy mind a mai napig igaz barátként állsz mellettem.

Külön köszönet illeti doktorandusz társaimat és közvetlen kollégáimat *Knakker Balázst*, *Vakli Pált*, *Nemes Vandát*, *Kovács Petrát*, *Drótos Gergelyt*, *Meszlényi Reginát*, *Kettinger Ádámot*, *Kiss Mátét*, *Maróti Emesét*, *Buza Krisztiánt* és *Manga Annamáriát* a segítségükért, a gyümölcsöző tudományos és baráti beszélgetésekért és a mindennapos ebédékért. *Balázs*, mi együtt kezdtük meg ezt az utazást, olykor elveszettnek éreztük magunkat, de egymásba

kapaszkodva mégis folytatni tudtuk utunkat. Nem lehetek Neked elég hálás a folyamatos szakmai és érzelmi támogatásért. Köszönöm, hogy mellettem állsz, amikor én nem tudok magam mellett állni. Kiváltságos vagyok, hogy ilyen útitársam és barátom lehet!

Nagyon köszönöm opponenseimnek, *Hernádi Istvánnak* és *Kozák Lajosnak*, hogy elvállalták a disszertációm bírálatát és építő javaslataikkal, kérdéseikkel mindvégig segítettek.

Továbbá szeretném megköszönni *Rudas Gábornak*, a SE MRKK igazgatójának a lehetőséget, hogy mérhettem náluk, és hogy mindig örömmel fogadott.

Nem tudok elég köszönetet mondani *Vida Tivadarné Katinkának* a folyamatos gyakorlati útmutatásért, ügyintézésért és végtelen türelméért. *Katinka néni*, kivételes az az őszinte emberségesség, ami a sajátja. Örülök, hogy ismerhetem! Nagyon köszönöm *Sifter Viktóriának* a könyvtári segítséget és beszélgetéseket.

Szeretném megköszönni a barátaimnak, hogy elfogadnak, hogy türelmesek hozzám és figyelnek rám, és a közös programok során energiával töltenek fel. Köszönöm a barátságokat!

Szeretnék köszönetet mondani *Hetényi Zsuzsának*, hogy biztatott és vezetett Nabokov ösvényein. Különösen hálás vagyok *Juhász Áginak*, hogy vezetett a saját ösvényeim.

Köszönöm *Dvořaknak*, *Brahmsnak* és a kísérleti minimál techno művészeknek, különösen *S Olbrichtnak* az inspiráló zenét. Nagyon hálás vagyok *Nagy Zoltánnak*, hogy részese lehetek az AntiNode produkcióknak.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni *Anyának* és *Apának*, hogy mindenféle módon támogattak abban, amit csinálok. *Anyá*, köszönöm Neked a folytonos, kimeríthetetlen és feltétel nélküli támogatást. Köszönöm nektek, hogy hittetek bennem mindvégig, különösen akkor, amikor én nem.

6. Publikációk

A szerző folyóirat publikációi

- [1] **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.
- [2] **P. Hermann**, M. Grotheer, G. Kovács, and Z. Vidnyánszky, “The relationship between repetition suppression and face perception,” *Brain Imaging Behav.*, pp. 1–11, Jul. 2016.

A szerző konferencia publikációi

- [3] **P. Hermann**, É. M. Bankó, V. Gál, and Z. Vidnyánszky, “The human face network: insights from intrinsic functional connectivity analysis,” presented at the 4th Neuroimaging Workshop, Debrecen, Hungary, 2014, p. 22.
- [4] **P. Hermann**, M. Grotheer, G. Kovács, and Z. Vidnyánszky, “Repetition suppression of fMRI responses in fusiform and occipital face areas predicts individual differences in face perception ability,” presented at the 5th Neuroimaging Workshop, Szeged, Hungary, 2015, p. 7.

A szerző egyéb folyóirat és konferencia publikációi

- [5] C. Amado, **P. Hermann**, P. Kovács, M. Grotheer, Z. Vidnyánszky, and G. Kovács, “The contribution of surprise to the prediction based modulation of fMRI responses,” *Neuropsychologia*, vol. 84, pp. 105–112, Apr. 2016.
- [6] M. Grotheer, **P. Hermann**, Z. Vidnyánszky, and G. Kovács, “Repetition probability effects for inverted faces,” *NeuroImage*, vol. 102, Part 2, pp. 416–423, Nov. 2014.

- [7] J. Körtvélyes, E. M. Bankó, A. Andics, G. Rudas, J. Németh, **P. Hermann**, and Z. Vidnyánszky, “Visual cortical responses to the input from the amblyopic eye are suppressed during binocular viewing,” *Acta Biol. Hung.*, vol. 63 Suppl 1, pp. 65–79, Mar. 2012.
- [8] **P. Hermann**, Á. Kettinger, R. Meszlényi, and Z. Vidnyánszky, “Comparison of the suitability of 32-channel and 64-channel head coils for application in fMRI research,” presented at the IBRO Workshop 2016, Budapest, Hungary, 2016.
- [9] A. Catarina, **P. Hermann**, P. Kovács, M. Grotheer, Z. Vidnyánszky, and G. Kovács, “The role of surprise enhancement in predictions,” presented at the IBRO Workshop 2016, Budapest, Hungary, 2016.
- [10] P. Kovács, **P. Hermann**, B. Knakker, G. Kovács, and Z. Vidnyánszky, “Uncovering the configural coding of facial information using the face inversion effect,” presented at the IBRO Workshop 2016, Budapest, Hungary, 2016.
- [11] **P. Hermann**, M. Grotheer, G. Kovács, and Z. Vidnyánszky, “Resting-state functional connectivity predicts the repetition suppression of fMRI responses in the fusiform gyrus,” presented at the 15th Biannual Conference of The Hungarian Neuroscience Society (MITT), Budapest, Hungary, 2015.
- [12] M. Grotheer, Z. Vidnyánszky, **P. Hermann**, and G. Kovács, “Repetition probability effects for inverted faces in the fusiform face area,” presented at the 9th PPRU Workshop: Person Perception – From cortical areas to social functions, Jena, Germany, 2014, p. 14.
- [13] **P. Hermann**, V. Gál, É. M. Bankó, and Z. Vidnyánszky, “Resting-state functional connectivity predicts the face selectivity of fMRI responses in the fusiform gyrus,” presented

at the XIV. Conference of The Hungarian Neuroscience Society (MITT), Budapest, Hungary, 2013, pp. 217–218.

- [14] **P. Hermann**, É. M. Bankó, and Z. Vidnyánszky, “Representation of facial identity information in the medial and anterior temporal lobe,” in *Clin. Neurosci.*, vol. 65, no. S1, p. 27, presented at the IBRO Workshop 2012, Szeged, Hungary, 2012.
- [15] **P. Hermann**, “Electrophysiological correlates of object-specific processing deficits in amblyopia,” *Pázmány Péter Cathol. Univ. PhD Proc.*, pp. 153–158, 2011.

KUMMULATÍV IMPAKT FAKTOR: **19.441**;
FÜGGETLEN IDÉZETEK SZÁMA: **11**.

A disszertációban idézett válogatott publikációk

- [16] J. V. Haxby, E. A. Hoffman, and M. I. Gobbini, “The distributed human neural system for face perception,” *Trends Cogn. Sci.*, vol. 4, no. 6, pp. 223–233, Jun. 2000.
- [17] B. Duchaine and G. Yovel, “A revised neural framework for face processing,” *Annu. Rev. Vis. Sci.*, vol. 1, no. 1, pp. 393–416, Nov. 2015.
- [18] G. Yovel, “Neural and cognitive face-selective markers: An integrative review,” *Neuropsychologia*, vol. 83, pp. 5–13, Mar. 2016.
- [19] A. Puce, T. Allison, J. C. Gore, and G. McCarthy, “Face-sensitive regions in human extrastriate cortex studied by functional MRI,” *J. Neurophysiol.*, vol. 74, no. 3, pp. 1192–1199, Sep. 1995.
- [20] 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.
- [21] A. Ishai, C. F. Schmidt, and P. Boesiger, “Face perception is mediated by a distributed cortical network,” *Brain Res. Bull.*, vol. 67, no. 1–2, pp. 87–93, Sep. 2005.
- [22] D. Y. Tsao, S. Moeller, and W. A. Freiwald, “Comparing face patch systems in macaques and humans,” *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 105, no. 49, pp. 19514–19519, Dec. 2008.
- [23] R. Rajimehr, J. C. Young, and R. B. H. Tootell, “An anterior temporal face patch in human cortex, predicted by macaque maps,” *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 106, no. 6, pp. 1995–2000, Feb. 2009.
- [24] C. J. Fox, G. Iaria, and J. J. S. Barton, “Defining the face processing network: optimization of the functional localizer in fMRI,” *Hum. Brain Mapp.*, vol. 30, no. 5, pp. 1637–1651, May 2009.
- [25] K. S. Weiner and K. Grill-Spector, “Sparsely-distributed organization of face and limb activations in human ventral temporal cortex,” *NeuroImage*, vol. 52, no. 4, pp. 1559–1573, Oct. 2010.
- [26] B. Rossion, B. Hanseeuw, and L. Dricot, “Defining face perception areas in the human brain: A large-scale factorial fMRI face localizer analysis,” *Brain Cogn.*, vol. 79, no. 2, pp. 138–157, Jul. 2012.
- [27] R. W. McGugin and I. Gauthier, “The reliability of individual differences in face-selective responses in the fusiform gyrus and their relation to face recognition ability,” *Brain Imaging Behav.*, pp. 1–12, Nov. 2015.
- [28] K. Grill-Spector, N. Knouf, and N. Kanwisher, “The fusiform face area subserves face perception, not generic within-

- category identification,” *Nat. Neurosci.*, vol. 7, no. 5, pp. 555–562, May 2004.
- [29] N. Furl, L. Garrido, R. J. Dolan, J. Driver, and B. Duchaine, “Fusiform gyrus face selectivity relates to individual differences in facial recognition ability,” *J. Cogn. Neurosci.*, vol. 23, no. 7, pp. 1723–1740, Jul. 2010.
- [30] L. Huang, Y. Song, J. Li, Z. Zhen, Z. Yang, and J. Liu, “Individual differences in cortical face selectivity predict behavioral performance in face recognition,” *Front. Hum. Neurosci.*, vol. 8, p. 483, Jul. 2014.
- [31] É. M. Bankó, V. Gál, J. Körtvélyes, G. Kovács, and Z. Vidnyánszky, “Dissociating the effect of noise on sensory processing and overall decision difficulty,” *J. Neurosci.*, vol. 31, no. 7, pp. 2663–2674, Feb. 2011.
- [32] É. M. Bankó, J. Körtvélyes, B. Weiss, and Z. Vidnyánszky, “How the visual cortex handles stimulus noise: insights from amblyopia,” *PLoS ONE*, vol. 8, no. 6, p. e66583, Jun. 2013.
- [33] J. Larsson and D. J. Heeger, “Two retinotopic visual areas in human lateral occipital cortex,” *J. Neurosci.*, vol. 26, no. 51, pp. 13128–13142, Dec. 2006.
- [34] D. Mumford, “On the computational architecture of the neocortex,” *Biol. Cybern.*, vol. 66, no. 3, pp. 241–251, Jan. 1992.
- [35] R. P. N. Rao and D. H. Ballard, “Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects,” *Nat. Neurosci.*, vol. 2, no. 1, pp. 79–87, Jan. 1999.
- [36] K. Friston, “A theory of cortical responses,” *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, vol. 360, no. 1456, pp. 815–836, Apr. 2005.

- [37] K. Friston, “The free-energy principle: a unified brain theory?,” *Nat. Rev. Neurosci.*, vol. 11, no. 2, pp. 127–138, Feb. 2010.
- [38] M. P. Ewbank, R. N. Henson, J. B. Rowe, R. S. Stoyanova, and A. J. Calder, “Different neural mechanisms within occipitotemporal cortex underlie repetition suppression across same and different-size faces,” *Cereb. Cortex*, vol. 23, no. 5, pp. 1073–1084, May 2013.
- [39] A. Puce, T. Allison, M. Asgari, J. C. Gore, and G. McCarthy, “Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study,” *J. Neurosci.*, vol. 16, no. 16, pp. 5205–5215, Aug. 1996.
- [40] D. H. Brainard, “The Psychophysics Toolbox,” *Spat. Vis.*, vol. 10, no. 4, pp. 433–436, Jan. 1997.
- [41] D. G. Pelli, “The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies,” *Spat. Vis.*, vol. 10, no. 4, pp. 437–442, Jan. 1997.
- [42] C. R. Pernet, R. Wilcox, and G. A. Rousselet, “Robust correlation analyses: false positive and power validation using a new open source matlab toolbox,” *Front. Psychol.*, vol. 3, p. 606, Jan. 2013.
- [43] B. Biswal, F. Zerrin Yetkin, V. M. Haughton, and J. S. Hyde, “Functional connectivity in the motor cortex of resting human brain using echo-planar mri,” *Magn. Reson. Med.*, vol. 34, no. 4, pp. 537–541, Oct. 1995.
- [44] M. D. Fox, A. Z. Snyder, J. L. Vincent, M. Corbetta, D. C. Van Essen, and M. E. Raichle, “The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks,” *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 102, no. 27, pp. 9673–9678, Jul. 2005.

- [45] A. Weissenbacher, C. Kasess, F. Gerstl, R. Lanzenberger, E. Moser, and C. Windischberger, “Correlations and anticorrelations in resting-state functional connectivity MRI: A quantitative comparison of preprocessing strategies,” *NeuroImage*, vol. 47, no. 4, pp. 1408–1416, Oct. 2009.
- [46] D. Zhang and M. E. Raichle, “Disease and the brain’s dark energy,” *Nat. Rev. Neurol.*, vol. 6, no. 1, pp. 15–28, Jan. 2010.
- [47] M. Xia, J. Wang, and Y. He, “BrainNet Viewer: a network visualization tool for human brain connectomics,” *PLoS ONE*, vol. 8, no. 7, p. e68910, Jul. 2013.
- [48] N. Furl, L. Garrido, R. J. Dolan, J. Driver, and B. Duchaine, “Fusiform gyrus face selectivity relates to individual differences in facial recognition ability,” *J. Cogn. Neurosci.*, vol. 23, no. 7, pp. 1723–1740, Jul. 2010.
- [49] G. Yovel and N. Kanwisher, “The neural basis of the behavioral face-inversion effect,” *Curr. Biol.*, vol. 15, no. 24, pp. 2256–2262, Dec. 2005.
- [50] R. K. Yin, “Looking at upside-down faces.,” *J. Exp. Psychol.*, vol. 81, no. 1, pp. 141–145, Jul. 1969.
- [51] E. H. Silson, D. J. McKeefry, J. Rodgers, A. D. Gouws, M. Hymers, and A. B. Morland, “Specialized and independent processing of orientation and shape in visual field maps LO1 and LO2,” *Nat. Neurosci.*, vol. 16, no. 3, pp. 267–269, Mar. 2013.
- [52] H. R. Heekeren, S. Marrett, P. A. Bandettini, and L. G. Ungerleider, “A general mechanism for perceptual decision-making in the human brain,” *Nature*, vol. 431, no. 7010, pp. 859–862, Oct. 2004.
- [53] J. Mazziotta, A. Toga, A. Evans, P. Fox, J. Lancaster, K. Zilles, R. Woods, T. Paus, G. Simpson, B. Pike, C. Holmes, L.

- Collins, P. Thompson, D. MacDonald, M. Iacoboni, T. Schormann, K. Amunts, N. Palomero-Gallagher, S. Geyer, L. Parsons, K. Narr, N. Kabani, G. Le Goualher, D. Boomsma, T. Cannon, R. Kawashima, and B. Mazoyer, "A probabilistic atlas and reference system for the human brain: International Consortium for Brain Mapping (ICBM).," *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B*, vol. 356, no. 1412, pp. 1293–1322, Aug. 2001.
- [54] J. C. Mazziotta, A. W. Toga, A. Evans, P. Fox, and J. Lancaster, "A probabilistic atlas of the human brain: theory and rationale for its development. The International Consortium for Brain Mapping (ICBM)," *NeuroImage*, vol. 2, no. 2, pp. 89–101, Jun. 1995.
- [55] J. Mazziotta, A. Toga, A. Evans, P. Fox, J. Lancaster, K. Zilles, R. Woods, T. Paus, G. Simpson, B. Pike, C. Holmes, L. Collins, P. Thompson, D. MacDonald, M. Iacoboni, T. Schormann, K. Amunts, N. Palomero-Gallagher, S. Geyer, L. Parsons, K. Narr, N. Kabani, G. Le Goualher, J. Feidler, K. Smith, D. Boomsma, H. H. Pol, T. Cannon, R. Kawashima, and B. Mazoyer, "A four-dimensional probabilistic atlas of the human brain," *J. Am. Med. Inform. Assoc. JAMIA*, vol. 8, no. 5, pp. 401–430, Oct. 2001.
- [56] M. D. Fox and M. E. Raichle, "Spontaneous fluctuations in brain activity observed with functional magnetic resonance imaging," *Nat. Rev. Neurosci.*, vol. 8, no. 9, pp. 700–711, Sep. 2007.
- [57] R. Desimone, "Neural mechanisms for visual memory and their role in attention," *Proc. Natl. Acad. Sci.*, vol. 93, no. 24, pp. 13494–13499, Nov. 1996.
- [58] R. N. A. Henson and M. D. Rugg, "Neural response suppression, haemodynamic repetition effects, and behavioural

- priming,” *Neuropsychologia*, vol. 41, no. 3, pp. 263–270, 2003.
- [59] C. Summerfield, E. H. Trittschuh, J. M. Monti, M.-M. Mesulam, and T. Egner, “Neural repetition suppression reflects fulfilled perceptual expectations,” *Nat. Neurosci.*, vol. 11, no. 9, pp. 1004–1006, Sep. 2008.
- [60] G. Kovács, L. Iffland, Z. Vidnyánszky, and M. W. Greenlee, “Stimulus repetition probability effects on repetition suppression are position invariant for faces,” *NeuroImage*, vol. 60, no. 4, pp. 2128–2135, May 2012.
- [61] K. Grill-Spector, R. Henson, and A. Martin, “Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects,” *Trends Cogn. Sci.*, vol. 10, no. 1, pp. 14–23, Jan. 2006.
- [62] N. Bunzeck and C. Thiel, “Neurochemical modulation of repetition suppression and novelty signals in the human brain,” *Cortex*, vol. 80, pp. 161–173, Jul. 2016.
- [63] R. N. A. Henson, “Neuroimaging studies of priming,” *Prog. Neurobiol.*, vol. 70, no. 1, pp. 53–81, May 2003.
- [64] R. N. Henson, “Repetition suppression to faces in the fusiform face area: A personal and dynamic journey,” *Cortex*, vol. 80, pp. 174–184, Jul. 2016.
- [65] R. Auztulewicz and K. Friston, “Repetition suppression and its contextual determinants in predictive coding,” *Cortex*, vol. 80, pp. 125–140, Jul. 2016.
- [66] P. Sinha, B. Balas, Y. Ostrovsky, and R. Russell, “Face recognition by humans: Nineteen results all computer vision researchers should know about,” *Proc. IEEE*, vol. 94, no. 11, pp. 1948–1962, Nov. 2006.

- [67] N. Weiskopf, “Real-time fMRI and its application to neurofeedback,” *NeuroImage*, vol. 62, no. 2, pp. 682–692, Aug. 2012.
- [68] R. T. Thibault, M. Lifshitz, and A. Raz, “The self-regulating brain and neurofeedback: Experimental science and clinical promise,” *Cortex*, vol. 74, pp. 247–261, Jan. 2016.