ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΑΣ ΙΣΤΟΡΙΑΣ ΚΑΙ ΘΕΩΡΙΑΣ ΤΗΣ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΚΗΣ και ΤΗΛΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΝΟΣΗΛΕΥΤΙΚΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΦΙΛΟΣΟΦΙΑΣ, ΠΑΙΔΑΓΩΓΙΚΗΣ ΚΑΙ ΨΥΧΟΛΟΓΙΑΣ

ΟΙΚΟΝΟΜΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΚΗΣ

Μελέτη της Χρονικής Σχέσης των Κινήσεων Πρώτης Έναντι Δεύτερης Τάξης

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

της

ΑΙΜΙΛΙΑΝΑΣ ΘΑΝΟΥ

Επιβλέπων : Κωσταντίνος Μουτούσης
Αναπληρωτής Καθηγητής Ε.Κ.Π.Α.

Αθήνα, Ιούνης 2015

ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΑΣ ΙΣΤΟΡΙΑΣ ΚΑΙ ΘΕΩΡΙΑΣ ΤΗΣ ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΚΗΣ και ΤΗΛΕΠΙΚΟΙΝΩΝΙΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΝΟΣΗΛΕΥΤΙΚΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΦΙΛΟΣΟΦΙΑΣ, ΠΑΙΔΑΓΩΓΙΚΗΣ ΚΑΙ ΨΥΧΟΛΟΓΙΑΣ

ΟΙΚΟΝΟΜΙΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΚΗΣ

Μελέτη της Χρονικής Σχέσης των Κινήσεων Πρώτης Έναντι Δεύτερης Τάξης

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

της

ΑΙΜΙΛΙΑΝΑΣ ΘΑΝΟΥ

Επιβλέπων : Κωνσταντίνος Μουτούσης
Αναπληρωτής Καθηγητής Ε.Κ.Π.Α.

Εγκρίθηκε από την τριμελή εξεταστική επιτροπή την 15η Ιουνίου 2015.

....	....	....
Κωσταντίνος Μουτούσης	Αθανάσιος Πρωτόπαπας	Βατάκη Αργυρώ
Αναπλ. Καθηγητής Ε.Κ.Π.Α.	Καθηγητής Ε.Κ.Π.Α.	Ερευνήτρια ΙΓΕΤ

Αθήνα, Ιούνης 2015

Το πείραμα πραγματοποιήθηκε με τη χρήση του Cogent 2000 που δημιουργήθηκε από την ομάδα Cogent 200 στο FIL και το ICN και το Cogent Graphics που δημιουργήθηκε από τον John Romaya στο LON του Welcome Department of Imaging Neuroscience.

Η ολοκλήρωση της εργασίας αυτής έγινε στο πλαίσιο της υλοποίησης του μεταπτυχιακού προγράμματος το οποίο συγχρηματοδοτήθηκε μέσω της Πράξης «Πρόγραμμα χορήγησης υποτροφιών ΙΚΥ με διαδικασία εξατομικευμένης αξιολόγησης ακαδ. Έτους 2012-1013» από πόρους του Ε.Π. «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» του Ευρωπαϊκού Κοινοτικού Ταμείου (ΕΚΤ) και του ΕΣΠΑ (2007-2013).

....

ΑΙΜΙΛΙΑΝΑ ΘΑΝΟΥ

Κάτοχος Μεταπτυχιακού Τίτλου Σπουδών στην Γνωσιακή Επιστήμη

Περίληψη

Η αντίληψη της οπτικής κίνησης είναι μια από τις πιο θεμελιώδεις ικανότητες του οπτικού συστήματος, απαραίτητη για την επιβίωση. Στο διάστημα των τελευταίων δεκαετιών πολλές νευροφυσιολογικές και νευροανατομικές έρευνες έχουν περιγράψει την επιλεκτικότητα κατεύθυνσης και χωρικής συχνότητας στην ανίχνευση της κίνησης από πολλές φλοιικές περιοχές και πολλοί συμφωνούν στην άποψη ότι η επεξεργασία της κίνησης λαμβάνει χώρα σε διαφορετικά στάδια κατά μήκος της οπτικής οδού. Παράλληλα, η ψυχοφυσική και υπολογιστική έρευνα έχουν ορίσει και χαρακτηρίσει έναν μεγάλο αριθμό διεργασιών κίνησης και τις μεταξύ τους σχέσεις. Ωστόσο στη διαδικασία αποσαφήνισης της υποκείμενης νευρωνικής βάσης των μηχανισμών της κίνησης, η απάντηση βασικών ερωτημάτων έχει αποδειχθεί αρκετά δύσκολη, ειδικά στην ερώτηση του πόσα διαφορετικά υποσυστήματα κίνησης περιλαμβάνει το σύστημα κίνησης.

Η οπτική κίνηση μπορεί να γίνει αισθητή λόγω της χωροχρονικής διαφοροποίησης μιας σειράς χαρακτηριστικών της εικόνας όπως η φωτεινότητα, το χρώμα, η τοπική αντίθεση, η υφή, το τρεμόπαιγμα. Η αντίληψη της κίνησης που ορίζεται ως «πρώτης τάξης» βασίζεται στη χωρο-χρονική συσχέτιση αλλαγών της φωτεινότητας των σημείων του παρατηρούμενου χώρου. Ως κίνηση «δεύτερης τάξης» ορίζεται η κίνηση που προκύπτει από την αλλαγή της υφής, το τρεμόπαιγμα, την αντίθεση ή κάποια άλλη ποιότητα που δεν οδηγεί σε αλλαγή της μέσης φωτεινότητας του ερεθίσματος.

Στο πλαίσιο αυτό, μια σημαντική διαμάχη στο χώρο της έρευνας αφορά στο ερώτημα της ύπαρξης ή μη δύο ξεχωριστών μηχανισμών χαμηλού επιπέδου για την κωδικοποίηση της κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης. Το ερώτημα αυτό έχει προσεγγισθεί από υπολογιστικές μελέτες που προτείνουν διαφορετικούς μηχανισμούς-θεωρίες, οι οποίοι παρότι διαφορετικοί, ερμηνεύουν τα δεδομένα εξίσου, και ως εκ τούτου δεν υπάρχει κάποιος πιο σωστός. Από τη σκοπιά της ψυχοφυσικής, υποστηρίζεται η άποψη της ύπαρξης δύο μονοπατιών, ενώ νευροφυσιολογικές μελέτες σε ασθενείς με βλάβες στηρίζουν την ύπαρξη δύο μονοπατιών ανιχνεύοντας επιλεκτική βλάβη ξεχωριστά είτε στο ένα είτε στο άλλο είδος κίνησης καθώς και διαφορές στο κατώφλι ανίχνευσης των δύο κινήσεων. Ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες σε ζώα έδειξαν ότι τα ίδια κύτταρα αποκρίνονται και στους δύο τύπους ερεθισμάτων εύρημα το οποίο είναι συνεπές με μοντέλα ενός μονοπατιού αν και οι αποκρίσεις δεν ήταν πανομοιότυπες, οπότε θα μπορούσαν να υπάρχουν δύο μονοπάτια.

Στο πλαίσιο αυτό, σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η διερεύνηση της διαφοράς των χρόνων επεξεργασίας των δύο ειδών κίνησης, υιοθετώντας το πειραματικό υπόδειγμα της αντιληπτικής σύζευξης (perceptual pairing) των Moutoussis και Zeki (1997). Χρησιμοποιώντας το συγκεκριμένο πειραματικό υπόδειγμα μπορούμε να συγκρίνουμε την αντιληπτική σχέση χρονισμού των δύο ειδών κίνησης με τη φυσική τους σχέση. Η συστηματική διαφορά της αντιληπτικής από τη φυσική σχέση, σύμφωνα με την υπόθεση εργασίας, οφείλεται στη διαφορά των χρόνων επεξεργασίας των δύο ειδών κίνησης από το οπτικό σύστημα. Έτσι, αν οι δύο κινήσεις γίνονται αντιληπτές ως σύγχρονες ενώ βρίσκονται σε διαφορά φάσης, τότε είναι η επεξεργασία του ενός είδους κίνησης που καθυστερεί σε σχέση με το άλλο. Η εύρεση διαφορετικών χρόνων επεξεργασίας των δύο ειδών κίνησης, αποτελεί ένα επιπλέον εύρημα υπέρ του διαχωρισμού των υποκείμενων μηχανισμών επεξεργασίας των κινήσεων αυτών.

Ωστόσο, στα πειράματα που διενεργήθηκαν δε βρέθηκε σημαντικό ποσοστό λανθασμένων συζεύξεων, γεγονός που δεν οδηγεί σε πειραματική επιβεβαίωση των υποθέσεων έρευνας. Τα ευρήματα εξετάζονται υπό το πρίσμα εναλλακτικών θεωριών-ερμηνειών και στη συνέχεια γίνονται προτάσεις για περαιτέρω έρευνα προκειμένου να ελεγχθούν οι εναλλακτικές υποθέσεις που διατυπώνονται.

Λέξεις Κλειδιά: μηχανισμοί αντίληψης κίνησης, κίνηση πρώτης τάξης, κίνηση δεύτερης τάξης, αντιληπτική σύζευξη

Abstract

Motion detection is a fundamental capability of the optical system, necessary for survival. During the last decades various neurophysiological and neuroanatomical studies have revealed the fact that the motion system appears to be selective in terms of directionality and spatial frequencies. Moreover there is a shared consensus among scientists that motion processing occurs at different stages along the visual pathway.

Psychophysical and computational research has defined and characterized a large number of underlying processes and the relationships between them. While psychophysical and computational approaches converge in clarifying the underlying mechanisms of the neuronal base of motion perception, the answer to some basic questions has proven to be quite difficult, especially the question of how many different motion subsystems exist. Motion is perceived because of the spatiotemporal differentiation of a series of image characteristics such as luminance, color, local contrast, texture, flicker. The perception of movement is defined as "first order" is based on the spatio-temporal changes of luminance of the points of the observed space. "Second order" is defined as the motion resulting from the change of texture, flicker, contrast or some other quality that does not lead to a change in average luminance of the stimulus. In this context, a major debate in the field of motion research deals with the question of whether or not two separate low-level mechanisms for the encoding of first and second order motion exist.

This question has been addressed to by various different research fields such as computational neuroscience, lesion studies, neuroimaging and psychophysics. While there are different computational models that interpret the data equally, neurophysiological studies of patients have shown a double dissociations of the mechanisms involve in the processing of the two kinds of motion and psychophysical data generally support the dual pathway hypothesis. However single cell recordings from electrophysiological studies on primates have not revealed neurons that respond solely to second order motion.

In this context, the aim of this study is to investigate the difference between the processing times of the two kinds of motion, adopting the experimental paradigm of perceptual pairing, first proposed by Moutousis and Zeki (1997). This experimental paradigm enables the comparison of perceptual times in relation with the physical timing of the two kinds of motion.

The possible observed difference in perceptual times of the two motion stimuli, could be due to the difference in processing times of the two kinds of motion from the optical system. Thus, if the two motion types are perceived as synchronous when physically presented in phase difference, then it can be concluded that the processing times of the two stimuli differ. The different processing times would serve as an additional finding in favor of the existence of two separate mechanisms for the processing of first and second order motion.

However in the experiments conducted no systematic delay was recorded between the two motion types, which does not lead to the experimental verification of the research hypotheses. The findings are examined in light of alternative theories-interpretations. Further research is recommended for the testing of these alternative post-hoc hypotheses.

Keywords: optical motion perception mechanisms, first order motion, second order motion, perceptual pairing

Ευχαριστίες

Η ολοκλήρωση αυτής της εργασίας οφείλεται στη συνδρομή πολλών παραγόντων στους οποίους θα ήθελα να εκφράσω ξεχωριστά την ευγνωμοσύνη μου.

Αρχικά, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντα καθηγητή μου Κωνσταντίνο Μουτούση, για την εμπειρία και την επιστημονική καθοδήγηση που μου παρείχε. Η κριτική του ματιά και οι οξυδερκείς παρατηρήσεις του, συνέβαλαν στην επιτυχή ολοκλήρωση αυτής της εργασίας. Ως επιστήμονας και ως άνθρωπος αποτέλεσε και θα αποτελεί σημαντικό παράδειγμα για τη ζωή μου.

Επίσης, θα ήθελα να ευχαριστήσω και τα υπόλοιπα τα μέλη της εξεταστικής μου επιτροπής. Τον καθηγητή Αθανάσιο Πρωτόπαπα που κατάφερνε πάντα να μου μεταδίδει τις γνώσεις του και να αποτελεί πηγή έμπνευσης. Την ερευνήτρια Αργυρώ Βατάκη της οποίας το πάθος και η επιμονή της στην έρευνά της υπήρξαν κινητήρια δύναμη και για την προσωπική μου δουλειά.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τον συμφοιτητή μου Ευθύμιο Τσιλιώνη χωρίς την πρακτική βοήθεια του δεν θα ήταν δυνατή η ολοκλήρωση αυτής της εργασίας.

Ευχαριστώ επίσης την υποψήφια διδάκτορα Δάφνη Ρουμάνη για την υποστήριξή της σε όλα τα επίπεδα καθ' όλη τη διάρκεια εκπόνησης της εργασίας αυτής, για την καθοδήγηση της μέσω των παρατηρήσεων και συμβουλών της στο πλαίσιο της εργασίας αυτής αλλά και σε ένα φάσμα ευρύτερο.

Επίσης, ευχαριστώ για την πολύπλευρη συμπαράσταση τους συμφοιτητές μου και ιδιαίτερα την Άννα Χουντάλα και τον Πέτρο Παπαβασιλείου για την πρακτική και ηθική στήριξή τους καθ όλη τη διάρκεια των μεταπτυχιακών μου σπουδών.

Ευχαριστώ επίσης και την υποψήφια διδάκτορα Σοφία Λούη για την υπομονή της και τις παντός τύπου εύστοχες παρατηρήσεις της.

Οφείλω επίσης να ευχαριστήσω όλα τα παιδιά του τμήματος ΜΙΘΕ, Μαθηματικού και Πληροφορικής που συμμετείχαν στο πείραμα που διενεργήθηκε στα πλαίσια της παρούσας εργασίας, για την υπομονή τους και τη συμμετοχή τους.

Ευχαριστώ επίσης τον Γιάννη-Ορέστη Παπαδημητρίου για την πολύτιμη βοήθεια του και τον Στέλιο Μωραιτίδη για τη συμπαράσταση και την ανοχή του.

Τέλος, ευχαριστώ το Ίδρυμα Κρατικών Υποτροφιών γιατί η ολοκλήρωση της εργασίας αυτής έγινε στο πλαίσιο της υλοποίησης του μεταπτυχιακού προγράμματος το οποίο συγχρηματοδοτήθηκε μέσω της Πράξης «Πρόγραμμα χορήγησης υποτροφιών ΙΚΥ με διαδικασία εξατομικευμένης αξιολόγησης ακαδ. Έτους 2012-2013» από πόρους του Ε.Π. «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» του Ευρωπαϊκού Κοινωνικού Ταμείου (ΕΚΤ) και του ΕΣΠΑ (2007-2013).

"Like beauty and color, motion is in the eye of the beholder"

Watson & Ahumada,1985

“Βρισκόμαστε, πράγματι μπροστά στην έκθεση ενός κόσμου όπου ΕΙΚΟΝΑ=ΚΙΝΗΣΗ. Ας αποκαλέσουμε *Εικόνα* το σύνολο όσων εμφανίζονται. Δεν μπορούμε να πούμε ότι μια εικόνα δρα ή αντιδρά ως προς την άλλη. Δεν υπάρχει κάποιο κινητό που να διακρίνεται από την εκτελούμενη κίνηση, ούτε κάτι κινούμενο που να διακρίνεται από την κίνηση την οποία δέχεται. Όλα τα πράγματα, δηλαδή όλες οι εικόνες, συγχέονται με τις δράσεις και τις αντιδράσεις τους: πρόκειται για καθολική μεταβολή. Κάθε εικόνα είναι απλώς «ένας δρόμος από τον οποίο περνάνε οι τροποποιήσεις που εξαπλώνονται στην απεραντοσύνη του σύμπαντος, προς πάσα κατεύθυνση». [...] Οι εξωτερικές εικόνες δρουν πάνω μου, μου μεταδίδουν κίνηση, και εγώ ανασυνθέτω την κίνηση: πώς είναι δυνατό να βρίσκονται οι εικόνες μέσα στη συνείδησή μου, όταν κι εγώ ο ίδιος είμαι μία εικόνα, δηλαδή κίνηση;”

Deleuze 2004/1983

Πίνακας περιεχομένων

Λίστα πινάκων

Λίστα σχημάτων

την απάντηση. Σε 15 συμμετέχοντες το ερέθισμα δεύτερης τάξης έπεται σε σχέση με το ερέθισμα πρώτης τάξης ενώ σε 16 η αντίληψη της κίνησης πρώτης τάξης φαίνεται να προηγείται της αντίληψης του ερεθίσματος δεύτερης τάξης.

Σχήμα 18: Πείραμα 2. Απεικόνιση σε πολικό διάγραμμα της μέσης καθυστέρησης για το σύνολο των συμμετεχόντων του δεύτερου πειράματος.

1 *Εισαγωγή*

1.1 Ψυχοφυσική

Η παρούσα εργασία ανήκει στον ευρύτερο χώρο της έρευνας της ψυχοφυσικής. Σκοπός του κλάδου αυτού είναι η ποσοτική διερεύνηση της σχέσης μεταξύ φυσικών ερεθισμάτων και των αισθητηριακών συστημάτων που αυτά διεγείρουν. Πιο συγκεκριμένα, η ψυχοφυσική έρευνα στοχεύει στην ανάλυση των αντιληπτικών διεργασιών, μέσα από τη μελέτη της επίδρασης στη συμπεριφορά του υποκειμένου μιας σειράς ελεγχόμενων από τον ερευνητή αλλαγών των ιδιοτήτων των ερεθισμάτων (Bruce κ.α, 1996).

Για τη μελέτη της σχέσης ερεθίσματος-απόκρισης στα πλαίσια της ψυχοφυσικής έχουν αναπτυχθεί πολλά διαφορετικά πειραματικά υποδείγματα που στοχεύουν στην σκιαγράφηση των χαρακτηριστικών των υποκείμενων νευρωνικών μηχανισμών.

Τα ψυχοφυσικά ευρήματα, συνδυάζονται με ευρήματα νευρολογικών και νευροαπεικονιστικών μελετών και σε συνδυασμό με ολοκληρωμένα μοντέλα που προτείνονται από υπολογιστικές μελέτες στοχεύουν στην αποκάλυψη των χαρακτηριστικών της λειτουργίας του εγκεφάλου στα διάφορα επίπεδα οργάνωσης του.

Στα πλαίσια της ψυχοφυσικής αλλά και σε συνδυασμό με τις υπόλοιπες γραμμές έρευνας βασική δυσκολία αποτελεί η εύρεση του επιπέδου σύνδεσης των διαφόρων ευρημάτων. Με δεδομένο ότι η οργάνωση του εγκεφάλου είναι πολυεπίπεδη και τα εργαλεία που χρησιμοποιούμε πολλά και συχνά ασύμμετρα μεταξύ τους, γεγονός που καθιστά την συνδυαστική ανάλυση συχνά καθίσταται αρκετά επίπονη διαδικασία.

1.2 Αντικείμενο διπλωματικής

Στην παρούσα εργασία, διενεργείται μια βιβλιογραφική μελέτη των κατηγοριοποιήσεων της κίνησης σε επίπεδο συμπεριφορικών πειραμάτων αλλά και μοντελοποίησης. Παρόλο που κατά καιρούς έχουν προταθεί πολλές κατηγοριοποιήσεις της κίνησης, στην εργασία αυτή μελετάται εκτενέστερα η διάκριση σε κίνηση "πρώτης" και "δεύτερης" τάξης. Με άξονα το ερώτημα της ύπαρξης ενός ενιαίου ή δυο ξεχωριστών μηχανισμών για την αντίληψη και επεξεργασία των δύο αυτών ειδών κίνησης από τον ανθρώπινο εγκέφαλο, συνοψίζονται τα αποτελέσματα ψυχοφυσικών κυρίως αλλά και νευροαπεικονιστικών και νευρολογικών μελετών. Στη συνέχεια, στο πειραματικό μέρος της εργασίας, με εργαλείο το πειραματικό υπόδειγμα των Moutoussis και Zeki (11997) επιχειρείται η σύγκριση των δύο κινήσεων ως προς τους χρόνους που γίνονται αντιληπτές.

1.2.1 Συνεισφορά

Η συνεισφορά της παρούσας εργασίας συνοψίζεται ως εξής

1. Μελετήθηκαν οι διάφορες κατηγοριοποιήσεις της κίνησης όπως προέκυψαν ιστορικά, με βάση εμπειρικές παρατηρήσεις και τα πειραματικά ευρήματα ψυχοφυσικών μελετών
2. Παράλληλα επιχειρήθηκε μια καταγραφή των διαφορετικών μοντελοποιήσεων που κατά καιρούς προτάθηκαν από διαφορετικές ερευνητικές ομάδες

3. Υιοθετώντας τον διαχωρισμό μεταξύ κινήσεων πρώτης και δεύτερης τάξης, διενεργήθηκε μια βιβλιογραφική συνδυαστική ανασκόπηση ψυχοφυσικών και νευρολογικών ευρήματα σε ανθρώπους αλλά και στοιχεία που έχουν προκύψει από φυσιολογικές και συμπεριφορικές μελέτες σε προκειμένου να απαντηθεί το ερώτημα αν τα ερεθίσματα πρώτης και δεύτερης τάξης υφίστανται επεξεργασία από δύο διαφορετικούς μηχανισμούς. Δόθηκε ιδιαίτερη έμφαση στα διαφορετικά ψυχοφυσικά πειραματικά υποδείγματα που έχουν χρησιμοποιηθεί για τη μελέτη της ύπαρξης ενός ενιαίου ή δύο μηχανισμών.
4. Χρησιμοποιήθηκε για πρώτη φορά ένα εναλλακτικό πειραματικό υπόδειγμα για τη μελέτη του ερωτήματος και αναλύονται και ερμηνεύονται τα αποτελέσματα που προέκυψαν
5. Με βάση εναλλακτικές ερμηνείες των αποτελεσμάτων παρατίθενται προτάσεις για μελλοντικές επεκτάσεις της παρούσας έρευνας.

1.3 Οργάνωση κειμένου

Η εργασία διαρθρώνεται σε δύο μέρη, το θεωρητικό σκέλος και το πειραματικό κομμάτι.

Μετά το εισαγωγικό κεφάλαιο 1, στο κεφάλαιο 2, μελετάται η κίνηση εν γένει. Σκοπός του πρώτου τμήματος του κεφαλαίου είναι η σύντομη ιστορική αναδρομή με βάση τις κατηγοριοποιήσεις κίνησης όπως προκύπτουν από τα ψυχοφυσικά πειράματα. Η σύντομη αναφορά σε διάφορες κατηγοριοποιήσεις που έχουν εγκαταλειφθεί κι άλλες που έχουν επιβιώσει καταλήγει στην υπόθεση της ολίσθησης των επιστημονικών όρων και στη διαπίστωση ότι το τι θεωρείται "ίδιο" και τι "άλλο"σε κάθε χρονική περίοδο είναι υπό συζήτηση, και βασίζεται στα νέα ευρήματα κάθε φορά αν μια θεωρία θα εγκαταλειφθεί ή θα επιβιώσει. Στο δεύτερο υποκεφάλαιο επιχειρείται μια ιστορική αναδρομή των μοντελοποιήσεων της κίνησης που αναπτύσσονται παράλληλα με τις κατηγοριοποιήσης της ψυχοφυσικής και περιγράφονται οι βασικές αρχές που διέπουν το κάθε μοντέλο. Στόχος του κεφαλαίου είναι η ανάδειξη της παράλληλης πορείας της υπολογιστικής νευροεπιστήμης και το πεδίο αλληλεπίδρασης της με τις συμπεριφορικές παρατηρήσεις.

Στο κεφάλαιο 3 συγκεκριμενοποιείται το ερευνητικό πλαίσιο που αφορά στη διάκριση σε κινήσεις πρώτης και δεύτερης τάξης. Επιχειρείται μια ανασκόπηση των βασικότερων νευροαπεικονιστικών, νευροανατομικών και ψυχοφυσικών μελετών υγειών, ασθενών, και ζώων με άξονα το ερώτημα των μηχανισμών ανίχνευσης των δύο ειδών κίνησης.

Στο Κεφάλαιο 4 περιγράφεται αναλυτικά το πειραματικό υπόδειγμα των Moutoussis και Zeki (1997), που στην παρούσα εργασία αποτελεί το εργαλείο για την μελέτη του ερωτήματος σχετικά με τη διάκριση των μηχανισμών πρώτης και δεύτερης τάξης.

Το κεφάλαιο 5 αποτελεί το πειραματικό κομμάτι της παρούσας εργασίας. Περιγράφεται οι υποθέσεις, ο πειραματικός σχεδιασμός, τα αποτελέσματα και τα συμπεράσματα της έρευνας. Συζητείται η αξία της εργασίας και γίνονται προτάσεις για περαιτέρω μελέτη και πιθανές επεκτάσεις της έρευνας.

Τέλος, στο κεφάλαιο 6 επιχειρείται μια γενικότερη συζήτηση επί της πειραματικής διαδικασίας αλλά και των συμπερασμάτων της βιβλιογραφικής ανασκόπησης.

2 *Η μελέτη της κίνησης*

2.1 Κατηγορίες κίνησης

Αν θεωρήσουμε ότι ο τρόπος που λειτουργεί ο εγκέφαλος μας, που υπόκειται σε μια χρονική σχέση με τα τεκταινόμενα, είναι κάποιου είδους πυκνή δειγματοληψία του περιβάλλοντος, τότε πώς αντιλαμβανόμαστε την κίνηση, η οποία είναι μια μεταβολή, ή μια σύγκριση δύο (ή και περισσότερων) στατικών τέτοιων στιγμιοτύπων; Πότε δύο ξεχωριστά γεγονότα συνδέονται και γίνονται αντιληπτά ως ένα ενιαίο συμβάν που εξελίσσεται στο χώρο και στο χρόνο, ως στιγμιότυπα, δηλαδή, *ενός* κινούμενου αντικειμένου;

Στη διάρκεια της μακρόχρονης μελέτης για την κατανόηση του μηχανισμού αντίληψης της κίνησης, έχουν γίνει διάφορες προσπάθειες επιμέρους κατηγοριοποίησης της.

Όπως έδειξε με τις μελέτες του ο Werthheimer το 1912, κίνηση μπορεί να γίνει αντιληπτή ακόμα και σε περιπτώσεις στις οποίες δεν υπάρχει κίνηση. Η φαινομενική κίνηση (apparent motion), παρατηρείται όταν δυο ερεθίσματα (στην απλούστερη μορφή τους δύο φωτεινές κουκκίδες) αναβοσβήνουν διαδοχικά. Ο παρατηρητής, για ένα εύρος χρονικών και χωρικών συχνοτήτων αντιλαμβάνεται ένα φωτεινό αντικείμενο που κινείται από το ένα σημείο στο άλλο έναντι δύο ξεχωριστών ερεθισμάτων που αναβοσβήνουν. Έτσι, για το οπτικό σύστημα μια συνεχής κίνηση και μια κίνηση με ορισμένου εύρους χωροχρονικά άλματα, αποτελούν ίδιου τύπου ερεθίσματα. Μια αρχική λοιπόν διάκριση συναντάται μεταξύ 'φαινομενικής' και 'πραγματικής' κίνησης. (Kolers, 1972 όπως αναφέρεται στους Burr και Thomson, 2011).

Όπως τόνισε ο Newsome (1988, όπως αναφέρει ο Dawson, 1991), η μελέτη της φαινομενικής κίνησης είναι ενδιαφέρουσα ακριβώς γιατί τα ερεθίσματα που την παράγουν περιλαμβάνουν μόνο μερικά από τα κρίσιμα χαρακτηριστικά. Έτσι οι παράμετροι των ερεθισμάτων μπορούν να ελεγχθούν πλήρως και με τον τρόπο αυτό να οδηγήσουν σε βαθύτερη και λεπτομερέστερη κατανόηση των απαραίτητων ιδιοτήτων για την αντίληψη της κίνησης . Στα πειράματα που ακολούθησαν, αντί για συσχετισμένα στιγμιότυπα, οι ερευνητές επιχείρησαν να δουν τα αποτελέσματα της διαδοχικής προβολής ερεθισμάτων που δεν συσχετίζονταν. Τέτοια είναι τα ερεθίσματα τυχαίων κουκκίδων, χαμηλής ή μηδενικής συσχέτισης, που προβάλλονται διαδοχικά. Η διάκριση που κάνει στη συνέχεια ο Braddick (1980) είναι μεταξύ κίνησης μικρής και μεγάλης εμβέλειας (short και long range). Χρησιμοποίησε μοτίβα τυχαίων κουκκίδων ένα ποσοστό των οποίων άλλαζε τυχαία θέση και παρατήρησε ότι γινόταν αντιληπτή συντονισμένη κίνηση των κουκκίδων που μετακινούνταν έναντι ενός σταθερού φόντου. Τα χαρακτηριστικά της κίνησης αυτής διέφεραν από αυτά της φαινομενικής κίνησης ενός μεμονωμένου αντικειμένου. (πχ χαμηλότερο κατώφλι αντίληψης της κίνησης). Βάσει των ευρημάτων αυτών, η υπόθεση του Braddick ήταν ότι αυτού του είδους τα ερεθίσματα ενεργοποιούν μια διαδικασία ανίχνευσης κίνησης (long range) διακριτή από την διαδικασία που προκαλεί το κλασσικό ερέθισμα (short range). Ο μηχανισμός μικρής εμβέλειας λειτουργεί για μικρές χωρικές αποστάσεις και μικρά χρονικά διαστήματα (συνεχή κίνηση) και είναι χαμηλού επιπέδου. Ο μηχανισμός μεγάλης εμβέλειας μπορεί να λειτουργήσει στην περίπτωση μεγαλύτερων χωρικών αποστάσεων και χρονικών μεσοδιαστημάτων (φαινομενική κίνηση) και πιθανά εμπλέκει διαδικασίες υψηλότερου επιπέδου.

Έτσι παρατηρούμε ότι ο αδρός διαχωρισμός του Kolers σε φαινομενική και πραγματική κίνηση εξετάζεται λεπτομερέστερα και με βάση τα πειράματα του Braddick εισάγεται μια νέα παράμετρος, αυτή της εμβέλειας της κίνησης. Ο Braddick δηλαδή συμπεραίνει ότι δεν αρκεί να ορίσουμε ένα χωροχρονικό παράθυρο για να αποφανθούμε αν δυο στιγμιότυπα θα απαρτιωθούν σε μια ενιαία κίνηση, αλλά το παράθυρο αυτό ποικίλει ανάλογα με το είδος του αντικειμένου που κινείται. Σύμφωνα με τη θεώρησή του, μία κλάση ερεθισμάτων, για παράδειγμα μικρά στοιχεία που κινούνται σε μικρές αποστάσεις, ενεργοποιεί τον μηχανισμό χαμηλής εμβέλειας ενώ ένας δεύτερος τύπος ερεθισμάτων, για παράδειγμα μεγάλα στοιχεία που κινούνται σε μεγάλες αποστάσεις, τον μηχανισμό μεγάλης εμβέλειας.

Η κριτική που δέχθηκε η διάκριση της κίνησης σε χαμηλής και υψηλής εμβέλειας, έχει σαν βασικό άξονα το γεγονός ότι πρόκειται για μια διάκριση με βάση τα ερεθίσματα, χωρίς να αποκαλύπτει κανένα χαρακτηριστικό του/των αντίστοιχου/ων εγκεφαλικού/ων μηχανισμού/ων αντίληψης των δύο ειδών κίνησης (Cavanagh, 1991). Σύμφωνα με τον Cavanagh, οι διαφορές στην επίδοση που αναφέρονται στη βιβλιογραφία, δεν αποδίδονται αναγκαστικά σε ξεχωριστούς μηχανισμούς που ενεργοποιούνται από τα διαφορετικά ερεθίσματα που παρουσιάζονται. Εναλλακτικά ενδέχεται να προκύπτουν ως αποκρίσεις μιας ενιαίας επεξεργασίας με διαφοροποιημένη απόκριση, που επηρεάζεται από τις ιδιότητες του ερεθίσματος (αντίθεση, χωρική και χρονική συχνότητα). Κατά την άποψή του, η χρήση διαφορετικών ερεθισμάτων δεν είναι κατάλληλη για να απαντηθεί το ερώτημα των μηχανισμών αντίληψης της κίνησης, γιατί η διάκριση βασίζεται στα ερεθίσματα.

Τονίζεται λοιπόν η αναγκαιότητα αντικατάστασής της με μια ταξινόμηση των συστημάτων κίνησης που να βασίζεται στη φύση των μηχανισμών που εμπλέκονται. Έναντι αυτών των ερεθισμάτων, προτείνει το πειραματικό υπόδειγμα της *Λόις Λέιν*. Πώς θα ανακαλύψει αν ο *Κλαρκ Κεντ* και ο *σούπερμαν* είναι δύο διαφορετικά άτομα; Και οι δύο θα πρέπει να εμφανιστούν στον ίδιο τόπο την ίδια ώρα. Σύμφωνα με αυτό το υπόδειγμα, η μελέτη της ανεξαρτησίας των μηχανισμών αντίληψης της κίνησης θα πρέπει να γίνει με ερεθίσματα που θα τους ενεργοποιούν και τους δύο. Αν βρεθούν ενδείξεις δυο συστημάτων τα οποία μπορούν να ενεργοποιηθούν από το ίδιο ερέθισμα τότε κάθε διαχωρισμός που βασίζεται στα ερεθίσματα είναι άτοπος. Με άλλα λόγια, το επιχείρημα αυτό δεν αποκλείει την ύπαρξη δύο ξεχωριστών συστημάτων αντίληψης της κίνησης αλλά θέτει υπό αμφισβήτηση τη διάκριση των συστημάτων αυτών με βάση το ερέθισμα (Cavanagh, 1991). Προκειμένου να δούμε μέσα στους μηχανισμούς που εμπλέκονται στην επεξεργασία της κίνησης δεν έχει νόημα οι κατηγοριοποιήσεις μας να είναι σε επίπεδο ερεθισμάτων.

Στη βάση αυτής της συλλογιστικής στο πρώτο του πείραμα (Cavanagh, 1990) υπέρθεσε γραμμωτά ερεθίσματα (gratings) χρώματος σε γραμμωτά ερεθίσματα φωτεινότητας αντίθετης περιστροφής. Όταν η αντίθεση του ερεθίσματος φωτεινότητας ήταν χαμηλή, το ερέθισμα φαινόταν να περιστρέφεται στην κατεύθυνση του ερεθίσματος χρώματος. Αντίθετα όταν η αντίθεση του γραμμωτού ερεθίσματος φωτεινότητας αυξανόταν πάνω από 10%, το ερέθισμα φαινόταν να περιστρέφεται συνολικά προς την κατεύθυνση του τελευταίου. Ωστόσο αν ο παρατηρητής εστίαζε σε μεμονωμένες χρωματιστές μπάρες, μπορούσε να διακρίνει ότι αυτές κινούνταν αντίθετα από τη συνολική περιστροφή. Αντιθέτως, δεν μπορούσε να ανιχνεύσει τις μπάρες φωτεινότητας. Σύμφωνα με την ερμηνεία του Cavanagh (1990), οι μπάρες φωτεινότητας συμβάλλουν στην αντίληψη της συνολικής περιστροφής, ακόμη και αν, παρουσία των μπαρών χρώματος, δεν είναι ορατές, ενώ οι μπάρες χρώματος συμβάλλουν λιγότερο στην αντίληψη της συνολικής κίνησης, ακόμα και όταν είναι ορατές.

Ο Cavanagh ερμηνεύει τα ευρήματα αυτά εισάγοντας μια νέα διχοτομία που διακρίνει τις διαδικασίες επεξεργασίας κίνησης σε παθητικές και ενεργητικές. Στο πλαίσιο αυτό προτείνει την ύπαρξη δύο ανεξάρτητων μηχανισμών: ενός παθητικού μηχανισμού χαμηλού επιπέδου και ενός ενεργητικού υψηλότερου επιπέδου. Το γεγονός ότι οι μπάρες φωτεινότητας δεν είναι ορατές μεμονωμένα δείχνει ότι η παρακολούθηση (tracking) δεν βασίζεται στα σήματα κίνησης των ανιχνευτών χαμηλού επιπέδου, αλλιώς οι φωτεινές μπάρες που παράγουν το κυρίαρχο σήμα κίνησης θα μπορούσαν να εντοπίζονται τουλάχιστον με την ίδια ευκολία με τις μπάρες χρώματος. Το εύρημα αυτό δείχνει ότι θα πρέπει να υπάρχουν δύο ανεξάρτητες πηγές για την αίσθηση της κίνησης: μία για να κρίνει τη συνολική περιστροφή και ένας ξεχωριστός μηχανισμός για την παρακολούθηση. Όπως προκύπτει από τα πειράματά του, τα χαρακτηριστικά χρώματος και φωτεινότητας συμβάλλουν με διαφορετικό τρόπο σε αυτές τις διαδικασίες. Οι δυο κατηγορίες που προτείνει ο Cavanagh μπορούν να περάσουν τη δοκιμασία των ανεξάρτητων μηχανισμών ενώ η διχοτομία σε κίνηση χαμηλής και υψηλής εμβέλειας δεν μπορεί να το κάνει γιατί είναι ορισμένη με τέτοιον τρόπο που απαιτεί διαφορετικά ερεθίσματα.

Η επόμενη ταξινόμηση που εμφανίζεται στη σχετική βιβλιογραφία αφορά στην κίνηση πρώτης και δεύτερης τάξης. Η διάκριση αυτή προήλθε από την εξήγηση των κινήσεων στο χώρο Fourier. Ενώ ένας μεγάλος όγκος κινήσεων μπορεί να εξηγηθεί στα πλαίσια των μοντέλων ενέργειας κίνησης (βλέπε κεφάλαιο 3), οι ανιχνευτές ενέργειας κίνησης είναι τυφλοί σε ορισμένες κινήσεις, οι οποίες ωστόσο είναι ανιχνεύσιμες από το οπτικό σύστημα. Οι κινήσεις αυτές συγκρότησαν την κλάση που ονομάστηκε κίνηση δεύτερης τάξης.

Η κίνηση δεύτερης τάξης αναδείχθηκε για πρώτη φορά από τον Derrington και τους συνεργάτες του το 1985 (Badcock και Derrington, 1985, Derrington και Badcock,1985, Derrington και Henning, 1987). Τα ερεθίσματα που χρησιμοποίησε ήταν περίπλοκα γραμμωτά ερεθίσματα αποτελούμενα από δύο αρμονικές που δημιουργούσαν διακροτήματα (beats) όπως ερχόντουσαν σε φάση και εκτός φάσης. Η φαινομενική κίνηση των μοτίβων αυτών άλλες φορές ταυτίζονταν με τη φυσική κατεύθυνση της κίνησης, γεγονός που προβλέπουν τα μοντέλα ενέργειας και άλλες με την κατεύθυνση των διακροτημάτων, η οποία δεν διαθέτει ενέργεια στο χώρο Fourier και κατά συνέπεια δεν μπορεί να γίνει αντιληπτή από ενεργειακά μοντέλα.

Κατά τη δεκαετία του 1980 έγιναν πολλά πειράματα που είχαν χαρακτήρα διερευνητικό, την εξερεύνηση του πεδίου της κίνησης δεύτερης τάξης. Τα αποτελέσματα ήταν πολλά αλλά αρκετά αποσπασματικά, όπως συμβαίνει σε κάθε περίπτωση ιχνηλασίας ενός άγνωστου χώρου. Μια πρώτη προσπάθεια ταξινόμησης των αποτελεσμάτων του μεγάλου όγκου των μελετών, στη βάση της μαθηματικής περιγραφής των ερεθισμάτων, έγινε από τους Chubb και Sperling το 1988. Στη σχετική εργασία τους (Chubb και Sperling, 1988) παρουσιάζουν τον τρόπο κατασκευής ερεθισμάτων που γίνονται αντιληπτά σαν να κινούνται προς μια ορισμένη κατεύθυνση αλλά για τα οποία η ανάλυση στο χώρο Fourier δεν αποκαλύπτει συστηματικές συνιστώσες κίνησης σε καμία κατεύθυνση. Αποδεικνύουν ότι κλασικά μοντέλα σαν αυτό των ανιχνευτών Reichardt (αναλύονται παρακάτω) δεν μπορούν να ανιχνεύσουν κινήσεις αυτής της κλάσης και προτείνουν ένα εναλλακτικό μοντέλο με βασικό χαρακτηριστικό την προσθήκη ενός μη γραμμικού σταδίου πριν τα γραμμικά φίλτρα του κλασικού μοντέλου για την εξαγωγή των σημάτων δεύτερης τάξης. Η συνεισφορά της μελέτης αυτής έγκειται στην ταξινόμηση των ερεθισμάτων που δεν ανιχνεύονται από ανιχνευτές που βασίζονται στο φάσμα Fourier και στη δημιουργία ενός συμπαγούς συνόλου των ερεθισμάτων αυτών σε μια ενιαία κλάση μαθηματικά περιγράψιμη, γιατί μέχρι τότε οι παρατηρήσεις ήταν αποσπασματικές. Έτσι με την ταυτοποίηση των ερεθισμάτων δεύτερης τάξης, έναντι των ερεθισμάτων πρώτης τάξης, αρχίζει μια μεγάλη συζήτηση που αφορά στο κατά πόσο τα δύο είδη κίνησης υφίστανται επεξεργασία από λειτουργικά ανεξάρτητα συστήματα ή αν ένας μηχανισμός αρκεί για την επεξεργασία των δύο ειδών κίνησης. Στη βάση του ερωτήματος σχεδιάζονται και διενεργούνται μια πληθώρα πειραμάτων ενώ προτείνονται πολλά διαφορετικά μοντέλα με κύρια διαφοροποίηση την διατήρηση ενός μηχανισμού ή τη συνύπαρξη δύο μηχανισμών που λειτουργούν παράλληλα, τα οποία αναλύονται στα επόμενα κεφάλαια.

Αξίζει να σημειωθεί ότι η κίνηση δεύτερης τάξης είναι μία κλάση που περιλαμβάνει όλα εκείνα τα χαρακτηριστικά που δεν ανήκουν στη σαφώς ορισμένη και περιγεγραμμένη κλάση των ερεθισμάτων πρώτης τάξης. Τίθεται λοιπόν το επιπλέον ερώτημα αν οι διαφορετικοί τύποι ερεθισμάτων δεύτερης τάξης ανιχνεύονται από έναν κοινό μηχανισμό, ή υπάρχουν επιμέρους διαφοροποιήσεις. Σημειώνεται ότι στις περισσότερες έρευνες που αφορούν στην μελέτη της κίνησης δεύτερης τάξης χρησιμοποιούνται ερεθίσματα με διαμόρφωση αντίθεσης (contrast modulation, CM) και κατά συνέπεια υπάρχει μια τάση να χαρακτηρίζεται το σύστημα δεύτερης τάξης με βάση την απόκρισή του σε ερεθίσματα αυτού του τύπου. Ωστόσο, κάποιες πρόσφατες έρευνες εξέτασαν και άλλα χαρακτηριστικά δεύτερης τάξης και έδειξαν ότι η κλάση ενδέχεται να είναι ετερογενής. Παρατηρείται διαφορά στην ευαισθησία ανίχνευσης των διαφορετικών ειδών κίνησης δεύτερης τάξης (ενδεικτικά αναφέρονται Hutchinson και Ledgeway 2006, σύγκριση ερευνών Gray και Regan, 1998; Kingdom, Keeble, και Moulden, 1995, Schofield και Georgeson, 1999). Επιπλέον υπάρχουν ευρήματα μικρής αλληλεπίδρασης των κινήσεων εντός της κλάσης (μικρο μετείκασμα κίνησης (MAE), μικρή προσαρμογή, μικρή προέγερση). Τέλος έχουν βρεθεί διαφοροποιήσεις στα πρότυπα δραστηριότητας fMRI ως απόκριση σε διάφορα είδη ερεθισμάτων δεύτερης τάξης. Με βάση τα ευρήματα αυτά έχει διατυπωθεί η άποψη ότι ενδέχεται να υπάρχουν περισσότεροι από ένας μηχανισμοί ανίχνευσης κίνησης δεύτερης τάξης.[1] (για μια επισκόπηση Schofield, Ledgeway και Hutchinson, 2007).

Κι ενώ η συζήτηση για την διάκριση των μηχανισμών πρώτης και δεύτερης τάξης συνεχίζεται και παράλληλα το πεδίο για τη διάκριση των επιμέρους κατηγοριών της κλάσης που ονομάζεται κίνηση δεύτερης τάξης παραμένει ανοιχτό, οι Lu και Sperling (1995, 2001) πρότειναν έναν επιπλέον μηχανισμό που καλούν τρίτης τάξης και επεξεργάζεται την κίνηση με βάση τη μορφή και το υπόβαθρο (figure-ground salience). Στην ίδια γραμμή, άλλοι ερευνητές πρότειναν επίσης την ύπαρξη ενός τρίτου συστήματος ανίχνευσης κίνησης, με μηχανισμό ανάλογο με το σύστημα τρίτης τάξης την οποία ονόμασαν κίνηση προσοχής (Cavanagh, 1992, 2011; Verstraten, Cavanagh, & Labianca, 2000). Το σύστημα αυτό θεωρείται υψηλότερου επιπέδου από τους μηχανισμούς κωδικοποίησης της κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης και μεταξύ άλλων χαρακτηρίζεται από χαμηλή χρονική οξύτητα σε σχέση με τα δυο άλλα συστήματα. Σε σχέση με τη διάκριση μεταξύ πρώτης και δεύτερης τάξης που ορίζεται με βάση φυσικά χαρακτηριστικά, ή αλλιώς την απουσία αλλαγής της μέσης φωτεινότητας στη διάρκεια του χρόνου, η κίνηση τρίτης τάξης είναι αποτέλεσμα χαρακτηριστικών των ερεθισμάτων που δεν επιδέχονται τόσο αυστηρούς ορισμούς, όπως το πόσο εξέχουσα είναι η μορφή σε σχέση με το υπόβαθρο (salience) ή το πόσο δεσμεύει πόρους προσοχής (attention). Ο λειτουργικός ορισμός που έδωσαν οι Lu and Sperling (2001) για την εξέχουσα διάσταση (salience) μιας περιοχής της εικόνας είναι η πιθανότητα η περιοχή αυτή να εκληφθεί ως μορφή και όχι ως υπόβαθρο. Σύμφωνα με τον ορισμό αυτό, η μορφή μπορεί να προκύψει από την κίνηση μιας περιοχής έναντι κάποιου στατικού υπόβαθρου. Για παράδειγμα, ένα

[1]Το ερώτημα παραμένει ανοιχτό και έχει προσεγγισθεί από μια σειρά μελετών που έχουν αναδείξει διαφοροποίησης εντός της κλάσης της κίνησης δεύτερης τάξης, ωστόσο είναι πέραν από τα όρια του πεδίου της παρούσας εργασίας.

κινούμενο ερέθισμα μπορεί συνεχώς να αλλάζει ως προς την ποιότητα που το διαχωρίζει από το υπόβαθρο (προσανατολισμός, αντίθεση, χρώμα). Άλλα παραδείγματα που αναφέρονται στη βιβλιογραφία είναι γραμμωτά ερεθίσματα ισοφωτεινότητας όπου ένα χρώμα είναι πιο εξέχον (salient) από ένα άλλο. Τέτοιου είδους ερεθίσματα δεν είναι ανιχνεύσιμα από τα συστήματα πρώτης και δεύτερης τάξης. Η κατηγορία αυτή φαίνεται να αντιστοιχεί στο μηχανισμό υψηλού επιπέδου σύμφωνα με μία ακόμα διάκριση των συστημάτων κίνησης που φαίνεται να έχει επιβιώσει στο χρόνο, τη διάκριση των μηχανισμών υψηλού και χαμηλού επιπέδου.

2.2 Μοντελοποίηση της κίνησης

"Ενώ η κίνηση από μόνη της δεν είναι τόσο περίπλοκο φαινόμενο, η ανίχνευση της κίνησης από ένα νευρωνικό σύστημα είναι. Ο λόγος που συμβαίνει αυτό είναι γιατί κίνηση μπορεί να ανιχνευτεί με πολλούς διαφορετικούς τρόπους"

Krekelberg, 2008

Ο Wilson (1999) υπογραμμίζει το σημαντικό ρόλο που κατέχει η μοντελοποίηση στην νευροεπιστήμη, ως πεδίο σύνδεσης της δραστηριότητας νευρωνικών στοιχείων με τις λειτουργικές αποκρίσεις του συστήματος. Ένα ιδανικό νευρωνικό μοντέλο αποτελείται από στοιχεία που μιμούνται τις ιδιότητες των αποκρίσεων των νευρώνων των αντίστοιχων περιοχών του φυσικού συστήματος και κάνει προβλέψεις σχετικά με τη συμπεριφορά του συστήματος που μπορούν να ελεγχθούν με ψυχοφυσικές μεθόδους (Wilson,1999).

Παράλληλα λοιπόν με τη διάκριση των διαφόρων ειδών κίνησης με βάση τα αποτελέσματα πειραμάτων, αναπτύχθηκε και μια γραμμή έρευνας με σκοπό την υλοποίησή υπολογιστικών μοντέλων που προσομοιώνουν τη λειτουργία των συστημάτων ανίχνευσης κίνησης του εγκεφάλου. Στόχο έχουν να αποκαλύψουν τους αλγορίθμους που χρησιμοποιεί ο εγκέφαλος και να περιγράψουν με λεπτομέρεια τις νευρωνικές τους υλοποιήσεις (Marr, 1982 στο Krekelberg, 2008). Οι δυο γραμμές έρευνας, αλληλένδετες σε κάθε τους βήμα, κατευθύνουν η μία την άλλη, με την πειραματική να δίνει αποτελέσματα τα οποία η υπολογιστική πρέπει κάθε φορά να εντάξει στα μοντέλα και την υπολογιστική να επανανοηματοδοτεί τα ευρήματα της πειραματικής συγκροτώντας κάθε φορά ένα συνεκτικό εξηγητικό πλαίσιο. Το βασικό ερώτημα αντιστοιχίας που τίθεται είναι κατά πόσο οι διάφορες διακρίσεις σε αντιληπτικό επίπεδο αντιστοιχούν σε διαφοροποιημένους μηχανισμούς, σε διαφορετικούς υπολογιστικούς αλγόριθμους με βάση τους οποίους λειτουργεί το οπτικό σύστημα.

Πώς εξάγεται λοιπόν η πληροφορία κίνησης;

Ενώ πολλά από τα ζώα που βλέπουν στερούνται χρωματικής και διχοπτικής όρασης, η ανίχνευση της κίνησης θεωρείται πώς είναι από τις παλαιότερες και βασικότερες ικανότητες του οπτικού συστήματος, μετά την διάκριση του φωτεινού και του σκοτεινού (Nakayama, 1985, όπως αναφέρεται στον Clifford, 2003). Η ανάλυση της κίνησης, όπως και οποιουδήποτε παρατηρούμενου φαινομένου, γίνεται στη βάση ορισμένων χαρακτηριστικών, μεταβαλλόμενων παραμέτρων, που μπορούν να την περιγράψουν. Η οπτική κίνηση μπορεί να θεωρηθεί ότι οφείλεται στην μεταβολή ενός μεγέθους των ερεθισμάτων που ονομάζεται 'κίνηση', ή ως αλλαγή της θέσης ενός αντικειμένου με το πέρασμα του χρόνου, ή ως η χωροχρονική αλλαγή ενός προτύπου φωτεινότητας, ή ακόμα ότι γίνεται αισθητή λόγω της χωροχρονικής διαφοροποίησης μιας σειράς άλλων χαρακτηριστικών της εικόνας όπως η φωτεινότητα, το χρώμα, η τοπική αντίθεση, η υφή, το τρεμόπαιγμα. Ανάλογα με την αρχική παραδοχή, έχουν προταθεί και διαφορετικά μοντέλα για την αναπαράσταση των αισθητήρων κίνησης.

2.2.1 Η κίνηση ως χαρακτηριστικό του παρατηρούμενου αντικειμένου

Το μεταβαλλόμενο χαρακτηριστικό, στην απλούστερη περίπτωση είναι η “κίνηση” ή “οπτική ροή” του ερεθίσματος. Ο εγκέφαλος σύμφωνα με την προσέγγιση αυτή έχει μια σειρά απλών αισθητήρων κίνησης, που μετρούν το φυσικό μέγεθος που ονομάζεται “κίνηση” ή “οπτική ροή”. Όταν ανιχνεύεται αυτή η ιδιότητα/μέγεθος, ο παρατηρητής έχει την αίσθηση της οπτικής κίνησης η οποία συνδυάζεται με κάποιο αντικείμενο. (Gibson, 1950 όπως αναφέρεται στους Watson και Ahumada, 1985). Ωστόσο, όπως αναφέρθηκε και στο προηγούμενο κεφάλαιο, η κίνηση γίνεται αισθητή και σε περιπτώσεις που δεν υπάρχει, οπότε μιλούμε για φαινομενική κίνηση. Προκειμένου να συμπεριληφθεί το φαινόμενο στο εξηγητικό πλαίσιο, διατυπώθηκε η άποψη ότι η ανάλυση της κίνησης περιλαμβάνει τουλάχιστον δύο διαφορετικά συστήματα, ένα για τη συνεχή και ένα για τη φαινομενική κίνηση. Το πρώτο σύστημα θεωρείται ότι λειτουργεί κυρίως σε περιπτώσεις συνεχούς κίνησης στο χώρο και στο χρόνο, αποτελείται από απλούς μηχανισμούς που λειτουργούν στα πρώιμα στάδια της οπτικής επεξεργασία ενώ το δεύτερο λειτουργεί σε περιπτώσεις στις οποίες μεταξύ των ενεργοποιήσεων μεσολαβούν μεγάλα χωρικά και χρονικά διαστήματα (φαινομενική κίνηση) και εμπλέκει μηχανισμούς υψηλότερου επιπέδου για την ανάλυση της κίνησης (Braddick,1980, Anstis, 1978) .

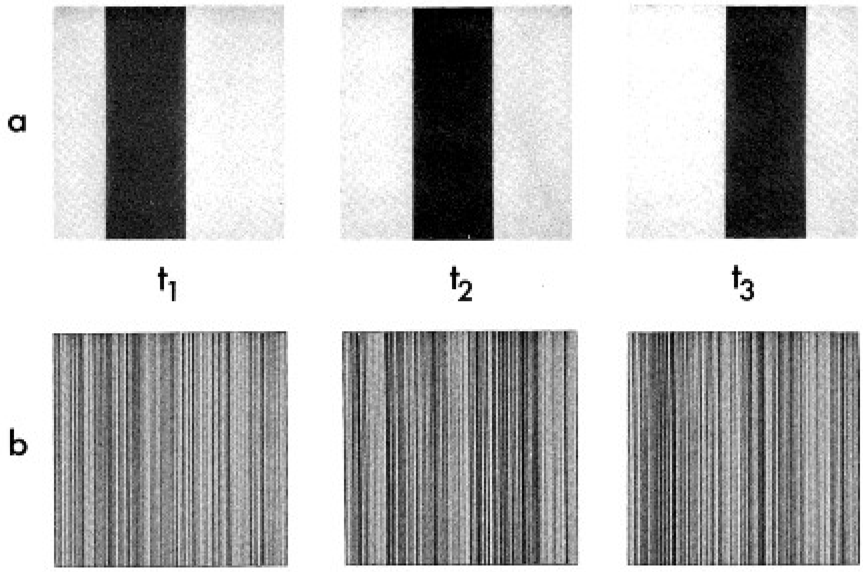
Έτσι, μέσα από τη συστηματική μελέτη της φαινομενικής κίνησης αρχίζει μια συζήτηση με βάση την υπόθεση ότι δεν είναι η “κίνηση” μια μετρήσιμη ιδιότητα του παρατηρούμενου αντικειμένου, αλλά συνάγεται από τον παρατηρητή, με έμμεσους υπολογισμούς, αφού πρώτα μετρηθεί μια άλλη ποιότητα του ερεθίσματος. Σύμφωνα με την άποψη αυτή *οι εικόνες δεν κινούνται αλλά αλλάζουν με διάφορους τρόπους και κάποιες από αυτές τις αλλαγές δίνουν την εντύπωση της κίνησης* (Watson και Ahumada, 1985).

2.2.2 Η κίνηση ως μέγεθος συναγόμενο από τις αντιστοιχίσεις χαρακτηριστικών

Τα μοντέλα αντιστοίχισης σχεδιάστηκαν ώστε να κάνουν προβλέψεις για ερεθίσματα που παρουσιάζονται ως μια αλληλουχία πλαισίων και να απαντήσουν στο ερώτημα του τρόπου με τον οποίο το οπτικό σύστημα ερμηνεύει την αλληλουχία στατικών εικόνων και καταλήγει στην αντίληψη μιας συνεχούς κίνησης. Σύμφωνα με τα μοντέλα αυτά, το οπτικό σύστημα υπολογίζει την αλλαγή της θέσης με το πέρασμα του χρόνου. Αντιστοιχίζει σημεία δύο διαδοχικών πλαισίων και υπολογίζει την ταχύτητα με βάση την απόσταση που διανύθηκε στο χρονικό διάστημα μεταξύ των πλαισίων. Οι Adelson και Bergen (1985) διακρίνουν δύο επιμέρους κατηγορίες μοντέλων αντιστοίχισης, τα αντιστοίχισης χαρακτηριστικών (feature-matching model) και τα σφαιρικής αντιστοίχισης (global matching model).

Σε ένα τυπικό μοντέλο αντιστοίχισης χαρακτηριστικών, το οπτικό σύστημα εντοπίζει εξέχοντα χαρακτηριστικά μεταξύ διαδοχικών πλαισίων, φτιάχνει μια αντιστοίχιση μεταξύ αυτών, προσδιορίζει την απόσταση Δx, που διανύθηκε και το χρόνο Δt μεταξύ των πλαισίων και υπολογίζει την ταχύτητα (Δx/Δt). Σε ένα τυπικό μοντέλο σφαιρικής αντιστοίχισης , το οπτικό σύστημα κάνει μια αντιστοίχιση σε μια μεγάλη περιοχή της εικόνας, ουσιαστικά κάνοντας μια αντιστοίχιση προτύπων, 'σέρνοντας' την εικόνα του πρώτου πλαισίου ώστε να ταιριάξει βέλτιστα με την εικόνα του επόμενου πλαισίου.

Το βασικό πρόβλημα σε αυτές τις προσεγγίσεις είναι ο ορισμός των χαρακτηριστικών βάσει των οποίων γίνεται η αντιστοίχιση (correspondence problem). Τι ορίζεται ως χαρακτηριστικό; Τι αντιστοιχίζεται με τι; Επιπλέον, τα μοντέλα αντιστοίχισης χαρακτηριστικών δεν είναι σε θέση να ανιχνεύσουν την κίνηση σύνθετων ερεθισμάτων όπως το παράδειγμα b του *Σχήματος 1* ή τυχαίων κουκκίδων (random dot patterns). Τέλος, τα περισσότερα μοντέλα σφαιρικής κίνησης αποκρίνονται μόνο στην περίπτωση μιας συνολικής κίνησης και δεν μπορούν να εφαρμοστούν σε περιπτώσεις που πολλές κινήσεις είναι ορατές σε διαφορετικά σημεία του οπτικού πεδίου (Adelson και Bergen, 1985)



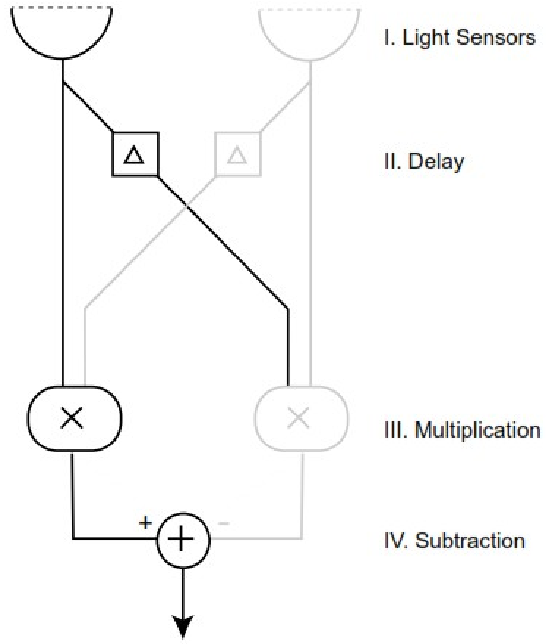
Σχήμα 1. α. Αλληλουχία στιγμιοτύπων που απεικονίζουν την κίνηση μιας μπάρας προς τα δεξιά b. Διαδοχικά στιγμιότυπα προτύπων τυχαίου θορύβου. Ενώ η κίνηση είναι αντιληπτή και στις δύο περιπτώσεις από το οπτικό σύστημα του ανθρώπου, η κίνησης στην περίπτωση b δεν ανιχνεύεται από μοντέλα αντιστοίχισης χαρακτηριστικών.

2.2.3 Η κίνηση ως μέγεθος συναγόμενο από τις αλλαγές της φωτεινότητας

Στα μοντέλα αντιστοίχισης χαρακτηριστικών, ωστόσο, η ταχύτητα συνάγεται, γεγονός που άνοιξε το δρόμο και για εναλλακτικές προσεγγίσεις και της περίπτωσης της συνεχούς κίνησης. Το γεγονός ότι στην πρώτη γραμμή της οπτικής οδού βρίσκονται οι φωτοϋποδοχείς, προάγει μια εξήγηση της κίνησης με βάση τη φωτεινότητα. Όταν ένα αντικείμενο (που ορίζεται από τη διαφορά φωτεινότητας από τον περιβάλλοντα χώρο) κινείται, η κίνηση μπορεί να γίνει αντιληπτή από ένα σχετικά απλό αισθητήρα, ο οποίος ανιχνεύει μια χρονική διαφορά στη φωτεινότητα (αντίθεση[2]) σε ένα σημείο του αμφιβληστροειδούς και τη συσχετίζει με μια καθυστερημένη αλλαγή στη φωτεινότητα σε ένα γειτονικό σημείο του χώρου. Ένα

[2] Αντίθεση (Sperling & Chubb,1989) στην ψυχοφυσική ορίζεται ως η κανονικοποιημένη απόκλιση της φωτεινότητας σε κάθε χρονική στιγμή t σε κάθε σημείο(x,y) του οπτικού πεδίου από ένα βασικό επίπεδο, ή επίπεδο προσαρμογής, που αντικατοπτρίζει τη μέση φωτεινότητα σε γειτονικά, στο χώρο και στο χρόνο, σημεία του (x,y,t)

απλό λοιπόν μοντέλο αντίληψης κίνησης λειτουργεί με σύγκριση, σημείου προς σημείου, ενός προτύπου φωτεινότητας και του χωρικά μετατοπισμένου αντιγράφου του προτύπου που έγινε ορατό ένα μικρό χρονικό διάστημα πριν (Anstis, 1970). Η μετατόπιση που ταιριάζει καλύτερα πληροφορεί τον εγκέφαλο σχετικά με την κατεύθυνση και την ταχύτητα της κίνησης. Οι ανιχνευτές (Hassenstein-) Reichardt, που βασίστηκαν στην παρατήρηση της συμπεριφοράς του σκαθαριού Chlorophanus Viridis, λειτουργούν με αυτόν ακριβώς τον τρόπο. Όπως φαίνεται στο *Σχήμα 2*, δουλεύουν κατά ζεύγη, ανταγωνιστικά, ρυθμισμένοι στην ανίχνευση κίνησης αντίθετων κατευθύνσεων (push-pull opposition) και ο ένας είναι καθρέφτης του άλλου. Ο ένας ανιχνεύει την κίνηση προς τα δεξιά, υπολογίζοντας τη συνδιακύμανση των διακυμάνσεων της αντίθεσης στο σημείο (p,q) με τις διακυμάνσεις της αντίθεσης στο σημείο (x,y), δt στιγμιότυπα νωρίτερα. Ουσιαστικά δηλαδή η αντίθεση στο τρέχον στιγμιότυπο στην ψηφίδα (p,q) πολλαπλασιάζεται με την αντίθεση στην ψηφίδα (x,y) δt στιγμιότυπα νωρίτερα. Αντίστοιχα ο άλλος ανιχνευτής υπολογίζει η συνδιακύμανση των διακυμάνσεων της αντίθεσης στο σημείο (x,y) με τις διακυμάνσεις της αντίθεσης στο σημείο (p,q) δt στιγμιότυπα νωρίτερα, εντοπίζοντας την αριστερή κίνηση. Το σύστημα των δύο ανιχνευτών έχει ως έξοδο τη μεταξύ τους διαφορά. Το πρόσημο της εξόδου ορίζει την κατεύθυνση της κίνησης ενώ η αμοιβαία αναστολή των δύο ανιχνευτών μειώνει την απόκριση στις αναλαμπές (flashes) (Reichardt, 1961).



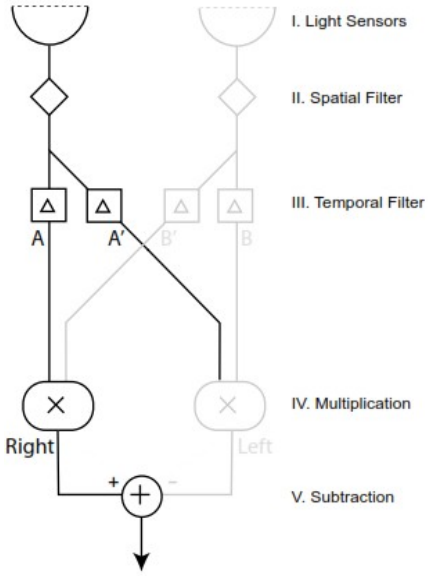
Σχήμα 2: Διαγραμματική απεικόνιση του ολοκληρωμένου ανιχνευτή Reichardt, ο οποίος αποτελείται από ένα ζεύγος ανιχνευτών (σχεδιάζονται με μαύρο και με γκρι). Με βάση το συνδυασμό των εξόδων τους ανιχνεύεται η κατεύθυνση της κίνησης

Η προσέγγιση της κίνησης σαν την διαδοχική ενεργοποίηση δύο ανιχνευτών από το ίδιο χαρακτηριστικό δεν βολεύει και τόσο όταν μιλούμε για μια πυκνή σχεδόν συνεχή κατανομή ανιχνευτών όπως συμβαίνει στα πρωτεύοντα. Στην περίπτωση αυτή δεν είναι τόσο σαφές ποια χαρακτηριστικά θα πρέπει να συνδυαστούν σε ποιες περιόδους τους χρόνους και από ποιους ανιχνευτές.

2.2.4 Η κίνηση ως μέγεθος συναγόμενο από την ενέργειας κίνησης

Περισσότερα φαινόμενα κίνησης μπορούν να εξηγηθούν με όρους κινητικής ενέργειας του ερεθίσματος. Το 1985 το Journal of the Optical Society δημοσίευσε μια ειδική έκδοση αφιερωμένη στην αντίληψη της κίνησης. Στο τεύχος αυτό περιλαμβάνονται μια σειρά μελετών (Adelson και Bergen, 1985, van Santen και Sperling, 1985, Watson και Ahumada, 1985) που προτείνουν εναλλακτικά υπολογιστικά μοντέλα για τη λειτουργία του οπτικού συστήματος. Τα μοντέλα αυτά βασίζονται στην κοινή στρατηγική της ανάλυσης της οπτικής εικόνας με βάση την ενέργεια κίνησης Fourier (Fourier motion energy) και στη χρήση χωρικών και χρονικών φίλτρων. Χρησιμοποιώντας την αναπαράσταση της κινούμενης εικόνας στο πεδίο της συχνότητας, προτείνουν μια σειρά χαρακτηριστικών από τον χώρο αυτό που θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν από έναν αισθητήρα κίνησης προκειμένου να ανιχνεύσει την κίνηση. Σύμφωνα με την προσέγγιση της ενέργειας κίνησης (Motion From Fourier Componets, MFFC) η μέτρηση της ταχύτητας του κινούμενου ερεθίσματος γίνεται με την ανάκτηση του προσανατολισμού από την ενέργεια στο χώρο της συχνότητας.

Στη βάση αυτής της λογικής, οι Van Santen και Sperling πρότειναν μια επέκταση του μοντέλου Reichardt, η οποία περιλαμβάνει χωρικά και χρονικά φίλτρα που απομακρύνουν τις υψίσυχνες χωρικές συνιστώσες σε ένα στάδιο που προηγείται του κλασικού ανιχνευτή, παρακάμπτοντας τα προβλήματα που προκύπτουν από τη δειγματοληψία σημείου.[3] (van Santen και Sperling, 1985).

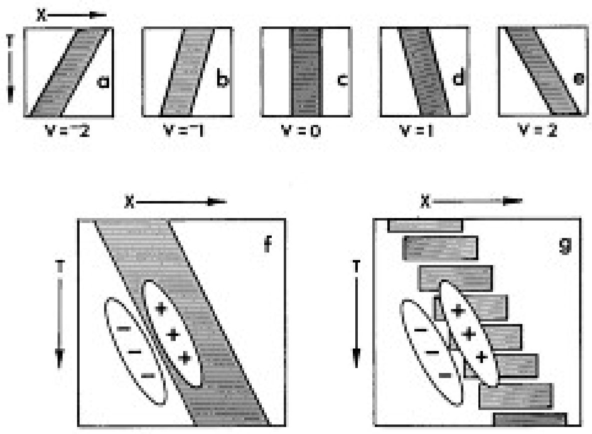


Σχήμα 3: Διαγραμματική απεικόνιση του τροποποιημένου ανιχνευτή Reichardt, σύμφωνα με το μοντέλο των van Santen και Sperling (1985)

Εναλλακτικά, οι Adelson και Bergen (1985) αναλύουν την κίνηση σαν προσανατολισμό στο x-y-t επίπεδο, ο οποίος εξάγεται εύκολα ως χωροχρονική ενέργεια με τη χρήση κατάλληλων φίλτρων.

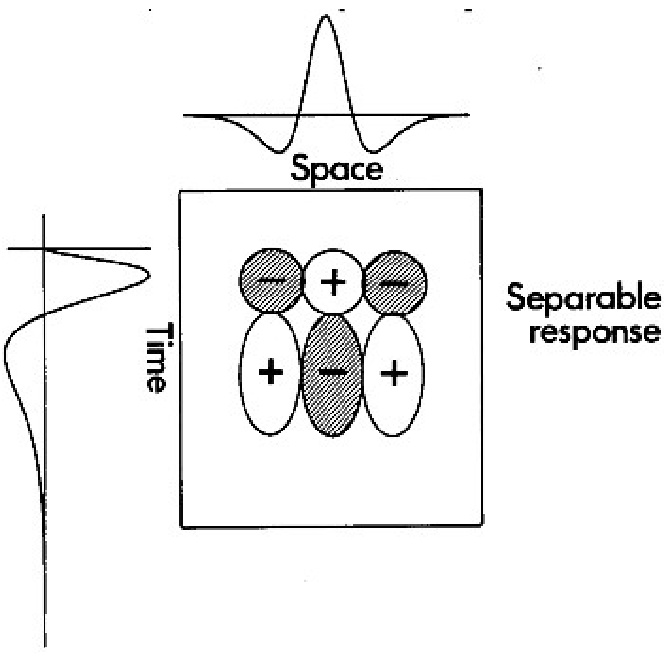
[3] Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, ο κλασικός ανιχνευτής Reichardt δεν περιλαμβάνει φίλτρα, απλώς δειγματοληπτεί δύο σημεία του αμφιβληστροειδούς χρησιμοποιώντας μια απλή γραμμή καθυστέρησης.

Σύμφωνα με την προσέγγισή τους, μια μπάρα που κινείται σε μια οριζόντια τροχιά, μπορεί να αναπαρασταθεί σαν ένα κεκλιμένο μοτίβο στο διάγραμμα χώρου-χρόνου (*Σχήμα 4*). Η δεξιά κλίση δηλώνει δεξιά κίνηση και η αριστερή κλίση αριστερή κίνηση. Η γωνία της κλίσης στο πρότυπο αντιστοιχεί στην ταχύτητα της κίνησης και δεν εξαρτάται από το σχήμα ή τα χαρακτηριστικά του κινούμενου αντικειμένου. Με αυτόν τον τρόπο παρακάμπτεται το πρόβλημα της αντιστοιχίας (correspondence problem[4]). Επίσης σημειώνεται ότι σύμφωνα με αυτή την προσέγγιση δεν υπάρχει θεμελιώδης διαφορά μεταξύ συνεχούς και φαινομενικής κίνησης.

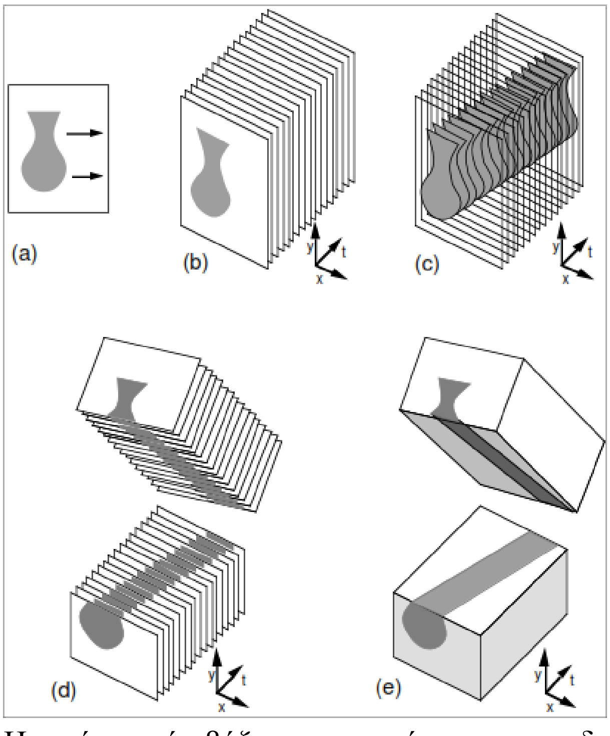


Σχήμα 4. Στα διαγράμματα a-e απεικονίζονται μπάρες που κινούνται προς τα αριστερά ή τα δεξιά με διαφορετικές ταχύτητες. f. Αν θεωρήσουμε την κίνηση ως προσανατολισμό στο x-t επίπεδο τότε μπορεί να ανιχνευτεί από ένα χωροχρονικά προσανατολισμένο φίλτρο. g. Το ίδιο φίλτρο μπορεί να αποκριθεί και στην φαινομενική κίνηση. (Adelson και Bergen, 1985)

[4]Σύμφωνα με την προσέγγιση αυτή το οπτικό σύστημα αντιστοιχίζει σημεία σε διαδοχικά καρέ(πλαίσια)και υπολογίζει την ταχύτητα με βάση την απόσταση που διανύθηκε μεταξύ των διαδοχικών καρέ. Το πρόβλημα που παρουσιάζεται και ονομάζεται πρόβλημα της σύνδεσης, είναι ποια ακριβώς είναι εκείνα τα χαρακτηριστικά που αντιστοιχίζονται μεταξύ των στιγμιοτύπων



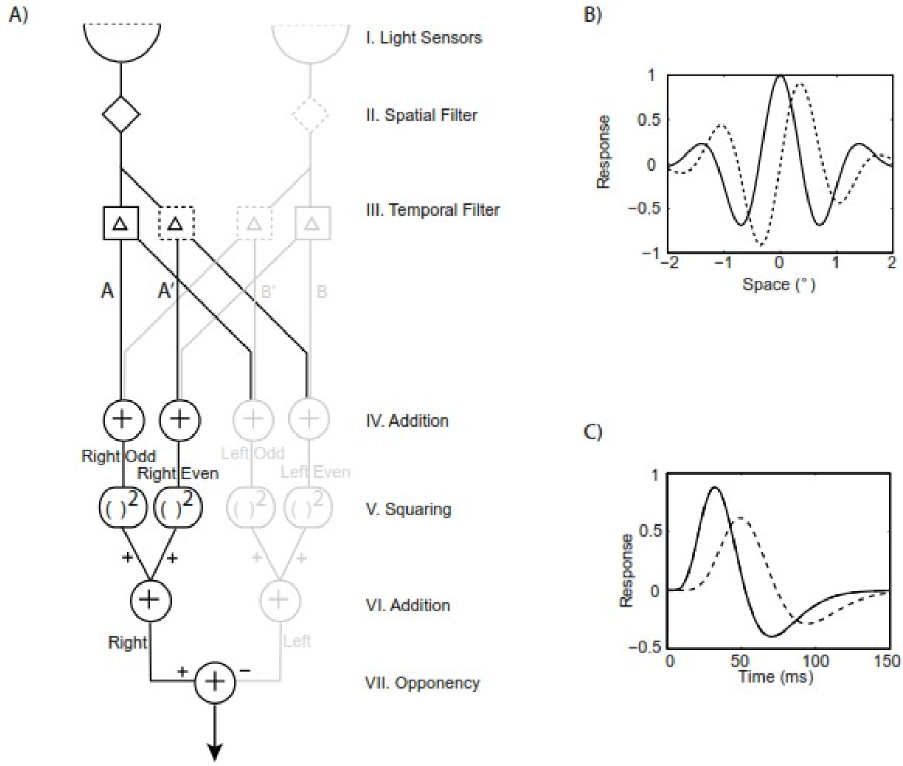
Σχήμα 5. Μια κρουστική απόκριση χωροχρονικά διαχωρίσιμη. Στα περιθώρια φαίνονται η χρονική και χωρική κρουστική απόκριση και το γινόμενό τους φαίνεται στο κέντρο, Η χωροχρονική κρουστική απόκριση είναι μια συνάρτηση βάρους που αθροίζει τις εισόδους σε διάφορες θέσεις και χρονικές στιγμές για να προσδιορίσει την τρέχουσα έξοδο.



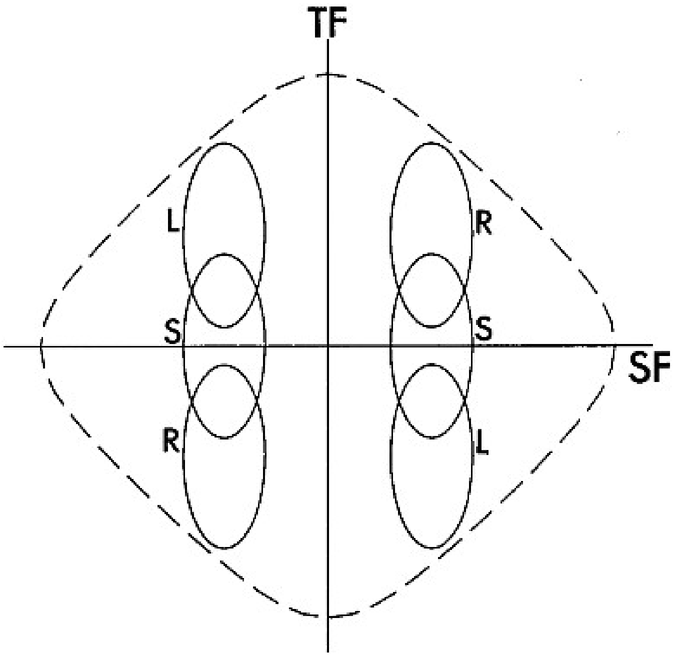
Σχήμα 6: a. Η εικόνα ενός βάζου που κινείται προς τα δεξιά. b. Μια σειρά πλαισιών που φτιάχνουν την κινούμενη εικόνα, c. Ο σκελετός του όγκου στον (x,y,t) χώρο, d. Ο χωροχρονικός όγκος τεμαχισμένος ώστε να απεικονιστεί η κίνηση ως χωροχρονικός προσανατολισμός, e. Στην περίπτωση της συνεχούς κίνησης μιλούμε για μια πυκνή πλήρωση του όγκου. (από το photonics91)

Η εξήγηση των φαινομένων κίνησης λοιπόν βασίζεται στο ότι τα ερεθίσματα έχουν ενέργεια κίνησης στην κατεύθυνση που γίνονται αντιληπτά, κι αυτό φαίνεται μόνο από την ανάλυση του φάσματος χωροχρονικών συχνοτήτων, γι' αυτό και το μοντέλο τους λειτουργεί με χωροχρονικά φίλτρα.

Η διαγραμματική απεικόνιση του μοντέλου φαίνεται στο *Σχήμα 7*. Κάθε στάδιο στο μοντέλο φιλτραρίσματος υπηρετεί ένα συγκεκριμένο σκοπό. Το πρώτο στάδιο αναπαριστά την είσοδο του αμφιβληστροειδούς όπου συλλέγεται το φως. Στο δεύτερο στάδιο η εικόνα φιλτράρεται χωρικά μέσω ενός εκ των δύο φίλτρων της εικόνας Β. Στο τρίτο στάδιο η εικόνα φιλτράρεται χρονικά. Η απόκριση του ενός φίλτρου είναι πιο αργή από το άλλο, κι έτσι επιτυγχάνεται η σύγκριση των εικόνων σε διαφορετικούς χρόνους. Στο τέταρτο στάδιο, οι είσοδοι δυο ξεχωριστών οδών αθροίζονται γραμμικά. Η σύνδεση των φίλτρων σε quadrature pairing εισάγει κατευθυντική επιλεκτικότητα στο μοντέλο, αλλά η μέση απάντηση είναι ανεξάρτητη της κατεύθυνσης. Το επόμενο στάδιο αναπαριστά το μόνο μη γραμμικό στοιχείο του μοντέλου. Δημιουργεί ένα σήμα του όποιου ο χρονικός μέσος είναι επιλεκτικός ως προς την κατεύθυνση.



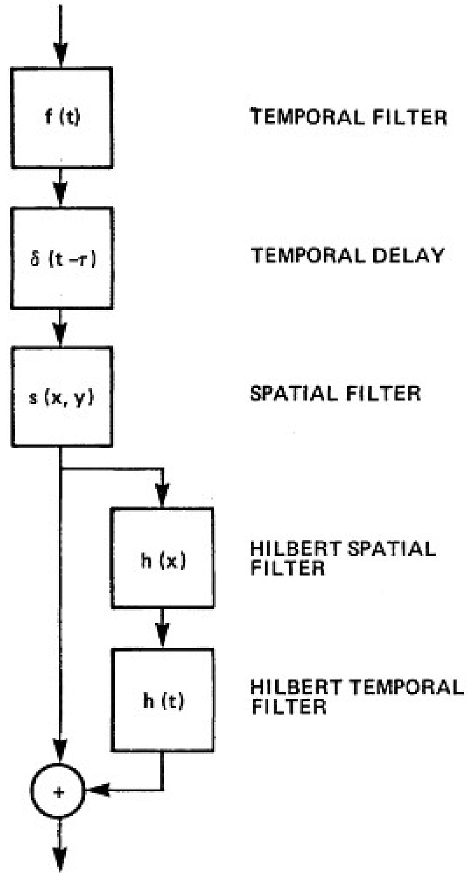
Σχήμα 7: Το μοντέλο των Adelson και Bergen



Σχήμα 8. Διάγραμμα χωροχρονικών συχνοτήτων που δείχνει την ευαισθησία δεξιού (R) αριστερού (L) και στατικού (S) στοιχείου. Παρόμοια στοιχεία καλύπτουν όλο το εύρος των ορατών χωροχρονικών συχνοτήτων, το όριο των οποίων απεικονίζεται με διακεκομμένη γραμμή (τι παράθυρο ορατότητας κατά Watson και Ahumada, 1985)

Το μοντέλο των Watson και Ahumada (1985) βασίζεται κι αυτό στη χρήση φίλτρων.

Ο τύπος του ανιχνευτή που πρότειναν είναι ο βαθμωτός αισθητήρας κίνησης που απεικονίζεται σχηματικά στο *Σχήμα 9*. Οι Watson και Ahumada πρότειναν ένα σύστημα για την επεξεργασία δυναμικής οπτικής εισόδου (κινούμενης εικόνας) που αποδίδει ταχύτητες στις συνιστώσες της εισόδου. Η έξοδος του συστήματος μπορεί να θεωρηθεί ως ένα πολυεπίπεδο, δειγματοληπτημένο πεδίο ταχυτήτων.



Σχήμα 9: Μαθηματική δομή του βαθμωτού αισθητήρα κίνησης που πρότειναν οι Watson και Ahumada (από Watson και Ahumada, 1985)

2.2.5 Οι εικόνες αλλάζουν με διάφορους τρόπους

Ενώ τα ευρήματα δείχνουν ότι οι άνθρωποι μπορούν να χρησιμοποιήσουν την αντιστοίχιση χαρακτηριστικών και την ενέργεια κίνησης προκειμένου να ανιχνεύσουν την κίνηση, μπορούν επίσης να αντιληφθούν κίνηση και σε περιπτώσεις που κινούνται μόνο χαρακτηριστικά δεύτερης τάξης όπως η αντίθεση, η υφή ή το τρεμόπαιγμα (Badcock και Derrington, 1985, Derrington και Badcock,1985, Derrington και Henning, 1987).

Μια πρώτη προσπάθεια ταξινόμησης των αποτελεσμάτων των ποικίλων μελετών, στη βάση της μαθηματικής περιγραφής των ερεθισμάτων, έγινε από τους Chubb και

Sperling το 1988. Σύμφωνα με τον αυστηρό ορισμό, κίνηση πρώτης τάξης είναι η κίνηση προτύπων που ορίζονται με βάση τη φωτεινότητα και ανιχνεύονται από έναν κλασσικό αναλυτή κίνησης Fourier, όπως το μοντέλο ενέργειας κίνησης που περιγράφηκε παραπάνω (motion energy model, Adelson και Bergen)[5]. Η κίνηση πρώτης τάξης προβλέπεται από το θεώρημα /αρχή MFFC στο οποίο βασίζεται η κλασική ανάλυση κίνησης (Chubb και Sperling, 1988). Επιπλέον, οι Chubb και Sperling παρουσιάζουν τον τρόπο κατασκευής χωροχρονικών ερεθισμάτων που είναι τελείως ισορροπημένα όσον αφορά στη ενέργεια κίνησης προς τα δεξιά και προς τα αριστερά, και τα οποία κατά συνέπεια αναμένεται ότι παράγουν ίσες αποκρίσεις από ανιχνευτές που είναι ρυθμισμένοι στην αριστερή και δεξιά κίνηση. Η κίνηση αυτή ονομάζεται δεύτερης τάξης ή non-Fourier κίνηση γιατί να ερεθίσματα δεν έχουν συνολική ενέργεια κίνησης. Αποδεικνύουν ότι κλασικά μοντέλα σαν αυτό των ανιχνευτών Reichardt δεν μπορούν να ανιχνεύσουν κινήσεις αυτής της κλάσης και προτείνουν ένα εναλλακτικό μοντέλο με βασικό χαρακτηριστικό την προσθήκη ενός μη γραμμικού σταδίου μετά τα γραμμικά φίλτρα του κλασικού μοντέλου.

Έτσι, η ευρεία κλάση ερεθισμάτων δεύτερης τάξης που δεν γίνονται αντιληπτά από τα μοντέλα ενέργειας κίνησης, καθώς δεν παρουσιάζουν αλλαγές στο φάσμα Fourier, αποτέλεσε αφορμή για την ανάπτυξη διαφοροποιημένων μοντέλων. Όπως και στην περίπτωση της διάκρισης μεταξύ συνεχούς και φαινομενικής κίνησης, προκειμένου να συμπεριληφθεί το φαινόμενο στο εξηγητικό πλαίσιο των μοντέλων, διατυπώθηκε η άποψη ότι η ανάλυση της κίνησης περιλαμβάνει τουλάχιστον δύο διαφορετικά συστήματα, ένα για την κίνηση πρώτης τάξης και ένα για την κίνηση

[5] Με βάση αυτόν τον ορισμό, όπως αναφέρει ο Nishida (2011), μπορεί κανείς να καταλάβει γιατί μια μετατόπιση στο ίδιο πρότυπο που ορίζεται με βάση τη φωτεινότητα μπορεί να χαρακτηρισθεί πρώτης ή δεύτερης τάξης ανάλογα με το μέγεθος της μετατόπισης. Έστω ένα γραμμωτό ερέθισμα Gabor. Όταν το άλμα είναι μικρότερο από το μισό του κύκλου του φέροντος, η φαινομενική κίνηση στην κατεύθυνση του άλματος είναι πρώτης τάξης , αφού μπορεί να εξηγηθεί από την ανάλυση κίνησης Fourier. Ωστόσο, όταν το μέγεθος του άλματος είναι πολύ μεγαλύτερο από αυτό, η φαινομενική κίνηση στην κατεύθυνση του άλματος αντανακλά μια κίνηση που δεν είναι πρώτης τάξης που πραγματοποιείται από την κίνηση της περιβάλλουσας αντίθεσης. Η κίνηση drift-balanced είναι κίνηση αμιγώς δεύτερης τάξης και είναι μαθηματικά αδύνατο για μηχανισμούς που ακολουθούν το MFFC θεώρημα να ανιχνεύσουν την κατεύθυνση κίνησης του. (Chubb και Sperling, 1988)

δεύτερης τάξης. Σύμφωνα με αυτή την άποψη που αποτελεί και τη δημοφιλέστερη, η ανίχνευση της κίνησης δεύτερης τάξης σε χαμηλό επίπεδο γίνεται από αισθητήρες αντίστοιχης δομής με τους αισθητήρες πρώτης τάξης που περιλαμβάνουν επιπλέον ένα στάδιο μη γραμμικής προεπεξεργασίας προκειμένου να εξάγουν τα χαρακτηριστικά δεύτερης τάξης. Μια τυπική διαδικασία μη γραμμικού φιλτραρίσματος για την ανίχνευση ερεθισμάτων δεύτερης τάξης περιλαμβάνει τρία στάδια: αρχικό φιλτράρισμα, ανόρθωση (rectification) και τελικό φιλτράρισμα (filter-rectify-filter, FRF[6]) περιγράφεται από τον Wilson (1999) ενώ παράλληλα γίνεται η προσπάθεια αντιστοίχισης των υπολογιστικών όρων με νευρωνικές δομές του οπτικού συστήματος. Μια δισδιάστατη εικόνα αρχικά φιλτράρεται από γραμμικά χωρικά φίλτρα με τα χαρακτηριστικά της επιλεκτικότητας προσανατολισμού των απλών φλοιικών κυττάρων. Οι αποκρίσεις τετραγωνίζονται ή ανορθώνονται ώστε να έχουν όλες θετικό πρόσημο. Στο οπτικό σύστημα που περιλαμβάνει ξεχωριστά κανάλια ON-center και OFF-center με κατώφλια, η ανόρθωση αντιστοιχεί στην άθροιση των ON και OFF αποκρίσεων χωρικών πινάκων που αποτελούνται από στοιχεία με τα ίδια χαρακτηριστικά υποδεκτικών πεδίων. Χάρις στη μη γραμμικότητα αυτή, τα μοντέλα αυτού του είδους είναι δυνατόν να εξάγουν χαρακτηριστικά των ερεθισμάτων που δεν αντιστοιχούν σε καμιά συνιστώσα στο φάσμα Fourier του ερεθίσματος.

Μια εναλλακτική άποψη εκφράζεται από τους Benton και Johnston (Johnston και Clifford, 1995, Benton και Johnston 2001, Benton κα,) οι οποίοι υποστηρίζουν την ύπαρξη ενός ενιαίου μηχανισμού. Έδειξαν μαθηματικά ότι οι πληροφορίες της διαμόρφωσης αντίθεσης υπάρχουν στις τοπικές χρονικές και χωρικές παραγώγους της φωτεινότητας. Έτσι υποστήριξαν ότι η χαμηλού επιπέδου ανίχνευση της κίνησης δεύτερης τάξης γίνεται από τους αισθητήρες κίνησης πρώτης τάξης που έχουν τη δυνατότητα εξαγωγής πληροφορίας από τις παραγώγους της φωτεινότητας. Σύμφωνα

[6] Σημειώνεται ότι ο μη γραμμικός μηχανισμός FRF έχει αξιοποιηθεί με κατάλληλες τροποποιήσεις της FRF δομής για διαφορετικούς λόγους στην όραση πρώτης και δεύτερης τάξης. (Georgeson et al., 2007)

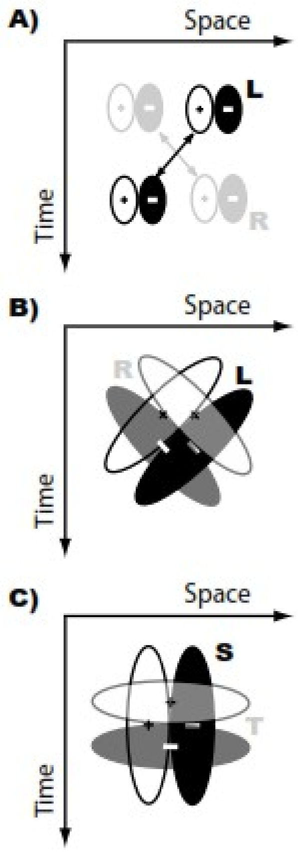
με το μοντέλο αυτό , η αντίληψη της κίνησης δεύτερης τάξης προκύπτει από τη μη γραμμικότητα που προκύπτει από το λόγο των χωρικών και χρονικών κλίσεων της φωτεινότητας.

Σύμφωνα με την ταξινόμηση του Krekelberg (2008), τα σχήματα ανίχνευσης κίνησης που περιγράφηκαν είναι τριών ειδών: συσχέτισης χώρου-χρόνου, προσανατολισμού και κλίσεων. Οι υπολογισμοί που απαιτούνται προκειμένου να ανιχνευθεί η κίνηση διαφέρουν για τις τρεις προσεγγίσεις. Σύμφωνα με την πρώτη, προκειμένου να ανιχνευθεί κίνηση θα πρέπει να υπολογισθεί αν μετά την ανίχνευση φωτός σε μια θέση ακολουθεί φως σε μια άλλη θέση. Το φως θα πρέπει να ανιχνευθεί στις δύο θέσεις στις δύο χρονικές στιγμές και να συγκριθεί. Σύμφωνα με τη δεύτερη προσέγγιση, η κίνηση είναι μια διαρκής αλλαγή. Ένα κινούμενο αντικείμενο αφήνει ίχνη μιας προσανατολισμένης κατανομής φωτός στο χωροχρόνο. Προκειμένου να ανιχνευτεί η κίνηση πρέπει να μετρηθεί αυτός ο προσανατολισμός. Η τρίτη προσέγγιση αρχίζει από την παρατήρηση ότι κίνηση υπάρχει όταν παρατηρείται χωρική και χρονική αλλαγή στην ένταση του φωτός. Για να ανιχνευθεί κίνηση, θα πρέπει να μετρηθούν και να συγκριθούν αυτές οι αλλαγές.

Τα σχήματα που περιγράφηκαν, από υπολογιστική πλευρά, παρέχουν μια βασική κατανόηση της οργάνωσης των πολλών νευρωνικών συστημάτων ανίχνευσης κίνησης. Ωστόσο λίγα νευρωνικά συστήματα είναι καθαρές υλοποιήσεις των τριών αυτών σχημάτων (Krekelberg, 2008). Ενώ ο εγκέφαλος στηρίζεται όπως δείχνουν τα ευρήματα, σε κάποιες αρχές προκειμένου να αναλύσει την κίνηση, η αυστηρή τήρηση αυτών των αρχών είναι αρκετά σπάνια, και οι ατελείς υλοποιήσεις είναι ο μάλλον ο κανόνας, και όχι η εξαίρεση. Στο πλαίσιο αυτό, και με δεδομένου ότι παρουσία θορύβου οι μαθηματικές λύσεις ανάγονται η μία στην άλλη, ο Krekelberg προτείνει την παράκαμψη της αντιπαραβολής τους μέσα από το συνδυασμό τους. Ίσως, υποθέτει, για ένα σύστημα που καλείται να ανιχνεύσει κινήσεις κάτω από μια πληθώρα διαφορετικών συνθηκών, είναι λογικό να χρησιμοποιεί ένα συνδυασμό μηχανισμών ανίχνευσης. Επαναπροσδιορίζει δηλαδή την ανίχνευση της κίνησης ως ένα πρόβλημα με πολλές καλές αλλά μη βέλτιστες λύσεις, δίνοντας χώρο σε μεγαλύτερη πολυφωνία και περιορίζοντας τις απόλυτες και καθολικές προσεγγίσεις στην μελέτη των μηχανισμών κίνησης.

Υπο το πρίσμα του ερωτήματος της ύπαρξης ενός ή δύο μηχανισμών χαμηλού επιπέδου για την ανίχνευση της κίνησης, οι διάφορες εξηγήσεις που έχουν κατά καιρούς προταθεί μπορούν να οργανωθούν σε δύο ευρύτερες κλάσεις: θεωρίες ενός και δύο μονοπατιών. Η πρώτη υποθέτει ένα κοινό μονοπάτι για την πρώτης και δεύτερης τάξης κίνηση. Ο πιο απλός τρόπος για να γίνει ένα δεύτερης τάξης ερέθισμα ορατό σε ένα κλασικό αναλυτή κίνησης είναι να προστεθεί ένα μη γραμμικό στάδιο προ-επεξεργασίας. Άλλα μοντέλα χρησιμοποιούν έναν θεμελιωδώς διαφορετικό αλγόριθμο ανίχνευσης κίνησης που βασίζεται στο λόγο της χρονικής και χωρικής παραγώγου της εικόνας. Τα μοντέλα κλίσεων, μπορούν να ανιχνεύσουν πολλούς τύπους κίνησης δεύτερης τάξης.

Καθεμιά από τις παραπάνω προσεγγίσεις προτείνει και διαφορετικούς αλγόριθμους για τον υπολογισμό της κίνησης και κατά συνέπεια απαιτεί διαφορετικά νευρωνικά στοιχεία για να υλοποιηθεί. Ο λόγος λοιπόν δίνεται και πάλι στην πειραματική έρευνα, με τη συμμετοχή πολλών πειραματικών ομάδων, προκειμένου να σκιαγραφηθεί ο τρόπος που ανιχνεύεται η κίνηση όπως αναπτύχθηκε στην πορεία της εξέλιξης των ειδών.



Σχήμα 10. Οι τρεις όψεις της ανίχνευσης κίνησης. (Krekelberg, 2008)

A) Ο ανιχνευτής Reichardt χρησιμοποιεί αισθητήρες μετατοπισμένους στο χώρο και το χρόνο. Από τον πολλαπλασιασμό των εξόδων τους προκύπτουν οι ανιχνευτές επιλεκτικοί στην κατεύθυνση κίνησης (R- για κίνηση προς τα δεξιά και L- για κίνηση προς τα αριστερά)

B) Ο ανιχνευτής ενέργειας κίνησης χρησιμοποιεί επικαλυπτόμενους αισθητήρες που είναι ευαίσθητοι σε δεξιά ή αριστερή χωροχρονική κλίση.

C) Ο ανιχνευτής κλίσης αποτελείται από επικαλυπτόμενους αισθητήρες, ευαίσθητους είτε στη χωρική είτε στη χρονική αλλαγή (σχήμα από τον Krekelberg, 2008 που το έχει πάρει από Johnston και Clifford, 1995)

3 *Κίνηση πρώτης και δεύτερης τάξης.*

Ένα ή δύο συστήματα;

Όπως προκύπτει από τα προηγούμενη κεφάλαια, έχουν προταθεί κατά καιρούς αρκετές εναλλακτικές λύσεις για την ανάλυση της κίνησης. Κάθε διχοτομία σε επίπεδο παρατήρησης, οδηγεί σε διαχωρισμό σε επίπεδο μηχανισμών ή στην περιγραφή ενός νέου μηχανισμού στα πλαίσια του οποίου η αρχική διχοτομία αίρεται. Ταυτόχρονα, αποδεικνύεται πως πολλές εναλλακτικές υπολογιστικές προτάσεις αποτελούν διαφορετικές εκφράσεις μιας κοινής μαθηματικής λύσης. Ενώ στο πεδίο των μαθηματικών μπορεί να ανάγονται στην ίδια λύση, όταν μιλούμε για υλοποιήσεις στον εγκέφαλο οι διαφορές είναι σημαντικές. Στο πλαίσιο αυτό, για παράδειγμα, παρά την ανάδειξη των μαθηματικών ομοιοτήτων των μοντέλων Reichardt και των μοντέλων φίλτρων (van Santen και Sperling,1985, Adelson και Bergen, 1985), οι εναλλακτικές λύσεις διαφέρουν ως προς τα στοιχεία που την υλοποιούν και το σημείο αυτό είναι σημαντικό για την ανάλυση βιολογικών συστημάτων (Krekelberg, 2008). Γιατί κάθε προσέγγιση προτείνει και διαφορετικούς υπολογισμούς και κατ' επέκταση διαφορετικούς αλγορίθμους που υλοποιεί ο εγκέφαλος, οι οποίοι με τη σειρά τους απαιτούν διαφορετικές νευρωνικές συνδέσεις.

Επιπλέον, η ιστορική ανασκόπηση των κατηγοριών κίνησης σε επίπεδο ψυχοφυσικής παρατήρησης, και των μοντελοποίησεων των μηχανισμών αντίληψης της κίνησης που κατά καιρούς προτάθηκαν, αναδεικνύει όψεις του βασικού διπόλου της ερμηνευτικής κατανόησης των ευρημάτων, "του ίδιου και του άλλου"[7]. *Πότε δύο φαινομενικά διαφορετικά πράγματα αποτελούν εκφάνσεις μιας ποιότητας και πότε πρόκειται για δύο διαφορετικές ποιότητες; Κι ακόμα, οι διαφορές που εντοπίζουμε πώς μεταφράζονται σε επίπεδο μηχανισμών του εγκεφάλου; Ή αλλιώς, αυτό που βλέπω, πώς το βλέπουν οι νευρώνες, και ποιοι νευρώνες το βλέπουν;*

Αν επικεντρωθούμε στη διάκριση της κίνησης σε πρώτης και δεύτερης τάξης, οι έννοιες αυτές ως προς ορισμένες ποιότητες μοιάζουν και ως προς κάποιες άλλες διαφέρουν. Το ερώτημα είναι σε μία αντιστοίχιση με τους μηχανισμούς του εγκεφάλου, ποια στοιχεία του (μεμονωμένοι νευρώνες, νευρωνικά συστήματα) βλέπουν διαφοροποιήσεις και ποια ομοιότητες.

3.1 Κίνηση πρώτης και κίνηση δεύτερης τάξης

Στη φύση κίνηση ανιχνεύεται όταν υπάρχει αλλαγή της φωτεινότητας των στοιχείων του οπτικού πεδίου, για παράδειγμα η κίνηση ενός μαύρου σκαθαριού σε άσπρο φόντο. Όμως, το οπτικό σύστημα ανιχνεύει κίνηση και στην περίπτωση που αλλάζουν άλλες ποιότητες της εικόνας πέραν της φωτεινότητας. Έτσι η κίνηση του γρασιδιού όταν φυσάει ο άνεμος γίνεται αισθητή κυρίως λόγω των τοπικών αλλαγών της αντίθεσης, παρά λόγω αλλαγής της φωτεινότητας που είναι συγκριτικά μικρή. Ένα ακόμα παράδειγμα κίνησης δεύτερης τάξης είναι το "κύμα" στην κερκίδα του γηπέδου. Η διαδοχική τοπική κίνηση των φιλάθλων δημιουργεί το αντίλημμα του κύματος.

Οι παραπάνω κινήσεις αποτελούν παραδείγματα που το αντίλημμα της κίνησης δεν οφείλεται αμιγώς στις αλλαγές της φωτεινότητας αλλά βασίζεται κυρίως σε διαφοροποιήσεις δευτερευόντων χαρακτηριστικών του ερεθίσματος, όπως της αντίθεσης. Η ανίχνευση της μετατόπισης των δευτερευουσών αυτών αλλαγών

[7]Όρος δανεικός, από το ομώνυμο βιβλίο του Vincent Decombes

ενισχύει την ικανότητα εντοπισμού ενός κινούμενου στόχου από το οπτικό σύστημα σε ένα περιβάλλον θορύβου όπως ο φυσικός κόσμος.

Παρόλο που στο φυσικό περιβάλλον δεν νοείται κίνηση αμιγώς δεύτερης τάξης, στο εργαστήριο μπορούν να κατασκευαστούν ερεθίσματα στα οποία η φωτεινότητα συνολικά παραμένει σταθερή και αλλάζουν μόνο οι δευτερεύουσες ποιότητες[8]. Με άλλα λόγια, μπορούν να κατασκευαστούν ερεθίσματα κίνησης αμιγώς δεύτερης τάξης. Η κίνηση αυτή είναι ανιχνεύσιμη από τον άνθρωπο, από άλλα ανώτερα πρωτεύοντα όπως ο πίθηκος (O'Keefe και Movshon 1998) και η γάτα (Mareshal και Baker, 1998), αλλά και κατώτερα σπονδυλωτά όπως τα ψάρια (Orger κα, 2000) και ασπόνδυλα όπως οι μύγες (Theobald κα, 2010).

Στο πλαίσιο αυτό, προκύπτει το ερώτημα αν είναι υπάρχει ένας ενιαίος ή δυο ξεχωριστοί μηχανισμοί για την κωδικοποίηση και αντίληψη των δύο ειδών κίνησης.

Η διάκριση των δύο κλάσεων όπως και το ερώτημα των μηχανισμών, όπως περιγράφηκε και στο προηγούμενο κεφάλαιο, έχει υπολογιστική βάση. Σύμφωνα με τον αυστηρό ορισμό η δεύτερης τάξης κίνηση είναι αυτή που δεν μπορεί να ανιχνευτεί από ανιχνευτές ενέργειας κίνησης. Υπολογιστικά, όπως περιγράφηκε στο *Κεφάλαιο 2.2*, έγιναν προσπάθειες να απαντηθεί το ερώτημα των υπολογισμών που χρειάζεται να κάνει ο εγκέφαλος για να ανιχνεύσει τα δύο είδη κίνησης. Προτάθηκαν μοντέλα στα οποία η ανίχνευση της κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης γίνεται από ξεχωριστούς ανιχνευτές κίνησης χαμηλού επιπέδου (μοντέλο γραμμικού μονοπατιού πρώτης τάξης, Adelson και Bergen, 1985, van Saanten και Sperling, 1985, Watson και Ahumada, 1985 και μονοπατιού δεύτερης τάξης που περιλαμβάνει μη γραμμικό στάδιο για την εξαγωγή σημάτων δεύτερης τάξης , FRF Model, Wilson, 1992 Chubb και Sperling, 1988), μοντέλα ενός ενιαίου μηχανισμού που αποτελείται από πιο σύνθετους ανιχνευτές που ανιχνεύουν και τα δύο είδη κίνησης (Gradient Model,

[8]Τα αμιγώς δεύτερης τάξης ερεθίσματα στο εργαστήριο συνήθως κατασκευάζονται με την διαμόρφωση (αντίθεσης, συχνότητας κλπ) ενός στατικού ή δυναμικού υποβάθρου θορύβου.

Benton και Johnston 2001, Johnston κα 1992), ενώ μια τρίτη άποψη υποστηρίζει πως η αναγνώριση της κίνησης δεύτερης τάξης υπόκειται σε κάποιον υψηλότερου επιπέδου μηχανισμό παρακολούθησης χαρακτηριστικών (feature-tracking mechanism Derrington κα 2004).

Στο κεφάλαιο αυτό το ερώτημα των μηχανισμών προσεγγίζεται αντλώντας στοιχεία από τη βιβλιογραφία διαφορετικών ερευνητικών περιοχών. Για να απαντηθεί το ερώτημα της πιθανής ύπαρξης διαφορετικών περιοχών του εγκεφάλου που αποκρίνονται στα δύο είδη κίνησης αναφέρονται ευρήματα μελετών σε ασθενείς, νευροαπεικονιστικών μελετών και ηλεκτροφυσιολογικών μελετών καταγραφής αποκρίσεων μεμονωμένων νευρώνων σε ζώα. Στη συνέχεια αναδεικνύονται οι αλληλεπιδράσεις των δύο ειδών κίνησης μέσα από την ανασκόπηση μιας σειράς ψυχοφυσικών μελετών που χρησιμοποιούν διαφορετικά πειραματικά υποδείγματα.

3.2 Νευρολογικές μελέτες – μελέτες περιπτώσεων ασθενών

"Δεν είναι τόσο πολύ η βλάβη που προσελκύει την προσοχή μας όσο ο τρόπος, μέσω της βλάβης ή της ασθένειας, που αποκαλύπτεται η φυσιολογική λειτουργία"

Sir Henry Head

Η υποβολή ασθενών με εστιασμένες βλάβες σε διάφορες δοκιμασίες έχει κατά καιρούς αποκαλύψει σημαντικές πτυχές της λειτουργίας των μηχανισμών επεξεργασίας του εγκεφάλου. Στο ερώτημα των μηχανισμών ανίχνευσης κίνησης, ίσως από τα πιο σημαντικά ευρήματα υπέρ της άποψης των δύο ξεχωριστών μηχανισμών προέρχονται από το χώρο της νευροψυχολογίας και τη μελέτη περιπτώσεων ασθενών.

Η Vaina και οι συνεργάτες της (1999, 2004) μελέτησαν τις περιπτώσεις δύο ασθενών με βλάβες σε διαφορετικά σημεία του φλοιού. Συγκεκριμένα, ο ασθενής RA έχει εστιακή βλάβη στο έσω τμήμα του ινιακού λοβού, ενώ ο ασθενής FD έχει βλάβη στον πλαγιοπίσθιο μέρος του κόμβου μεταξύ ινιακού και κροταφικού λοβού. Οι ασθενείς υποβλήθηκαν σε μια σειρά δοκιμασιών ανίχνευσης κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης και βρέθηκε πως ο RA παρά τα σοβαρά ελλείμματα στην κίνηση πρώτης τάξης είχε φυσιολογική απόδοση στις δοκιμές δεύτερης τάξης. Αντίθετα, ο FD εκτελούσε κανονικά τις δοκιμασίες κίνησης πρώτης τάξης, αλλά είχε δυσκολία στην ανίχνευση της κατεύθυνσης της κίνησης που προέκυπτε από αλλαγές σε άλλα χαρακτηριστικά, πέραν της φωτεινότητας. Η επιλεκτική βλάβη στο ένα ή το άλλο είδος κίνησης σε συνδυασμό με διαφορετικό χωρικό εντοπισμό των βλαβών, ερμηνεύτηκε ως διπλή αποσυσχέτιση των δυο μηχανισμών. Προτάθηκε πως τα δύο είδη κίνησης έχουν διαφορετική νευρωνική βάση: η κίνηση πρώτης τάξης εμπλέκει μηχανισμούς επεξεργασίας της ραχιαίας οδού στον ινιακό λοβό, ενώ η κίνηση δεύτερης τάξης εμπλέκει μηχανισμούς κυρίως κατά μήκος της κοιλιακής οδού.

Παρά τα ευρήματα αυτά, νευροαπεικονιστικές μελέτες σε ανθρώπου και νευροφυσιολογικές σε ζώα όπου μελετώνται μεμονωμένοι νευρώνες δεν έχουν αναδείξει υποπληθυσμούς νευρώνων σε κάποια φλοιική περιοχή που να είναι επιλεκτικοί αμιγώς για ερεθίσματα δεύτερης τάξης. Το ερώτημα αν υπάρχουν περιοχές αποκλειστικά για την επεξεργασία κίνησης δεύτερης τάξης ή που τουλάχιστον εμπλέκονται σημαντικά παραμένει ανοιχτό.

3.3 Νευροαπεικοντιστικές μελέτες

Η μαγνητική τομογραφία ενδείκνυται για τη μελέτη της ύπαρξης ή μη διαφορετικών μηχανισμών, γιατί αφενός επιτρέπει την ταυτόχρονη μελέτη πολλών περιοχών του φλοιού ταυτόχρονα και αφετέρου επιτρέπει πιο άμεση σύγκριση των αποτελεσμάτων από τα πειράματα ψυχοφυσικής. Ωστόσο, εν γένει, η λειτουργική δομή διαχωρισμένης επεξεργασίας που αναδεικνύεται από τις ψυχοφυσικές μελέτες, δεν έχει κατ' ανάγκη και ένα ανατομικό αντίστοιχο ευρείας κλίμακας όπως αυτά που μπορούν να αποτυπωθούν με χρήση μαγνητικής τομογραφίας.

Οι νευροαπεικονιστικές μελέτες με σκοπό την ανάδειξη των διαφορετικών φλοιικών περιοχών επεξεργασίας των κινήσεων πρώτης και δεύτερης τάξης έδειξαν σημαντικές επικαλύψεις και μόνο μερικό πιθανό διαχωρισμό των περιοχών επεξεργασίας, ενώ συχνά έχουν αντικρουόμενα αποτελέσματα. Όπως αναφέρει ο Ashida (2007), η πρώτη fMRI μελέτη (Smith et al. 1998) πρότεινε ξεχωριστούς μηχανισμούς και αναγνώρισε την περιοχή V3/VP ως την πρώτη φλοιική περιοχή κωδικοποίησης την κίνησης δεύτερης τάξης. Ενώ μια μελέτη εντόπισε ξεχωριστά φλοικά κανάλια (Dumoulin et al. 2003), άλλοι έδειξαν ότι τα τόσο τα ερεθίσματα πρώτης όσο και δεύτερης τάξης κωδικοποιούνται στη περιοχή V1 (Nishida et al. 2003;Seiffert et al. 2003). Ένας πιθανός λόγος που τα αποτελέσματα των μελετών fMRI δεν συγκλίνουν και δεν οδηγούν σε ένα σταθερό συμπέρασμα είναι η χωρική ανάλυση των μετρήσεων fMRI δεν είναι ενδεχομένως τόση όση χρειάζεται. Δύο διαδικασίες που συμβαίνουν στο ίδιο voxel δεν μπορούν να διαχωριστούν και άρα παρεμφερείς ενεργοποιήσεις από δύο διαφορετικά ερεθίσματα δεν υποδεικνύουν απαραίτητα έναν υποκείμενο μηχανισμό.

Στο πλαίσιο των αντικρουόμενων αποτελεσμάτων, κρίθηκε σκόπιμη η λεπτομερής αναφορά σε μια πρόσφατη μελέτη που διερευνά την ύπαρξη ενός ενιαίου μηχανισμού ή δύο ξεχωριστών χρησιμοποιώντας fMRI προσαρμογή (fMRI adaptation)[9] γιατί με τον τρόπο αυτό αυξάνεται η ανάλυση σε επίπεδο κάτω του

[9]Προσαρμογή ονομάζεται το φαινόμενο κατά το οποίο η κατ' επανάληψη παρουσίαση του ίδιου οπτικού ερεθίσματος οδηγεί σε σταδιακή μείωση της ενεργοποίησης τα δευτερόλεπτα μετά την παρουσίαση της πρώτης εικόνας. Σύμφωνα με το φαινόμενο αυτό λοιπόν, αναμένεται η επαναλαμβανόμενη παρουσίαση παρόμοιων ερεθισμάτων να προκαλεί μείωση της αιμοδυναμικής απάντησης στις περιοχές νευρώνων που δεν είναι ευαίσθητοι στις αλλαγές αυτές ενώ δεν παρατηρείται καμία ή μικρή μείωση της αιμοδυναμικής απάντησης στην περίπτωση που τα δύο ερεθίσματα ενεργοποιούν διαφορετικές ομάδες νευρώνων. Με αυτόν τον τρόπο αυτό μπορούμε να συμπεράνουμε την επιλεκτικότητα των νευρώνων ως προς τα ερεθίσματα με μία ανάλυση μεγαλύτερη από το επίπεδο voxel

voxel. (Ashida et al., 2007). Η κεντρική ιδέα του πειράματος είναι να μελετηθεί κατά πόσο η προσαρμογή σε ερέθισμα ενός τύπου επηρεάζει την απόκριση στο ερέθισμα του άλλου τύπου. Δηλαδή αν ο συμμετέχων προσαρμοστεί σε ένα ερέθισμα πρώτης τάξης πώς κάτι τέτοιο επιδρά στην επερχόμενη παρουσίαση ενός ερεθίσματος δεύτερης τάξης και αντίστροφα. Επίσης μελετάται το κατά πόσο ανιχνεύεται προσαρμογή όταν και τα δύο ερεθίσματα είναι ίδιου τύπου (δηλ. ερέθισμα προσαρμογής και ερέθισμα ελέγχου και τα δύο πρώτης ή και τα δύο δεύτερης τάξης). Με βάση των μοτίβο των αποτελεσμάτων αυτών μπορούν να εξαχθούν συμπεράσματα για το καταλληλότερο των προτεινόμενων μοντέλων. Για παράδειγμα, στην περίπτωση ξεχωριστών δύο μονοπατιών, θα διαπιστωνόταν διαχωρισμένη προσαρμογή έως το σημείοτης ενοποίησης των σημάτων. Αντίστοιχα, η εντός και η μεταξύ των ομάδων προσαρμογή θα ήταν στοιχείο υπέρ της ύπαρξης ενός ενιαίου μηχανισμού. Μερική προσαρμογή μεταξύ των δύο αναμένεται στην περίπτωση που η κίνηση δεύτερης τάξης γίνεται αντιληπτή από μηχανισμούς υψηλότερου επιπέδου, γιατί οι μηχανισμοί εύρεσης ιδιοτήτων (feature tracking) μπορούν να υποστούν προσαρμογή και από κινήσεις πρώτης τάξης ενώ οι κατώτερου επιπέδου αισθητήρες κίνησης θα προσαρμόζονταν μόνο σε κίνηση πρώτης τάξης. Έτσι με βάση την μελέτη της προσαρμογής στις διάφορες συνθήκες οι πειραματιστές κατέληξαν στην εύρεση επίδρασης της προσαρμογής της κατευθυντικής επιλεκτικότητας στην MT-V5 περιοχή της κίνησης και για τους δύο τύπους ερεθισμάτων αλλά όχι μεταξύ αυτών (cross adaptation), εύρημα συνεπές με το μοντέλο δύο μονοπατιών εντός της περιοχής V5. Η μελέτη έχει ενδιαφέρον γιατί προσπαθεί να ανιχνεύσει δύο διαφορετικούς μηχανισμούς που ενδέχεται να έχουν την ίδια χωρική τοποθέτηση πράγμα που, ενώ εν πρώτοις δεν θα αποτελεί από τα συγκριτικά πλεονεκτήματα της μεθόδου, λόγω της φύσης του σήματος που καταγράφεται στην παρούσα μελέτη δεν αποτελεί πρόβλημα.

3.4 Μελέτες σε ζώα

Ενώ οι μηχανισμοί πρώτης τάξης είναι τυφλοί στην κίνηση δεύτερης τάξης, φυσιολογικές μελέτες σε ξύπνια και αναισθητοποιημένα ζώα καταδεικνύουν την ύπαρξη νευρώνων ευαίσθητων στην κίνηση δεύτερης τάξης (Albright, 1992, O'Keefe και Movshon 1998, Mareshal και Baker, 1998, Baker και Mareschal,2001).

Παράλληλα με το ερώτημα του ή των μηχανισμών με τους οποίους αντιλαμβάνεται την κίνηση ο άνθρωπος, ως το εξελικτικά ανώτερο πρωτεύον, δημιουργήθηκε το ερώτημα αν πρόκειται για ένα μηχανισμό που μοιράζεται ή όχι με τα υπόλοιπα θηλαστικά. Στο πλαίσιο αυτό, έχει διεξαχθεί μια σειρά μελετών σε άλλα ζώα με σκοπό τη σκιαγράφηση του δικού τους μηχανισμού αντίληψης της κίνησης και των χαρακτηριστικών του, συγκριτικά με τον άνθρωπο.

Οι φυσιολογικές, συμπεριφορικές και ανατομικές μελέτες στον πήθικο macaque και οι φυσιολογικές και ανατομικές μελέτες σε γάτες παρέχουν ενδείξεις αντίληψης της κίνησης δεύτερης τάξης από την ευρύτερη τάξη των θηλαστικών.

Οι O'Keefe και Movshon (1998) ανέφεραν πως ένα υποσύνολο κυττάρων της περιοχής MT του πιθήκου macaque αποκρίνεται τόσο στα ερεθίσματα πρώτης όσο και δεύτερης τάξης. Βρήκαν επίσης παρόμοια κύτταρα και στη V1. Τέλος ανέφεραν ότι η προτιμούμενη χωρική συχνότητα ήταν μικρότερη για την κίνηση δεύτερης τάξης απ' ότι για την κίνηση πρώτης τάξης, ενώ ο συντονισμός κατεύθυνσης παρόμοιος για τα δύο είδη κίνησης. Οι Mareschal και Baker (1998,1999) μελέτησαν κύτταρα στην περιοχή 18 της γάτας και βρήκαν σημαντικές διαφορές στις χωροχρονικές ιδιότητες των ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης στα οποία αποκρίνονταν τα κύτταρα. Ο Ledgeway και οι συνεργάτες του (2005) μελέτησαν την περιοχή 18 γατών και βρήκαν διαφορετικές συναρτήσεις απόκρισης στην αντίθεση για τα δύο είδη ερεθισμάτων.

Το γεγονός ότι οι παραπάνω ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες έδειξαν ότι τα ίδια κύτταρα αποκρίνονται και στα δύο είδη κίνησης στους πιθήκους V1/MT (O'Keefe and Movshon 1998) και στις γάτες 17/18 (Mareschal and Baker 1998), αποτελεί εύρημα συνεπές με μοντέλα ενός μονοπατιού. Ωστόσο οι αποκρίσεις διέφεραν οπότε το εύρημα μπορεί να θεωρηθεί και ένδειξη δύο μονοπατιών.

Στις μελέτες καταγραφών μεμονωμένων νευρώνων δεν εντοπίστηκαν κύτταρα που να αποκρίνονται αμιγώς σε κίνηση δεύτερης τάξης, ενώ τα αποτελέσματα των νευροαπεικοντιστικών μελετών προτείνουν την ύπαρξη τέτοιων κυττάρων. Μια πιθανή ερμηνεία της παρατηρούμενης ασυμφωνίας δίνεται από τον Ashida (2007). Ο Sawamura (2006) πρότεινε, βασιζόμενος σε καταγραφές μεμονωμένων νευρώνων του πιθήκου macaque ότι η προσαρμογή μπορεί να είναι πιο επιλεκτική στις ιδιότητες των ερεθισμάτων παρά στην απόκριση των κυττάρων. Με άλλα λόγια, οι μετρήσεις προσαρμογής είτε μέσω καταγραφών μεμονωμένων κυττάρων είτε μέσω του BOLD fMRI, ενδέχεται να υποτιμούν το εύρος των ερεθισμάτων στα οποία αποκρίνονται οι νευρώνες, υποδηλώνοντας ότι fMRI προσαρμογή για συγκεκριμένο ερέθισμα μπορεί να παρατηρηθεί ακόμα και όταν ο υποκείμενος μηχανισμός εμπλέκει νευρώνες που αποκρίνονται και στα δύο είδη ερεθισμάτων, αν και με διαφορετικά πρότυπα αποκρίσεων[10]. Υπό αυτό το πρίσμα εξηγείται γιατί κάποιοι νευρώνες αποκρίνονται και στα δύο είδη ερεθισμάτων ακόμα και αν υπάρχουν διακριτά νευρωνικά κανάλια και σώζεται η υπόθεση δύο μονοπατιών.

Οι νευροφυσιολογικές καταγραφές σε πιθήκους και γάτες μπορούν να ερμηνευθούν με εναλλακτικούς τρόπους και δεν οδηγούν σε σταθερή απάντηση του ερωτήματος των μηχανισμών. Ωστόσο με δεδομένο ότι οι έρευνες που αναφέρθηκαν αφορούν σε ανώτερα πρωτεύοντα που διαθέτουν μια περίπλοκη και εξελιγμένη δομή

---

[10] Η φύση ενός ανιχνευτή εξαρτάται από τον τρόπο που πειραματικά τον αναγνωρίζουμε. Το παράδειγμα του νευρολόγου αν έριχνε το ποτήρι του με νερό σε έναν άνθρωπο στην πρώτη σειρά αυτός θα φώναζε. Αυτό σημαίνει ότι τον ορίζουμε σαν ανιχνευτή νερού; Ο κίνδυνος του να προσδιορίζει κανείς κύτταρα από τις απαντήσεις τους.

οπτικού φλοιού, εγείρεται ένα πρόσθετο ερώτημα, αν η ανίχνευση κίνησης δεύτερης τάξης αφορά σε έναν εξελικτικά πιο σύνθετο μηχανισμό που μοιράζεται η συγκεκριμένη κλάση έμβιων όντων.

Στην έρευνα του Orger και των συνεργατών του, βρέθηκε πως οι προνύμφες του ψαριού zebrafish ανιχνεύουν κινούμενα χαρακτηριστικά των οπτικών ερεθισμάτων με ποιοτικά παρόμοιο τρόπο με τα ανώτερα θηλαστικά: τόσο τα ερεθίσματα πρώτης όσο και δεύτερης τάξης προκαλούν συμπεριφορικές αποκρίσεις. Βασιζόμενοι στο ότι οι προνύμφες του συγκεκριμένου ψαριού κατευθύνονται προς την κατεύθυνση που ανιχνεύουν κίνηση, οι ερευνητές μέτρησαν τις κινητικές αποκρίσεις των προνυμφών κατα την προβολή τριών ερεθισμάτων δεύτερης τάξης. Στο πείραμα αυτό, οι προνύμφες εκτέθηκαν σε τρία διαφορετικά είδη ερεθισμάτων δεύτερης τάξης, και διαπιστώθηκε ότι και στις τρεις περιπτώσεις ανίχνευαν κίνηση και κατευθύνονταν προς την φορά της αντιληπτής κίνησης (Orger et al., 2000)

O Theobald και οι συνεργάτες του (Theobald κα, 2010) στο πείραμά τους έβαλαν μύγες να πετάξουν σε δύο προσομοιωτές κίνησης σε καθέναν από τους οποίους προβάλλονταν μια κυλινδρική εικόνα. Στις μύγες, κατά τη διάρκεια της πτήσης, έχει παρατηρηθεί ότι το μέσο πλάτος και συχνότητα του φτερουγίσματος ποικίλουν σημαντικά ανάλογα με το είδος του οπτικού ερεθίσματος.

Βασιζόμενοι στο ισχυρό αντανακλαστικών των συγκεκριμένων εντόμων όταν ανιχνεύουν μια κινούμενη κάθετη στήλη, οι ερευνητές μέτρησαν τις κινητικές αποκρίσεις με τους ακόλουθους τρόπους: οπτικά, με παρακολούθηση των κινήσεων των φτερών ακινητοποιημένων εντόμων (με δεδομένο ότι η διαφορά του πλάτους του φτερουγίσματος είναι ανάλογο της ροπής στρέψης) και με την μαγνητοσκόπηση μυγών που μπορούσαν να περιστραφούν ελεύθερα σε έναν άξονα σχεδόν μηδενικής τριβής εντός ενός μαγνητικού πεδίου. Για το πρώτο πείραμα δηλαδή η μύγα ήταν ακίνητη και μετρούνταν οι κινήσεις των φτερών της ενώ για το δεύτερο πείραμα η μύγα ήταν ελεύθερη να περιστραφεί και καταγράφονταν η κατεύθυνση περιστροφής.

Όπως και με τα ερεθίσματα πρώτης τάξης οι ακινητοποιημένες μύγες μετέβαλαν την κινηματική των φτερών τους κατ' αναλογία με τη θέση της τοποθέτησης της μπάρας δεύτερης τάξης ενώ οι μύγες στη διάταξη ελεύθερης περιστροφής ενεργητικά ανίχνευσαν τη θέση της μπάρας.

Τέλος εξέτασαν την απόκριση των μυγών σε ερεθίσματα με αντιφατική πληροφορία κίνησης: μια μπάρα στην οποία ένα μοτίβο κινούνταν προς μία κατεύθυνση, δημιουργώντας κίνηση πρώτης τάξης, ενώ η ίδια η μπάρα κινούνταν προς την αντίθετη κατεύθυνση δημιουργώντας αντίθετη κίνησης δεύτερης τάξης. Και στις δύο διατάξεις οι μύγες αγνόησαν την κίνηση πρώτης τάξης και ανίχνευσαν την κινούμενη μπάρα.

Συνοψίζοντας, η καταγραφή αντιδράσεων κατώτερων σπονδυλωτών και ασπόνδυλων όταν εκτίθενται σε κίνηση δεύτερης τάξης, που υποδηλώνουν την ανίχνευση του συγκεκριμένου είδους κίνησης, αποτελεί στοιχείο υπέρ ενός θεμελιακού μηχανισμού. Άλλωστε η ύπαρξη μεταβαλλόμενων ποιοτήτων δεύτερης τάξης στο καθημερινό περιβάλλον των έμβιων όντων, δεν θα μπορούσε παρά να αποτελέσει στοιχεία υπέρ της εξέλιξης του συγκεκριμένου μηχανισμού ώστε να ανταποκρίνονται καλύτερα και ανιχνεύουν στόχους με μεγαλύτερη ακρίβεια απ΄ ότι αν βασίζονταν αποκλειστικά στις αλλαγές πρώτης τάξης (φωτεινότητας).

3.5 Ψυχοφυσικές μελέτες σε ανθρώπους

Προκειμένου να απαντηθεί το ερώτημα αν τα ερεθίσματα πρώτης και δεύτερης τάξης υφίστανται επεξεργασία από δύο διαφορετικούς μηχανισμούς έχουν χρησιμοποιηθεί πολλά ψυχοφυσικά παραδείγματα. Παρακάτω αναλύονται μερικά από τα σημαντικότερα, παρουσιάζονται και ερμηνεύονται τα αποτελέσματά τους.

3.5.1 Μελέτες προσαρμογής (adaptation)

Μετά την παρατεταμένη έκθεση (προσαρμογή) σε ένα πρότυπο που κινείται, παρατηρείται μείωση της ευαισθησίας ανίχνευσης της κίνησης ενός προτύπου ελέγχου που κινείται προς τη συγκεκριμένη κατεύθυνση. Επίσης η παρατήρηση ενός στατικού ή δυναμικού προτύπου ελέγχου ασαφούς κατεύθυνσης κίνησης, προκαλεί την αντίληψη κίνησης στην αντίθετη κατεύθυνση. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται μετεπίδραση (MAE, Motion After Effect) στη γενική του περίπτωση, ενώ ανάλογα με τον τύπου του προτύπου ελέγχου διακρίνεται σε στατικό (sMAE, Wohlgemuth, 1911 όπως αναφέρεται στο Schofield, Ledgeway και Hutchinson, 2007) και δυναμικό MAE (dMAE, von Grunau, 1986) (για στατικό και δυναμικό ερέθισμα αντίστοιχα). Η προσαρμογή θεωρείται ότι μειώνει την ευαισθησία ή αλλάζει το εύρος εφαρμογής της συνάρτησης απόκρισης νευρωνικών μονάδων οι οποίες ενεργοποιούνται από το ερέθισμα προσαρμογής. Ωστόσο είναι υπό συζήτηση το κατά πόσο η αλλαγή ευαισθησίας επέρχεται από διαδικασίες που λαμβάνουν χώρα εντός της ενεργοποιημένης μονάδας (κούραση, self gain control κλπ) ή από μακράς διάρκειας ανασταλτικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ γειτονικών μονάδων (Nishida κα,1997).

Οι μελέτες προσαρμογής έχουν σημαντική συνεισφορά στο ζήτημα του πώς η κίνηση δεύτερης τάξης υφίσταται επεξεργασία από το οπτικό σύστημα του ανθρώπου. Ο Nishida και οι συνεργάτες του (Nishida, Ledgeway και Edwards, 1997) έδειξαν ότι η έκθεση σε ερεθίσματα τόσο πρώτης όσο και δεύτερης τάξης μειώνει την ευαισθησία (ή αλλιώς ανυψώνει τα κατώφλια ανίχνευσης) της ίδιας κατηγορίας κίνησης με τρόπο κατευθυντικά επιλεκτικό αλλά και επιλεκτικό με βάση τη χωρική συχνότητα. Το στοιχείο αυτό παρέχει ενδείξεις ότι και τα δύο είδη κινήσεων κωδικοποιούνται από μηχανισμούς που είναι επιλεκτικά ευαίσθητοι σε ένα συγκεκριμένο εύρος συχνοτήτων και κατευθύνσεων. Ωστόσο, στη συνθήκη προσαρμογής μεταξύ των ερεθισμάτων (cross-adaptation, δηλαδή στην περίπτωση που το ερέθισμα προσαρμογής και το ερέθισμα της δοκιμασίας περιλάμβαναν διαφορετικούς τύπους κίνησης) δεν βρέθηκαν μετεπιδράσεις (aftereffects) επιλεκτικότητας χωρικής συχνότητας, πράγμα που στηρίζει την άποψη ότι τα δύο είδη κίνησης αρχικά ανιχνεύονται από ξεχωριστούς μηχανισμούς του ανθρώπινου οπτικού συστήματος. Ωστόσο σημειώνεται πώς στην συνθήκη μεταφοράς προσαρμογής μεταξύ των ερεθισμάτων οι αποκρίσεις δεν ήταν απολύτως συμμετρικές. Η προσαρμογή στην κίνησης αντίθεσης (δεύτερης τάξης) δεν είχε σημαντική επίδραση στην ευαισθησία ανίχνευσης κινήσεων φωτεινότητας (πρώτης τάξης), ενώ η προσαρμογή σε κίνηση φωτεινότητας ορισμένες φορές αύξανε το κατώφλι ανίχνευσης της κίνησης αντίθεσης (Nishida et al., 1997).

Οι Schofield, Ledgeway και Hutchinson (2007) μελέτησαν τη μεταφορά του δυναμικού MAE (dMAE) μεταξύ ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης, χρησιμοποιώντας ως ερεθίσματα ελέγχου πρότυπα που αναβόσβηναν. Βρήκαν σημαντικό δυναμικό MAE (με επιλεκτικότητα ως προς τη χωρική συχνότητα) όταν το ερέθισμα προσαρμογής και ελέγχου ήταν ίδιου τύπου. Όταν το ερέθισμα προσαρμογής ήταν πρώτης τάξης και το ελέγχου δεύτερης παρατηρήθηκε μικρό δυναμικό MAE, χωρίς ωστόσο να διατηρεί τα χαρακτηριστικά επιλεκτικότητας χωρικών συχνοτήτων, ενώ δεν παρατηρήθηκε στην αντίστροφη περίπτωση, μεταφορά από δεύτερης τάξης σε πρώτης.

Οι Whitney και Bressler (2007) μελέτησαν την εμφάνιση δεύτερης τάξης MAE σε συνθήκες απουσίας προσοχής για να εξετάσουν αν η προσοχή ή η επίγνωση της κίνησης είναι απαραίτητη για το δεύτερης τάξης MAE. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποίησαν μια τεχνική συνωστισμού (crowding) που αναπτύχθηκε από τον He και τους συνεργάτες του, παρουσιάζοντας 20 φίλτρα Gabor στη φάση της προσαρμογής. Η πυκνή αυτή διάταξη στόχο είχε να εμποδίσει την επίγνωση της κατεύθυνσης της κίνησης. Τα αποτελέσματα δείχνουν ότι η προσαρμογή σε ερεθίσματα δεύτερης τάξης παράγει MAE συγκεκριμένης θέσης και κατεύθυνσης ακόμα κι αν οι συμμετέχοντες δεν μπορούν να ανιχνεύσουν τη φορά της κίνησης του σταδίου προσαρμογής. Με βάση το εύρημα εκφράζουν την άποψη ότι υπάρχει ένας μηχανισμός που κωδικοποιεί την κίνηση δεύτερης τάξης πριν το στάδιο επιλογής μεμονωμένων αντικειμένων από την προσοχή. Με άλλα λόγια, η επίγνωση της κατεύθυνσης της κίνησης δεν είναι απαραίτητη ώστε το οπτικό σύστημα να κωδικοποιήσει την κίνηση δεύτερης τάξης. Τα στοιχεία της μελέτης αυτής υποστηρίζουν την ύπαρξη τοπικών, χαμηλού επιπέδου ανιχνευτών δεύτερης τάξης που προηγούνται των ρητών υπολογισμών φόρμας και σχήματος. Σημειώνεται ότι το νευρωνικό στάδιο στο οποίο επιδρά ο συνωστισμός παραμένει πεδίο ανοιχτής συζήτησης (όπως αναφέρουν οι Whitney και Bressler, 2007). Ωστόσο, τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης δείχνουν πως η προσαρμογή στην κίνηση δεύτερης τάξης προηγείται της δέσμευσης πόρων προσοχής. Ακόμα και όταν απουσιάζει η προσοχή, η δεύτερης τάξης κίνηση παράγει σημαντική τοπική προσαρμογή κίνησης η οποία δεν μπορεί να οφείλεται στην προσοχή (attention), την επίγνωση (awareness) ή μηχανισμούς από πάνω προς τα κάτω (top-down)[11].

3.5.2 Μελέτες προέγερσης (priming)

Για την κίνηση πρώτης τάξης έχει βρεθεί πώς η σύντομη έκθεση σε κατευθυντικά ερεθίσματα μπορεί να επηρεάσει την αντιληπτή κατεύθυνση κίνησης ενός ασαφούς προτύπου που παρουσιάζεται στη συνέχεια (Kanai και Verstraten, 2005, όπως αναφέρεται στο Pavan κα, 2009). Το κατά πόσο η κατεύθυνση του ασαφούς ερεθίσματος επηρεάζεται προς την ίδια κατεύθυνση (προέγερση, priming) ή την αντίθετη (μετεπίδραση, aftereffect) εξαρτάται από το χρόνο προσαρμογής και τον κενό χρόνο μεταξύ των ερεθισμάτων (ISI). Οι Kanai και Verstraten κατέγραψαν τρία διαφορετικά φαινόμενα: (i) γρήγορη προέγερση (rVMP, μεροληψία στην κατεύθυνση

[11]Αξίζει να σημειωθεί ότι στη συγκεκριμένη μελέτη η επίγνωση (awareness) και η προσοχή (attention) δεν διαχωρίζονται, μια διάκριση που εμφανίζεται στην πιο πρόσφατη βιβλιογραφία,

του προτύπου προσαρμογής για μικρούς χρόνους προσαρμογής), (ii) γρήγορη μετεπίδραση (rMAE, μεροληψία στην αντίθετη κατεύθυνση του προτύπου προσαρμογής για μικρή αύξηση των χρόνων προσαρμογής), (iii) αντιληπτική ευαισθητοποίηση (PS, μεροληψία στην κατεύθυνση του προτύπου προσαρμογής για μεγαλύτερους χρόνους προσαρμογής και μεγαλύτερα ISI). Οι γρήγορες επιδράσεις θεωρήθηκε ότι αντικατοπτρίζουν τη λειτουργία χαμηλού επιπέδου μηχανισμών ανάλυσης της κίνησης. Αντίθετα, η αντιληπτική ευαισθητοποίηση που είναι πιο αργή και σταδιακή, πιθανά να αντικατοπτρίζει τη λειτουργία σε υψηλότερο επίπεδο της επεξεργασίας της κίνησης όπως στην περιοχή V5.

Ακολουθώντας αυτή τη λογική ο Pavan και οι συνεργάτες του (Pavan κα, 2009) μελέτησαν κατά πόσο τα φαινόμενα αυτά παρατηρούνται στην κίνηση δεύτερης τάξης και ακόμα αν παρατηρούνται στη συνθήκη προσαρμογής cross-order, δηλαδή προσαρμογή στο ερέθισμα πρώτης τάξης και ερέθισμα ελέγχου δεύτερης τάξης και αντίστροφα. Με τον τρόπο αυτό μπορούν να αποφανθούν σχετικά με τη λειτουργία των ανιχνευτών κίνησης δεύτερης τάξης και ακόμα αν τα σήματα πρώτης και δεύτερης τάξης συνδυάζονται ή διατηρούνται ξεχωριστά στο χαμηλό και υψηλό επίπεδο της ανάλυσης κίνησης (η απουσία αλληλεπιδράσεων στη συνθήκη cross-adaptation θα αποτελούσε στοιχείο υπέρ της άποψης των δύο μηχανισμών ενώ αντίθετα η αλληλεπίδραση θα αποτελούσε στοιχείο του συνδυασμού).

Τα αποτελέσματα της μελέτης έδειξαν πώς η γρήγορη προσαρμογή σε ένα ερέθισμα δεύτερης τάξης επηρεάζει την αντίληψη της κατεύθυνσης κίνησης ενός ασαφούς ερεθίσματος ελέγχου με τρόπο αντίστοιχο τους συστήματος πρώτης τάξης, δηλαδή οι χρόνοι είναι παρεμφερείς. Στη συνθήκη cross-adaptation παρατηρήθηκε μικρή μεταφορά μεταξύ των ερεθισμάτων, εύρημα συνεπές με το διαχωρισμό σε χαμηλό επίπεδο. Ωστόσο σημειώνεται πως η μεταφορά ήταν ασύμμετρη με την προσαρμογή στο πρώτης τάξης ερέθισμα να επηρεάζει το δεύτερης ενώ το αντίστροφο να μη συμβαίνει.

3.5.3 Μελέτες διαφάνειας (transparency)

Οι συνθήκες κάτω από τις οποίες γίνεται απαρτίωση ή διαχωρισμός των σημάτων κίνησης της ίδιας οπτικής περιοχής παρέχουν πληροφορίες σχετικά με τους μηχανισμούς της αντίληψης της κίνησης[12]. Η υπέρθεση δύο γραμμωτών ερεθισμάτων φωτεινότητας, ίδιου προσανατολισμού και αντίθετων κατευθύνσεων κίνησης, οδηγεί στην αντίληψη δύο κινήσεων, σαν να κινούνται το ένα ερέθισμα μέσα από το άλλο (διαφανώς), όταν οι χωρικές τους συχνότητες διαφέρουν κατά έναν παράγοντα τουλάχιστον 4, ενώ αλλιώς οι δύο κινήσεις αλληλοακυρώνοντα και το αντίλημμα είναι ένα ερέθισμα που αναβοσβήνει (Cavanagh και Mather, 1989, Levinson και Sekuler, 1975, όπως αναφέρεται στο Goutser και Loffler, 2009). Η παρατήρηση αυτή θεωρήθηκε στοιχείο υπέρ της άποψης ότι οι ανιχνευτές κίνησης λειτουργούν ανταγωνιστικά έναντι της άποψης ότι υπάρχουν ξεχωριστά κανάλια ευαίσθητα σε αντίθετες κατευθύνσεις. Ακολουθώντας αυτή τη λογική οι Goutser και Loffler (2009) υπέρθεσαν δύο γραμμωτά ερεθίσματα πρώτης και δεύτερης τάξης και μελέτησαν αν οι δύο κινήσεις ακυρώνονται ή παρατηρείται διαφάνεια. Σύμφωνα με το μοντέλο των δύο ξεχωριστών μηχανισμών, η παρουσίαση δύο γραμμωτών ερεθισμάτων, πρώτης και δεύτερης τάξης, που κινούνται αντίθετα και έχουν την ίδια χωρική συχνότητα, θα είχε σαν αποτέλεσμα την αντίληψη της διαφάνειας, αν οι μηχανισμοί αυτοί συνδυάζονται μετά το στάδιο του ανταγωνισμού. Σε αντίθετη περίπτωση τα ερεθίσματα αυτά θα φαίνονταν σαν να αναβοσβήνουν, οι δύο κινήσεις δηλαδή θα ακύρωναν η μία την άλλη.

[12] Όταν παρουσιάζονται κινήσεις πολλών κατευθύνσεων στην ίδια περιοχή του οπτικού πεδίου, το οπτικό σύστημα πρέπει να αποφασίσει μεταξύ δύο πιθανών ερμηνειών: είτε τα σήματα κίνησης προέρχονται από την ίδια επιφάνεια και θα πρέπει να συνδυαστούν, ή ανήκουν σε διαφορετικές επιφάνειες και θα πρέπει να διαχωριστούν. Όταν τα σήματα απαρτιώνονται δημιουργούν την αντίληψη μιας ενιαίας κίνησης ενώ όταν διαχωρίζονται οδηγούν στην αντίληψη της διαφανούς κίνησης (motion transparency).

Τα αποτελέσματα της μελέτης έδειξαν πώς γίνεται αντιληπτή η διαφάνεια, εύρημα συνεπές με το μοντέλο των δύο μηχανισμών. Ωστόσο, παρατήρησαν επίσης ότι το κατά πόσο είναι ορατή η διαφάνεια εξαρτάται από τη σχετική αντίθεση/βάθος διαμόρφωσης των γραμμωτών ερεθισμάτων: η αύξηση της αντίθεσης στο ερέθισμα φωτεινότητας απαιτεί μεγαλύτερο βάθος διαμόρφωσης[13] στο ερέθισμα αντίθεσης προκειμένου να γίνει αντιληπτή η διαφάνεια. Η παρατηρούμενη αυτή εξάρτηση από την αντίθεση αναδεικνύει κάποιου είδους αλληλεπίδραση μεταξύ των δύο μηχανισμών. Οι ερευνητές πρότειναν την ύπαρξη ενός μηχανισμού ελέγχου κέρδους (gain control) πριν το στάδιο απαρτίωσης των σημάτων των δύο ξεχωριστών μονοπατιών στο οποίο εκτελείται κανονικοποίηση της αντίθεσης με διαιρώντας εξόδους των δύο μονοπατιών. Σύμφωνα με αυτή τη συλλογιστική η αύξηση της αντίθεση του ενός από τα δύο grating αυξάνει τον παρονομαστή του κλάσματος και απαιτεί μια μεγαλύτερη αντίθεση στο άλλο grating ώστε να είναι ορατό, επηρεάζοντας τόσο έργα ανίχνευσης κίνησης όσο και διάκρισης κατεύθυνσης.

3.5.4 Μελέτες αντιληπτικής μάθησης

Η αντιληπτική μάθηση ορίζεται ως η βελτίωση στην επίδοση οπτικών έργων που οφείλεται στην εξάσκηση (για επισκόπηση βλ. Fahle και Poggio, 2002 όπως αναφέρουν οι Petrov και Hayes, 2010). Για τη μελέτη της αντίληψης της κίνησης αποτελεί ένα ακόμη εργαλείο γιατί μπορεί να χρησιμοποιηθεί προκειμένου να διαπιστωθεί αν υπάρχει μεταφορά μάθησης από το ένα είδος κίνησης στο άλλο. Αν η εξάσκηση στο ένα είδος κίνησης βελτιώνει την επίδοση στο άλλο και αντίστροφα, τότε είναι μια ένδειξη ότι ο μηχανισμός επεξεργασίας των δύο ειδών κινήσεων είναι κοινός. Αντίθετα αν δεν υπάρχει αλληλεπίδραση, μιλούμε για δύο ξεχωριστούς μηχανισμούς.

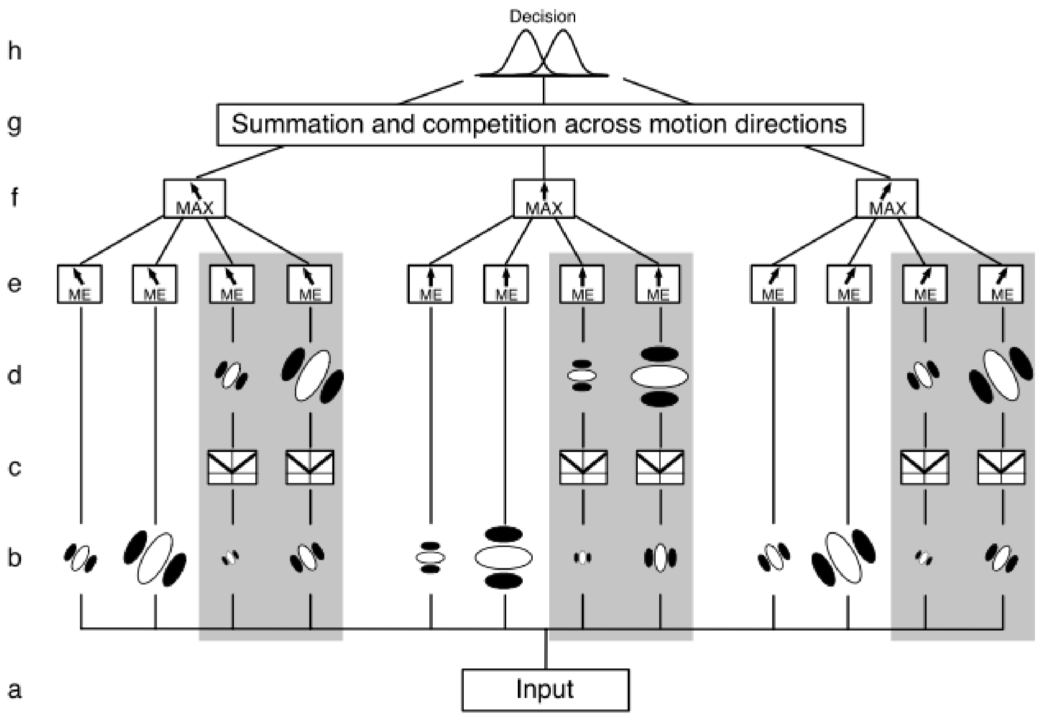
[13]Το βάθος διαμόρφωσης ορίζεται ως η διαφορά της μεγαλύτερης από τη μικρότερη τιμή της συνάρτησης διαμόρφωσης προς τη μέση τιμή της. Όσο μεγαλώνει το βάθος διαμόρφωσης τόσο πιο διακριτό είναι το ερέθισμα

Οι Petrov και Hayes (2010) μελέτησαν το πρότυπο μεταφοράς της μάθησης μεταξύ κίνησης διαμορφωμένης με βάση τη φωτεινότητα (ΔΦ, LM luminance modulation) και την αντίθεση (ΔΑ, CM contrast modulation) προκειμένου να αναδείξουν τον τρόπο με τον οποίο οι αντίστοιχες οδοί επεξεργασίας απαρτιώνονται. Είκοσι συμμετέχοντες χωρίστηκαν σε δύο πειραματικές ομάδες, η πρώτη εκπαιδεύτηκε στη ΔΦ και εξετάστηκε η μεταφορά στη ΔΑ και η άλλη αντίστροφα, και σε διάρκεια 6 συνεδριών διαφορετικών ημερών εκτέλεσαν έργο διάκρισης κατεύθυνσης (direction discrimation task). Παρατηρήθηκε πλήρης μεταφορά από πρώτης σε δεύτερης τάξης αλλά όχι αξιοσημείωτη αντίστροφη μεταφορά. Η ισχυρή αυτή ασυμμετρία ερμηνεύτηκε από τους Petrov και Hayes σαν στοιχείο υπέρ μιας αρχιτεκτονικής δύο οδών που περιλαμβάνει κανάλια Fourier ευαίσθητα στην κίνηση με διαμόρφωση φωτεινότητας και κανάλια FRF ευαίσθητα τόσο στην ΔΦ όσο και στη ΔΑ κίνηση.

Ένα απλοποιημένο[14] διάγραμμα μιας γενικής αρχιτεκτονικής δύο μονοπατιών για την επεξεργασία της κίνησης που προτείνουν φαίνεται στο *Σχήμα 11*. Απεικονίζει τρία κανάλια συντονισμένα σε διαφορετικές κατευθύνσεις κίνησης (όπως ορίζεται από τα βελάκια). Τα γραμμοσκιασμένα κυκλώματα είναι τα δεύτερης τάξης. Σε κάθε κατεύθυνση κίνησης, υπάρχουν πολλαπλά κανάλια συντονισμένα σε διαφορετικές χωρικές συχνότητες. Η είσοδος (επίπεδο a) υφίσταται επεξεργασία από ένα σύνολο αρχικών χωρικών φίλτρων (επίπεδο b). Το μονοπάτι πρώτης τάξης οδηγεί το φιλτραρισμένο σήμα απευθείας στους εξαγωγείς κίνησης (επίπεδο e). Το δεύτερης τάξης μονοπάτι περιλαμβάνει την ακολουθία F-R-F στα επίπεδα b-d. Η πρόταση των Petrov και Hayes είναι ότι τα δύο μονοπάτια συνδυάζονται μέσω του τελεστή MAX (επίπεδο f). Η πληροφορία απαρτιώνεται μεταξύ των κατευθύνσεων κίνησης (επίπεδο g) και η απόφαση διάκρισης γίνεται στο επόμενο επίπεδο.

[14] Ο εσωτερικός θόρυβος, το gain control, και οι πλευρικές επιδράσεις και επιδράσεις ανατροφοδότησεις παραλείπονται χάριν απλότητας.

Οι Petrov και Hayes θεώρησαν πως κατά τη διάρκεια της εξάσκησης ΔΦ, το MAX επιλέγει το σχεδόν γραμμικό μονοπάτι και η πλαστικότητα περιορίζεται εκεί. Η επίδοση στη ΔΦ βελτιώνεται αλλά δεν μπορεί να μεταφερθεί στη ΔΑ γιατί το σχεδόν γραμμικό μονοπάτι είναι τυφλό σε διαμορφώσεις αντίθεσης. Στην άλλη ομάδα, η εξάσκηση ΔΑ ενισχύει το FRF μονοπάτι σε σημείο που μπορεί να ανταγωνιστεί το σχεδόν γραμμικό μονοπάτι για την επεξεργασία των ΔΦ ερεθισμάτων. Όταν λοιπόν δίνεται το τεστ μετά την εξάσκηση, το MAX συνεχίζει να επιλέγει το εκπαιδευμένο FRF μονοπάτι γιατί τώρα αποκρίνεται πιο έντονα από το μη εκπαιδευμένο γραμμικό μονοπάτι. Έτσι η επίδραση της μάθησης μεταφέρεται εξ ολοκλήρου. Οι παρατηρούμενες ασυμμετρίες είναι ασύμβατες με τις θεωρίες ενός μονοπατιού της επεξεργασίας της οπτικής κίνησης. Η απουσία μεταφοράς από τα ΔΦ στα ΔΑ ερεθίσματα αναδεικνύει την ύπαρξη μηχανισμών που είναι απαραίτητοι για την επεξεργασία ΔΑ και δεν βελτιώνονται με την εξάσκηση ΔΦ.



Σχήμα 11. Απλοποιημένο διάγραμμα της προτεινόμενης γενικής αρχιτεκτονικής των δύο μονοπατιών για την επεξεργασία της κίνησης (Petrov και Hayes, 2010)

3.5.5 Μελέτες διοφθάλμιου ανταγωνισμού (binocular phase combination paradigm)

Το επίπεδο του διοφθάλμιου συνδυασμού των μονοφθάλμιων σημάτων αποτελεί ένα σημείο σταθμό της νευρωνικής οδού για την περιγραφή του πού λαμβάνουν χώρα τα διάφορα στάδια της επεξεργασίας του οπτικού σήματος. Στο πλαίσιο της μελέτης της κίνησης, τίθεται το ερώτημα αν τα διαδοχικά φιλτραρίσματα εξαγωγής της πληροφορίας δεύτερης τάξης, αφορούν στα μονοφθάλμια σήματα ή τον διοφθάλμιο συνδυασμό τους.

Ο Zhou και οι συνεργάτες του (2014) χρησιμοποίησαν το πειραματικό υπόδειγμα των Ding και Sperling[15] προκειμένου, μεταξύ άλλων, να απαντήσουν στο ερώτημα αν η εξαγωγή των σημάτων δεύτερης τάξης γίνεται πριν ή μετά το διοφθάλμιο συνδυασμό. Για να απαντήσουν στο ερώτημα αυτό, μέτρησαν τη διοφθάλμια φάση χρησιμοποιώντας τρεις τύπους διχοπτικών ζευγαριών δεύτερης τάξης: τα φέροντα κύματα στα δύο μάτια ήταν συσχετισμένα, ασυσχέτιστα ή με αντίθετη συσχέτιση. Υπέθεσαν πως αν το διοφθάλμιο αντίλημμα προκύπτει από τον συνδυασμό σημάτων πρώτης τάξης πριν την εξαγωγή των σημάτων δεύτερης τάξης (περιβάλλουσας), τότε στην περίπτωση των αντίθετων φερόντων οι συμμετέχοντες δεν θα μπορούσαν να αποφανθούν για τη φάση του αντιλήμματος. Το εύρημα της μη διαφοροποίησης των τριών συνθηκών συνηγορεί υπέρ της πρότασης ότι ο διοφθάλμιος συνδυασμός λαμβάνει χώρα μετά την μονοφθάλμια εξαγωγή σημάτων δεύτερης τάξης. Παράλληλα έδειξαν την εξάρτηση της αντιληπτής φάσης από τον διοφθάλμιο λόγο αντίθεσης των ερεθισμάτων. Η εξάρτηση αυτή ήταν παρόμοια για

[15] Οι Ding και Sperling (2006) εισήγαγαν το παράδειγμα 'the dichoptic phase combination paradigm' για να μελετήσουν το πώς συνδυάζονται οι είσοδοι των δύο ματιών. Στο παράδειγμά τους, δύο οριζόντια ημιτονοειδή grating με ίδια χωρική συχνότητα και μέγεθος, αλλά ίσες και αντίθετες φάσεις (σε σχέση με το κέντρο της οθόνης) παρουσιάζονται διχοπτικά στα δύο μάτια και, για μια σειρά διοφθάλμιων διαφορών αντίθεσης, μετράται η φάση του διοφθάλμιου αντιλήμματος. Το πλεονέκτημα αυτού του παραδείγματος με βάση τη διχοπτικά αντιληπτή φάση μπορεί να εκτιμηθεί ένας δείκτης του διχοπτικού συνδυασμού των δύο ματιών. Αν η οπτική πληροφορία από το ένα μάτι είναι πιο κυρίαρχη από εκείνη του άλλου ματιού, η διοπτρικά αντιληπτή φάση θα μετατοπιστεί προς την κατεύθυνση της φάσης του πλέγματος στο κυρίαρχο μάτι ενώ αν το κάθε μάτι συμβάλλει εξίσου στον διχοπτικό συνδυασμό, η διχοπτικά αντιληπτή φάση θα είναι στις 0 μοιρες.

τις τρεις συνθήκες διοχοπτικών ερεθισμάτων και με βάση το εύρημα οι ερευνητές προτείνουν ότι είναι συνεπές με ένα μοντέλο gain control αν υποτεθεί ότι στο μονοφθάλμιο στάδιο που προηγείται εξάγονται οι διαμορφώσεις δεύτερης τάξης.

4 *Η αντιληπτική ασυγχρονία*

Στα προηγούμενα κεφάλαια προσεγγίστηκε το ερώτημα των μηχανισμών ανίχνευσης κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης αντλώντας στοιχεία από υπολογιστικές, νευροαπεικονιστικές και νευροφυσιολογικές μελέτες ασθενών, υγειών και ζώων και από ψυχοφυσικά πειράματα. Σκοπός του κεφαλαίου είναι η αναλυτική περιγραφή του παραδείγματος της αντιληπτικής σύζευξης (perceptual pairing, Moutoussis και Zeki, 1997) που στο πειραματικό κομμάτι της εργασίας θα χρησιμοποιηθεί για τη συγκριτική μελέτη των δύο ειδών κίνησης.

4.1 Το παράδειγμα της αντιληπτικής σύζευξης

Τα διάφορα στοιχεία της οπτικής εικόνας υφίστανται διαφορετικού είδους επεξεργασία προκειμένου να αντλήσει ο εγκέφαλος τις απαραίτητες πληροφορίες για τον υπολογισμό των διαφορετικών χαρακτηριστικών της εικόνας. Για την αντίληψη του χρώματος απαιτείται ένα σύστημα με στόχο τη σύγκριση του μήκους κύματος/ενέργειας του φωτός που ανακλάται ταυτόχρονα από διαφορετικά αντικείμενα του χώρου κι έτσι να υπολογίζει τις ανακλάσεις, ανεξάρτητα από τυχόν αλλαγές του φωτισμού. Η αντίληψη της κίνησης απαιτεί τον υπολογισμό του τρόπου με τον οποίο ένα αντικείμενο αλλάζει θέση στο χώρο με το πέρασμα του χρόνου (Moutoussis, 2012).

Σύμφωνα με τη λειτουργική εξειδίκευση, όπως έχουν δείξει μια σειρά νευροφυσιολογικών μελετών, οι διάφορες εργασίες εκτελούνται από διαφορετικά, λειτουργικά εξειδικευμένα συστήματα που βρίσκονται σε τοπογραφικά διαφορετικές περιοχές στον οπτικό εγκέφαλο (Zeki, 1978, 1993). Έτσι δημιουργούνται λειτουργικά εξειδικευμένες εγκεφαλικές περιοχές, καθεμία από τις οποίες χαρακτηρίζεται από εξειδικευμένους νευρώνες με διαφορετικά πρότυπα διασυνδέσεων, διαφορετικές ταχύτητες κλπ. Μια τέτοια αρχιτεκτονική του οπτικού εγκεφάλου εγείρει το ερώτημα του κατά πόσο αυτές οι εξειδικευμένες περιοχές, τα ξεχωριστά συστήματα, θα μπορούσαν να ολοκληρώσουν την επεξεργασία που εκτελούν την ίδια στιγμή.

Προκειμένου να μελετήσουν το ερώτημα αυτό, οι Moutoussis και Zeki (1997) πρότειναν το πειραματικό παράδειγμα της αντιληπτικής σύζευξης (perceptual pairing). Σύμφωνα με το υπόδειγμα των Μουτούση και Zeki (1997a,b), ένα ή δύο ερεθίσματα δύο χαρακτηριστικών (a,b) που μεταβάλλονται με τον ίδιο ρυθμό μεταξύ δύο καταστάσεων το καθένα (a1 και a2, b1 και b2 αντίστοιχα), παρουσιάζονται στην οθόνη, σε ποικίλες διαφορές φάσης. Οι συμμετέχοντες καλούνται να επιδείξουν τους κυρίαρχους συνδυασμούς μεταξύ των καταστάσεων των δύο χαρακτηριστικών, δηλαδή να συνδυάσουν την κατάσταση a1 του ενός χαρακτηριστικού με μία από τις καταστάσεις του άλλου (b1 ή b2).

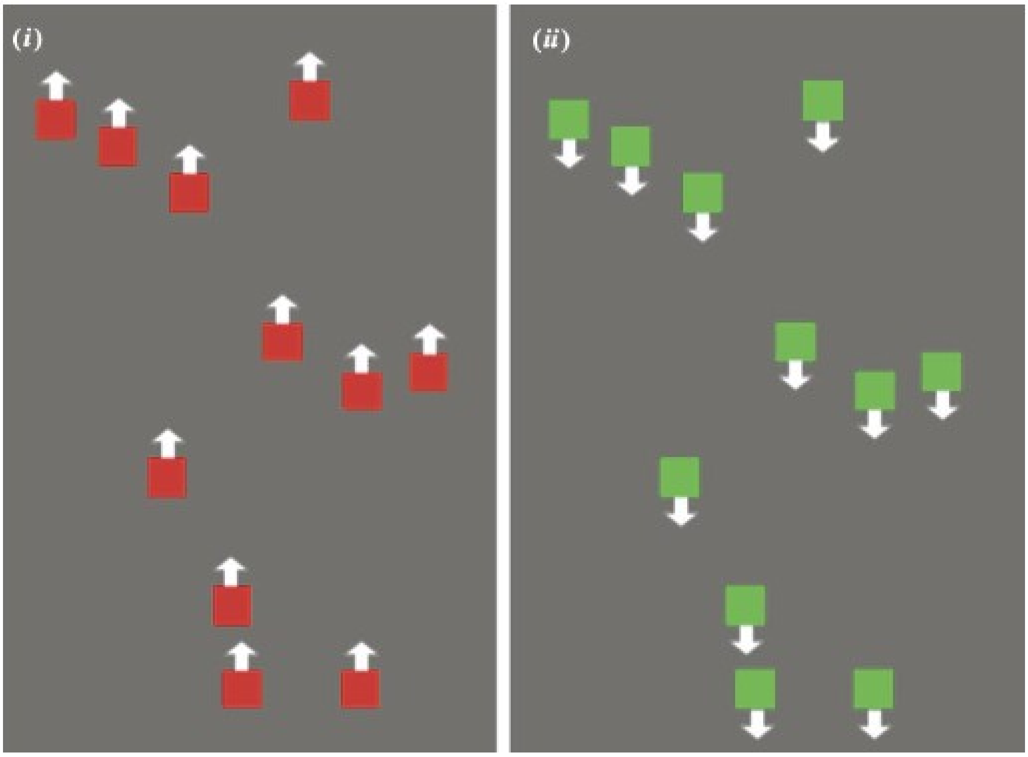
Οι συζεύξεις των χαρακτηριστικών μπορούν να δώσουν στοιχεία για τη λειτουργία των υποκείμενων μηχανισμών, καθώς υπόκεινται στους χρονικούς περιορισμούς της αισθητηριακής επεξεργασίας. Αν η επεξεργασία καθυστερεί ασύμμετρα ως προς τα προς επεξεργασία χαρακτηριστικά, τότε εκφράζονται ψευδείς χρονικοί συνδυασμοί, δηλαδή λανθασμένες συνδέσεις, με την αντιληπτική σχέση να διαφέρουν από τη φυσική.

Στο πλαίσιο αυτό, έχει δειχθεί μέσα από μια σειρά πειραμάτων, ότι δυο διαφορετικά οπτικά χαρακτηριστικά, το χρώμα και η κίνηση, που υφίστανται επεξεργασία από διαφορετικές περιοχές του οπτικού φλοιού γίνονται αντιληπτά σε διαφορετικούς χρόνους, το ένα σε σχέση με το άλλο (Moutoussis and Zeki, 1997). Σε αυτά πειράματα οι παρατηρητές εκτίθενται σε δύο ερεθίσματα δυο διαφορετικών χαρακτηριστικών, καθένα από τα οποία ταλαντώνεται με την ίδια συχνότητα μεταξύ των διαφορετικών καταστάσεων, χρώματος (κόκκινο/πράσινο) και κατεύθυνσης κίνησης (πάνω/κάτω) και ζητείται, για τις διάφορες φάσεις μεταξύ των ταλαντώσεων των δύο χαρακτηριστικών, να υποδείξουν τους κυρίαρχους συνδυασμούς. Βρέθηκε ότι οι παρατηρητές έτειναν να συνδυάζουν τα χρώματα και τις κινήσεις όταν οι αλλαγές στην κίνηση προηγούνταν των αλλαγών στο χρώμα. Το εύρημα ερμηνεύτηκε ως ένδειξη των διαφορετικών χρόνων επεξεργασίας[16] των δύο ποιοτήτων του ερεθίσματος, με το χρώμα να προηγείται της κίνησης και κατά συνέπεια τα χρώματα να συνδυάζονται με προηγούμενες κινήσεις.

Έχει επίσης δειχθεί ότι δύο παραλλαγές ενός χαρακτηριστικού, της κίνησης, εμφανίζουν κι αυτές ασυγχρονία επεξεργασίας, ενώ έχουν την ίδια χρονική δομή και υφίστανται επεξεργασία από τις ίδιες οπτικές περιοχές, (Lo και Zeki, 2014). Συγκεκριμένα στο πείραμα των Lo και Zeki, οι συμμετέχοντες, όταν κλήθηκαν να συνδυάσουν δύο είδη κινήσεων, κίνηση πάνω-κάτω στο αριστερό ημιπεδίο και κίνηση πάνω-δεξιά στο δεξί ημιπεδίο, παρατηρήθηκε ότι αντιλαμβάνονταν ασύγχρονα τις δυο κατευθύνσεις κίνησης, με την κίνηση πάνω-δεξιά να προηγείται της κίνησης πάνω-κάτω. Με δεδομένη την αμοιβαία αναστολή των αντίθετων κινήσεων, η αντιληπτική ασυγχρονία που παρατηρήθηκε αποδόθηκε στη διαφορά

[16] Σύμφωνα με τη θεωρία του εγκεφαλικού χρόνου (brain-time, Zeki,)Η αντιληπτική ασυγχρονία ερμηνεύεται ως αποτελέσμα των χρόνων επεξεργασίας των αντιληπτικών μηχανισμών. Εναλλακτικά, η αντιληπτική ασυγχρονία ερμηνεύεται ως αποτέλεσμα μιας λανθασμένης κρίσης της στιγμής που συνέβησαν τα γεγονότα (θεωρία χρονικών δεκτών, temporal markers, ..). (για μια επισκόπηsh και αντιπαραβολή των παραπάνω εξηγητικών πλαισίων βλ. Moutoussis, 2012)

στις ταχύτητες επεξεργασίας των δύο ερεθισμάτων (Lo και Zeki, 2014, Zeki και Bartels, 1998).



Σχήμα 12. Το υπόδειγμα της αντιληπτικής σύζευξης (Moutoussis και Zeki, 1997α). Τα τετράγωνα κινούνται διαδοχικά προς τα πάνω και προς τα κάτω και το χρώμα τους αλλάζει από κόκκινο σε πράσινο και αντίστροφα. Οι ερευνητές χειρίζονται τη σχέση μεταξύ των ταλαντώσεων χρώματος και κατεύθυνσης κίνησης. Για παράδειγμα, σε μια δοκιμή καθ όλη τη διάρκεια της προς τα πάνω κίνησης τα τετράγωνα είναι κόκκινα και καθ όλη τη διάρκεια της προς τα κάτω κίνησης πράσινα. Σε μια άλλη δοκιμή τα τετράγωνα είναι κατά 70% της προς τα πάνω κίνησης κόκκινα και κατά 30% πράσινα ενώ κατά την προς τα κάτω κίνηση κατά 70% πράσινα και κατά 30% κόκκινα.

5 *Η παρούσα έρευνα*

Σκοπός της παρούσας πειραματικής εργασίας είναι η μελέτη της κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης με χρήση του πειραματικού υποδείγματος της αντιληπτικής σύζευξης (Moutousis και Zeki, 1997).

5.1 Εισαγωγή

Η αντίληψη της οπτικής κίνησης είναι μια από τις πιο θεμελιώδεις ικανότητες του οπτικού συστήματος, απαραίτητη για την επιβίωση. Στο διάστημα των τελευταίων δεκαετιών πολλές νευροφυσιολογικές και νευροανατομικές έρευνες έχουν περιγράψει την επιλεκτικότητα κατεύθυνσης και χωρικής συχνότητας στην ανίχνευση της κίνησης από πολλές φλοιικές περιοχές και πολλοί συμφωνούν στην άποψη ότι η επεξεργασία της κίνησης λαμβάνει χώρα σε διαφορετικά στάδια κατά μήκος της οπτικής οδού. Παράλληλα, η ψυχοφυσική και υπολογιστική έρευνα έχουν ορίσει και χαρακτηρίσει έναν μεγάλο αριθμό διεργασιών κίνησης και τις μεταξύ τους σχέσεις. (για μια ανασκόπηση βλέπε Burr, 2011 ή Nishida, 2011). Ωστόσο, στη διαδικασία αποσαφήνισης της υποκείμενης νευρωνικής βάσης των μηχανισμών της κίνησης, η απάντηση βασικών ερωτημάτων έχει αποδειχθεί αρκετά δύσκολη, ειδικά στην ερώτηση του πόσα διαφορετικά υποσυστήματα κίνησης περιλαμβάνει το σύστημα κίνησης.

Η οπτική κίνηση μπορεί να γίνει αισθητή λόγω της χωροχρονικής διαφοροποίησης μιας σειράς χαρακτηριστικών της εικόνας όπως η φωτεινότητα, το χρώμα, η τοπική αντίθεση, η υφή, το τρεμόπαιγμα. Η αντίληψη της κίνησης που ορίζεται ως «πρώτης τάξης» βασίζεται στη χωρο-χρονική συσχέτιση αλλαγών της φωτεινότητας των σημείων του παρατηρούμενου χώρου. Ως κίνηση «δεύτερης τάξης» ορίζεται η κίνηση που προκύπτει από την αλλαγή της υφής, το τρεμόπαιγμα, την αντίθεση ή κάποια άλλη ποιότητα που δεν οδηγεί σε αλλαγή της μέσης φωτεινότητας του ερεθίσματος.

Στο πλαίσιο αυτό, μια σημαντική διαμάχη στο χώρο της έρευνας αφορά στο ερώτημα της ύπαρξης ή μη δύο ξεχωριστών μηχανισμών χαμηλού επιπέδου για την κωδικοποίηση της κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης. Το ερώτημα αυτό έχει προσεγγισθεί από υπολογιστικές μελέτες που προτείνουν διαφορετικούς μηχανισμούς-θεωρίες, οι οποίοι παρότι διαφορετικοί, ερμηνεύουν τα δεδομένα εξίσου, και ως εκ τούτου δεν υπάρχει κάποιος πιο σωστός.

Νευροφυσιολογικές μελέτες σε ασθενείς με βλάβες στηρίζουν την ύπαρξη δύο μονοπατιών ανιχνεύοντας επιλεκτική βλάβη ξεχωριστά είτε στο ένα είτε στο άλλο είδος κίνησης καθώς και διαφορές στο κατώφλι ανίχνευσης των δύο ειδών κίνησης (Vaina και Cowey 1996, Vaina, Cowey και Kennedy 1999, Vaina και Soloviev, 2004). Ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες σε ζώα δεν έχουν αναδείξει νευρωνικούς πληθυσμούς επιλεκτικούς αποκλειστικά σε κινήσεις δεύτερης τάξης (Albright, 1992, O'Keefe και Movshon, 1998, Mareshal και Baker, 1998, Baker και Mareschal, 2001), ενώ νευροαπεικοντιστικές μελέτες παρουσιάζουν μεγάλες επικαλύψεις των περιοχών ενεργοποίησης από τα δύο είδη κίνησης και μερικό μόνο διαχωρισμό (Ashida κ.α. 2007, Smith κ.α., 1998, Dumoulin κ.α., 2003, Nishida κ.α., 2003).

Από τη σκοπιά της ψυχοφυσικής, ευρήματα συγκλίνουν στην άποψη ότι έως ένα σημείο οι μηχανισμοί διαφέρουν. Η αντιπαραβολή των δύο ειδών κίνησης έχει διενεργηθεί χρησιμοποιώντας πολλά διαφορετικά πειραματικά υποδείγματα. Τα φαινόμενα προσαρμογής, όπως η κατευθυντικά επιλεκτική μείωση της ευαισθησίας (Ashida κ.α., 2007, Nishida κ.α., 1997) και η μετεπίδραση κίνησης (dMAE), είναι ασθενή μεταξύ των δύο ειδών ερεθισμάτων κίνησης, ειδικά στην κατεύθυνση από την πρώτης τάξης κίνηση προς τη δεύτερης τάξης. Επιπλέον τα φαινόμενα προέγερσης είναι ασθενή (Pavan κα, 2009) μεταξύ των δύο ειδών κίνησης. Η υπέρθεση γραμμωτών ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης αντίθετων κατευθύνσεων δημιουργεί το αντίλημμα της διαφάνεια των δύο κινήσεων έναντι της αλληλοαναίρεσης. (Goutser και Loffler, 2009). Άλλες έρευνες ωστόσο παρέχουν ενδείξεις για την αλληλεπίδραση των δύο μονοπατιών. Πειράματα συγκάλυψης έδειξαν ξεχωριστή επεξεργασία σε χαμηλές χρονικές συχνότητες και κοινή επεξεργασία για υψηλές (Allard και Faubert, 2008). Τα φαινόμενα προσαρμογής εμφανίζουν ασύμμετρη μεταφορά μεταξύ της κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης, με την προσαρμογή στην κίνηση πρώτης τάξης να επηρεάζει την κίνηση δεύτερης τάξης αλλά όχι αντίστροφα (Nishida, κ.α., 1997; Schofield κ.α., 2007). Πειράματα αντιληπτικής μάθησης επίσης δείχνουν μια ασύμμετρη μεταφορά μάθησης μεταξύ των δύο ειδών ερεθισμάτων, αλλά η κατεύθυνση είναι αντίθετη- η αντιληπτική μάθηση δεύτερης τάξης κίνησης επηρεάζει την πρώτης αλλά όχι αντίστροφα (Petrov και Hayes, 2010; Chen κ.α., 2009; Zanker, 1999). Τα παραπάνω ευρήματα υποδεικνύουν μια αρχιτεκτονική της επεξεργασίας οπτικής κίνησης που περιλαμβάνει παράλληλη επεξεργασία χαμηλού επιπέδου των ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης η οποία ακολουθείται από ενοποιημένη επεξεργασία υψηλότερου επιπέδου.

Τόσο στα μοντέλα που προτείνουν ένα μηχανισμό επεξεργασίας όσο και στα μοντέλα των δύο ξεχωριστών μηχανισμών, η υπολογιστική πολυπλοκότητα για την εξαγωγή σημάτων δεύτερης τάξης είναι μεγαλύτερη απ' ότι τα σήματα πρώτης τάξης. Αν η υπολογιστική πολυπλοκότητα μεταφράζεται σε αυξημένους χρόνους νευρωνικής επεξεργασίας, τότε θα περιμέναμε τα ερεθίσματα δεύτερης τάξης να απαιτούν μεγαλύτερους χρόνους επεξεργασίας και κατά συνέπεια αντίληψης.

Στο πλαίσιο αυτό, σκοπός της παρούσας μελέτης είναι η διερεύνηση της χρονικής σχέσης της αντίληψης των δύο ειδών κίνησης, της κίνησης πρώτης τάξης και της κίνησης δεύτερης τάξης, υιοθετώντας το πειραματικό υπόδειγμα της αντιληπτικής σύζευξης (perceptual pairing) των Moutoussis και Zeki (1997). Χρησιμοποιώντας το συγκεκριμένο πειραματικό υπόδειγμα μπορούμε να συγκρίνουμε την αντιληπτική σχέση χρονισμού των δύο ειδών κίνησης με τη φυσική τους σχέση. Η συστηματική διαφορά της αντιληπτικής από τη φυσική σχέση, σύμφωνα με την υπόθεση εργασίας, οφείλεται στη διαφορά των χρόνων επεξεργασίας των δύο ειδών κίνησης από το οπτικό σύστημα. Έτσι, αν οι δύο κινήσεις γίνονται αντιληπτές ως ταυτόχρονες ενώ βρίσκονται σε διαφορά φάσης, τότε είναι η επεξεργασία του ενός είδους κίνησης που καθυστερεί σε σχέση με το άλλο. Η πιθανή εύρεση διαφορετικών χρόνων επεξεργασίας των δύο ειδών κίνησης, αποτελεί ένα επιπλέον εύρημα υπέρ του διαχωρισμού των υποκείμενων μηχανισμών επεξεργασίας των κινήσεων αυτών.

Αν η αντιληπτική ασυγχρονία είναι αποτέλεσμα των διαφορετικών χρόνων επεξεργασίας όπως έχει προταθεί, (Moutoussis και Zeki, 1997), τότε σε μια συνθήκη σύγκρισης/αντιπαραβολής κινήσεων πρώτης και δεύτερης τάξης, με δεδομένο ότι υπολογιστικά είναι πολυπλοκότερη η κωδικοποίηση της κίνησης δεύτερης τάξης θα περιμέναμε την εύρεση μιας ασυγχρονίας, με τη αντίληψη της πρώτης να προηγείται της δεύτερης. Η υπόθεση αυτή είναι σύμφωνη με τα μοντέλα που έχουν προταθεί για το μηχανισμό επεξεργασίας κινήσεων πρώτης και δεύτερης τάξης, που ανεξαρτήτως από την υποστήριξη της ύπαρξης ενός ή δύο συστημάτων όλα περιλαμβάνουν επιπλέον υπολογισμούς για την εξαγωγή χαρακτηριστικών δεύτερης τάξης. Στο πλαίσιο αυτό, οι συμμετέχοντες εκτίθενται ταυτόχρονα στα δύο είδη κίνησης και καλούνται να απαντήσουν αν τα δύο ερεθίσματα τους φαίνονται ότι τον περισσότερο χρόνο κινούνται προς την ίδια κατεύθυνση ή προς αντίθετες κατευθύνσεις. Αν οι δύο κινήσεις που έχουν την ίδια συχνότητα, αλλά δεν είναι κατ' ανάγκη σε φάση γίνονται αντιληπτές σε διαφορετικούς χρόνους, τότε είναι η καθυστέρηση στην επεξεργασία του ενός ή του άλλου είδους κίνησης που οδηγεί τους συμμετέχοντες στο να κάνουν λανθασμένους συνδυασμούς.

5.2 Μέθοδος

Στα πλαίσια της παρούσας μελέτης πραγματοποιήθηκαν 2 εκδοχές του πειράματος αντιληπτικής σύζευξης (perceptual pairing), σύμφωνα με το πειραματικό παράδειγμα των Moutoussis και Zeki (1997) με σκοπό τη διερεύνηση της χρονικής σχέσης της αντίληψης ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης. Έναντι του έργου σύζευξης χαρακτηριστικών οι συμμετέχοντες κλήθηκαν να απαντήσουν αν τα δύο ερεθίσματα κινούνταν για τον περισσότερο χρόνο προς την ίδια κατεύθυνση ή προς αντίθετες κατευθύνσεις. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν στο Εργαστήριο της Οπτικής Αντίληψης του τμήματος ΜΙΘΕ κατά την περίοδο Δεκεμβρίου 2014-Ιανουαρίου 2015 και διέφεραν ως προς την περίοδο των ερεθισμάτων (T1=800ms, T2=600ms).

Συμμετέχοντες

Από τους συνολικά 58 συμμετέχοντες ηλικίας 19-31, 27 συμμετείχαν στο πείραμα 1 και 31 στο πείραμα 2. Όλοι οι συμμετέχοντες είχαν φυσιολογική ή διορθωμένη προς το φυσιολογικό όραση και συμμετείχαν στο πείραμα χωρίς γνώση για τους σκοπούς του πειράματος.

Υλικό

Για το πείραμα χρησιμοποιήθηκαν δύο υπολογιστές με διαστάσεις οθόνης 1024x768 pixel και ρυθμό ανανέωσης 60Hz. Οι συμμετέχοντες έβλεπαν τα ερεθίσματα με το κεφάλι τους ακινητοποιημένο σε ένα ρυθμιζόμενο chin-rest και τα μάτια τους περίπου στο επίπεδο του κέντρου της οθόνης. Η απόσταση από την οθόνη και το ύψος ρυθμιζόταν για κάθε συμμετέχοντα ξεχωριστά.

Διαδικασία

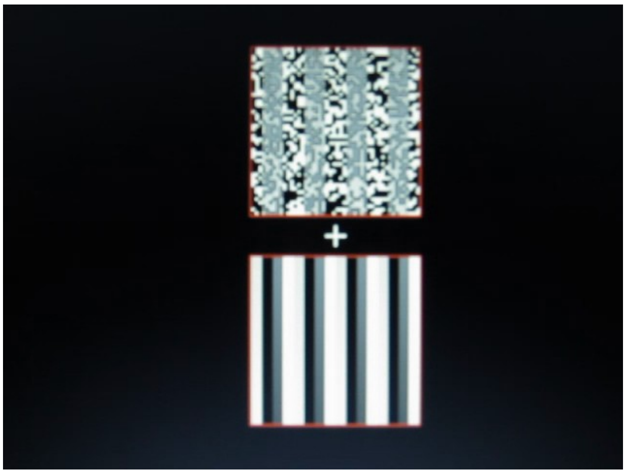
Για τις ανάγκες του πειράματος χρησιμοποιήθηκαν κινούμενα ερεθίσματα που σχεδιάστηκαν στο Cogent (Romaya, 2000) από τον Τσιλιώνη Ευθύμιο.

Τα ερεθίσματα παρουσιάζονταν ταυτόχρονα σε δύο τετράγωνα με έντονο κόκκινο πλαίσιο ενώ στο μέσο της απόστασης υπήρχε ένας άσπρος σταυρός που χρησίμευε σαν σημείο εστίασης (fixation point). Καθένα από τα δύο ερεθίσματα αντιστοιχεί σε ένα είδος κίνησης και προβάλλονται τυχαία σε κάθε δοκιμή στο πάνω ή κάτω μέρος της οθόνης, ισοκατανεμημένα στο σύνολο των δοκιμών. Η κίνηση εναλλάσσεται μεταξύ δύο αντίθετων κατευθύνσεων με σταθερή ταχύτητα και περίοδο και μεταβλητή διαφορά φάσης. Συλλέγοντας δεδομένα από 240 πολλές δοκιμές, για 12 τιμές της διαφοράς φάσης (20 επαναλήψεις της κάθε διαφοράς φάσης), μετράται αν υπάρχει ασυγχρονία μεταξύ της αντίληψης των δύο κινήσεων.

Τα ερεθίσματα αποτελούνται από πολλές κινούμενες στήλες ώστε οι συμμετέχοντες να εστιάζουν σε μια από διάφορες φόρμες: μια στήλη, ένα μοτίβο που δημιουργείται από την τυχαία κατανομή όλων των στηλών σε όλη την οθόνη, ή από το μοτίβο που δημιουργείται από την τυχαία κατανομή τους μόνο σε ένα μέρος της οθόνης., ώστε να μη δίνεται έμφαση στη φόρμα.

Πρωτόκολλο-Συνθήκες

Κάθε δοκιμή ξεκινά με την εμφάνιση του σημείου εστίασης (άσπρος σταυρός) στο κέντρο της οθόνης. Στη συνέχεια, με το πάτημα ενός κουμπιού ξεκινά η προβολή των ερεθισμάτων. Ο συμμετέχων σε κάθε δοκιμή βλέπει ταυτόχρονα δύο ερεθίσματα και ρωτάται αν τον περισσότερο χρόνο της προβολής τα ερεθίσματα του φαίνονται ότι κινούνται μαζί ή αντίθετα, αν δηλαδή η κίνηση είναι τον περισσότερο χρόνο σύγχρονη ή ασύγχρονη. Η απόκριση δίνεται με το πάτημα δύο κουμπιών του πληκτρολογίου που αντιστοιχούν στην επιλογή του ως προς την κατεύθυνση της κίνησής τους (ίδια ή αντίθετη). Η διάρκεια του πειράματος είναι περίπου 30 λεπτά και αποτελείται από 5 μπλοκ. Κάθε μπλοκ αποτελείται από 48 δοκιμές και μεταξύ των μπλοκ οι συμμετέχοντες έχουν τη δυνατότητα ολιγόλεπτου διαλείμματος. Στις μισές δοκιμές το ερέθισμα δεύτερης τάξης παρουσιάζεται πάνω και στις υπόλοιπες αντίστροφα, έτσι ώστε να αποφευχθεί οποιαδήποτε τυχόν προκατάληψη (bias) σχετικά με το είδος του ερεθίσματος και τη θέση εμφάνισής του (πάνω ή κάτω) και να απαληφθεί η επίδραση της θέσης παρουσίασης στα αποτελέσματα. Η σειρά παρουσίασης είναι τυχαία. Σημειώνεται ότι πριν το κυρίως πείραμα προηγείται μια φάση εκπαίδευσης, προκειμένου οι συμμετέχοντες να εξοικειωθούν με τη διαδικασία, κατά την οποία, παρουσία του πειραματιστή, έτρεχαν 5 δοκιμές του κυρίως πειράματος.



Σχήμα 13: Στιγμιότυπο από την προβολή των ερεθισμάτων. Στη συγκεκριμένη δοκιμή στο πάνω μέρος της οθόνης προβάλλεται το ερέθισμα δεύτερης τάξης και στο κάτω μέρος το ερέθισμα πρώτης τάξης. Τα ερεθίσματα κινούνται δεξιά αριστερά σε 12 διαφορές φάσης

Ανάλυση δεδομένων

Τα αποτελέσματα απεικονίζονται σε πολικά διαγράμματα στα οποία η συχνότητα με την οποία η κίνηση πρώτης τάξης συνδυάζεται με την κίνηση δεύτερης τάξης ζωγραφίζεται σαν συνάρτηση της διαφοράς φάσης μεταξύ των κινήσεων των δύο ερεθισμάτων. Κάθε σημείο απεικονίζεται σαν ένα διάνυσμα στο πολικό διάγραμμα και το μέσο διάνυσμα υπολογίζεται παίρνοντας τον μέσο των 12 διανυσμάτων(που αντιστοιχούν στις 12 διαφορές φάσης). Η γωνιακή μετατόπιση αυτού του μέσου από τον κάθετο άξονα απεικονίζει το ποσοστό της αντιληπτικής ασυγχρονίας μεταξύ της κίνησης αναφοράς και του τεστ (κίνηση δεύτερης και πρώτης τάξης αντίστοιχα). Η μέση αντιληπτική ασυγχρονία των συμμετεχόντων υπολογίστηκε παίρνοντας το μέσο διάνυσμα των διανυσμάτων μεταξύ των συμμετεχόντων.

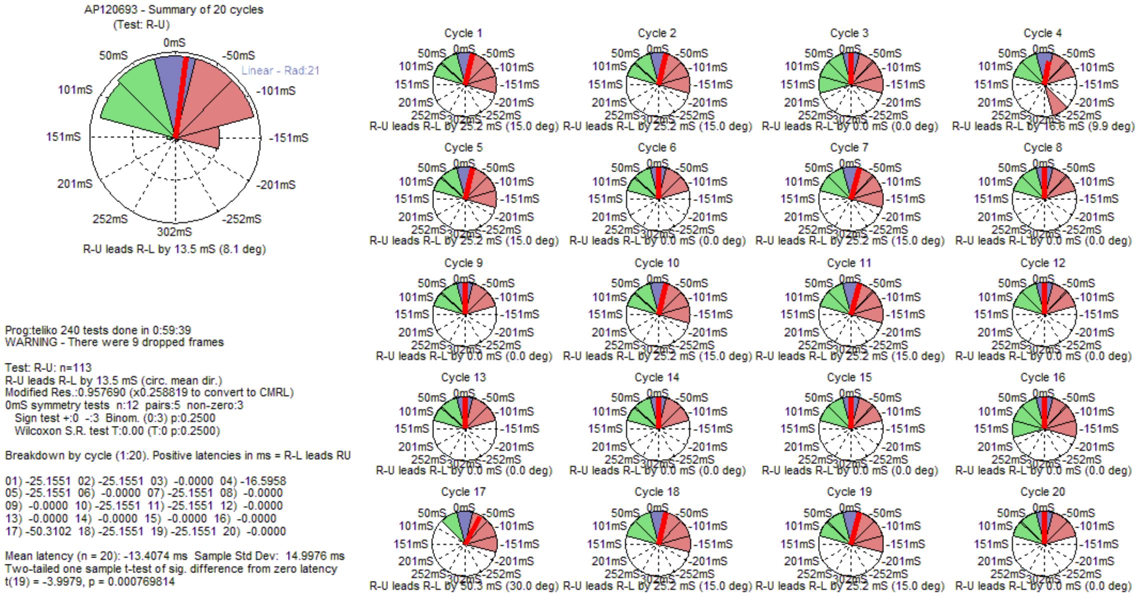
Για κάθε συμμετέχοντα υπολογίστηκε το διανυσματικό άθροισμα των αποκρίσεων του για κάθε κύκλο. Σημειώνεται ότι ένας κύκλος αποτελείται από μία επανάληψη των 12 διαφορετικών φάσεων. Στη συνέχεια η γωνία καθυστέρησης για κάθε κύκλο μετατράπηκε σε ms καθυστέρησης. Με δεδομένο ότι κάθε μπλοκ αποτελούνταν από 4 κύκλους και συνολικά το πείραμα περιλάμβανε 5 μπλοκ, προκύπτουν για κάθε συμμετέχοντα 20 καθυστερήσεις, μία ανά κύκλο. Από τις 20 καθυστερήσεις υπολογίζεται η μέση καθυστέρηση ανά συμμετέχοντα και η τυπική της απόκλιση. Με βάση τις 20 τιμές για κάθε συμμετέχοντα γίνεται one sample two tails t-test προκειμένου να διαπιστωθεί αν η τιμή της καθυστέρησης διαφέρει σημαντικά από το μηδέν.

Στα 0 ms τα δύο ερεθίσματα, πρώτης και δεύτερης τάξης, κινούνται συγχρονισμένα. Στα 300 ms (μισή περίοδος για το πείραμα 2, αντίστοιχα 400ms για το πείραμα 1) όταν το ένα ερέθισμα κινείται προς τα δεξιά το άλλο κινείται προς τα αριστερά. Στα

150 και -150 ms (ένα τέταρτο της περιόδου για το πείραμα 2, αντίστοιχα 200ms για το πείραμα 1) την ακριβώς μισή διάρκεια θα κινούνται μαζί και την άλλη μισή αντίθετα. Σε αυτές τις διαφορές φάσης, αν δεν υπάρχει αντιληπτική ασυγχρονία και οι συμμετέχοντες αντιλαμβάνονται τα δύο ερεθίσματα κίνησης σε πραγματικό χρόνο, θα κρίνουν τις δύο κινήσεις σύγχρονες ή ασύγχρονες με πιθανότητα 50%. Αν ωστόσο οι νευρωνικές αποκρίσεις δεν αντανακλούν αυτές τις χρονικές συζεύξεις των γεγονότων όπως συμβαίνουν σε πραγματικό χρόνο, η καμπύλη απόκρισης θα είναι περιστραμμένη. Μια περιστροφή στη φορά του ρολογιού υποδεικνύει ότι το ερέθισμα δεύτερης τάξης (test motion) γίνεται αντιληπτό μετά το ερέθισμα πρώτης τάξης (reference motion) και μιλούμε για μια θετική αντιληπτική ασυγχρονία. Μια περιστροφή αντίστροφη από τη φορά του ρολογιού υποδεικνύει ότι το ερέθισμα 2ης τάξης γίνεται αντιληπτό πρώτο (αρνητική αντιληπτική ασυγχρονία). Κάθε μέτρηση απεικονίζεται σαν ένα διάνυσμα στον πολικό χώρο και η μέση γωνιακή μετατόπιση υπολογίζεται από το μέσο διάνυσμα των 12 διαφορών φάσης. Η γωνιακή μετατόπιση ποσοτικοποιεί την αντιληπτική συγχρονία μεταξύ των δύο κινήσεων. Ένα μικρό διάνυσμα υποδηλώνει μια ασυνεπή και τυχαία κατανεμημένη απάντηση.

5.3 Αποτελέσματα

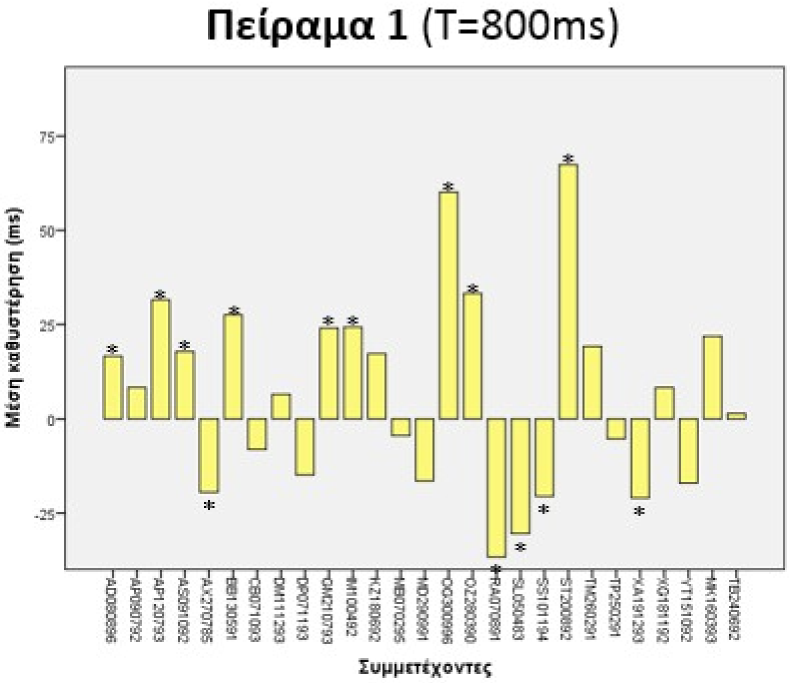
Τα δεδομένα αναλύθηκαν για κάθε συμμετέχοντα ξεχωριστά προκειμένου να διαπιστωθεί αν σε επίπεδο ατόμου υπήρχαν στατιστικώς σημαντικά αποτελέσματα, δηλαδή αν ανιχνευόταν καθυστέρηση σταθερής κατεύθυνσης μεταξύ των επαναλήψεων. Η απεικόνιση όλων των απαντήσεων του κάθε συμμετέχοντα σε κυκλικά διαγράμματα (*Σχήμα Χ*) βοηθούσε στο να διαπιστωθεί η συνεκτικότητα των απαντήσεων των συμμετεχόντων ανά κύκλο ώστε να εξαιρεθεί ένα μπλοκ σε περίπτωση που εμφάνιζε μικρή εσωτερική συνοχή. Ωστόσο κάτι τέτοιο δεν παρατηρήθηκε ούτε σε επίπεδο συμμετέχοντα ούτε σε επίπεδο μπλοκ και κατά συνέπεια δεν εξαιρέθηκε κανείς από τις αναλύσεις.



Σχήμα 14: Αποτελέσματα του AP120693 ως παράδειγμα αναλύσεων συμμετέχοντα. Αριστερά απεικονίζεται η συνολική καθυστέρηση όπως προκύπτει από το μέσο όρο των 20 κύκλων. Δεξιά οι αποκρίσεις του συμμετέχοντα σε κάθε κύκλο (20 κύκλοι συνολικά) του κάθε μπλοκ (σειρές του πίνακα, 5 μπλοκ συνολικά).

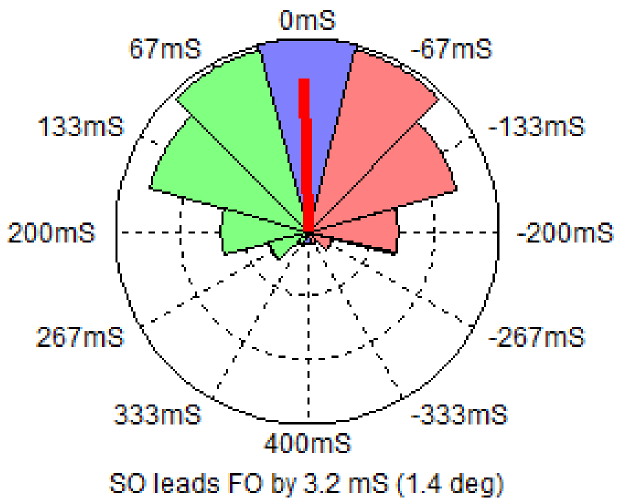
Τα αποτελέσματα δεν έδειξαν σταθερή κατεύθυνση της ασυγχρονίας για όλους τους συμμετέχοντες ενώ για τους περισσότερους η απόκλιση από το μηδέν δεν ήταν σημαντική (τα αποτελέσματα ανά συμμετέχοντα καταγράφονται συγκεντρωτικά στον Πίνακα 1 του παραρτήματος).

Σε επίπεδο λοιπόν του συνόλου των συμμετεχόντων δεν παρατηρήθηκε σημαντική ασυγχρονία.



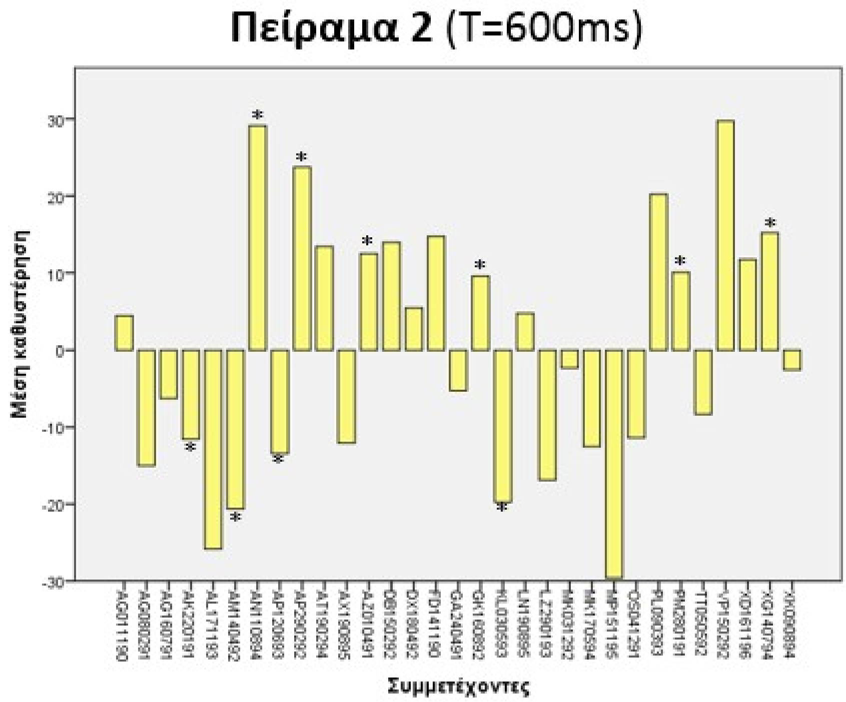
Σχήμα 15: Συγκεντρωτική απεικόνιση της μέσης καθυστέρησης ανα συμμετέχοντα για τους 27 συμμετέχοντες του Πειράματος 1. Από το διάγραμμα φαίνεται πώς δεν υπάρχει ομοιομορφία ως προς την απάντηση. Σε 16 συμμετέχοντες το ερέθισμα δεύτερης τάξης έπεται ενώ σε 11 φαίνεται να προηγείται της αντίληψης του ερεθίσματος πρώτης τάξης.

Για το σύνολο των συμμετεχόντων του πρώτου πειράματος βρέθηκε θετική απόκλιση από το 0 κατά 1,39^{o} που αντιστοιχεί σε 3,1495ms, όπως απεικονίζεται και στο πολικό διάγραμμα του *Σχήματος 11*. Η μέση καθυστέρηση του συνόλου των συμμετεχόντων δε διαφέρει σημαντικά από το 0 όπερ σημαίνει ότι δε παρατηρείται καθυστέρηση του ενός έναντι του άλλου είδους κίνησης. *(*Μέση καθυστέρηση = 3,1495 ms std = 8,1261ms t(27)=1,7333, p=0,099239)

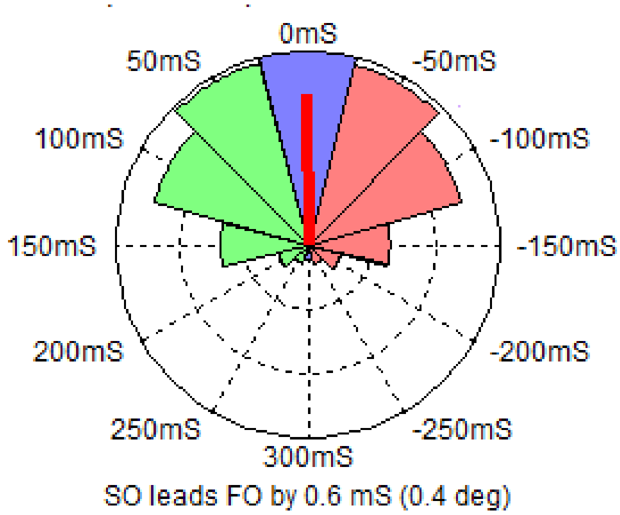


Σχήμα 16: Απεικόνιση σε πολικό διάγραμμα της μέσης καθυστέρησης για το σύνολο των συμμετεχόντων Πειράματος 1.

Με δεδομένο ότι παρατηρήθηκε ότι οι κρίσεις των συμμετεχόντων ήταν πολύ ακριβείς, διενεργήθηκε επαναληπτικό πείραμα με μικρότερη περίοδο για να διαπιστωθεί αν στην περίπτωση αυτή θα υπάρχει εύρημα ασυγχρονίας. (T2=600ms). Τα αποτελέσματα, της δεύτερης πειραματικής ομάδας, που εκτέλεσε το ίδιο έργο με τη διαφορά ότι η κοινή περίοδος των δύο ερεθισμάτων ήταν μικρότερη (600ms) και άρα το έργο δυσκολότερο, φαίνονται στο *Σχήμα 12.* Παρατηρούμε ότι ούτε και στην περίπτωση αυτή τα αποτελέσματα έχουν μία τάση προς τη μία ή προς την άλλη κατεύθυνση. (Μέση καθυστέρηση = 0,6597 ms std = 5,6801ms, $t(31)=0{,}5194$, $p=0{,}609479$)



Σχήμα 17. Απεικόνιση της μέσης καθυστέρησης ανά συμμετέχοντα για τους 31 συμμετέχοντες του Πειράματος 2. Από το διάγραμμα φαίνεται πώς δεν υπάρχει ομοιομορφία ως προς την απάντηση. Σε 15 συμμετέχοντες το ερέθισμα δεύτερης τάξης έπεται σε σχέση με το ερέθισμα πρώτης τάξης ενώ σε 16 η αντίληψη της κίνησης πρώτης τάξης φαίνεται να προηγείται της αντίληψης του ερεθίσματος δεύτερης τάξης.



Σχήμα 18. Απεικόνιση σε πολικό διάγραμμα της μέσης καθυστέρησης για το σύνολο των συμμετεχόντων του Πειράματος 2.

5.4 *Συζήτηση*

Η αντιληπτική ασυγχρονία έχει παρατηρηθεί μεταξύ διαφορετικών χαρακτηριστικών που επεξεργάζεται ο οπτικός εγκέφαλος (για επισκόπηση Moutoussis, 2012 και Zeki, 2015) αλλά και εντός του ίδιου χαρακτηριστικού (Lo και Zeki, 2014). Σύμφωνα με τη θεωρία εγκεφαλικού χρόνου (brain-time theory), η αντιληπτική ασυγχρονία, δηλαδή το γεγονός ότι διαφορετικά χαρακτηριστικά της οπτικής σκηνής όπως η φόρμα, το χρώμα και η κίνηση δεν γίνονται αντιληπτά την ίδια στιγμή, αντανακλά τις διαφορές στο χρόνο επεξεργασίας από τον εγκέφαλο των εν λόγω χαρακτηριστικών. Σύμφωνα με αυτή την άποψη, ο οπτικός εγκέφαλος θεωρείται ως ένα ασύγχρονο, παράλληλο όργανο και δεν διαθέτει κάποιο σύστημα που να περιμένει για την ολοκλήρωση των εργασιών όλων των συστημάτων επεξεργασίας πριν τις συνδυάσει (Zeki, 2015).

Η παρούσα έρευνα είχε στόχο τη διερεύνηση της σχέση κίνησης πρώτης και δεύτερης τάξης χρησιμοποιώντας το παράδειγμα της αντιληπτικής σύζευξης. Μελετήθηκε η απόκριση 58 συμμετεχόντων που εκτέθηκαν σε ερεθίσματα 12 διαφορετικών τιμών διαφοράς φάσης. Ωστόσο δεν παρατηρήθηκε μια καθυστέρηση ίδιας κατεύθυνσης στο σύνολο των συμμετεχόντων, γεγονός που δεν οδηγεί στην επιβεβαίωση της υπόθεσης της αντιληπτικής ασυγχρονίας μεταξύ των δύο ειδών κίνησης.

Με δεδομένο ότι είναι η πρώτη φορά που επιχειρείται να χρησιμοποιηθεί το συγκεκριμένο πειραματικό υπόδειγμα για τη μελέτη των κινήσεων πρώτης και δεύτερης τάξης, θεωρούμε ότι το πεδίο δεν εξαντλείται με το παρόν πείραμα. Το γεγονός ότι δεν εξετάστηκε παρά μόνο μία παραλλαγή του υποδείγματος της αντιληπτικής σύζευξης, αποτελεί ανασταλτικό παράγοντα της επεξήγησης των πειραματικών ευρημάτων με όρους υποκείμενων θεωριών. Για το σκοπό αυτό στη συζήτηση αυτή δίνεται βάση κυρίως στις προεκτάσεις και παραλλαγές του συγκεκριμένου υποδείγματος, σε συνδυασμό με πειραματικά ευρήματα άλλων μελετών, ως προτάσεις για περαιτέρω μελέτη.

Με βάση τη βιβλιογραφία παρόλο που η θεωρία των δύο ξεχωριστών, τουλάχιστον μέχρι ένα σημείο της οπτικής οδού, συστημάτων αντίληψης για τις κινήσεις πρώτης και δεύτερης τάξης, υπερισχύει έναντι του ενός ενιαίου μηχανισμού, δεν έχουν βρεθεί μεμονωμένοι νευρώνες που να ανταποκρίνονται αμιγώς σε ερεθίσματα δεύτερης τάξης στα ανώτερα θηλαστικά που ενδέχεται να διαθέτουν παρόμοιο οπτικό σύστημα με αυτό του ανθρώπου (O'Keefe and Movshon 1998, Mareschal and Baker 1998). Επιπλέον σε πειράματα αντιληπτικής μάθησης σε ανθρώπους παρατηρήθηκε πλήρης μεταφορά από πρώτης σε δεύτερης τάξης αλλά όχι αξιοσημείωτη αντίστροφη μεταφορά (Petrov και Hayes, 2010, Chen κ.α, 2009)[17].

Τα παραπάνω στοιχεία αυτά αποτελούν ενδείξεις μιας ασύμμετρης σχέσης μεταξύ των δύο ειδών κίνησης. Σε επίπεδο νευρώνων, έχει διατυπωθεί η άποψη ότι ενδεχομένως οι νευρώνες που αποκρίνονται σε ποιότητες δεύτερης τάξης να αποτελούν εξέλιξη βασικών νευρώνων ανίχνευσης φωτεινότητας. Σε επίπεδο μηχανισμού, έχει διατυπωθεί η άποψη ότι το μονοπάτι δεύτερης τάξης (FRF) είναι ευαίσθητο και σε κινήσεις πρώτης τάξης, αλλά στη συνήθη περίπτωση δεν επιλέγεται για την κωδικοποίηση της κίνησης πρώτης τάξης, γιατί επιλέγεται το σχεδόν γραμμικό μονοπάτι (Fourier ή πρώτης τάξης) (Petrov και Hayes, 2010). Οι Petrov και Hayes υποστήριξαν ότι στη συνθήκη εξάσκησης στην κίνηση δεύτερης τάξης, ενισχύεται το FRF μονοπάτι σε σημείο που μπορεί να ανταγωνιστεί το σχεδόν γραμμικό μονοπάτι για την επεξεργασία των ερεθισμάτων πρώτης τάξης. Όταν λοιπόν δίνεται το τεστ μετά την εξάσκηση, συνεχίζει να επιλέγεται το εκπαιδευμένο

[17]Σημειώνεται πώς στα πειράματα προσαρμογής, το μοτίβο ασυμμετρίας της μεταφοράς της προσαρμογής μεταξύ των δύο τύπων ερεθισμάτων (συνθήκη cross-adaptation), είναι αντίθετο από αυτό που παρατηρείται στα πειράματα αντιληπτικής μάθησης. Η επίδραση δηλαδή του ερεθίσματος προσαρμογής πρώτης τάξης έχει, αν και μικρή, πιο σημαντική επίδραση στο ερέθισμα ελέγχου δεύτερης τάξης παρά το αντίστροφο (Nishida κα, 1997, Schofield κ.α, 2007).

FRF μονοπάτι γιατί αποκρίνεται πιο έντονα από το μη εκπαιδευμένο γραμμικό μονοπάτι. Έτσι η επίδραση της μάθησης μεταφέρεται εξ ολοκλήρου.

Με βάση τα παραπάνω, η ταυτόχρονη παρουσίαση των ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης στην παρούσα μελέτη θα μπορούσε να θεωρηθεί ότι ενεργοποιεί μόνο το μονοπάτι FRF, χάριν οικονομίας, που κωδικοποιεί και τα δύο είδη κίνησης. Υπό αυτό το πρίσμα η απουσία ευρήματος ασυγχρονίας μπορεί να θεωρηθεί αναμενόμενο αποτέλεσμα εξαιτίας της συνθήκης ταυτόχρονης παρουσίασης λαμβάνοντας μάλιστα υπόψη ότι η κατεύθυνση κίνησης είναι κοινή για τα δύο ερεθίσματα. Ωστόσο για να επιβεβαιωθεί η εναλλακτική αυτή υπόθεση θα πρέπει να διενεργηθούν επιπλέον πειράματα.

Σε ένα προτεινόμενο πείραμα επέκτασης της παρούσας μελέτης στα πλαίσια της υπόθεσης αυτής θα μπορούσε να χρησιμοποιηθούν στην ίδια διάταξη ως ερεθίσματα πρώτης και δεύτερης τάξης δύο ερεθίσματα της μελέτης των Goutser και Loffler[18] (2009) που παρουσίασαν διαφάνεια και κατά συνέπεια πληρούν την προυπόθεση του Cavanagh (1991) να βρίσκονται την ίδια στιγμή στο ίδιο μέρος[19]. Έτσι θα έχουμε δύο ερεθίσματα που μπορεί να τα διακρίνει ο εγκέφαλος ως διαφορετικά, αφού στη μελέτη των Goutser και Loffler "εμφανίστηκαν στο ίδιο μέρος την ίδια στιγμή". Κατά τα πρότυπα του πειράματος της παρούσας μελέτης θα τα διαχωρίσουμε, θα τα προβάλλουμε την ίδια στιγμή και με την ίδια συχνότητα, προκειμένου να διαπιστώσουμε αν στην περίπτωση αυτή υπάρχει αντιληπτική ασυγχρονία.

[18]Οι Goutser και Loffler, (2009), όπως αναφέρεται στο κεφάλαιο 3, υπέρθεσαν δύο γραμμωτά ερεθίσματα πρώτης και δεύτερης τάξης μελέτησαν τη μεταξύ τους διαφάνεια. Παρατήρησαν ότι το κατά πόσο είναι ορατή η διαφάνεια εξαρτάται από τη σχετική αντίθεση/βάθος διαμόρφωσης των γραμμωτών ερεθισμάτων πρώτης και δεύτερης τάξης: η αύξηση της αντίθεσης στο πρώτης τάξης γραμμωτό ερέθισμα απαιτεί μεγαλύτερο βάθος διαμόρφωσης στο δεύτερης τάξης γραμμωτό ερέθισμα προκειμένου να γίνει αντιληπτή η διαφάνεια. Τα αποτελέσματά τους, υπό το πρίσμα της αρχιτεκτονικής που προτείνουν οι Petrov και Hayes (2010) θα μπορούσαν να ερμηνευθούν ως εάν στην περίπτωση που ανιχνεύεται διαφάνεια να ενεργοποιούν διαφορετικά κανάλια κωδικοποίησης ενώ στην περίπτωση που δεν ανιχνεύεται, το ίδιο.

[19]Ο Cavanagh σε μία έρευνά του (1991) προκειμένου να αναδείξει τη διαφορά μεταξύ διαφορετικών ερεθισμάτων και διαφορετικών μηχανισμών προτείνει το πειραματικό υπόδειγμα της Λόις Λέιν. Πώς θα ανακαλύψει αν ο Κλαρκ Κέντ και ο σούπερμαν είναι δύο διαφορετικά άτομα; Και οι δύο θα πρέπει να εμφανιστούν στον ίδιο τόπο την ίδια ώρα (αναλυτικά στο κεφάλαιο 1)

Τέλος αν ο λόγος που δε βρέθηκε ασυγχρονία στην παρούσα μελέτη είναι ότι ενεργοποιήθηκε κοινό μονοπάτι FRF όπως μπορούμε να υποθέσουμε, κάτι τέτοιο θα μπορούσε να ελεγχθεί πειραματικά αν τα ερεθίσματα κινούνταν προς διαφορετικές κατευθύνσεις. Ένα εναλλακτικό πείραμα επέκτασης της μελέτης θα μπορούσε να χρησιμοποιήσει το κλασσικό έργο σύζευξης χαρακτηριστικών όπου το ερέθισμα πρώτης τάξης θα ταλαντώνεται μεταξύ των καταστάσεων κίνηση προς τα πάνω και κίνηση προς τα κάτω, ενώ το ερέθισμα δεύτερης τάξης θα εκτελούσε ταλάντωση ίδιας συχνότητας μεταξύ δεξιάς και αριστερής κατεύθιυνσης κίνησης (και αντίστροφα). Σε αυτή την περίπτωση η ερώτηση θα διαμορφώνονταν ως εξής: *Όταν το ερέθισμα Α κινείται προς την κατεύθυνση α1 προς τα πού κινείται το ερέθισμα Β;*

6 *Γενική συζήτηση*

Ο οπτικός εγκέφαλος, κατέχοντας το 30-40% του συνολικού εγκεφαλικού χώρου (Cavanagh, 2011), αποτελεί ένα αρκετά ευφυές σύστημα του εγκεφάλου με πολλά επιμέρους επίπεδα, καθώς είναι απαραίτητο για την επιβίωση, με όρους αλληλεπίδρασης με το περιβάλλον. Τόσο η έρευνα γύρω από την αντίληψη της κίνησης όσο και η μελέτη της σχετικής βιβλιογραφίας εμφανίζει αρκετές δυσκολίες. Και αυτό, γιατί αφενός στη βιβλιογραφία εμφανίζονται πολλά διαφορετικά κριτήρια για την κατηγοριοποίηση των διαφόρων ειδών κίνησης και αφετέρου, γιατί το φαινομενολογικό επίπεδο διαφέρει από το νευρωνικό σε πολλά σημεία όσον αφορά στην οπτική αντίληψη γενικότερα.

Σε πολλά σημεία στη διάρκεια της μακράς έρευνας της οπτικής αντίληψης της κίνησης έχουν υιοθετηθεί και στη συνέχεια εγκαταλειφθεί διαφορετικές κατηγοριοποιήσεις. Ένα καλό παράδειγμα αποτελεί η συνεχής έναντι της ασυνεχούς (φαινομενικής, apparent) κίνησης. Μέχρι την ανακάλυψη του κινηματογράφου, η "απάτη" αυτή που δεν γίνεται αντιληπτή από το οπτικό σύστημα δεν ήταν γνωστή, μετά δε την ανακάλυψή της η διαφορά ήταν τόσο εξέχουσα που άμεσα διατυπώθηκε η υπόθεση ύπαρξης δύο ξεχωριστών συστημάτων επεξεργασίας για τα δύο είδη κίνησης. Αρχικά λοιπόν η αντίληψη της φαινομενικής κίνησης, θεωρήθηκε πώς αποτελεί μια ανώτερη, περίπλοκη λειτουργία του εγκεφάλου, που εκτελεί κατά κάποιο τρόπο μια πλήρωση του κενού χώρου μεταξύ των χωροχρονικών στιγμιοτύπων της διακοπτόμενης κίνησης. Μια κατηγοριοποίηση που τα επόμενα χρόνια έρευνας έδειξαν πως δεν είναι δόκιμη σε επίπεδο νευρωνικών μηχανισμών: παρόλο που σε επίπεδο φαινομενολογικό οι δύο κινήσεις διαφέρουν, το οπτικό σύστημα ίσως να χρησιμοποιεί έναν ενιαίο μηχανισμό για να τις επεξεργαστεί. Υπό το πρίσμα μάλιστα της θεώρησης πώς "όπως η ομορφιά και το χρώμα, η κίνηση βρίσκεται στο μάτι του παρατηρητή" (Watson και Ahumada, 1985) αντιστρέφεται η λειτουργία του οπτικού συστήματος που θεωρείται κατά κάποιον τρόπο ότι ανακατασκευάζει την κίνηση του εξωτερικού κόσμου, τόσο στην περίπτωση της διακριτής όσο και της συνεχούς κίνησης, εκτελώντας μια μάλλον ενεργητική διαδικασία πυκνής δειγματοληψίας επί του περιβάλλοντος, έναντι της παθητικής 'απορρόφησης' πληροφορίας.

Παράλληλα, μέσα από τη μελέτη της βιβλιογραφίας που διεξήχθη στην παρούσα μελέτη αναδείχθηκαν κατηγοριοποιήσεις και μοντελοποιήσεις που ενώ για κάποια χρόνια εγκαταλείφθηκαν, στη συνέχεια επανεμφανίστηκαν υπό το πρίσμα μιας διαφορετικής συλλογιστικής και με κάπως διαφορετικό περιεχόμενο. Ένα παράδειγμα αποτελεί η διάκριση μηχανισμών υψηλού και χαμηλού επιπέδου, που αν και δεν αντιστοιχούν στους μηχανισμούς κωδικοποίησης φαινομενικής και συνεχούς κίνησης όπως αρχικά είχε προταθεί, εντούτοις έχει επιβιώσει με τη μορφή χαμηλού επιπέδου μηχανισμοί πρώτης και δεύτερης τάξης και υψηλού επιπέδου μηχανισμός τρίτης τάξης ή παρακολούθησης χαρακτηριστικών.

Μέσα από αυτές τις κατηγοριοποιήσεις που υιοθετούνται και στη συνέχεια εγκαταλείπονται ή επανανοηματοδοτούνται, αναδεικνύεται η συνεχής προσπάθεια της επιστημονικής σκέψης να περιγράψει αυτό που δεν 'βλέπει', ή αλλιώς να δει τι βλέπει το οπτικό σύστημα στα διάφορα επίπεδά του. Πέραν των ρευστών και μεταλλασσόμενων όρων των επιστημονικών περιγραφών, στην προσπάθεια αυτή αναδεικνύεται κι άλλη μια 'περίεργη' ποιότητα. Η περιγραφή ενός αόρατου συστήματος γίνεται στην βάση των αποκρίσεων στις ερωτήσεις που του θέτουμε. Το πλαίσιο αυτό μπορεί να γίνει υπό συνθήκες περιοριστικό, γιατί χαρακτηρίζοντας τις διάφορες υπομονάδες του συστήματος με βάση τον τρόπο που αποκρίνονται στις δοκιμασίες που οι ίδιοι θέτουμε, περιορίζουμε και τους διαφορετικούς τρόπους με τους οποίους μπορούμε να αντιληφθούμε το ίδιο το σύστημα. “Αν κάποιος μου ρίξει ένα μπουκάλι νερό, τότε θα φωνάξω. Αυτό όμως δε με καθιστά απαραίτητα ανιχνευτή νερού”. Τέτοιου είδους αναγωγικές απλοποιήσεις είναι αρκετά συνηθισμένες στη νευροεπιστημονική έρευνα και ιδιαίτερα στο χαρακτηρισμό των μηχανισμών χαμηλού επιπέδου.

Τέλος η ιστορία της επιστημονικής σκέψης έχει δείξει πως ευρήματα που μοιάζουν να οδηγούν σε αντικρουόμενες θεωρίες και αντιμαχόμενα συμπεράσματα έχουν σίγουρα ένα επίπεδο ανάλυσης που συνδυαστικά να εξηγούν καλύτερα την πραγματικότητα. Ακόμα κι αν το πείραμα είναι διαποτισμένο από θεωρία (Kuhn, 1967), μια ολοκληρωμένη θεωρία δύναται να εξηγήσει όλο τον όγκο των παρατηρήσεων.

Η αναζήτηση λοιπόν συνεκτικότερων και πληρέστερων θεωριών συνεχίζεται.

7 *Βιβλιογραφία*

Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *JOSA A*, *2*(2), 284-299.

Anstis, S. M. (1978). Apparent movement. In *Perception* (pp. 655-673). Springer Berlin Heidelberg.

Ashida, H., Lingnau, A., Wall, M. B., & Smith, A. T. (2007). FMRI adaptation reveals separate mechanisms for first-order and second-order motion. *Journal of neurophysiology*, *97*(2), 1319-1325.

Braddick, O. J., Ruddock, K. H., Morgan, M. J., & Marr, D. (1980). Low-level and high-level processes in apparent motion [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *290*(1038), 137-151.

Benton, C. P., & Johnston, A. (2001). A new approach to analysing texture-defined motion. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1484), 2435-2443.

Benton, C. P., Johnston, A., McOwan, P. W., & Victor, J. D. (2001). Computational modeling of non-Fourier motion: further evidence for a single luminance-based mechanism. *JOSA A*, *18*(9), 2204-2208.

Bruce V, Green P R, Georgeson M A (1996). *Visual perception* (3rd ed.). Psychology Press.

Burr, D., & Thompson, P. (2011). Motion psychophysics: 1985–2010. *Vision research*, *51*(13), 1431-1456.

Cavanagh, P. (2011). Visual cognition. *Vision research*, *51*(13), 1538-1551.

Cavanagh, P. (1992). Attention-based motion perception. *Science*, *257*(5076), 1563-1565.

Cavanagh, P. (1991). Short-range vs long-range motion: Not a valid distinction. *Spatial vision*, *5*(4), 303-309.

Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: the long and short of it. *Spatial vision*, *4*(2), 103-129.

Chubb, C., & Sperling, G. (1988). Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *JOSA A*, *5*(11), 1986-2007.

Clifford, C. W., Arnold, D. H., & Pearson, J. (2003). A paradox of temporal perception revealed by a stimulus oscillating in colour and orientation. *Vision research*, *43*(21), 2245-2253.

Clifford, C. W., & Vaina, L. M. (1999). A computational model of selective deficits in first and second-order motion processing. *Vision Research*, *39*(1), 113-130.

Dawson, M. R. (1991). The how and why of what went where in apparent motion: modeling solutions to the motion correspondence problem. *Psychological review*, *98*(4), 569.

Derrington, A. M., & Badcock, D. R. (1985). The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision research*, *25*(12), 1879-1884.

Derrington, A. M., & Badcock, D. R. (1985). Separate detectors for simple and complex grating patterns?. *Vision research*, *25*(12), 1869-1878.

Derrington, A. M., & Henning, G. B. (1987). Errors in direction-of-motion discrimination with complex stimuli. *Vision Research*, *27*(1), 61-75.

Ding, J., & Sperling, G. (2006). A gain-control theory of binocular combination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*(4), 1141-1146.

Dumoulin, S. O., Baker, C. L., Hess, R. F., & Evans, A. C. (2003). Cortical specialization for processing first-and second-order motion. *Cerebral Cortex*, *13*(12), 1375-1385.

Fahle, M., & Poggio, T. (Eds.). (2002). *Perceptual learning*. MIT Press.

Gray, R., & Regan, D. (1998). Accuracy of estimating time to collision using binocular and monocular information. *Vision Research*, *38*(4), 499-512.

Hutchinson, C. V., & Ledgeway, T. (2006). Sensitivity to spatial and temporal modulations of first-order and second-order motion. *Vision research*, *46*(3), 324-335.

Johnston, A., & Clifford, C. W. G. (1995). Perceived motion of contrast-modulated gratings: predictions of the multi-channel gradient model and the role of full-wave rectification. *Vision research*, *35*(12), 1771-1783.

Kanai, R., & Verstraten, F. A. (2005). Perceptual manifestations of fast neural plasticity: Motion priming, rapid motion aftereffect and perceptual sensitization. *Vision research*, *45*(25), 3109-3116.

Kingdom, F. A., Keeble, D., & Moulden, B. (1995). Sensitivity to orientation modulation in micropattern-based textures. *Vision research*, *35*(1), 79-91.

Kolers, P. A. (1972). *Aspects of motion perception*. Oxford: Pergamon Press.

Krekelberg, B. (2008). Motion detection mechanisms. *The senses: A comprehensive reference*, *2*, 133-154.

Ledgeway, T., ZHAN, C. A., Johnson, A. P., Song, Y., & Baker, C. L. (2005). The direction-selective contrast response of area 18 neurons is different for first-and second-order motion. *Visual neuroscience*, *22*(01), 87-99.

Lo, Y. T., & Zeki, S. (2014). Perceptual asynchrony for motion. *Frontiers in human neuroscience*, *8*.

Lu, Z. L., & Sperling, G. (2001). Three-systems theory of human visual motion perception: review and update. *JOSA A*, *18*(9), 2331-2370.

Lu, Z. L., & Sperling, G. (1995). Attention-generated apparent motion. *Nature*, *377*(6546), 237-239.

Mareschal, I., & Baker, C. L. (1998). Temporal and spatial response to second-order stimuli in cat area 18. *Journal of Neurophysiology*, *80*(6), 2811-2823.

Mareschal, I., & Baker, C. L. (1999). Cortical processing of second-order motion. *Visual neuroscience*, *16*(03), 527-540.

Moutoussis, K., & Zeki, S. (1997a). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *264*(1380), 393-399.

Moutoussis, K., and Zeki, S. (1997b). Functional segregation and temporal hierarchy of the visual perceptive systems. Proc. Biol. Sci. 264, 1407–1414.

Nakayama, K. (1985). Biological image motion processing: a review. *Vision research*, *25*(5), 625-660.

Newsome, W. T., & Pare, E. B. (1988). A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). *The Journal of Neuroscience*, *8*(6), 2201-2211.

Nishida, S. Y. (2011). Advancement of motion psychophysics: Review 2001–2010. *Journal of vision*, *11*(5), 11.

Nishida, S. Y., Sasaki, Y., Murakami, I., Watanabe, T., & Tootell, R. B. (2003). Neuroimaging of direction-selective mechanisms for second-order motion. *Journal of Neurophysiology*, *90*(5), 3242-3254.

Nishida, S. Y., Ledgeway, T., & Edwards, M. (1997). Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision research*, *37*(19), 2685-2698.

O'KEEFE, L. P., & Movshon, J. A. (1998). Processing of first-and second-order motion signals by neurons in area MT of the macaque monkey. *Visual neuroscience*, *15*(02), 305-317.

Orger, M. B., Smear, M. C., Anstis, S. M., & Baier, H. (2000). Perception of Fourier and non-Fourier motion by larval zebrafish. *Nature neuroscience*, *3*(11), 1128-1133.

Pavan, A., Campana, G., Guerreschi, M., Manassi, M., & Casco, C. (2009). Separate motion-detecting mechanisms for first-and second-order patterns revealed by rapid forms of visual motion priming and motion aftereffect. *Journal of Vision*, *9*(11), 27.

Petrov, A. A., & Hayes, T. R. (2010). Asymmetric transfer of perceptual learning of luminance-and contrast-modulated motion. *Journal of vision*, *10*(14), 11.

Romaya, J. (2000). Cogent 2000, Version 1.25.[Software.].

Sawamura, H., Orban, G. A., & Vogels, R. (2006). Selectivity of neuronal adaptation does not match response selectivity: a single-cell study of the FMRI adaptation paradigm. *Neuron*, *49*(2), 307-318.

Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (1999). Sensitivity to modulations of luminance and contrast in visual white noise: separate mechanisms with similar behaviour. *Vision research*, *39*(16), 2697-2716.

Schofield, A. J., Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2007). Asymmetric transfer of the dynamic motion aftereffect between first-and second-order cues and among different second-order cues. *Journal of Vision*, *7*(8), 1.

Seiffert, A. E., Somers, D. C., Dale, A. M., & Tootell, R. B. (2003). Functional MRI studies of human visual motion perception: texture, luminance, attention and after-effects. *Cerebral Cortex*, *13*(4), 340-349.

Shioiri, S., & Cavanagh, P. (1990). ISI produces reverse apparent motion. *Vision Research*, *30*(5), 757-768.

Smith, A. T., Greenlee, M. W., Singh, K. D., Kraemer, F. M., & Hennig, J. (1998). The processing of first-and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI). *The Journal of Neuroscience*, *18*(10), 3816-3830.

Vaina, L. M., & Soloviev, S. (2004). First-order and second-order motion: neurological evidence for neuroanatomically distinct systems. *Progress in Brain Research*, *144*, 197-212.

Van Santen, J. P., & Sperling, G. (1984). Temporal covariance model of human motion perception. *JOSA A*, *1*(5), 451-473.

Verstraten, F. A., Cavanagh, P., & Labianca, A. T. (2000). Limits of attentive tracking reveal temporal properties of attention. *Vision research*, *40*(26), 3651-3664.

Watson, A. B., & Ahumada Jr, A. J. (1985). Model of human visual-motion sensing. *JOSA A*, *2*(2), 322-341.

Wilson, T. D. (1999). Models in information behaviour research. *Journal of documentation*, *55*(3), 249-270.

Whitney, D., & Bressler, D. W. (2007). Second-order motion without awareness: Passive adaptation to second-order motion produces a motion aftereffect. *Vision research*, *47*(4), 569-579.

Zeki, S. (2015). A massively asynchronous, parallel brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *370*(1668), 20140174.

Zeki, S. M. (1978). Functional specialisation in the visual cortex of the rhesus monkey. *Nature*, *274*(5670), 423-428.

Zeki, S., & Bartels, A. (1998). The asynchrony of consciousness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *265*(1405), 1583-1585.

Παράρτημα

Πίνακας 1. Συγκεντρωτικός πίνακας αποτελεσμάτων για το πείραμα 1.

α/α	κωδικός	χρόνος	Α/Δ	ms	deg	mean lat(ms)	std dev	t(19)	p
1	AD080896	0:53:03	Α	15.5	7	16,6694	33,3828	2,2331	0,037765
2	AP090792	0:24:04	Α	9,7	4,4	8,3403	30,4224	1,2260	0,235166
3	AP120793		Α	32,6	14,7	31,4991	41,4147	3,4014	0,002995
4	AS091092	0:43:37	Δ	17	7,8	17,8738	27,8599	-2,8692	0,009822
5	AX270785	0:19:14	Δ	19,6	8,8	-19,4361	31,1977	-2,7861	0,011774
6	BB130591	0:28:03	Α	27,1	12,2	27,5071	25,1881	4,8839	0,000103
7	CB071093	0:48:01	Δ	14		-8,1160	50,7996	-0,7145	0,483612
8	DM111293	0:51:02	Α	5,8	2,6	6,5057	33,3189	0,8732	0,393454
9	DP071193	0:16:48	Δ	16,7	7,5	-14,8846	36,3925	-1,8291	0,083124
10	GM210793	0:25:51	Α	21,8	9,8	24,0111	39,3461	2,7291	0,013324
11	IM100492	1:11:19	Α	24,8	11,2	24,2766	24,5107	4,4659	0,000265
12	KZ180692	0:31:00	Α	15,5	7	17,3707	59,5456	1,3046	0,207605
13	MB070295	0:38:39	Δ	5	2,2	-4,4366	28,0611	-0,7071	0,488108
14	MD290991	0:26:21	Δ	13,3	6	-16,4354	64,1654	-1,1455	0,266225
15	MK160393	0:28:34	Α	18,7	8,4	21,9487	69,7278	1,4077	0,175363
16	OG300996	0:33:33	Α	54,5	24,5	60,1329	54,2639	4,9558	0,000087
17	OZ280390	0:33:33	Α	33	14,8	33,1926	35,0456	4,2357	0,000474
18	RA070891	0:19:52	Δ	36,7	16,5	-36,6728	23,2205	-7,0630	0,000001
19	SL050483	0:19:56	Δ	30,3	13,6	-30,4512	27,1590	-5,0143	0,000077
20	SS101194	0:35:27	Δ	21	9,4	-20,5843	27,7880	-3,3128	0,003658
21	ST200892	0:16:51	Α	51,5	23,2	67,3922	119,4079	2,5240	0,0207
22	TB240692	0:43:45	Α	136	61,2	1,4041	186,1407	0,0337	0,9734
23	TM260291	0:18:36	Α	20	9	19,2802	43,3787	1,9877	0,061451
24	TP250291	0:56:09	Δ	5,7	2,6	-5,2646	24,8149	-0,9488	0,354641
25	XA191293	0:18:29	Δ	20,3	9,1	-20,9914	41,5149	-2,2613	0,035666
26	XG181192	1:14:26	Δ	7,6	3,4	8,3347	33,9905	1,0966	0,286521
27	YT151092	0:21:25	Δ	18,3	8,2	-17,0557	37,6321	-2,0269	0,056943

Πίνακας 2. Συγκεντρωτικός πίνακας αποτελεσμάτων για το πείραμα 2.

α/α	κωδικός	χρόνος	Η/Υ	Α/Δ	ms	deg	mean lat(ms)	std dev	t(19)	p
1	AG011190	00:32:00	daf	A	5	3	4,4282	34,1106	0,5806	0,568351
2	AG160791	00:18:13	daf	Δ	6,6	3,8	-6,251	27,95555	-1	0,329877
3	AK220191	00:25:14	daf	Δ	10,4	6,2	-11,5706	23,9825	-2,1576	0,043969
4	AL171193	00:20:13	daf	Δ	20,7	12,4	-25,8442	55,6702	-2,0761	0,051695
5	AM140492	00:27:21	daf	Δ	21	12,6	-20,6266	27,1998	-3,3914	0,003064
6	AX190895	00:19:08	daf	Δ	11,9	7,1	-12,0729	27,9947	-1,9286	0,068852
7	AZ010491	00:49:52	daf	A	12,1	7,3	12,5083	12,8333	4,3589	0,000337882
8	GK160892	00:48:36	daf	A	9,9	6	9,5763	16,7258	2,5605	0,019128
9	LZ290193	00:29:31	daf	Δ	13,9	8,3	-16,8618	43,1708	-1,7467	0,096828
10	MK031292	00:43:25	daf	Δ	6	3,6	-2,3026	45,2552	-0,2275	0,822433
11	MK170594	00:16:54	daf	Δ	7,7	4,6	-12,5254	38,9421	-1,4384	0,166581
12	TT050592	00:38:27	daf	Δ	10,5	6,3	-8,3227	36,219	-1,0276	0,317026
13	XD161196	00:31:55	daf	A	12,4	7,4	11,7335	38,5518	1,3611	0,189399
14	XK090894	00:50:14	daf	Δ	2	1,2	-2,5301	22,4236	-0,5046	0,619636
15	AG080291	00:31:05	lab	Δ	5,7	3,4	-15,0125	48,2994	-1,39	0,18059
16	AP290292	00:56:19	lab	A	23	13,8	23,754	24,9712	4,2541	0,000428956
17	AT190294	00:18:16	lab	A	6,2	3,7	13,4243	65,4263	0,9176	0,370329
18	DX180492	00:51:07	lab	A	4,9	2,9	5,4299	24,2548	1,0012	0,329329
19	FD141190	00:25:55	lab	A	15,4	9,2	14,7318	36,1468	1,8226	0,084135
20	LN190895	00:33:50	lab	Δ	1,3	0,8	4,7062	43,1235	0,4881	0,631096
21	MP151195	00:40:39	lab	Δ	29,1	17,4	-29,5922	44,2609	-2,99	0,007526
22	OS041291	00:31:08	lab	Δ	16,6	10	-11,3773	47,5144	-1,0709	0,297652
23	PL090393	00:31:53	lab	A	20,6	12,4	20,2184	30,481	2,9664	0,007929
24	XG140794	00:15:44	lab	A	14,6	8,8	15,2105	26,6188	2,5555	0,019334
25	AN110894	00:40:35	lpt	A	29,1	17,4	29,1255	32,874	3,9622	0,000835289
26	AP120693	00:59:39	lpt	Δ	13,5	8,1	-13,4074	14,9976	-3,9979	0,000769814
27	DB150292	00:32:49	lpt	A	14	8,3	13,9457	24,4965	2,546	0,019728
28	GA240491	00:18:06	lpt	Δ	2,6	1,6	-5,2480	26,3621	-0,8903	0,384445
29	KL030593	00:25:00	lpt	Δ	20,5	12,2	-19,7437	32,9047	-2,6834	0,014706
30	PM280191	00:32:00	lpt	A	9,9	5,9	10,0688	20,6607	2,1794	0,042086
31	VP150292	00:21:49	lpt	A	33,6	20	29,7263	66,8193	1,9895	0,061232