

Tilt-illuusio ja kallistuskulmavalikoiva normalisaatio

Pro gradu tutkielma

Psykologian laitos

Yleisen psykologian osasto

Kognitiotiede

Syyskuu 1998

Antti Hulsi

Ilmarisentie 2 A a 4

06150 PORVOO

puhelin 019-669647

sähköposti Antti.Hulsi@Helsinki.Fi

URN:NBN:fi-fe19991435

Tiivistelmä

Näköjärjestelmän monikerrosmalleja voidaan soveltaa yksinkertaisiin ärsykkeiden kallistuskulman erottelutehtäviin. Kuitenkin myös testiärsykkeiden ympäristössä olevat ärsykkeet vaikuttavat testiärsykkeiden havaitsemiseen. Ne voivat esimerkiksi aiheuttaa testiärsykkeiden havaitun kallistuskulman siirtymisen, tilt-illuusion. Sijainniltaan erillään olevien psykofyysisten mekanismien välisiä vuorovaikutuksia ei tunneta hyvin.

Tutkimuksessa mitattiin sekä pelkän testiärsykkeiden että kallistetuilla ärsykkeillä ympäröidyn testiärsykkeiden kallistuskulman erottelua. Koehenkilöiden kallistuksen erottelukyky heikkeni, kun testiärsykkeiden pituuden ja leveyden suhdetta eli sivusuhdetta pienennettiin. Kallistetut ympäröivät ärsykkeet aiheuttivat tilt-illuusion, jonka voimakkuus riippui ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulmasta. Testiärsykkeiden sivusuhteen pienentäminen voimisti tilt-illuusiota. Ympäröivien ärsykkeiden kontrastin polariteetti ei vaikuttanut tilt-illuusion voimakkuuteen.

Tuloksia mallinnettiin vektorisummamallilla. Mallissa ärsykkeiden kallistuskulman edustus perustuu perustason suodattimien vasteita summaavaan mekanismiin. Malli ennustaa pelkän testiärsykkeiden kallistuskulman erottelukyvyn heikkenemisen testiärsykkeiden sivusuhdetta pienennettäessä. Mallissa epälineaarinen normalisaatio vaimentaa perustason suodattimien vasteita. Paikalliseen normalisaatioon vaikuttavat testiärsykkeiden kohdalla olevien suodattimien vasteet. Kallistuskulmavaikeisiin, alueelliseen normalisaatioon vaikuttavat ympäristön suodattimien vasteet. Alueellisen normalisaation takia malli ennustaa ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman vaikutuksen tilt-illuusion voimakkuuteen. Testiärsykkeiden sivusuhdetta muutettaessa muuttuu testiärsykkeiden pinta-alakin. Vektorisummamallilla ja normalisaatiolla ei voitu mallintaa tilt-illuusion voimakkuuden suurenemista testiärsykkeiden sivusuhdetta pienennettäessä.

Asiasanat: Tilt-illuusio, vektorisummamalli, normalisaatio, perustason suodattimet, mekanismien vuorovaikutukset

Sisällys

1 JOHDANTO	1
1.1 Tilt-illuusio	3
1.2 Kuvionäön malleja ja niiden fysiologista perustaa	8
1.2.1 Wilsonin ja Gelbin malli	8
1.2.2 Suodattimien vasteiden normalisaatio	13
2 TUTKIMUKSEN MALLI	18
2.1 Mallin rakenne	18
2.2 Mallin laskenta	20
3 TUTKIMUSONGELMAT	23
4 MENETELMÄ	26
4.1 Laitteisto	26
4.2 Ärsykkeet	26
4.3 Koehenkilöt	28
4.4 Mittausmenetelmä	29
4.5 Tulosten käsittely	30
4.5.1 Kallistuksen erottelukynnys	30
4.5.2 Tilt-illuusion voimakkuus	30
5 KOE 1: TESTIÄRSYKKEEN SIVUSUHTTEEN VAIKUTUS KALLISTUSKULMAN EROTTELUKYKYYN	31
5.1 Menetelmä	31
5.2 Tulokset ja tarkastelu	31
5.3 Mallin ennuste	32

6 KOE 2: YMPÄRÖIVIEN ÄRSYKKEIDEN KALLISTUSKULMAN VAIKUTUS TILT-ILLUUSION VOIMAKKUUTEEN	34
6.1 Menetelmä	34
6.2 Hajontaluku	35
6.3 Tulokset ja tarkastelu	35
6.4 Mallin ennuste	37
7 KOE 3: TESTIÄRSYKKEEN SIVUSUHTTEEN VAIKUTUS TILT- ILLUUSION VOIMAKKUUTEEN	39
7.1 Menetelmä	39
7.2 Tulokset ja tarkastelu	39
7.3 Mallin ennuste	43
8 YLEINEN TARKASTELU	44
8.1 Koe 1: Testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus kallistuskulman erot- telukykyyn	44
8.2 Koe 2: Ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman vaikutus tilt- illuusion voimakkuuteen	47
8.3 Koe 3: Testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus tilt-illuusion voimak- kuuteen	52
9 LÄHDEVIITTEET	54

1 Johdanto

Näköjärjestelmän monikerrosmalleja (engl. "Back-Pocket" model) voidaan menestyksellisesti soveltaa yksinkertaisiin ärsykkeiden aistimis- ja havaitsemistehtäviin. Malleilla voidaan selittää psykofyysisissä kokeissa mitattuja kontrastin aistimiskynnyksiä. Samoin ihmisen suorituskykyä erotella ärsykejä niiden kallistuskulman, paikkataajuuden tai kontrastin perusteella voidaan ennustaa monikerrosmallien avulla.

Useissa monikerrosmalleissa on sama rakenne kuin Wilsonin (1984) kehittämässä kuvionerottelumallissa. Alimmaisella prosessointitasolla ärsykkeiden kallistuskulmalle ja paikkataajuudelle valikoivat suodattimet erottelevat kaksiulotteisessa ärsykkeiden representaatioissa olevat kallistukset ja paikkataajuudet. Seuraavalla tasolla epälineaarinen muutinfunktio kiihdyttää suodattimien vasteita alhaisilla kontrasteilla ja vaimentaa niitä korkeilla kontrasteilla. Vasteisiin lisätään tämän jälkeen normaalijakautunutta kohinaa. Mallien ylimmäisessä kerroksessa suodattimien vasteet muodostavat moniulotteisessa avaruudessa vektoreita, joiden erotuksiin ärsykkeiden erottelu perustuu.

Wilsonin (1984) mallin kontrastinmuutinfunktio on johdettu kontrastinaistimisaineistosta, eikä se ota huomioon muiden paikallisten mekanismien aiheuttamaa vasteen normalisaatiota. Fysiologisten tutkimusten (Ohzawa ym., 1982; Geisler ja Albrecht, 1992; Bonds, 1992) mukaan kissan näköaivokuoren solujen hermoimpulsseja voidaan vaimentaa esittämällä solujen vastaanotinkentässä ärsykejä, jotka eivät kiihdytä solujen hermoimpulsseja. Vaimenemista on mallinnettu epälineaarilla, jakavalla normalisatiolla (Heeger, 1992).

Mekanismien vasteiden jakavalla vaimentamisella on selitetty myös psykofyysisiä tuloksia (esim. Foley, 1994). Olzakin ja Thomasin (Thomas ja Olzak, 1997) mallin normalisaatioprosessissa on kaksi osaa. Toinen mallintaa mekanismin sisäistä prosessia, kun taas toinen ottaa huomioon muille kallistuskulmille ja taajuuksille valikoivien mekanismien välisen normalisaation. Lisäksi Olzakin ja Thomasin (Olzak ja Thomas, 1998) mallissa kuvion erottelupäätös riippuu kahden erilaisen informaation summausmekanismin vasteista. Toinen summaa kaikki kallistuskulmat, mutta vain kapealta paikkataajuuskaistalta, ja tuottaa informaatiota kohteen koosta. Toinen summaa kaikki paik-

kataajuudet, mutta ainoastaan kapealta kallistuskulmakaistalta, ja tuottaa informaatiota kohteen kallistuskulmasta riippumatta kohteen koosta. Olzakin ja Thomasin normalisaatioprosessin ja summausmekanismien johdosta heidän malliaan voi soveltaa useammista osista koostuvien ärsykkeiden havaitsemiseen. Esimerkiksi ristiaallokoista (engl. plaid pattern) muodostettujen ärsykkeiden erottelua voidaan mallintaa Olzakin ja Thomasin mallilla, toisin kuin Wilsonin (1984) mallilla.

Monikerrosmallit prosessoivat pieneltä alueelta näkökentästä välitettyä informaatiota. Kuitenkin sekä psykofyysiset että fysiologiset tutkimukset osoittavat, että testiärsykkeen ympäristö vaikuttaa testiärsykkeen aistimiseen ja havaitsemiseen. Edelleen monikerrosmallit eivät pyri selittämään, miten paikallisten ärsykkeiden representaatioita yhdistetään laajemmiksi kokonaisuuksiksi, kuten pintarakenteeksi tai kokonaisten esineiden muodoiksi.

Testiärsykkeen välittömässä läheisyydessä esitetyt ärsykkeet nostavat ärsykkeen aistimiskynnystä, kun taas kynnystä nostavan alueen ulkopuolella olevat ärsykkeet laskevat aistimiskynnystä (Polat ja Sagi, 1993; Polat ja Sagi, 1994). Ilmiötä on selitetty ylemmän tason suodattimien vastetta kiihdyttävällä muutinfunktiolla ja sitä seuraavalla jakavalla mekanismilla (Polat ja Sagi, 1995). Ympäristön ärsykkeiden testiärsykkeen havaittua kontrastia pienentävää vaikutusta (Cannon ja Fullenkamp, 1991 b) on selitetty kaksikerroksisella epälineaarilla mallilla (Cannon ja Fullenkamp, 1996).

Monikerrosmallien perustason mekanismien vasteiden vuorovaikutuksia voidaan tutkia vertaamalla yksinkertaisten ärsykkeiden havaitsemista monimutkaisten ärsykkeiden havaitsemiseen. Tilt-illuusio on ilmiö, joka voidaan saada aikaan ärsykkeillä, jotka sijaitsevat testiärsykkeen kohdalla olevien perustason mekanismien vastaanotinkenttien ulkopuolella.

Geometrisissa illuusioissa ärsykkeen havaitut muodot muuttuvat jonkin muun ärsykkeen vuoksi. Esimerkiksi eri kallistuskulmissa olevat ärsykkeet testiärsykkeen päällä tai läheisyydessä voivat aiheuttaa testiärsykkeen kallistuskulman johdonmukaisesti virheellisen arvioinnin, tilt-illuusion. Monikerrosmallit on kehitetty selittämään näköjärjestelmän peruseriaatteita ja ennustamaan suoriutumista yksinkertaisissa ärsykkeen aistimis- ja havaitsemistehtävissä. Tämän vuoksi monikerrosmallit eivät vielä ennusta tilt-

illuusiota. Näköaivokuoren soluista on kehitetty malleja, joilla voidaan selittää joidenkin illuusioiden muodostumista (esim. Peterhans ja von der Heydt, 1989).

Kissan näköaivokuoren solut adaptoituvat ärsykkeen kontrastia kohotettaessa (Ohzawa ym., 1982). Solujen hermoimpulssien taajuus ei kohoa suoraviivaisesti ärsykkeen kontrastia lisättäessä. Solujen hermoimpulssien normalisaation takia samat solut pystyvät reagoimaan kontrastin muutoksiin sekä matalilla että korkeilla kontrasteilla. Psykofyysisten mekanismien normalisaatiolla on selitetty sekä kontrastin aistimiskynnyksellä että korkeammilla kontrasteilla mitattuja ilmiöitä (esim. Foley 1994). Tämän tutkimuksen normalisaatioprosessi perustuu ensimmäisen näköaivokuoren (V1) fysiologian ja psykofyysisten kokeiden perusteella uskottaviin normalisaatioalgoritmeihin (Heeger, 1992; Thomas ja Olzak, 1997; Olzak ja Thomas, 1998; Foley 1994; Cannon ja Fullenkamp, 1996). Koehenkilön päätös kohteen kallistuksesta perustuu mallissa suodattimien normalisoitujen vasteiden vektorisummien erotukseen. Tutkimuksen tarkoituksena on kehittää mallia, jota voi soveltaa kuvionäön paikallisten prosessien vasteiden alueelliseen yhdistymiseen. Tässä tutkimuksessa normalisaatioalgoritmin uudeksi osaksi lisättiin alueellinen, kallistuskulmalle valikoiva ympäristövaikutus. Kehittely perustui tilt-illuusion voimakkuuden mittauksiin alueellisesti hajautetuilla ärsykkeillä. Tulokset tukevat ajatusta normalisaatioprosessin kallistuskulmavalikoivasta paikallisesta ja alueellisesta osasta.

1.1 Tilt-illuusio

Monet geometriset illuusiot, kuten Heringin, Zöllnerin ja Poggendorfin illuusiot, on ilmiöinä tunnettu jo viime vuosisadalla (Luckiesh, 1922: ks. Carpenter ja Blakemore, 1973). Tilt-illuusiossa testiärsykkeen havaittu kallistuskulma muuttuu, kun sen päällä tai vieressä näytetään jossain muussa kallistuskulmassa olevia ärsykeitä (esim. Gibson ja Radner, 1937: ks. Howard, 1986). Kun ärsykkeiden välinen kulma on 5° - 60° , testiviiva havaitaan kallistuneena poispäin muista ärsykkeistä (esim. Wenderoth ym., 1989; Westheimer, 1990). Vaikutusta sanotaan hylkimiseksi (engl. repulsion) tai suoraksi (engl. direct) vaikutukseksi (Wenderoth ym., 1989). Alle 5° :n ja yli 50° - 60° :n ärsykkeiden kallistuskulman väli aiheuttaa usein testiärsykkeen havaitun kallistuksen siirtymisen

kohti testiärsykkeen kallistusta, eli epäsuoran (engl. indirect) vaikutuksen (Wenderoth ym., 1989; Westheimer, 1990).

Tilt-illuusio on useimmiten voimakkain silloin, kun testiärsykkeenä käytettävän siniaallon ja tilt-illuusiota aiheuttavan siniaallon paikkataajuudet ovat samoja (Georgeson, 1973). Tilt-illuusiota ei muodostu, mikäli paikkataajuuksien ero on yli kaksi oktaavia (Georgeson, 1973). Georgesonin (1973) tutkimuksessa ärsyke muodostui pyöreästä testiärsykkeestä ja sitä ympäröivästä renkaasta. Testiärsykkeen ja renkaan siniaaltojen paikkataajuuksia vaihdeltiin. Matalilla paikkataajuuksilla, 1.25 ja 2.5 jaksoa/näkökulma-aste, voimakkaimman tilt-illuusion aiheuttivat testiärsykettä korkeampitaajuiset ärsykkeet (Georgeson, 1973). Tilt-illuusiota aiheuttavat ärsykkeet on esitettävä samanaikaisesti. Yli 100 ms:n väliaika estää illuusion muodostumisen (Westheimer, 1990). Testiärsykkeen ja tilt-illuusiota aiheuttavien ärsykkeiden dispariteetti (engl. disparity) ei vaikuta tilt-illuusion voimakkuuteen (Westheimer, 1990). Illuusion voimakkuus on suurimmillaan silloin, kun testiärsykkeen ja tilt-illuusiota aiheuttavien ärsykkeiden kirkkaus (engl. brightness) on sama (Westheimer, 1990). Tilt-illuusio voidaan saada aikaan monilla erilaisilla ärsykkeillä. Esimerkiksi illusoriset viivat aiheuttavat tilt-illuusion (Westheimer, 1990). Edelleen pistejonon tai liikkuvan pisteen havaittu kallistuskulma muuttuu niitä ympäröivien, kallistettujen viivojen vaikutuksesta (Westheimer, 1990).

Testiärsykkeen ja vaikuttavien ärsykkeiden välimatkan kasvaessa tilt-illuusion voimakkuus pienenee (Over ym., 1972). Ärsykkeiden välisen etäisyyden vaikutus tilt-illuusion voimakkuuteen riippuu myös käytetyistä ärsykkeistä. 12 kaariminuuttia pitkät viivat saman kokoisen testiärsykkeen ympärillä eivät aiheuta tilt-illuusiota 50 kaariminuutin etäisyydellä (Westheimer, 1990). Kuitenkin 2 näkökulma-asteen etäisyydellä testiärsykkeestä oleva ristiaallokosta muodostuva rengas aiheuttaa tilt-illuusion siniaaltoaärsykkeen kallistuskulman havaitsemisessa (Wenderoth ym., 1989).

Koeasetelmasta ja koehenkilöstä riippuen hylkivän tilt-illuusion voimakkuus vaihtelee 1° - 3.5° (esim. Howard, 1986; Westheimer, 1990). Kun ärsykeinä käytetään erillään olevia suoria viivoja, tilt-illuusio on suurimmillaan ärsykkeiden välisten todellisten kulmien ollessa 15° - 30° (Westheimer, 1990). Toisiinsa rajoittuvat juovastot aiheuttavat suurimman hylkimisen kulmien välin ollessa 10° - 20° (ks. Howard, 1986). Eri tavoilla aiheutettujen epäsuorien tilt-illuusioiden suuruus on aina hylkimistä pienempi,

usein alle 1°:n (esim. Westheimer, 1990; Wenderoth ym., 1989). Kaikissa kokeissa sitä ei ole pystytty mittaamaan lainkaan (esim. Virsu ja Taskinen, 1975).

Tilt-jälkivaikutus (engl. tilt aftereffect) ilmenee koehenkilön katsottua jonkin aikaa esimerkiksi pystysuorassa olevaa ärsykettä. Välittömästi ärsykkeen poistamisen jälkeen koehenkilö havaitsee muutaman asteen pystysuorasta pois päin kallistuneen ärsykkeen olevan todellista enemmän kallistunut (ks. Howard, 1986). Tilt-jälkivaikutus ei ole valikoiva kontrastin polariteetille (Magnussen ja Kurtenbach, 1979). Toisin sanoen valkoiset viivat harmaalla taustalla aiheuttavat tilt-jälkivaikutuksen mustien viivojen havaitsemisessa.

Carpenterin ja Blakemoren (1973) mukaan tilt-illuusio voisi johtua ensimmäisen näköaivokuoren tasolla olevien kallistuskulmakanavien (engl. orientation selective channel) sivuttaisehkäisystä (engl. lateral inhibition). Yksi ärsyke jossain kallistuskulmassa aktivoisi joukon kallistuskulmakanavia. Toinen, ensimmäiseen nähden kallistettu ärsyke aktivoisi toisen joukon kallistuskulmakanavia. Nämä ehkäisisivät samalla niitä ensimmäisen joukon kanavia, joille suotuisin kallistuskulma on lähellä toisen ärsykkeen kallistuskulmaa. Ehkäisyn vuoksi voimakkainta vastetta ei tuottaisikaan täsmälleen ensimmäisen ärsykkeen kallistuskulmassa oleva kallistuskulmakanava, vaan hieman ärsykkeeseen nähden kallistunut kanava. Carpenterin ja Blakemoren (1973) mukaan havaittu kallistuskulma määrätty suurimman vasteen tuottaneen kallistuskulmakanavan perusteella.

Hermostollisella tasolla Carpenterin ja Blakemoren (1973) esittämä sivuttaisehkäisy keskittyisi vierekkäisiin soluihin ja kallistussarakkeisiin (engl. column). Carpenterin ja Blakemoren (1973) mallissa sivuttaisehkäisy vaimenee ärsykkeiden välisen etäisyyden kasvaessa. Tämän pitäisi johtaa myös tilt-illuusion katoamiseen. Kuitenkaan tilt-illuusio ei häviä, vaikka siniaaltoärsykkeiden välistä etäisyyttä kasvatettaisiin (Johnstone ja Wenderoth, 1989). Etäisyyttä kasvatettaessa tilt-illuusion voimakkuus ensin pienenee nopeasti, mutta vielä kolmen asteen etäisyydellä tilt-illuusion voimakkuus on 0.5°:n luokkaa (Johnstone ja Wenderoth, 1989).

Carpenterin ja Blakemoren (1973) malli ei ennusta epäsuoraa tilt-illuusiota. Alkuperäisessä mallissa sivuttaisehkäisyyssä on tietty kallistuskulmakaista. Tämän kaistan mo-

lemmille puolille lisätyt kiihdyttävät alueet aiheuttaisivat pienen epäsuoran tilt-illuusion (O'Toole ja Wenderoth, 1977). Kiihdyttävienkään alueiden lisääminen malliin ei selitä, miksi tilt-illuusio ei katoa ärsykkeiden välisen etäisyyden kasvaessa (Johnstone ja Wenderoth, 1989, Wenderoth ym. 1989).

Wenderoth ym. (1989) käyttivät tilt-illuusion tutkimisessa testiärsykettä ympäröiviä ristiaallokkoja vaikuttavina ärsykkeinä. Heidän mukaansa tilt-illuusion vaikuttaa enemmän kuvion kuin sen komponenttien kallistuskulma. Suoran tilt-illuusion aiheuttaisivat ainakin kaksi eri tasoista prosessia, toinen ensimmäisen näköaivokuoren tasolla ja toinen sen jälkeen. Tämä jälkimmäinen prosessi yhdistäisi alemman tason prosessien vasteita. Wenderoth työtovereineen ei kuitenkaan esitä laskennallista mallia prosessien toiminnasta.

Ihminen voi erotella pystysuoran viivan kallistumisen alle 1° :n tarkkuudella (ks. esim. Howard, 1986; Westheimer ja Li, 1996). Paradiso (1988) on esittänyt kallistuksen havaitsemista selittävän laskennallisen mallin. Malli perustuu V1:n toiminnalliseen rakenteeseen (ks. esim. Hubel, 1988). Paradison (1988) mukaan kallistuskulman havaitseminen V1:n tasolla ei voi perustua suurimman reaktion tuottaneeseen soluun, koska yksittäisten solujen signaalit ovat liian epätarkkoja. Solujen hermoimpulssit vaihtelevat monista syistä (Hubel ja Wiesel, 1962; Hubel ja Wiesel, 1968; DeValois, Albrecht ym., 1982; DeValois, Yund ym., 1982). Solujen kallistuskulman valikoivuuskäyrät eivät aina ole tasaisia. Solujen kallistuskulmavalikoivuudet ovat erilaisia, ja solujen huippureaktiot ovat eri suuruisia. Saman solun hermoimpulssit samaan ärsykkeeseen vaihtelevat eri ärsykkeen näyttökerroilla. Lisäksi muutkin ärsykkeen ominaisuudet kuin kallistus vaikuttavat solujen hermoimpulsseihin.

V1:n toiminnallisissa yksiköissä (engl. hypercolumn) on sarja kallistussarakkeita (ks. esim. Hubel, 1988), joiden aktivaatioprofiiliin kallistuskulman havaitseminen voi Paradison (1988) mukaan hermostollisella tasolla perustua. Kunkin kallistussarakkeen soluille on tietty ärsykkeen kallistuskulma suotuisin. Aktivoituessaan solut ehkäisevät läheisissä kallistussarakkeissa olevia, muille kallistuskulmille valikoivia soluja. Tällainen ehkäisy toiminnallisen yksikön aktivaatioprofiilissa voisi saada aikaan sekä epäsuoran että suoran tilt-illuusion. Paradison (1988) mallissa ärsykkeiden on oltava päällekkäin tai korkeintaan 5 - 10 kaariminuutin etäisyydellä toisistaan. Kauempana olevat ärsyk-

keet, esimerkiksi yli yhden näkökulma-asteen etäisyydellä olevat, eivät aktivoi samoja toiminnallisia yksiköitä aivokuorella.

Tutkittaessa tilt-illuusiota aiheuttavia prosesseja oletetaan yleisesti, että perustason kallistuskulmakanavien tai solujen vastaanotinkenttien kallistuskulmavalikoivuus ei muutu tilt-illuusiota aiheuttavien ärsykkeiden vuoksi (esim. Carpenter ja Blakemore, 1973; Georgeson, 1973; Paradiso, 1988; Johnstone ja Wenderoth, 1989). Kuitenkin ensimmäisen näköaivokuoren kompleksien solujen klassisten vastaanotinkenttien kallistuskulmavalikoivuus saattaa muuttua vastaanotinkenttien ympäristössä esitettyjen ärsykkeiden vaikutuksesta. Gilbertin ja Wieselin (1990) tekemässä koesarjassa tutkittiin kissan aivokuoren alue A17:n kompleksien solujen kallistuskulmavalikoivuutta. Mitatuissa soluissa oli eri tehoisia estäviä alueita vastaanotinkentän kiihdyttävän alueen toisessa tai kummassakin päässä. Testiärsykkeen ympärille eri etäisyyksille ja kallistuskulmiin asetetut ärsykkeet vaikuttivat mitattavan solun kallistuskulmakaistan muotoon nostamalla tai laskemalla aktivaatiota tietyillä kallistuksilla tai siirtämällä vastaanotinkentän suotuisinta kallistuskulmaa. Esimerkiksi ympäröivien ärsykkeiden ollessa kallistettuina 10° pois testiärsykkeestä solun aktivaatio saattoi nousta, kun taas ympäröivien ärsykkeiden kallistaminen 70° saattoi laskea aktivaatiota. Edelleen mitattavan solun kallistuskulmakaistan muoto saattoi muuttua siten, että solun aktivaatio laski, vaikka ympäristön ärsykkeet olisivat olleet missä tahansa kallistuskulmassa. Aktivaation lasku oli kuitenkin vähäisintä 40° :n päässä testiärsykkeen kallistuskulmasta ja suurinta $80^\circ - 90^\circ$:n päässä vastakkaisessa kallistuskulmassa. Tämä tuotti selvästi vinon ja alkuperäistä loivemman kallistuskulmakaistan. Kolmas erityinen ympäristön aiheuttama vaikutus sai solun aktivaation laskemaan, kun ympäristö oli samassa kallistuskulmassa kuin testiärsyke. Ympäristön ärsykkeiden kallistaminen pois testiärsykkeen kallistuskulmasta lisäsi ensin solun aktivaatiota, ja lopulta kallistuksen lisääntyessä laski sitä.

1.2 Kuvionäön malleja ja niiden fysiologista perustaa

1.2.1 Wilsonin ja Gelbin malli

Wilsonin ja Gelbin (1984) esittämän kuvionerottelumallin (kuva 1) alimmalla tasolla kallistuskulmalle ja paikkataajuudelle valikoivat mekanismit erottelevat alkuperäisestä verkkokalvon representaatiosta paikkataajuudet ja kallistuskulmat. Psykofyysisten suodattimien fysiologisina vastineina pidetään ensimmäisen näköaivokuoren (V1) yksinkertaisia ja komplekseja soluja.

V1:n yksinkertaisten solujen vastaanotinkentät jakautuvat kahteen tai useampaan vyöhykkeeseen, jotka reagoivat ärsykkeeseen kiihdyttävästi tai estävästi (Bishop ym., 1971; Maffei ja Fiorentini, 1976; Andrews ja Pollen, 1979). Eläinkokeiden perusteella V1:n solujen kallistuskulmavalikoivuus muodostuu V1:n solujen välisistä kytkennöistä (Lund ym., 1995). Näkökukkulasta (thalamus) nousevia signaaleja vastaanottavissa V1:n kerroksissa 4a ja 4c β ei ole kallistuskulmalle valikoivia soluja (Lund ym., 1995). Tämä sekä kerroksen 4c verkkokalvon mukainen (engl. retinotopic) järjestys tukevat kallistuskulmavalikoivuuden muodostumista V1:n sisällä (Lund ym., 1995). Makakiapinan V1:n solujen paikkataajuuskaistat ovat kapeita, mutta niiden huippuherkkyudet kattavat laajan alueen eri paikkataajuuksia (DeValois, Albrecht ym., 1982).

Wilsonin mukaan kuusi eri paikkataajuuksille herkkää suodatinta (Wilson ym., 1983) riittää kattamaan alkuperäisessä kuvassa esiintyvät taajuudet välillä 0.25 - 22.0 jaksoa/näkökulma-aste. Ärsykkeen koon mittana käytetään näkökulma-asteita (kaava 1). Thomasin ja Olzakin (1986) kaavassa h on ärsykkeen koko, d on pupillin keskikohdan etäisyys ärsykkeestä ja kulma θ mitataan asteina.

$$\tan(\theta/2) = h/2d. \quad (1)$$

Psykofyysisessä kokeessa (Hirsch ja Hylton, 1982) on havaittu, että kyky erotella paikkataajuuksia vaihtelee riippuen testiärsykkeiden paikkataajuuksista. Suorituskyvyn vaihtelevuus saattaisi johtua juuri mekanismien huippuherkkyyksien vähäisestä mää-

rästä (Wilson ja Gelb, 1984). Matalille taajuuksille herkäät suodattimet rakennetaan mallissa kahden erilaisen Gaussin jakauman erotuksesta. Korkeille taajuuksille herkkiin mekanismeihin lisätään vielä toinen positiivinen Gaussin jakauma (kaava 2) (Wilson ym., 1990). Kaavassa RF tarkoittaa suodatinta, σ tarkoittaa kunkin Gaussin jakauman hajontaa ja a , b , ja c ovat kertoimia (ks. parametrit Wilson ja Gelb, 1984; Wilson, 1986). Herkkyysfunktioiden y-akselin suuntaisen Gaussin jakauman hajonta (σ_y) on 3.2 kertaa suurempi kuin suurimman positiivisen x-akselin suuntaisen Gaussin jakauman hajonta (σ_1) (Wilson, 1986). Kaksiulotteisen herkkyysfunktion positiivisten ja negatiivisten alueiden pituuden ja leveyden suhde vaikuttaa suodattimen kallistuskulmavalikoivuuteen. Lisäksi kallistuskulmavalikoivuuteen vaikuttaa positiivisten ja negatiivisten alueiden arvojen suurin erotus. Tämän vuoksi mallin korkeille paikkataajuuksille herkkien suodattimien vasteet pienenevät nopeammin ärsykkeen kallistuskulman muuttuessa kuin matalille paikkataajuuksille herkkien suodattimien vasteet. Koko mallia laskettaessa korkeille paikkataajuuksille herkkien suodattimien kallistuskulmia on 15°:n välein ja matalille paikkataajuuksille herkkiä suodattimia ainoastaan 30°:n välein.

$$RF(x, y) = a \left\{ e \left(\frac{-x^2}{\sigma_1^2} \right) - b e \left(\frac{-x^2}{\sigma_2^2} \right) + c e \left(\frac{-x^2}{\sigma_3^2} \right) \right\} e \left(\frac{-y^2}{\sigma_y^2} \right). \quad (2)$$

Suodattimien ominaisuudet vaihtelevat ääreisyyskulman (engl. eccentricity) ja ärsykkeen esitysajan mukaan. Ääreisyyskulma tarkoittaa ärsykkeen etäisyyttä näköakselista näkökulma-asteina. Suodattimien sijainnin etäännyessä verkkokalvon keskustasta, foveasta, niiden koko laajenee ja herkkyys pienenee. Korkeille paikkataajuuksille valikoivat suodattimet ovat herkempiä pitkäaikaiselle, esimerkiksi 400 ms:n kestoiselle ärsykkeelle, kuin nopeasti vaihtuvalle ärsykkeelle. Matalille paikkataajuuksille valikoivat suodattimet ovat herkempiä nopeasti vaihtuville ärsykkeille kuin pitkäaikaisille ärsykkeille.

Wilsonin mallissa mekanismien vasteet ($R_{\omega\theta}(x,y)$) lasketaan ärsykkeen valotiheysfunktion ($P(x,y)$) ja mekanismien herkkyysfunktion ($RF_{\omega\theta}(x,y)$) konvoluutiolla (kaava 3). Tämä tarkoittaa ärsykkeen ($P \approx$ Pattern \approx kuvio) suodattamista kaksiulotteisella suodattimella ($RF \approx$ Receptive Field \approx vastaanotinkenttä). Funktion ($RF_{\omega\theta}(x,y)$) matemaattinen

muoto saadaan sopivassa kallistuskulmassa (θ) olevasta suodattimen herkkyyksfunktion kaavasta (kaava 2). ω tarkoittaa suodattimelle suotuisinta paikkataajuutta.

$$R_{\omega\theta}(x, y) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} RF(x - x', y - y')P(x', y')dx' dy'. \quad (3)$$

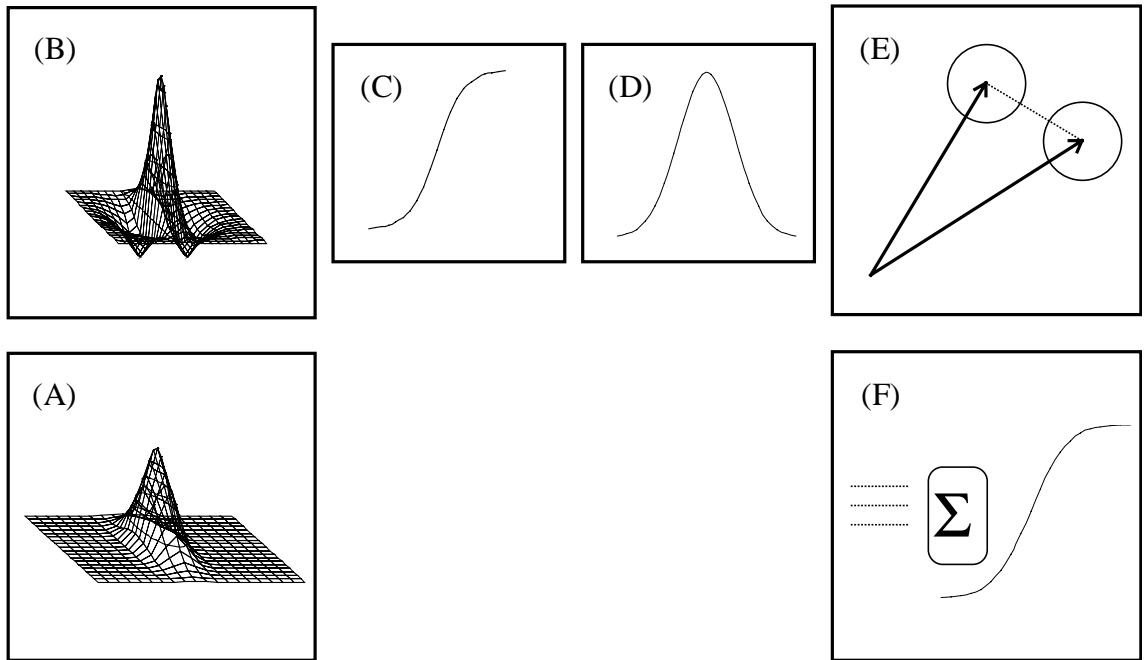
Kontrastin muutinfunktiolla (kaava 4) on suodattimen vastetta kiihdyttävä vaikutus alhaisilla ärsykkeiden kontrasteilla ja vaimentava vaikutus korkeilla kontrasteilla. Epälineaarisen funktion parametrit perustuvat psykofyysisiin naamiokokeisiin (engl. masking) (esim. Legge ja Foley, 1980; Legge, 1981; Nachmias ja Sansbury, 1974). Muutinfunktion kaavassa C on kontrasti ja S on kaavan 3 mukainen suodattimen vaste kuvioon, jossa on vakio kontrasti. Vakiot H ja ϵ on määritetty empiirisesti kullekin mallin kuudelle eri paikkataajuudelle valikoivalle suodattimelle (ks. taulukko 2, Wilson ja Gelb, 1984).

$$F(SC) = \frac{(SC)^2 + K(SC)^{3-\epsilon}}{K + (SC)^2}, \quad (4)$$

jossa

$$K = 1/H(1 - \epsilon).$$

Tämän jälkeen vasteisiin lisätään normaalijakautunutta kohinaa. Kohinaa vastaa luonnollisessa hermoverkossa solujen hermoimpulssien satunnainen vaihtelu. Yksittäisten solujen hermoimpulssien hajonta ei kuitenkaan muutu samalla tavalla kuin psykofyysisissä kokeissa mitattu koehenkilön suorituskyvyn hajonta (ks. Graham, s. 305, 1989). Solujen hermoimpulssien ajallisen taajuuden keskiarvon noustessa niiden hajonta on suoraan verrannollinen hermoimpulssien ajallisen taajuuden keskiarvoon (Tolhurst ym. 1981; Tolhurst ym. 1983).



Kuva 1. Kuvionerottelumalli Wilsonia (Wilson ym., 1990) mukailten. (A) Ärsyksen valotiheysfunktion edustus verkkokalvolla. (B) Eri kallistuskulmille ja paikkataajuuksille valikoivat mekanismit suodattavat ärsyksen. (C) Epälineaarinen muutinfunktio kiihdyttää vasteita alhaisilla ärsyksen kontrasteilla ja vaimentaa vasteiden voimistumista korkeilla kontrasteilla. (D) Vasteisiin lisätään normaalijakautunutta kohinaa. (E) Vektorit edustavat yhden mekanismin vasteita kahteen erilaiseen ärsykkeeseen. Ympyrät kuvaavat vektoreiden arvojen satunnaista vaihtelua odotusarvonsa ympärillä. Katkoviivan pituus kuvaa ärsykkeiden erilaisuutta moniulotteisessa avaruudessa. (F) Vektoreiden erotukset (katkoviivat) summataan (Σ) ja summa yhdistetään kahden vaihtoehdon pakkovalintakokeen tuloksiin. Yhdistämisessä käytetään kumulatiivisen normaalijakauman kaltaista psykometristä funktiota.

Mekanismien vastevektorit mallintavat kuvan hermostollista edustusta aivokuorella. Kahden kuvion erottelu perustuu mallissa mekanismien vasteiden eroihin moniulotteisessa vasteavaruudessa. Kahden ärsyksen vektoriavaruuteen tuottamien vektoreiden pituus ja kulma määräävät niiden erotuksen suuruuden. Vektoreiden suunnan vaihtelu oletetaan joka suuntaan normaalisti jakautuneeksi ja päätösrajan oletetaan olevan keskellä erotusvektoria.

Wilsonin ja Gelbin (1984) mallissa tietty mekanismi (i) tietyssä paikassa (x) antaa erilaisen vasteen eri kuvioille P1 ja P2. Ero on yksinkertaisesti vasteiden erotuksen itseisarvo (kaava 5). Mallin nimessä joskus käytetty "line element" tarkoittaa juuri tätä erotusta. Vastaavia vektoreiden erotuksia on aiemmin käytetty värinäön malleissa (ks. Wilson ym., 1990; Bouman ja Walraven, 1972; Wyszeccki ja Stiles, 1982)

$$\Delta F_i(x) = |F_i(P_1) - F_i(P_2)|. \quad (5)$$

Kahden eri ärsykkeen tuottamien erilaisten vasteiden erotukset yhdistetään (kaava 6). Yhdistämisen (engl. pooling) tuloksena on mallin laskema näköreaktioiden erilaisuus (ΔF). Yhdistämiskaavaa voidaan ajatella metriikkana N'-ulotteisessa avaruudessa, jossa jokainen ulottuvuus edustaa yhden mekanismin vastetta. Tällaista metriikkaa kutsutaan Minkowskin metriikaksi (ks. Graham, s. 170, 1989).

Yhdistämisessä kerätään mekanismien vasteiden erotuksia eri paikoista. Wilson ja Gelb (1984) käyttivät kolmea eri paikkaa: ärsykkeen kohdalla sekä ärsykkeen kummallakin puolella. He käyttivät eksponenttia (Q) vapaana parametrina mallin sovittamiseksi tutkimustuloksiin (Wilson ja Gelb, 1984). Eksponentti 1 osoittaa lineaarista summaatiota (city-block metrick) (ks. Graham, s. 170, 1989), ja sen oletetaan tapahtuvan neuraalilla tasolla (Olzak ja Thomas, 1998). Mikäli yhdistämisessä käytetään eksponenttia 2, kuten Eukliidisessä summauksessa, voidaan tulokselle antaa geometrinen tulkinta (Quick, 1974). Käytettäessä eksponenttia 2 oletetaan, että ideaali koehenkilö summaa kaiken informaation itsenäisistä alemman tason mekanismeista (Olzak ja Thomas, 1998). Eksponentti 3 osoittaa todennäköisyssummaatiota (Olzak ja Thomas, 1998). Kolmea suurempia eksponentin arvoja osoittavat, ettei alemman tason mekanismien informaatiota yhdistetä, vaan koehenkilö perustaa päätöksensä ärsykkeelle herkimmän mekanismin vasteeseen (ks. Graham, s. 170, 1989). Tällaista päätössääntöä sanotaan "voittaja ottaa kaiken" -pätössäännöksi (engl. winner takes all).

$$\Delta F = \left[\sum_i \sum_x \Delta F_i(x)^Q \right]^{1/Q}. \quad (6)$$

Näköreaktioiden erilaisuus (ΔF) voidaan laskennallisesti yhdistää kahden vaihtoehdon pakkovalintakokeen tuloksiin sovitettuun psykometriseen funktioon ψ (kaava 7) (Wilson ja Gelb, 1984). Kaavassa 6 lasketun ΔF :n kasvaessa kasvaa koehenkilön oikein vastaamisen todennäköisyys. Erottelukynnys (p (oikea vastaus) = 0.75) saavutetaan ΔF :n arvolla 1.0, kun vakion k arvo on 0.2559.

$$\Psi(\Delta F) = 1 - 2^{-(1+k\Delta F)^3} . \quad (7)$$

1.2.2 Suodattimien vasteiden normalisaatio

Cannonin ja Fullenkampin (1991 a) mukaan Wilsonin (Wilson, 1980; Wilson ja Gelb, 1984) kontrastinmuutinfunktio ei simuloi oikein muutosta, joka tapahtuu ärsykkeiden kontrastin havaitsemisen alueellisessa yhdistymisessä. Nostettaessa ärsykkeen kontrastia havaitsemiskynnykseltä korkeisiin kontrasteihin havaitun kontrastin alueellinen yhdistyminen katoaa asteittain. Wilsonin mallissa suodattimien vasteet menevät ensin muutinfunktion läpi. Muutinfunktion jälkeen vasteet summataan Quickin (1974) summauskaavalla. Tämän järjestyksen takia laajempi ärsyke aktivoi useampia mekanismeja ja tuottaa summauskaavan tuloksena suuremman luvun. Suurempi luku osoittaa suurempaa herkkyyttä ja pienempää havaitsemiskynnystä. Luvun suureneminen tapahtuu myös korkeilla kontrasteilla, jossa näin ei psykofyysisten kokeiden mukaan enää pitäisi tapahtua.

Kontrastin havaitsemisen muutinfunktiota on tutkittu sekä fysiologisesti että psykofyysisesti. Tutkimuksiin sisältyy eläimillä tehtyjä yksittäissolumittauksia, ihmisillä tehtyjä psykofyysisiä kokeita ja tietokonesimulaatioita. Alempana esitellään miten yksittäissolumittausten tuloksista on kehitelty yhä paremmin ihmisen näköjärjestelmän kontrastin säätöä kuvaavia malleja.

Ensimmäisen näköaivokuoren yksinkertaisia soluja mallinnetaan usein lineaarisina operaattoreina. Lineaarisen operaattorin vaste on ärsykkeen voimakkuuden painotettu summa. Summaus tehdään operaattorin alueellisesti kattamalla alueella ja lyhyellä, menneellä ajanjaksolla. Lineaarinen operaattori voi saada positiivisia tai negatiivisia arvoja. Solujen hermoimpulssit ärsykkeisiin ovat aina positiivisia. Mikäli solulla olisi korkea

spontaani aktiviteetti, negatiiviset arvot voisi koodata pienentämällä solun hermoimpulssien taajuutta. Spontaani aktiviteetti tarkoittaa hermoimpulssien solulle ominaista perustaajuutta. V1:n yksinkertaisten solujen spontaani aktiviteetti on kuitenkin matala, joten ne eivät voi toimia täysin kuten lineaariset operaattorit (Heeger 1993). Normalisaatiota ja automaattista vasteen säätöä (engl. automatic gain control) käytetään insinöörityieteissä rajallisen vaihteluvälin sisällä pysymiseen. Normalisaatio on todennäköisesti yksi aivojen perustoiminnoista (Heeger 1992).

Suurin osa kissan näköaivokuoren soluista mukautuu eli adaptoituu ärsykkeen kontrastia nostettaessa (Ohzawa ym., 1982). Solujen hermoimpulssien taajuuden ja kontrastin funktio siirtyy sivusuunnassa logaritmisessa asteikossa. Tällaista muutosta solujen reaktioissa voidaan kuvata kertovalla mittakaavan muutoksella (engl. scaling) (Ohzawa ym., 1982).

Näköaivokuoren yksinkertaisen solun vastaanotinkentän alueelle voidaan sijoittaa ärsyke siten, että sen vaikutus solun kiihdyttävään ja estäviin alueisiin on tasapainossa. Vaikka tällainen aktivoimaton ärsyke (engl. null adaptor) ei aktivoi solua lainkaan, laskee se solun hermoimpulssien taajuutta solulle suotuisimpaan ärsykkeeseen (Geisler ja Albrecht, 1992). Mitä suuremmaksi aktivoimattoman ärsykkeen kontrastia nostetaan, sitä pienemmäksi jää solun hermoimpulssien taajuus sille suotuisimpaan ärsykkeeseen (Geisler ja Albrecht, 1992). Kertova normalisaatiomekanismi (engl. multiplicative contrast-gain control mechanism) aiheuttaisi kuvattuja tuloksia (Geisler ja Albrecht, 1992). Sellainen mekanismi voi toimia verkkokalvolla, ulommaisessa tyvitumakkeessa, aivokuorella tai kaikissa niissä (Geisler ja Albrecht, 1992).

Bonds (1989) on mitannut kissan aivokuoren alue A17:n solujen hermoimpulsseja kahteen summattuun siniaaltoärsykkeeseen. Toinen siniaalto oli suotuisassa kallistuskulmassa solun vastaanotinkenttään nähden, ja naamiona (engl. mask) toimivan toisen siniaallon kallistuskulmaa vaihdeltiin. Kun naamiota kallistettiin solun vastaanotinkentän kiihdyttävän kallistuskulmakaistan ulkopuolelle, naamio laski solun hermoimpulssien taajuutta. Hermoimpulssien taajuuden pienenemisen määrä vaihteli paljon. Solut, joiden vastaanotinkentän kallistuskulmakaista oli kapea, olivat herkimpiä naamion vaikutukselle. Naamion kallistuskulma ei vaikuttanut useimpien yksinkertaisten solujen hermoimpulssien taajuuden pienenemiseen. Joidenkin solujen kiihdyttävä kallistuskulma-

kaista oli kapea. Niiden hermoimpulssien taajuuden pieneneminen riippui naamion kallistuskulmasta.

Solujen hermoimpulssien taajuuden vaimentaminen (engl. inhibition) on todennäköisesti peräisin sileistä tähtimäisistä (engl. smooth stellate) soluista (LeVay, 1973; Peters ja Fairen, 1978). Ne synaptoituvat vaimentavasti morfologisesti erilaisiin soluihin näköaivokuoren kaikissa kerroksissa. Sileät tähtimäiset solut ovat todennäköisesti yksinkertaisia (Gilbert ja Wiesel, 1979). Niiden sijainti ei ole järjestynyt. Koska paikkataajuudeltaan ja kallistuskulmaltaan erilaiset ärsykkeet aiheuttavat solujen hermoimpulssien taajuuden vaimentumista, vaimentuminen perustunee suuren solujoukon toimintaan (Bonds 1989; Roig ym., 1998).

Heegerin (1992, 1993) kehittämällä normalisaatiomallilla voidaan mallintaa monia fysiologisia tuloksia, esimerkiksi osaa Bondsin (1989) tuloksista solujen hermoimpulssien taajuuden vaimenemisesta. Heegerin (1992, 1993) V1:n yksinkertaisten solujen reaktioiden epälineaarissa normalisaatiomallissa on yksi lineaarinen osa ja kaksi epälineaarista osaa. Lineaarissa osassa paikkataajuudelle ja kallistuskulmalle valikoiva solu reagoi ärsykkeeseen. Normalisaatiomallin ensimmäisessä epälineaarissa osassa solun reaktio tasasuunnataan (engl. half-wave rectify) ja neliöidään. Tasasuuntauksessa signaalin negatiiviset arvot korvataan nolllalla. Kuvion valotiheyden muutoksen koodaamiseen käytetään kahta solua, joiden vastaanotinkentät ovat vastavaiheessa. Toinen solu reagoi ärsykkeen valotiheyden suurenemiseen ja toinen solu valotiheyden pienenemiseen. Puolineliöinti (engl. half-squaring) tarkoittaa tasasuuntausta ja sitä seuraavaa neliöintiä (kaava 8). Puolineliöinnin kaavassa $L(t)$ on lineaarisen operaattorin vaste. Kaavassa t on aika. Merkintä $\lfloor \]$ tarkoittaa tasasuuntausta. $A(t)$ on puolineliöidyn lineaarisen operaattorin vaste.

$$A(t) = \lfloor L(t) \rfloor^2. \quad (8)$$

Heegerin (1992, 1993) mallin toisessa epälineaarissa osassa on jakava normalisaatio, jossa jokaisen solun reaktiota vaimentavat suuren solujoukon yhdistetyt vasteet (kaava 9). Kaavassa K määrää suurimman mahdollisen reaktion. σ^2 (semisaturation constant) on vakio. A on kaavan 8 mukainen puolineliöidyn lineaarisen operaattorin vaste. Vai-

mentavaan solujoukkoon osallistuu soluja, joiden valikoivuus paikkataajuudelle, kallistuskulmalle ja liikesuunnalle on erilainen. Vaimennukseen osallistuu myös itse vaimennettava solu.

$$R_i(t) = K \frac{A_i(t)}{\sigma^2 + \sum_j A_j(t)}. \quad (9)$$

Olzakin ja Thomasin kuvionerotelumallin (1998) normalisaatioalgoritmi (kaava 10) perustuu osin Leggen ja Foleyn (1980), Heegerin (1993) ja Albrechtin ja Geislerin (1991) työhön. Algoritmissa normalisoitavan perustason lineaarisen mekanismin vaste korotetaan potenssiin p . Vastetta ei ole tasasuunnattu, kuten solujen reaktiot Heegerin (1992, 1993) yksinkertaisen ja kompleksin solun malleissa. Jakajassa normalisaatioon osallistuvat suuren mekanismijoukon vasteet. Joukkoon eivät kuitenkaan kuulu sellaiset mekanismit, joiden valikoivuus jollekin viidestä ulottuvuudesta poikkeaa selvästi normalisoitavan mekanismin valikoivuudesta. Ulottuvuudet ovat sijainti xy-koordinaatistossa sekä paikkataajuus, kallistuskulma ja vaihe Fourier-avaruudessa (Fourier-avaruudesta ks. esim. Graham, s. 40, 1989). Jakajan painofunktio (\mathbf{w}) määrittää kuinka paljon kunkin mekanismin vaste osallistuu normalisaatioon jakajassa. Kaavassa mekanismin vasteen (R) suluissa oleva yläindeksi 1 osoittaa vasteen olevan kuvionerotelumallin ensimmäiseltä, lineaariselta tasolta. Suluissa oleva yläindeksi 2 tarkoittaa normalisoitua vastetta. i on normalisoitavan vasteen indeksi. j on normalisoivaan mekanismijoukkoon kuuluvien mekanismien vasteiden indeksi. σ on vakio, joka osittain määrää mille korkeudelle koehenkilön suorituskyvyn ja ärsykkeen kontrastin funktio tasoittuu.

$$R_i^{(2)} = \frac{[R_i^{(1)}]^p}{\sigma^2 + \sum_j w_{ij} [R_j^{(1)}]^p}. \quad (10)$$

Cannonin ja Fullenkampin (1996) mallissa jakava vaimentaminen (engl. divisive inhibition) tuottaa kontrastille herkkien mekanismien sivuttaiset vaimentavat vuorovaikutukset. Cannonin ja Fullenkampin (1991 b) tekemässä siniaaltoärsykkeiden kontrastien

vertailukokeessa testiärsykkeen havaittu kontrasti pieneni ympäröivien ärsykkeiden vaikutuksesta. Havaitun kontrastin pienenemiseen vaikutti testiärsykkeen ympärillä olevien ärsykkeiden koko, muoto, kontrasti, paikkataajuus ja kallistuskulma. Kallistuskulma-
valikoivuus voimistuu, kun siniaaltojen paikkataajuutta nostetaan tai niiden kontrastia vähennetään (Solomon ym., 1993).

Cannonin ja Fullenkampin (1991 b) kokeessa testiärsykettä ympäröivien siniaaltojen kallistaminen pois päin testiärsykkeen kallistuskulmasta vähensi ympäröivien ärsykkeiden vaikutusta testiärsykkeen kontrastin havaitsemiseen. Kallistuskulmien eron kasvataminen vähensi vaikutusta aluksi jyrkästi, mutta 15°:n jälkeen vain vähän. Testiärsykkeen kallistuskulmaan nähden kohtisuorassakin olevat siniaallot pienensivät testiärsykkeen havaittua kontrastia jonkin verran. Kallistuskulmien eron vaikutuksen selvä muutos 15°:n kohdalla saattaa johtua kahdesta havaitun kontrastin vaimentumisesta aiheuttavasta osasta (Cannon ja Fullenkamp, 1991 b) Ensimmäisen vaikutus katoaa kallistuskulmien eron kasvaessa yli 15°:n, ja toisen vaikutus pienenee hitaasti kallistuskulmien eron suureudessa (Cannon ja Fullenkamp, 1991 b).

Cannon ja Fullenkamp (1996) ovat kehittäneet jakavaan vaimentamiseen perustuvan mallin selittämään testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden vaikutusta testiärsykkeen kontrastin havaitsemiseen. Malli perustuu löyhästi Heegerin (1992) malliin jakavasta vaimentamisesta kissan aivokuorella. Heeger (1992) käytti mallinsa syötteenä näköaivokuoren solujen reaktioita, kun taas Cannon ja Fullenkamp (1996) käyttivät psykofyysisiin kokeisiin perustuvia havaitun kontrastin funktioita. Cannonin ja Fullenkampin vuonna 1996 julkaistuissa kokeissa sekä testiärsykkeen että testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden valotiheys vaihteli Gabor-funktion mukaan. Cannonin ja Fullenkampin (1996) malli ottaa huomioon ympäröivinä ärsykkeinä käytettyjen Gabor-funktioiden lukumäärän ja etäisyyden testiärsykkeestä. Mallia ei ole vielä yleistetty ottamaan huomioon kaikkia sivuttaiseen vaimentamiseen vaikuttavia ärsykkeiden ominaisuuksia. Esimerkiksi ärsykkeiden välisen kallistuskulman vaikutus ei ole mukana mallissa.

2 Tutkimuksen malli

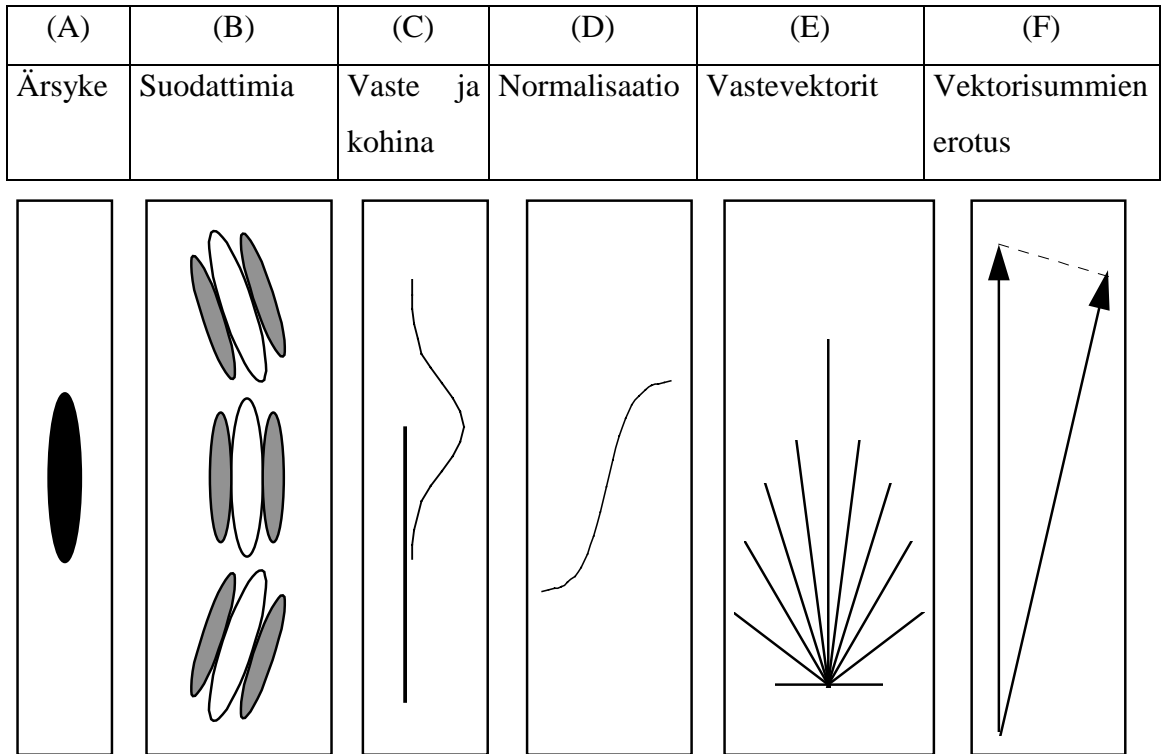
2.1 Mallin rakenne

Tutkimuksessa käytetyn mallin rakenne noudattaa yleisiä kuvionäön malleja (esim. Wilson ja Gelb, 1984; Olzak ja Thomas, 1998). Malli muodostuu lineaarisesta suodatusvaiheesta, suodattimien vasteiden epälineaarista muunnoksesta ja eri ärsykkeiden tuottamien vasteiden summien vertailusta (kuva 2). Mallin suodattimien paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivuus perustuu Wilsonin ym. (Wilson ja Bergen, 1979; Phillips ja Wilson, 1984; Wilson ja Gelb, 1984; Wilson, 1986) tuloksiin. Suodattimien vasteiden normalisaatioalgoritmi perustuu osin Heegerin (1992), Olzakin ja Thomasin (1992; 1998; Thomas ja Olzak, 1997) ja Foleyn (Legge ja Foley 1980; Foley, 1994) esittämiin normalisaatioalgoritmeihin. Järjestelmän tuottaman reaktion kuvaamiseen käytetään yleisesti vektoreita (esim. Olzak ja Thomas, 1986). Koko järjestelmän kallistuskulmarepresentaation laskemiseen vektorisummaa ovat käyttäneet esimerkiksi Gilbert ja Wiesel (1990).

Mallin alimmalla tasolla testiärsykkeen kohdalla on eri kallistuskulmissa suodattimia. Mallissa kaikkien suodattimien herkkyysfunktion muoto on sama. Käytettyjen suodattimien muotoisten psykofyysisten suodattimien paikkataajuusvalikoivuuden huippu on 1.7 jaksoa/näkökulma-aste (Wilson ja Gelb, 1984; Wilson, 1986).

Mallin seuraavassa vaiheessa suodattimien vasteisiin lisätään normaalijakautunutta kohinaa.

Suodattimien vasteiden normalisaatiossa on paikallinen ja alueellinen osa. Normalisaation paikalliseen osaan osallistuvat kaikkien testiärsykkeen kohdalla olevien suodattimien vasteet. Normalisaatio on kallistuskulmavalikoiva siten, että läheisissä kallistuskulmissa olevat suodattimet vaikuttavat toisiinsa enemmän kuin kohtisuorassa olevat suodattimet. Tämänkaltaista normalisaatiota ovat käyttäneet Olzak ja Thomas (1998).



Kuva 2. Kaaviokuva kallistuskulmien erottelusta mallissa. (A) Ärsykkeen muoto. (B) Eri kallistuskulmille valikoivia suodattimia. Ärsykkeen osuminen suodattimen keskikohtaan kiihdyttävälle alueelle nostaa suodattimen vastetta. Suodattimen kiihdyttävä alue on merkitty valkoisella ja ehkäisevä alue harmaalla. (C) Suodattimen vasteen voimakkuutta ja suodattimelle suotuisinta kallistuskulmaa kuvataan vektorin pituudella ja sen suunnalla. Kuvan vaste on pystysuorasta suodattimesta. Vasteen voimakkuus ja siten vektorin pituus vaihtelee kohinan takia odotusarvonsa kummallakin puolella. Kuvassa normaalijakauma tarkoittaa vektorin pituuden normaalijakautunutta vaihtelua. (D) Suodattimien vasteet normalisoidaan muotifunktiossa. (E) Eri kallistuskulmille valikoivat suodattimet tuottavat eri kallistuskulmiin eri pituisia vektoreita. (F) Vastevektorit summataan ja kahden eri kallistuskulmassa olevan ärsykkeen tuottamia vektorisummia verrataan toisiinsa. Kallistuskulmien erottelu perustuu vektorisummien erotuksen (katkoviiva) suuruuteen.

Testiärsykkeen ympäristön kohdalla olevien suodattimien vasteet osallistuvat normalisaatioon sen alueellisessa osassa. Testiärsykkeen kohdalla olevien suodattimien vasteet pienenevät, kun ympäristön suodattimet aktivoituvat. Myös normalisaation alueellinen osa on kallistuskulmavalikoiva. Ympäristön suodattimien vasteiden vaikutus kohdistuu

voimakkaimmin saman suuntaisten, testiärsykkeen kohdalla olevien suodattimien vasteisiin.

Testiärsykkeen kallistuskulman edustus muodostuu perustason suodattimien vasteita yhdistävässä ylemmän tason mekanismeissa.

Ärsykkeen kallistuskulma voi mallin ennusteiden kannalta olla mikä tahansa. Samoin malli toimisi, vaikka vertailukulman sisäinen mielikuva perustuisi esimerkiksi kahden ärsykkeen erottelutehtävässä lyhytkestoisessa muistissa (Wilson ym., 1990) olevaan toisen ärsykkeen representaatioon.

2.2 Mallin laskenta

Mallin perustason suodattimien vasteet lasketaan ärsykkeen valotiheysjakauman ja suodattimen herkkyysfunktion kaksiulotteisella konvoluutiolla, kuten Wilsonin ja Gelbin (1984) mallissa. Konvoluution tulos on yhdessä pisteessä yksi luku, jota sanotaan suodattimen vasteeksi. Mallin laskennassa käytettiin 19 suodatinta, joiden kallistuskulmat vaihtuivat 10°:n välein -90° - 90°. Normaalijakautuneen kohinan vaikutusta ei laskettu.

Kontrastinerotuskynnyksen lähellä suodattimien herkkyydet pienenevät suodattimien ääreisyyskulman kasvaessa (Wilson ja Bergen, 1979). Korkeakontrastisten ympäröivien ärsykkeiden ääreisyyskulman vaikutusta ärsykkeiden kohdalla olevien suodattimien vasteisiin ei yritetty laskea tutkimuksen mallissa. Samoin malliin ei ole sisällytetty ärsykkeen esitysajan vaikutusta suodattimien vasteisiin tai normalisaatioon.

Normalisaatiossa (kaava 11) suodattimien vasteet neliöidään ja jaetaan kolmen tekijän summalla. Ensimmäinen on neliöity vakio SSC (semisaturation constant).

$$R_i = \frac{R_i^2}{SSC^2 + \left[\sum_j w_{ij} R_j^2 \right] + \left[\sum_j m_k n_l g_i R_{ymp_j}^2 \right]} \quad (11)$$

Toinen tekijä on testiärsykkeen kohdalla olevien suodattimien neliöityjen vasteiden painotettu summa. Vektorissa \mathbf{R} olevat vasteet ovat samoja kuin osoittajassa olevassa vektorissa \mathbf{R} olevat, normalisoitavat vasteet. Painokerroin \mathbf{w} (kaava 12) osoittaa, kuinka voimakkaasti kukin vaste osallistuu osoittajassa olevan vasteen normalisointiin. Läheisissä kallistuskulmissa olevat suodattimet normalisoivat toistensa vasteita enemmän kuin kohtisuorassa olevat suodattimet. Indeksillä i on normalisoitavan vasteen indeksi ja se osoittaa myös painokertoimen \mathbf{w} huipun. Indeksillä j on summausindeksi ja se käy läpi kaikki 19 mallissa käytettyä normalisoimatonta vastetta.

$$w = e^{-x/\sigma^2}, \quad (12)$$

jossa \mathbf{w} :n hajonta

$$\sigma = 45^\circ.$$

Kolmas tekijä on testiärsykkeen ympäristössä olevien suodattimien neliöityjen vasteiden (\mathbf{R}_{ymp}) painotettu summa. Mallin laskennassa vasteet (\mathbf{R}_{ymp}) oli asetettu 1:ksi. Painokerroin \mathbf{g} (kaava 13) määrää, kuinka voimakkaasti kukin ympäristön vaste osallistuu osoittajassa olevan vasteen normalisointiin. Vakio k kaavassa 13 määrää, kuinka suuri on \mathbf{g} :n suurin arvo suhteessa \mathbf{w} :n suurimpaan arvoon. Kerroinvektori \mathbf{g} on kaksihuippuinen, koska \mathbf{g} vaikuttaa 90° :n kulmassa olevien suodattimien vasteisiin yhtä paljon kuin -90° :n kulmassa olevien suodattimien vasteisiin. \mathbf{g} :n toinen huippu on asteikkoympyrän vastakkaisella puolella. Indeksillä i osoittaa painokertoimen \mathbf{g} ensimmäisen huipun. Huippu määräytyy ympäristön ärsykkeiden kallistuskulman mukaan. Indeksillä $i(1)$ tarkoittaa -90° , $i(9)$ tarkoittaa 0° ja $i(19)$ tarkoittaa 90° . Mikäli \mathbf{g} :n ensimmäinen huippu on 0° :ssa, ei toinen huippu vaikuta laskentaan.

$$g = k \left(e^{-x/\sigma^2} + e^{-(x-180)/\sigma^2} \right), \quad (13)$$

jossa g :n hajonta

$$\sigma = 22.5^\circ.$$

Indeksi j käy läpi kaikki ympäristön ärsykkeiden kohdalla olevat suodattimet. Tilt-illuusion voimakkuuden on todettu heikkenevän epälineaarisesti testiärsykkeiden ja ympäröivien ärsykkeiden välisen etäisyyden kasvaessa (Wenderoth ym., 1989). Tähän perustuen painokerroin m on testiärsykkeiden ja ympäröivien ärsykkeiden keskeltä keskelle mitatun etäisyyden epälineaarinen funktio. Mallin laskennassa painokerroin on asetettu 1:ksi. Painokerroin n on testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden lukumäärän funktio. Mallin laskennassa painokerroin on asetettu 1:ksi, vastaamaan kuuden ympäröivien ärsykkeiden vaikutusta. Mikäli testiärsykkeiden ympäristössä ei ole muita ärsykejä, kolmas tekijä jää nolllaksi.

Tutkimuksen normalisaatioalgoritmin laskennassa ympäröivien ärsykkeiden etäisyyden ja lukumäärän painokertoimet asetettiin vakioiksi. Ärsykkeiden etäisyyden ja lukumäärän vaikutus tilt-illuusion voimakkuuteen voidaan kuitenkin mitata. Mittaustulosten perusteella voitaisiin kokeellisesti määrittää normalisaatioalgoritmiin kuuluvat etäisyyden ja lukumäärän painokertoimet.

Psykofyysiset mekanismit normalisoivat toisiaan samanaikaisesti. Tässä tutkimuksessa normalisaation laskentaa yksinkertaistettiin jakamalla kunkin suodattimen vaste vain yhden kerran. Heeger (1992) on kiinnittänyt huomiota solun vasteen laskemisen jälkeen laskettavan normalisaation fysiologiseen uskottavuuteen. Solujen reaktioiden rajallisen vaihteluvälin takia soluissa täytyy tapahtua normalisaatiota samaan aikaan kuin solujen reaktiot kiihtyvät. Heegerin (1992) normalisaatiomallissa käytetään takaisinkytkentäverkkoa (engl. feedback network), jonka ansiosta normalisoimattomia solujen vasteita ei tarvitse laskennassa esittää. Thomasin ja Olzakin (1997) normalisaatiokaavan toisessa osassa on hyperbolifunktio, joka mallintaa mekanismin sisäistä vasteen epälineaarista

muunnosta. Tällainen muunnos suojeleisi yksittäistä solua aktivaation liian suurelta kiihtymiseltä.

Tämän tutkimuksen mallissa jokaisen suodattimen vaste esitetään vektorina, jonka suunta on suodattimen suunta ja pituus on vasteen voimakkuus. Näiden vektoreiden summa on ärsykkeen kallistuksen edustus mallissa. Kahden ärsykkeen kallistusten erilaisuus lasketaan mallissa vektorisummien erotuksesta. Mitä suurempi on ärsykkeiden kallistusten ero, sitä suurempi on niiden tuottamien vektorisummien erotus.

3 Tutkimusongelmat

Tutkimuksen tavoitteena oli kehittää mallia, jota voi soveltaa kuvionäön paikallisten prosessien vasteiden yhdistymiseen. Tilt-illuusio voidaan saada aikaan ärsykkeillä, jotka eivät kosketa toisiinsa. Mittaamalla tilt-illuusion voimakkuutta erilaisilla ärsykeyhdistelmillä voidaan tehdä johtopäätöksiä näkökentän eri kohtiin reagoivien mekanismien välisistä vuorovaikutuksista.

Eläinkokeissa on mitattu yksittäisten näköaivokuoren solujen hermoimpulsseja solujen vastaanotinkentässä esitettyyn ärsykkeeseen. Hermoimpulssien taajuus on muuttunut solun vastaanotinkentän ulkopuolella esitettyjen ärsykkeiden vuoksi (Allman ym., 1985; Lamme, 1995; Zipser ym., 1996). Jopa solun vastaanotinkentän suotuisin kallistuskulma tai kallistuskulmavalikoivuuden jyrkkyys on saattanut muuttua (Gilbert ja Wiesel, 1990). Kuvionäön malleissa koehenkilön kallistuksen erottelukyky riippuu ratkaisevasti mallien perustason suodattimien parametreista (esim. Wilson, 1986). Vaikka suodattimien fysiologisina vastineina pidetäänkin V1:n soluja, ei malleissa ole otettu huomioon mahdollisia suodattimien valikoivuuksien muutoksia.

Kallistuskulman erottelukynnys voidaan mitata erikseen käyttäen pelkkää testiärsykettä tai eri kallistuskulmissa olevilla ärsykkeillä ympäröityä testiärsykettä. Erottelukynnystä voidaan käyttää kallistuskulmalle valikoivan mekanismin kallistuskulmavalikoivuuden mittaamiseen. Mikäli erottelukynnys muuttuu testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden

vaikutuksesta, voidaan olettaa, että muutos johtuu mekanismien kallistuskulmavalikoivuuden muutoksista.

Tilt-illuusion voimakkuus riippuu testiärsykkeen ja testiärsykettä ympäröivän ärsykkeen paikkataajuuksien suhteesta (Georgeson, 1973). Ei siis ole todennäköistä, että tilt-illuusio tapahtuisi pelkästään prosesseissa, jotka käsittelevät ärsykkeen kallistusta itsenäisenä ominaisuutena. Esimerkiksi Olzakin ja Thomasin (1998) mallissa kallistuskulman erottelu perustuu summausmekanismiin, joka ei ole juuri lainkaan paikkataajusvalikoiva. Tilt-illuusion on ainakin osittain muodostuttava jo tällaisen mallin paikkataajus- ja kallistuskulmavalikoivien mekanismien tasalla.

Testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulma vaikuttaa tilt-illuusion voimakkuuteen (esim. Westheimer, 1990) ja testiärsykkeen havaittuun kontrastiin (Cannon ja Fullenkamp, 1991 b; Solomon ym., 1993). Havaitun kontrastin muuttumista ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona on mallinnettu jakavalla vaimentamisella (Cannon ja Fullenkamp, 1996). Kallistuskulmavalikoiva normalisaatio (Olzak ja Thomas, 1998) kääntää vektorisummamallin (esim. Wilson ym., 1990) kallistuskulmarepresentaatiota. Vertaamalla tilt-illuusion voimakkuutta ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona koetuloksissa ja kallistuskulmarepresentaation siirtymistä mallissa voidaan päätellä aiheutuuko tilt-illuusio kallistuskulmavalikoivasta normalisaatiosta.

Pelkän testiärsykkeen sivusuhteen vaikutuksesta kallistuksen erottelukykyyyn voidaan päätellä minkä muotoinen ärsyke aktivoi mahdollisimman voimakkaasti mahdollisimman harvoja kallistuskulmavalikoivia mekanismeja. Käyttämällä tällaisia ärsykeitä ympäröivinä ärsykkeinä ja vaihtelemalla testiärsykkeen sivusuhdetta saadaan tietoa sijainniltaan erillisten mekanismien välisten vuorovaikutusten voimakkuudesta ja luonteesta. Esimerkiksi testiärsykkeen lyhentyessä kallistuskulmavalikoivan mekanismin kiihdyttävää aluetta lyhyemmäksi alkaa mekanismin vaste pienetä suhteessa ympäröiviin mekanismeihin. Mikäli testiärsykkeen kohdalla olevien mekanismien ja ympäristön mekanismien aktivaation suhde vaikuttaa tilt-illuusion voimakkuuteen, on ainakin osa tilt-illuusiota aiheuttavista prosesseista juuri näiden mekanismien tasolla.

Testiärsykkeen sivusuhte saattaa vaikuttaa tilt-illuusion voimakkuuteen. Vektorisummamallin ja siihen sisällytetyn kallistuskulmavalikoivan normalisaation ennustetta si-

vusuhteen vaikutuksesta voidaan verrata koetuloksiin. Ennusteen sopivuudesta tuloksiin voidaan päätellä mallin riittävyys tilt-illuusion selittämiseen.

Tilt-jälkivaikutus ei ole valikoiva ärsykkeiden kontrastin polariteetille (Magnussen ja Kurtenbach, 1979). Vaikka tilt-illuusio muodostuukin lyhyillä ärsykkeen esitysajoilla, toisin kuin tilt-jälkivaikutus, voidaan havaitun kallistuskulman siirtymiselle kummassakin illuusiassa etsiä yhteisiä ja erottavia tekijöitä. Kallistuskulmalle ja paikkataajuudelle valikoivat mekanismit ovat keskeisiä tilt-illuusion muodostumisessa. Mekanismien fysiologiset vastineet, V1:n yksinkertaiset ja kompleksit solut, reagoivat eri tavalla kontrastin polariteettiin. Yksinkertaiset solut reagoivat ainoastaan vaaleaan tai ainoastaan tummaan ärsykkeeseen, kun taas kompleksit solut reagoivat sekä vaaleaan että tummaan ärsykkeeseen. Tilt-illuusion riippuvuutta kontrastin polariteetista voidaan tutkia mittaamalla tumman testiärsykkeen havaitun kallistuskulman siirtymisen suuruus käyttäen sekä tummia että vaaleita ympäröiviä ärsykejä. Mikäli vaaleat ympäröivät ärsykkeet aiheuttavat tumman testiärsykkeen havaitun kallistuskulman siirtymisen, ei tilt-illuusio voi perustua pelkästään samanlaisten yksinkertaisten solujen välisiin vuorovaikutuksiin.

Tutkimuksen kysymykset:

1. Muuttavatko kallistuskulmalle valikoivien mekanismien väliset vuorovaikutukset mekanismien kallistuskulmavalikoivuutta?
2. Muuttavatko testiärsykettä ympäröivät ärsykkeet testiärsykkeen kallistuksen erottelukykyä?
3. Riippuuko tilt-illuusion voimakkuus testiärsykkeen sivusuhteesta?
4. Aiheuttavatko testiärsykettä ympäröivät vaaleat ärsykkeet tilt-illuusion tumman testiärsykkeen kallistuskulman havaitsemisessa?

4 Menetelmä

4.1 Laitteisto

Ärsykkeet esitettiin Nokian Multigraph 445x näytöllä, jonka tehollisen kuva-alueen leveys oli 385 mm ja korkeus 250 mm. Näytön virkistystaajuus oli 100 Hz ja pikselitaajuus oli 233 pikseliä/100 mm. Cambridge näyttökortti VSG 2/2 ohjasi näyttöä. Näytön valotiheys oli mitattu Minolta LS-110 valotiheysmittarilla. Koeohjelma ajettiin tietokoneessa, jossa oli 486 DX prosessori.

Ärsykkeet tuotettiin ohjelmoimalla NIH Image 1.60b7 kuvankäsittelyohjelmalla. Ohjelmassa oli käytettävissä 256 harmaasävyä. Kokeessa käytettyjä harmaasävyjä vastaavat valotiheydet vaihtelivat näytöllä lineaarisesti.

4.2 Ärsykkeet

Testiärsykkeinä ja testiärsykettä ympäröivinä ärsykkeinä käytettiin harmaalla taustalla tummia soikioita, joiden valotiheys muuttui x- ja y-akselin suuntaisesti Gaussin jakauman mukaisesti (kaava 14).

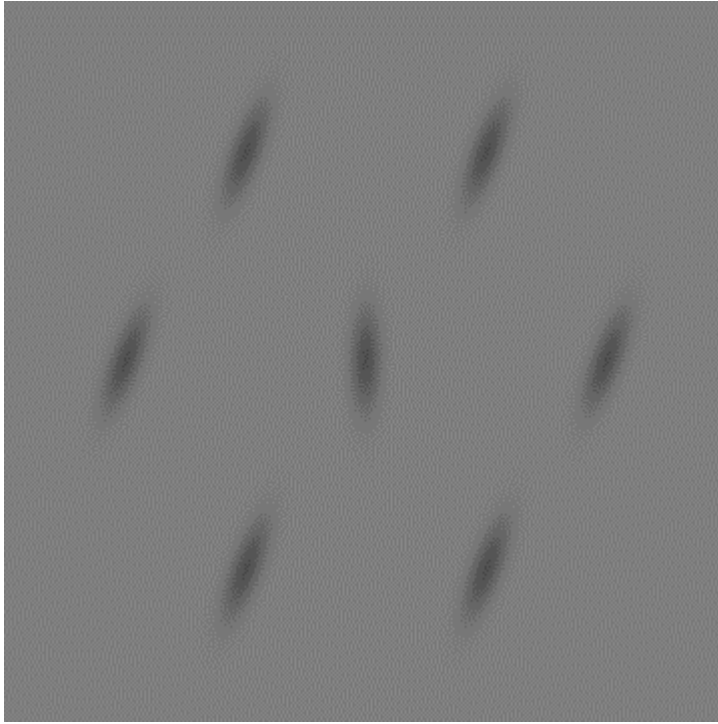
$$P(x, y) = a \left\{ e^{\left(\frac{-x^2}{\sigma_x^2} \right)} e^{\left(\frac{-y^2}{\sigma_y^2} \right)} \right\}. \quad (14)$$

Kaavassa 14 P tarkoittaa ärsykkeen valotiheysjakaumaa, σ_x x-akselin suuntaista hajontaa, σ_y y-akselin suuntaista hajontaa, ja vakiolla a säädetään kuvan kontrasti. Kolmannessa kokeessa käytettiin myös vaaleita soikioita harmaalla taustalla. Taustan valotiheys oli 24.9 cd/m² ja tummien soikioiden pienin valotiheys oli 13.4 cd/m². Vaaleiden soikioiden suurin valotiheys oli 46.2 cd/m². Ärsykesoikioiden Michelsonin kontrasti (kaava 15) oli 0.30. Kontrastin kaavassa L(max) on kuvion suurin valotiheys ja L(min) on kuvion pienin valotiheys. Ärsykkeet tuotettiin suodattamalla x-akselin suuntaisesti Gaussin jakauman mukaan jakautunut matriisi y-akselin suuntaisesti Gaussin jakauman mukaan jakautuneella matriisilla. x-akselin suuntaisen Gaussin jakauman hajonta laskettiin sen

perusteella, että ärsyke katsottuna 235 cm:n etäisyydeltä aktivoisi mahdollisimman hyvin niitä psykofyysisiä mekanismeja (Wilson ja Gelb, 1984; Wilson, 1986), joiden paikataajuusvalikoivuuden huippu on 1.7 jaksoa/näkökulma-aste. Neljä hajonnan mittaa tuotti näytölle käytännössä 0.85 näkökulma-asteen levyisen ärsykkeen. y-akselin suuntaisen Gaussin jakauman hajontaa muutettiin leveyden hajonnan kerrannaisina siten, että ärsykkeestä saatiin lähes pyöreä tai hyvin pitkä pystysuunnassa. Kertoimet olivat 1.5, 2.5, 3.5, 4.5, ja 5.5 sekä pelkällä testiärsykkeellä myös 6.5 ja 7.5. Ärsykkeen sivusuhte (engl. aspect ratio) kertoo kuinka monta kertaa ärsyke on leveyttään pidempi.

$$Kontrasti = \frac{L(\max) - L(\min)}{L(\max) + L(\min)}. \quad (15)$$

Ensimmäisessä kokeessa käytettiin pelkkää testiärsykettä. Toisessa kokeessa testiärsykkeen ympärille asetettiin 6 ärsykettä kallistettuina myötä- tai vastapäivään (kuva 3). Ympäröivien ärsykkeiden kallistuksien suuruudet olivat 5°, 10°, 15°, 20°, 30°, 40°, 50°, 60° ja 80°. Kallistuksien välit olivat pienempiä lähellä pystysuoraa kuin vaakasuoraa, koska tilt-illuusion voimakkuuden ja ympäröivien ärsykkeiden kallistuksen funktio muuttui nopeammin lähellä pystysuoraa kuin lähellä vaakasuoraa. Ympäröivät ärsykkeet olivat 1.25 näkökulma-asteen etäisyydellä testiärsykkeestä keskeltä keskelle mitattuina. Kaikkien ärsykkeiden valotiheysfunktion y-akselin suuntainen hajonta oli 3.5 kertaa suurempi kuin x-akselin suuntainen hajonta. Kolmannen kokeen ympäröivät ärsykkeet olivat samanlaisia kuin toisessa kokeessa. Kallistuksen suuruus oli kuitenkin ainoastaan 20°.



Kuva 3. Esimerkki käytetystä ärsykkeestä. Testiärsykkeen ja ympäröivien ärsykkeiden sivusuhte on 3.5. Testiärsykettä on kallistettu 1° myötäpäivään ja ympäröiviä ärsykeitä on kallistettu 20° myötäpäivään.

4.3 Koehenkilöt

Tutkimuksessa oli neljä koehenkilöä, joista yksi oli tutkimuksen tekijä (A.H.). Kolmen koehenkilön näkö oli normaali tai korjattu silmälaseilla normaaliksi. A.H.K:n silmälaseissa oli -3.01 suuruinen korjaus. Tutkimuksen tekijää lukuun ottamatta koehenkilöt eivät tunteneet tutkimuksen tavoitteita eikä heillä ollut kokemusta koehenkilönä toimimisesta.

Neljännän koehenkilön mittaukset keskeytettiin. Koehenkilön subjektiivinen pystysuora kallisteli puolelta toiselle ilman johdonmukaisuutta sekä ensimmäisessä että kolmannessa kokeessa. Koehenkilön silmälaseissa oli voimakas korjaus (-3.75). On mahdollista, että koehenkilön näkökyvyssä on puutteita, joita ei voi korjata silmälaseilla.

4.4 Mittausmenetelmä

Koemenetelmänä oli vakioärsykkeen menetelmä (engl. method of constant stimuli) (ks. esim. Gescheider, s. 42, 1985). Koehenkilöille näytettiin tietokoneen näytöllä yksinkertaisia ärsykeitä muuten pimeässä huoneessa. Ärsykeitä katsottiin yhdellä silmällä 235 cm:n etäisyydeltä. Koehenkilöiden niska oli tuettu pään liikkeiden estämiseksi. Koehenkilön kallistuksen erottelukyvyn mittaamiseksi testiärsykettä näytettiin kallistettuna myötä- tai vastapäivään. Testiärsykkeen kallistuksien lukumäärä, pystysuora eli 0° mukaan lukien, oli yhdessä koesarjassa yhdeksän. Kallistukset olivat eri suuruisia eri testiärsykkeillä, koska kallistuksen erottelukyky vaihteli huomattavasti. Testiärsykkeen pieni sivusuhte huononsi kallistuskulman erottelukykyä. Lisäksi tilt-illuusio siirsi koehenkilön erottelukynnyksiä. Kallistuksien oli oltava niin suuria, että koehenkilö saavuttaisi p (oikea vastaus) = 0.75 -pisteen kumpaankin suuntaan kallistetuilla testiärsykkeillä. Kallistukset poikkesivat pystysuorasta kumpaankin suuntaan kerrannaisina $1n$, $2n$, $3n$ ja $4n$, eli esimerkiksi 0.5° , 1.0° , 1.5° ja 2° . Eri kokeissa kerrannaisten suuruutta vaihdeltiin 0.3° - 2.5° . Yhdessä koesarjassa näytettiin kutakin ärsykettä tietyllä kallistuksella 25 kertaa. Ärsykkeiden järjestys oli satunnaistettu, eikä koehenkilö saanut palautetta vastauksensa oikeellisuudesta. Ärsykeitä näytettiin 0.5 s:n ajan ja väliajalla testiärsykkeen kohdalla oli pieni vaalea kohdistusristi. Koeasetelma oli kahden vaihtoehdon pakkovalintakoe (ks. esim. Graham, s. 32, 1989). Koehenkilön oli päätettävä kumpaan suuntaan testiärsykettä oli kallistettu ja painettava kallistuksen puoleista näppäintä. Epävarmoisakin tilanteissa, esimerkiksi kun testiärsyke koehenkilön mielestä oli täsmälleen pystysuorassa, koehenkilön oli arvattava kallistuksen suunta. Tietokone rekisteröi vastauksen ja esitti uuden ärsykkeen yhden sekunnin kuluttua näppäimen painamisesta.

4.5 Tulosten käsittely

4.5.1 Kallistuksen erottelukynnys

Tuloksiin sovitettiin Newtonin iteraatiolla (ks. esim. Griffiths ja Hilton, s. 530, 1970) psykometrisenä funktiona käytetty kumulatiivinen normaalijakauma (ks. esim. Gescheider, s. 45, 1985). Newtonin algoritmi minimoi psykometrisen funktion ja tulosten erotusten neliösumman muuttamalla kumulatiivisen normaalijakauman keskiarvoa ja keskihajontaa. Psykometrisen funktion $p = 0.25$ ja $p = 0.75$ -pisteet asetettiin kallistuksen erottelukynnyksiksi. Sovitetusta kumulatiivisesta normaalijakaumasta laskettiin käänteisen normaalijakauman kertymäfunktio pisteille $p = 0.25$, $p = 0.50$ ja $p = 0.75$. Koehenkilön subjektiivisena pystysuorana käytettiin psykometrisen funktion keskipistettä ($p = 0.5$). Etäisyyttä asteina funktion keskipisteestä $p = 0.25$ ja $p = 0.75$ -pisteisiin käytettiin koehenkilön kallistuksen erottelukynnyksenä.

Mikäli koehenkilö ei saavuttanut erottelukynnystä ($p = 0.25$ ja $p = 0.75$) jompaan suuntaan kallistetuilla ärsykkeillä, koe uusittiin käyttäen suurempia kallistuksia. Mikäli koehenkilö kykeni erottelemaan kaikki kallistukset yhtä lukuun ottamatta yli 75% todennäköisyydellä, koe uusittiin käyttäen pienempiä kallistuksia.

4.5.2 Tilt-illuusion voimakkuus

Toisessa ja kolmannessa kokeessa ympäröiviä ärsykejä kallistettiin kumpaankin suuntaan ja psykometrinen funktio sovitettiin molempiin tuloksiin erikseen. Esimerkiksi ympäröivien ärsykkeiden kallistaminen 20° vastapäivään siirsi psykometrisen funktion keskipistettä eri suuntaan kuin ympäröivien ärsykkeiden kallistaminen 20° myötäpäivään. Näiden kahden keskipisteen välinen etäisyys asteina jaettiin kahdella. Tämän jaon tulosta käytettiin havaitun kallistuskulman siirtymän suuruutena. Koska koehenkilön subjektiivinen pystysuora saattaa vääristyä jompaan kumpaankin suuntaan (Westheimer, 1990), tuottaa keskipisteiden välisen etäisyyden lasku ja sen puolittaminen johdonmukaisen arvion tilt-illuusion voimakkuudesta.

5 Koe 1: Testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus kallistuskulman erottelukykyyn

5.1 Menetelmä

Ensimmäisessä kokeessa mitattiin testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus kallistuksen erottelukynnykseen. Ärsykkeenä oli pelkkä tumma testiärsyke, jonka sivusuhdetta vaihdeltiin 1.5 - 7.5.

5.2 Tulokset ja tarkastelu

Kokeessa mitattiin paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivien mekanismien kallistuskulmavalikoivuutta. Tuloksista voidaan päätellä mekanismien kiihdyttävän alueen muoto. Kiihdyttävän alueen muotoa voidaan käyttää hyväksi valittaessa ärsykettä, joka aktivoisi mahdollisimman hyvin tietyssä paikassa olevia mekanismeja.

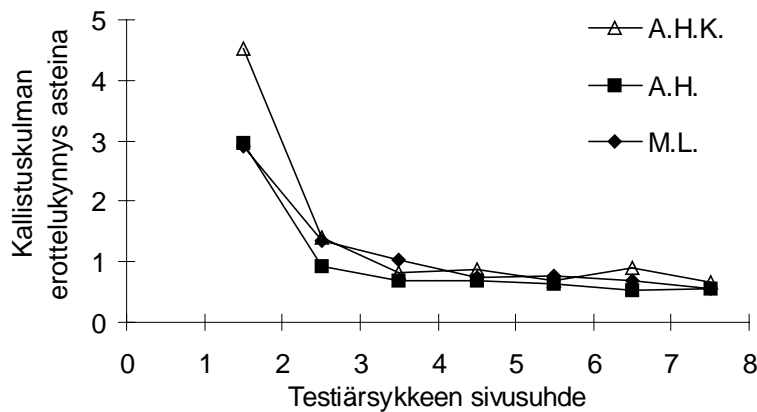
Kokeen tulokset on esitetty koehenkilöittäin kuvassa 4. Kallistuskulman erottelukynnys on piirretty testiärsykkeen sivusuhteen funktiona.

Ärsykkeen pituuden kasvaessa leveyteen nähden kallistuskulman erottelukynnys pieneni aluksi voimakkaasti (kuva 4). Kun ärsykkeen sivusuhde oli 3.5 - 4.5, kallistuskulman erottelukynnys pieneni alle 1°:een ja saavutti tason, jonka jälkeen selvää erottelukyvyn parannusta ei tapahtunut. Koehenkilö A.H.K:n kallistuskulman erottelukyky oli huomattavasti huonompi kuin muiden.

Wilson on tutkinut kokeellisesti paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivien mekanismien valikoivuuksia (esim. Wilson ja Gelb, 1984; Wilson, 1986). Näihin tutkimuksiin perustuen Wilson (1986) on esittänyt psykofyysisten paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivien suodattimien parametrit. Parametrien perusteella voidaan ennustaa, että testiärsykkeen sivusuhdetta suurennettaessa kallistuksen erottelukyky paranee aluksi voimakkaasti. Ärsykkeen pidentäminen yli suodattimen kiihdyttävän alueen ei suurena

suodattimien vasteita. Tämä näkyy koetuloksissa kallistuskulman erottelukynnyksen funktioissa. Erottelukynnykset eivät parane sen jälkeen, kun ärsykkeen sivusuhdetta suurennettiin yli 3.5 - 4.5.

Tulosten perusteella ärsyke, jonka sivusuhte on 3.5, aktivoi hyvin niitä yhdessä kohdassa olevia mekanismeja, joiden paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivuus sopii ärsykkeeseen. Tällaisia ärsykeitä käytettiin tilt-illuusiokokeissa ympäröivinä ärsykkeinä. Näin voitiin yksinkertaistaa mekanismien välisiä vuorovaikutuksia ja helpottaa tulosten tulkintaa.

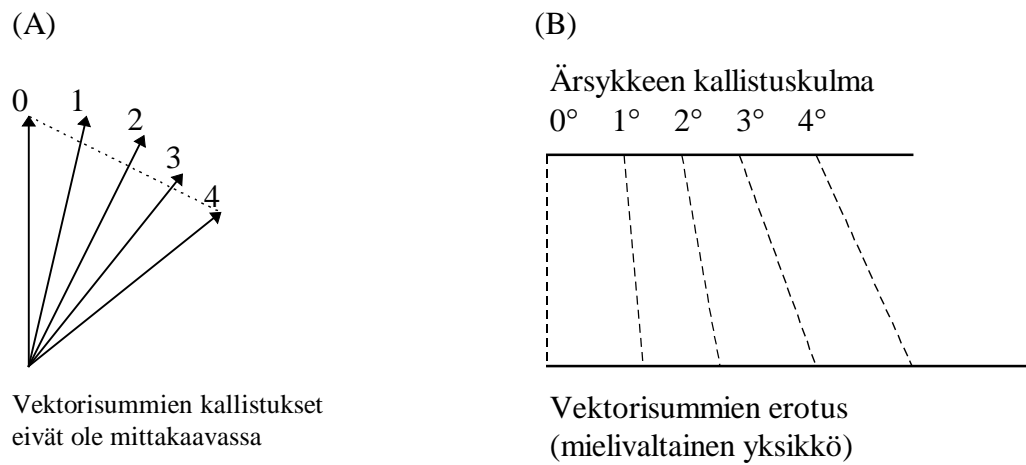


Kuva 4. Pelkän testiärsykkeen kallistuskulmien erottelukynnykset asteina koehenkilöittäin. Erottelukynnyksaste ilmaisee, kuinka paljon testiärsykettä on kallistettava pois päin subjektiivisesta pystysuorasta, jotta koehenkilö havaitsisi kallistuksen. Testiärsykkeen sivusuhte kertoo kuinka monta kertaa ärsyke oli leveyttään pidempi. Koehenkilöiden tunnuskirjaimet ovat käyrien selityksenä kuvassa.

5.3 Mallin ennuste

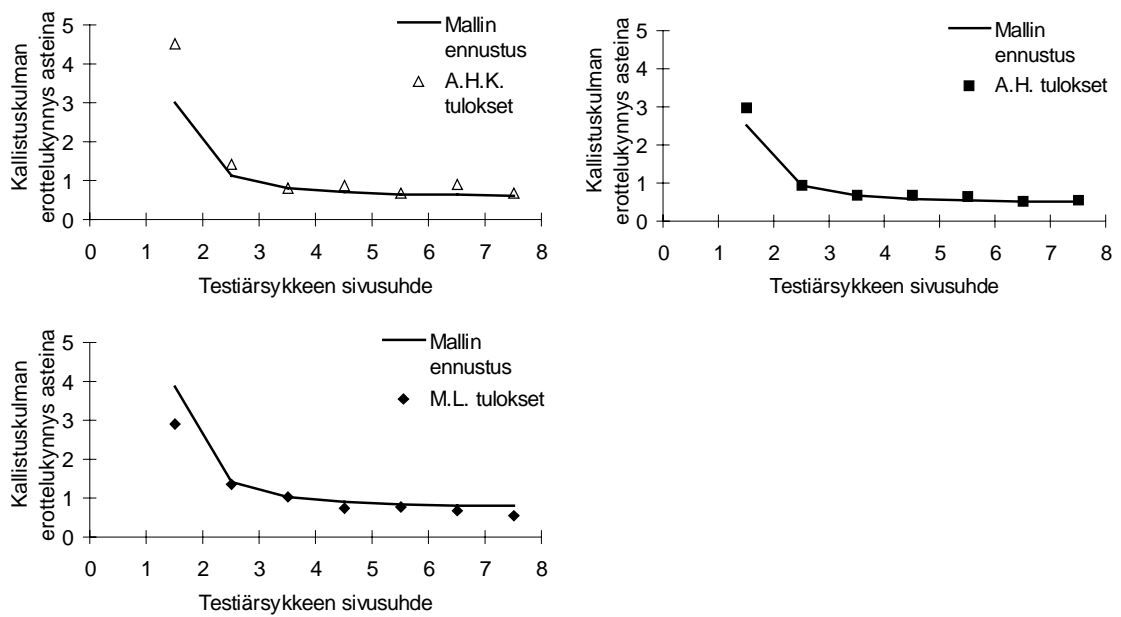
Mallinnettaessa tuloksia laskettiin ensin mallin tuottama vektorisumma pystysuoraan ärsykkeeseen, jonka sivusuhte oli 3.5. Tämän jälkeen ärsykettä käännettiin 1° kerrallaan 4° :een saakka. Jokaisen ärsykkeen kääntämisen jälkeen laskettiin mallin tuottama vektorisumma ja verrattiin sitä pystysuoran ärsykkeen tuottamaan vektorisummaan. Vektorisummien erotusten perusteella muodostettiin asteikko, josta voi laskea kuinka suuren

erotuksen sai aikaan jokin tietty ärsykkeen kallistus (kuva 5). Asteikko oli käytännössä suoraviivainen.



Kuva 5. Asteikon muodostaminen ärsykkeen kallistuskulman ja vektorisummien erotuksen perusteella. (A) Vektorisummien (nuolet) pituudet ja kulmat laskettiin käyttämällä ärsykettä, jonka sivusuhte oli 3.5 ja kallistuskulmat 0°, 1°, 2°, 3° ja 4°. Kuvassa vektorisummien numerot 0 - 4 vastaavat ärsykkeiden kallistuskulmia. Ärsykkeiden kallistuskulmien erilaisuuden edustus mallissa saatiin vektorisummien erotuksesta (katkoviiva). (B) Asteikosta lasketaan, kuinka suuren vektorisummien erotuksen saa aikaan ärsykkeen kallistaminen koehenkilön kallistuskulman erottelukynnykseen asti.

Ensimmäisen kokeen tuloksista saatiin selville koehenkilöiden kallistuksen erottelukyky, kun testiärsykkeen sivusuhte oli 3.5. Muodostetusta asteikosta voitiin laskea, kuinka suuren vektorisummien eron tuotti ärsykkeen kääntäminen erottelukynnykseen asti. Tämä ero asetettiin koehenkilön erottelukyvyn mitaksi mallissa. Kun mallissa käytettiin ärsykeitä, joiden sivusuhte vaihtui 1.5 - 7.5, täytyi ärsykettä kääntää eri suuruisia määriä erottelukyvyn mitan saavuttamiseksi. Pyöreähkö ärsyke tuotti lyhyet vektorisummat, ja ärsykettä oli käännettävä paljon. Suurennettaessa ärsykkeen sivusuhdetta yli 3.5:n ei ärsykkeen kääntämisen tarve lisääntynyt. Kuvassa 6 on piirretty mallin ennustus kallistuksen erottelukynnyksestä ja ensimmäisen kokeen tulokset ärsykkeen sivusuhteen funktiona koehenkilöittäin.



Kuva 6. Mallin ennuste kallistuskulman erottelukynnyksestä. Erilaisia testiärsykeitä on kallistettava eri suuruisia määriä erottelukynnykseksi asetetun vektorisummien erotuksen saavuttamiseksi. Nämä kallistukset on piirretty ensimmäisen kokeen tulosten kanssa koehenkilöittäin testiärsykkeen sivusuhteen funktiona. Katso yksityiskohdat tekstistä.

6 Koe 2: Ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman vaikutus tilt-illuusion voimakkuuteen

6.1 Menetelmä

Toisessa kokeessa mitattiin tilt-illuusion voimakkuus, kun testiärsyketä ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulmaa vaihdeltiin 5° - 80° :een. Ympäröiviä ärsykeitä oli kallistettu kokeessa joko myötä- tai vastapäivään. Testiärsykkeen ja ympäröivien ärsykkeiden sivusuhte asetettiin 3.5:ksi. Ensimmäisen kokeen tulosten perusteella ärsykkeet aktivoivat mahdollisimman hyvin niitä psykofyysisiä mekanismeja (Wilson ja Gelb, 1984; Wilson, 1986), jotka olivat ärsykkeen kohdalla. Samalla ärsykkeet kuitenkin aktivoivat mahdollisimman harvoja mekanismeja.

6.2 Hajontaluku

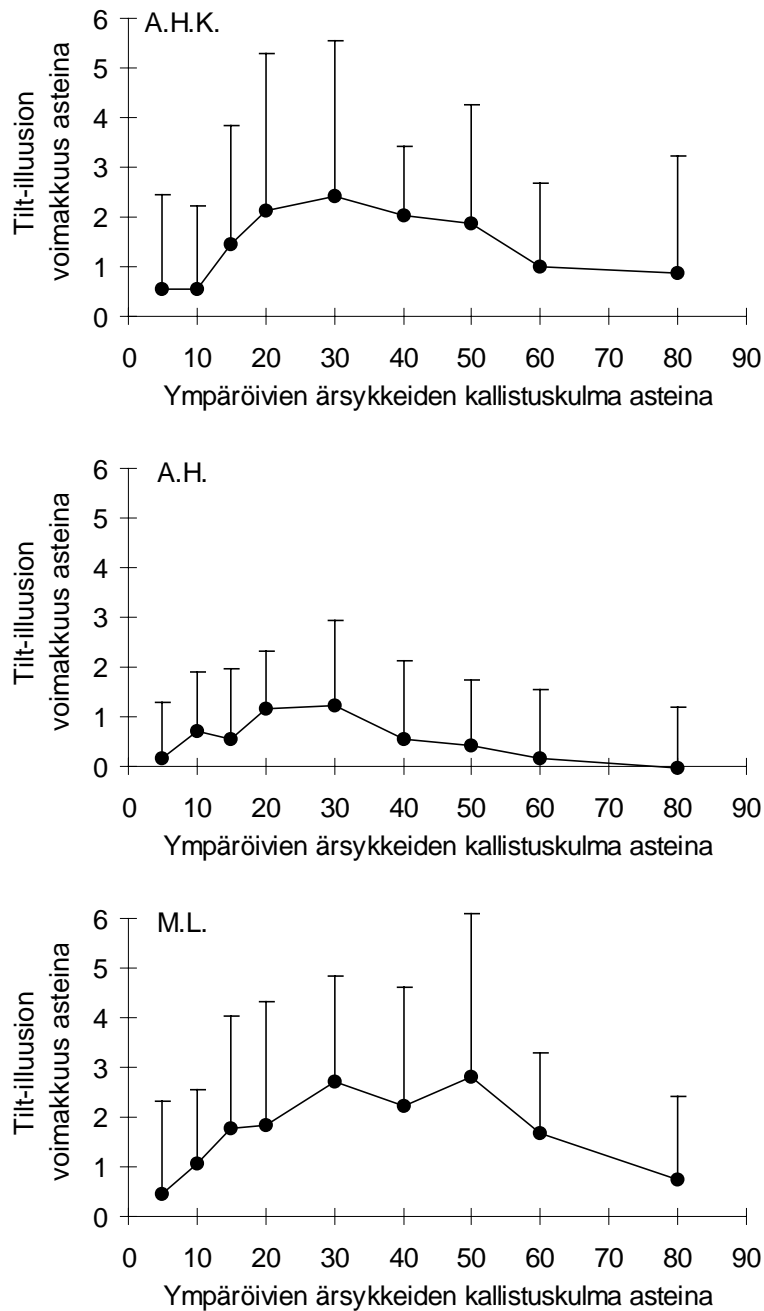
Toisen kokeen tuloksiin sovitettujen kumulatiivisten normaalijakaumien keskihajontoja käytettiin tulosten hajontalukujen laskemiseen. Ympäröivien ärsykkeiden kallistamisesta esimerkiksi 20° saatiin kaksi psykometristä funktiota, toinen "vastapäivään" ja toinen "myötäpäivään" -tilanteesta. Hajontaluku laskettiin ensin neliömällä kummankin normaalijakauman keskihajonnat (s). Neliöidyt keskihajonnat (s^2) laskettiin yhteen ja summa jaettiin kahdella. Jaon tulos palautettiin hajonnaksi ottamalla siitä neliöjuuri. Tätä hajontaa käytettiin tulosten hajontalukuna.

6.3 Tulokset ja tarkastelu

Kokeessa mitattiin tilt-illuusion voimakkuus testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona. Tilt-illuusion voimakkuudesta voidaan päätellä sijainniltaan erillisten mekanismien vuorovaikutusten voimakkuutta ja kallistuskulmavalikoivuutta. Testiärsykkeen kallistuskulman erottelukykyä voidaan verrata pelkän testiärsykkeen kallistuskulman erottelukykyyn. Erottelukykyyn muutoksista voidaan päätellä aiheuttavako mekanismien väliset vuorovaikutukset muutoksia mekanismien kallistuskulmavalikoivuudessa.

Kokeen tulokset on esitetty koehenkilöittäin kuvassa 7. Tilt-illuusion voimakkuus on piirretty ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona. Koehenkilöiden väliset erot olivat suuria, kuten monesti muulloinkin käytettäessä alueellisesti hajautettuja ärsykejä (esim. Westheimer, 1990; Cannon ja Fullenkamp, 1993). Voimakkaimman tilt-illuusion aiheuttivat 20° - 50° kallistetut ympäröivät ärsykkeet. Ympäröivien ärsykkeiden kallistaminen 20° - 30° tuotti koehenkilöillä A.H. ja M.L. suurimman havaitun kallistuskulman siirtymisen. Koehenkilö A.H:n tuloksissa tilt-illuusion voimakkuus oli pienempi kuin muiden. Koehenkilö M.L:n tuloksissa suurin havaitun kallistuskulman siirtymä on 50° :n kohdalla. Funktion yleinen muoto antaa aiheita olettaa, että yhden mittaustilanteen (ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulma 50°) tulos hieman vääristää koko funktion muotoa. 50° :n kohdalla M.L:n hajontaluku on suurimmillaan. Useam-

milla mittauskerroilla M.L:n suurin havaitun kallistuskulman siirtymä olisi ehkä lähempänä 30°:ta, kuten muilla koehenkilöillä.



Kuva 7. Tilt-illuusion voimakkuus ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona. x-akselilla 0° tarkoittaa pystysuoria ympäröiviä ärsykeitä. Pisteistä ylöspäin piirretyt virhepalkit kuvaavat hajontaluvun suuruutta. Hajontaluku on laskettu psykometrisinä funktiona käytettyjen kumulatiivisten normaalijakaumien keskihajonnoista luvussa 6.2 kuvatulla tavalla. Koehenkilöiden tunnuskirjaimet ovat kuvien vasemmassa ylälaidassa.

Tulosten mukaan tilt-illuusion tuottavat prosessit yhdistävät informaatiota näkökentästä ainakin 1.25 näkökulma-asteen etäisyydeltä. Kun ärsykkeet aktivoivat voimakkaasti näköjärjestelmän perustason mekanismeja, tilt-illuusio voi olla yhtä voimakas kuin käytettäessä toisiaan koskettavia tai risteäviä juovastoja.

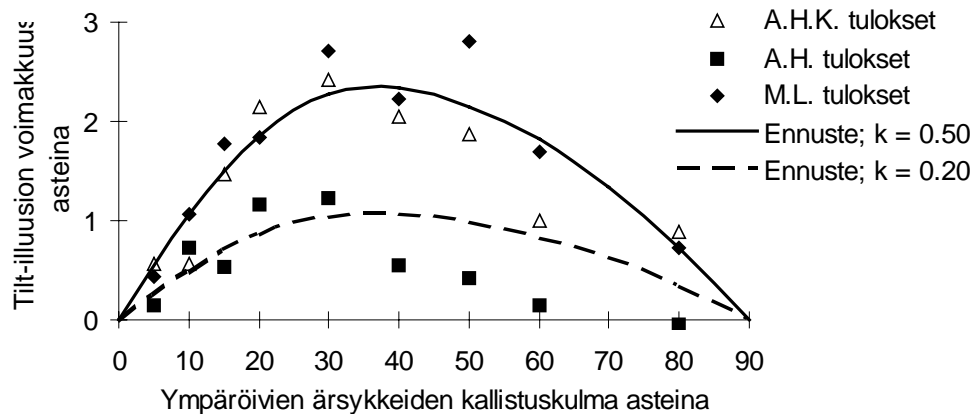
6.4 Mallin ennuste

Mallissa ympäröivät ärsykkeet vaikuttavat normalisaation kautta testiärsykkeen kallistuskulman edustukseen ylemmän tason mekanismeissa. Kolmas tekijä normalisaatiokaavan jakajassa pienentää normalisoituja vasteita ja lyhentää vektorisummaa. Kallistetut ympäröivät ärsykkeet pienentävät epäsymmetrisesti testiärsykkeen kohdalla olevien suodattimien vasteita. Samassa kallistuskulmassa ympäröivien ärsykkeiden kanssa olevien suodattimien vasteet pienenevät enemmän kuin kohtisuorassa olevien suodattimien vasteet. Tämä aiheuttaa vektorisumman kääntymisen pois päin ympäröivien ärsykkeiden kallistuksesta.

Mallissa kallistuskulman siirtymä lasketaan käyttäen ensimmäisen kokeen tuloksia mallinnettaessa luotua asteikkoa. Ensin normalisaatiokaavan jakajaan lisätään ympäröivien ärsykkeiden vaikutus. Tämän jälkeen lasketaan suodattimien vasteiden vektorisumma. Tämä vektori vähennetään saman pituisesta, mutta pystysuorasta vektorista. Pystysuora vektori vastaa koehenkilön sisäistä mielikuvaa pystysuorasta ärsykkeestä. Näiden kahden vektorin erotus muunnetaan kallistuskulmaksi ensimmäisen kokeen tuloksia mallinnettaessa luodulla asteikolla. Kallistuskulmaa voidaan verrata toisessa kokeessa mitattuun havaitun kallistuskulman siirtymään.

Mallin sopivuus tuloksiin riippuu paljon painokertoimelle g annetuista arvoista. Suuret arvot aiheuttavat mallissa suuren kallistuskulman siirtymän. Koetuloksissa tilt-illuusion voimakkuus vaihteli koehenkilöiden välillä. Tätä vaihtelua voidaan jäljitellä suurentamalla tai pienentämällä painokertoimen g arvoja, samalla kuitenkin pitäen kerroinvektorin jakauman samana. Mallin laskennassa vakion k arvot olivat 0.5 ja 0.2. Käytettäessä k :n arvoa 0.5 kaavassa 13 g :n suurin arvo oli puolet w :n suurimmasta arvosta. Kun jakauma kerrottiin 0.5:llä ennuste sopi silmävaraisesti koehenkilöiden A.H.K. ja M.L.

tuloksiin, ja kerrottaessa 0.2:lla ennuste sopi silmävaraisesti koehenkilö A.H:n tuloksiin (kuva 8).



Kuva 8 Mallin ennuste tilt-illuusion voimakkuudesta ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona. Kallistuskulmavalikoiva alueellinen normalisaatio kääntää testiärsyksen tuottamaa vektorisummaa pois päin ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulmasta. Kääntyneen vektorin ja saman pituisen, mutta pystysuoran vektorin erotus on muutettu tilt-illuusion voimakkuudeksi ensimmäisen kokeen tuloksia mallinnettaessa luodulla asteikolla. Alueellisessa normalisaatiossa käytetyn kerroinvektorin \mathbf{g} jakauma määräytyy kaavan 13 mukaan. \mathbf{g} :n jakauma kerrotaan vakiolla k , joka osaltaan vaikuttaa mallin ennustaman tilt-illuusion suuruuteen. Kuvassa on piirretty toisen kokeen tulokset ja kaksi mallin ennustetta tilt-illuusion voimakkuudesta ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona. Vakion k arvot ovat 0.5 ja 0.2.

7 Koe 3: Testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus tilt-illuusion voimakkuuteen

7.1 Menetelmä

Kolmannessa kokeessa mitattiin tilt-illuusion voimakkuus, kun testiärsykkeen sivusuhdetta vaihdeltiin samoin kuin ensimmäisessä kokeessa. Sivusuhdetta vaihdeltiin 1.5 - 5.5. Ympäröivien ärsykkeiden sivusuhde oli 3.5, kuten toisessa kokeessa. Ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulma oli 20° myötä- tai vastapäivään, ja 0° eli pystysuora. Koehenkilö A.H. teki tämän kokeen myös siten, että harmaalla taustalla testiärsyke oli tumma kuvio ja ympäröivät ärsykkeet olivat vaaleita kuvioita.

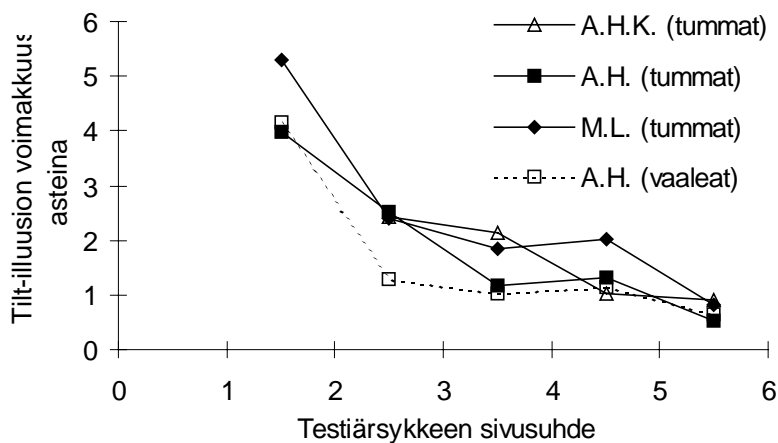
7.2 Tulokset ja tarkastelu

Kokeessa mitattiin tilt-illuusion voimakkuus testiärsykkeen sivusuhteen funktiona. Testiärsykkeen sivusuhteen vaihtelevuus vaikuttaa sijainniltaan erillisten paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivien mekanismien aktivaatioon. Aktivaation voimakkuuden vaihtelusta voidaan päätellä mekanismien välisten vuorovaikutusten luonnetta. Mekanismien valikoivuus kontrastin polariteetille ilmenee ärsykkeiden polariteetin vaikutuksesta tilt-illuusion voimakkuuteen.

Kallistettujen ympäröivien ärsykkeiden aiheuttaman tilt-illuusion voimakkuus on piirretty testiärsykkeen sivusuhteen funktiona koehenkilöittäin kuvassa 9. Tilt-illuusion voimakkuus on laskettu samalla tavalla kuin toisessa kokeessa.

Tilt-illuusion voimakkuus oli suurin, kun testiärsykkeen sivusuhde oli ainoastaan 1.5 (kuva 9). Testiärsykkeen pidentäminen pienensi illuusiota. Kun testiärsykkeen sivusuhde oli suurempi kuin 3.5, tilt-illuusion voimakkuus vakiintui suuruusluokkaan 0.3° - 1.1° . Pienimmät illuusiot mitattiin käytettäessä testiärsykeitä, joiden sivusuhde oli 5.5. Samoin kuin toisessa kokeessa, koehenkilö M.L:n tuloksissa tilt-illuusion voimakkuus oli hieman voimakkaampi kuin muilla koehenkilöillä. Vaaleat ympäröivät ärsykkeet aiheuttivat

koehenkilö A.H:lla lähes yhtä voimakkaan tilt-illuusion kuin tummatkin ympäröivät ärsykkeet. Ainoastaan testiärsykkeen sivusuhteella 2.5 mitattiin vaaleita ympäröiviä ärsykeitä käytettäessä selvästi pienempi tilt-illuusio kuin käytettäessä tummia ympäröiviä ärsykeitä.



Kuva 9 Kallistettujen ympäröivien ärsykkeiden aiheuttaman tilt-illuusion voimakkuus testiärsykkeen sivusuhteen funktiona koehenkilöittäin. Ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulma oli 20° ja niiden sivusuhde oli 3.5. Yhden koehenkilön (A.H.) tulokset ovat sekä tummilla että vaaleilla ympäröivillä ärsykkeillä. Testiärsykkeen sivusuhde kertoo kuinka monta kertaa ärsyke oli leveyttään pidempi. Koehenkilöiden tunnuskirjaimet ovat käyrien selityksenä kuvassa.

Koehenkilö A.H.K:n kallistuskulman erottelukyky oli huonompi kuin muiden koehenkilöiden. Hän ei saavuttanut erottelukynnysrajaa (p (oikea vastaus) = 0.75) pyöreimmällä testiärsykkeellä edes 10° kallistuksilla. Tämän vuoksi A.H.K:n kolmannen kokeen tuloksissa ei ole mittaustulosta testiärsykkeen sivusuhteella 1.5. Ensimmäisen kokeen tulosten perusteella sivusuhteen ja kallistuskulman erottelukynnyksen funktio tasoittuu täysin jo sivusuhteella 5.5. Kolmannessa kokeessa olisi kuitenkin tullut käyttää vielä sivusuhdetta 6.5, jotta koehenkilö A.H.K:n sivusuhteen ja kallistuskulman erottelukynnyksen funktio olisi tasoittunut.

Tilt-illuusio alkoi voimistua, kun testiärsykkeen sivusuhdetta pienennettiin alle 3.5 - 4.5. Kokeissa yksi ja kolme kallistuskulman erottelukyky alkoi heiketä samoilla ärsykkeen parametreilla, juuri kun testiärsykkeen sivusuhdetta pienennettiin alle 3.5 - 4.5. On to-

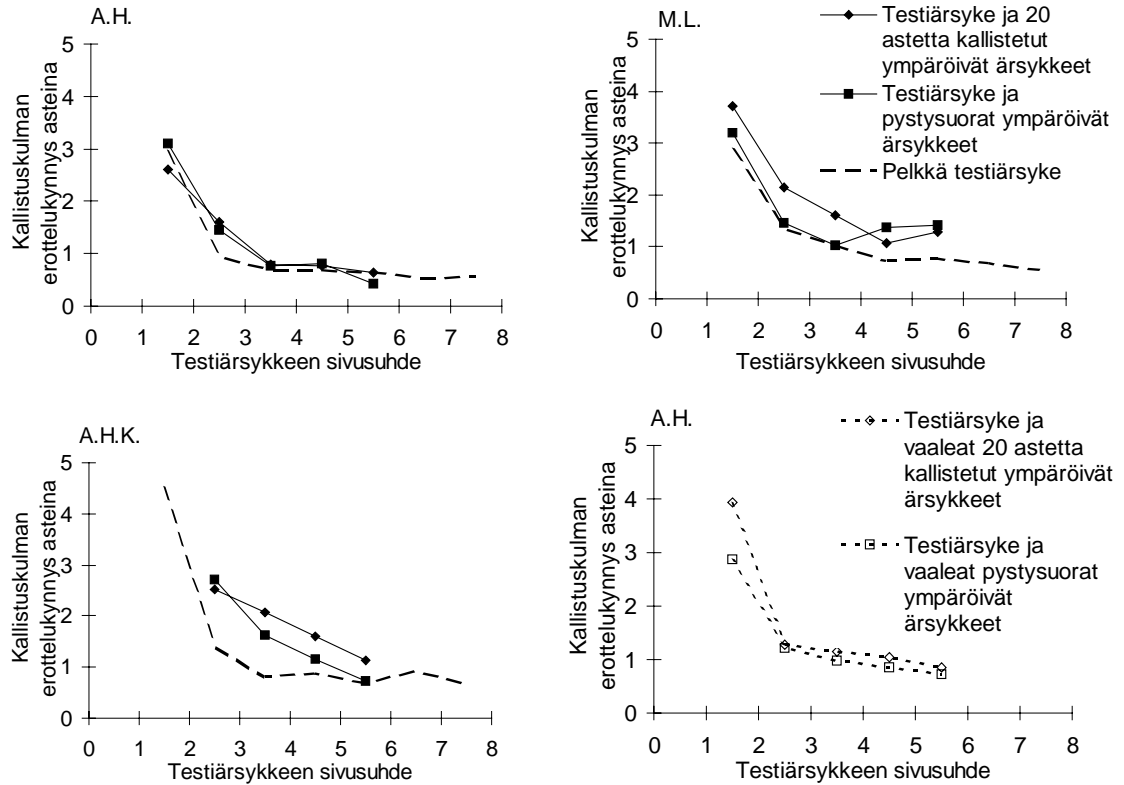
dennäköistä, että testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus sekä kallistuksen erottelukyvyn että tilt-illusion muutoksiin johtuu osittain näköjärjestelmän perustason mekanismien muodoista. Testiärsyke, jonka sivusuhte on alle 3.5, aktivoi mekanismeja vähemmän kuin ärsyke, joka peittää mekanismin koko kiihdyttävän alueen. Mekanismia pidempi ärsyke ei aktivoi mekanismeja enempää kuin sille suotuisinkaan ärsyke. Tämän vuoksi tuloksissa sekä kallistuksen erottelukyvyn että tilt-illusion voimakkuuden funktiot taasaantuvat testiärsykkeen sivusuhteen suurettua yli 3.5 - 4.5.

Tilt-illusion voimakkuuden ja kallistuskulman erottelukynnyksen suhde ei ollut testiärsykkeen sivusuhteen monotoninen eli samaan suuntaan muuttuva funktio. Kun ärsykkeen sivusuhte oli 4.5 - 5.5, olivat tilt-illusion voimakkuudet ja kallistuskulman erottelukynnykset pieniä. Tällöin vähäinenkin muutos verrattavissa arvoissa sai aikaan suuren muutoksen verrattavien arvojen suhteessa. Kallistuskulman erottelukynnyksen ja tilt-illusion voimakkuuden yhteistä muutosta sivusuhteen funktiona oli tyydyttävä tarkastelemaan laadullisesti.

Kallistettujen tai kontrollitarkoituksessa pystysuorassa esitettyjen ärsykkeiden lisääminen testiärsykkeen ympäristöön vaikutti ainoastaan vähän kallistuskulman erottelun tarkkuuteen verrattuna pelkän testiärsykkeen esittämiseen (kuva 10). Kallistuskulman erottelun tarkkuus laskettiin samalla tavalla kuin ensimmäisessä kokeessa. Samoin kuin ensimmäisessä kokeessa, selvä muutos erottelukyvystä tapahtui, kun testiärsykkeen sivusuhte oli 3.5 - 4.5. Kun ympäröivien kuvioiden polariteettia vaihdettiin siten, että ne näyttivät vaaleilta, heikkeni koehenkilö A.H:n kallistuskulman erottelutarkkuus hieman (kuva 10). Kallistuksen erottelutarkkuuden ja testiärsykkeen sivusuhteen funktion muoto pysyi edelleen lähes samana.

Vaaleat ympäröivät ärsykkeet eivät todennäköisesti saisi aikaan tilt-illuusiota tumman testiärsykkeen kallistuksen havaitsemisessa, mikäli tilt-illusion aiheuttavat prosessit vastaanottaisivat signaaleja pelkästään yksinkertaisia soluja muistuttavista psykofyysisistä mekanismeista. Yksinkertaisten solujen ominaisuuksiin kuuluu riippuvuus kontrastin polariteetista. Niitä voidaan kuvata kontrastimekanismeina. Komplekseja soluja voidaan kuvata energiamekanismeina, koska ne reagoivat ärsykkeeseen riippumatta ärsykkeen kontrastin polariteetista. Samanlaiset energiamekanismit reagoivat sekä tummiin että vaaleisiin ärsykkeisiin, kun taas kontrastimekanismit reagoivat joko tummaan

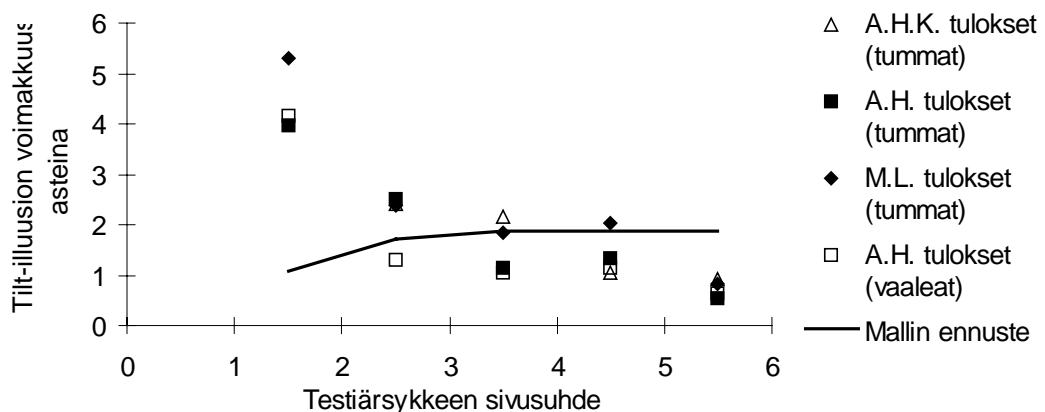
tai vaaleaan ärsykkeeseen. Tilt-illuusiota mallinnettaessa on yksinkertaisempaa käyttää perustason suodattimina energiamekanismeja kuin rakentaa vastavaiheessa olevista kontrastimekanismeista vastaava järjestelmä.



Kuva 10. Kallistuskulmien erottelukynnykset asteina testiärsykkeen sivusuhteen funktiona koehenkilöittäin. Erottelukynnys ilmaisee, kuinka paljon testiärsykettä on kallistettava pois päin subjektiivisesta pystysuorasta, jotta koehenkilö havaitsisi kallistuksen. Testiärsykkeen sivusuhte kertoo kuinka monta kertaa ärsyke oli leveyttään pidempi. Koehenkilöiden tunnuskirjaimet ovat kuvien vasemmassa ylälaudassa. Testiärsykkeen ympärillä oli pystysuoria tai 20° kallistettuja ärsykeitä, joiden sivusuhte oli 3.5. Yhden koehenkilön (A.H.) tulokset ovat sekä tummilla että vaaleilla ympäröivillä ärsykkeillä. Ensimmäisessä kokeessa mitattiin pelkän testiärsykkeen kallistuksen erottelukynnyksiä. Ensimmäisen kokeen tulokset on merkitty katkoviivalla vertailun helpottamiseksi.

7.3 Mallin ennuste

Tilt-illuusion voimakkuus laskettiin samalla tavalla kuin toisen kokeen tuloksia mallinnettaessa. Normalisaatiokaavan (kaava 11) jakajan kolmannessa tekijässä olevan kerroinvektorin \mathbf{g} kaavassa (kaava 13) vakion k arvo oli 0.5. Testiärsykkeen sivusuhteen pienentäminen pienentää ärsykkeen kokoa. Kun sivusuhde laskee alle 3.5:n, suodattimien vasteet pienenevät ja vektorisumman pituus lyhenee. Vektorisumma kallistuu pyöreämmillä testiärsykkeillä enemmän kuin pitkulaisilla. Koska vektorisumma lyhenee testiärsykkeen sivusuhteen pienentyessä, vektorisummien erotus pysyy kuitenkin lähes samana. Kun vektorisummien erotus muunnetaan tilt-illuusion voimakkuudeksi ensimmäisen kokeen mallissa luodulla asteikolla, havaitaan ettei malli ennusta koetuloksia (kuva 11). Koetuloksissa tilt-illuusion voimakkuus suureni, kun testiärsykkeen sivusuhdetta pienennettiin alle 3.5:n.



Kuva 11. Mallin ennuste tilt-illuusion voimakkuudesta testiärsykkeen sivusuhteen funktiona. Kuvaan on piirretty ennusteen lisäksi kolmannen kokeen tulokset. Sivusuhteen pienentäminen pienentää testiärsykkeen pinta-alaa ja lyhentää mallissa laskettua vektorisummaa. Ympäröivien ärsykkeiden koko ja vaikutus pysyy samana, jolloin sivusuhdetta pienennettäessä vektorisumma kääntyy yhä enemmän pois pystysuorasta. Vektorisummien erotus ei kuitenkaan suurene vektoreiden lyhenemisen vuoksi. Mallin ennuste ei sovi koetuloksiin.

8 Yleinen tarkastelu

8.1 Koe 1: Testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus kallistuskulman erottelukykyyn

Ensimmäisessä kokeessa mitattiin koehenkilöiden kallistuskulman erottelukyky yksinään esitetyn testiärsykkeen sivusuhteen funktiona. Kokeen tavoitteena oli tutkia taa-juudelle ja kallistuskulmalle valikoivan psykofyysisen mekanismin kokoa, muotoa ja kallistuskulmakaistaa. Kokeessa oletettiin, että koehenkilön kallistuskulman erottelu perustuu kyseisten mekanismien vasteita prosessoiviin ylemmän tason mekanismeihin.

Wilsonin (1986) esittämien suodattimien parametrien perusteella voidaan ennustaa, että koehenkilön kallistuskulman erottelukyky paranee ärsykkeen sivusuhdetta suurennettaessa. Ärsykkeen pidentyessä pienikin kallistus vie ärsykkeen päitä suodattimen estävien alueiden kohdalle, ja suodattimen vaste heikkenee. Tämän johdosta samassa kallistuskulmassa ärsykkeen kanssa olevan suodattimen vaste on selvästi suurempi kuin eri kallistuskulmassa olevan suodattimen vaste. Pidempi ärsyke aktivoi myös suuremman alueen lineaarisesta suodattimesta, ja tuottaa siten suuremman vasteen. Suurien vasteiden summaaminen tuottaa pitkän vektorisumman, jonka pienikin kallistaminen johtaa suureen vektorisummien erotukseen ja hyvään kallistuksen erottelukykyyn.

Koska kokeessa testiärsykkeen muotoa muutettiin suurentamalla ärsykkeen y-akselin suuntaisen eksponenttifunktion hajontaa, suurenee mekanismin vaste hieman vielä senkin jälkeen, kun ärsyke on pidentynyt mekanismin kiihdyttävän alueen ulkopuolelle. Mekanismin pituus voidaan päätellä koetuloksista (kuva 4). Testiärsykkeen sivusuhteen alue, jossa ärsykkeen pidentäminen lakkaa parantamasta kallistuskulman erottelukykyä, vastaa mekanismin kiihdyttävän alueen pituuden ja leveyden suhdetta. Koetuloksissa kallistuskulman erottelukyvyn paraneminen loppuu, kun testiärsykkeen sivusuhde on 3.5 - 4.5. Tulokset ovat sopusoinnussa Wilsonin (1986) tulosten kanssa. Ärsyke, jonka valotiheys vaihtelee Gaussin jakauman mukaisesti, aktivoi suodatinta parhaiten, kun ärsykkeen sivusuhde on noin 3.5.

Tämän tutkimuksen vektorisummamalli on laskettu eri tavalla kuin Wilsonin ja Gelbin (1984) malli. Malli ennustaa ensimmäisen kokeen koetuloksia, kun yhden ärsykkeen tuottama kallistuksen representaatio, vektorisumma, lasketaan ensin. Vasta tämän jälkeen vektorisummaa verrataan toisen, kallistetun ärsykkeen tuottamaan vektorisummaan. Erottelukynnykseksi asetetun vektorisummien erotuksen saavuttamiseksi pyöreämpää ärsykettä on kallistettava enemmän kuin pitkää ärsykettä.

Malli ei ennusta koetuloksia, mikäli eri ärsykkeiden tuottama erilainen kallistusrepresentaatio lasketaan Wilsonin ja Gelbin (1984) käyttämässä järjestyksessä. Kyseisissä mallissa lasketaan ensin jokaisen suodattimen vasteen ero kahteen ärsykkeeseen. Erotusten itseisarvot summataan Quickin (1974) kaavalla käyttäen aineistoon parhaiten sopivaa eksponenttia. Summa kuvaa ärsykkeiden erilaisuutta näköjärjestelmässä. Ensimmäisessä kokeessa käytetyt ärsykkeet ovat pinta-alaltaan ja siten energialtaan erilaisia. Ärsykkeen sivusuhteen suurentaminen suurentaa ärsykettä. Tämä aiheuttaa mallissa erotusten itseisarvojen kasvamisen vielä senkin jälkeen, kun ärsykkeen sivusuhte on yli 3.5. Cannon ja Fullenkamp (1991 a) kiinnittivät huomiota suurenevan ärsykkeen aiheuttamaan useampien mekanismien aktivoitumiseen Wilsonin ja Gelbin (1984) mallissa. Mikäli mallissa käytetään useampia suodattimia eri kohdissa suurta ärsykettä, kasvaa Quickin kaavan summa. Psykofyysisissä kokeissa ärsykkeiden erottelukyky ei kuitenkaan parane samalla tavalla. On ilmeistä, että ärsykkeen koon vaihtelevuus vaikeuttaa mallin suoraa soveltamista ärsykkeen erottelukykyyn mallintamiseen. Wilson ja Gelb (1984) summasivat Quickin kaavalla kolmen sijainniltaan erilaisen suodattimen vasteet. Yhden suodattimen vasteella ei pystytty simuloimaan tutkimuksessa käytettyä aineistoa. Tämän tutkimuksen mallissa suodattimien sijainti oli sama, eikä useampien, sijainniltaan erilaisten suodattimien vaikutusta kokeiltu.

Mallinnuksessa ei käytetty Wilsonin ja Gelbin (1984) muutinfunktiota. Muutinfunktio ja sen kaksi vakiota perustuvat kontrastinaistimisaineistoihin, eivätkä ne toimi hyvin korkeilla kontrasteilla (Cannon ja Fullenkamp, 1991 a). Muutinfunktio oli korvattu normalisaatioalgoritmien sovelluksella. Quickin kaavan summaa ei liitetty koehenkilön vastausten todennäköisyyksiin Wilsonin ja Gelbin (1984) kaavalla. Kyseisessä kaavassa olevalle kertoimelle ei voi antaa samaa arvoa liitettäessä eri laajuisten ärsykkeiden mallissa tuottamia vasteita psykometristen funktioiden pisteisiin.

Wilsonin ja Gelbin (1984) käyttämät suodattimien paikkataajuuksien valikoivuudet perustuvat tutkimukseen (Wilson ym., 1983), jossa mekanismien suotuisat paikkataajuudet vaihtelivat ± 0.25 oktaavia kolmen eri koehenkilön välillä. Nyt selostettavien kokeiden ärsykkeet ja tulosten mallinnus perustuvat oletukseen, jonka mukaan koehenkilöiden näköjärjestelmässä olisi mekanismeja, joille suotuisimman ärsykkeen paikkataajuus on 1.7 jaksoa/näkökulma-aste. Yksilöiden välisen vaihtelun takia mallin ei voi olettaa sopivan jokaisen koehenkilön tuloksiin yhtä hyvin.

Esimerkiksi Olzakin ja Thomasin (1998) mallissa perustason suodattimien lukumäärää ja kaistanleveyksiä ei ole pyritty rajaamaan, kuten Wilsonin ja Gelbin (1984) mallissa. Fysiologiset tutkimukset eivät tuekaan suodattimien lukumäärän rajoittamista (DeValois, Albrecht ym., 1982; DeValois, Yund ym., 1982). Nyt lasketussa mallissa kaikkien suodattimien paikkataajuusvalikoivuus on sama, mikä on tietysti yksinkertaistus todellisesta näköjärjestelmästä.

Korkeille paikkataajuuksille herkkien mekanismien kallistuskulmavalikoivuus on kapeampi kuin matalille paikkataajuuksille herkkien mekanismien (Wilson ym., 1990). Malli, jonka suodattimissa on sama kallistuskulmavalikoivuus, ei todennäköisesti enusta aivan tarkkaan kallistuskulman erottelukokeen tuloksia. Ärsykkeessä, jonka valotiheys vaihtelee Gaussin jakauman mukaisesti, on paljon eri paikkataajuuksia. Käytännössä ärsykkeen kaikissa paikkaajuuksissa ei ole niin paljon energiaa, että kaikki paikkataajuusvalikoivat mekanismit reagoisivat ärsykkeeseen. Kallistuskulman erottelu perustuu juuri niihin mekanismeihin, jotka paikkataajuusvalikoivuutensa takia reagoivat voimakkaimmin ärsykkeeseen.

Heegerin (1992; 1993) mukaan yksittäisten solujen normalisaatio ei ole kallistuskulmavalikoiva. Heeger perustaa kantansa osittain Bondsin (1989) tutkimukseen, jossa testattiin paikallisen normalisaation kallistuskulmavalikoivuutta yksinkertaisilla soluilla. Ainoastaan sellaisten solujen normalisaatio, joiden vastaanotinkentän kallistuskaista oli kapea, oli valikoiva kallistukselle. Bonds (1989) ei tutkinut kompleksien solujen normalisaation kallistuskulmavalikoivuutta. Tämän tutkimuksen ensimmäisen kokeen perusteella kallistuskulmavalikoivuutta ei voi vahvistaa tai kumota.

Heegerin (1992; 1993) normalisaatiomallissa otetaan huomioon solujen verkkomainen järjestäytyminen ja solujen takaisinkytkennät. Kertaalleen normalisoitu solu osallistuu normalisointiin uudestaan, kunnes verkko löytää tasapainotilan. Kaavan 11 mukainen normalisaatioalgoritmi ottaa huomioon kunkin suodattimen vasteen vain yhteen kertaan. Heeger (1992; 1993) soveltaa solujen reaktioihin tasasuuntausta ja sitä seuraavaa neliöintiä. Kaavassa 11 suodattimien vasteet ainoastaan neliöidään, kuten Olzakin ja Thomasin (1998) mallissa.

8.2 Koe 2: Ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman vaikutus tilt-illuusion voimakkuuteen

Testiärsykkeen ulkopuolella olevien ärsykkeiden on todettu laskevan kontrastin aistimiskynnystä (Polat ja Sagi, 1993; 1994). Vaikutus on paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoiva. Sivuttaisehkäisy voi pienentää spontaania aktiviteettia ja siten nostaa herkyyttä (Polat ja Sagi, 1993). Aistimiskynnyksen lasku saattaa siis johtua sivuttaisista ehkäisevistä yhteyksistä. Tämän tutkimuksen normalisaatiossa käytetty jakava ehkäisy on kallistuskulmavalikoiva sekä alueellisessa että paikallisessa osassa.

Cannonin ja Fullenkampin (1996) mukaan ehkäisevät sivuttaiset vuorovaikutukset kontrastille herkkien mekanismien välillä perustuvat jakavaan ehkäisyyn. Ehkäisyn suuruuteen vaikuttaa ympäröivien ärsykkeiden lukumäärä ja etäisyys testiärsykkeestä. Kokeissa 2 ja 3 ei mitattu ympäröivien ärsykkeiden lukumäärän ja etäisyyden vaikutusta. Tutkimusaineiston lisääntyessä vaikutukset on kuitenkin mahdollista liittää niille varattuihin kertoimiin normalisaatiossa. Nyt käytetyssä normalisaatioalgoritmista normalisoitava vaste on yhtä aikaa sekä osoittajassa että nimittäjässä. Cannonin ja Fullenkampin (1996) mallissa normalisoitava vaste ei ole nimittäjässä.

Cannonin ja Fullenkampin (1991 b) tulosten mukaan testiärsykkeen havaitun kontrastin pieneneminen on suurimmillaan silloin, kun sekä testiärsyke että ympäröivät ärsykkeet ovat samassa kallistuskulmassa. Vaikutus pienenee jyrkästi jo 15°:n suuruisella kallistuskulmien erolla, mutta ei katoa täysin edes 90°:n erolla. Kaavan 11 jakava normalisaatio on kallistuskulmavalikoiva. Sekä kontrastin että kallistuskulman havaitsemiseen vaikuttava ehkäisy voivat olla samoja prosesseja.

Tämän tutkimuksen normalisaatioalgoritmi perustuu osin Olzakin ja Thomasin (1998) vastaavaan kaavaan. Normalisaation paikallisen ja alueellisen osan painokertoimet kallistuksen suhteen on kuvattu mallin esittelyssä.

Westheimer (1990) on mitannut tilt-illuusion voimakkuutta lähekkäin olevilla lyhyillä viivoilla, joiden sijainti toisiinsa nähden muistuttaa toisen ja kolmannen kokeen ärsykeitä. Tilt-illuusion voimakkuus ympäröivien ärsykkeiden kallistuskulman funktiona oli samantapainen kuin toisessa kokeessa. Toisen ja kolmannen kokeen tuloksissa ei ole epäsuoraa tilt-illuusiota. Westheimerin (1990) tuloksissakaan kaikilla koehenkilöillä ei näy epäsuoraa tilt-illuusiota.

Siniaaltoärsykkeiden jaksonpituus vaikuttaa kontrastin normalisaation voimakkuuteen eri ärsykkeiden välisillä etäisyyksillä käytettäessä alueellisesti hajautettuja ärsykeitä (D'Zmura ja Singer, 1996; Solomon ym., 1993). Normalisaation voimakkuuden ja etäisyyden funktio on Gaussin jakauman mukainen, mikäli etäisyyden yksikkönä on siniaaltoärsykkeiden jaksonpituus (D'Zmura ja Singer, 1996).

Viiva on näköärsykkeenä monimutkaisempi kuin siniaalto. Viivan Fourier-spektrissä on kaikkia taajuuksia (ks. esim. Graham, s. 44, 1989). Viivan siniaaltokomponenttien heilahduslaajuus (engl. amplitude) on sama. Siniaaltokomponentit ovat sellaisessa vaiheessa, että summautuessaan ne muodostavat yhdessä kohdassa viivan. Tällainen ärsyke aktivoi jonkin verran kaikkia samassa kohdassa olevia eri paikkataajuuksille valikoivia mekanismeja. Westheimerin (1990) kokeissa tilt-illuusio lähes katosi testiviivan ja ympäröivien viivojen välisen etäisyyden kasvaessa yli 50 kaariminuutin. Koska viivat olivat ainoastaan 12 kaariminuuttia pitkiä, perustuu niiden kallistuskulman erottelu korkeille paikkataajuuksille valikoivien mekanismien vasteisiin. Tällaisille mekanismeille suotuisin paikkataajuus on 8 - 16 jaksoa/näkökulma-aste (Wilson ja Gelb, 1984). Mekanisille suotuisan jaksonpituuden mukaan laskien Westheimerin (1990) kokeessa 50 kaariminuutin etäisyys vastasi 6.7 (8 jaksoa/näkökulma-aste) tai 13.3 (16 jaksoa/näkökulma-aste) jaksonpituuden etäisyyttä. Siniaaltoärsykkeiden havaittuun kontrastiin on todettu vaikuttavan jopa 12 jaksonpituuden etäisyydellä olevat ärsykkeet (Cannon ja Fullenkamp, 1991). Voidaan ajatella, että Westheimerin (1990) kokeessa

suurimman vasteen tuottaneiden mekanismien korkea paikkataajuusvalikoivuus vaikutti tilt-illuusion häviämiseen jo ärsykkeiden 50 kaariminuutin etäisyydellä.

Gaussin jakauman mukaisessa valotiheysfunktiossa energia keskittyy harvoille jaksonpituuksille. Tässä tutkimuksessa käytettyjen ärsykkeiden suuri koko ja mekanismien kannalta suotuisa muoto saattoivat vaikuttaa tilt-illuusion voimakkuuteen vielä 1.25 näkökulma-asteen etäisyydellä. Ärsykkeet aktivoivat voimakkaimmin mekanismeja, joille suotuisin paikkataajuus on 1.7 jaksoa/näkökulma-aste. Näin laskien ympäröivät ärsykkeet olivat alle yhden jaksonpituuden etäisyydellä testiärsykkeestä.

Westheimerin (1990) tutkimuksessa testiviivan ja ympäröivien viivojen kirkkauden suhde vaikutti tilt-illuusion voimakkuuteen. Sekä testiärsykkeen ympäröiviä ärsykejä suurempi että pienempi kirkkaus pienensivät tilt-illuusion voimakkuutta. Tätä tulosta on vaikea selittää tämän tutkimuksen mallissa käytetyllä normalisaatiolla. Ympäröivien ärsykkeiden kirkkauden kasvattamisen pitäisi ennemminkin suurentaa kuin pienentää tilt-illuusiota.

Carpenterin ja Blakemoren (1973) mukaan tilt-illuusio johtuu ensimmäisen näköaivokuoren tasolla olevien kallistuskulmakanavien lineaarisesta, vähentävästä sivuttaisehkäisystä. Toisessa ja kolmannessa kokeessa mitattiin tilt-illuusioita, vaikka testiärsykkeen ja ympäröivien ärsykkeiden keskeltä keskelle mitattu etäisyys oli 1.25 näkökulma-astetta. Tällaiset ärsykkeet eivät aktivoi niin lähekkäisiä soluja ja kallistussarakkeita ensimmäisellä näköaivokuorella, että Carpenterin ja Blakemoren (1973) malli kallistuskulmakanavien sivuttaisehkäisystä toimisi.

Carpenterin ja Blakemoren (1973) mallissa havaittu kallistuskulma perustuu voimakkaimman vasteen tuottaneeseen kallistuskulmakanavaan. Kallistuskulmakanavan fysiologinen vastine ei voi olla yksittäinen aivokuoren solu, koska yksittäisten solujen signaalit (Tolhurst ym., 1983) ovat liian epävarma perusta ihmisen tarkalle kallistuskulman erottelukyvylle. Paradison (1988) mukaan kallistuskulman havaitseminen voi perustua V1:n yksittäisen toiminnallisen yksikön aktivaatioprofiiliin. Tämän tutkimuksen mallissa kallistuskulman representaatio muodostuu useiden suodattimien vasteiden vektorisummasta. Suodattimet eivät kuitenkaan ole suoraan rinnastettavissa V1:n toiminnallisen yksikön soluihin, eikä mallissa käytetty suodattimien joukko ole V1:n toiminnalli-

sen yksikön malli. Paradison (1988) malli ei ennusta tilt-illuusiota tämän tutkimuksen toisessa ja kolmannessa kokeessa, koska käytetyt ärsykkeet eivät aktivoi aivan vierekkäisiä soluja V1:llä.

Johnstone ja Wenderoth (1989) havaitsivat, että tilt-illuusio ei katoa, vaikka testiärsykkeen ja ympäröivän ärsykerenkaan välinen etäisyys olisi 3° . Toisessa ja kolmannessa kokeessa käytetty ärsykkeiden välinen etäisyys oli myös Johnstonen ja Wenderothin (1989) tutkimuksessa riittävän pieni tilt-illuusion aikaansaamiseksi. He kuitenkin päätelivät, että tilt-illuusion aiheuttaa kaksi prosessia, toinen V1:llä ja toinen sen jälkeen. V1:n prosessi olisi valikoiva ärsykkeen komponenteille, kun taas V1:n jälkeinen prosessi olisi valikoiva koko kuviolle. Kuvio muodostui Johnstonen ja Wenderothin (1989) tutkimuksessa renkaan muotoisesta ristiaallokosta.

Olzakin ja Thomasin (1998) kuvionerottelumallissa kallistuksen erottelu perustuu sel- laisten ylemmän tason summausmekanismien vasteisiin, jotka eivät ole paikkataajuus- valikoivia. Mekanismit summaavat kaikki samassa sijainnissa olevat paikkataajuudet, mutta vain kapealta kallistuskulmakaistalta. Olzakin ja Thomasin mallin ennusteet eroa- vat yksinkertaisempien vektorisummamallien (esim. Wilson ja Gelb, 1984) ennusteista ainoastaan erilaisista komponenteista summattuja ärsykeitä käytettäessä. Johnstonen ja Wenderothin (1989) oletama koko kuviolle valikoiva tilt-illuusiota tuottava prosessi saattaa olla samankaltainen kuin Olzakin ja Thomasin ylemmän tason summausmek- anismit.

Tutkimuksen mallissa tilt-illuusiota selitetään normalisaatiolla, joka tapahtuu V1:n ta- solla. Mallin sopivuutta voitaisiin ehkä parantaa ottamalla huomioon toisen, ylemmän tason summausmekanismien (Olzak ja Thomas, 1998; Johnstone ja Wenderoth, 1989) mahdollisuus. Kolmannessa kokeessa testiärsykkeen sivusuhteen pienentäminen laa- jentaa ärsykkeen kallistuskulmakaistaa Fourier-avaruudessa. Tällöin ärsyke aktivoi use- ampia, eri kallistuskulmille valikoivia perustason mekanismeja. Erilaisten perustason mekanismien aktivoituminen saattaa aiheuttaa ylemmän tason summausmekanismissa tilt-illuusiota tuottavia vaikutuksia. Tämä näkyisi koetuloksissa tilt-illuusion voimistu- misena pienennettäessä testiärsykkeen sivusuhdetta.

Vaikka osa tilt-illuusiota aiheuttavista prosesseista saattaakin sijaita perustason mekani-
nismien yläpuolella, on mallinnuksessa ensin käytettävä hyväksi jo olemassa oleva tieto
V1:n fysiologiasta. Eläinkokeissa on havaittu testiärsykettä ympäröivien ärsykkeiden
aiheuttavan muutoksia testiärsykkeeseen reagoivien V1:n solujen klassisten vastaan-
otinkenttien kallistuskulmavalikoivuudessa (Gilbert ja Wiesel, 1990).

Gilbertin ja Wieselin (1990) tekemä anatominen ja fysiologinen tutkimus on osoittanut
kissan aivokuorella alueella A17 olevan pitkälle ulottuvia vaakatasoisia kytkentöjä, jot-
ka yhdistävät näkökentän eri osia. Neurofysiologinen perusta ympäristön vaikutukselle
kallistuksen havaitsemiseen saattaa ihmiselläkin olla osittain V1:n tasolla. Yksittäisten
solujen hermoimpulssien taajuus voi vaimentua tai kiihtyä solun klassisen vastaanotin-
kentän ulkopuolella esitetyn ärsykkeen vaikutuksesta. Vaikutusten voimakkuus riippuu
ympäröivien ärsykkeiden ja solun vastaanotinkentässä olevan ärsykkeen välisestä kal-
listuskulmasta. Solujen reaktioiden muutoksia voidaan yrittää soveltaa vektorisumma-
mallissa suodattimien vasteiden muutoksiin. Esimerkiksi testiärsykkeen kohdalla olevi-
en sellaisten suodattimien vasteiden pienentyminen, joiden suotuisin kallistus on ympä-
röivien ärsykkeiden suuntainen, aiheuttaa vektorisumman kääntymisen pois päin ympä-
ristön kallistuskulmasta. Yksittäisten suodattimien vasteiden muuttuminen aiheuttaa
kuitenkin myös vektorisumman pituuden muutoksen. Tämä vaikeuttaa vektorisummien
erotukseen perustuvaa kallistuksen erottelukyvyn mallintamista.

Gilbert ja Wiesel (1990) ovat yksittäissolumittauksissa havainneet joidenkin solujen
vastaanotinkenttien suotuisimman kallistuskulman muuttuvan vastaanotinkentän ympä-
ristössä olevien, kallistettujen ärsykkeiden takia. Mikäli vektorisummamallissa suodat-
timien suotuisin kallistuskulma siirtyisi, siirtyisi vektorisummankin kallistuskulma.
Siirtymisen suunta ja voimakkuus riippuisi yksittäisten suodattimien valikoivuuden
muutoksen suunnasta ja voimakkuudesta. Tällaiset muutokset voisivat olla yksinkertai-
sin selitys käyttäytymisen tasolla ilmenevälle havaitun kallistuskulman siirtymälle.

8.3 Koe 3: Testiärsykkeen sivusuhteen vaikutus tilt-illuusion voimakkuuteen

Westheimer (1990) on mitannut tilt-illuusion voimakkuuden käyttämällä testiärsykkeenä soikiorengasta, jonka pituus oli 12 kaariminuuttia ja leveys 6 kaariminuuttia. Testiärsykkeen kummallakin puolella oli kallistettu viiva. Soikion havaitun kallistuskulman siirtymä oli suurempi kuin testiärsykkeenä käytetyn pelkän viivan havaitun kallistuskulman siirtymä. Kolmannessa kokeessa tilt-illuusion voimakkuus suureni, kun testiärsykkeen sivusuhdetta pienennettiin. Kolmannen kokeen pyöreähkön testiärsykkeen ja Westheimerin (1990) soikiorengaan kallistuskulmakaista Fourier-avaruudessa on laaja. Tulokset ovat kummassakin kokeessa samankaltaiset: tilt-illuusio voimistuu, kun testiärsyke aktivoi voimakkaasti sellaisiakin mekanismeja, joiden suotuisat kallistuskulmat ovat erilaisia. Westheimer (1990) ei tarjoa selitystä mittaamalleen ilmiölle.

Magnussenin ja Kurtenbachin (1979) mukaan tilt-jälkivaikutus ei ole valikoiva ärsykkeiden kontrastin polariteetille. Tilt-illuusion voimakkuus mitataan lyhytkestoisilla ärsykkeillä, ja tilt-jälkivaikutusta mitattaessa käytetään pitkäkestoisia ärsykeitä. Kuitenkin kummassakin tilanteessa ärsykkeet aktivoivat kallistuskulmalle valikoivia mekanismeja. Yksi koehenkilö teki kolmannen kokeen siten, että ympäröivät ärsykkeet olivat vaaleita ja testiärsyke oli tumma. Tilt-illuusion voimakkuus oli samaa luokkaa kuin käytettäessä pelkästään tummia ärsykeitä. Tilt-illuusion riippumattomuus ärsykkeen kontrastin polariteetista voi johtua energiamekanismeina toimivien mekanismien välisistä vuorovaikutuksista. Keskenään samanlaiset kontrastimekanismit eivät aktivoituisi yhtä aikaa näytettäessä ärsykeitä, joiden kontrastin polariteetti on eri merkkinen. On edelleen mahdollista, että ärsykkeen kallistus käsitellään itsenäisenä ominaisuutena erillisissä prosesseissa. Tilt-illuusio ja tilt-jälkivaikutus voisivat tapahtua vasta näissä prosesseissa. Tämä ei ole todennäköistä, koska tilt-illuusio on paikkataajuusvalikoiva (Georgeson, 1973).

Koehenkilöiden kallistuskulman erottelukyky heikkeni, kun testiärsykkeen sivusuhdetta pienennettiin alle 3.5 - 4.5. Tilt-illuusion voimakkuus suureni, kun testiärsykkeen sivusuhdetta pienennettiin samalla tavalla. Testiärsykkeen sivusuhteen pienentäminen alle 3.5:n pienentää paikkataajuus- ja kallistuskulmavalikoivan mekanismin vastetta. Kal-

listuskulmavalikoivan, alueellisen normalisaation teho suurenee, kun normalisoitavan mekanismin vaste pienenee suhteessa normalisaatioon osallistuvien mekanismien vastaisiin. Tämä tukee ajatusta, jonka mukaan tilt-illuusio muodostuu jo monikerrosmallin perustason suodattimien tasalla. Mikäli tilt-illuusio muodostuisi pelkästään sellaisissa ylemmän tason prosesseissa, joissa kallistus on itsenäisenä ominaisuutena, ei perustason suodattimien aktivaation suuruus ehkä vaikuttaisi tilt-illuusion voimakkuuteen.

Gilbertin ja Wieselin (1990) tutkimuksessa V1:n solun vastaanotinkentän kallistuskaista saattoi kaventua tai leventyä solun vastaanotinkentän ympäristössä olevien, kallistettujen ärsykkeiden vaikutuksesta. Vektorisummamalliin sovellettuina suodattimien kallistuskaistojen muutokset aiheuttaisivat vektorisumman suunnan muutoksen. Yksittäisten suodattimien kallistusvalikoivuuden muuttuminen aiheuttaisi vektorisummamallissa muutoksia kallistuskulman erottelukykyyneen. Kallistuskaistojen leveneminen aiheuttaisi erottelukyvyn heikkenemistä, ja kallistuskaistojen kapeneminen aiheuttaisi erottelukyvyn paranemista.

Ensimmäisessä ja kolmannessa kokeessa mitattiin myös testiärsykkeen kallistuksen erottelukyky testiärsykkeen sivusuhteen funktiona. Ensimmäisessä kokeessa käytettiin pelkkää testiärsykettä. Kolmannessa kokeessa ympäröivät ärsykkeet olivat 20° kallistettuja tai pystysuorassa. Koehenkilö A.H:n testiärsykkeen kallistuksen erottelukykyyneen ei vaikuttanut ympäröivien ärsykkeiden lisääminen. Tulosten perusteella mekanismien kallistuskaistat eivät muuttuneet. Koehenkilöillä M.L. ja A.H.K. kallistetut ympäröivät ärsykkeet heikensivät testiärsykkeen kallistuksen erottelukykyä. Erottelukyky heikkeni verrattuna sekä pelkän testiärsykkeen että pystysuorilla ärsykkeillä ympäröidyn testiärsykkeen erottelukykyyneen. Kahden jälkimmäisen koehenkilön tulosten perusteella on mahdollista, että mekanismien kallistuskaistat levenevät kallistettujen ympäröivien ärsykkeiden vaikutuksesta. Tämä olisi sopusoinnussa Gilbertin ja Wieselin (1990) mitattujen solujen vastaanotinkenttien muutosten kanssa.

9 Lähdeviitteet

- Albrecht, D. G. ja Geisler, W.S. (1991) Motion selectivity and the contrast-response function of simple cells in the visual cortex. *Visual Neuroscience*, 7, 531-546.
- Allman, J., Miezin, F. ja McGuinness, E. (1985) Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field. *Annual Review of Neurosciences*, 8, 407-430.
- Andrews, R.W. ja Pollen, D.A. (1979) Relationship between spatial frequency selectivity and receptive field profile of simple cells. *Journal of Physiology*, 287, 163-178.
- Bishop, P.O., Coombs, J.S. ja Henry, G.H. (1971) Responses to visual contours: spatio-temporal aspects of excitation in the receptive fields of simple striate neurones. *Journal of Physiology*, 219, 625-657.
- Bonds, A.B. (1989) Role of inhibition in the specification of orientation selectivity of cells in the cat striate cortex. *Visual Neuroscience*, 2, 41-55.
- Bouman, M.A. ja Walraven, P.L. (1972) Color discrimination data. Teoksessa: Jameson, D. ja Hurvich, L.M. (Toim.) *Handbook of Sensory Physiology: vii/4: Visual Psychophysics*. New York: Springer-Verlag. 484-516.
- Cannon, M.W. ja Fullenkamp, S.C. (1991 a) A transducer model for contrast perception. *Vision Research*, 31, 983-998.
- Cannon, M.W. ja Fullenkamp, S.C. (1991 b) Spatial interactions in apparent contrast: Inhibitory effects among grating patterns of different spatial frequencies, spatial positions and orientations. *Vision Research*, 31, 1985-1998.
- Cannon, M.W. ja Fullenkamp, S.C. (1993) Spatial interactions in apparent contrast: Individual differences in enhancement and suppression effects. *Vision Research*, 33, 1685-1695.
- Cannon, M.W. ja Fullenkamp, S.C. (1996) A model for inhibitory lateral interaction effects in perceived contrast. *Vision Research*, 36, 1115-1125.
- Carpenter, R.H.S. ja Blakemore, C. (1973) Interactions between orientations in human vision. *Experimental Brain Research*, 18, 287-303.
- DeValois, R. L., Albrecht, D. G. ja Thorell, L. G. (1982) Spatial frequency selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Research*, 22, 545-559.
- DeValois, R. L., Yund, E.W. ja Hepler, N. (1982) The orientation and direction selectivity of cells in macaque visual cortex. *Vision Research*, 22, 531-544.

- D'Zmura, M. ja Singer, B. (1996) Spatial pooling of contrast in contrast gain control. *Journal of the Optical Society of America, A, 13*, 2135-2140.
- Foley, J.M. (1994) Human luminance pattern-vision mechanisms: masking experiments require a new model. *Journal of the Optical Society of America, A, 11*, 1710-1719.
- Geisler, W.S. ja Albrecht, D.G. (1992) Cortical neurons: Isolation of contrast gain control. *Vision Research, 32*, 1409-1410.
- Georgeson, M.A. (1973) Spatial frequency selectivity of a visual tilt illusion. *Nature, 245*, 43-45.
- Gescheider, G.A. (1985) Psychophysics: method, theory and application. 2nd ed. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates, Inc..
- Gibson, J.J. ja Radner, M. (1937) Adaptation, after-effect, and contrast in the perception of tilted lines. I. Quantitative studies. *Journal of Experimental Psychology, 20*, 453-467.
- Gilbert, C.D. ja Wiesel, T.N. (1990) The influence of contextual stimuli on the orientation selectivity of cells in primary visual cortex of the cat. *Vision Research, 30*, 1689-1701.
- Graham, N. (1989) Visual pattern analyzers. New York: Oxford University Press, Inc..
- Griffiths, H.B. ja Hilton, P.J. (1970) A comprehensive textbook of classical mathematics. New York: Springer-Verlag.
- Heeger D. J. (1992) Normalization of cell responses in cat striate cortex. *Visual Neuroscience, 9*, 181-197.
- Heeger D. J. (1993) Modeling simple-cell direction selectivity with normalized, half-squared, linear operators. *Journal of Neurophysiology, 70, 5*, 1885-1898.
- Hirsch, J. ja Hylton, R. (1982) Limits of spatial-frequency discrimination as evidence of neural interpolation. *Journal of the Optical Society of America, A, 72*, 1367-1374.
- Howard, I.P. (1986) The perception of posture, self motion, and the visual vertical. Teoksessa Boff, K.R., Kaufman, L. ja Thomas, J.P. (Toim.) Handbook of perception and human performance. Volume 1. New York: John Wiley & Sons. Sivut 18-1 - 18-62.
- Hubel, D.H. ja Wiesel, T.N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology, 160*, 106-154.
- Hubel, D.H. ja Wiesel, T.N. (1968) Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology, 195*, 215-243.

- Hubel, D. H. (1988) Eye, brain and vision. United States of America: Scientific American Library.
- Johnstone, S. ja Wenderoth, P. (1989) Spatial and orientation specific integration in the tilt illusion. *Perception*, 18, 5-23.
- Lamme, V.A.F. (1995) The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 15, 1605-1615.
- Legge, G.E. (1981) A power law for contrast discrimination. *Vision Research*, 21, 457-469.
- Legge, G.E. ja Foley, J.M. (1980) Contrast masking in human vision. *Journal of the Optical Society of America*, 70, 1458-1471.
- LeVay, S. (1973) Synaptic patterns in the visual cortex of the cat and monkey. Electron microscopy of Golgi preparations. *Journal of Comparative Neurology*, 150, 53-86.
- Luckiesh, M. (1922) Visual illusions: Their Causes, Characteristics and Applications. New York: Van Nostrand.
- Lund, J.S., Wu, Q. ja Levitt, J.B. (1995) Visual cortex cell types and connections. Teoksessa Arbib, M.A. (Toim.) The handbook of brain theory and neural networks. Cambridge (MA): MIT Press. Sivut 1016 - 1021.
- Maffei, L. ja Fiorentini, A. (1976) The unresponsive regions of visual cortical receptive fields. *Vision Research*, 16, 1131-1139.
- Magnussen, S. ja Kurtenbach, W. (1979) A test for contrast polarity selectivity in the tilt aftereffect. *Perception*, 8, 523-528.
- Nachmias J. ja Sansbury, R.V. (1974) Grating contrast: Discrimination may be better than detection. *Vision Research*, 14, 1039-1042.
- Ohzawa, I., Sclar, G. ja Freeman, R.D. (1982) Contrast gain control in the cat visual cortex. *Nature*, 298, 266-268.
- Olzak, L.A. ja Thomas, J.P. (1986) Seeing spatial patterns. Teoksessa Boff, K.R., Kaufman, L. ja Thomas, J.P. (Toim.) Handbook of perception and human performance. Volume 1. New York: John Wiley & Sons. Sivut 7-1 - 7-56.
- Olzak, L.A. ja Thomas, J.P. (1992) Configural effects constrain Fourier models of pattern discrimination. *Vision Research*, 32, 1885-1898.
- Olzak, L.A. ja Thomas, J.P. (1998) Neural recoding in human pattern vision: Model and mechanisms. *Vision Research*. Painossa.

- O'Toole, B. ja Wenderoth, P. (1977) The tilt-illusion: Repulsion and attraction effects in the oblique meridian. *Vision Research*, 17, 367-374.
- Over, R., Broerse, J. ja Crassini, B. (1972) Orientation illusion and masking in central and peripheral vision. *Journal of Experimental Psychology* 96, 25-31.
- Paradiso M.A. (1988) A theory for the use of visual orientation information which exploits the columnar structure of striate cortex. *Biological Cybernetics*, 58, 35-49.
- Peterhans, E. ja von der Heydt, R. (1989) Mechanisms of Contour Perception in Monkey Visual Cortex. 2. Contours Bridging Gaps. *The Journal of Neuroscience*, 9, 5, 1749-1763.
- Peters, A. ja Fairen, A. (1978) Smooth and sparsely spined stellate cells in the visual cortex of the rat: a study using a combined Golgi-electron microscope technique. *Journal of Comparative Neurology*, 181, 129-172.
- Phillips, G.C. ja Wilson, H.R. (1984) Orientation bandwidths of spatial mechanisms measured by masking. *Journal of the Optical Society of America, A*, 1, 226-232.
- Polat, U. ja Sagi, D. (1993) Lateral interactions between spatial channels: Suppression and facilitation revealed by lateral masking experiments. *Vision Research*, 33, 993-999.
- Polat, U. ja Sagi, D. (1994) The architecture of perceptual spatial interactions. *Vision Research*, 34, 73-78.
- Quick, R.F. (1974) A vector-magnitude model for contrast detection. *Kybernetik*, 16, 65-67.
- Roig, B.R., Atherton, M.E., Boyd, J.D. ja Bonds, A.B. (1998) Non-uniform influence of contrast gain control over local populations of cat cortical cells. *Esitetty ARVO '98 kongressissa 10.5. - 15.5. 1998.*
- Solomon, J.A., Sperling, G. ja Chubb, C. (1993) The lateral inhibition of perceived contrast is indifferent to on-center/off-center segregation, but specific to orientation. *Vision Research*, 33, 2671-2683.
- Thomas, J.P. ja Olzak, L.A. (1997) Contrast gain control and fine spatial discrimination. *Journal of the Optical Society of America, A*, 14, 2391-2404.
- Tolhurst, D.J., Movshon, J.A. ja Dean, A.F. (1983) The statistical reliability of signals in single neurons in cat and monkey visual cortex. *Vision Research*, 23, 775-785.
- Tolhurst, D.J., Movshon, J.A. ja Thompson, I.D. (1981) The dependence of response amplitude and variance of cat visual cortical neurons on stimulus contrast. *Experimental Brain Research*, 41, 414-419.

- Virsu, V. ja Taskinen, H. (1975) Central inhibition interactions in human beings. *Experimental Brain Research*, 23, 65-74.
- Wenderoth, P., Johnstone, S. ja van der Zwan, R. (1989) Two-dimensional tilt illusions induced by orthogonal plaid patterns: effects of plaid motion, orientation, spatial separation, and spatial frequency. *Perception*, 18, 25-38.
- Westheimer, G. (1990) Simultaneous orientation contrast for lines in the human fovea. *Vision Research*, 30, 1913-1921.
- Westheimer, G. ja Li, W. (1996) Classifying illusory contours by means of orientation discrimination. *Journal of Neurophysiology*, 75, 2, 523-528.
- Wilson, H.R. (1980) A transducer function for threshold and suprathreshold human vision. *Biological Cybernetics*, 38, 171-178.
- Wilson, H.R. (1986) Responses of spatial mechanisms can explain hyperacuity. *Vision Research*, 26, 453-469.
- Wilson, H.R. ja Bergen J.R. (1979) A four mechanism model for treshold spatial vision. *Vision Research*, 19, 19-32.
- Wilson, H.R. ja Gelb, D.J. (1984) Modified line-element theory for spatial-frequency and width discrimination. *Journal of the Optical Society of America, A*, 1, 124-131.
- Wilson, H.R., Levi, D., Maffei, L., Rovamo, J. ja De Valois, R. (1990) The perception of form: Retina to striate cortex. Teoksessa Spillman L. ja Werner, J. S. (Toim.) Visual perception : The neurophysiological foundations. San Diego: Academic Press, Inc. Sivut 231 - 272.
- Wilson, H.R., McFarlane, D.K. ja Phillips, G.C. (1983) Spatial frequency tuning of orientation selective units estimated by oblique masking. *Vision Research*, 23, 873-882.
- Wilson, H.R. (1980) A transducer model for threshold and suprathreshold human vision. *Biological Cybernetics*, 38, 171-178.
- Wyszecki, G. ja Stiles, W.S. (1982) Color science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae. 2nd ed. New York: Wiley.
- Zipser, K., Lamme, V.A.F. ja Schiller, P.H. (1996) Contextual modulation in primary visual cortex. *The Journal of Neuroscience*, 16, 7376-7389.