 DOI: 10.17543/ISKKULT.2015.2.17

***Rokszin Adrienn Aranka*[1] *– Csifcsák Gábor*[2]**

[1] SZTE BTK Neveléstudományi Doktori Iskola
[2] egyetemi adjunktus, SZTE BTK Pszichológiai Intézet

A vizuális kategorizáció fejlődésének idegrendszeri alapjai

A vizuális kategorizáció folyamata – azaz a körülöttünk lévő tárgyak gyors és pontos rendezése – mindennapi tevékenységeink többségében jelen van, segítve a minket érő nagy mennyiségű információ gyorsabb és hatékonyabb feldolgozását, rendszerezését. Elsőre azt gondolnánk, hogy egy ennyire alapvető funkció már nagyon korán kialakul, azonban egyes vizsgálatok arra hívják fel a figyelmet, hogy fejlődése egészen késő gyermekkorig, serdülőkorig elhúzódik. Jelen tanulmányunkban a vizuális kategorizációs folyamatok fejlődésének idegrendszeri hátterét kívánjuk leírni, különös figyelmet szentelve az iskolás évek alatt, vagyis a 7 éves kor után bekövetkező neurális változásokra.

A kategorizációs folyamatok megfelelő működése kritikus szerepet játszik a megismerés megszervezésében és stabilitásában, hiszen az, ahogyan csoportosítjuk az egyes elemeket, meghatározza, hogy hogyan tanuljuk meg a különböző objektumok közötti relációt, és hogy ezeket a kapcsolatokat hogyan terjesztjük ki, általánosítjuk az új elemek esetén (*Mareshal* és *Quinn*, 2001). Kategorizációs képességünk hatalmas fejlődésen megy keresztül az első életév során (*Quinn* és *Eimas*, 1996a), hiszen az első néhány hónapban a csecsemők már sikeresen kategorizálják a különböző pontokból álló vizuális mintázatokat (*Bomba* és *Siqueland*, 1983) vagy a különböző orientációjú vonalakat (*Quinn*, *Siqueland* és *Bomba*, 1985). Quinn és Eimas vizsgálatai (*Eimas* és *Quinn*, 1994; *Quinn*, *Eimas* és *Rosenkrantz*, 1993; *Quinn* és *Eimas*, 1998) arra mutattak rá, hogy a 3−4 hónapos csecsemők már képesek a különböző állatokat különböző kategóriákba sorolni, sőt ebben az életkorban az arc jegyei és a fej kontúrja elegendők ahhoz, hogy különböző kategória-reprezentációkat alkossanak kutyákról és macskákról (*Quinn* és *Eimas*, 1996b; *Quinn*, *Eimas* és *Tarr*, 2001; *Spencer*, *Quinn*, *Johnson* és *Karmiloff-Smith*, 1997). Behl-Chadha (1996) vizsgálatsorozatából úgy tűnik továbbá, hogy az ilyen korú csecsemők nem csak alapszinten, hanem úgynevezett fölérendelt-szerű vagy globális kategóriák esetén is képesek absztraktabb kategória-reprezentációkat létrehozni, a gyermekek ugyanis ekkor már sikeresen megalkották az emlős kategóriáját, amely tartalmazta az újonnan bemutatott emlős példányt, kizárta viszont a nem emlőst vagy a bútort. Négyéves kor körül egy újabb nagyobb fejlődés tapasztalható, amikor a gyermekek már rendelkeznek egy korlátozott, de koherens „biológiai elmélettel", melynek köszönhetően erre az életkorra megértik, hogy az élőlények sok olyan tulajdonsággal rendelkeznek, amelyek megkülönböztetik őket az élettelen dolgoktól (*Gutheil*, *Vera* és *Keil*, 1998).

A szakirodalomban nagy vita tárgyát képezi, hogy vajon milyen változások állhatnak ezen fejlődés hátterében. Az egyik nézet (*Mandler*, 2000, 2010) fontosnak tartja megkülönböztetni a gyermek finomabb diszkriminációs képességét a mélyebb fogalmi tudáson alapuló információszervezéstől, így az elmélet szerint a fejlődést egy párhuzamosan

működő kettős reprezentációs rendszer segíti. Quinn és Eimas (1996b, 2000) azonban úgy gondolják, hogy a háttérben nem az eltérő stratégia alkalmazása áll. Az általuk képviselt modell szerint inkább arról van szó, hogy az életkor előrehaladtával a csecsemők és a gyermekek egyre több információval gazdagodnak az őket körülvevő tárgyakkal kapcsolatban, ezért amikor a szenzoros modalitáson alapuló perceptuális információk összeolvadnak a megfelelő funkcionális ismeretekkel, sokkal komplexebb, bonyolultabb kategóriák jelennek meg.

Rosch (1976) úgy gondolja, hogy bár a 3 éves gyermekek számára nem okoz problémát az ismert ingerek alapszintű besorolása, addig a fölérendelt, magasabb szintű kategorizációs folyamatok tekintetében később, az iskolai évek alatt is megfigyelhető fejlődés. Az iskolai évek során bekövetkező fejlődést támasztja alá Batty és Taylor (2002) kutatása is, amelyet 7−15 éves gyermekek és felnőttek bevonásával végeztek. Eredményeik szerint az életkor előrehaladtával a személyek egyre pontosabbak és gyorsabbak lettek. A viselkedéses változók mellett az elektroenkefalográfia (EEG) módszerének alkalmazásával a mögöttes neurális aktivitást is megvizsgálták, amely arra mutatott rá, hogy a P1, N1 és P3 komponensek (amelyek többek között a vizuális agyi területek felett, az ingert követően nagyjából 100−120, 140−190 és 300−350 milliszekundummal jelentkeznek) amplitúdó-értékeinél egyaránt életkori hatások figyelhetők meg. Ezen eredmények tehát arra utalnak, hogy bár a feladat egy nagyon egyszerű állat/nem állat döntési helyzet volt, a mögöttes idegrendszeri aktivitásban és a viselkedéses mutatókban egyaránt különbség figyelhető meg az egyes korcsoportok között. A szakirodalom alapján tehát, úgy tűnik, bár a vizuális kategorizáció csecsemőkorban igen nagy fejlődésen megy keresztül, mégis a környezetünk ingereinek egyre absztraktabb és összetettebb besorolása gyermekkorunk alatt érik és fejlődik tovább.

Jelen tanulmány a vizuális kategorizáció fejlődésének idegrendszeri hátterét kívánja leírni, különös figyelmet szentelve az iskoláskor alatt, vagyis a 7 éves kor után bekövetkező változásokra. A téma körüljárása fontos, hiszen számos kutatást és eredményt találunk a vizuális kategorizációs folyamatok korai fejlődésére vonatkozóan, az azonban még mindig tisztázatlan, hogy később milyen változások mennek végbe, és hogy ezeknek a hátterében milyen neurális folyamatok állhatnak.

A folyamat komplexitását mutatja, hogy a megismerési folyamatok széles skáláját felöleli, így a vizuális áreák mellett az agy számos területe involválódik egy adott tárgy, inger kategorizálása során (*Smith* és *Jonides*, 2000). Az előzőekben ismertettük a kategorizációs képesség fejlődésének fontosabb állomásait csecsemő-, kisgyermek-, illetve serdülőkorban, ezt követően pedig sorra vesszük mindazokat az iskoláskor alatt bekövetkező idegrendszeri változásokat, melyek befolyásolhatják a kategorizációs feladatban nyújtott teljesítményünket. A harmadik nagyobb egységben az egyes látópályák leírása mellett néhány olyan vizsgálati eredményt is felsorakoztatunk, melyek arra utalnak, hogy bár a legnagyobb fejlődés az első néhány hónapban figyelhető meg, a látópályák érése egészen serdülőkorig folytatódik. Végül pedig kitérünk a fejlődési diszlexiára is, melyben az ún. magnocelluláris sejtek és pálya deficitjének következtében sérülhet a gyors információfeldolgozás és ebből kifolyólag a vizuális kategorizációs folyamatok is.

Idegrendszeri változások a serdülőkor alatt

Bár az utóbbi évtizedekben számos kutatás irányult ezen terület feltárására, sok kérdés maradt tisztázatlan a mechanizmus idegrendszeri hátterét illetően. Érthető, hiszen olyan funkcióról beszélünk, mely látszólag nagyon egyszerű, mégis a megismerési folyamatok széles spektrumát magába foglalja, az észleléstől egészen a kivitelező funkciókig (*Smith* és *Jonides*, 2000). Így tehát beletartoznak a színek és formák feldolgozásáért

felelős occipito-temporális (ún. ventrális), illetve a mozgás és térbeli lokalizáció elemzését végző occipito-parietális (ún. dorzális) kérgi területeket is (*Van Essen*, *Anderson* és *Felleman*, 1992). Magába foglalja továbbá a temporo-parietális területeket, melyekhez a környezetünket alkotó elemek szemantikus memóriába történő reprezentálása köthető (*Damasio*, *Grabowski*, *Tranel*, *Hichwa* és *Damasio*, 1996), valamint a prefrontális területeket, melyek a folyamatok magasabb rendű koordinációjában és a döntéshozatalban játszanak központi szerepet (*Ganis*, *Schendan* és *Kosslyn*, 2007; *Smith* és *Jonides*, 1999).

Az előzőekből láthatjuk, hogy a vizuális kategorizáció folyamata során szinte az egész agy involválódik, így az életkor előrehaladtával az egyes áreákban bekövetkező változások, fejlődési folyamatok mind befolyásolhatják/javíthatják a képességünket, melynek köszönhetően sikeresen megvalósulhat a környezet ingereinek jelentéssel bíró rendszerezése.

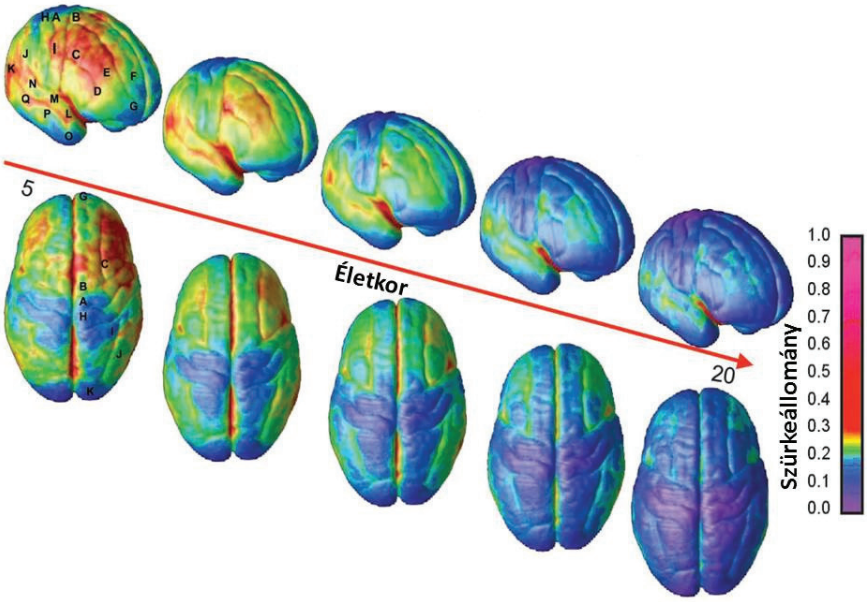
Az emberi agy strukturális fejlődésére vonatkozó ismereteink az 1970-es és 1980-as években főként a post mortem vizsgálatokból származnak, amelyek a szinaptikus denzitást, vagyis a szinaptikus sűrűséget vizsgálták. Huttenlocher vizsgálatai rámutattak arra, hogy a szinapszisok számának növekedésének vagy éppen csökkenésének idői lefolyása eltér az egyes agyi régiók esetében. A vizuális kéregben a szinapszisok sűrűsége a születést követő nyolcadik hónapban éri el a maximum értéket, ezt követően óvodáskorig csökken, amikor is elérni a felnőttekre jellemző szintet (*Huttenlocher*, *Courten*, *Garey* és *Van der Loos*, 1982). Ezzel ellentétben a végrehajtó, figyelmi és szabályozó funkciókért felelős mediális prefrontális kéregben 3-4 éves korban mérhető a maximumérték, és serdülőkorig jelentős csökkenés nem is tapasztalható (*Huttenlocher*, 1979; *Huttenlocher* és *Dabholkar*, 1997).

Az elmúlt 15 évben a különböző képalkotó eljárások fejlődésének köszönhetően ugrásszerűen megnövekedett azoknak a cikkeknek a száma, amelyek az emberi agy strukturális és funkcionális fejlődésének vizsgálatát tűzték ki célul (*Paus*, *Keshavan* és *Giedd*, 2008). Az előzőekben ismertetett post mortem vizsgálatok hiányossága, hogy kevés adat áll rendelkezésre a gyermekkorra, illetve a serdülőkorra vonatkozóan. Ezzel ellentétben a mágneses rezonancia képalkotás (MRI), nem invazív módszer lévén, lehetővé teszi longitudinálisan is vizsgálni a különböző agyi régiók fejlődésének dinamikus sorrendjét és annak idői lefolyását (*Toga*, *Thompson* és *Sowell*, 2006). Az MRI vizsgálatok fókuszában főként a fejlődés során a szürke- és a fehérállomány térfogatában bekövetkező változások állnak. A vizsgálatok összességében rávilágítanak arra, hogy megközelítőleg 20 éves korig jelentős változások mennek végbe az agyban, azonban eltérő fejlődési mintázatok figyelhetők meg a szürke-, illetve a fehérállományt illetően.

Több vizsgálat eredménye bizonyította, hogy a fehérállomány mennyisége lineáris növekedést mutat egészen a 20-as évekig, továbbá fejlődési görbéje nem különbözik szignifikánsan az egyes lebenyek esetében (*Giedd*, *Blumenthal*, *Jeffries*, *Castellanos*, *Liu*, *Zijdenbos*, *Paus*, *Evans* és *Rapoport*, 1999; *Paus*, *Zijdenbos*, *Worsley*, *Collins*, *Blumenthal*, *Giedd*, *Rapoport* és *Evans*, 1999). Bár a szürkeállomány térfogatváltozását vizsgáló cikkek egyetértenek abban, hogy a bekövetkező változások nem lineárisak, továbbá területenként eltérő érési görbéket mutatnak, ellentmondásokat találunk a tekintetben, hogy melyek azok a területek, amelyek korábban, illetve melyek azok, amelyek később érnek. Giedd és munkatársai (1999) longitudinális MRI vizsgálatukban azt találták, hogy a szürkeállomány térfogata a frontális, illetve parietális lebenyek esetében megközelítőleg 12 éves korban éri el a maximumértéket, ezt követően pedig csökkenés figyelhető meg. A temporális lebeny esetében a maximumérték 16 éves kor körül mérhető, az occipitális lebenynél pedig a szürkeállomány térfogatnövekedése egészen a 20-as évekig eltolódik.

Egy újabb fejlődési tanulmányban Gogtay és munkatársai (2004) a humán agykéreg szürkeállománya fejlődésének dinamikus anatómiai sorrendjét mutatták be 4 és 21 éves

kor között, az elemzéshez azonban az előzőnél pontosabb módszert alkalmaztak. Vizsgálatukban 13 egészséges gyermek vett részt, akiknek 2 évente összesen 8−10 alkalommal készítették el az MRI felvételét. Eredményeik szerint a szürkeállomány térfogata elsőként a hátsó parietális területeken, pontosabban az elsődleges szenzomotoros területeken mutat csökkenést, ezt követően pedig a prefrontális kéreg, majd a parietális és occipitális kéreg, végül a temporális kéreg területén figyelhető meg csökkenés (1. ábra). Tehát úgy tűnik, hogy elsőként az alacsonyabb rendű, szenzoros és motoros kérgi területek (mint például a szomatoszenzoros és vizuális kéreg) fejlődése megy végbe, és csak ezt követően érnek a magasabb rendű, úgynevezett asszociációs kérgek, amelyek a már korábban fejlődő területekről származó információkat is integrálják. Fontos megjegyezni, hogy a szürkeállományi területek térfogatcsökkenését főként a szinapszisok mennyiségének csökkenésével (az ún. szinaptikus „pruning" jelenségével) magyarázzák.



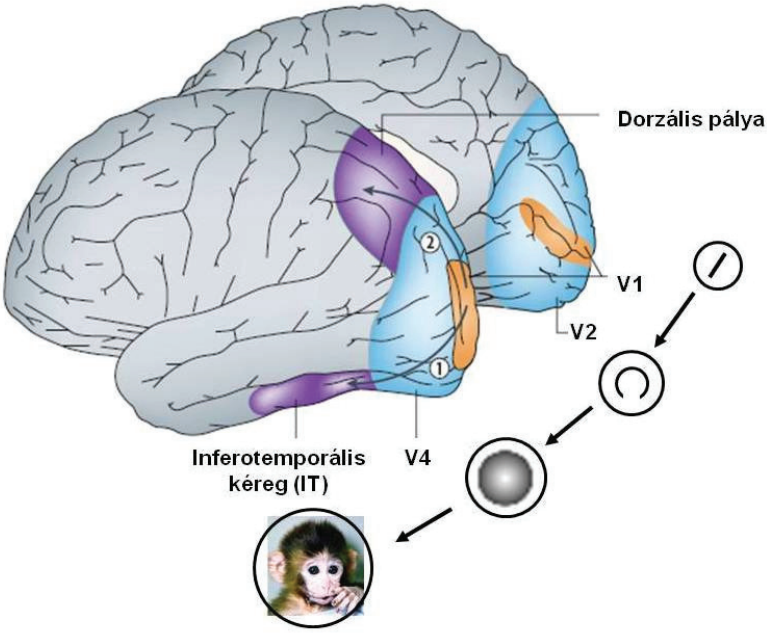
1. ábra. Az ábra a szürkeállomány térfogatváltozásának MRI felvételeit mutatja. A jobb oldali színes sáv az adott színekhez tartozó értékeket ábrázolja (Gogtay és mtsai, 2004)

Az eddig ismertetett vizsgálatokból jól látszik, hogy az egyik legkorábban érő terület a vizuális kéreg. Érthető, hiszen evolúciós szempontból vizsgálva a kérdést sok esetben a túlélést is szolgálhatja, ha az egyén sikeresen észleli az esetleges veszélyt, illetve megfelelően különbözteti meg az ehető és a mérgező gyümölcsöket. Fontos kiemelni azonban, hogy a fejlődés korántsem áll meg csecsemőkorban vagy kisgyermekkorban, hiszen úgy tűnik, a látópályák érése egészen serdülőkorig elhúzódik (*Benedek*, *Benedek*, *Kéri* és *Janáky*, 2003; *Kovács*, 2000; *Mahajan* és *McArthur*, 2012).

A vizuális csatornák és fejlődésük

Egyre elterjedtebbek azok az elméletek, melyek a vizuális információ parallel feldolgozását hangsúlyozzák, vagyis úgy gondolják, hogy a minket érő vizuális ingerek különböző jellemzőit látórendszerünk egyszerre, egymástól függetlenül elemzi és dolgozza fel (*Benedek*, *Janáky*, *Benedek* és *Kéri*, 2006). A vizuális feldolgozással kapcsolatos

irodalomban legtöbbször olvasható felosztásban a ventrális és dorzális pályák szerepét hangsúlyozzák. Képalkotó eljárásokat alkalmazva kimutatták, hogy míg a dorzális pálya (elsősorban a parietális kérgi áreák) főként a vizuális inger lokalizálásával, illetve a mozgás érzékelésével kapcsolatos, addig a ventrális pályának a tárgyak azonosításában van fontos szerepe (*Mishkin*, *Ungerleider* és *Macko*, 1983). A vizuális feldolgozás hagyományos, előremutató modellje szerint az információ a szemből egy szubkortikális átkapcsolódás után (oldalsó térdestest) az elsődleges látókéregbe, az úgynevezett V1 területbe jut. A V1-ben a sejtek viszonylag egyszerű vonásokra érzékenyek (mint például egy adott térbeli orientációjú vonal/sáv), de ahogy halad tovább az információ a V2 és V4 területek felé, a sejtek egyre összetettebb ingerekre, vonások kombinációjára reagálnak. Így egyre pontosabb lesz a részletazonosítás, míg elérve az inferotemporális kérget már komplex vizuális ingerekre, például arcokra, testrészekre, adott tárgyakra érzékeny sejteket találunk. A ventrális pálya tehát egy hierarchikus felépítéssel jellemezhető, amelyben a magasabb rendű területek neuronjai egyre bonyolultabb reprezentációkat kódolnak az alacsonyabb rendű területekről származó információk összevonásával (2. ábra) (*Logothetis* és *Sheinberg*, 1996; *Rolls*, 2000; *Rousselet*, *Thorpe* és *Fabre-Thorpe*, 2004).



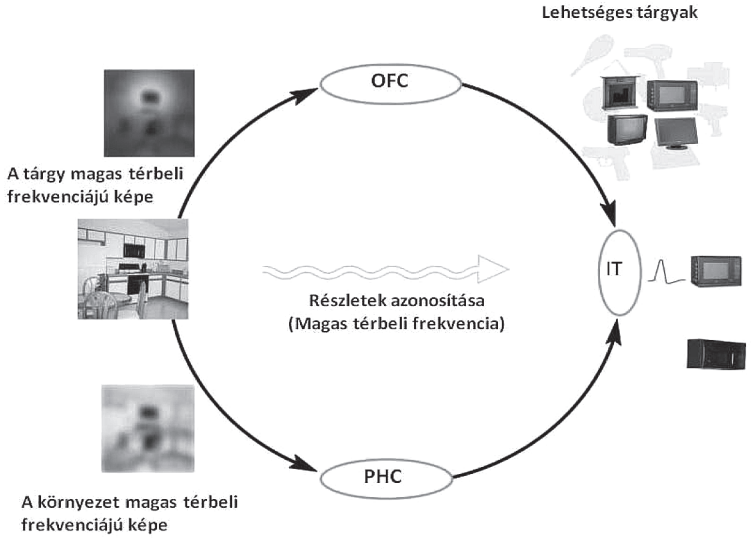
2. ábra. Az ábra a vizuális feldolgozás hagyományos, előremutató modelljét ábrázolja. Jól látható, hogy a V1-től az inferotemporális kéreg felé haladva a sejtek egyre összetettebb ingerekre reagálnak (az ábra saját szerkesztés Rousselet, Thorpe és Fabre-Thorpe, 2004 nyomán)

Szintén népszerűnek mondhatók az ún. magno- és parvocelluláris szubkortikális pályákra építő elméletek, melyek a retina különböző méretű ganglion-sejtosztályaiból indulnak ki. Számos különbséget figyelhetünk meg a két pálya között. Míg a magnocelluláris pálya (M-pálya) az alacsony térbeli frekvenciájú („elmosódott") és alacsony kontrasztú, dinamikus, illetve akromatikus ingerek elemzését végzi, addig a parvocelluláris pálya (P-pálya) a magas térbeli frekvenciájú („részletgazdag") és statikus ingerekre mutat érzékenységet,

illetve fontos kiemelni a színészlelésben betöltött szerepét is (*Livingstone* és *Hubel*, 1988). Számos korábbi elmélet kísérelt meg párhuzamot vonni a fent említett látópályák között. A hagyományos nézet szerint míg a ventrális és parvocelluláris pályák a tárgyfelismerésben játszanak fontos szerepet, addig a dorzális, illetve magnocelluláris pályák a mozgásdetekcióért felelősek (*Merigan* és *Maunsell*, 1990; *Merigan*, *Katz* és *Maunsell*, 1991). Mára ez a pályák között vont párhuzam csak egy túlzott leegyszerűsítésnek tűnik, hiszen vizsgálatok bizonyítják, hogy mind a két pályának van bemenete a ventrális pályába (*Ferrera*, *Nealey* és *Maunsell*, 1992, 1994; *Nealey* és *Maunsell*, 1994).

Bar (2003) elmélete szerint a durvább térbeli információt szállító M-pálya homályos, elmosódott képek formájában reprezentálja az ingert, amely információ az orbitofrontális kéregbe (OFC) jutván elősegíti az ingerrel kapcsolatos gyors predikciók kialakulását („Mihez hasonlít leginkább, amit látok?”) (3. ábra felső része). Ezzel párhuzamosan történik a kontextus, vagyis jellemzően a háttér elemzése a parahippokampális (PHC), illetve a retrospleniális kéreg (RSC) bevonásával, amely szintén a magnocelluláris pályához köthető (Bar, 2004). Ezek alapján a meglévő predikciók közül kiválasztjuk azokat a tárgyakat, amelyek jellemzően ilyen környezetben fordulnak elő (3. ábra alsó része) (Bar és Aminoff, 2003; Bar, 2004). Ezeket az információkat egészíti ki a ventrális pálya (parvocelluláris rendszer) részletgazdag információja, mely tovább finomítja a képet, és a legtöbb esetben egyértelműsíti, hogy mit is látunk (Bar, 2003, 2009).

Hogy milyen szerepet is töltenek be a magno-, illetve parvocelluláris pályák a kategorizációban? Bar (2003) elmélete szerint a durvább térbeli információt szállító M-pálya homályos, elmosódott képek formájában reprezentálja az ingert, amely információ az orbitofrontális kéregbe (OFC) jutván elősegíti az ingerrel kapcsolatos gyors predikciók kialakulását („Mihez hasonlít leginkább, amit látok?”) (3. ábra felső része). Ezzel párhuzamosan történik a kontextus, vagyis jellemzően a háttér elemzése a parahippokampális (PHC), illetve a retrospleniális kéreg (RSC) bevonásával, amely szintén a magnocelluláris pályához köthető (*Bar*, 2004). Ezek alapján a meglévő predikciók közül kiválasztjuk azokat a tárgyakat, amelyek jellemzően ilyen környezetben fordulnak elő (3. ábra alsó része) (*Bar* és *Aminoff*, 2003; *Bar*, 2004). Ezeket az információkat egészíti ki a ventrális pálya (parvocelluláris rendszer) részletgazdag információja, mely tovább finomítja a képet, és a legtöbb esetben egyértelműsíti, hogy mit is látunk (*Bar*, 2003, 2009). Ez utóbbi azonban lassabb folyamat, így egyrészt a gyorsaság, másrészt pedig az energiatakarékosság miatt „kifizetődőbb” a pontatlan, de gyors feldolgozásra helyezni a hangsúlyt. Így tehát a mikrohullámú sütő azonosítását (3. ábra) nem csak a ventrális pálya segíti, hanem a magnocelluláris pálya által szállított gyorsabb, de durvább térbeli felbontású információ is, mely komplex ingerek esetén segítheti a céltárgy ún. „top-down” (felülről lefelé ható) jellegű azonosítását. Mivel a modell szerint ezek a „top-down” jellegű hatások a homloklebeny alsó területeiből származnak, így ezen területek kései érése jelentősen befolyásolhatja a látókérgi folyamatokat, továbbá a vizuális kategorizációs feladatban nyújtott teljesítményt.

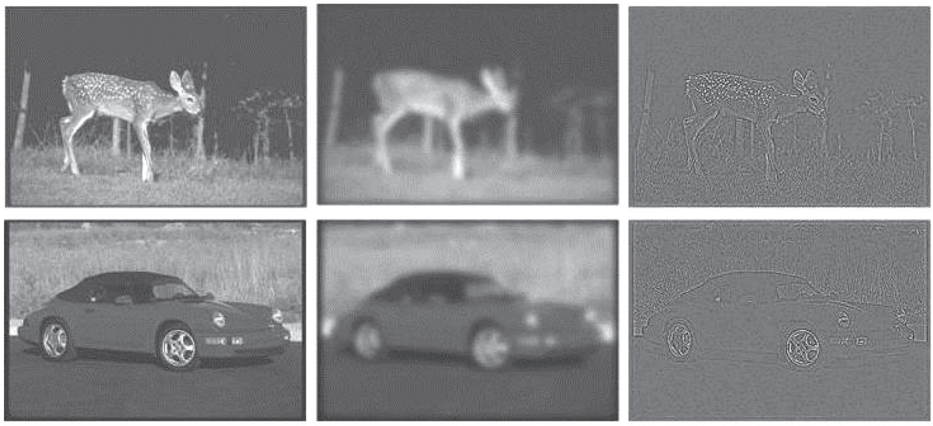


3. ábra. Az ábra a vizuális ingerek feldolgozását és elemzését mutatja Bar (2004, 2009) elmélete szerint. A tárgy azonosítását a ventrális pálya (parvocelluláris rendszer) mellett, a magas térbeli frekvenciákra érzékeny magnocelluláris pálya is segíti, amely a kontextus elemzésével aktiválja a lehetséges tárgyreprezentációkat (az ábra az alábbi közleményből lett átvéve és módosítva: Bar, 2009)

A vizsgálatok alapján úgy tűnik, hogy születéskor a parvocelluláris pálya kevésbé érett, így csecsemőkorban, az első néhány hónapban, a magnocelluláris csatorna által szállított információ a meghatározó (*Adams* és *Courage*, 2002; *Braddick* és *Atkinson*, 2011; *Dobkins*, *Anderson* és *Lia*, 1999; *Johnson* és *Morton*, 1991). Ebben az időszakban a gyermekek főként homályos képek formájában elemzik a környezet ingereit (ld. pl.: 4. ábra második oszlopa). Később, gyermekkorban ellentétes mintázat figyelhető meg, mivel erre az életkorra az M-pálya érése lemarad, sőt érdekes módon úgy tűnik, hogy sokkal nagyobb sebezhetőséget mutat az idegrendszeri zavarokkal, károsodásokkal szemben (*Braddick*, *Attkinson* és *Wattan-Bell*, 2003; *Gunn*, *Cory*, *Atkinson*, *Braddick*, *Wattam-Bell*, *Guzzetta* és *Cioni*, 2002). A magnocelluláris pálya kései érését támogatják Benedek és munkatársai (2005) eredményei is, akik 5−14 éves kor között úgynevezett szinuszos rácsmintázatok segítségével vizsgálták a vizuális kontrasztérzékenység fejlődését. Eredményeikből arra következtettek, hogy 11−12 éves korig jelentős fejlődés figyelhető meg a vizuális kontrasztérzékenység területén, továbbá úgy tűnik, az érés jelentősebb az alacsonyabb térbeli frekvenciák (vagyis az M-pálya) esetén (*Benedek*, *Kéri*, *Benedek*, *Janáky* és *Kovács*, 2005). Az M-csatorna késői fejlődésére utalnak a mozgáskoherenciaküszöb-vizsgálatokból származó eredmények (*Gunn*, *Cory*, *Atkinson*, *Braddick*, *Wattam-Bell*, *Guzzetta* és *Cioni*, 2002), továbbá az ún. illuzórikus flicker-kontraszt feladatokat alkalmazó kutatások adatai is (*Barnard*, *Crewther* és *Crewther*, 1998).

A két pálya fejlődésében hasonló dinamikát figyeltünk meg 2013-ban (*Rokszin*, 2013) folytatott kutatásunkban is, melyben az állatokat, illetve járműveket ábrázoló komplex eredeti képek mellett azok alacsony, illetve magas térbeli frekvenciájú módosított változatait alkalmaztuk (4. ábra), 7−15 éves egészséges gyermekek és fiatal felnőttek bevonásával. Az eredményekből arra következtethetünk, hogy mind az M-, mind a P-pálya fejlődése még iskoláskorban is folytatódik, továbbá 7 és 13 éves kor között a magnocelluláris pálya erőteljesebb érése figyelhető meg. Fontos azonban kiemelni, hogy mivel ebben az esetben komplex képek kategorizációja volt a feladat, Bar (2003, 2009) modellje szerint

elképzelhető, hogy a magnocelluláris pályát stimuláló, alacsony térbeli frekvenciákat tartalmazó képekre jelentkező hosszabb reakcióidő a frontális lebeny fejletlenségével, és így a nem megfelelő „top-down" jellegű visszacsatolással is magyarázható. Mivel a homloklebeny ebben az életkorban még viszonylag éretlen (*Giedd* és *mtsai*, 1999; *Gogtay* és *mtsai*, 2004), az alacsony térbeli frekvenciájú ingerek feldolgozásának nehézségét az éretlen magnocelluláris pálya mellett a kevésbé erőteljes prefrontális kéregből induló „top-down" hatások is okozhatják.



4. ábra. Az ábrán az eredeti képtípus mellett a csak alacsony, illetve csak magas térbeli frekvenciákat tartalmazó állatokat vagy járműveket ábrázoló komplex képekre látható példa (Rokszin, 2013)

Az előzőekben felsorakoztatott eredmények mind arra hívják fel a figyelmet, hogy bár a látási funkciókat illetően a legkifejezettebb fejlődést az első életév során figyelhetjük meg, érésük egészen a gyermekkor végéig, a serdülőkorig elhúzódhat, ezzel is befolyásolva a vizuális kategorizációs feladatban nyújtott teljesítményt.

A vizuális kategorizáció sérülése patológiás csoportban

A szakirodalomban a magnocelluláris pálya kései érése mellett annak fokozott plasztticitására, illetve sérülékenységére is számos eredményt találunk. A főként mozgáskoherenciaküszöb-vizsgálatokból származó eredményekből úgy tűnik, hogy rosszabb teljesítmény figyelhető meg több genetikai vagy szerzett fejlődési rendellenességnél, mint például hemiplégiánál (*Gunn* és *mtsai*, 2002), autizmusnál (*Koldewyn*, *Whitney* és *Rivera*, 2010; *Spencer* és *mtsai*, 2000), koraszülésnél (*Atkinson* és *Braddick*, 2007; *Taylor*, *Jakobson*, *Maurer* és *Lewis*, 2009), vagy fejlődési diszlexiánál (*Cornelissen*, *Richardson*, *Mason*, *Fowler* és *Stein*, 1995; *Hansen*, *Stein*, *Orde*, *Winter* és *Talcott*, 2001; *Kevan* és *Pammer*, 2008; *Ridder*, *Borsting* és *Banton*, 2001; *Samar* és *Parasnis*, 2007). Jelen tanulmányban csak a fejlődési diszlexiásokkal folytatott kutatások eredményeire fókuszálunk.

A fejlődési diszlexia meghatározására számos definíció létezik, azonban a gyakorlatban és a különböző kutatásokban leggyakrabban használt definíció szerint diszlexiásoknak tekintjük azokat, akiknek olvasási teljesítménye jelentősen eltér (gyengébb) az életkor, illetve az IQ alapján várttól, és ez az eltérés nem magyarázható motivációhiánnyal, nevelési hátránnyal, fizikai vagy pszichiátriai problémákkal (*Stein*, 2001). Bár

a szocioökonómiai, valamint a különböző családi tényezők hatással vannak az olvasási képességek fejlődésére, mégis úgy tűnik, hogy nincs semmilyen ok-okozati összefüggés az előbb említett faktorok és a diszlexia között (*Vellutino*, *Fletcher*, *Snowling* és *Scanlon*, 2004). A diszlexia minden ismert nyelven jelen van (*Lindgren*, *DeRenzi* és *Richman*, 1985; *McBride-Chang*, *Lam*, *Lam*, *Doo*, *Wong* és *Chow*, 2008), és az egyik leggyakoribb fejlődési rendellenességek közé tartozik: iskoláskorban az átlagos intelligenciájú gyermekek 4–10 százalékát érinti (a fiúk 15 százalékát, a lányok 5 százalékát) (*Stein* és *Walsh*, 1997). Számos elméletet találunk a diszlexia hátterében meghúzódó tényezők meghatározására, mi azonban a tanulmányunk szempontjából leginkább releváns elméletet: az úgynevezett magnocelluláris deficit elméletet részleteznénk, mely szerint a csökkent olvasási teljesítmény hátterében a magnocelluláris sejtek abnormalitása, rendellenes működése áll (*Stein*, 2001).

Az elméletet támogatják azon kutatások, melyek az M-csatornához tartozó területek csökkent vérellátására (*Kaneko*, *Uno*, *Kaga*, *Matsuda*, *Inagaki* és *Haruhara*, 1998), illetve az oldalsó térdestest laterális és mediális magjainak morfológiailag károsodott (kisebb és gyengébb) magnocelluláris sejtjeire (*Galaburda*, *LoTurco*, *Ramus*, *Fitch* és *Rosen*, 2006; *Livingstone* és *mtsai*, 1991) hívták fel a figyelmet. A fejlődési diszlexiásoknál a csökkent mozgásérzékenység mellet csökkent kontrasztérzékenységről is beszámoltak (*Borsting*, *Ridder*, *Dudeck*, *Kelley*, *Matsui* és *Motoyama*, 1996; *Skottun*, 2000). Livingstone és munkatársai (1991) például eltérést figyeltek meg az alacsony kontrasztú ingerekre adott látókérgi kiváltott válaszokban.

Az olvasás és a magnocelluláris rendszer működése összefüggésének egyik vezető elmélete a vizuális téri figyelmi feladatok szerepét hangsúlyozza (az olvasással kapcsolatos pszichológiai és idegrendszeri folyamatok részletes ismertetését ld.: *Csépe*, 2006). Vidyasagar és Pammer (2009) elmélete szerint olvasásban a javarészt magnocelluláris bemenettel rendelkező dorzális (parietális) vizuális területeknek különösen fontos szerepük van, hiszen a téri figyelmi folyamatok szabályozása által hatékonyan ki tudjuk választani az olvasás szempontjából releváns szavakat, majd a látó-

Számos kísérleti eredmény támasztja alá, hogy az olvasás nem betűről betűre történik, hanem az olvasás során a két betűből álló ún. bigramok (Schoonbaert és Grainger, 2004) vagy akár a teljes szóforma („szókép") elemzése történik (pl. Glezer, Jiang és Riesenhuber, 2009). Ezt a feltevést igazolja azon megfigyelés is, hogy az olvasás nem válik lehetetlenné olyan esetekben, amikor a szövegben lévő szavak betűit az első és utolsó kivételével felcserélik (erre példát Davis 2003-as munkájában olvashatunk: „Egy anlgaii etegyem ktuasátai szenirt nem szimát, melyin serenrodbn vnanak a bteűk egy szbóan, az etegyeln ftonos dloog, hogy az eslő és az ultosó bteűk a hölyeükn lneegyek. A tböbi bteű lheet tljees össze-vabisszásagn, mgiés porbléma nlkéül oalvsahtó a szveög. Eennk oka, hogy nem ovalusnk el mniedn bteűt mgaát, hneam a szót eszgébéen."), illetve ennek tulajdonítható, hogy sokszor nagyon nehezen vesszük észre a szövegen belüli elütéseket.

tér megfelelő helyeire fókuszálva az ott található szórészek/szavak elemzése − amely a ventrális (occipito-temorális) vizuális területekhez köthető − sokkal hatékonyabbá válik.

Számos kísérleti eredmény támasztja alá, hogy az olvasás nem betűről betűre történik, hanem az olvasás során a két betűből álló ún. bigramok (*Schoonbaert* és *Grainger*, 2004) vagy akár a teljes szóforma („szókép") elemzése történik (pl. *Glezer*, *Jiang* és *Riesenhuber*, 2009). Ezt a feltevést igazolja azon megfigyelés is, hogy az olvasás nem válik lehetetlenné olyan esetekben, amikor a szövegben lévő szavak betűit az első és utolsó kivételével felcserélik (erre példát Davis 2003-as munkájában olvashatunk: „Egy anlgaii etegyem ktuasátai szenirt nem szimát, melyin serenrodbn vnanak a bteűk egy szbóan, az etegyeln ftonos dloog, hogy az eslő és az ultosó bteűk a hölyeükn lneegyek. A tböbi bteű lheet tljees össze-vabisszásagn, mgiés porbléma nlkéül oalvsahtó a szveög. Eennk oka, hogy nem ovalusnk el mniedn bteűt mgaát, hneam a szót eszgébéen."), illetve ennek tulajdonítható, hogy sokszor nagyon nehezen vesszük észre a szövegen belüli elütéseket. A szóforma elemzése szempontjából kiemelt fontossággal bírnak az adott szöveggel kapcsolatos elvárásaink, amelyeket az előző mondatok jelentése, valamint az adott mondaton belül az egyes szavak közvetlen környezete is meghatároz. Ezen megközelítésből különösen fontos, hogy az olvasás szempontjából jelentős, hierarchikusan szerveződő ventrális kérgi területek aktivitását nem csupán a korai vizuális területek felől érkező szenzoros információk, hanem a magasabb vizuális és asszociációs területek felől visszacsatolt „top-down" hatások is meghatározzák (*Price* és *Devlin*, 2011). Tekintettel arra, hogy az M-csatorna a ventrális vizuális területek felé is küld információt − amelynek relevanciája kevésbé ismert −, nem zárható ki, hogy a vizuális kategorizációs folyamatokhoz hasonlóan e rendszer az olvasás szempontjából is hozzájárul azon predikciós hatások létrejöttéhez, amelyek a szóformák elemzése szempontjából meghatározók. Bár ezen feltevést ismereteink szerint egyelőre nem támogatják (de nem is cáfolják) empirikus adatok, talán nem nehéz elképzelni, hogy a magnocelluláris rendszer fejlődési diszlexiában kimutatott funkcionális és strukturális eltérései a téri figyelmi hatások mellett ily módon (is) hozzájárulhatnak olvasási zavarhoz.

Bármennyire is egységes és átfogó magyarázattal szolgál a magnocelluláris deficit elmélete, fontosnak tartjuk megjegyezni, hogy számos olyan tanulmányt olvashatunk, melyek kétségbe vonják azt az elképzelést, mely szerint a fejlődési diszlexia hátterében valóban az M-pálya károsodása állna (*Amitay*, *Ben-Yehudah*, *Banai* és *Ahissar*, 2002; *Hutzler*, *Kronbichler*, *Jacobs* és *Wimmer*, 2006; *Williams*, *Stuart*, *Castles* és *McAnally*, 2003). Továbbá nem mehetünk el azon elméletek mellett sem, melyek a diszlexia többkomponensű természete mellett érvelnek (pl. *Ho*, *Chan*, *Tsang* és *Lee*, 2002; *Wolf* és *Bowers*, 1999).

Összegzés

Amellett, hogy a kategorizációs folyamatok fejlődése, illetve stabil működése megismerésünk alapvető funkciója (*Kovács*, 2003), fontos szerepet játszik számos más kognitív képesség kialakulásában, így például az emlékezet, az érvelés és a problémamegoldás fejlődésében, valamint abban, hogy minél hatékonyabb módszerekkel sajátítsuk el az új tudást (*O'Sullivan*, 1996). A szakirodalomban nagyszámú adatot találunk a kategorizációs folyamatok korai fejlődésére vonatkozóan, az azonban, hogy iskoláskor alatt milyen érési folyamatok következnek be, még mindig rejtély. Tanulmányunkban a legnagyobb hangsúlyt azoknak az iskoláskor alatt bekövetkező idegrendszeri változásoknak a bemutatására fektettük, melyek mind hatással lehetnek a kategorizációs képességeink fejlődésére, érésére.

Ahogyan azt az előzőekben már részleteztük, a vizuális kategorizációs folyamatokban a ventrális pálya (occipito-temporális területek) mellett számos más agyterület is szerepet

játszik (*Smith* és *Jonides*, 2000), ezért a serdülőkor előtt, alatt és után bekövetkező fehér-, illetve szürkeállomány-változások mind befolyásolhatják a vizuális kategorizációs feladatban nyújtott teljesítményt. A témában olvasható hazai és nemzetközi szakirodalom elemzését követően azt láthatjuk, hogy bár a legnagyobb fejlődés a születést követő első néhány hónapban figyelhető meg, az egyes agyterületek, látópályák érése egészen a gyermekkor végéig, serdülőkorig folytatódik (*Kovács*, 2000). Fontos azonban kiemelni, hogy az egyes látópályák érésének vizsgálatakor – különösen a magnocelluláris pálya esetében − korántsem beszélhetünk egyenletes, lineáris fejlődési mintázatról. Úgy tűnik, hogy az első néhány hónapban főként a magnocelluláris pálya által szállított információ a meghatározó (*Braddick* és *Atkinson*, 2011; *Dobkins*, *Anderson* és *Lia*, 1999; *Johnson* és *Morton*, 1991), ezt követően azonban fejlődése lelassul. Iskoláskorban ismét az M-pálya erőteljesebb fejlődése figyelhető meg (*Benedek*, *Kéri*, *Benedek*, *Janáky* és *Kovács*, 2005), a két pálya érettsége pedig megközelítőleg 13−15 éves korra egyenlítődik ki (*Rokszin*, 2013). Mindezek alapján az is elképzelhető, hogy a magnocelluláris pálya kétszakaszos fejlődésével kell számolnunk.

Írásunkban mindvégig különös figyelmet szenteltünk Bar (2003, 2009) modelljének, mely szerint a komplex ingerek azonosításában kiemelt szerepe van a prefrontális kéregből érkező „top-down" folyamatoknak, így akár az is feltételezhető, hogy a kategorizáció során tapasztalható életkori hatásokat a magnocelluláris pálya éretlensége mellett a kevésbé erőteljes prefrontális kéregből induló „top-down" hatások is okozhatják.

A magnocelluláris pálya késői érése mellett annak sérülékenységére is felhívtuk a figyelmet. Több olyan genetikai vagy szerzett fejlődési rendellenességet találunk, melyben a magnocelluláris pálya nem megfelelő működése figyelhető meg (pl. *Atkinson* és *Braddick*, 2007; *Gunn* és *mtsai*, 2002; *Kevan* és *Pammer*, 2008). Ezek közül most csak a fejlődési diszlexiával foglalkoztunk részletesebben. Mindenképp fontosnak tartjuk ezen patológiás csoport bevonását a vizuális kategorizációs folyamatok vizsgálatával foglalkozó kutatásokba, hiszen ezáltal nemcsak közelebb kerülhetünk a diszlexia mögött meghúzódó károsodások tisztázásához, az azzal kapcsolatos elméletek magyarázatához, hanem akár egy hatékony fejlesztési módszer kidolgozása is megvalósulhat.

Összegezve tehát, bár még számos további vizsgálat szükséges, mindezeket figyelembe véve úgy tűnik, a vizuális kategorizációs folyamatok fejlődése még serdülőkorban is folytatódik, melyben eltérő szerepet játszik a magno- és a parvocelluláris pályák által szállított információ. Bár elsőre azt gondolnánk, hogy egy nagyon egyszerű folyamatról van szó, nem győzzük hangsúlyozni a funkció összetettségét és a megismerésben betöltött fontos szerepét.

Köszönetnyilvánítás

A kutatás a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú *Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése konvergencia program* című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Irodalomjegyzék

Adams, R. J. és Courage, M. L. (2002): Using a single test to measure human contrast sensitivity from early childhood to maturity. *Vision Research*, **42**. 9. sz. 1205−1210. DOI: 10.1016/s0042-6989(02)00038-x

Amitay, S., Ben-Yehudah, G., Banai, K. és Ahissar, M. (2002): Disabled readers suffer from visual and auditory impairments but not from a specific magnocellular deficit. *Brain*, **125**. 10. sz. 2272−2285. DOI: 10.1093/brain/awf231

Atkinson, J. és Braddick, O. J. (2007): Visual and visuocognitive development in children born very prematurely. *Progress in Brain Research,* 164. 123–149. DOI: 10.1016/s0079-6123(07)64007-2

Bar, M. (2003): A Cortical Mechanism for Triggering Top-Down Facilitation in Visual Object Recognition. *Journal of Cognitive Neurosciences*, **15**. 4. sz. 600−609. DOI: 10.1162/089892903321662976

Bar, M. és Aminoff, E. (2003): Cortical analysis of visual context. *Neuron*, **38**. 2. sz. 347–358. DOI: 10.1016/s0896-6273(03)00167-3

Bar, M. (2004): Visual objects in context. *Nature Reviews Neuroscience*, **5**. 617–629. DOI: 10.1038/nrn1476

Bar, M. (2009): The proactive brain: memory for predictions. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **364**. 1521. sz. 1235−1243. DOI: 10.1098/rstb.2008.0310

Barnard, N., Crewther, S. G. és Crewther, D. P. (1998): Development of a magnocellular function in good and poor primary school-age readers. *Optometry and Vision Science*, **75**. 62–68. DOI: 10.1097/00006324-199801000-00026

Batty, M. és Taylor, M. J. (2002): Visual categorization during childhood: An ERP study. *Psychophysiology*, **39**. 482−490. DOI: 10.1111/1469-8986.3940482

Behl-Chadha, G. (1996): Basic-level and superordinate-like categorical representations in early infancy. *Cognition*, **60**. 105−141. DOI: 10.1016/0010-0277(96)00706-8

Benedek, G., Benedek, K., Kéri, S. és Janáky, M. (2003): The scotopic low-frequency spatial contrast sensitivity develops in children between the ages of 5 and 14 years. *Neuroscience Letters*, **345**. 161−164. DOI: 10.1016/s0304-3940(03)00520-2

Benedek György, Janáky Márta, Benedek Krisztina és Kéri Szabolcs (2006): A látási információ parallel feldolgozása. *Ideggyógyászati Szemle*, **59**. 7−8. sz. 241−248.

Benedek György, Kéri Szabolcs, Benedek Krisztina, Janáky Márta és Kovács Ilona (2005): A látási funkció fejlődése 5−14 éves gyermekekben. *Magyar Tudomány*, **111**. 1. sz. 28−36.

Bomba, P. C. és Siqueland, E. R. (1983): The nature and structure of infant form categories. *Journal of Experimental Child Psychology*, **35**. 294–328. DOI: 10.1016/0022-0965(83)90085-1

Borsting, E., Ridder, W. H. 3rd, Dudeck, K., Kelley, C., Matsui, L. és Motoyama, J. (1996): The presence of a magnocellular defect depends on the type of dyslexia. *Vision Research*, **36**. 7. sz. 1047−1053. DOI: 10.1016/0042-6989(95)00199-9

Braddick, O., Atkinson, J. és Wattam-Bell, J. (2003): Normal and anomalous development of visual motion processing: Motion coherence and 'dorsal stream vulnerability'. *Neuropsychologia*, **41**. 13. sz. 1769–1784. DOI: 10.1016/s0028-3932(03)00178-7

Braddick, O. és Atkinson, J. (2011): Development of human visual function. *Vision Research*, **51**. 13. sz. 1588−1609. DOI: 10.1016/j.visres.2011.02.018

Cornelissen, P., Richardson, A., Mason, A., Fowler, S. és Stein, J. F. (1995): Contrast sensitivity and coherent motion detection measured at photopic luminance levels in dyslexics and controls. *Vision Research*, **35**. 10. sz. 1483–1494. DOI: 10.1016/0042-6989(95)98728-r

Csépe Valéria (2006): *Az olvasó agy*. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Damasio, H., Grabowski, T. J., Tranel, D., Hichwa, R. D. és Damasio, A. R. (1996): A neural basis of lexical retrieval. *Nature,* **380**. 6574. sz. 499−505. DOI: 10.1038/380499a0

Davis, M. (2003): *Reading jumbled text.* 2014. 10. 20-i megtekintés, http://www.mrc-cbu.cam.ac.uk/people/matt.davis/Cmabrigde/

Dobkins, K. R., Anderson, C. M. és Lia, B. (1999): Infant temporal contrast sensitivity functions (tCSFs) mature earlier for luminance than for chromatic stimuli: Evidencefor precocious magnocellular development. *Vision Research*, **39**. 19. sz. 3223−3239. DOI: 10.1016/s0042-6989(99)00020-6

Eimas, P. D. és Quinn, P. C. (1994): Studies on the formation of perceptually based basic-level categories in young infants. *Child Development*, **65**. 3. sz. 903−917. DOI: 10.1111/j.1467-8624.1994.tb00792.x

Ferrera, V. P., Nealey, T. A. és Maunsell, J. H. (1992): Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4. *Nature*, **358**. 756–761. DOI: 10.1038/358756a0

Ferrera, V. P., Nealey, T. A. és Maunsell, J. H. (1994): Responses in macaque visual area V4 following inactivation of the parvocellular and magnocellular LGN pathways. *The Journal of Neuroscience*, **14**. 4. sz. 2080–2088.

Galaburda, A. M., LoTurco, J., Ramus, F., Fitch, R. H. és Rosen, G. D. (2006): From genes to behavior in

developmental dyslexia. *Nature Neuroscience*, **9**. 10. sz. 1213−1217. DOI: 10.1038/nn1772

Ganis, G., Schendan, H. E. és Kossly, S. M. (2007): Neuroimaging evidence for object model verification theory: Role of prefrontal control in visual object categorization. *Neuroimage*, **34**. 1. sz. 384−398. DOI: 10.1016/j.neuroimage.2006.09.008

Giedd, J. N., Blumenthal, J., Jeffries, N. O., Castellanos, F. X., Liu, H. L., Zijdenbos, A., Paus, T., Evans, A. C. és Rapoport, J. L. (1999): Brain development during childhood and adolescence: longitudinal MRI study. *Nature Neuroscience*, **2**. 861−863.

Glezer, L. S., Jiang, X. és Riesenhuber, M. (2009): Evidence for highly selective neuronal tuning to whole words in the „visual word form area". *Neuron*, **62**. 2. sz. 199−204. DOI: 10.1016/j.neuron.2009.03.017

Gogtay, N., Giedd, J. N., Lusk, L., Hayashi, K. M., Greenstein, D., Vaituzis, A. C., Nugent, T. F., Herman, D. H., Clasen, L. S., Toga, A. W., Rapoport, J. L. és Thompson, P. M. (2004): Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**. 21. sz. 8174−8179. DOI: 10.1073/pnas.0402680101

Gunn, A., Cory, E., Atkinson, J., Braddick, O., Wattam-Bell, J., Guzzetta, A. és Cioni, G. (2002): Dorsal and ventral stream sensitivity in normal development and hemiplegia. *NeuroReport*, **13**. 6. sz. 843–847. DOI: 10.1097/00001756-200205070-00021

Gutheil, G., Vera, A. és Keil, F. C. (1998): Do houseflies think? Pattern of induction and biologycal beliefs in development. *Cognition*, **66**. 1. sz. 33-49. DOI: 10.1016/s0010-0277(97)00049-8

Hansen, P. C., Stein, J. F., Orde, S. R., Winter, J. L. és Talcott, J. B. (2001): Are dyslexics' visual deficits limited to measures of dorsal stream function. *NeuroReport*, **12**. 7. sz. 1527–1530. DOI: 10.1097/00001756-200105250-00045

Ho, C. S., Chan, D. W., Tsang, S. és Lee, S. (2002): The cognitive profile and multiple-deficit hypothesis in Chinese developmental dyslexia. *Developmental Psychology*, **38**. 4. sz. 543−553. DOI: 10.1037//0012-1649.38.4.543

Huttenlocher, P. R. (1979): Synaptic density in human frontal cortex − developmental changes and effects of aging. *Brain Research*, **163**. 2. sz. 195–205. DOI: 10.1016/0006-8993(79)90349-4

Huttenlocher, P. R., Courten, C., Garey, L. J. és Van der Loos, H. (1982): Synaptogenesis in human visual cortex-evidence for synapse elimination during normal development. *Neuroscience Letter*, 33. 3. sz. 247−272. DOI: 10.1016/0304-3940(82)90379-2

Huttenlocher, P. R. és Dabholkar, A. S. (1997): Regional differences in synaptogenesis in human cerebral cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, **387**. 167−178. DOI: 10.1002/(sici)1096-9861(19971020)387:2<167::aid-cne1>3.0.co;2-z

Hutzler, F., Kronbichler, M., Jacobs, A. M. és Wimmer, H. (2006): Perhaps correlational but not causal: No effect of dyslexic readers' magnocellular system on their eye movements during reading. *Neuropsychologia*, **44**. 4. sz. 637−648. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2005.06.006

Johnson, M. H. és Morton, J. (1991): *Biology and Cognitive Development: The Case of Face Recognition*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Kaneko, M., Uno, A., Kaga, M., Matsuda, H., Inagaki, M. és Haruhara, N. (1998): Cognitive neuropsychological and regional cerebral blood flow study of a developmentally dyslexic Japanese child. *Journal of Child Neurology*, **13**. 457−461. DOI: 10.1177/088307389801300909

Kevan, A. és Pammer, K. (2008): Visual deficits in pre-readers at familial risk for dyslexia. *Vision Research*, **48**. 28. sz. 2835−2839. DOI: 10.1016/j.visres.2008.09.022

Koldewyn, K., Whitney, D. és Rivera, S. M. (2010): The psychophysics of visual motion and global form processing in autism. *Brain*, **133**. 2 sz. 599–610. DOI: 10.1093/brain/awp272

Kovács, I. (2000): Human development of perceptual organization. *Vision Research*, **40**. 10−12. sz. 1301−1310. DOI: 10.1016/s0042-6989(00)00055-9

Kovács Gyula (2003): A perceptuális kategorizáció alapjai. In: Pléh Csaba, Kovács, Gyula és Gulyás Balázs (szerk.): *Kognitív idegtudomány*. Osiris Kiadó, Budapest. 202−216.

Lindgren, S. D., DeRenzi, E. és Richman, L. C. (1985): Cross-national comparisons of developmental dyslexia in Italy and the United States. *Child Development*, **56**. 6. sz. 1404−1417. DOI: 10.1111/j.1467-8624.1985.tb00206.x

Livingstone, M. és Hubel, D. (1988): Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, **240**. 4853. sz. 740−749. DOI: 10.1126/science.3283936

Livingstone, M. S., Rosen, G. D., Drislane, F. W. és Galaburda, A. M. (1991): Physiological and anatomical evidence for magnocellular defect in developmental dyslexia. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, **88**. 18. sz. 7943–7947. DOI: 10.1073/pnas.88.18.7943

Logothetis, N. K. és Sheinberg, D. L. (1996): Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience*, **19**. 577–621. DOI: 10.1146/annurev.ne.19.030196.003045

Mahajan, Y. és McArthur, G. (2012): Maturation of visual evoked potentials across adolescence. *Brain and Development*, **34**. 8. sz. 655−666. DOI: 10.1016/j.braindev.2011.10.009

Mandler, J. M. (2000): Perceptual and conceptual processes in infancy. *Journal of Cognition and Development*, **1**. 1. sz. 3−36. DOI: 10.1207/s15327647jcd0101n_2

Mandler, J. M. (2010): The spatial foundations of the conceptual system. *Language and Cognition*, **2**. 1. sz. 21–44. DOI: 10.1515/langcog.2010.002

Mareschal, D. és Quinn, P. C. (2001): Categorization in infancy. *Trends in Cognitive Sciences*, **5**. 10. sz. 443−450. DOI: 10.1016/s1364-6613(00)01752-6

McBride-Chang, C., Lam, F., Lam, C., Doo, S., Wong, S. W. és Chow, Y. Y. (2008): Word recognition and cognitive profiles of Chinese pre-school children at risk for dyslexia through language delay or familial history of dyslexia. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, **49**. 2. sz. 211–218. DOI: 10.1111/j.1469-7610.2007.01837.x

Merigan, W. H. és Maunsell, J. H. (1990): Macaque vision after magnocellular lateral geniculate lesions. *Visual Neuroscience*, **5**. 4. sz. 347−352. DOI: 10.1017/s0952523800000432

Merigan, W. H., Katz, L. M. és Maunsell, J. H. (1991): The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. *The Journal of Neuroscience*, **11**. 4. sz. 994−1001.

Mishkin, M., Ungerleider, L. G. és Macko, K. A. (1983): Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neurosciences*, **5**. 414−417. DOI: 10.1016/0166-2236(83)90190-x

Nealey, T. A. és Maunsell, J. H. (1994): Magnocellular and parvocellular contributions to the responses of neurons in macaque striate cortex. *The Journal of Neuroscience*, **14**. 4. sz. 2069–2079.

O'Sullivan, J. T. (1996): Children's metamemory about influence of conceptual relaion on recall. *Journal of Experimental Child Psychology*, **62**. 1. sz. 1−29. DOI: 10.1006/jecp.1996.0020

Paus, T., Zijdenbos, A., Worsley, K., Collins, D. L., Blumenthal, J., Giedd, J. N., Rapoport, J. L. és Evans, A. C. (1999): Structural Maturation of Neural Pathways in Children and Adolescents: In Vivo Study. *Science*, **283**. 5409. sz. 1908−1911. DOI: http://dx.doi.org/10.1126/science.283.5409.1908

Paus, T., Keshavan, M. és Giedd, J. N. (2008): Why do many psychiatric disorders emerge during adolescence? *Nature Reviews Neuroscience*, **9**. 957−957. DOI: 10.1038/nrn2513

Price, C. J. és Devlin, J. T. (2011): The Interactive Account of ventral occipitotemporal contributions to reading. *Trends in Cognitive Sciences*, **15**. 6. sz. 246−253. DOI: 10.1016/j.tics.2011.04.001

Quinn, P. C., Eimas, P. D. és Rosenkrantz, S. L (1993): Evidence for representations of perceptually similar natural categories by 3-month-old and 4-month-old infants. *Perception*, **22**. 4. sz. 463−475. DOI: 10.1068/p220463

Quinn, P. C. és Eimas, P. D. (1996a): Perceptual organization and categorization in young infants. In: Rovee-Collier, C. és Lipsitt, L. P. (szerk.): *Advances in Infancy Research*. Ablex Publishing Corporation, Norword, New Jersey. 1−36. 2013. 06. 26-i megtekintés, http://books.google.hu/books?id=3OXDPZTm7cUC&pg=PA2&hl=hu&source=gbs_toc_r&cad=4#v=onepage&q&f=false

Quinn, P. C. és Eimas, P. D. (1996b): Perceptual cues that permit categorical differentiation of animal species by infants. *Journal of Experimental Child Psychology*, **63**. 1. sz. 189–211. DOI: 10.1006/jecp.1996.0047

Quinn, P. C. és Eimas, P. D. (1998): Evidence for a global categorical representation for humans by young infants. *Journal of Experimantal Child Psychology*, **69**. 3. sz. 151–174. DOI: 10.1006/jecp.1998.2443

Quinn P. C. és Eimas, P. D. (2000): The emergence of category representations during infancy: are separateperceptual and conceptual processes required? *Journal of Cognition and Development*, **1**. 1. sz. 55−61. DOI: 10.1207/s15327647jcd0101n_6

Quinn, P. C., Eimas, P. D. és Tarr, M. J. (2001): Perceptual categorization of cat and dog silhouettes by 3-to-4 month-old infants. *Journal of Experimental Child Psychology*, **79**. 1. sz. 78–94. DOI: 10.1006/jecp.2000.2609

Ridder, W. H. I., Borsting, E. és Banton, T. (2001): All developmental dyslexic subtypes display an elevated motion coherence threshold. *Optometry and Vision Science*, **78**. 7. sz. 510–517. DOI: 10.1097/00006324-200107000-00014

Rokszin Adrienn Aranka (2013): A vizuális kategorizációs folyamatok érésének feltérképezése 7−15 éves egészséges gyermekek és felnőttek körében. *Iskolakultúra*, **23**. 10. sz. 37−51.

Rolls, E. T. (2000): Functions of the primate temporal lobe cortical visual areas in invariant visual object and face recognition. *Neuron*, **27**. 2. sz. 205–218. DOI: 10.1016/s0896-6273(00)00030-1

Rosch, E. H. (1976): Basic objects in natural categories. *Cognitive Psychology*, **8**. 3. sz. 382−439. DOI: 10.1016/0010-0285(76)90013-x

Rousselet, G. A., Thorpe, S. J. és Fabre-Thorpe, M. (2004): How parallel is visual processing in the ventral pathway? *Trends in Cognitive Sciences*, **8**. 8. sz. 363−370. DOI: 10.1016/j.tics.2004.06.003

Samar, V. J. és Parasnis, I. (2007): Cortical locus of coherent motion deficit in deaf poor readers. *Brain and Cognition*, **63**. 3. sz. 226−239. DOI:10.1016/j.bandc.2006.08.004

Schoonbaert, S. és Grainger, J. (2004): Letter position coding in printed word perception: Effects of repeated and transposed letters. *Language and Cognitive Processes*, **19**. 3. sz. 333−367. DOI: 10.1080/769813932

Skottun, B. C. (2000): The magnocellular deficit theory of dyslexia: the evidence from contrast sensitivity. *Vision Research*, **40**. 1. sz. 111−127. DOI: 10.1016/s0042-6989(99)00170-4

Smith, E. S. és Jonides, J. (1999): Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science*, **283**. 5408. sz. 1657−1661. DOI: 10.1126/science.283.5408.1657

Smith, E. E és Jonides, J. (2000): The cognitive neuroscience of categorization. In: Gazzaniga, M. S. (szerk.): *The New Cognitive Neurosciences*. The MIT Press, Cambridge. 1013−1022.

Spencer, J., Quinn, P. C., Johnson, H. és Karmiloff-Smith, A. (1997): Heads you win, tails you lose: evidence for young infants categorizing mammals by head and facial attributes. *Early Development and Parenting (Special Issue: Perceptual Development)*, **6**. 3−4. sz. 113−126. DOI: 10.1002/(sici)1099-0917(199709/12)6:3/4<113::aid-edp151>3.3.co;2-n

Spencer, J., O'Brien, J., Riggs, K., Braddick, O., Atkinson, J. és Wattam-Bell, J. (2000): Motion processing in autism: Evidence for a dorsal stream deficiency. *NeuroReport*, **11**. 12. sz. 2765–2767. DOI: 10.1097/00001756-200008210-00031

Stein, J. (2001): The magnocellular theory of developmental dyslexia. *Dyslexia*, **7**. 12−36. DOI: 10.1002/dys.186

Stein, J. és Walsh, V. (1997): To see but not read: the magnocellular theory of dyslexia.
Trends in Neurosciences, **20**. 4. sz. 147−152. DOI: 10.1016/s0166-2236(96)01005-3

Taylor, N. M., Jakobson, L. S., Maurer, D. és Lewis, T. L. (2009): Differential vulnerability of global motion, global form, and biological motion processing in full-term and preterm children. *Neuropsychologia*, **47**. 13. sz. 2766–2778. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2009.06.001

Toga, A. W., Thompson, P. M. és Sowell, E. R. (2006): Mapping brain maturation. *Trends in Neurosciences*, **29**. 3. sz. 148−159. DOI: 10.1016/j.tins.2006.01.007

Van Essen, D. C., Anderson, C. H. és Felleman, D. J. (1992): Information processing in the primate visual system: an integrated system prspective. *Science*, **255**. 5043. sz. 419−423. DOI: 10.1126/science.1734518

Vellutino, F. R., Fletcher, J. M., Snowling, M. J. és Scanlon, D. M. (2004): Specific reading disability (dyslexia): what have we learned in the past four decades? *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, **45**. 1. sz. 2–40. DOI: 10.1046/j.0021-9630.2003.00305.x

Vidyasagar, T. R. és Pammer, K. (2010): Dyslexia: a deficit in visuo-spatial attention, not in phonological processing. *Trends in Cognitive Sciences*, **14**. 2. sz. 57−63. DOI: 10.1016/j.tics.2009.12.003

Williams, M. J., Stuart, G. W., Castles, A. és McAnally, K. I. (2003): Contrast sensitivity in subgroups of developmental dyslexia. *Vision Research,* **43**. 4. sz. 467−477. DOI: 10.1016/s0042-6989(02)00573-4

Wolf, M. és Bowers, P. G. (1999): The double-deficit hypothesis for the developmental dyslexias. *Journal of Educational Psychology*, **91**. 3. sz. 415−438. DOI: 10.1037//0022-0663.91.3.415