

پاسخ غیر وابسته نورون‌های قشر اینفروتمپورال به زاویه دید اشیاء

حسین استکی

دانشگاه علوم پزشکی شهید بهشتی، دانشکده پزشکی، بخش فیزیولوژی، مرکز تحقیقات علوم اعصاب

چکیده

ادراک اشیاء توسط سیستم بینایی بستگی به زاویه دید ندارد. مطالعات قبلی نشان داده‌اند که سلول‌های اینفروتمپورال به شکل اختصاصی به خصوصیات (features) نسبتاً پیچیده‌ای از تصویر اشیاء در شبکیه پاسخ می‌دهند. تصویر منعکس شده یک شیء می‌تواند با فعالیت تعدادی از سلول‌های اینفروتمپورال که به ویژگی‌های متفاوت موجود در تصویر پاسخ می‌دهند، نمایگری (Represent) شود. تغییر در زاویه دید موجب تغییر در نسبت ابعاد (Aspect ratio) تصویر شیء می‌گردد. مطالعه حاضر نشان داد که سلول‌های اینفروتمپورال تغییرات وسیعی را در نسبت ابعاد تصویر اشیاء تحمل می‌کنند. بنابراین پاسخ این نورون‌ها به شکل اشیاء، در فضای دو بعدی تصویری (Pictorial) تبیین نمی‌گردد بلکه پاسخ اختصاصی آنها باید در فضای چندبعدی وابسته به خصوصیات شیء تعیین گردد. بر اساس یافته‌های این مطالعه یک مجموعه محدود از سلول‌های اینفروتمپورال می‌تواند تصاویر منعکس شده از یک شیء از زوایای مختلف را نمایگری کند.

واژه‌های کلیدی : بینایی، نسبت ابعاد، اینفروتمپورال، درک اشیاء، زاویه دید.

مقدمه

اشیاء قابل شناسایی خواهند بود. برای ادراک یک شیء علاوه بر ادراک اجزای آن ادراک ارتباط فضایی بین اجزاء شیء نیز ضروری است و لذا مغز علاوه بر نمایگری الفبای اشکال و مقایسه آن با اجزاء هر شیء نیاز به نمایگری موقعیت قرار گرفتن آن اجزاء نسبت به یکدیگر را نیز دارد. به دلیل حجمی بودن الفبای اشکال، ادراک شیء بدون وابستگی به زاویه دید، صورت می‌پذیرد [۱، ۲ و ۱۲].

گروه دیگر تئوری‌ها پیشنهاد می‌کنند که مغز انسان تصاویر دو بعدی از اشیاء که روی شبکیه منعکس

ادراک اشیاء توسط سیستم بینایی به زاویه دید بیننده بستگی ندارد. برای توضیح ادراک شیء بدون وابستگی به زاویه دید دو گروه تئوری سایکو فیزیکی پیشنهاد شده‌اند. یک گروه از تئوری‌ها پیشنهاد می‌کنند که اجزاء شیء و ارتباط فضایی بین آنها در مغز نمایگری می‌شوند. بر اساس این نظریه شناسایی و ادراک هر شیء توسط سیستم بینایی با مکانیزمی مشابه شناسایی و ادراک کلمات و بر اساس مقایسه شکل اجزاء شیء با مجموعه‌ای نسبتاً محدود از «الفبای اشکال» صورت می‌پذیرد. بر اساس این تئوری تنها با نمایگری حدوداً ۳۶ عدد شکل حجمی اولیه، تمامی

از پیچ‌های استیل و رزین ثبیت می‌گردید. کرانیوتومی در ناحیه تمپورال یک طرف صورت می‌گرفت و سپس ناحیه کرانیوتومی با رزین دندانپزشکی پر می‌شد. در پایان با استفاده از دستگاه استروتاکسیک موقعیت قدامی - خلفی ۵ mm و ۲۰ mm که تقریباً نشانده‌نده شروع و خاتمه قشر اینفروتمپورال (TE) می‌باشد، روی رزین علامت‌گذاری می‌شد. قبل از اولین جلسه آزمایش ثبت تک سلولی اپتومنتری برای انتخاب عدسی مناسب صورت می‌گرفت. انحنای قرینه اندازه‌گیری شدو عدسی با انحنای مناسب روی قرینه گذاشته می‌شد. انتخاب عدسی به نحوی صورت می‌گرفت که تصویر شیء موجود در ۵۷ سانتیمتری چشم، بر روی شبکیه قرار گیرد. سپس عکس شبکیه برای تعیین محل فوؤاً گرفته می‌شد. از هر حیوان یک یا دو بار در هفته برای ثبت تک سلولی استفاده می‌شد. به دلیل زمان طولانی ثبت از هر حیوان امکان بازیابی محل قرار گرفتن الکترودها و موقعیت دقیق هر سلول ثبت شده ممکن نمی‌باشد. در این مطالعه موقعیت قدامی - خلفی هر سلول با توجه به علامت درج شده روی رزین تعیین می‌گردید. وجود پاسخ اختصاصی به محرک بینایی و اندازه وسیع میدان گیرنده (بیش از ده درجه بینایی) به عنوان شواهدی بر ثبت از ناحیه TE محسوب گردید [۶].

ثبت تک سلولی از نورون‌های قسمت‌های جانبی قشر قدامی اینفروتمپورال (ناحیه Ted) در سه macaque Fuscata با وزن ۴/۵ تا ۶/۵ کیلوگرم صورت پذیرفت. هر جلسه آزمایش با تزریق اولیه آتروپین (0.5 mg,im) و کتابمین (10 mg,im) شروع می‌شد. در طول آزمایش حیوان توسط پانکرونیوم بروماید (میزان اولیه 0.08 mg/kg im و میزان تكمیلی 0.024 mg/kg/hr im) بی حرکت و توسط مخلوطی از

مسی گردد را ذخیره نموده و با ادغام (Interpolation) تصاویر دو بعدی متعددی که از زوایای دید مختلف از هر شیء پدید می‌آید، تصویر سه بعدی از اشیاء در قشر اینفروتمپورال ایجاد می‌نماید [۳، ۹، ۱۰، ۱۱، ۱۲، ۱۳، ۱۴].

در تأیید هر دو گروه تئوری شواهد سایکوفیزیکی فراوانی موجود می‌باشد [۱۱ و ۲۰] ولی مکانیزم‌های نورونی ادراک بینایی اشیاء بدون وابستگی به زاویه دید شناخته شده نیستند!

مطالعاتی که با استفاده از تکیک ثبت تک سلولی انجام گرفته است، نشان داده‌اند که سلول‌های اینفروتمپورال به طور اختصاصی به اجزاء خاصی از تصویر اشیاء پاسخ می‌دهند [۵، ۶، ۷، ۸ و ۱۹]. تغییر در زاویه دید موجب تغییر در نسبت ابعاد (Aspect ratio) تصویر اجزاء شیء و اندازه و امتداد (Orientation) آن می‌شود. برای دستیابی به تغییرات شکل بدون تأثیرپذیری از این گونه تغییرات نماگری خصوصیات شیء در مغز باید بدون وابستگی به تغییرات شکل محرک باشد. در واقع قبل از نشان داده شده است که پاسخ بسیاری از سلول‌های اینفروتمپورال عمده‌ای غیر وابسته به اندازه محرک می‌باشد [۶] ولی تأثیر تغییرات در نسبت ابعاد اشیاء بر پاسخ نورون‌های قشر اینفروتمپورال تاکنون مورد مطالعه قرار نگرفته است.

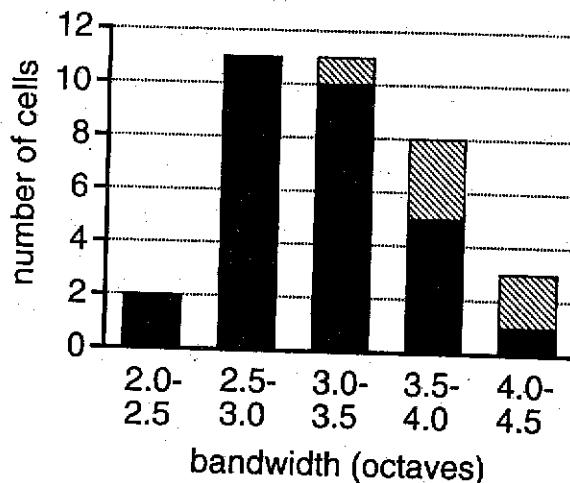
مواد و روش‌ها

آماده سازی و ثبت الکتروفیزیولوژیک : هر macaque برای انجام آزمایش‌های مکرر به روش ذیل اماده می‌شد. حیوان در شرایط جراحی استریل زیر بیهوشی با پنتوباریتال سدیم قرار می‌گرفت. سپس یک قطعه برنز برای ثابت نگهداشتن سر در هنگام آزمایش‌های الکتروفیزیولوژیک روی جمجمه نصب می‌شد و با استفاده

بود. یک اکتاو معادل دو برابر تغییر در نسبت می‌باشد. میزان پاسخ بر اساس متوسط فرکانس پاسخ در زمان تحریک منهای متوسط پاسخ خود به خودی (Spontaneous) محاسبه می‌گردید. آزمون Kolmogorov-Smirnov برای تعیین تفاوت آماری بین پاسخ به محرک و فعالیت خود به خودی مورد استفاده قرار گرفت.

نتایج

نتایج گزارش شده در این مقاله پاسخ نورون‌های قسمت‌های مختلف قشر اینفروتمپوزال (ناحیه Ted) به محرک بینایی می‌باشد. سلول‌هایی که به شکل اختصاصی به تصویر صورت پاسخ می‌دادند، برای مطالعات بیشتر مورد استفاده قرار نگرفتند. ۳۷ سلول که محرک مطلوب آنها تشخیص داده شد، مورد مطالعه قرار گرفتند.



شکل ۱- نمودار پراکنده‌ی پهنای نسبت ابعاد. نواحی تپیر نمایان‌گر نورون‌های با محرک مطلوب دارای چند جزء و نواحی هاشور خورده نمایان‌گر نورون‌های با محرک مطلوب دارای یک جزء می‌باشد.

گاز N_2O ، O_2 (70:30) بیهوش می‌گردید. سپس کرانیوتومی کوچکی در منطقه تمپورال صورت می‌گرفت و الکترود تنگستن (با مقاومت ۰/۱-۳ مگا اهم) برای ثبت سلولی وارد قشر مغز می‌شد. پس از اتمام هر جلسه آزمایش ناحیه کرانیوتومی با رزین پر می‌شد.

تحریک بینایی: با استفاده موضعی ۰/۰۵ tropicamid ۰/۰۵ Phenylephrine می‌شد و سپس قرنیه توسط کنتاکت لنز پوشیده می‌شد. مانیتور در ۵۷ سانتیمتری چشم‌ها قرار می‌گرفت و موقعیت فوواً با استفاده از عکس فوندوس تعیین می‌گردید. تحریک بینایی در ناحیه فوواً در چشم مقابله در حالی که چشم دیگر بسته بود صورت می‌گرفت.

برای تعیین بهترین محرک برای هر سلول تعداد زیادی اشیاء نمایش داده می‌شدند. سپس تصویر مؤثرترین اشیاء در ایجاد پاسخ توسط یک دوربین CCD به کامپیوتر منتقل می‌گردید. برای تعیین ساده‌ترین محرکی که بیشترین پاسخ را بر می‌انگیزد، تصویر دیجیتالی مؤثرترین شیء توسط یک کامپیوتر در طی مراحل متعدد ساده می‌شد. ساده‌ترین محرکی که منجر به حداقل فعالیت سلول می‌شد، به عنوان محرک مطلوب محسوب شده و برای مطالعات بعدی مورد استفاده قرار می‌گرفت.

برای سلول‌هایی که محرک مطلوبشان شکل اجزاء شیء یا مجموعه‌ای از رنگ و شکل بود، تأثیر تغییر نسبت ابعاد شکل محرک بر پاسخ نورون‌ها مورد مطالعه قرار گرفت. نسبت ابعاد هر شکل با تقسیم عرض آن به طولش محاسبه گردید. برای ایجاد شکل‌هایی با نسبت ابعاد مختلف طول و یا عرض محرک با حفظ مساحت کلی آن افزایش می‌یافتد. بنابراین افزایش طول همواره با کاهش عرض و افزایش عرض با کاهش طول محرک همراه بود. دامنه تغییرات نسبت ابعاد حداقل ۶ اکتاو (Octave) (Octave)

برای تغییرات نسبت ابعاد برابر $3/3$ اکتاو بود (شکل D). پهنهای باند نورون‌های با محرک ساده تفاوت آماری قابل ملاحظه با پهنهای باند نورون‌های با محرک پیچیده داشت (شکل ۱، $P<0.001$) ولی در گروه نورون‌های با محرک پیچیده همبستگی Correlation بین تعداد اجزاء محرک (به عنوان شاخص پیچیدگی محرک) و پهنهای باند هر نورون وجود نداشت (Pearson's correlation coefficient $r=0.134$, $P=0.49$)

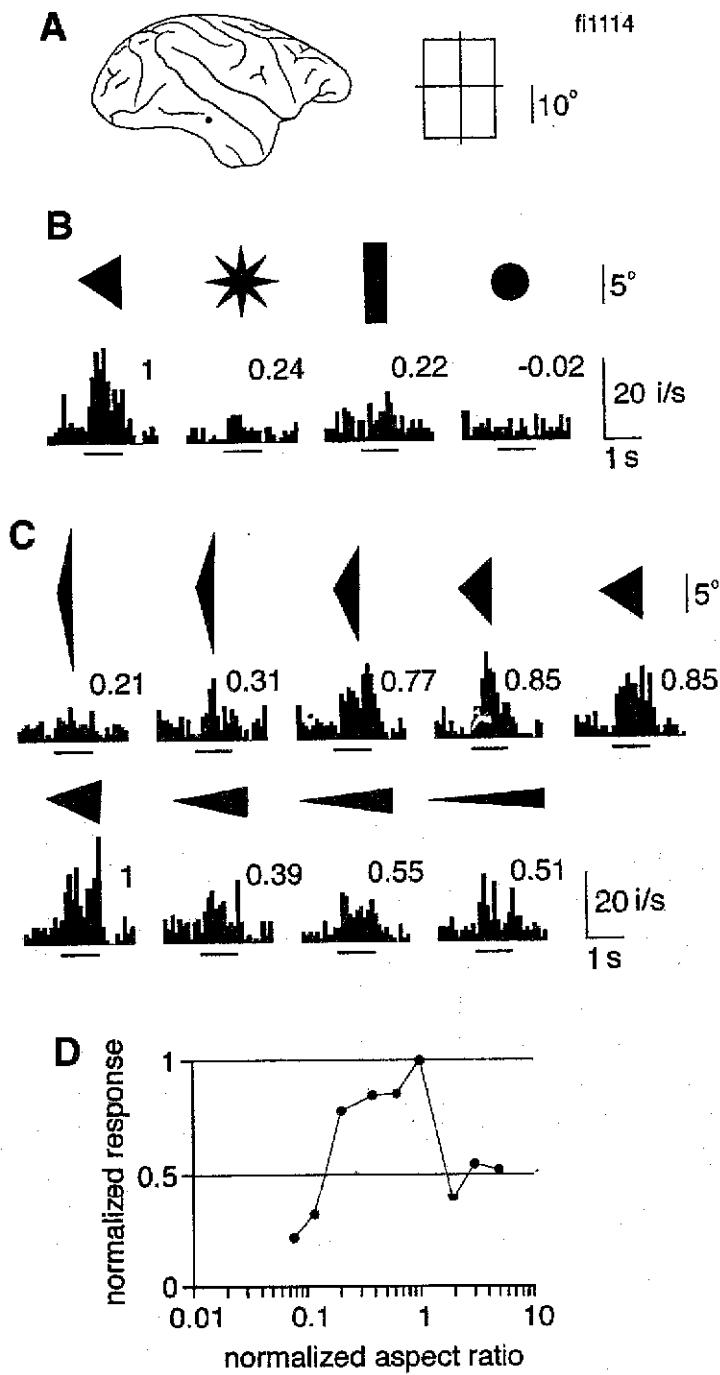
پاسخ یک نورون که به طور نسبتاً اختصاصی به نسبت ابعاد محرک پاسخ می‌داد، در (شکل ۴) نمایش داده شده است. محرک مطلوب برای این نورون دیسک توپر با زائداتی در سمت راست آن بود (شکل A). پاسخ نورون در صورت تغییر شکل دیسک و یا زائد کاهش می‌یافتد (شکل A). در زمان آزمون میزان میزان پاسخ به نسبت ابعاد محرک، این نورون تنها به دو محرک پاسخ داد (شکل C). پهنهای باند نسبت ابعاد این نورون $2/4$ اکتاو بود (شکل D).

برای تبیین مکانیسم‌های نورونی ادراک یینایی بدون وابستگی به زاویه دید و تغییرات ایجاد شده در تصویر اشیاء ارتباط بین میزان پهنهای باند نسبت ابعاد و موقعیت قدامی - خلفی نورون‌های ثبت شده مورد بررسی قرار گرفت. نورون‌های با پهنهای باند وسیع در سرتاسر محور قدامی - خلفی قشر اینفروتیپورال یافت می‌شدند (شکل ۵). ارتباط قابل ملاحظه آماری (آزمون همبستگی) بین پهنهای باند و موقعیت قدامی - خلفی نورون‌های ثبت شده وجود نداشت ($17 P=0.23$, $=0.023$). با توجه به احتمال وجود پراکندگی بیشتر نورون‌های با محرک ساده در نواحی خلفی و تأثیر آن بر آزمون آماری مورد اشاره، این آزمون برای سلول‌های با محرک پیچیده نیز انجام پذیرفت و مجدداً نشان داد که ارتباطی بین پهنهای باند و

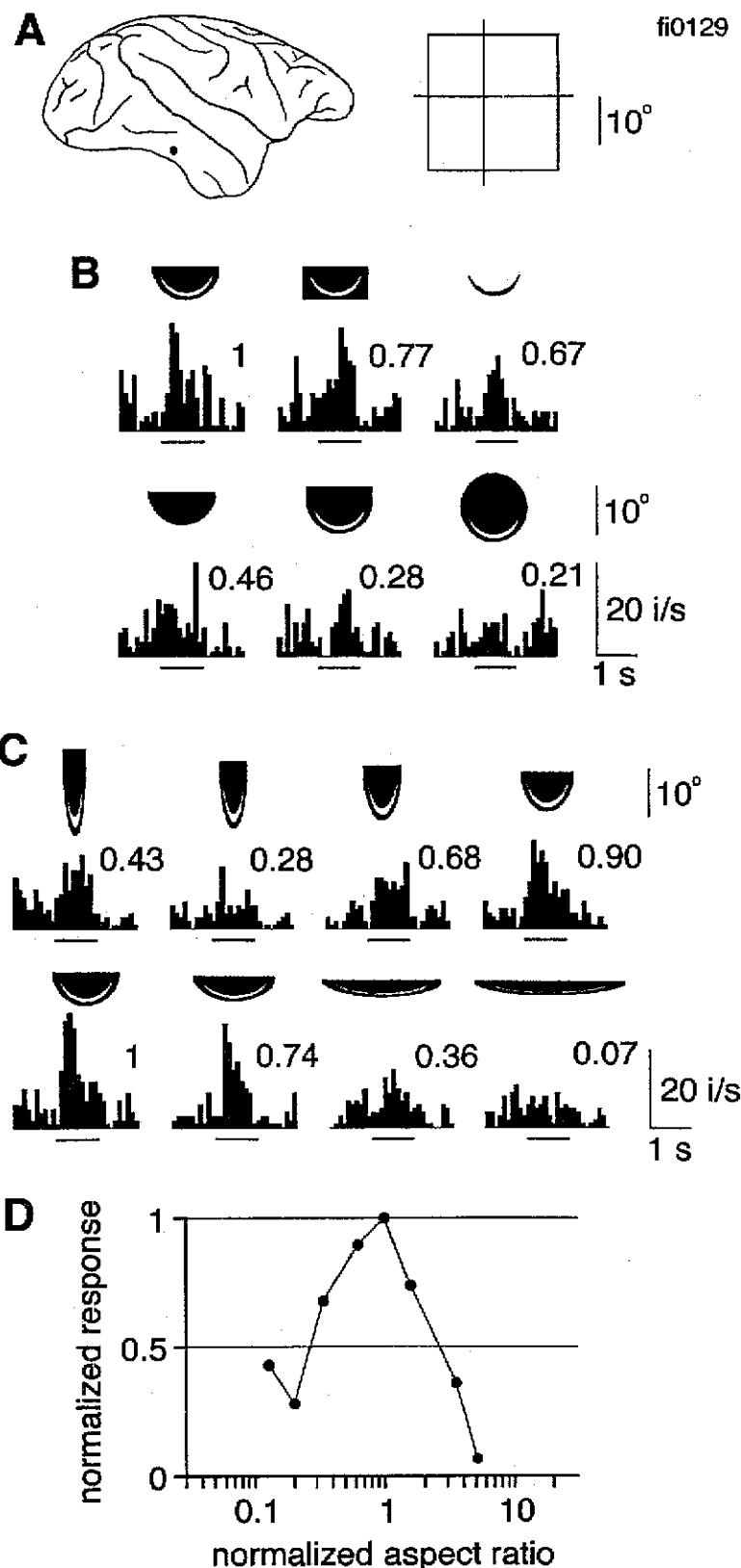
تأثیر تغییر نسبت ابعاد: اغلب نورون‌های قشر Ted به دامنه وسیعی از تغییرات نسبت ابعاد پاسخ دادند. این موضوع با استفاده از پهنهای باند (Tuning bandwidth) نمودار محرک - پاسخ به شکل کمی تبیین گردید. پهنهای باند تفاوت بین حداکثر و حداقل نسبت ابعاد در حد پنجاه درصد حداکثر پاسخ بوده و با واحد اکتاو (Octave) محاسبه می‌گردد. پراکندگی پهنهای باند نسبت ابعاد در (شکل ۱) نمایش داده شده است. اغلب نورون‌ها [۳۳-۳۵] پهنهای باند بالاتر از $2/5$ اکتاو داشتند. پهنهای باند میانه (Median) در نمونه حاضر برابر $2/4$ اکتاو بود که به معنی پاسخ اختصاصی نورون تا حد ۱۷۰ درجه تغییر در زاویه دید می‌باشد.

تمام نورون‌هایی که محرک نسبتاً ساده (اشکال ساده یک قسمتی) برای فعال نمودن انها کفایت می‌کرد، پهنهای باند وسیعی داشتند (قسمت هاشور خورده شکل ۱). پاسخ یک نورون نمونه در (شکل ۲) نمایش داده شده است. این نورون به طور اختصاصی به یک مثلث توپر پاسخ می‌داد (شکل ۲B). در حالی که این سلول پاسخ نسبتاً مشابهی به طیف وسیعی از تصاویر مثلثی شکل با نسبت ابعاد مختلف نشان داد (شکل ۲C). پهنهای باند این نورون $2/4$ اکتاو بود (شکل ۲D).

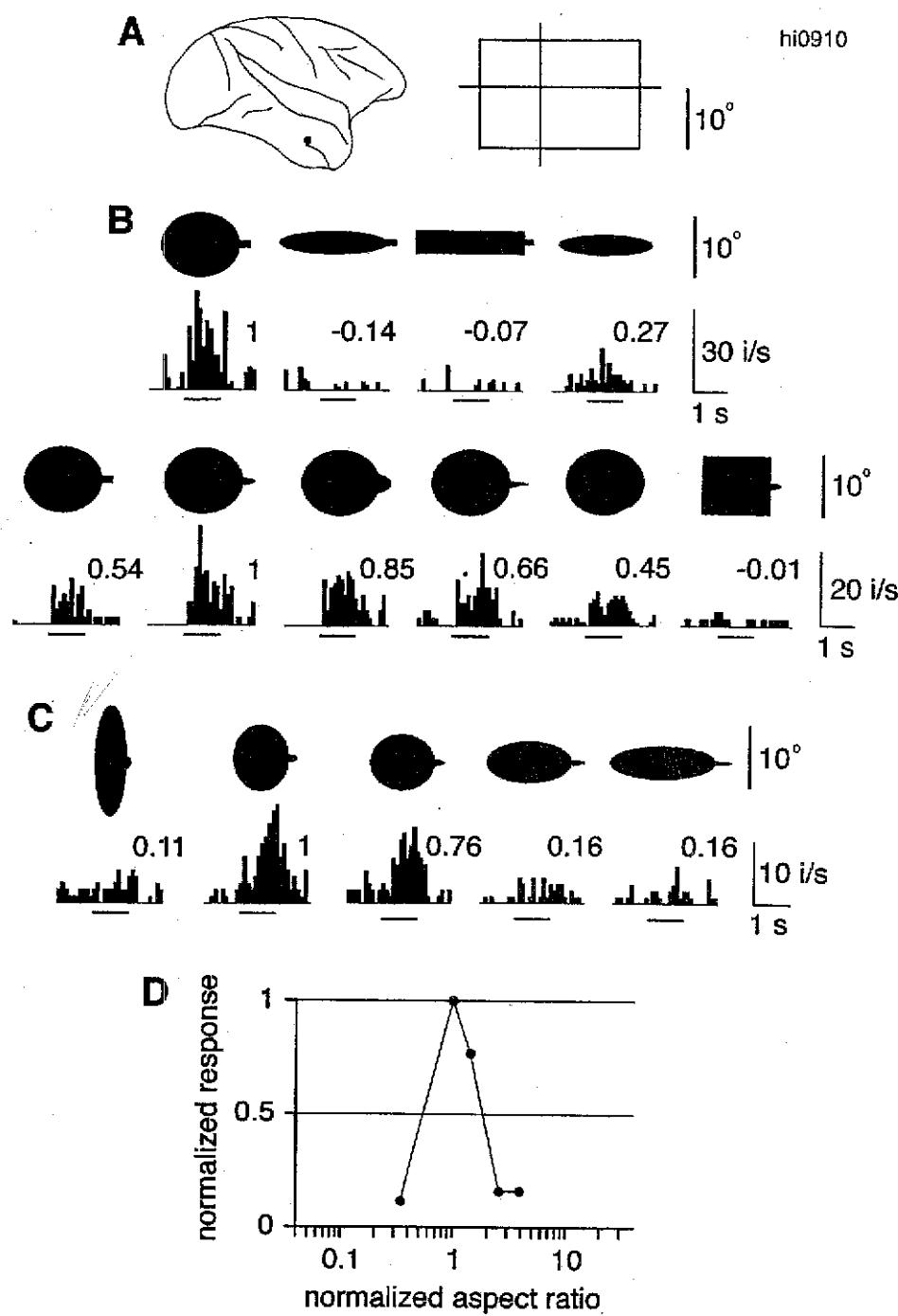
اغلب نورون‌هایی که محرک نسبتاً پیچیده‌تری (اشکال دارای اجزاء متعدد) برای فعال نمودن آنها لازم بود نیز پهنهای باند وسیعی در تغییرات نسبت ابعاد داشتند (قسمت توپر شکل ۱). پاسخ نمونه نورون در (شکل ۳) نشان داده شده است. این نورون بهترین پاسخ را به شکل نیم‌دایره با هلالی در داخل آن می‌داد. نمایش جدایگانه هر یک از اجزاء یا تغییر شکل نیم‌دایره به مریع یا دایره کامل (شکل ۳B). با تغییر شکل هلال موجب کاهش قابل ملاحظه پاسخ نورون می‌گردد. پهنهای باند این نورون



شکل ۲- نمونه پاسخ نورون با محرک مطلوب دارای یک جزء. A- محل ثبت و میدان گیرنده حسی نورون. B- پاسخ نورون به محرک های مختلف در این شکل و اشکال مشابه بعدی پاسخ نورون به ده بار نمایش محرک ارائه شده اند. مدت نمایش هر محرک (یک ثانیه) با خلط زیر نمودار PSTH نشان داده شده است. اعداد داخل نمودار Peristimulus time histogram (PSTH) میزان پاسخ نرمالیزه شده نسبت به پاسخ مطلوب می باشد. اعداد منفی نشان دهنده کاهش پاسخ به زیر حد فعالیت خود به خودی نورون می باشند. C- پاسخ به محرک های با نسبت ابعاد مختلف. این نورون پاسخ مشابهی به محرک های با نسبت ابعاد مختلف ایجاد نمود. مساحت محرک ها ثابت می باشد. D- نمودار پاسخ نرمالیزه شدن به پاسخ نورون به محرک مطلوب. در این نمودار و شکل های بعدی نسبت ابعاد هر محرک با مقایسه نسبت ابعاد محرک نرمالیزه شده است. پهنای باند معادل ۳/۴ اکتاو بود.



شکل ۳- نمونه نورون با محرک مطلوب پیچیده و پهنهای باند وسیع پاسخ به نسبت ابعاد. A- محل ثابت و میدان گیرنده حسی نورون. B- نمونه پاسخ نورون به چند محرک. رنگ قسمت اصلی محرک سیز و رنگ نیمه هلال زرد بود. تغییر رنگ محرک منجر به کاهش پاسخ نورون می‌گردید. C- پاسخ نسبتاً مشابه نورون به تغییرات نسبت ابعاد محرک. D- نمودار پاسخ نرمالیزه شده به پاسخ نورون به محرک مطلوب. پهنهای باند معادل ۱۳/۳ اکتاو بود.



شکل ۴- نمونه نورون با پهنهای باند باریک پاسخ به نسبت ابعاد. A محل ثبت و میدان گیرنده حسی نورون. B نمونه پاسخ نورون به چند محرك تغيير شكل قسمت اصلی محرك منجر به کاهش پاسخ نورون می شد (ردیف بالا) ولی نورون به تغيير شکل زبانه شکل نیز حساس بود (ردیف پایین). C نورون تنها به دو حالت نسبت ابعاد شکل محرك پاسخ داد. D نمودار پاسخ نرمالیزه شده به پاسخ نورون به محرك مطلوب پهنهای باند معادل ۱/۸ اکتاو بود.

Archive of SID

بررسی قرار داده‌اند، نشان دهنده پاسخ نسبتاً اختصاصی این نورون‌ها به زاویه دید می‌باشد [۱۳، ۹، ۳].

برای مثال Logothetis و همکاران (۱۹۹۵)

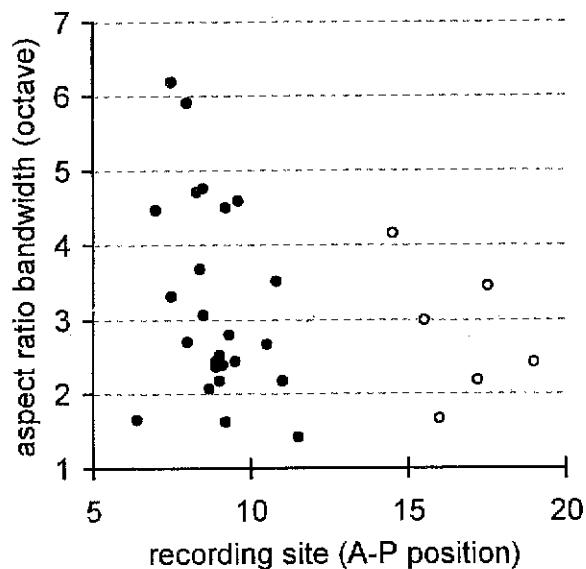
گزارش نموده‌اند که نورون‌های اینفروتمپورال حداکثر به دامنه زاویه دید حدود ۶۸ درجه پاسخ می‌دهند. این پاسخ نسبتاً اختصاصی به زاویه دید با یافته‌های مطالعه حاضر تفاوت قابل ملاحظه‌ای دارد. این مغایرت یافته‌ها می‌تواند به دلیل این واقعیت باشد که در چرخش اشیاء در عمق اجزاء جدیدی از شیئی تمایان گر و یا پنهان می‌شوند. اگر قسمتی از اجزاء شیئی که موجب تحریک نورون می‌گردد توسط اجزاء دیگر پوشیده و پنهان شود، پاسخ نورونی کاهش می‌یابد. اگر جزء جدیدی در اثر تغییر زاویه دید تمایان گر شود، این محرک جدید می‌تواند موجب مهار و تغییر فعالیت نورون گردد [۱۶].

mekanisem ایجاد پاسخ‌های نورونی غیر وابسته به زاویه دید بر اساس هم‌گرایی ورودی‌های آوران نورون‌های مدارهای پایین‌تر با پاسخ‌های اختصاصی به زوایای دید مختلف روی نورون‌های اینفروتمپورال و عملیات محاسباتی OR-Like روی این داده‌های ورودی باشد. به دلیل اینکه ارتباطات Feed Forward تدریجی در قشر اینفروتمپورال وجود دارد [۴]. در صورت وجود هم‌گرایی و محاسبات OR-Like در سیناپس‌های آوران قشر اینفروتمپورال انتظار می‌رود که نورون‌های واقع در نواحی قدامی‌تر این قشر دارای پهناهی باند وسیع‌تری نسبت به نورون‌های واقع در نواحی خلفی‌تر باشند.

یافته‌های این مطالعه نشان داد که چنین تفاوتی وجود ندارد و لذا هم‌گرایی ورودی‌های مورد بحث احتمالاً در سیناپس‌هایی به جز مسیر آوران صورت می‌پذیرد.

یافته‌های مطالعه حاضر دلایل تجربی مهمی در تأیید نماگری اشیاء بر اساس نماگری اجزاء آن می‌باشد.

موقعیت قدامی - خلفی قرار گرفتن نورون‌های ثبت شده وجود ندارد ($r=0.27, P=0.59$).



شکل ۵- پهناهی باند نسبت به ابعاد هر نورون و محل قرارگرفتن نورون در محور خلفی - قدامی قشر اینفروتمپورال نمایش داده شده است. دیسک توپر نشان دهنده نورون‌های ناحیه Tep و دیسک خالی نشان دهنده نورون‌های ناحیه Tep می‌باشد.

بحث

مطالعه حاضر نشان داد که سلول‌های قشر اینفروتمپورال به طور اختصاصی به شکل محرک پاسخ می‌دهند. این پاسخ اختصاصی تأثیر پذیری قابل ملاحظه‌ای از تغییرات نسبت ابعاد محرک نمی‌پذیرد. وقتی شیئی از زوایای دید مختلف مشاهده می‌شود، نسبت ابعاد تصویر اجزاء آن تغییر نمی‌نماید. مشاهدات حاضر نشان داد که نورون‌های قشر اینفروتمپورال به تصویر مشاهده شده از زوایای مختلف، تا میزان ۱۷۰ درجه تغییر زاویه دید، پاسخ نسبتاً مشابهی می‌دهند.

تمامی مطالعاتی که نحوه پاسخ نورون‌های قشر اینفروتمپورال به چرخش اشیاء سه بعدی در عمق را مورد

Archive of SID

مختلف یک شیئی را نماینده ارتباط بین آنها را برقرار نموده و به این ترتیب از ایجاد حس وهمی جلوگیری می‌شود [۱۷]. اخیراً Sali و Ullman (۱۹۹۹) پیشنهاد نموده‌اند که با نماینده ویژگی‌های خاص هر شیئی و همچنین با نماینده ویژگی‌هایی که همپوشانی نسی دارند، احتمال حس وهمی اشیاء به شدت کاهش می‌یابد، بدون اینکه نیازی به فعالیت نورون‌های نماینده نداشته باشد [۱۵]. برای شناخت نحوه نماینده ارتباطی فضایی اجزاء اشیاء در قشر اینفروتیپورال مطالعات بیشتری مورد نیاز است.

یکی از مشکلات فرضیه نماینده اجزاء شیئی مسئله «مشاهده وهمی» (Halucination) است. مشاهده یک صحنه حاوی اشیاء مختلف منجر به فعال شدن نورون‌های مختلفی می‌شود. ترکیب نادرست اجزاء صحنه مورد مشاهده توسط سیستم عصبی می‌تواند منجر به ایجاد حس وهمی اشیاء شود. برای حل این مشکل نیاز به وجود مکانیسمی است که توسط آن موقعیت فضایی قرار گرفتن Singer و Gray پیشنهاد کرده‌اند که فعالیت همزمان نورون‌هایی که اجزاء و ویژگی‌های (Synchronized)

منابع

- [1] Biederman, I. Recognition-by-components: A theory of human image understanding, *Psychol Rev.*, 94 (1987) 115-147.
- [2] Biederman, I., and Gerhardstein, P.C. Recognizing depth-rotated objects: Evidence and conditions for three-dimensional viewpoint invariance. *J. Exp. Psychol.*, 19 (1993) 1162-1182.
- [3] Booth, M.C.A. and Rolls, E.T. View-invariant representations of familiar objects by neurons in the inferior temporal visual cortex, *Cereb Cortex*, 8 (1998) 510-523.
- [4] Desimone, R., Fleming J.F.R., and Gross C.G. Prestriate afferents to inferior temporal cortex; An HRP study, *Brain Res.*, 184 (1980) 41-55.
- [5] Fujita, I., Tanaka, K., Ito, M., and Cheng, K. Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex, *Nature*, 360 (1992) 343-346.
- [6] Ito, M., Tamura, H., and Tanaka, K. Size and position invariance of neuronal responses in monkey inferotemporal cortex, *J. Neurophysiol.*, 73 (1995) 218-226.
- [7] Ito, M., Fujita, I., Tamura, H. and Tanaka, K. Processing of contrast polarity of visual images in inferotemporal cortex of the macaque monkey, *Cereb Cortex*, 5 (1994) 499-508.
- [8] Kobatake, E. and Tanaka, K. Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex, *J. Neurophysiol.*, 71 (1994) 856-867.
- [9] Logothetis, N.K., and Pauls, J. Psychophysical and physiological evidence for viewer-centered object representation in the primate, *Cereb Cortex*, 3 (1995) 270-288.
- [10] Logothetis, N.K., Pauls, J., and Poggio, T. Shape representation in the inferior temporal cortex of monkeys, *Curr Biol*, 5 (1995) 552-563.
- [11] Logothetis, N.K., and Sheinberg, DL. Visual object recognition, *Annu. Rev. Neurosci.*, 19 (1996) 577-621.
- [12] Marr, D., and Nishihara, H.K. Representation and recognition of three dimensional shapes, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 200 (1978) 269-294.
- [13] Perrett, D.I., Oram, M.W., Harries, M.H., Bevan, R., Hietanen, J.K., Benson, P.J., and

Archive of SID

- Thomas, S. Viewer-centered and object-centered coding of heads in the macaque temporal cortex, *Exp, Brain Res.*, 86 (1991) 159-173.
- [14] Poggio, T., and Edelman, S. A network that learns to recognize three-dimensional objects, *Nature*, 343 (1990) 263-266.
- [15] Sali, E. and Ullman, S. Detecting object classes by the detection of overlapping 2-D fragments. In: *Fundamental Structural Properties in Image and Pattern Analysis*, edited by D. Chetverikov and T. Sziranyi, Budapest, (1999) 123-132.
- [16] Sato, T. Interactions between two different visual stimuli in the receptive fields of inferior temporal neurons in macaques during matching behaviors, *Exp, Brain Res.*, 105 (1995) 209-219.
- [17] Singer, W. and Gray C.M. Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis, *Annu. Rev. Neurosci.*, 18 (1995) 555-586.
- [18] Tanaka, K. Saito, H.A. Fukuda, Y. and Moriya, M. Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey, *J. Neurophysiol.*, 66 (1991) 170-189.
- [19] Tanaka, K. Inferotemporal cortex and object vision, *Annu. Rev. Neurosci.*, 19 (1996) 109-139.
- [20] Wallis, G. and Bulthoff, H. Learning to recognize objects, *Tren in Cogn. Sci.*, 3 (1999) 3, 22-31.