

Horváth János: Action-related auditory attenuation:
event-related potential studies című akadémiai doktori értekezése

Válasz az opponensi véleményekre

Köszönöm mindhárom opponensemnek a bírálatokat, a dicsérő szavakat, és különösen a feltett kérdéseket, amelyek számos új szempontra, összefüggésre és kísérleti lehetőségre nyitották rá a szememet, és amelyek lehetőséget adnak arra, hogy bemutassam kutatásom azon vetületeit is, amelyek az értekezésben nem kaptak helyet.

Válaszomat összevont formában, és nem az egyes opponenseknek külön címezve adom meg. Először a formai és témaválasztással kapcsolatos megjegyzésekre válaszolok, majd a kísérletekkel kapcsolatos elméleti összefüggésekkel, és végül a módszertani kérdésekkel foglalkozom.

1.

Úgy gondolom, hogy a kutatásban az egyik legnagyobb kihívás annak a kezelése, amikor egy kísérletünk az uralkodó tudományos nézettel nem összeegyeztethető eredményt mutat. Szeretném megerősíteni opponenseim azon meglátását, hogy az értekezésben kitűzött céloom egy olyan, jól követhető, tematikailag egységes kutatás bemutatása volt, ami az eredmények alapkutatási jelentősége mellett hű képet ad arról, hogy mi módon tudok egy ilyen kihívással körültekintően, felelősséggel szembenézni.

A bevezető fejezet célja a legtöbbször az, hogy az olvasó számára összefoglalja azt az ismeretanyagot, amely a kísérleti rész megértéséhez szükséges. Míg a késői hallási eseményhez kötött potenciálokról szóló rész valóban a tudományos konszenzussal megegyező összefoglalás, addig a bevezető hallási elnyomással kapcsolatos része nem egyszerű összefoglalás, hanem azoknak az alapvető feltételezéseknek az azonosítása és kritikus bemutatása, melyeket a szakirodalom alig, vagy egyáltalán nem tárgyal. Úgy gondolom, hogy a bevezetőnek ez a része eredeti, egyedülálló perspektívát nyújt a területről, ami joggal tarthat számat a témát kutatók érdeklődésére, amit egy, az értekezés benyújtását követően megjelent áttekintő tanulmány is tükröz (Horváth, 2015).

Az értekezés kísérleti részének alapjául szolgáló 10 kísérletet leíró öt eredeti közlemény valóban egy rövid időszakban, 2012 és 2014 között „torlódott fel”, az első kísérlet adatgyűjtése azonban 2009-ben kezdődött. A közlemények feltorlódásának oka a hallási elnyomással kapcsolatos uralkodó nézettel homlokegyenest ellenkező kezdeti eredmény volt, amelynek felelős közlése érdekében az eredményt először replikáltuk, majd az új kísérleti elrendezést egy másik laboratóriumba vittük, ahol a replikáció egy más (MEG) módszerrel is megtörtént. Az első kéziratot, amely így három kísérlet eredményeit foglalta össze, csak ezek

után nyújtottuk be közlésre. Az első cikkek bírálati folyamatának legnehezebb (és leghosszabb) része annak a bemutatási formának a megtalálása volt, amely leginkább alkalmas volt arra, hogy meggyőzze azt a tudományos többséget, akik a hallási elnyomás magyarázatára adott uralkodó elképzelés (a belső *forward* modellezés) fogalmi keretében gondolkodnak.

Az értekezés benyújtásakor úgy találtam, hogy az eredeti közleményekben megfogalmazott gondolatok jelentős része ma is helytálló, így nem fogalmaztam újra ezeket. A visszatekintésből adódó lehetőségeket mindazonáltal igyekeztem kihasználni. Az első két kísérletsorozatban például még nem gondoltunk arra, hogy a cselekvés nem csak a szupra-temporális és a nemspecifikus N1-et, hanem a T-komplexet is modulálhatja, ezt csak később, más kísérletekben figyeltem meg. Ezért az értekezésben az első két kísérletsorozat adatait újra elővéve megvizsgáltam, hogy ilyen moduláció ezekben az adatokban is megfigyelhető-e. A retrospektív statisztikai számítások és a releváns EKP-ket bemutató ábrák (amelyek stílusukban nem térnek el a többi ábrától) az értekezés 51-52. oldalán szerepelnek. Az első tanulmány megjelenése után egyes felvetéseimre mások is kísérletekkel reagáltak, pl. figyelmi hipotézisünket mások is megvizsgálták; az ő eredményeik összefoglalása a második kísérletsorozat diszkussziója után, az 50. oldalon olvasható.

2.

Az, hogy kutatásom a hallási elnyomással kapcsolatos uralkodó nézetet alapjaiban támadja, és ezért az erőfeszítés jelentős része az alapp probléma letisztult, célzott megfogalmazására irányul, talán túlságosan rányomja a bélyegét az értekezésre. Bár a jelenség értelmezésével és a kutatások további irányával kapcsolatos számos lehetőségét mutattam be, egyetértek azzal, hogy a tágabb összefüggések bemutatása és a bemutatott jelenségek ezekhez fűződő kapcsolatának - akár spekulatív - kifejtése megengedhető lett volna.

A cselekvés észlelésre gyakorolt hatásával foglalkozó elméletek közös alapja az a (sok esetben jól alátámasztott) feltételezés, hogy a cselekvés és bizonyos ingerek közötti ok-okozati kapcsolatot a kognitív rendszer leképezi, és a cselekvésfüggő szenzoros változások e miatt jönnek létre. Kutatásom jelentősége az, hogy rámutat arra, hogy a cselekvésfüggő hallási elnyomás akkor is megjelenik, ha nincs ok-okozati kapcsolat a cselekvések és a hangok között. Ezért az ok-okozati kapcsolatra építő elméletek és az azok által megmagyarázható jelenségek részletes bemutatása olyan szöveget eredményezett volna, amelyben a bevezető jelentős része rögtön az első kísérlet eredményei alapján relevanciáját veszítette volna.

Visszatekintve egyetértek azzal a kritikával, hogy a vonatkozó történeti háttér bemutatása és az egyes elméletek részletesebb ismertetése lehetőséget adott volna arra, hogy a jelen eredményeket egy, az elmúlt években kibontakozó szemléleti váltáshoz kapcsoljam.

A történelem során az az elképzelés, hogy a cselekvés az észlelésre közvetlen hatást gyakorolhat, már Holst és Mittelstaedt (1950) és Sperry (1950) közleményeinek megjelenése előtt is többször felmerült. A következőkben alapvetően Grüsser (1995) áttekintésére támaszkodom. Grüsser szerint a gondolat, hogy a látási (és minden más) észleletet egy belőlünk származó hatás és a külső környezet (efferens és afferens jelek) interakciója hozza létre, egészen az időszámításunk kezdete előtti 5. századig követhető vissza. Megfigyelhető, hogy ez a gondolat újra meg újra megjelenik; az adott korban nem lel visszhangra; feledésbe merül, majd - a korábbiaktól gyakran függetlenül - újra felfedezik. Például a 16. században a binokuláris látás kutatásából ismert *horopter* fogalmát bevezető (és annak geometriai definíciójához közel jutó, ld. Howard, 2012, 70. o) François de Aguilón könyvében (1613) a szemmozgás kapcsán arról ír, hogy a „mozgást a lélek egy belső fakultása észleli” és amellett, hogy a lélek a mozgás felett szabadon uralkodva kiváltja a mozgást, „szükségszerű, hogy a mozgás jele a belső érzékhez jusson” (Aguilón, 1613, idézi Grüsser, 1995, 41.o). Mivel Aguilón könyve, mint optikai alpmű, több más kérdésben rövid idő alatt - például Kepler munkássága révén - meghaladottá vált, ezek a gondolatok is feledésbe merültek, vagy kikerültek az érdeklődés fókuszából.

Majd 200 évvel később Steinbuch (1811) foglalkozik behatóan az efferencia és afferencia összefüggésével, elsőként a tapintás működése kapcsán. Elemzése szerint a tapintás aktív érzék, azaz a saját mozgás és a külső ingerlés interakciója jelentősen hozzájárul az észleléshez. Kiindulási pontja az, hogy minden egyes izom, minden rövidülési állapotához egy agyi eredetű akarati képzet - mozgásidea (*Bewegidee*) - társul. A tapintásos formaészlelés ezen mozgásideák sokasága és a mozgás során keletkező tapintási képzetek sokasága közötti leképeződés kialakítása révén történik: a kétféle képzet a hasonlóság és az egyidejűség asszociációs szabályai révén rendelődik egymáshoz, melynek eredményeképpen egy „tapintási tér” jön létre. A látásban ugyanezt a gondolatmenetet alkalmazza a szemmozgás és annak hatására létrejövő vizuális ingerlés közötti kapcsolat esetében. A hallás tekintetében ez a geometriai megközelítés nem sikeres; érdekes módon Steinbuch a *hallószerv* izomzatának a hangokra, azok irányára gyakorolt hatását elemzi, és végül a hallást passzív érzéknek sorolja be, amelynél a saját cselekvés nem járul hozzá számottevően az észleléshez.

Steinbuch gondolatait követve Purkinje a szemmozgás ellenére mozdulatlannak tűnő valódi tárgyak, és a szemmozgás hatására elmozduló utóképek elemzése alapján feltételezte, hogy a szemmozgások ellenére stabil vizuális látótér a szemmozgás és a vizuális ingerlés jeleinek ellenkező előjelű integrációján, kioltásán alapszik. Megfigyeli az integráció egy korlátját is, azt, hogy gyors egymás utáni szemmozgások esetén a kioltás nem tökéletes (oszcillopszia). Az önindított szemmozgás, annak akadályoztatása, vagy a szem mesterséges mozgatasakor fellépő észlelési jelenségek alapján Helmholtz (1867) foglalja össze, hogy a látási észlelésben a szemmozgásra irányuló akarati erőfeszítés (*Willenanstrengung*) közvetlenül (Helmholtz, 1867, 601. o.), és nem csak az izmok állapotának, feszülésének észlelése révén (ld. pl. James, 1891, 197.o, és Sherrington, 1900) játszik szerepet. Az efferencia kópia számszerűen összegezhető jelekkel leírható sémája Machnál (1903, 127. o), és Uexküllnél (1926, 157.o) is megjelenik.

A Holst és Mittelstaedt (1950) által felvázolt szabályozási séma nemcsak a mozgásszabályozás, a cselekvés és az észlelés kutatásához biztosít alapvető hatású elméleti keretet, hanem számos pszichológiai témában is releváns, mint pl. az öntudat kialakulása (ld. pl. Marton, 1970). Feltételezhető, például, hogy a szándékok szorosan kapcsolódnak a cselekvés várható szenzoros következményeinek előrevetítéséhez, és így esetleg az efferencia kópiához is (Haggard, 2003). A sikeres – vagyis a szándéknak megfelelő célt elérő - cselekvés esetén az efferencia kópia megkönnyíti a szenzoros rendszer működését az előrelátható következmények kioltása révén, és ezáltal pl. lehetővé teszi cselekvés-láncolatok folyamatos, zavartalan – elterelődésmentes - végrehajtását. Sikertelen – a szándéknak nem megfelelő hatást kiváltó - cselekvés esetében pedig egy hibajelét biztosít, ami alapján tanulás történhet.

Az elmúlt években megjelentek, illetve megerősödtek azok a különvélemények, amelyek szerint az efferencia kópia illetve a belső forward modellezés keretrendszere valójában nem képes teljes mértékben kielégítő magyarázatot adni azokra a jelenségekre, amelyek magyarázatára megalkották őket (a mozgásszabályozás kapcsán ld. Feldman, 2009; a szemmozgás ellenére stabil látótér kapcsán ld. Bridgeman, 2007; a saját magunk által vezérelt érintés észlelt intenzitása/csiklandozási hatékonyságának csökkenése esetében ld. Van Doorn, Paton, Howell, és Hohwy, 2015). Bár az efferencia kópia elmélet egyes jelenségekre bizonyos paraméterek esetében jó magyarázatot ad, az elmélet nem terjeszthető ki korlátlanul. Bridgeman szerint (2007, 926. o), az efferencia kópia elmélete az ellene szóló kísérleti bizonyítékok ellenére azért maradt továbbra is az egyeduralgó magyarázat a látótér stabilizálására, mert nem volt olyan elmélet, ami a helyébe léphetett volna.

Talán megkockáztatható az a kijelentés, hogy az értekezésben bemutatott kísérleti eredmények hasonló bizonyítékok lehetnek a hallási (EKP) elnyomás forward modellezés-alapú értelmezése ellen. Bár az eredmények a belső forward modellezéssel nem összeegyeztethetők, az értekezésben vizsgált figyelmi megosztáson vagy perifériális hatáson nyugvó alternatív elképzelések vizsgálatára tervezett kísérletek null-eredménnyel zárultak, így megfelelő kísérleti alátámasztás hiányában nincs olyan magyarázat vagy elmélet, ami a belső *forward* modellezés helyére kerülhetne.

A Friston-féle aktív inferencia (*active inference*) elmélet (ld. pl. Friston, 2010) alkalmas lehet arra, hogy a forward modellezés keretében nem magyarázható hallási EKP elnyomásra magyarázatot adjon. Az elmélet fókuszában – nagyon tömören fogalmazva – a szenzoros bemenet és a szenzoros bemenet (rejtett) okait leképező belső következtetések (modellek, vagy hipotézisek) állnak, amivel az elmélet bizonyos értelemben Helmholtz tudattalan következtetési elvét viszi végig. Jó következtetés (és jó modell vagy jó hipotézis) az, amely révén a külvilág – a szenzoros bemenet – minimális, *statisztikai* értelemben vett hibával bejósolható. Az agy, mint adaptív rendszer célja az, hogy a belső modellek által generált predikciók és a szenzoros bemenet különbsége (egy *statisztikai* értelemben vett hibajel) minimális legyen. A hibajel minimalizálására két lehetőség van: 1) a megfelelő belső modell kiválasztása és megtartása révén, a szenzoros bemenet változtatása nélkül (ez az észlelésnek - perceptuális inferenciának felel meg); és 2) a szenzoros bemenet változtatása révén, a belső modell megtartása mellett (ez a cselekvés).

Az elmélet szerint (Adams, Shipp, és Friston, 2013) a mozgásindítás a mozgással egyidejű (proprioceptív) bemenet elnyomásával jár együtt. A valós bemenet elnyomása révén az adott pillanatbeli testi állapotunkra vonatkozó következtetésünket alátámasztó információk elmaradnak, és így a cél testi állapothoz asszociált szenzoros bemenet „hamis hipotézise” nyer alátámasztást, ami a hipotézissel kompatibilis testi állapot stabilizálásához - valójában annak megvalósításához, azaz az adott állapotba történő mozgáshoz – vezet.

Az értekezésben bemutatott kísérletek azon eredménye, hogy a cselekvéssel közel egyidejű, de azzal nem kontingens kapcsolatban lévő hangok esetében hallási EKP elnyomást figyelhetünk meg, jól összeegyeztethető az aktív inferencia elméletével, ha az elméletet a proprioceptív bemenetről tetszőleges (de legalábbis a hallási) szenzoros bemenetre is kiterjesztjük. Ezt a kiterjesztést Brown, Adams, Parees, Edwards és Friston (2013) a szenzoros hipotézisek pontosságát befolyásoló működésre hivatkozva tették meg, amely működést a figyelemmel (ld. Feldman és Friston, 2010) azonosították. Brown és mtsai (2013) szerint a szenzoros elnyomás valójában a figyelem megvonása, ami nem csak a proprioceptív, hanem a külső szenzoros bemenetet is érinti. Ez a magyarázat pontosan megegyezik azzal, amit az értekezés első kísérletsorozata alapján megfogalmaztunk és a második kísérletsorozatban megvizsgáltunk. Az, hogy a figyelmi manipulációk a koincidencia paradigmában (ld. második tanulmány második kísérlete), illetve kismértékben kontingens elrendezést használó kísérletekben (Timm, SanMiguel, Saupe és Schröger, 2013) nem befolyásolták a hallási EKP elnyomás mértékét, jól összeegyeztethető az aktív inferencia elmélettel. Eszerint a feladat-relevancia manipulációja révén kialakított figyelmi beállítódást is felülírja a cselekvésindításhoz szükséges szenzoros elnyomás. Az aktív inferencia elméletével az is összeegyeztethető, hogy a véletlen egybeeséseknél megfigyelt hallási elnyomás nem tűnt inger-specifikusnak.

A teljesség kedvéért meg kell jegyezzem, hogy a kontingens paradigmákban mérhető hallási (EKP) elnyomás – véleményem szerint - nem illeszthető tökéletesen az *aktív inferencia* keretei közé. Mind a *forward modellezés*, mind az *aktív inferencia* elmélet hívei (Van Doorn és mtsai, 2015) előszeretettel idézik Bäß, Jacobsen és Schröger (2008) kísérletét, amelyben azt találták, hogy ha a cselekvések véletlenszerűen 400 és 1990 Hz közötti frekvenciájú tiszta hangot váltottak ki, akkor az elnyomás mértéke csökkent ahhoz képest, mint mikor a cselekvéseket mindig ugyanolyan frekvenciájú hang kísért. A csökkenést - mint a frekvencia-specifitás bizonyítékát - a forward modellezés hívei; a széles frekvencia-sáv ellenére is mérhető elnyomást az aktív inferencia hívei hangsúlyozzák.

Egyes ingerspecifikus hatásokat mutató jelenségek nehezen magyarázhatók a rendelkezésre álló elméleti keretekben. Ilyen például a kontingens cselekvés-hang kapcsolat esetében a hang elmaradását követő, a hangok által kiváltott T-komplexre hasonlító EKP válasz (SanMiguel, Widmann, Bendixen, Trujillo-Barreto és Schröger, 2013). Bár hasonló jelenség modellezhető az aktív inferencia keretében (madárdalok esetében, ld. Friston és Kiebel, 2009), nehéz arra választ találni, hogy a hangkihagyásra kapott EKP válasz miért csak akkor figyelhető meg, ha a cselekvés mindig ugyanazt a hangot váltja ki, de akkor nem, ha a hang cselekvésről cselekvésre változik (SanMiguel, Saupe és Schröger, 2013).

Az értekezés benyújtását követő kísérleteink egyikében azt vizsgáltuk (Iria SanMiguel), hogy a kontingens ingerlés ad-e valamilyen járulékot a véletlen egybeeséseknél megfigyelhető EKP elnyomáshoz. Bár a kísérletet úgy terveztük, hogy a kontingencia hatását alulbecsüljük, az előzetes eredmények szerint a kontingenciának tulajdonítható EKP hatás még így is jelentősen túlmutat a kontiguitás hatásán, valamint a két EKP-hatás topográfiája is különbözik, ami alapján arra következtethetünk, hogy a hallási EKP-elnyomás két hatás eredője.

3.

Az ingerspecificitás szerepe mellett a cselekvés-hang között eltelt idő hossza és annak állandósága is vizsgálható. Bäß, Jacobsen & Schröger (2008) fent idézett tanulmánya szerint hallási EKP elnyomás jelen van akkor is, ha a cselekvés által indított hang csak 500-1000 ms véletlenszerű késleltetést követően szólal meg. Arra a kérdésre, hogy hogyan viszonyul egymáshoz a *késleltetés nélküli* és a *véletlenszerű késleltetési* helyzetben mérhető EKP-elnyomás, a tanulmány nem ad egyértelmű választ. A szerzők amplitúdómérése azt a különös eredményt mutatta, hogy a késleltetési helyzetben az elnyomás *nagyobb*, mint a késleltetés nélküliben. A tanulmány 2.c ábráján [Bäß, Jacobsen és Schröger, 2008, 140. o., 2. c ábra]) azonban látható egy lassú jelváltozás, amely már az ingert megelőző időszakban is különbséget okoz, és amelyet a szerzők amplitúdószámítása nem vesz figyelembe. Ha ezt, pl. P1 és N1 tartományban mérhető amplitúdó-különbség mérése révén figyelembe vesszük, akkor pontosan (az intuícióval megegyezően) *ellenkező* előjelű hatást kapunk, azaz a cselekvés-inger távolsággal az elnyomás csökken. Van Elk és mtsai (2014) 0-1000 ms (kísérleti blokkonként állandó) késleltetéseket vizsgálva azt tapasztalták, hogy a P2 elnyomás csökkent a késleltetés növekedésével.

A „koincidencia versus kontingencia” kapcsán felmerült kérdésre válaszolva azzal kell kezdenem, hogy az értekezésben bevezetett koincidencia paradigma egy olyan ingerlési helyzetet valósít meg, amelyben *nincs* kontingens kapcsolat a kétféle esemény (a cselekvés és a hang) között. Míg a kontingens esetben egy cselekvés után mindenképpen egy hang szólal meg, és hang kizárólag egy cselekvést követően szólal meg, addig nem-kontingens esetben cselekvést követhet cselekvés, illetve hangot is követhet hang. Míg a kontingens esetben a cselekvés megtörténte után biztosak lehetünk abban, hogy hamarosan hangot fogunk hallani, és cselekvés hiányában pedig biztosak lehetünk benne, hogy nem fogunk hangot hallani, addig ilyen jellegű előrejelzést a koincidencia-paradigma nem tesz lehetővé. Az elemzésekben az N1 ingerkövetési idő-függése miatt ugyan olyan hangokra adott EKP-kat hasonlítottam össze, amelyek egy cselekvés után következtek, de ezek az összes bemutatott hangnak csak egy részét képezik.

Az első kísérletsorozat eredményei (33. oldal, 1.6 ábra) alapján úgy tűnik, hogy a hallási EKP és EKM cselekvésfüggő elnyomása markánsan csökken az egyidejűség és a 250 ms cselekvés-hang időkülönbség között, majd az időkülönbség további növekedésével már csak kis mértékben változik.

Érdekes kérdés, hogy támad-e olyan benyomásunk egy cselekvés-hang egybeesésénél vagy közel-egybeesésénél, hogy mi magunk voltunk a hang okozói (*sense of agency*). Bár a kérdést mi nem vizsgáltuk, mások végeztek ilyen vizsgálatokat. Sato és Yasuda (2005) kísérletükben (246.o, 2. kísérlet) egy színdiszkriminációs reakcióidő feladatban a képi ingerek bemutatását követő véletlen időpillanatban egy hangot mutatott be. A képekre adott reakció és a hang között eltelt idő így véletlenszerű volt. Az egyes válaszok után arról kérdezték a kísérleti személyeket, hogy a milyen mértékben érezték úgy (0-100%-os skálán), hogy ők maguk voltak a hang kiváltói. Azt tapasztalták, hogy az okozás érzése a legnagyobb az egyidejűség esetén volt, ami markánsan (mintegy 35%-kal) csökkent 200 ms késleltetésnél. A további 400 illetve 600 ms késleltetéseknél 15-15%-os csökkenések voltak megfigyelhetők. Ez a mintázat állandó késleltetések esetében is hasonló (ld. pl. Farrer, Valentin és Hupé, 2013; van Elk és mtsai, 2014), valamint arra is hasonlít, amit az eseményhez kötött válaszok esetén a fentiekben leírtam.

Az okozás-érzet megjelenése sok tényezőtől függ, az idői közelség mellett pl. az is szerepet játszik, hogy milyen specifikus tapasztalattal rendelkezünk az adott cselekvés következményeivel kapcsolatosan. A fent említett Sato és Yasuda-féle kísérletben a kísérleti fázis előtt a résztvevők egy olyan helyzetben gyakorolták a feladatot, ahol a két válaszlehetőséghez teljesen kontingens, azonnali visszajelzés formájában egy-egy frekvenciájában különböző hang tartozott. A kísérleti - véletlen hangbemutatói - fázisban az okozás-érzet erőssége az adott válaszhoz korábban asszociált hang megjelenése esetében nagyobb volt, mint mikor a másik válaszhoz asszociált hangot mutatták be. Az értekezés második kísérletsorozatának első kísérletében hasonló specifikussági hatást kerestem a hallási EKP-elnyomás tekintetében, de nem találtam.

Az önbeszámolóknak esetében nehéz kizárni annak a lehetőségét, hogy abban visszatekintő, rekonstruktív folyamatok, és így az okozással kapcsolatos általános elképzelések, valamint a kísérleti helyzetből adódó elvárási hatások is közrejátszhatnak, ezért hasznos lenne olyan jelenségeket találni, amelyek az okozás-érzettel kapcsolatba hozhatók, de amelyeknél ezek a hatások kizárhatók.

Az egyik ilyen jelenség a cselekvés és annak következménye között eltelt idő szubjektív megrövidülése (Haggard, Clark, és Kalogeras, 2002): a saját maguk által keltett, de pár száz ms-al késleltetett ingerek esetében a kísérleti résztvevők a cselekvés és az inger idejét úgy észlelik, mintha azok egymáshoz a valóságosnál időben közelebb lennének: a cselekvés időpontját a valóságnál későbbre, az inger megjelenését a valóságnál előbbre teszik. Emellett - egyes feltételezések szerint - az N1 hullám is használható lehet annak feltérképezésére, hogy egy cselekvés következményeit milyen mértékben tulajdonítjuk saját magunk vagy külső cselekvő oki hatásának.

Egy kontingens helyzetet használó saját kísérletünkben (Baess, Horváth, Jacobsen és Schröger, 2011) azt találtuk, hogy amennyiben a kísérleti résztvevő gombnyomása által indított hangok közé azoktól függetlenül indított, de ugyanolyan hangokat kevertünk, akkor az önindított hangokra az N1-elnyomás megnőtt, ami összeegyeztethető azzal az

elképzeléssel, hogy az N1 elnyomás hátterében a saját és a külső indítású ingerek elkülönítését támogató folyamatok állnak.

Éppen ellenkező eredményt mutat viszont Caspar, Christensen, Cleeremans és Haggard (megjelenés alatt) a Milgram-féle kísérlet (1963) egy változatát használó tanulmánya. Ebben a kísérleti résztvevők próbáról-próbára eldönthették, hogy anyagi hátrányt, egy másik feltételben pedig fizikai fájdalmat okoznak-e a másik résztvevő személynek vagy sem (a bántó cselekvések alkalmazása a cselekvőnek anyagi hasznot jelentett). A hatást létrehozó gombnyomást pár száz ms késéssel egy hang követte. Azokban a helyzetekben, ahol próbáról-próbára a kísérletvezető döntése és parancsa alapján kellett hátrányt okozni vagy sem, ott a cselekvés-hang intervallum szubjektív rövidülése kisebb volt, mint ahol a résztvevő szabadon dönthetett. Ezt úgy értelmezik, hogy a résztvevők kisebb mértékben érezték úgy, hogy a cselekvés következményeinek ők maguk az okozói. Érdekes módon az N1 hullám amplitúdója éppen akkor volt kisebb, amikor a résztvevők a kísérletvezető parancsa alapján cselekedtek.

Az eredmények ellentmondása - utólag - sokféleképpen magyarázható. Ismert, hogy a cselekvések azok szenzoros következményei révén történő kódolásában jelentős (bár nem korlátlan) szabadsággal rendelkezünk, ami a figyelmi folyamatokra is hatást gyakorol (Hommel, Müsseler, Aschersleben és Prinz, 2001; Sutter, Sülzenbrück, Rieger és Müsseler, 2013). Ez alapján elképzelhető, hogy a résztvevők az önkéntes és a parancs-vezérelt helyzetben máshogy, más következmény előtérbe helyezésével kódolják és indítják cselekvésüket. Lehet, hogy az engedelmesség minimális szempontját érvényesítik, azaz a gombra irányítják figyelmüket, és nem a gombnyomás egyéb következményeire, míg a saját döntés esetében a távolabbi hatások szerepe értékelődik fel. Ez a magyarázat megegyezne a szerzők interpretációjával, miszerint parancsra végzett cselekvés távolabbi, végső következményével kevésbé foglalkozunk.

4.

Hazemann, Audin és Lille (1975) a cselekvésfüggő hallási EKP-elnyomás jelenségét pusztán leírták, részletes értelmezést nem adtak; mindössze annyit jegyeztek meg, hogy eredményeik jól összeesengenek Starr (1964) állatkísérletes eredményeivel. Starr azt demonstrálta, hogy a középfülbeli *stapedius* izom összehúzódása különböző önindított mozgások (pl. rágás, vokalizáció, pedálynomás) kapcsán is létrejöhet. Mivel ezen izom összehúzódása a középfülben a hallócsontok hangvezető-képességet csökkenti, a sugallt értelmezés az, hogy a cselekvéshez időben közel eső hang intenzitása az izom-összehúzódás révén a hallórendszerben lecsökken, ami kisebb hallási EKP-k kiváltásával jár. Starr mindazonáltal azt is hangsúlyozta, hogy emellett centrális hatások is hozzájárulnak a hallási EKP csökkenéséhez.

Hazemann és mtsai kísérletében a szomatoszenzoros ingerlés a csuklóra (a *nervus medianusra*) mért áramütés volt, amely enyhe ujj-rándulást okozott (Lille, Audin, és Hazemann, 1975). A cselekvés és a szomatoszenzoros ingerlés kapcsolatát a cselekvés

(gombnyomás) gyakorisága és a cselekvő és ingerlelt kéz viszonyának (azonos vagy különböző) részleges manipulációja révén vizsgálták. Szignifikáns EKP-amplitúdócsökkenést lassú ütemű (4 másodpercenkénti cselekvés) esetében találtak, míg a 2 másodpercenkénti cselekvésnél nem. Az ellenkező oldali cselekvés esetében több cselekvés-ingerlés időkülönbség esetében találtak szignifikáns elnyomást, mint az azonos oldali cselekvés esetében. Ezek a mintázatok jól magyarázhatóak a cselekvés-függő figyelemmegosztással, azaz azzal, hogy a kísérleti személy az egyes cselekvéseknél a cselekvő kézre irányítja figyelmét.

Az, hogy a cselekvés miatt létrejövő (taktilis, proprioceptív) ingerlés hatással lehet a hangok által kiváltott EKP nemspecifikus komponensére érdekes felvetés, ami magyarázhatná a cselekvést követő hangok által kiváltott N1 EKP amplitúdójának követési idővel való növekedését (de nem magyarázhatná az MEG eredményeket, amelyekben a nemspecifikus összetevő a módszer sajátosságai miatt nem látható). Ha a nemspecifikus N1 azt tükrözi, hogy valamilyen esemény történt egy eseménytelen időszak után, akkor a hallási N1 esetében megfigyelhető refraktórikusság (azaz, hogy a rövidebb időközrel bemutatott hangok kisebb N1-et váltanak ki, mint hosszabb időköz esetén) magyarázhatná ezt a mintázatot. Ez magyarázat azonban csak azokra a hangokra illik, amelyek valóban legalább pár száz ms-al követik a cselekvést, de azzal nem egyidejűek. A koincidenciákat ugyanis a kísérletben rövid időn belül nem előzi meg esemény, így ott az amplitúdónak nagyobbak kellene lennie, mint azoknál a hangoknál ahol a követési idő 1 s alatt volt. Ha a nemspecifikus N1 esetleg az események összenergiáját is tükrözné, akkor a koincidenciánál ez további növekedést okozna.

Azt, hogy a különböző cselekvés-típusok eltérő elnyomási mintázatokat hoznak-e létre, egyelőre nem vizsgálták széles körben. Az értekezésben bemutatott gomb-lenyomás és –felengedés kontrasztja mellett nemrégiben van Elk, Salomon, Kannape és Blanke (2014) kéz- illetve lábujjal történő gombnyomás kapcsán megjelenő hallási EKP elnyomási mintázatokat hasonlították össze kontingens helyzetben: és míg az N1 tekintetében nem találtak különbséget, a P2 esetében a kézujjmozgásoknál az elnyomás kifejezettebb volt.

A pislogásra, mint cselekvésre építő ötlet érdekes. Az, hogy a pislogás-hang egybeesések kapcsán történik-e EKP-elnyomás, elvileg vizsgálható azokban a már rendelkezésre álló kísérleti adatokban, ahol a kísérleti résztvevő feladata az volt, hogy a hangokat konkrét feladat nélkül, a szemmozgásokat minimalizálva, figyelmesen hallgassa (pl. egy kontingens paradigma Hallási feltételében). A rendelkezésemre álló adathalmazok sajnos nem teszik lehetővé a kérdés vizsgálatát. Az EEG-rögzítéssel járó kísérletekben ugyanis rendszerint megkérjük a résztvevőket arra, hogy igyekezzenek a pislogást mérsékelni, így a pislogások átlagosan harmad olyan gyakoriak, mint a cselekvések a bemutatott kísérletekben. Ráadásul ilyen ingerlési helyzetet mindössze a kísérleti idő harmadában használunk, ezért nincs elegendő hang sem ahhoz, hogy megfelelő számú egybeesés legyen megfigyelhető (még akkor sem, ha akár 500 ms követési időt is egybeesésnek tekintünk). Az ötlet azonban megvalósításért kiált, ugyanis a pislogás - egyszerűen fogalmazva - spontán is, és akaratlagosan is létrejöhet, ami lehetővé tenné, hogy megvizsgáljuk a résztvevők szándékának hallási elnyomásban játszott szerepét.

5.

A hajás fejbőről elvezethető, hangok által kiváltott N1 hullám több komponens eredője. Az egyik komponens jól modellezhető a jobb és bal szupra-temporális kéregben, érintőirányban elhelyezkedő, egy-egy dipoláris forrás által keltett mezővel. Egyetértés van abban, hogy a forrás nem az elsődleges hallókéreg, hanem a *planum temporale* (ld. pl. Liegeois-Chauvel, Musolino, Badier, Marquis, & Chauvel, 1994) vagy a *Haeschl-gyrus* laterális része (Halgren és mtsai, 1995). A T-komplex a temporális lebeny oldalsó részén található, sugárirányú dipoláris forrással modellezhető, a Ta hullám a feltételezések szerint a hallási asszociációs kéregből ered (Eggermont és Ponton, 2002). A harmadik, nonspecifikus komponens forrása nem ismert, egyes feltételezések (Giard és mtsai, 1994; Picton és mtsai, 1999) szerint a források motoros és pre-motoros kérgi területek lehetnek. A P2 forrását az N1 forrása elé helyezik, MEG vizsgálatok a Haeschl-gyrust (Lütkenhöner, & Steinsträter, 1998) vagy más, az N1 generátoraihoz közeli struktúrákat (ld. Crowley és Colrain, 2004) neveznek meg; egyes kutatások arra utalnak, hogy a P2 is több komponensből áll (Verkindt, Bertrand, Thevenet és Pernier, 1994). Egyetértés abban van, hogy az N1 és P2 forrásai különbözőek.

Míg a P2 neurofiziológiai háttere nem ismert, az N1 komponens neurofiziológiai hátterére majom hallókéreg multi-elektrodás vizsgálatai alapján, az emberi N1 analógjának az N50 komponenst tekintve lehet következtetni. Az áramforrás-sűrűség elemzések alapján az N50-hez a II. és az V. rétegekben megjelenő áramnyelők (depolarizációk) megjelenését társítják. Ennek a konfigurációnak az értelmezése nem egyértelmű (ld. pl. Kajikawa és Schroeder, 2011). Eggermont és Ponton (2002) a hallókéregbeli serkentő szinapszisok jelentős aránya (85%), és a szomatoszenzoros kéregnél megfigyelhető N1 analógiájára alapozva amellet érvel, hogy a II. rétegbeli depolarizáció excitátoros poszt-szinaptikus potenciál (EPSP) aktivitás miatt jön létre, azaz aktív áramnyelőről van szó. Javitt és Sweet (2015) illetve Javitt (2015, 5. ábra) viszont az N1 megjelenésében elsősorban az infragranuláris réteg szerepét hangsúlyozza, aminek kapcsolata a felszínről elvezethető EKP-val csak a kevéssé vizsgált hosszú (1.5 s, vagy hosszabb) ingerkövetési idők esetében válik egyértelművé.

6.

Egyetértek azzal, hogy kísérleti elrendezéseink módszertani okokból gyakran jelentősen leegyszerűsítik a természetes ingerkörnyezet számos sajátosságát, és hogy fontos annak a vizsgálata, hogy a megfigyelt jelenségek természetes ingerkörnyezetben is hasonló módon zajlanak-e le, mint ezekben az „extrém” helyzetekben. A mindennapi és a laboratóriumi ingerlési körülmények egyes eltérései és ezek hatásai vizsgálhatóak.

Az N1 hullám nem csak hang-kezdetek, hanem hangok vége (Näätänen, és Picton, 1987; Horváth, megjelenés alatt), valamint folyamatosan szóló hangok tetszőleges, észlelhető, elsőrendű hangparaméter-változása (azaz a paraméter időben állandó szakaszát követő

változás) esetén is megjelenik. Sőt, saját kutatásaink szerint egyes magasabbrendű változások (folyamatosan, de állandó *sebességgel* változó ingerlésről állandó ingerlésre váltás, Weise, Schröger, Fehér, Folyi, és Horváth, 2012) esetében is megfigyelhető. Nem szükséges feltétel az sem, hogy a hang csendben jelenjen meg, saját kutatásaink (Winkler, Teder-Sälejärvi, Horváth, Näätänen, és Sussman, 2003) azt mutatják, hogy természetes hangkörnyezetben bemutatott, természetes hangsorozatok esetében is megfigyelhetők a változás-detekcióval kapcsolatos hallási EKP-k.

A beszéd ugyan a mindennapi életben folyamatos, de ez távolról sem jelent *állandó* ingerlést, a beszédben gyakran történnek olyan hangparaméter változások, amelyeknek az információ-átadás szempontjából fontos szerepe van; megfelelő kísérleti elrendezésekben az ezek által kiváltott (esetleg kis amplitúdójú) N1-P2 hullámok, vagy azok modulációi megfigyelhetőek. Például egy szó záró hangja nagyobb N1-P2 hullámot vált ki, ha a szó a hallgató nyelvében értelmes, mint ha a hallgató nyelvében nem az (Jacobsen, Horváth, Schröger, Lattner, Widmann és Winkler, 2004).

Ezek példák alapján úgy gondolom, hogy az N1 és a P2 nem a különleges laboratóriumi helyzet termékei, hanem a hallórendszer természetes körülmények közötti működését tükröző jelenségek.

7.

A cselekvésfüggő hallási EKP-elnyomás viselkedési mutatókkal való összefüggése egyike a téma alapvető, nem feltárt kérdéseinek. Más modalításban az idegrendszeri aktivitást tükröző jel cselekvésfüggő csökkenése mellett az észleletben is különbséget lehet találni, pl. a tenyér mechanikailag egyforma érintését külső cselekvő esetén intenzívebbnek, csiklandozóbbnak észleljük, mintha az érintés saját cselekvésünk révén jön létre (Blakemore, Wolpert és Frith, 1998). Ezzel analóg módon a saját magunk által keltett hangokat halkabbnak kellene halljuk, mint azokat, amiket nem mi keltünk. Egyes kísérletek eredményei valóban értelmezhetők úgy, hogy a saját magunk által indított hangokat kissé halkabbnak halljuk, mint azokat, amelyeket pl. egy függetlenül vezérelt robot-kar indít (Sato, 2008). Az is ismert, hogy ha ugyanazokat a hangokat kisebb intenzitással mutatjuk be, azok kisebb amplitúdójú EKP-kat váltanak ki. Ezek alapján megfogalmazható az a hipotézis, hogy a cselekvésfüggő EKP-elnyomás és az észlelési küszöb növekedése közös okra vezethető vissza. A közös ok a preaktivációs hipotézis szerint az érzékenység-változás és az EKP-csökkenés a szenzoros reprezentációk közötti interferenciának köszönhető - a cselekvésindítás aktiválja a hang szenzoros reprezentációját, ami miatt a megszólaló hang csak csökkent EKP aktivitást vált ki, és detekciója nehezebb lesz. Nem tudok azonban olyan kísérletről, amiben a cselekvésfüggő hallási EKP-elnyomás és a mért küszöbnövekedés közötti összefüggést vizsgálták volna. A saját cselekvés révén létrejövő hangokkal kapcsolatos viselkedési változásokat demonstráló pár kísérletnél nehéz eltekinteni attól, hogy ezekben a kísérletekben esetleges figyelmi hatások nem voltak kizárhatók. Az aktív inferencia keretében a szenzoros elnyomást egyébként pontosan ilyen figyelmi hatásokkal magyarázzák (Brown, és mtsai, 2013).

Az értekezésben felvázolt hipotézis, amely szerint az EKP amplitúdócsökkenése azt mutatja, hogy az előrelátható ingert *kevesebb* erőforrás bevonásával vagyunk képesek *ugyanolyan* hatékonysággal feldolgozni, az egyike a lehetséges hipotéziseknek. Ezen hipotézis szerint az amplitúdóváltozással nem jár együtt a *keltett* hanggal kapcsolatos viselkedési teljesítményváltozás. Az azt követő hangok esetében viszont az „erőforrások előzetes megtakarítása” révén elképzelhető, hogy éppen feldolgozási előnyhöz juthatunk, de ezt a feltételezést még nem vizsgáltuk.

8.

A hangparaméterek megválasztását elsősorban a korábbi kísérletekkel való összevethetőség indokolta; a harmadik tanulmányon kívül nem ismerek olyan vizsgálatot, amelyben szisztematikusan vizsgálták volna ezek hatását a hallási elnyomásra. 200 ms-nál hosszabb hangok esetében az N1-P2 hullámot egy kitartott, lassú negatív potenciál követi, amelynek hossza összemérhető a hanghosszal. Egy nemrégiben (Neszmélyi Bencével közösen) végzett kísérletünkben olyan ingerlési elrendezést használtunk, amelyben egy nyomásérzékeny ellenállásra gyakorolt nyomásra szólalt meg egy hang, és addig szólt, amíg a nyomás egy adott szintnél erősebb volt. Az előzetes elemzések szerint a hangkezdet által kiváltott EKP-k elnyomása itt is megfigyelhető volt. De az, hogy a résztvevők maguk idézték elő a hangot sem a kitartott, sem a 40Hz-es amplitúdómodulált hangra adott hallási *steady-state* válaszra nem volt hatással. A hang végét (illetve az erő kifejtés megszüntetését) követő EKP válasznál az N1-elnyomásra hasonlító hatást lehetett megfigyelni.

9.

A kísérleti csoportok nemi összetételének, életkori, és kezesség-adatainak bemutatásával a kísérleti pszichológiai konvenciót követtem, a kezesség-információk a teljes csoportra vonatkoznak. Bár az ilyen adatközlés célja lehet a reprezentativitás demonstrálása, itt inkább az ellenkezőjéről van szó, arról, hogy felhívja a figyelmet arra, hogy milyen szűk körben (pl. csak fiatal felnőttek bevonásával) vizsgáldtunk. Úgy gondolom, hogy természetes igény az, hogy a kísérletek leírásában ne csak azokat a változókat mutassuk be, amelyekről a hipotéziseink szólnak, hanem azokat a körülményeket is, amelyeknek a jelentőségéről esetleg még nincs elképzelésünk. Tudomásom szerint nincs olyan publikált vizsgálat, amely a szűkebb témában szisztematikusan vizsgálta volna a nemi vagy életkori különbségek szerepét (saját beszéd torzított vagy késleltetett visszajátszásával kapcsolatosan létezik a nemi különbségekre vonatkozó vizsgálat, Swink és Stuart, 2012).

Az, hogy milyen „háttérinformációkat” gyűjtünk és mutatunk be leíró jelleggel, az kutatói döntés és intuíció kérdése is. A bemutatott kísérletek egyik tanulsága az (pl. a P2 EKP esetében), hogy a közleményekben szereplő, pusztán leíró információk később, visszatekintve, érdekesnek bizonyulhatnak. Több, egymást követő tanulmány ilyen leírásai kirajzolhatnak egy-egy olyan eredménymintázatot, ami új összefüggések felismerését, új

hipotézisek megfogalmazását inspirálhatja. A korábbi tanulmányokban például nem volt szokás a cselekvések idői jellegzetességeit bemutatni, pedig annak vizsgálata, hogy mennyi idő telik el két cselekvés között annak függvényében, hogy a cselekvések hangot váltanak ki vagy sem, esetleg értékes információt szolgáltat a hallási elnyomás jelenségéről. Ezért én ezen adatok bemutatása mellett döntöttem, és örömmel tapasztalom, hogy ezt a példát egyre többen követik.

10.

A kísérleti és feldolgozási paraméterek lényeges különbségei az egyes kísérletsorozatok között a kezdeti óvatosságot és a jelenséggel kapcsolatos tudásunk gyarapodását tükrözik.

A kísérleti és feldolgozási paraméterek kezdeti megválasztása a véletlen egybeeséseket vizsgáló paradigma esetében nem volt könnyű. Nyilvánvaló volt, hogy a kísérleti elrendezés csak akkor lehet hiteles, ha a véletlen egybeesések aránya a lehető legalacsonyabb. Másrészt viszont elegendő számú egybeesésre volt szükség ahhoz, hogy az egyéni átlagos EKP hullámok jel-zaj aránya a tervezett csoportlétszám mellett a lehető legnagyobb statisztikai erőt eredményezze. Az a kísérlettervezési „aggodalom”, hogy az EEG illetve az MEG jel/zaj viszonya esetleg nem bizonyul elegendőnek az elnyomási hatás kimutatásához, abban is tükröződik, hogy az első EEG- illetve MEG-kísérletben a hangokat az egyéni hallásküszöb fölötti 60 dB hangossággal mutattuk be annak érdekében, hogy a hallási EKP ill. EKM amplitúdója minél nagyobb legyen. Ezt aztán – a hatások ismeretében – a későbbi kísérletekben a laboratóriumunkban egyébként szokásos 50 dB-re csökkentettünk. Az MEG-vel végzett kísérletnél külön „aggodalmat” jelentett, hogy a megelőző EEG-kísérletekből az volt sejthető, hogy az elnyomási hatásban a N1 hullám nonspecifikus összetevője dominálhat. Mivel az MEG elsősorban a szupratemporális komponenst „látja”, ezért attól tartottunk, hogy a jel-zaj viszony nem bizonyul elegendőnek az elnyomás kimutatására.

A feldolgozási paraméterek megválasztása szintén a jel-zaj viszony növelését szolgálta. Amennyiben hipotézisünk egy jól ismert EKP hullámforma változásával kapcsolatos, választhatunk olyan átlagolási szakaszt, ami csak az adott a hullám időtartományát foglalja magában, de későbbieket nem. A hallási N1 és P2 hullámokra esetében nem ritka, hogy a jel-zaj viszony növelése érdekében ennek megfelelő, akár csak 400-500 ms hosszú EEG-szakaszokat átlagolnak, hiszen így kisebb valószínűséggel esik egy-egy (szem-)mozgási műtermék az adott szakaszba. Az MEG kísérletben is ennek érdekében használtunk hasonlóan rövid szakaszokat.

Az értekezésben használt módszerek közül a legfontosabb és a legnagyobb körütekintést igénylő a szűrés. Általános elvként elmondható, hogy a megfigyelt jelek frekvencia-összetételének ismeretére alapozva választhatók olyan szűrési tartományok, amelyek a releváns jel-összetevők amplitúdóját változtatlanul hagyják az irrelevánsak elnyomása mellett. Hallási N1 és P2 hullámok esetében akár 1.5 Hz-es felüláteresztési (a jelen

kontextusban ld. pl. Saupe és mtsai, 2013) és 15 Hz aluláteresztési határ (ld. pl. Knolle és mtsai, 2012) is alkalmazható. Míg az aluláteresztési határ túlságosan alacsony beállítása a hullámok „kisimulását” eredményezheti (ami megnehezítheti az időben átfedő, azonos polaritású komponensek elkülönítését), az alsó határ túl magasra állítása amplitúdó-műterméket (azaz az EKP amplitúdó szisztematikus eltolódását) okozhat azokban az esetekben, amelyekben egyes lassú hullámok az összehasonlított feltételekben eltérő amplitúdóval jelennek meg.

Bár várható volt, hogy eredményeink a kontingens paradigmákban megfigyelhető N1 és P2 hatásokkal mutatnak hasonlóságot, az első két EKP kísérletekben jártunk el a legóvatosabban, ahol 0.1-20 Hz-es sáváteresztő szűrést használtunk. Mivel eredményeink azt mutatták, hogy a paradigma a kontingens paradigmákban is megfigyelhető N1 és P2 hatásokat mutat, az MEG-t használó kísérletben ezt 0.8-16 Hz sáváteresztő tartományra csökkentettük, a véletlen egybeesési paradigma további alkalmazása során pedig a szakirodalomban általános 1 Hz-es feluláteresztő szűrést használtam, kivéve a második kísérletsorozatot, amelyben a figyelmi és feladathatások miatt az N1 és P2 hullámok mellett lassú P3b, illetve az N1-et átfedő N2 hullám megjelenésére számíthattam a feladatban kiemelkedően fontos egybeesések esetében. Mivel a P3b amplitúdókülönbség miatt a feluláteresztő szűrés a korábbi (N1) intervallumban szűrési műterméket - szisztematikus amplitúdóeltolást - okozhat, az N1 és N2 csúcsai pedig magasabb aluláteresztő szűrés esetén jobban elkülöníthetőek, ezért választottam a többi kísérlettől eltérően 30 Hz-es aluláteresztő szűrési határt.

Az értekezésben bemutatott kontingens ingerlési elrendezések egyik, a korábban alkalmazott eljárásoktól eltérő sajátossága az volt, hogy a különböző helyzetekben egy számlálási feladatot is adtunk a résztvevőknek (saját gombnyomásaikat vagy a hallott hangokat kellett számolniuk), ami befolyásolhatta volna az EKP alacsonyfrekvenciás hullámainak alakulását. Óvatosságból az első ilyen kísérletben nem használtunk alulvágó szűrést, az eredmények azonban azt mutatták, hogy erre valószínűleg nem volt szükség, így a második alkalmazásánál már 1 Hz-es alulvágó szűrőt alkalmaztam.

Végezetül még egyszer köszönöm Kovács Ilonának, Détári Lászlónak és Kéri Szabolcsnak az értekezés bírálatára fordított erőfeszítésüket. Az értekezésben bemutatott, nagyrészt egyedül végzett kutatás során rá kellett döbbenjek arra, hogy a kutatásban párbeszéd nélkül nehéz előrehaladni, ezért nagyra értékelem a bírálatokban megfogalmazott kritikusi megjegyzéseket és kérdéseket, amelyek új szempontok részletes átgondolására, új összefüggések és magyarázatok keresésére, valamint új kísérleti lehetőségek felvázolására készítettek. Remélem, hogy válaszaim méltó részei lesznek ennek a párbeszédnek.

Horváth János

Budapest, 2016. április 5

Hivatkozások

- Aguilón, F. (1613) *Opticorum libri sex*. Moretus, Antwerp. Letöltve: <https://archive.org/details/francisciaguilon00agui>
- Adams, R. A., Shipp, S., & Friston, K. J. (2013). Predictions not commands: active inference in the motor system. *Brain Structure and Function*, 218(3), 611–643. doi: 10.1007/s00429-012-0475-5
- Baess, P., Horváth, J., Jacobsen, T., & Schröger, E. (2011). Selective suppression of self-initiated sounds in an auditory stream: An ERP study. *Psychophysiology*, 48(9), 1276–1283. doi: 10.1111/j.1469-8986.2011.01196.x
- Bäb, P., Jacobsen, T., & Schröger, E. (2008). Suppression of the auditory N1 event-related potential component with unpredictable self-initiated tones: Evidence for internal forward models with dynamic stimulation. *International Journal of Psychophysiology*, 70(2), 137–143. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2008.06.005
- Blakemore, S.-J., Wolpert, D. M., & Frith, C. D. (1998). Central cancellation of self-produced tickle sensation. *Nature Neuroscience*, 1(7), 635–640.
- Bridgeman, B. (2007). Efference copy and its limitations. *Computers in Biology and Medicine*, 37(7), 924–929. doi: 10.1016/j.combiomed.2006.07.001
- Brown, H., Adams, R. A., Parees, I., Edwards, M., & Friston, K. (2013). Active inference, sensory attenuation and illusions. *Cognitive Processing*, 14(4), 411–427. doi: 10.1007/s10339-013-0571-3
- Brown, H., Friston, K., & Bestmann, S. (2011). Active inference, attention, and motor preparation. *Frontiers in Psychology*, 2, 219. <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00218>
- Caspar, E. A., Christensen, J. F., Cleeremans, A., & Haggard, P. (megjelenés alatt). Coercion changes the sense of agency in the human brain. *Current Biology*. doi: 10.1016/j.cub.2015.12.067
- Eggermont, J. J., & Ponton, C. W. (2002). The neurophysiology of auditory perception: from single units to evoked potentials. *Audiology and Neurotology*, 7(2), 71–99.
- Farrer, C., Valentin, G., & Hupé, J. M. (2013). The time windows of the sense of agency. *Consciousness and Cognition*, 22(4), 1431–1441. doi: 10.1016/j.concog.2013.09.010
- Feldman, A. G. (2009). New insights into action–perception coupling. *Experimental Brain Research*, 194(1), 39–58. doi: 10.1007/s00221-008-1667-3
- Feldman, H., & Friston, K. J. (2010). Attention, uncertainty, and free-energy. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 215. doi: 10.3389/fnhum.2010.00215
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: a unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience*, 11(2), 127–138. doi: 10.1038/nrn2787
- Friston, K., & Kiebel, S. (2009). Cortical circuits for perceptual inference. *Neural Networks*, 22(8), 1093–1104. doi: 10.1016/j.neunet.2009.07.023
- Giard, M. H., Perrin, F., Echallier, J. F., Thevenet, M., Froment, J. C., & Pernier, J. (1994). Dissociation of temporal and frontal components in the human auditory N1 wave: a scalp current density and dipole model analysis. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, 92(3), 238–252.
- Grüsser, O.-J. (1995): On the history of the ideas of efference copy and reafference. In: Debru, C. (Ed.) *Essays in the history of physiological sciences*. Proceedings of a Network Symposium of the European Association for the History of Medicine and Health Held at the University Louis Pasteur, Strasbourg, on March 26-27th, 1993. Rodopi, Amsterdam- Atlanta, GA. pp. 35-56.
- Haggard, P. (2003) Conscious awareness of intention and action. In: Roessler, J., & Eilan, N. (Eds.). *Agency and self-awareness: issues in philosophy and psychology*. pp. 111-127. Oxford University Press, New York
- Haggard, P., Clark, S., & Kalogeras, J. (2002). Voluntary action and conscious awareness. *Nature Neuroscience*, 5(4), 382–385. doi: 10.1038/nrn827
- Halgren, E., Baudena, P., Clarke, J. M., Heit, G., Liégeois, C., Chauvel, P., & Musolino, A. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. I. Superior temporal plane and parietal lobe. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94(3), 191–220.
- Helmholtz, H. (1867). *Handbuch der Physiologischen Optik*. Leipzig, Leopold Voss.

- Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, 37(20), 464–476.
- Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(5), 849–878; discussion 878–937.
- Horváth, J. (2015). Action-related auditory ERP attenuation: Paradigms and hypotheses. *Brain Research*, 1626, 54–65. doi: 10.1016/j.brainres.2015.03.038
- Horváth, J. (megjelenés alatt). Attention-dependent sound offset-related brain potentials. *Psychophysiology*, doi: 10.1111/psyp.12607
- Howard, I.P. (2012) *Perceiving in depth. Volume 1: Basic mechanisms*. Oxford University Press, New York
- Jacobsen, T., Horváth, J., Schröger, E., Lattner, S., Widmann, A., & Winkler, I. (2004). Pre-attentive auditory processing of lexicality. *Brain and Language*, 88(1), 54–67.
- James, W. (1891). *The principles of Psychology. Vol. 2*. London, MacMillan. Letöltve: <http://www.archive.org/details/principlesofpsyc02jameuoft>
- Javitt, D. C. (2015). Neurophysiological models for new treatment development in schizophrenia: early sensory approaches: Neurophysiological models for schizophrenia. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1344(1), 92–104. doi: 10.1111/nyas.12689
- Javitt, D. C., & Sweet, R. A. (2015). Auditory dysfunction in schizophrenia: integrating clinical and basic features. *Nature Reviews Neuroscience*, 16(9), 535–550. doi: 10.1038/nrn4002
- Kajikawa, Y., & Schroeder, C. E. (2011). How Local Is the Local Field Potential? *Neuron*, 72(5), 847–858. doi: 10.1016/j.neuron.2011.09.029
- Knolle, F., Schröger, E., Baess, P., & Kotz, S. A. (2012). The cerebellum generates motor-to-auditory predictions: ERP lesion evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(3), 698–706. doi: 10.1162/jocn_a_00167
- Liegeois-Chauvel, C., Musolino, A., Badier, J. M., Marquis, P., & Chauvel, P. (1994). Evoked potentials recorded from the auditory cortex in man: evaluation and topography of the middle latency components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, 92(3), 204–214.)
- Lütkenhöner, B., & Steinsträter, O. (1998). High-precision neuromagnetic study of the functional organization of the human auditory cortex. *Audiology and Neurotology*, 3(2-3), 191–213.
- Mach, E. (1903) *Die Analyse der Empfindungen und das Verhältniss des Physischen zum Psychischen. Vierte Auflage*. Jena. Gustav Fischer. Letöltve: <https://archive.org/details/dieanalysederem00mach>
- Marton, L. M. (1970). Tanulás, vizuális-poszturális testmodell és a tudat kialakulása. *Magyar Pszichológiai Szemle*, 27, 182–198.
- Milgram, S. (1963). Behavioral study of obedience. *The Journal of Abnormal and Social Psychology*, 67(4), 371.
- Näätänen, R., & Picton, T. (1987). The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology*, 24(4), 375–425. doi: 10.1111/j.1469-8986.1987.tb00311.x
- Picton, T. W., Alain, C., Woods, D. L., John, M. S., Scherg, M., Valdes-Sosa, P., ... Trujillo, N. J. (1999). Intracerebral Sources of Human Auditory-Evoked Potentials. *Audiology and Neuro-Otology*, 4(2), 64–79. doi: 10.1159/000013823
- SanMiguel, I., Saupe, K., & Schröger, E. (2013). I know what is missing here: electrophysiological prediction error signals elicited by omissions of predicted "what" but not "when". *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 407 doi: 10.3389/fnhum.2013.00407
- SanMiguel, I., Widmann, A., Bendixen, A., Trujillo-Barreto, N., & Schroger, E. (2013). Hearing silences: human auditory processing relies on preactivation of sound-specific brain activity patterns. *Journal of Neuroscience*, 33(20), 8633–8639. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5821-12.2013
- Sato, A., & Yasuda, A. (2005). Illusion of sense of self-agency: discrepancy between the predicted and actual sensory consequences of actions modulates the sense of self-agency, but not the sense of self-ownership. *Cognition*, 94(3), 241–255. doi: 10.1016/j.cognition.2004.04.003

- Sherrington, C.S. (1900) The muscular sense. In: E. A. Sharpey-Schäfer (Ed.): *Text-book of physiology*, Vol. 2., Edinburgh & London, Y. J. Pentland. Letöltve: <https://archive.org/details/textbookofphysio02shar>
- Sutter, C., Sülzenbrück, S., Rieger, M., & Müsseler, J. (2013). Limitations of distal effect anticipation when using tools. *New Ideas in Psychology*, 31(3), 247–257. doi: 10.1016/j.newideapsych.2012.12.001
- Starr, A. (1964). Influence of motor activity on click-evoked responses in the auditory pathway of waking cats. *Experimental Neurology*, 10(3), 191–204. doi:10.1016/0014-4886(64)90062-7
- Steinbuch, J., G. (1811) *Beytrag zur Physiologie der Sinne*. Nürnberg, Schrag. Letöltve: <http://www.mdz-nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=urn:nbn:de:bvb:12-bsb10369515-4>
- Swink, S., & Stuart, A. (2012). The effect of gender on the N1–P2 auditory complex while listening and speaking with altered auditory feedback. *Brain and Language*, 122(1), 25–33. doi: 10.1016/j.bandl.2012.04.007
- Uexküll, J. (1926) *Theoretical Biology*. New York, Harcourt, Brace and Company. Letöltve: <https://archive.org/details/theoreticalbiolo00uexk>
- Timm, J., SanMiguel, I., Saupe, K., & Schröger, E. (2013). The N1-suppression effect for self-initiated sounds is independent of attention. *BMC Neuroscience*, 14(1), 2. doi: 10.1186/1471-2202-14-2
- Van Doorn, G., Paton, B., Howell, J., & Hohwy, J. (2015). Attenuated self-tickle sensation even under trajectory perturbation. *Consciousness and Cognition*, 36, 147–153. doi: 10.1016/j.concog.2015.06.016
- Van Elk, M., Salomon, R., Kannape, O., & Blanke, O. (2014). Suppression of the N1 auditory evoked potential for sounds generated by the upper and lower limbs. *Biological Psychology*, 102, 108–117. doi: 10.1016/j.biopsycho.2014.06.007
- Verkindt, C., Bertrand, O., Thevenet, M., & Pernier, J. (1994). Two auditory components in the 130–230 ms range disclosed by their stimulus frequency dependence: *NeuroReport*, 5(10), 1189–1192. doi: 10.1097/00001756-199406020-00007
- Weise, A., Schröger, E., Fehér, B., Folyi, T., & Horváth, J. (2012). Auditory event-related potentials reflect dedicated change detection activity for higher-order acoustic transitions. *Biological Psychology*, 91(1), 142–149. doi: 10.1016/j.biopsycho.2012.06.001
- Winkler, I., Teder-Sälejärvi, W. A., Horváth, J., Näätänen, R., & Sussman, E. (2003). Human auditory cortex tracks task-irrelevant sound sources. *Neuroreport*, 14(16), 2053–2056.