

PhD téziszüzet

File Domonkos

**A vizuális eltérési negativitás háttérében álló folyamatok
vizsgálata**



2019

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
PEDAGÓGIAI ÉS PSZICHOLÓGAI KAR

File Domonkos

**A vizuális eltérési negativitás háttérében álló folyamatok
vizsgálata**

PSZICHOLÓGIAI DOKTORI ISKOLA

A doktori iskola vezetője: Zsolt Demetrovics, PhD, DSc

KOGNITÍV PSZICHOLÓGIA PROGRAM

Programvezető: Király Ildikó, PhD

Témavezető: Czigler István, PhD, DSc

Bizottság:

Elnök: Ildikó Király, PhD

Titkár: Katalin Oláh, PhD

Belső opponens: Ferenc Honbolygó, PhD

Külső opponens: László Balázs, PhD

Tagok: Anett Ragó, PhD

János Horváth, PhD,

Andrea Kóbor, PhD

Karolina Janacsek, PhD

Budapest, 2019

1. Bevezető és szakirodalmi háttér

A kognitív tudomány számára a vizuális világ tudatos észlelése egy lényeges kérdés (Rosenholtz, 2017). A vizuális világ hihetetlenül gazdag részletekben. Ezt a gazdagságot érzékeljük minden egyes pillantással, ami azt az érzetet kelti, hogy vizuális reprezentációink hasonlóan részlet gazdagok (Levin, Momen, Drivdahl, & Simons, 2000). Számos kutatás azonban arról számol be, hogy vizuális környezet jelentős változásai észrevétlenek maradhatnak, ha azok nem figyeltek, vagy nincsenek jelölve (Pazo-Alvarez, Cadaveira, & Amenedo, 2003).

A változási vakság vizsgálatai rávilágítottak az emberek gyenge képességére a két egymás utáni vizuális kép közötti változások tudatos detekciójának tekintetében, ha azok között szakkád vagy villanás van (Simons & Levin, 1997). A jelenség hagyományos értelmezése szerint a figyelem középpontján kívül eső reprezentációk illékonyak, ezért figyelem szükséges a vizuális környezet változásainak észleléséhez (Ronald A. Rensink, 2002). Egyre több tanulmány azonban azt mutatja, hogy az emberi agy képes még kis változásokat is kimutatni, különösen akkor, ha az ilyen változások az ismétlődő tapasztalatokon alapuló automatikus (nem tudatos) elvárásokat sértik (Stefanics, Kremlacek és Czigler, 2014). Az elmúlt 15 évben számos tanulmány kimutatta, hogy a nem figyelt vizuális ingerek, amelyek sértik az inger-szekvencia (deviánsok) szabályait, nagyobb eseményfüggő agyi választ váltanak ki, mint a szabályt nem szegő (standard) ingerek. A standard és a deviáns ingerekre mért kiváltott válaszok különbségét vizuális eltérési negativitásnak (vEN) nevezzük (pl. Czigler, 2007).

A vEN egy poszterior eloszlású, negatív polaritású kiváltott válasz komponens. A vEN latenciája a deviancia típusától függ: egyszerű eltérések - egy jellemzőváltozással jellemezhetők, pl. orientáció, szín- korai vEN-t, jellemzően 150 és 250 ms között vált ki (például Kimura és mtsai, 2009; Czigler, Balázs és Winkler, 2002). A komplex változások azonban -pl. nem vagy arckifejezések- 200 és 400 ms közötti sávban váltanak ki vEN-t(pl. Kecskés-Kovács et al., 2013a; Zhao & Li, 2006). A leggyakrabban használt paradigma a kakukktójás paradigma.

A vMMN háttérben álló mechanizmus számtalan ingersajátságra érzékeny, mint színre (pl. Czigler et al., 2004; Kimura, Katayama és Murohashi, 2006a), alakra (Maekawa et al., 2005), mozgásirányra (Pazo-Alvarez, Amendo és Cadaveira, 2004), lokációra (Antikainen és mtsai, 2008; Czigler és Pató, 2009), téri frekvenciára (Maekawa, 2005), inger kontrasztra (Stagg és mtsai, 2004), inger eltűnésre (Czigler et al., 2006), inger offsetre (Sulykos, Gaál & Czigler,

2017; File et al., 2018) és illuzórikus fényerő változásokra (Sulykos & Czigler, 2014). A tárgy alapú devianciák (Müller et al., 2013) és a szabálytalan lexikai információk (Shtyrov et al., 2013) szintén automatikusan felismerhetőek a vizuális rendszer számára. Komplex ingerek, mint a kezek oldalisága (Stefanics & Czigler, 2012) vagy szociálisan relevánsabb ingerek, mint az arckifejezések (Zhao & Li, 2006; Astikainen és Heitanen, 2009; Fujimura és Okanoya, 2013) és arcok neme (Kecskés-Kovács et al., 2013a) is kiváltanak vEN-t.

A kiváltott válasz különbség a deviáns és a standard között lehet a sztenderdre megjelenő aktivitás csökkenés következménye, valamint lehet a deviáns inger megjelenésekor mérhető többlet aktivitás is. Az ismétlődő ingerekre adott aktivitáscsökkenés jól ismert hatás az agyi folyamatok minden szintjén, az egysejtes elvezetésektől (Sawamura, Orban & Vogels, 2006) a tudatos élményig (Gibson 1937; Clifford, 2002, Krekelberg, Boyton és Wezel, 2006), és refraktív, habituációs vagy stimulus-specifikus adaptációnak (SSA) nevezik. Néhány magyarázat szerint az egész deviáns-mínusz-standard különbség a standard válasz ismétlődéssel összefüggő aktivitáscsökkenésének tulajdonítható (pl. May & Tiitinen (2010) hallás, Kenemans, Jong & Verbaten (2003) a látásban). Azonban az vEN-t magyarázó elméletek többsége az ismétlődéssel kapcsolatos válaszcökkentésen túl a deviáns ingereknek tulajdonított folyamatokat is feltételez. Winkler, Karmos & Näätänen (1996) elméletében a vEN a környezeti modell frissítését jelző agyi folyamat korrelátuma (lásd még Czigler 2007). Funkcionális szinten a modell előrejelzi a közelgő ingert: ha a bejövő inger nem felel meg az előre jelzett ingernek, a prediktív modell frissítése szükséges (Friston, 2005; Garrido, Kilner, Stephan & Friston, 2009). Ezt a modellt kiterjesztették a vEN-re; az egymást követő vizuális ingerek egy elvont szekvenciális szabályt hoznak létre, amely kódolja a jövőben várható ingereket (Friston, 2003, 2005; Garrido et al., 2009; Kimura, 2012; Winkler & Czigler, 2012; Stefanics et al., 2014).

Az adaptációs és prediktív elméletek kapcsolata továbbra is megoldatlan kérdés, így az I. és II. Tézistanulmány ezt a kérdést vizsgálta különböző kontroll paradigmák használatával.

Mivel a vEN fontos tulajdonsága a feladat-függetlenség, a vizsgálatok többségében a vEN-hez kapcsolódó ingerszekvenciák passzív paradigmákban kerülnek bemutatásra. Annak biztosításának érdekében, hogy a résztvevők ne figyeljenek a szekvenciára, elsődleges feladatot szokás végeztetni a résztvevőkkel, ami független a passzív szekvenciától. Az elsődleges feladat és a passzív inger szekvencia közötti térbeli távolság nagyban különbözik az egyes tanulmányok között, így a térbeli figyelem hatása a vMMN-re fontos kutatási kérdés.

A III. és IV. Tézistanulmány céljai a téri figyelemi fókusz vEN-re gyakorolt hatásának vizsgálata volt, relative kevésbé száliens (Tanulmány III) és száliens (Tanulmány IV) ingerek esetén.

2. Vizuális eltérési negativitás (vEN) alacsony- és magas-szintű eltérésekre: Egy kontroll tanulmány (Tézis tanulmány D)¹

Tanulmányaink célja az volt, hogy elválasszuk a szekvenciális szabály (genuin vizuális eltérési negativitás, gvEN) megsértésének hatását az ismételt ingerekre (inger-specifikus adaptáció, SSA) adott válasz csökkenéstől egyszerű és bonyolultabb ingerek esetében. Ennek érdekében különböző kontroll eljárásokat alkalmaztunk, azzal a céllal, hogy megtaláljuk a vMMN vizsgálatokhoz való legmegfelelőbb kontroll paradigmát. A nem felügyelt vizuális ingerek kiváltotta eseményhez kötött agyi válaszokat (EKP-k) mértünk kakukktojás és különböző kontroll paradigmákban. A különböző folyamatok kortikális forrásainak azonosításához a sLORETA inverz megoldást alkalmaztuk az átlagolt EKP idősorokra. Az 1. kísérletben az ingerek vonalakból álló textúrák voltak, és a deviáns eseményeket a standardhoz képest eltérő orientációjú textúrák alkották. A deviáns által kiváltott poszterior aktivitás (105-190 ms) teljes mértékben magyarázható volt adaptációval. A 2. és 3. kísérletben szélmalom mintákat használtunk. A 12 lapátú deviáns a 6 lapátú standardok szekvenciájában kiváltott vEN-t a 100-200 és 200-340 ms sávokban a poszterior területeken. Ezzel szemben a kevésbé komplex, 6 lapátú deviáns nem váltott ki vEN-t a 12 lapátú standardok szekvenciájában. A két feltétel között megjelenő jelentős különbség egy harmadik vizsgálat elvégzését tette indokoltá, amelyben komplexitás tekintetében különböző, adaptációs szempontból viszont kiegyensúlyozott ingereket mutattunk be. A 3. kísérletben a deviáns 6 lapátú ingerek kiváltottak vEN-t a 4 lapátú standardok szekvenciájában. Az ellentmondó eredményeket úgy értelmeztük, hogy, a vEN alapjául szolgáló folyamatok nem egységesek, erősen függenek a kiváltó ingerektől, és a ritka és gyakori ingerek közötti komplexitás különbség jelentősen befolyásolja a deviáns megjelenésekor lezajló folyamatokat.

¹ File, D., File, B., Bodnár, F., Sulykos, I., Kecskés-Kovács, K., Czigler, I. (2017) Visual mismatch negativity (vMMN) for low- and high-level deviances: a control study. *Atten Percept Psychophys*, 79(7):2153-2170. doi: 10.3758/s13414-017-1373-y.

3. Automatikus változás detekció a látásban: Adaptáció, memória össze nem illés, vagy mindkettő? Kakukktójás és adaptációs hatások a kiváltott agyi válaszokra (Tézis tanulmány II)²

Vizsgálatunkban két kísérleti paradigmában - passzív vizuális kakukktójás és passzív adaptációs paradigma- mért kiváltott agyi válaszokat hasonlítottunk össze. A vizsgálat célja az adaptációs ingerre mért válaszcsökkenés és a deviáns ingerre megjelenő többletaktivitás vizsgálata volt. Az első kísérletben vonalakból álló textúrákat mutattunk be, amik a textúrát alkotó vonalak orientációjában különbözhetnek egymástól. A második kísérletben malomkerék mintákat mutattunk be, amik a malomkerekek lapátjainak számában különbözhetnek egymástól. Az 1. kísérletben az kakukktójás deviáns és a standard között kiváltott EKP különbségek nem különböztek az adaptor-tesztinger különbségtől. Mindkét paradigmában a különbségek poszterior negatív polaritású különbségként jelentek meg 120-140 ms latenciával. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a deviáns és standard különbsége adaptációs folyamatokkal magyarázható. A 2. kísérletben a kakukktójás különbségpotenciálok egy széles sávban különböztek nullától. Az adaptációs feltételben a kakukktójás különbségnél megfigyelt késői rész (200 ms után) hiányzott. Ezt a későbbi részt azonosítottuk be genuin vEN-ként. A különbségpotenciálok és az exogén komponensek latenciája különbözött, ezért adaptációval nem magyarázhatóak az eredmények. Továbbá a skalpeloszlása is különbözött a kakukktójás és az adaptor különbségeknek, ami arra utal, hogy eltérő EKP komponenseket mértünk.

² Bodnár, F., File, D., Sulykos, I., Kecskés-Kovács, K., Czigler, I. (2017). Automatic change detection in vision: Adaptation, memory mismatch, or both? II: Oddball and adaptation effects on event-related potentials. *Attention Perception Psychophys*, 79(8):2396-2411. doi: 10.3758/s13414-017-1402-x.

4. Automatikus változás detekció és téri figyelem: Egy vizuális eltérési negativitás tanulmány (Tézis tanulmány III)³

A vizuális eltérési negativitás (vEN) a nem figyelt változások automatikus detektálásának az elektrofiziológiai korrelátuma. A vEN téri figyelemtől való függése ez idáig nem volt vizsgálva. A tanulmány célja tehát a térbeli figyelemnek a vEN kiváltott potenciál komponensre gyakorolt hatásának vizsgálata volt. A vizsgálat során a résztvevőknek egy a képernyő közepén lévő feladatra kellett fixálniuk, miközben ún. offset kakukktojás szekvencia került bemutatásra a képernyő alsó térélfélebe. Az offset ingerbemutatás arra utal, hogy a kakukktojás ingerek a hagyományossal ellentétesen nem inger megjelenést, hanem egy gyémántforma bizonyos részeinek eltűnését jelentették. A feladathoz kapcsolódó és feladat független események közötti távolság a térbeli figyelem ismert megállapítását eredményezte; az N1 komponens amplitúdója nagyobb volt, abban a helyzetben, amikor kisebb volt a távolság a feladat és a kakukktojás ingerek között. Lényeges eredmény, hogy a vEN nem különbözött a feltételek között, ami a vEN téri figyelemtől független működését valószínűsíti. A vEN komponens egy poszterior pozitív komponens követte a 270-330 ms tartományban. Abban a feltételben, amikor a feladat és a kakukktojás szekvencia közelebb volt egymáshoz, ez a komponens lényegesen nagyobb volt. A kakukktojás ingereket követő eseményeket is vizsgáltuk, amikor a standard vagy deviáns eseményt követően megjelent a gyémántforma. A gyémántforma megjelenése a deviánst követően kiváltott vEN-t, de csak akkor, ha a figyelmi fókusz közel volt a kakukktojás szekvenciához, vagyis a ritka, de kiszámítható ingerek csak akkor kerülnek észlelésre, ha azok közel vannak a figyelmi fókuszhoz.

³ File, D., Sulykos, I. & Czigler, I. (2018). Automatic change detection and spatial attention: a visual mismatch negativity study. *European Journal of Neuroscience*, doi: 10.1111/ejn.13945

5. A téri figyelem hatással van a környezet statisztikai valószínűségeinek megsértésének automatikus detekciójára: Egy vizuális eltérési negativitás tanulmány (Tézis tanulmány IV)⁴

Megvizsgáltuk a térbeli figyelem hatását a statisztikai szabályosságok megsértésének automatikus észlelésére, nevezetesen a vizuális eltérések negativitására (vEN). A feladatmező és a vEN-hez kapcsolódó ingerek közötti távolságot egy tracking-célinger detekciós feladattal oldottuk meg. A feladat irreleváns kakukktojás szekvencia vagy relatíve közel, vagy távolabb került bemutatásra a figyelmi fókusz centrumától. A kakukktojás szekvenciák ingerei 45° -ban (standard, $p = 0,8$) vagy 135° -ban (deviáns, $p = 0,2$) döntött homokóraformák, míg az egyenlő valószínűség kontroll szekvencia további három alakból állt, amelyek azonos számú éllel rendelkeztek, mint a kakukktojás ingerek. A figyelmi mezőhöz közel bemutatásra kerülő deviánsok nagyobb vEN-t váltottak ki, mint a figyelmi mezőtől távol megjelenő ritka ingerek. Szintén a közeli deviánsok esetén a vEN-t egy későbbi poszterior pozitív különbség komponens követte. Az eredmények alapján a figyelem modulálja a vEN-t, valamint valószínű, hogy a figyelem hatására a deviáns ingerek további feldolgozása történik meg.

⁴ File, D. & Czigler, I. (2019). Automatic detection of violations of statistical regularities in the periphery is affected by the focus of spatial attention: A visual mismatch negativity study. *European Journal of Neuroscience*, 49(10):1348-1356. doi: 10.1111/ejn

6. Diszkusszió

A disszertáció célja a vizuális eltérési negativitás bemutatása volt, különös tekintettel az adaptáció kérdésére és a vEN téri figyelem összefüggésére. Az I. és II. Tanulmány az adaptációra összpontosított, ideértve az elméleti szempontokat és az adaptáció és az geniun vEN hatásának elkülönítésére szolgáló módszertani lehetőségeket is. A III. Tanulmány és a IV. Tanulmány a térbeli figyelemnek a vMMN-re gyakorolt hatását vizsgálta.

Tanulmány I és II eredményei alapján az adaptációnak tulajdonítható válaszcsökkenés magyarázza a deviáns és standard inger által kiváltott agyi válaszok különbségét. Összetett deviáns esetén azonban az adaptációs folyamatok nem magyarázzák a teljes deviáns-mínusz-standard különbséget, és további folyamatok feltételezhetőek. Az I. és II. Tanulmány rámutatott, hogy a vEN és az adaptáció eltérő folyamatok, összhangban a korábbi vizsgálatokkal (pl. Kimura et al., 2009, 2010; Astikainen és mtsai, 2008; Kojouharova et al., 2019). Elképzelhetőnek tartjuk az eredmények tükrében, hogy egyszerű különbségek esetén az adaptációs állapotban jelentkező különbség megfelelően reprezentálja a változás detekcióhoz szükséges információt. Komplex ingerek szekvenciális szabályosságának megsértésének automatikus felismeréséhez viszont az adaptáció állapotban mutatkozó különbség nem elegendő, ezért további folyamatok jelenléte szükséges, amik a vEN megjelenését eredményezik. Az MMN és a vMMN irodalomban az adaptáció sokszor passzív folyamatként jelenik meg, funkcionális jelentőség nélkül (pl. Kimura et al., 2009). Azonban az inger-specifikus adaptációval foglalkozó kutatók feltételezik, hogy az adaptáció növelheti a váratlan, deviáns ingerek szálenciáját a folyamatosan bemutatott ingerekhez képest (pl. Ulanovsky, Las, & Nelken, 2003). Erre alapozva jó iránynak gondoljuk az adaptáció és a vMMN funkcionális egységként történő vizsgálatát.

A vEN figyelemfüggőségét általában az elsődleges feladat nehézségének manipulálásával vizsgálják. Legjobb tudomásunk szerint a III. Tanulmány az első munka, amely a térbeli figyelem fókuszának a vMMN-re gyakorolt hatását vizsgálta. Ez a kérdés elméleti és módszertani relevanciával is jár a vEN kutatásban.

Tanulmány III-ban két feltételben mutattunk be passzív kakukktojás szekvenciákat, az elsődleges feladathoz közel, vagy távol. „Eltűnés” ingerlést alkalmaztunk (Sulykos et al., 2017), ahol a deviáns esemény egy gyémántforma bizonyos részeinek az eltűnése volt. A III. Vizsgálat eredménye azt sugallja, hogy a figyelem középpontjának nincs hatással a vEN-re. Ez az eredmény összhangban van a korábbi kísérletek eredményeivel (Pazo-Alvarez és mtsai.,

2004; Heslenfeld, 2003) a vEN figyelemfüggetlensége tekintetében. Egy másik fontos megfigyelés volt, hogy a vEN-t egy poszterior pozitív komponens követte, de csak akkor, ha a feladat irreleváns szekvencia közel volt a figyelem középpontjához. Jellemzői alapján újdonság P3-nak tekintettük, amely az orientációs válasz mutatója (Friedman et al., 2001).

A IV. Vizsgálat nagyon hasonló volt a III-hoz, azzal a különbséggel, hogy itt hagyományos, onset ingerlést alkalmaztunk, vagyis az ingerek közötti időszak üres volt. A III Tanulmánnyal ellentétesen, csak a figyelmi fókuszhoz közeli deviánsok váltottak ki vEN-t. A figyelem közeli helyzetben a feviáns-mínusz-standard különbség két szakaszban különbözött nullától szignifikánsan: 170-210 (negatív) és 340-498 (pozitív). Feltételeztük, hogy a száliensebb feladat irreleváns ingerlés nagyobb zavaró hatást jelentett, ami kifejezettebb gátló folyamatokat eredményezett, ami megakadályozta a szekvenciális szabályszerűségek reprezentációját.

7. Irodalomjegyzék

Astikainen, P., & Hietanen, J. K. (2009). Event-related potentials to task-irrelevant changes in facial expressions. *Behavioral and Brain Functions : BBF*, 5:30.

Astikainen, P., Lillstrang, E., Ruusuvirta, T. (2008). Visual mismatch negativity for changes in orientation - a sensory memory-dependent response. *European Journal of Neuroscience*, 28, 2319-2324.

Czigler, I. (2007). Visual mismatch negativity - Violation of nonattended environmental regularities. *Journal of Psychophysiology*, 21, 224-230.

Czigler, I., Balázs L, Winkler I. (2002). Memory-based detection of task-irrelevant visual changes. *Psychophysiology*, 39. 868-873.

Czigler, I., Balázs, L., Pató, L. (2004). Visual change detection: event-related potentials are dependent on stimulus location on humans. *Neuroscience Letters*, 364, 149-153.

Czigler, I., Pató, L. (2009). Unnoticed regularity violation elicits change-related brain activity. *Biol Psychol*, 80(3), 339-47.

Czigler, I., Pató, L., Poszet, E., Balázs, L. (2006). Age and novelty: Event-related potentials to visual stimuli within an auditory oddball – visual detection task. *Biological Psychology*, 62, 290-299.

File, D. & Czigler, I. (2019). Automatic detection of violations of statistical regularities in the periphery is affected by the focus of spatial attention: A visual mismatch negativity study. *European Journal of Neuroscience*, 49(10):1348-1356. doi: 10.1111/ejn

File, D., Sulykos, I., Czigler, I. (2018) Automatic change detection and spatial attention: A visual mismatch negativity study. *European Journal of Neuroscience*. doi: 10.1111/ejn.13945

Friedman, D., Cycowicz, Y.M., Gaeta, H. (2001) The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neurosci, Biobehav, Rev.*, 25(4):355-73.

Friston, K. (2003). Learning and inference in the brain. *Neural Netw*;16: 1325–52.

Friston, K. (2005). A theory of cortical responses. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 360:815–36.

- Fujimura, T., & Okanoya, K. (2013). Event-related potentials elicited by pre-attentive emotional changes in temporal context. *PLoS ONE*, 8:e63703
- Garrido, M.I., Kilner, J.M., Stephan, K.E., Klaas, E., Friston, K. (2008). The mismatch negativity: A review of underlying mechanisms. *Clinical Neurophysiology*, 120, 453-463.
- Gibson, J. (1937). Adaptation with negative after-effect. *Psychological Review*, vol 44 (3), 222-244.
- Heslenfeld, D.J., 2003. Visual mismatch negativity. In: Polich, J. (Ed.), *Detection of Change: Event-related Potential and fMRI Findings*. Kluwer Academic Press, Boston, pp. 41–59.
- Kecskés-Kovács, K., Sulykos, I., & Czigler, I. (2013a). Is it a face of a woman or a man? Visual mismatch negativity is sensitive to gender category. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 532.
- Kenemans, J. L., Jong, T. G.-'t, & Verbaten, M. N. (2003). Detection of visual change: mismatch or rareness? *Neuroreport*, 14(9), 1239–42.
- Kimura, M. (2012), Visual mismatch negativity and unintentional temporal-context-based prediction in vision. *International Journal of Psychophysiology*, 83.144-155.
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2006a). Independent processing of visual stimulus changes in ventral and dorsal stream features indexed by an early positive difference in event-related brain potentials. *International Journal of Psychophysiology*, 59(2), 141-150.
- Kimura, M., Katayama, J., Ohira, H. Schröger, E. (2009). Visual mismatch negativity: New evidence from the equiprobable paradigm. *Psychophysiology*, 46, 402-409.
- Kimura, M., Ohira, H., Schröger, E. (2010). Localizing sensory and cognitive systems for pre-attentive visual deviance detection: an sLORETA analysis of the data of Kimura et al. (2009). *Neuroscience letters*, 485, 198-203.
- Kojouharova, P., File, D., Sulykos, I., Czigler, I. (2019). Visual mismatch negativity and stimulus-specific adaptation: the role of stimulus complexity. *Experimental Brain Research*, <https://doi.org/10.1007/s00221-019-05494-2>
- Krekelberg, B., Boyton, G., Wezel, R. (2006). Adaptation: from single cells to BOLD signals. *Trends in Neurosciences*, 29(5):250-6.

- Levin, D. T., Momen, N., Drivdahl, S. B., & Simons, D. J. (2000). Change Blindness Blindness: The Metacognitive Error of Overestimating Change-detection Ability. *Visual Cognition*, 7(1-3), 397–412.
- Maekawa, T., Goto, Y., Kinukawa, N., Taniwaki, T., Kanba, S., Tobimatsu, S. (2005). Functional characterization of mismatch negativity to a visual stimulus. *Clinical Neurophysiology*, 116, 2392-2402.
- May, P., Tiitinen, H. (2010). Mismatch negativity (MMN), the deviance-elicited auditory deflection explained. *Psychophysiology*, 47, 66-122.
- Müller, D., Widmann, A., & Schröger, E. (2013). Object-related regularities are processed automatically: evidence from the visual mismatch negativity. *Front. Hum. Neurosci.* 7:259
- Pazo-Alvarez, P., Amenedo, E., & Cadaveira, F. (2004). Automatic detection of motion direction changes in the human brain. *The European Journal of Neuroscience*, 19(7), 1978–1986.
- Pazo-Alvarez, P., Cadaveira, F. & Amenedo, E. (2003). MMN in the visual modality: a review. *Biological Psychology*, 63(3), 199-236.
- Rensink, A. R. (2002). Change Detection. *Annu. Rev. Psychol.* 53:245-77
- Rosenholtz, R. (2017). Capacity limits and how the visual system copes with them. *Electronic Imaging (Proc. Human Vision & Elect. Imaging, 2017)*, 16, 8-23.
- Sawamura, H., Orban, G.A., and Vogels, R. (2006). Selectivity of neuronal adaptation does not match response selectivity: a single-cell study of the fMRI adaptation paradigm. *Neuron*, 49, 307-318.
- Shtyrov, Y., Goryainova, G., Tugin, S., Ossadtchi, A., Shestakova, A. (2013). Automatic processing of unattended lexical information in visual oddball presentation: neurophysiological evidence. *Front. Hum. Neurosci.* 7:421.
- Simons DJ, LevinDT. 1997. Change blindness. *Trends Cogn. Sci.* 1:261–67
- Stagg, C., Hindley, P., Tales, A., Butler, S. (2004). Visual mismatch negativity: The detection of stimulus change. *NeuroReport*, 15, 659-663.
- Stefanics, G., Czigler, I. (2012). Automatic prediction error responses to hands with unexpected laterality: an electrophysiological study. *Neuroimage*, 63(1):253-61.

Stefanics, G., Kremláček, J., and Czigler, I. (2014) Visual mismatch negativity: a predictive coding view. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, Article Number 666.

Sulykos, I., Czigler, I. (2014) Visual mismatch negativity is sensitive to illusory brightness changes. *Brain research*, 2, 1561: 48-59.

Sulykos, I., Gaál, A. Zs., Czigler, I. (2017). Visual mismatch negativity to vanishing parts of objects in younger and older adults. *PLoS ONE* 12(12):e0188929. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188929>

Ulanovsky, N., Las, L., and Nelken, I. (2003). Processing of low-probability sounds by cortical neurons. *Nat. Neurosci.* 6, 391–398.

Winkler, I., Czigler I. (2012). Evidence from auditory and visual event-related potential (ERP) studies of deviance detection (MMN and vMMN) linking predictive coding theories and perceptual object representations. *International Journal of Psychophysiology*, 82, 132-143.

Winkler, I., Karmos, G., Näätänen, R. (1996). Adaptive modeling of the unattended acoustic environment reflected in the mismatch negativity event-related potential. *Brain Research*, 742, 239-252.

Zhao, L., & Li, J. (2006). Visual mismatch negativity elicited by facial expressions under non-attentional condition. *Neuroscience Letters*, 410(2), 126–131.