

Görsel Yanılsamalar Bağlamında Görsel Algının Esasları

İnci Ayhan¹, Güneş Ünal²

Ayhan, İ. ve Ünal, G. (2020). Görsel yanılsamalar bağlamında görsel algının esasları. *Nesne*, 8(18), 522-547.
DOI: 10.7816/nesne-08-18-11

Anahtar kelimeler

Görsel algı, görsel yanılsamalar, görsel sistem

Keywords

Visual perception, visual illusions, visual system

Öz

Retinadan görsel kortekse iletilen düşük çözünürlüklü, muğlak sinyalin canlı ve anlamlı bir fenomenolojik deneyime dönüşümünde dış dünyadan gelen veri kadar bellekte kodlanan semantik bilgi, figür-arkaplan segmentasyonu ve gruplama ilkeleri ile hâlihazırdaki duygudurum ve beklentiler de büyük rol oynar. Dış dünyanın nesnel özellikleri ile öznel temsili arasındaki uyumsuzluk olarak tanımlayabileceğimiz görsel yanılsamalar, görsel algının yaygın bir özneliliği olup beyindeki karmaşık bilgi işlem sisteminin yapı ve işlevlerine dair anlamlı içgörüler sunar. Bu bağlamda görsel yanılsamalar kısıtlı nöronal ve metabolik kaynakların etkili kullanımına olanak sağlayan optimizasyon stratejilerinin bir sonucu olup; görsel sistemin limitasyonlarını değil, bu limitasyonlarla başa çıkabilmeyi olanaklı kılan doğal çalışma prensiplerini yansıtır. Bu noktadan yola çıkarak bu derlemede bir takım görsel yanılsamalara yer verilecek, bu yanılsamalar bağlamında görsel algının temel çalışma prensipleri listelenip bu prensiplerin işlevlerine dair özet bir çerçeve sunulacaktır. Derleme sonunda Bayesyen çıkarımlar ve psikopatoloji, yanılsamalar ve alfa beyin dalgaları, zaman algısı gibi alandaki son dönem araştırmalara da değinilecek, bu araştırmalar bağlamında güncel çalışmaların gittiği yön tasvir edilecektir.

The Principles of Visual Perception Within The Context of Visual Illusions Abstract

In the transformation of the low-level, ambiguous retinal signal into a vivid and meaningful phenomenological experience, certain aspects are as essential as the input coming from the external environment. The semantic knowledge stored in memory, figure-background segmentation, grouping principles, and current mood and expectations of the person are equally important. Visual illusions, which might be described as the discrepancy between the objective properties of the external world and their subjective representations, is a common feature of the visual perception that provides meaningful insights with regards to the structure and function of the complex information processor in the brain. In this context, visual illusions are the end results of the optimization strategies that allow the effective use of limited neuronal and metabolic resources, and thus reflect the natural working principles while coping with these limitations, rather than restrictions inflicted upon the system. In this review, we present a compilation of illusions and summarize the key principles of visual perception on the basis of these visual phenomena. In the final section, we also discuss a number of recent topics within the context of Bayesian inference and psychopathology, illusions and alpha brain oscillations and time perception to describe the current directions in the field.

Makale Bilgisi

Geliş tarihi: 10 Mart 2020

Düzeltilme tarihi: 28 Ağustos 2020

Kabul tarihi: 28 Eylül 2020

DOI: 10.7816/nesne-08-18-11

¹ Dr. Öğr. Üyesi, Boğaziçi Üniversitesi Psikoloji Bölümü, inci.ayhan(at)boun.edu.tr, ORCID: 0000-0002-5726-1119

² Dr. Öğr. Üyesi, Boğaziçi Üniversitesi Psikoloji Bölümü, gunes.unal(at)boun.edu.tr, ORCID: 0000-0003-3013-0271

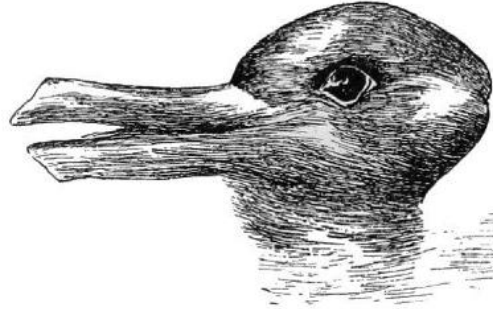
Günlük hayat içerisinde duyu sistemlerimiz tam anlamıyla bir “uyaran bombardımanı”na maruz kalır. Hayatta kalabilmek için bu duyu sinyallerinin algılanabilmesi, sınıflandırılıp tanınması ve bu sinyallere doğru motor yanıtların verilebilmesi gerekmektedir. Fiziksel uyarlardan gelen sinyallerin anlamlandırılması beynimizdeki karmaşık nöronal süreçlerin sonucudur. Görsel sistem bağlamında da temel ve yaygın görevler sistemin çok-parametrelili hesaplamaları sonucunda gerçekleşmektedir. Çevremizdeki farklı cisimlerden yansıyan ışığın dalga boylarının işlenip renk olarak adlandırdığımız algıları oluşturmaları, hareket eden cisimlerin hız ve hareket yönü analizleri ile iki boyutlu retinaya düşen sinyalin üç boyutlu bir görüntü olarak yeniden inşası, görsel sistemin bu hesaplamalarının sonucudur. Ancak görsel sistemin kaynakları ne yapısal ne de metabolik bakımdan sınırsız değildir. Örneğin, retina üzerindeki fotoreseptörlerin uzaysal/uzamsal çözünürlüğü, görsel alanın periferine gittikçe düşer. Benzer şekilde, retinal bilginin iletildiği görsel beyin bölgelerindeki sinir hücreleri ile bu hücreler arasında kurulan sinaptik bağlantıların sayıları da sonsuz değildir. Sistemin sınırlarını belirleyen yalnızca bu donanımsal veya anatomik kısıtlar da değildir. Homeostaz durumunu koruma ve çevresel faktörlere yanıt verme işlevlerini yerine getirebilmek için gerekli metabolik talepler de erişimi güç olabilmeyen yiyecek kaynaklarından elde edilen enerjiyle karşılanır. Bu noktada canlılığın başarılı bir şekilde devamı, eldeki bu az ama değerli kaynakların etkili kullanımına olanak sağlayan *optimizasyon* stratejilerine bağlıdır.

Görsel yanılsamalar, canlının fenomenolojik görsel deneyiminin fotometre, spektrofotometre, metre gibi fiziksel bir takım cihazlarla ölçülen gerçek dünya durumundan farklılık göstermesi olarak tanımlanır. Algı sistemlerine geleneksel yaklaşım, bu yanılsamaların sistemin yapısal ve metabolik sınırlarından kaynaklandığını öne sürer. Oysa sinirbilimin son yıllarda sunduğu bulgular bu yanılsamaların, sistemin doğal çevrenin istatistiksel niteliklerini göz önünde bulundurarak onunla başarılı bir şekilde etkileşime geçebilmesine olanak sağlayan optimizasyon stratejilerinin bir sonucu olduğunu göstermektedir. Bu yeni bilimsel algının öncülü olan kuramlar dış dünyadan gelen sinyalin cızırtılı ve muğlak olduğu ön kabulüyle sistemin bir takım çıkarımlarda bulunduğunu (Helmholtz, 1924), parçalardan anlamlı bütünlere ulaşırken algısal Gestalt ilkelerini izlediğini (Koffka, 1935; Köhler, 1947; Wertheimer, 1923) ve hâlihazırdaki duysal sinyalin anlamlandırılmasında dış dünyaya ilişkin bellekte kodlanmış bilgilerin rol oynayabildiğini (Gregory, 1997) öne sürer. Dolayısıyla fenomenal deneyimler yalnızca duysal sinyalin bir temsili değil, zihnin semantik bellek gibi daha üst-düzey bilişsel işlevleriyle algısal süreçleri arasındaki dinamik etkileşiminin bir sonucudur (Neisser, 1968). Bu makalede, görsel sistemin optimizasyon stratejileri, bu stratejilerin yan ürünü olan görsel yanılsamalar bağlamında ele alınacak ve sistemin işleyişine yönelik bir özet sunulacaktır. Derlemenin ana hedefi, görsel sistemin temel işleyiş prensiplerini listelemektir. Bu bağlamda görsel yanılsamalar, sistemi kavrayabilmek için yan araçlar olarak ele alınacaktır. Görsel yanılsamaların tasnifine yönelik daha kapsamlı derlemeler için farklı kaynaklara danışılabilir (Gregory, 1997; Shapiro ve Todorovic, 2016).

Bilgi İşleme ve Hiyerarşi

Hubel ve Wiesel’in (1962) kedilerin görsel korteks hücrelerinden aldıkları elektrofizyolojik kayıtlarla ortaya koymuş oldukları çığır açıcı çalışmalarının üzerinden yarım asırdan fazla zaman geçti. Belli bir oryantasyon ve hareket yönüne sahip çizgisel uyarılara duyarlılık gösteren nöronların tespitinden on yıllar sonra bugün görsel beyne dair bildiğimiz, görsel bilginin hiyerarşik bir yapıda işlendiği ve bu yapının katmanlı nöronal ağlarla modellenebileceğidir. Görsel korteksin bu topografik yapısında belli bir katmandaki hücrelerin reseptif alanları, bir alt-seviye katmandaki hücrelerden gelen girdilerden meydana gelir. Belirgin

işleme basamakları sonunda, lüminans ya da ışık tonu kontrastıyla tanımlı daireler, oryante çizgiler veya belli bir açıda konumlanmış eğriler gibi basit uyaranlara duyarlı reseptif alan çıktıları entegre edilir. Bu bilgi entegrasyonu önce genel yüzey alanlarını, sonra daha karmaşık yapılara duyarlı geniş reseptif alanları oluşturur. Bu aşamada, örneğin cisim tanımada kilit rol oynayan inferotemporal korteksteki (Ungerleider ve Haxby, 1994) nöronlar seçici olarak insan yüzü veya bina görüntüleri gibi karmaşık uyaran bütünlerine duyarlılık gösterebilmektedir (Bruce, Desimone ve Gross, 1981). Görsel sistemdeki bu topografik yapı, bilginin *aşağıdan-yukarıya*, diğer bir deyişle erken-seviye görsel bilgi işleme bölgelerinden geç-seviye görsel bilgi işleme bölgelerine doğru, belli bir hiyerarşik düzende işlendiği anlamına gelir. Ancak, *aşağıdan-yukarıya* bilgi işleme sisteminin bir parçası olan duyusal ipuçları, görsel alana düşen manzaranın üç boyutlu yapısıyla iyi bir bağlantı gösterse de retinal imge çoğunlukla muğlaktır. Figür 1’de bir örneği (Jastrow’un ördek / tavşan imgesi) görülen iki durumlu figürler bu muğlaklığı açık bir şekilde ortaya koymaktadır. Bu figür kimi zaman bir ördek kimi zamansa bir tavşan olarak algılanabilir. Ancak önemli olan sistemin tek bir an içerisinde yalnızca bir modeli kabul ettiği, ördek ve tavşan çözümlemelerinin algısal farkındalığa hiçbir zaman aynı anda ulaşmadıklarıdır. Dahası bilince çıkan algı, retinal imgeden daha zengin bir içerik barındırır. Retinal sinyalde bu bilgi mevcut olmasa da tavşanın kulaklarından aşağıda olanını kendimize daha yakın, üstte kalanı ise daha uzak olarak algılarız. İşte, retinal bilgide var olmayan ancak geçmiş deneyimlerimizden yola çıkarak oluşturduğumuz bu varsayımlar ve onların algısal tezahürleri sistemdeki *yukarıdan aşağıya işleme*nin bir ürünüdür. Görüldüğü gibi, özellikle sinyalin belirsizlik taşıdığı durumlarda sistem, *aşağıdan-yukarıya işleme* yaptığı gibi *yukarıdan aşağıya işleme* de yapabilmektedir (Cavanagh, 1991; Leopold ve Logothetis, 1999).



Figür 1. Jastrow’un ördek tavşan imgesi

Yukarıdan aşağıya işleme bağlamında üst-düzey bilişsel işlevlerin görece daha erken seviye bilgi işleme basamaklarına nasıl etki edebildiği, yakın zamanda Caitlin McNeill isimli bir sosyal medya kullanıcısı tarafından paylaşılan ve kısa sürede hızla yayılan *Elbise* yanılsamasında (Figure 2) açıkça görülmektedir. Sosyal medya kullanıcılarının kimisi *Elbise*’yi siyah dantelli mavi bir elbise olarak algılamışken, kimi kullanıcılar ise dore dantelli beyaz bir elbise gördüklerini rapor etmiştir. İki grup gözlemci arasındaki bu fark görsel algı çalışan bilim insanlarını da harekete geçirmiş, kalibre edilmiş ekranlarda yapılan kontrollü deneyler iki algı arasındaki farkın genel itibarıyla ışıklandırma ve yansımadan kaynaklandığını ortaya koymuştur (Gegenfurtner, Bloj ve Toscani, 2015). Bu çalışmada Gegenfurtner ve arkadaşları *Elbise*deki renk dağılımının doğal gün ışığı dağılımına yakın olduğunu göstermiş, gözlemcilerin mekanın aydınlatılmasından kaynaklı değişimler ile kumaşın pigmentasyonuna bağlı değişimleri birbirinden ayırt etmekte zorlandıklarını öne sürmüşlerdir. Newton’ın optik deneylerinden de bildiğimiz üzere *renk*, bir cisim özelliği değil, aydınlatılmış bir yüzeyden göze yansıyan ışığın fotoreseptörler tarafından

duyumsanması ve ortamdaki ışık dağılımına göre belirli bir fenomenal deneyim olarak anlandırılmasıdır (Newton, 1672). Her ne kadar retinaya düşen ışık ortam aydınlatması ve cisimlerden yansıyan ışığın sürekli değişime tabi ortak bir ürünü olsa da, birçok canlı cisimlere sabit renkler atamakta başarılıdır. Örneğin, beyaz bir kağıt mavi ışık altında da, sarı ışık altında da yine beyaz görünür. Buna, görsel sistemin *renk tutarlılığı* ismi verilmektedir (derleme için bkz Foster, 2011). Peki, renk tutarlılığında bu denli başarılı görsel sistemimiz *Elbise* yansımasında neden ikileme düşmüştür? Bunun bir nedeni, *Elbiseye* fizik dünyada değil, beyaz dengesi ayarı ortamın gerçek aydınlatmasıyla örtüşmeyen bir kamera çıktısı üzerinden bakıyor oluşumuzdur. Keza bu fotoğrafa farklı kalibrasyonları olan ekranlardan, farklı boyutlarda bakmak da *Elbiseyi* farklı renklerde algılamada etkilidir. Ancak asıl ilginç olan, fotoğrafa aynı kalibrasyona sahip bir ekranda, aynı bakış açısıyla bakan gözlemcilerin de farklı algılar rapor etmiş olmalarıdır. Gözlemcilerden ekran üzerinde bir diskin ışık şiddeti ve tonunu değiştirerek elbise ve dantellerinin rengiyle uyuşacak eşleştirmeler yapmalarını isteyen Gegenfurtner ve grubu (2015), farklılıkların algılanan renk tonundan değil, ışık şiddetinden kaynaklandığını göstermiştir. Dolayısıyla söz konusu olan *Elbisenin* mavi ya da beyaz algılanması değil, açık mavi ya da koyu mavi algılanmasıdır. Belirsizlik durumlarında katılımcılardan bir yüzeyin rengini nötr bir gri tonuyla eşleştirecek şekilde ayarlamaları istendiğinde ortam aydınlatmasına yönelik varsayımlarını günışığı olarak mı, yoksa floresan mavisi olarak mı kurduklarının kişiden kişiye farklılık gösterdiği bilinmektedir (Witzel ve ark., 2011). Gegenfurtner'ın benzer bir farklılığın ışık tonu için olduğu gibi ışık şiddeti için de olabildiğini gösteren deneylerinde elbiseyi açık mavi algılayan grup beyaz, koyu mavi algılayan grupsa mavi olarak betimlemiştir (Gegenfurtner ve ark., 2015). Bu da aynı duyuşal sinyale maruz bırakılan kişilerin bilgiyi farklı şekillerde algılayabildiklerini göstermektedir. Dolayısıyla *Elbise* yansıması özelinde yapılmış olan bu deneyler renk algımızın yalnızca duyuşal sinyallerden değil, dış dünyadan gelen ışıklandırmaya yönelik olarak zihnimizde kurduğumuz varsayımlardan da etkileniyor olduğunu ortaya koymaktadır.



Figür 2. Elbise yansıması

Peki, kimi zaman böylesi optik yansımalara neden olabilen *yukarıdan-aşağıya* işlemlenin işlevi ne olabilir? Işık enerjisi retinada elektro-kimyasal enerjiye dönüştürüldükten sonra beyne optik sinir aracılığıyla iletilir. Optik sinir, retinal gangliyon hücrelerinin aksonlarından meydana gelir (Bkz Selhors ve Chen, 2009). Kodlanan bilgi uzamsal olarak ne kadar zenginse (ki baktığımız alanın merkezine denk gelen

alandaki bilgi zengin bir içerikle kodlanmaktadır), o bilgiyi beyne ileten alsonların sayıları da o denli çok olur. Ancak optik sinirin retinayı terk ettiği noktada fotoreseptör yoktur (Mariotte, 1668). Diğer bir deyişle, optik sinirin çapı, görsel alanda görmenin gerçekleşmediği kör noktanın çapını da belirlemektedir. Bu noktada, optik sinirin çapı kör noktaya düşen görüntünün telafisine olanak sağlayacak şekilde periferdeki uzamsal çözünürlükten ödün verilmiştir. Oysa fenomenal algı deneyimlerimiz canlı ve süregendir. Periferdeki görüntü bulanık da olsa görme işlevi etkilenmez. Bunun nedeni, gözlerin sürekli hareket halinde olması ve görsel alanın tümünü yüksek çözünürlükle tarayabilmesidir. İşte, kısıtlı retinal bilgi ve hızlı göz hareketlerine rağmen çevrede olup bitenleri anlamlandırabilme ve retinal koordinatları sürekli olarak değişen cisimlerin istikrarlı temsillerini oluşturabilmede *yukarıdan-aşağıya* işlemlenin büyük rol oynadığı düşünülmektedir (Bar, 2005; Bar ve Ark., 2006; Humphreys, Riddoch ve Price, 1997).

Yanal Baskılama ve Kontrast

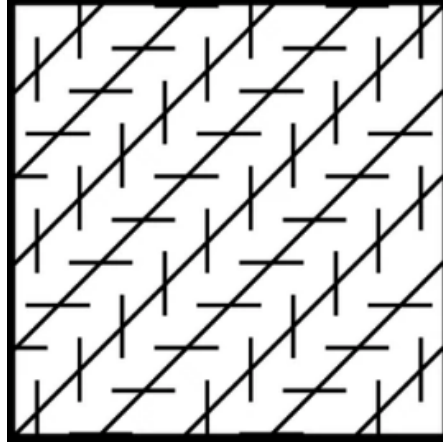
Yapısal ve metabolik kısıtların sonucu olarak görsel sistemin dış dünyaya dair oluşturduğu zihinsel temsilde fiziksel özellikler mutlak değerleriyle değil, içinde bulundukları bağlama göre kodlanır. Örneğin, belli bir hızda hareket eden bir arabanın hızı farklı bağlamlarda, çevresindeki cisimlerin hareketlerine bağlı olarak hızlı ya da yavaş algılanabilir. Benzer biçimde, cisimlere atfettiğimiz renkler farklı arka plan renklerinde farklı algılanacaktır. Retinal düzeyden itibaren algıdaki bu bağlam etkilerini ortaya çıkaran temel mekanizmaya *yanal baskılama* adı verilmektedir (Hartline, Wagner ve Ratliff, 1956; Hubel ve Wiesel, 1962; Thoreson ve Mangel, 2012). Yanal baskılamada uyarılmış bir sinir hücresi komşu sinir hücrelerindeki etkinliği azaltmakta ve bu süreç kontrast kodlamasıyla sonuçlanmaktadır (Hartline, Wagner ve Ratliff, 1956; Kramer ve Davenport, 2015). Görsel bir mekanizma olan duyuşal baskılamaya güzel bir örnek 19. yüzyılın ikinci yarısında Avusturyalı fizikçi ve filozof Ernst Mach tarafından Mach bantları adıyla anılan bir fenomen bağlamında ortaya konmuştur (Ratliff, 1965). Figür 3’de bir örneği görülebilecek olan Mach bandı yanılsamasında, koyu alandan açık alana doğru geçişte ışık şiddeti fiziksel olarak lineer bir şekilde artmasına rağmen, fonksiyondaki rampanın iki ucuna denk gelen dikey alanlarda karanlık ve parlak iki çizginin belirdiği gözlemlenir. Bu çizgiler karanlık ve aydınlık bölge arasındaki geçişi / değişimi vurgulamaktadır. Bu bağlamda yanal baskılama mekanizmalarının farklı ışık şiddetine sahip iki alanı birbirinden ayıran sınırdaki kontrast bilgisini belirgin hale getirdiği ve *kenar tespiti*ni kolaylaştırdığı düşünülmektedir (Campbell ve Robson, 1968).



Figür 3. Mach bantları

Yanal baskılama yalnızca ışık şiddetiyle tanımlı alanlar arasındaki sınırlarda değil, oryantasyon gibi diğer görsel özelliklerle tanımlı sınır alanlarında da yanılsamalara neden olabilir. Bunun en güzel örneklerinden biri, optik yanılsamaları çalışan Alman astrofizikçi Karl Zöllner tarafından 19. yüzyılda ortaya konan ve Figür 4’de bir örneği görülen Zöllner yanılsamasıdır. Bu yanılsamada birbirine fiziksel olarak

paralel olan çizgiler, kimi yerlerde birbirilerine yaklaşıyor, kimi yerlerdeyse uzaklaşıyor gibi algılanmaktadır. Bu etkinin görsel kortekste, birbirine benzer açılardaki çizgiler arasındaki kontrastın vurgulanarak kodlanması sonucu ortaya çıktığı düşünülmektedir (Blakemore, Carpenter ve Georgeson, 1970; Burns ve Pritchard, 1971; Westheimer, 2008).



Figür 4. Zöllner yanılsaması

Mach bantları ve Zöllner yanılsamasında da gördüğümüz üzere, görsel alana düşen herhangi bir fiziksel özelliğin zihinsel temsili bağımsız biçimde değil, çevresindeki özelliklere bağlı olarak oluşturulur. Bu esnada farklı değerler arasında değişim gösteren geçiş bölgelerindeki farkların abartılarak kodlanması konturlama ve segregasyona hizmet eder. Konturlama ve segregasyon, ışığı farklı dalga boylarında yansıtan çeşitli büyüklükte çizgiler gibi primitif imge elemanlarının toplanarak tanınabilir cisimler haline getirilmesine önemli katkılar sunar. Bu süreçte kritik rol oynayan diğer iki olgu asimilasyon ve algısal gruplamadır. Ancak bu noktada, *yanal baskılamanın* hikâyesinin bütünü olmadığını altını çizmek önemlidir. Mach bantları rampa halinde artan ya da azalan ışık şiddeti geçişlerinde ortaya çıkarken; keskin geçişlerde, örneğin, siyahtan koyu griye ya da koyu griden açık griye bir anda değişim gösteren uyaranlarda ortadan kalkmaktadır. Hâlbuki teorik olarak bu uyaranlarda yanal baskılamanın azami düzeye çıkması beklenmektedir. Bu tezatı çözmeye yönelik teoriler, etkinin yalnızca retina düzeyindeki baskılama mekanizmalarıyla açıklanamayacağını, primer görsel kortekste çizgi ve kenar tespitine hizmet eden nöron gruplarının etkinliğinin de önemli olduğunu vurgulamıştır (Bkz Wallis ve Georgeson, 2012; bir derleme için Pessoa, 1996). Primer görsel korteks ise yalnızca oryante çizgiler gibi basit uyaranların işlenmesinden sorumlu olmakla kalmayıp, yüzey sınırlarının hesaplanması ve figür-arka plan ayrımının yapılması gibi pek çok üst seviye algısal işleyişe de katkı sunar (Lee, Mumford, Romero ve Lamme, 1998).

Asimilasyon ve Gruplama

Görsel sistemde, cisimlerden yansıyan ışığın parlaklığı ya da renk tonu gibi farklı özellikleri işlenirken devreye iki antagonist mekanizma girer: Bunlardan biri önceki kısımda bahsettiğimiz yanal baskılama, diğeri ise bir alandan gelen sinyalin o alanı çevreleyen alanlardan gelen sinyallere *asimilasyonu*, yani uyumudur. *Suluboya etkisi*, asimilasyon etkilerinin renk algısı bağlamında kolayca gözlemlendiği bir olgudur. Bu görsel fenomen, koyu renk, kromatik bir konturun içine açık renk bir kontur çekilmesiyle oluşur. Konturun çevrelediği boş alan fiziksel olarak akromatik, beyaz olmasına rağmen açık-renkli kontur tonunda, renkli algılanır (Pinna, Brelstaff ve Spillmann, 2001; Pinna, Werner ve Spillmann, 2003). Bunun bir örneğinin görülebileceği Figür 5’de, yeşil konturla çevrili beyaz alan açık yeşil tonlarına boyalı gibi

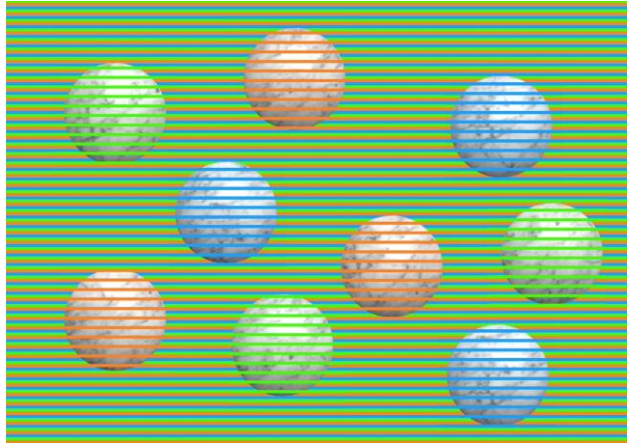
algılanmaktadır. Görece yakın zamanlı bir çalışma, bu algının kromatik bir etki olmasına rağmen konturlar arasındaki luminans kontrastına bağlı olarak meydana geldiğini ortaya koymuştur (Devinck ve ark., 2005).



Figür 5. Suluboya etkisi

Sınır kontrastını vurgulayarak segregasyona hizmet eden yanal baskılama mekanizmalarından farklı olarak suluboya etkisinde gözlemlenen asimilasyon, kontur ile kontur içinde kalan bölgeler arasındaki farkı azaltarak yeknesak bir yüzey rengi yaratmakta, öğelerin biçimlenimlerinde 20. yüzyılda Rubin (1915; 1921) ve Wertheimer (1923) tarafından figür-arkaplan organizasyonunda rol oynadığı ortaya konan yakınlık, akıcı devamlılık, simetri gibi Gestalt ilkelerinden bile daha baskın bir rol oynayabilmektedir (Pinna, Werner ve Spillman, 2003).

Renk asimilasyonu etkileri daha farklı bağlamlarda da karşımıza çıkabilir. Figür 6’da David Novick tarafından bir örneği yakın zamanda sosyal medyada paylaşılmış renk asimilasyon etkisi, ilk olarak 19. yüzyılın sonlarında van Bezold tarafından ortaya konmuştur. Figüre yakından bakıldığında topların akromatik, yani renksiz olduğu görülmektedir. Ancak uzaktan ya da periferden bakıldığında topların üzerlerindeki renkli çizgilerin rengini almakta, diğer bir deyişle yüzeylerindeki akromatik alanlar renkli çizgilere *asimile* olmaktadır.



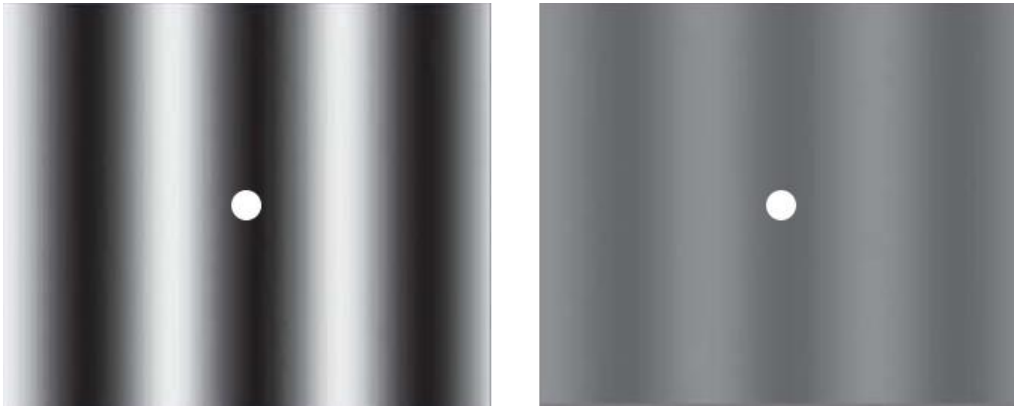
Figür 6. Renk asimilasyonu. Daha fazla örnek için <http://engineering.utep.edu/novick/colors/> sitesi ziyaret edilebilir.

Bu noktada sistemin hangi bağlamlarda *kontrast* ve *segregasyon*, hangi bağlamlarda *asimilasyon* ve *gruplama* mekanizmalarını devreye soktuğu sorulabilir. Hangi mekanizmanın devreye gireceği, uyarıların ışık şiddeti, kromatik özellikleri ve uzamsal detaylarına bağlıdır. Renk algısı söz konusu olduğunda tekdüze çeperlerin renk kontrastına, çizgili çeperlerin ise renk asimilasyonuna neden oldukları anlaşılmıştır (Monnier ve Shevell, 2003; Otazu, Parraga, ve Vanrell, 2010). Figür 6’daki gibi bir asimilasyon etkisinin gözlemlenebilmesi için, burada topla tasvir edilen hedef uyarıların, çizgilerle tasvir edilen tetikleyici uyarılara göre daha parlak olmalıdır (De Weert ve Spillman, 1995).

Kontrast ve asimilasyon mekanizmaları ile belirli bir konturun hangi cisme ait olabileceğine yönelik veri sunan sinyaller, beynin üst-seviye cisim tanıma merkezlerine iletilir. Bu süreç sonunda insan yüzü gibi karmaşık cisimler, belirli bir semantik kategorinin parçası olarak algılanır. Dolayısıyla yanal baskılama ve asimilasyon mekanizmaları kimi zaman gerçeğin zihinsel temsilinde fizik dünya ile uyum göstermeyen bir takım algılara yol açsa da farklı ışık şiddetleriyle tanımlı beneksel retinal görüntünün bütünsel cisimlerden oluşmuş anlamlı bağlamlara dönüştürülmesinde optimize bir rol oynar.

Adaptasyon

Önceki duyuşal sinyaller, hem nöronal hem de algısal düzeyde uzun-vadeli/kalıcı değişikliklere yol açabilirler. Bunun sonucunda, aynı sinyale farklı nöronal ve algısal yanıtlar verilebilir. Deneyime bağlı bu *yanıtsallık* farklı zaman skalalarında gözlemlenebilir. Sistemin temel mekanizmalarından biri olan *plastisitenin* bir formu olan *adaptasyon*, milisaniye ile saniye arasındaki duyuşal geçmişi/etkileri kapsar. Figür 7, *kontrast adaptasyonu* adı verilen etkinin güzel bir örneğini göstermektedir. Figürün solundaki yüksek kontrastlı dikey örüntüye bir süre baktıktan sonra, gözler aynı örüntünün düşük kontrastlı formuna (Figür 7'de sağda) çevrildiğinde görünürlük büyük ölçüde azalır. Bu algısal değişimle uyumlu olarak, ilgili görsel sinir hücrelerinin elektrofizyolojik özellikleri de değişiklik göstermektedir (Baccus ve Meister, 2002; Shapley ve Victor, 1978).



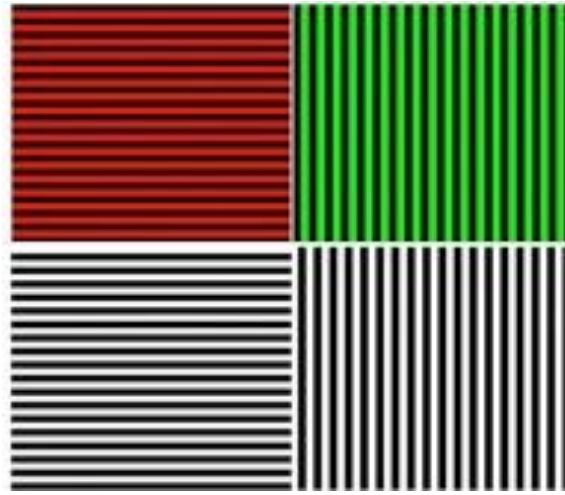
Figür 7. Kontrast adaptasyonu

Yanal baskılama mekanizmalarını açıklarken, görsel sistemin mutlak değerlere değil, bağlama bağlı kontrasta duyarlı olduğunu belirtmiştik. Nöronal düzeyde yüksek ve düşük kontrastlar, aksiyon potansiyeli dizinleri/sayıları ile ayrıştırılır. Düşük kontrastlı uyaranlar görece az sayıda aksiyon potansiyel tetikler (Sclar, Maunsell ve Lennie, 1990). Bu çerçevede kontrast adaptasyonu, *nöronal yorgunlukun* bir sonucu olarak aksiyon potansiyellerinin azalması ile açıklanabilir (Graham, 1989; Sekuler ve Pantle, 1967). Primer görsel korteksten (V1) alınan elektrofizyolojik kayıtlarla desteklenen bir diğer olasılık, belirgin nöron popülasyonlarının kontrasta duyarlılık fonksiyonlarının farklı kontrast aralıklarına kaymasıdır (Albrecht ve ark., 1984; Bonds 1991; Ibbotson 2005; Movshon ve Lennie 1979; detaylı bir derleme için bkz Kohn, 2007).

Adaptasyon sonrası test örüntüsünün görünürlüğü, adaptör ve test uyararı aynı oryantasyona sahip olduğunda belirgin biçimde azalmaktadır (Blakemore ve Campbell, 1969; Blakemore ve Nachmias, 1971). Dikey örüntülü bir adaptöre bir süre bakıldıktan sonra gözler düşük kontrastta yatay örüntülü bir test uyararına çevrildiğinde, örüntünün görünürlüğü adaptasyondan pek etkilenmemektedir. Benzer şekilde,

adaptör bir göze, test uyarıysa diğer göze gösterildiğinde adaptasyon etkileri yine anlamlı şekilde azalmaktadır (Blakemore ve Campbell, 1969). Görsel sistemde oryantasyon ve binoküler bilginin ilk kodlandığı alan primer görsel kortekstir. Buradaki ana tip hücrelerin değişen etkinliklerinden kaynaklı bu adaptasyon, tek bir görsel özelliğe özgü de değildir. Birden fazla görsel özelliğin birleşiminden de ilginç adaptasyon etkileri ortaya çıkabilmektedir. McCollough etkisi bunun güzel bir örneğidir. Farklı oryantasyonlardaki renkli ızgara uyarılarına 1- 3 dakika boyunca adapte olduktan sonra, renksiz oryante örüntülerde karşıt bir renk algılanır (McCollough, 1965). Figür 8'in üst kısmındaki kırmızı ve yeşil renkli örüntülere bir süre baktıktan sonra odağımızı alt tarafa kaydırarak olursak renksiz yatay örüntünün yeşil, dikey örüntününse kırmızı olduğunu algılarız.

Peki, kısa süreli bu adaptasyonların sistem açısından işlevsel önemi ne olabilir? Burada retina düzeyinde gerçekleşen ışık adaptasyonu öne çıkmaktadır (Shapley ve Enroth-Cugell, 1984). Gündüz ile gece arasında, ortamdaki ışık şiddetine bağlı olarak duyarlılığını farklı skalalara kaydırabilen görsel sistem, kısa sürede görece küçük lüminans değişimlerini bile saptayabilecek hale gelir. İşlevsel olarak bu, retinal gangliyon hücrelerinin lüminans-yanıt ilişkisi eğrilerinin farklı büyüklük basamaklarına kaymasıyla meydana gelir. Böylesi bir değişiklik yukarıda bahsettiğimiz kortikal hücre popülasyonlarının kontrast adaptasyonu mekanizmasına benzer olup, pasif bir *nöronal yorgunluk* değil, aktif bir *kalibrasyon mekanizmasına* işaret etmektedir.



Figür 8. McCollough etkisi

Sonuçta adaptasyon, sistemin yakın geçmişte maruz kaldığı değerler aralığındaki özellikler (örn.: Kontrast, ışık şiddeti vb) arasında daha iyi ayırım yapabilmesini sağlar. Adaptasyonun sistem açısından bir diğer önemi ise, ortamdaki *yeni* ya da *nadir* uyarıların tespitini kolaylaştırmasıdır. Sabit uyarılara karşı duyarlılığı azalan sistem, farklı uyarılara daha duyarlı hale gelir (Dragoi ve ark., 2002; Hosoya, Baccu ve Meister, 2005; Sharpee ve ark., 2006; Ulanovsky ve ark., 2003). Sistemin esasen uzam ve zamandaki farklılıkları kodladığı göz önünde bulundurulduğunda, alışılmadık uyarılara olan hassasiyet bir sonraki bölümlerde açıkladığımız öngörü mekanizmalarının temel bileşenini oluşturmaktadır.

Karşıtlık

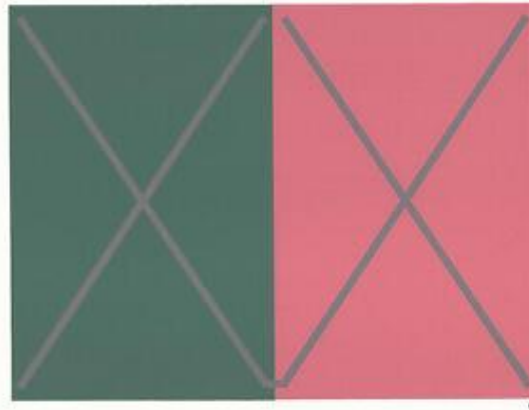
Görsel sisteme dair bildiklerimiz, adaptasyon ve karşıtlığın (opponency), nöronal kodlamanın iki temel mekanizması olduğuna işaret etmektedir. Görsel bilgi kodlamasında belirli bir özellik değeriyle tanımlı uyarı, bu değer karşıtı ile beraber var olur. Hareket art etkisi, buna güzel bir örnektir. Bu etkide,

bir süre belirli bir yönde hareket eden dinamik bir uyarana adapte olduktan sonra, baktığımız hareketsiz bir uyarana ters yönde hareket ediyormuş gibi algılanır. Bu yanılsamaya *şelale yanılsaması* da denmektedir (Addams, 1834). Zira, bir şelaleyi izledikten sonra gözlerimizi etraftaki ağaçlara çevirdiğimizde, statik olan bu cisimler de hareket ediyormuş gibi algılanır (Wade, 1994). Hareket art etkisi, sistemde belirli bir hareket yönüne duyarlı detektörlerin, ters yönü kodlayan detektörlerle bir karşıtlık ilişkisi içinde işlendiğini ortaya koymaktadır. Belirli bir hareket yönüne adaptasyon sonrası algılanan durağan bir uyarana ile karşıt yönü kodlayan detektörlerdeki etkinlik, ilk adapte olunan detektörlerdeki etkinliğe nazaran daha yüksek olur. Bu nedenle karşıt yönde bir yanılsanan hareket gözlemlenir (Bkz Wade, 1996). Benzer adaptasyon ve art etkiler harekette olduğu gibi renk, büyüklük ve hatta daha karmaşık işleme gerektiren yüz algısında dahi varlık göstermektedir (Webster, 2012). Örneğin, bir kişinin kimliğine yönelik özelliklerinin algısı, diyelim ki cinsiyeti, öncesinde kadın ya da erkek yüzüne maruz kalmış olma durumundan etkilenmektedir (Webster, Kaping, Mizokami ve Duhamel, 2004).

Karşıtlık prensibinin renk algımızda da rol oynadığı, 19. Yüzyılın sonlarında Ewald Hering tarafından ortaya konmuştur (Hurwich ve Jameson, 1960). Bu işleyişin temel sonucu olarak dış dünya temsilimizde *yeşilimsi kırmızı* ya da *mavimsi sarı* algılar yoktur. Bu da bize yeşil ve kırmızı ile mavi ve sarının algısal olarak birbirlerini dışladıklarını, diğer bir deyişle *karşıt renkler* olduklarını göstermektedir. *Renkli görmenin karşıt işleyiş varsayımı* (the opponent process theory of colour vision)'na göre rengin algısal uzamında birbirini dışlayan 2 çift karşıt renk eksenini bulunmaktadır:

1. Uzun dalga boyu (kırmızı) – orta dalga boyu (yeşil)
2. (Uzun dalga boyu (kırmızı) + orta dalga boyu (yeşil) = sarı) – kısa dalga boyu (mavi)

Bu bağlamda bir süre algısal karşıtlığı kırmızı olan uzun dalga boylarına adapte olan sistem, gri bir yüzeyi yeşil renkte algılar. Bunun nedeni, adaptasyon sonrası uzun dalga boylarına duyarlı nöronal birimlerin etkinliklerinin azalıp, orta dalga boylarına duyarlı nöronal birimlerin etkinliğinin değişmemesidir. Karşıtlık prensibi gereği sistemde *kırmızının azlığı*, *yeşilin çokluğu* olarak yorumlanır. Renk algısında karşıt işleyişin kendisini gösterdiği bir başka fenomen ise *eşzamanlı renk kontrastı* etkisidir. Bu etkinin bir örneği, Figür 9'da Alman ressam Josef Albers'in "Renk Etkileşimi" tablosundaki levhalardan birinde mevcuttur (1963). Burada aynı lüminans ve renk tonuna sahip çizgi, yeşil arka planda pembemsi; pembe arka planda ise yeşilimsi algılanmaktadır.



Figür 9. Eşzamanlı renk kontrastı etkisi
Renk Etkileşimi – Josef Albers (1963)

Gerek renk ve hareket algısı, gerekse yüz algısında verdiğimiz örnekler ile anlaşılacağı üzere, görsel sistem değişik formlardaki bilgiyi benzer temel stratejiler üzerinden işleyebilmektedir. Adaptasyon, bu farklı temsillerde rol alan temel mekanizmalardan biridir (Webster ve MacLeod, 2011; Clifford, 2002) ve duyuşal sinyallerdeki (işlevsel olmayan) fazlalık bilgilerini azaltarak, görsel temsili güçlendirir (Barlow, 1961; Buchsbaum ve Gottschalk, 1983).

Geleceğe Yönelik Tahmin

Dış dünyadan gelen sinyallerin ilgili beyin bölgelerine iletiminin ve buna bağlı bilinçli algı oluşumunun çok katmanlı karmaşık nöronal süreçlerden kaynaklandığını belirtmiştik. Buna göre, çevresel bir sinyalin yani uyarının, nöronal sinyale dönüştükten sonra geçirdiği süreç, retinadan asosiyasyon kortekslerine kadar uzanan sinaptik iletim, belirli bir zamana yayılır. Uyarıların fotoreseptörlerce duyumsandığı ilk an ile algısal farkındalık oluşumu arasında milisaniye ölçeğinde bir gecikme oluşur. Algı gerçekleştiğinde dış dünya hâlihazırda değişmiş, farklılaşmıştır. Sinirsel iletimdeki bu gecikmeleri telafi etmek ve dış dünyadaki hareket sinyallerinin gerçeğe daha yakın bir zihinsel temsili oluşturabilmek için, duyuşal ve duyu-motorsal sistemlerin geleceğe yönelik bir takım tahmin mekanizmaları yürüttükleri düşünülmektedir (Miall ve Wolpert, 1996; von Holst ve Mittelstaedt, 1950; Yuille ve Kersten, 2006). Örneğin, üstümüze gelen bir topa vururken, topla temas edeceğimiz anda uzuvlarımızın hangi pozisyonda olacağını göz önünde bulundurarak, hamlemizi öngörüsle bir hesaplamayla gerçekleştiririz. Bu tahmin mekanizmaları, gerek dış dünyadaki temporal olayların gerçeğe yakın bir temsili oluşturabilmek, gerekse çevrede tehlike arz edebilecek cisim ve canlılara karşı zamanında tepki verebilmek için gereklidir. Bu mekanizmaların *algısal* öngörülere dair olanlarına yönelik çalışmaların bir kısmı görsel yanılsamalara dayanmaktadır.

Hareket etmekte olan örüntülerin hareket yörüngelerinde bulundukları noktanın daha ilerisinde algılanmalarına dayanan mekanizma, *flaş-gecikmesi* (flash-lag) yanılsamasını oluşturur. Bu yanılsamada hareket eden bir cismin periferinde hareketin yörüngesine paralel bir flaş gösterildiğinde flaşın konumu cismin konumuna göre daha geride algılanır (Bir demo örneği için: <https://michaelbach.de/ot/mot-flashLag/>). Bu yanılsamanın neden gerçekleştiğini açıklamak için ortaya atılmış teorilerden (Eagleman ve Sejnowski, 2007; Lappe ve Krekelberg, 1998; Whitney ve Murakami, 1998) biri olan *hareket-ekstrapolasyon teorisi*, etkinin yakın geleceğe dair bir tahmin mekanizmasının sonucu olduğunu öne sürer (Nijhawan, 1997). Buna göre görsel sistem, sinir sistemindeki gecikmeleri telafi etmek için hareket eden cisimlerin hareket yörüngesinde cismin yakın zamanda alacağı değerleri öngören bir *ekstrapolasyon* (dışdeğerbiçim) hesaplaması yapmaktadır. Hareketin, görsel uyarıların pozisyonlarının kodlanmasında da buna benzer farklılaşmalara yol açtığı gösterilmiştir (derleme için bkz Whitney, 2002). Örneğin, *Fröhlich* etkisinde, bir aralığın/açıklığın başında aniden ortaya çıkan ve hareket etmeye başlayan bir uyarının $t_{sıfır}$ anındaki pozisyonu, hareket yörüngesi doğrultusu boyunca daha ötede algılanır. Bu etki harekete duyarlı V3A görsel korteks bölgesinde kodlanan öngörüsle konum temsilleriyle ilişkilendirilmiştir (Maus, Weigelt, Nijhawan ve Muckli, 2010).

Beynimizin içsel, etkin bir model kullanarak duyuşal girdiler üzerinden öngörüler geliştiren konstruktif bir organ olduğu düşüncesi, 19. Yüzyılda Helmholtz'un ortaya koyduğu bilinç dışı çıkarımlar fikrine (1924) dayanmaktadır. Motor davranış ve duyu-motorsal etkileşime yönelik bugünkü yaklaşım da benzer ilkeleri temel almaktadır. Öyle ki, algı ve motor davranış öngörüsle hata paylarının minimizasyonu

noktasında benzerlik göstermektedir (Friston, 2011). Sinirbilimde son yıllarda yaygın kabul gören öngörüselsel kodlama düşüncesine göre, görsel sistem sahip olduğu nöronal altyapı ile bir takım öngörülerde bulunur (Bkz Mamassian, Landy ve Maloney, 2002). Bayesyen çıkarımlarla örtüşen bu öngörüler, duyu organlarından gelen bilgilerle karşılaştırılarak, döngüsel bir süreç içerisinde geleceğe yönelik tahminsel hata paylarının azaltılması için kullanılır (Bkz Kilner, Friston ve Frith, 2007). Bu *Bayesyen çıkarımlar* çevredeki değişimlerle uyumlu olarak *adaptif* bir şekilde sürekli güncellenir. Bu noktada sistemin hangi davranış örüntüsünü seçeceği de o davranış sonucu dış dünyanın hangi durumda olacağına dair duyulardan gelen öngörü sinyalleri kullanılarak belirlenir (Hommel, Ridderinkhof ve Theeuwes, 2002; Prinz, 1997). Dolayısıyla geleceğe yönelik tahmin mekanizmaları yalnızca duyu sistemleri için değil, duyu-motorsal etkileşimde de büyük öneme sahiptir. Motor hareket ile duysal çıktıları arasındaki etkileşimin dinamik ve değişken olduğunu ortaya koyan ilginç bir duyu-motorsal yanılsmada (Stetson ve ark., 2006) gözlemci bir butona bastığında gecikmeli olarak (yaklaşık 100 ms) duysal bir yanıt alır. Bu duysal yanıt bir ışık uyarını olabileceği gibi ses de olabilir. Gözlemci kendi motor hareketi ile duysal uyarı arasındaki bu gecikmeye *adapte* olduktan sonra duysal uyarı motor hareket ile aynı anda gerçekleştiğinde, duysal uyarı motor hareketten önce gerçekleşmiş gibi algılanır. Shi ve Burr (2016), motor hareketin zamansal olayların duysal temsillerini nasıl kalibre ettiğini *Bayesyen öngörü modeli* çerçevesinde şöyle açıklar: Çoklu modalite barındıran zamansal temsiller (ör: motor hareket ve duysal yanıt), o ana kadarki tecrübeye dayalı *önsel* (prior) olasılıklar ile belirlenir. Bu temsiller duysal yanıtın gecikmeli verildiği adaptasyon denemeleri boyunca dinamik olarak güncellenir. Sonraki test bloklarında, motor hareket ile duysal uyarı arasındaki gecikme ortadan kaldırıldığında, hâlihazırdaki duysal zamanlama *öncel* ile uyuşmadığından *öngörüselsel bir hata* (prediction error) oluşur. Beyin, bu *önceller* göz önünde bulundurulduğunda gelen duysal bilginin olasılığını veren *ihtimal dağılımı* (likelihood distribution) üzerinden hâlihazırdaki duysal bilginin varlığında içsel öncellerin olasılığını, yani *ardıl dağılımı* (posterior distribution) sürekli olarak günceller. Böylece, bahsedilen öngörüselsel hatayı en aza indirmeye çalışır. Bu, bir tür kendi kendini düzeltme, yani “*auto-correction*”dır. Bu sayede görsel dünyaya ait *öncel* beklentiler cızırtılı ve muğlak sinyalden anlamlı çıkarımlar yapabilmeyi hızlı ve kolay kılar - Bu noktada her ne kadar etkileri literatürde iç içe geçse de, *beklentiler* ile *dikkatin* duysal sinyalin tespitini kolaylaştırıcı etkilerini birbirinden ayırmak gerekir. Beklentiler, gelen sinyalin *öncel ihtimaller* sınırlarında anlamlandırılmasına yol açarak algıyı şekillendirir. Dikkat ise canlının hedeflerine en uygun görsel bilgiye öncelik tanıyarak hesaplamasal yükü azaltır (Tsotsos, 1997). Bu bağlamda bu iki işleyiş altında farklı mekanizmalar yatmaktadır (kapsamlı bir derleme için bkz. Summerfield ve Egner, 2009). Kok, Jehee ve de Lange (2012) beklentilere dair işleyişin nöronal temellerini fonksiyonel manyetik rezonans görüntüleme (fMRI) ve çok değişkenli analiz (multivariate pattern analysis) yöntemiyle incelemiştir. Buna göre, algısal beklentinin primer görsel korteksteki metabolik etkinliği azalttığını; ancak, ilginç biçimde, bu kortikal bölgedeki uyarı temsili güçlükleştiğini göstermiştir.

Primer görsel korteks erken seviye bir duysal bilgi işleme merkezidir. Bu sonuçlar, *beklenti* gibi üst-seviye bilişsel süreçlerin sistemselsel olarak aşağıdan-yukarıya ilerleyen duysal sinyalleri bastırabildiğini göstermektedir. Bu bağlamda primer görsel korteksteki erken seviye görsel sinir hücrelerinin, üst seviye görme bölgeleriyle yoğun etkileşim içinde oldukları anlaşılmaktadır (Lee ve Mumford, 2003). Bu sayede sistem, duysal uyarıdaki küçük değişimleri dahi tespit edebilmektedir. Kok, Failing ve de Lange (2014) başka bir fMRI çalışmasında, belli bir görsel uyarıya dair *öncel* beklentinin primer görsel kortekste tetiklediği etkinlik örüntüsünün o uyarının kendisi gösterildiğinde oluşan etkinlik örüntüsüyle benzerlik gösterdiğini ortaya çıkarmıştır. Bu bulgu, öncel beklentilerin duysal girdilerin etkin işlenmesi için belirli *uyarı şablonları* oluşturduğu anlamına gelmektedir. Bu çalışmalar, sistemde aşağıdan-yukarıya ve

yukarıdan-aşağıya bilgi işleme arasındaki etkileşimi göstermesi ve öncel beklentilerin nöronal temellerini ortaya çıkarması bakımından oldukça önemlidir.

Modülerlik ve Modüllerarası Bağlanım

Görsel sistemde, algısal karşılıkları sırasıyla *renk* ve *parlaklık* olan kromatik ve akromatik sinyaller, retinadan talamusa ve primer görsel kortekse; oradan da korteksin filtreleme ve birleştirme işlemi yapan asosiyasyon bölgelerine iletilmektedir (Derrington, Krauskopf ve Lennie, 1984; De Valois, Abramov ve Jacobs, 1966; De Valois, Cottaris, Elfar, Mahon ve Wilson, 2000; Hubel ve Wiesel, 1966). Fonksiyonel özelleşme olarak bilinen kavram görsel sistemin de temelini oluşturur. Işık tonu, hareket, şekil ve derinlik algısı, ilk aşamada korteksin bu işlemler için özelleşmiş, farklı bölgelerinde oluşur ve bu bölgeler hasara uğradığında yalnızca bu bölgeye özgü işlevler (Ör: renk, hareket algısı) sekteye uğrar (kapsamlı bir derleme için bkz Zeki, 1992). Renk, hareket gibi farklı özelliklerin hesaplanması farklı anatomik yapılar gerektirdiğinden paralel, modüler bir yapı elverişli, optimize bir çözüm gibi durmaktadır. Ancak bilginin beynin farklı bölgelerine dağılmış bir şekilde işleniyor oluşuna yönelik düşünce *bağlanım problemi*ni de beraberinde getirir: Eğer belli bir cismin, örneğin yol boyunca hareket eden kırmızı bir arabanın, farklı özellikleri farklı beyin bölgelerinde işleniyorsa görsel sistem renk, şekil, hareket, konum gibi ayrı özellikleri bir araya getirip tekil bir algıya nasıl ulaşmaktadır? Bu problem, görsel alanda birden fazla cisim olduğunda daha da karmaşık bir hal almakta, sistemin yanlış kombinasyonlardan kaçınarak hangi cisim özelliklerini hangi cisme atfedeceği özellikle önem kazanmaktadır. Keza doğru bağlanım sağlanamadığında *bağlaşım yanlışlamaları* meydana gelmekte (Triesman ve Schmidt, 1982; Treisman, 1999; Wolfe ve Cave, 1999), özellikle de kısa gösterim sürelerinde iki cisimden birinin bir görsel özelliği, diğerinin özelliğiymişçesine algılanabilmektedir.

Bağlanım problemi gibi, farklı görsel özelliklerin algılanma zamanlarındaki farklılığı ortaya koyan bir diğer görsel fenomen de *renk-hareket senkron bozukluğu*dur (Moutoussis ve Zeki, 1997). Renk-hareket senkron bozukluğu, belli bir hareket yönünde ilerleyen tek-renkli noktaların, renkleri ve hareket yönleri aynı anda değiştiğinde hareket yönündeki değişimin renk değişimine göre daha geç algılanmasıdır (Bir demo örneği için: <http://www.ub.edu/viscagroup/joan/demos.html>). Zeki ve Bartels (1998) bu fenomeni beyin-zaman varsayımı bağlamında ele almıştır. Buna göre, herhangi bir görsel özelliğin işlenmesinden sorumlu kortikal bölgedeki etkinliğin (örneğin hareket algısında rol oynayan MT+ bölgesi) duyuşal çıktıyı düzenlemenin ötesinde, ilgili görsel özelliğe has bir *mikrobilinç* oluşturduğunu öne sürmüştür. Bu görüşe göre primer görsel korteks gibi duyuşal beyin bölgelerinin içsel nöronal dinamikleri, kendi başlarına bir “bilinç merkezi” oluşturacak nöronal alt yapıya sahiptir. Bu varsayım görsel özellikler arasındaki bağlanımın bilinç-sonrası gerçekleşen bir işlem olduğu düşüncesiyle, farklı modüler sistemlerin bilgiyi işleme hızlarından birebir etkilenebildiğini öne sürmektedir. Ancak, literatürde daha sonraki yıllarda ortaya konan bulgular (Amano, Johnston ve Nishida, 2007; Clifford, Spehar ve Pearson, 2004; Nishida ve Johnston, 2002) algısal deneyimin duyuşal işlemcilerin temporal özelliklerine indirgenebileceğini savunan bu hipotezi yanlışlamıştır.

Bağlanım problemi çözme yönelik literatürdeki yaygın görüş, farklı duyu ağlarından gelen sinyallerin, nöronal etkinliğin zamansal özellikleri kullanılarak bir araya getirildiği, dolayısıyla da bağlanım probleminin aslında bir *temporal bağlanım problemi* olduğudur (Derleme için bkz Engel ve Singer, 2001). Bu görüş, aynı cisme yanıt veren nöronların milisaniye skalasında bir keskinlikle senkronize hareketine dayanır. Bu seçici temporal yapının yalnızca farklı anatomik bölgelerde işlenmiş bilginin bir araya

getirilmesine değil, her bir cisim için özgün nöronal örüntüler yaratarak görsel sistemin figür-arka plan segregasyonuna da hizmet ettiği düşünülmektedir (Engel, Fries, König, Brecht ve Singer, 1999).

Motor Hareket ve Çevreyle Etkileşim

Araç kullanmak, bisiklete binmek veya bir su bardağına uzanmak gibi gündelik faaliyetlerimiz beynimizdeki algı ve motor (hareket) sistemlerinin koordinasyonu ile gerçekleşmektedir. Dolayısıyla canlılar yalnızca *edilgen gözlemciler* değil, aynı zamanda kendi hedeflerine yönelik davranışlar sergileyerek çevrelerinde değişimlere neden olan *etken özneler*dir (Haggard, 2017). Bu bağlamda görsel sistem, dış dünyadaki duyuşal girdiler ile beden hareketlerini (ör: Rucci, Iovin, Poletti ve Santini, 2007; Vaziri, Diedrichsen ve Shadmehr, 2006) duyu-motorsal etkileşimler ile birleştiren etkin bir keşif aracı olarak değerlendirilebilir (Gibson, 1978; Noë ve Noë, 2004; O'Regan ve Noë, 2001). Bu görüşe göre sistem, duyuşal yolağın erken işleme aşamalarında anlamlı cisim formları sentezlemeye ihtiyaç duymaz ve sadece bu sinyallerdeki genel örüntüyü kullanarak çevrenin temel özelliklerini *dolaysızca* çıkarsayabilir (Gibson, 1979). Bir örnek olarak, üç boyut algısında *optik dizilim* ismi verilen uyarıyı ele alalım. Bu uyarının genel örüntüsündeki kapsamlı uyum ile gözlemcinin konumundan üç boyutlu çevrenin temsili *doğrudan* –yukarıdan-aşağıya oluşan *çıkartım* ve *akıl yürütme* basamakları olmaksızın– oluşabilir (Gibson, 1979). Bu *ekolojik yaklaşıma* göre, sistem dış dünyanın gerçeğe yakın bir temsili oluşturma ihtiyacı içinde değildir. Bu bakımdan örneğin, ağaçta duran bir elmanın renk algısını oluşturan muğlak ışık dalgalarının spektral içeriği, ya da elma imgesindeki şekil bilgisi pek az önemlidir. Sistem açısından asıl önemli olan, ağaçtaki elmaya sorunsuz bir biçimde erişebilmek ve en güzel elmayı bulup onu yiyebilmektir. Ekolojik yaklaşımın öncüsü Gibson'ın bu savı, *yukarıdan-aşağıya işleme* ve *bilinç dışı çıkartımların* algıdaki rolünü öne çıkaran *konstrüktivist yaklaşıma* (Gregory, 2007; Helmholtz, 1924) karşı ortaya çıkmıştır. Bu teori, konstrüktivist yaklaşımın temelini oluşturan “sistemin muğlak retinal sinyallerden anlamlı çıkartımlara giderken *geçmiş* deneyimlerinden edindiği *dış dünya bilgilerini* kullandığı” varsayımındaki “algıda *geçmiş* deneyimlerin önemi” vurgusuna karşı çıkar. Buna karşın, “*hâlihazırdaki* sinyal örüntüsünden çıkarsanan bilginin duyu-motorsal etkileşimdeki önemi”ne dikkat çeker.

Peki, konstrüktivist yaklaşımın öne çıkardığı “dış dünya bilgisi/belleği” mutlak bir olgu mudur? Kuşkusuz ki, fizik dünyada göğe attığımız bir top bir süre sonra yere düşer. Oda sıcaklığındaki su sıvı halde bulunur. Ya da ateşe elimizi değdirirsek yanarız. Çocukluğumuzdan itibaren çevreyle etkileşime girdiğimiz her durum, belleğimizde bu tip “dünya bilgileri” oluşturmuştur. Nitekim gerek konstrüktivist yaklaşımdaki *dış dünya bilgileri*, gerekse Gibson'ın çalışmalarındaki *ekolojik niş* ya da *fizik dünya*, bu mutlak ve değişmez bilgilere atıf yapar. Oysa canlılar, dünyayı kendi biyolojik altyapılarının elverdiği ölçüde, kendilerine özgü temsiller üzerinden anlamlandırır. Dolayısıyla bellek, bu algısal temsiller üzerinden, canlıya özgü bir biçimde oluşur. Jakob von Uexküll (1926), her canlının kendine özgü bu dünya temsiline Almanca *umwelt* ismini vermiştir. Dolayısıyla Gibson'ın ve Helmholtz'un varsayımlarında yer alan ve her canlı için aynı olan, mutlak bir fizik dünya bilgisinden bahsetmek mümkün değildir (Koenderink, 2001; 2011). Tam tersine algı sistemimiz, dış dünyayla daha kolay etkileşime girmemiz sağlayacak biçimde, fizik dünyadaki karmaşıklığı sadeleştirerek temsil etmektedir (Hoffman, Singh ve Prakash, 2015). Bu bakımdan algıladığımız gerçeklik fizik dünyadan farklı olup, aslında tüm algı dünyamız bir tür yanılsamadan ibarettir.

Son Dönem Araştırmalardaki Yönelimlerden Seçmeler

Bayesyen Çıkarımlar, Görsel Yanılsamalar ve Psikopatoloji

Yukarıda da bahsettiğimiz üzere son dönem teorik ve hesaplamalı sinirbilim ve psikoloji çalışmalarının öngördüğü model algı dünyasını duyu sinyallerini *öncel* beklentilerle birleştiren Bayesyen istatistiksel çıkarımlar üzerinden değerlendirmektedir. Bayesyen çerçevede algı, üst-seviye beyin bölgelerinde oluşturulan beklentilerin kortikal hiyerarşi içinde erken seviye duysal temsillere iletildiği, çıkarımsal bir işleyiştir. Eş zamanlı biçimde duysal girdi de bu hiyerarşinin üst seviyelerine iletilerek üst düzey temsillere katkı sunar. Bu sayede *yukarıdan-aşağıya* beklentiler yeni duysal bilginin anlamlandırılabilmesi için sürekli olarak güncellenir. Bu tür bir hiyerarşik çerçeveyi açıklayabilmek ve beynin anatomik ve fonksiyonel yapısıyla ilişkisini kurabilmek için çeşitli teorik ve ampirik çerçeveler sunulmuştur. Bunlardan biri Karl Friston ve arkadaşları tarafından oluşturulan *öngörüselsel kodlamadır* (Friston, 2003; 2012). Öngörüselsel kodlamada bilgi işleme hiyerarşisinin farklı seviyelerinde yukarıdan-aşağıya işlemelemenin parçası olan öngörüler, aşağıdan-yukarıya işlemelemenin girdilerinden çıkarılır. Böylece *öngörüselsel hatalar* hesaplanır ve bu süreç, yukarıdan-aşağıya beklentiler güncellenerek hatalar en aza indirgenene dek tekrarlanır. Son yıllarda Bayesyen çıkarımlar sistemin genel prensiplerini ortaya koymanın ötesinde, çeşitli psikopatolojilerde betimlenen görsel yanılsamaların açıklanmasında da yol gösterici olmuştur. Bu yanılsamalar genel olarak gözlemcinin dış dünyanın durumuyla ilişkili yüksek *öncel* beklentilere sahip olması ve bu beklentilerin cızırtılı ve muğlak duysal sinyale ters düşmesiyle açıklanmaktadır. Nour ve Nour (2015), psikopatolojik yanılsamalarda korku veya paranoya nedeniyle gözlemcinin öncel beklentilere sıkı sıkıya bağlı olduğunu, bunun da tehdit edici nesnelere olan öznel beklentiye arttırdığını öne sürmektedir. Bununla beraber duysal sinyal ya fiziksel olarak cızırtılı ya da gözlemcinin dikkat sorunlarından ötürü düşük kesinliktedir. Sonuç olarak Nour ve Nour'a göre duysal sinyalin ardında yatan fizik dünyaya yönelik optimize algısal çıkarım (örneğin *ardıl dağılım*) psikopatolojik durumlarda öncel beklentiye daha yakın çıkmaktadır. Bununla uyusur şekilde gittikçe artan teorik ve deneysel yaklaşımlar, sanrı ve hezeyanlar gibi psikotik özellikleri çıkarımsal işleyişlerdeki bozukluklara atfetmektedir (Adams, Stephan, Brown, Frith ve Friston, 2013; Fletcher ve Frith, 2008; Schmack ve ark., 2013; Sterzer, Mishara, Voss ve Heinz, 2016) Bu çerçevede şizofreninin pozitif semptomları dahi, yanlış çıkarımlara neden olan öncel beklentilere ve duysal veriye atanan ağırlığın görece oransız oluşuna bağlanmaktadır. Bir diğer deyişle, psikopatolojik durumlarda sistem algısal temsilleri oluştururken öncel beklentilere veya duysal sinyale gereğinden fazla ağırlık vermektedir. Adams, Stephan, Brown, Frith ve Friston (2013) sanrı ve hezeyanlardaki bu değişimlerin sistemin metabilşsel bileşenlerindeki bozukluklardan kaynaklandığını düşünmektedir.

Bayesyen teori yalnızca şizofrenide gözlemlenen algısal belirtiler için değil, diğer psikopatolojilerde ortaya çıkan duysal işleyiş örüntülerini anlamlandırabilmek için de elverişli bir çerçeve sunar. Kalıtsal bir nörogelişim hastalığı olan otizmde düşük sosyal iletişim becerileri, patolojik duysal ve algısal işleyişler ile beraber seyredir. Otizmde duysal uyarılara aşırı duyarlılık gözlemlenebildiği gibi, ışığa çekilme, nesnelere uzun süre bakma, parlak renklere etkilenme gibi duysal uyarım arama davranışları da ortaya çıkabilmektedir (Rogers ve Ozonoff, 2005; Bogdashina, 2004). Bu duysal ve algısal semptomları Bayesyen çıkarımlar çerçevesinde açıklayan Pellicano ve Burr (2012), otistik bireylerin öncel deneyimlerden daha az etkilenip duysal sinyallere patolojik biçimde büyük bir ağırlık verdiğini ve böylece fizik dünyayı gerçeğe daha yakın deneyimlediklerini öne sürmüştür. Bu öngörü otizmdeki duysal ve algısal özelliklerin duysal işlemelemenin kendisinden değil, duysal sinyallerin anlamlandırılmasındaki farklılıklardan kaynaklandığını

ifade etmektedir. Bu çerçevede Bayesyen teoremin hesaplamalı ilkeleri, otizm ve diğer psikopatolojilerdeki algısal değişimlerin nedensel mekanizmalarını belirlemekte yol gösterici olmaktadır.

Görsel Yanılsamalar ve Alfa Beyin Dalgaları

Alfa bandında seyreden nöronal salınımlar memeli beyinde sık rastlanan elektrofizyolojik sinyallerdir (Buzsáki, Logothetis ve Singer, 2013). Alfa salınımlarının gerek içsel gerekse dışarıdan müdahalelerle düzenlenebildikleri bilinmektedir. Örneğin, salınımların gücü duyuusal uyarım sonrası azalırken, gözlemciler herhangi bir ödev gerçekleştirmezken artmaktadır. Bu da alfa salınımlarının beyin bölgelerinin “rölanti” işlemi olduğu düşüncesini ortaya çıkarmıştır (Pfurtscheller, Stancák ve Neuper, 1996). Daha sonra yapılan çalışmalar ise, bu salınımların algı ve bilişsel işleyişlerde etkin rolleri olduğunu göstermiştir. Bu çalışmalara göre alfa salınımlarının işlevi, ödevle ilişkili olmayan beyin bölgelerini ketlemesidir (yüksek alfa). Ödevle ilişkili bölgelerde ise bu ketleme azalır ve nöronal işleyiş kolaylaştırılır (düşük alfa) (Jensen ve Mazaheri, 2010; Jensen, Bonnefond ve VanRullen, 2012; Klimesch, Sauseng ve Hanslmayr, 2007). Alfa salınımlarının etkin rolü ilk aşamada çalışan bellek ve dikkat deneylerinde öne çıkmıştır (Jensen, Gelfand, Kounios ve Lisman, 2002; Haegens, Osipova, Oostenveld ve Jensen, 2010; Van Dijk, Nieuwenhuis ve Jensen, 2010). Son yıllarda yapılan çalışmalar ise alfa salınımlarının algısal süreçlerdeki rollerine de odaklanmaktadır.

Alfa salınımlarının algıdaki rolü, özellikle gerçeğe uygun ve yanıltıcı temsiller arasında gidip gelen yanılsamalarda öne çıkmaktadır. Bu yanılsamalardan biri “çifte-flaş yanılsaması” olarak anılmaktadır (Shams, Kamitani ve Shimojo, 2000). Bu yanılsamada tek bir görsel flaş uyarımı birden fazla işitsel “bip” uyarısıyla beraber sunulduğunda kimi zaman gerçeğe uygun olarak kimi zamansa birden fazla görsel flaş uyarımı gösterilmişçesine algılanır. Fiziksel uyarım aynı olsa da algının kimi zaman gerçeğe yakın kimi zaman yanıltıcı oluşu, farklı beyin durumlarındaki (*brain states*) içsel dinamiklerden kaynaklanır (Lange, Keil, Schnitzler, van Dijk ve Weisz, 2014). Dolayısıyla buna benzer yanılsamalar beyin durumları hakkında iç görüler sunabilmektedir.

Alfa salınımlarının modüle edici rolünü gösteren yanılsamalardan biri de “yük arabası tekeri” yanılsamasıdır (Örnek bir video için bkz: <https://www.youtube.com/watch?v=VNftf5qLpiA>). Bu yanılsamada sürekli olarak belli bir hareket yönünde dönen bir tekerlek belli hızlarda gözlemlendiğinde sanki ters yönde dönüyormuş gibi algılanmaktadır. Yük arabası tekeri yanılsaması gerçek hayatta gün ışığı altında görülebildiği gibi, kamera örneklemme hızının arabanın hızından daha yavaş olduğu filmlerde açık bir şekilde seçilebilmektedir. VanRullen ve arkadaşları bu yanılsamayı Elektroensefalogram (EEG) kullanarak araştırmışlardır (VanRullen, Reddy ve Koch, 2006). Deneyde katılımcılar sürekli olarak dönen bir tekeri gözlemlemiş, algısal olarak dönüş yönü her değiştiğinde bunu bir tuşa basarak rapor etmişlerdir. VanRullen ve arkadaşları, öznel hareket yönü terse dönmeden hemen önce alfa gücünde bir düşüş, algı gerçek hareket yönüne dönmeden önceyse alfa gücünde bir artış bulmuşlardır. Bu bulgular bağlamında araştırmacılar, görsel sistemin görüntüyü tıpkı bir kamera gibi anlık enstantaneler halinde örneklediğini, her bir enstantanenin zamanını ise alfa salınımlarının belirlendiğini (10 Hz) düşünmektedir.

Alfa salınımları algıyı yalnızca görsel değil diğer duyu sistemlerinde de modüle edebilmektedir (VanRullen, 2016). Etkin alfa bandının güç, faz ve frekansının algı eşiğindeki uyarıların tespiti ile farklı uyarıların algısal ve zamansal ayırımında rol oynadığını bilinmektedir (Busch, Dubois ve vanRullen, 2009; Roberts ve ark., 2014; Baumgarten, Schnitzler ve Lange, 2015; Samaha ve Postle, 2015). Bu çalışmalar

ışığında Gulbinaite, İlhan ve VanRullen (2017) beyin salınımlarının algıyı yalnızca modüle mi ettiğini, yoksa fiziksel uyarının kendisinde olmayan bir özelliğin algısının üretilmesinde de rol oynayıp oynayamayacağını sorgulamıştır. Bu soruya “üçlü-flaş” yanılsaması (Bowen, 1989) ile yanıt aranmıştır. Bu yanılsamada uzamsal olarak aynı pozisyonda gösterilen iki görsel flaş, yaklaşık 100 milisaniye aralıkla verildiğinde kimi zaman üç flaş olarak algılanabilmektedir. Gulbinaite, İlhan ve VanRullen (2017), hangi denemelerde yanılsamanın ortaya çıkacağını belirleyen parietal kortekste uyarın öncesi değişen güçlerde alfa salınımı gözlemlemiştir. Dolayısıyla alfa salınımları algıyı yalnızca modüle etmekle kalmayıp kimi zaman da yönlendirebilmektedir. Alfa salınımlarının algısal süreçleri güdümü ardında yatan mekanizmalar halihazırda literatürün en güncel konularından biri olmaya devam etmektedir.

Çok-Duyulu Algısal Farkındalık

Literatürde farklı duyu ve algı sistemleri ayrı ayrı çalışılırlar da, günlük hayatta tüm duyu kanallarından eş zamanlı sinyaller alınır. Bu bağlamda algısal farkındalığın ardında yatan mekanizmalar büyük ihtimalle çok-duyuludur (*multisensory*). Oysa ki çok-duyulu farkındalık literatürde büyük ölçüde göz ardı edilmiş, algısal farkındalık tipik olarak tekli modalitelerde, özellikle de görme duyusu bağlamında çalışılmıştır (Baars, 1997; Singer, 1998; VanRullen ve Koch, 2003). Çoklu-modalite çalışmaları son yıllarda artış göstermiş olsa da, bu çalışmalar beynin birden fazla duyu kanalından gelen bilgiyi nasıl entegre ettiği sorusuna yanıt bulmayı hedeflemiş, farkındalık ya da bilinç konusu çoklu-duyu işleyişi çerçevesinde yeterince araştırılmamıştır. Algısal farkındalık görsel kanalda farklı yanılsamalar ve görsel fenomenler kullanılarak çalışılmaktadır. Bunun bir örneği, yukarıda ördük tavşan imgesidir. Bu yanılsamada fiziksel uyarım aynı kalmasına rağmen, algı farklı çözümler arasında gidip gelmektedir. Yaptıkları meta-analiz çalışmasında Bisenius, Trapp, Neumann ve Schroeter (2015) bunun gibi iki kararlı figürlerde algısal farkındalığın ardında yatan geniş nöronal ağı, subkortikal, ekstrasatriyal ve fronto-parietal bölgeleri kapsadığını göstermişlerdir. Algısal farkındalık çalışmalarında kullanılan diğer görsel fenomenler, iki göze farklı imgenin gösterilmesi durumunda algının iki imge arasında gidip geldiği *binoküler rekabet* (Crick, 1996; derleme için bkz Blake ve Logothetis 2002); tek göze hareketli bir cızırtı uyarını verildiğinde diğer göze gösterilen sinyal uyarının farkındalığının yok olduğu *süreğen flaş baskılama* (derleme için bkz: Pournaghdali ve Schwartz, 2020) ve iki görsel hedef uyarının hızla arka arkaya bir uyarın zinciri boyunca gösterildiği durumlarda ikinci uyarının tespitinin zorlaştığı *dikkatsel kırışmadır* (derleme için bkz: Martens ve Wyble, 2010). Deroy, Chen ve Spence (2014) bu fenomenlerin çok-duyulu farkındalık araştırmaları için yetersiz kaldığını ve farkındalık/bilinç alanının çok-duyulu bağlamı içine alacak şekilde revize edilmesi gerektiğini vurgulamışlardır. Bu bağlamda, birden fazla duyusal sinyalin dahil olduğu uyarın setlerinde farkındalığın farklı algılar arasında gidip geldiği yeni yanılsamalar ortaya konabilirse çok-duyulu algısal farkındalık çalışmaları için güçlü araçlar olacaklardır.

Zaman Algısı

Görsel yanılsamalar kullanılarak yanıt aranan güncel araştırma konularından bir diğeri insanların zamanı nasıl algılayabildikleri sorusudur. Zaman algısının ardında yatan mekanizmalar özellikle de algıda önem kazanan milisaniye skalasında aydınlatılmaya muhtaç kalmıştır. Saniye altı ve saniye skalasında zaman algısının mekanizmasına dair en yaygın model, beyinde merkezi bir bilişsel *işsel saat* olduğudur. Bu modele göre iki imleç arasında kalan zaman aralığı, bir hız ayarlayıcı (*pacemaker*) tarafından periyodik olarak üretilen beyin sinyallerinin entegre edilmesiyle tayin edilmektedir (Creelman, 1962, Treisman, 1963; Treisman, Faulkner, Naish ve Brogan, 1990). İşsel saat modelinde, algılanan zamandaki değişimler hız ayarlayıcının atım hızının uyarılmışlık ya da dikkat seviyelerindeki değişimlerle hızlanıp yavaşlamasıyla

açıklanmaktadır. Örneğin, ardı ardına hızlı şekilde verilen işitsel (Treisman, Faulkner, Naish ve Brogan, 1990; Wearden, Philpott ve Win, 1999) veya görsel (Droit-Volet ve Wearden, 2002; Treisman ve ark., 1990) uyarılar sonrasında öznel zamandaki artış hız ayarlayıcının atım hızındaki hızlanmayla açıklanmaktadır. Dikkat etkilerinin ise sistemin kimi atım sinyallerini kaçırmalarıyla oluşabildiği düşünülmektedir. İşsel saat kuramı ilk aşamada yoğun ilgi görmüş olsa da, yaklaşık son 10-15 yılda yapılan bir dizi araştırma bu kuramın sorgulanmasına yol açmıştır. Bu kuramla çelişir şekilde, tek bir zaman algısı merkezi yerine, görsel (Johnston, Arnold ve Nishida, 2006; Morrone, Ross ve Burr, 2005), işitsel (Bueti, van Dongen ve Walsh, 2008) ve motor (Jantzen, Steinberg ve Kelso, 2005) sistemlerin ayrı zaman algısı mekanizmaları olduğu rapor edilmiştir. Johnston, Arnold ve Nishida (2006), görsel modalitede öznel zamanın uzamla birebir ilişki içinde olduğunu ve zamanın hareketli uyarılara adaptasyonla algısal olarak görsel alanın belli bir bölgesinde değiştirilebileceğini göstermiştir. Johnston ve arkadaşlarının bu çalışmaları sonrasında yaklaşık 10 seneden beri yaptığımız araştırmalar (Ayhan, Bruno, Nishida ve Johnston, 2009; 2011; Ayhan ve Gulhan, 2019; Bruno, Ayhan ve Johnston, 2011; 2015; Bruno, Ayhan ve Johnston, 2010) milisaniye skalasındaki zaman aralıklarının işlenmesi için görsel sistemde erken seviyelerden geç seviye beyin bölgelerine uzanan duyuşsal bir zaman işleme yolağı olabileceğine işaret etmektedir. Bu çalışmalar zamanın da tıpkı renk ve hareket gibi bir görsel uyaran özelliğı olduğunu ortaya koymaktadır. Bu, zaman algısının ardında yatan mekanizmalara dair sunulmuş yeni bir yaklaşım olup literatürde giderek daha da destek görmektedir. Uzam algısına kıyasla çok daha yeni çalışılmaya başlanmış olan zaman algısının farklı duyuşsal mekanizmalarına dair sorular halen yanıt beklemekte, bu alandaki çalışmalar adaptasyon paradigmlarında da ortaya çıktığı üzere zamanın gerçek değerinden farklı algılandığı çeşitli zaman yanılsamaları kullanılarak (derleme için bkz Eagleman, 2008) yürütülmektedir.

Sonuç

Görsel sistem düşük çözünürlüklü bir retinal imgeden canlı ve süregelen bir zihinsel temsil yaratırken, dış sinyalin kendisi kadar geçmiş bilgilerin, beklentilerin ve fizik dünya kurallarının kaydedilmiş olduğu semantik belleğin etkisi altındadır. Sınırlı reseptif alanlara düşen primitif görsel özellikler, hiyerarşik bir bilgi işleme düzeni içinde karmaşık şekillere dönüşür. Bu esnada asimilasyon, yanal baskılama gibi figür-arka plan gruplaması ve segregasyonunu oluşturan mekanizmalar devreye girer. Bu bilgi işlem süreci modüler bir biçimde gerçekleşir: Farklı duyuşsal özellikler farklı nöroanatomik ve işlevsel özellikleri olan çeşitli beyin yapılarında işlenir ve birleştirilir. Çeşitli yapılarda işlenen, birbiriyle ilişkili bilgilerin bir araya getirilerek doğru cisimlere atfedilmesi, temporal bağlanım ve bunun altında yatan senkronize nöronal etkinlik sayesinde gerçekleşir. Bu sürecin sonunda ortaya çıkan algısal temsil, fizik dünyadaki gerçeklikten farklıdır.

Sisteme dair tüm bu bildiklerimiz bağlamında görsel yanılsamalar, bilgi işleme sürecinin farklı noktalarındaki mekanizmalara ışık tutabilmekte, sistemin kullandığı optimizasyon stratejilerine dair iç görüler sunabilmektedir. Bu derlemede açıkladığımız üzere, görsel yanılsamalar tek modalitedeki bilgi işleme süreçlerinin ötesine geçmektedir. Yaygın bir deneysel model oluşturan bu yanılsamalar, beyin salınımlarını temel alan dikkat çalışmalarından zaman algısına kadar çok geniş bir yelpazede kullanılmaktadır. Bu derlemede verdiğimiz örnekler ve henüz mekanizmaları keşfedilmemiş yanılsamalar, hem görsel sistemi bütünsel olarak anlayabilmemizi sağlayacak yeni modeller oluşturacak hem de bilişsel psikoloji ve sinirbiliminin diğer güncel araştırma konularına katkı sunacaktır.

Kaynaklar

- Adams, R. A., Stephan, K. E., Brown, H. R., Frith, C. D. ve Friston, K. J. (2013). The computational anatomy of psychosis. *Frontiers in Psychiatry*, 4, 47.
- Addams, R. (1834). An account of a peculiar optical phenomenon seen after having looked at a moving body. *London and Edinburgh Philosophical Magazine and Journal of Science*, 5, 373–374.
- Albrecht, D. G., Farrar, S. B. ve Hamilton, D. B. (1984). Spatial contrast adaptation characteristics of neurones recorded in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 347(1), 713-739.
- Amano, K., Johnston, A. ve Nishida, S. Y. (2007). Two mechanisms underlying the effect of angle of motion direction change on colour–motion asynchrony. *Vision Research*, 47(5), 687-705.
- Ayhan, I., Bruno, A., Nishida, S. ve Johnston, A. (2009). The spatial tuning of adaptation-based time compression. *Journal of Vision*, 9(11), 1-12. ^[L]_{SEP}
- Ayhan, I., Bruno, A., Nishida, S. ve Johnston, A. (2011). The effect of luminance signal on the strength of adaptation-induced temporal compression. *Journal of Vision*, 11(7): 22, 1-17.
- Baars, B. J. (1997). In the theatre of consciousness. Global workspace theory, a rigorous scientific theory of consciousness. *Journal of Consciousness Studies*, 4(4), 292-309.
- Baccus, S. A. ve Meister, M. (2002). Fast and slow contrast adaptation in retinal circuitry. *Neuron*, 36(5), 909-919.
- Bar, M. (2005). Top-down facilitation of visual object recognition. In *Neurobiology of Attention* (sf. 140-145). Academic Press.
- Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S., Boshyan, J., Schmid, A. M., Dale, A. M., ... ve Halgren, E. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(2), 449-454.
- Barlow, H. B. (1961). Possible principles underlying the transformation of sensory messages. *Sensory Communication*, 1, 217-234.
- Baumgarten, T. J., Schnitzler, A. ve Lange, J. (2015). Beta oscillations define discrete perceptual cycles in the somatosensory domain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(39), 12187-12192.
- Bisenius, S., Trapp, S., Neumann, J. ve Schroeter, M. L. (2015). Identifying neural correlates of visual consciousness with ALE meta-analyses. *Neuroimage*, 122, 177-187.
- Blake, R. ve Logothetis, N. K. (2002). Visual competition. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(1), 13-21.
- Blakemore, C. ve Campbell, F. W. (1969). On the existence of neurones in the human visual system selectively sensitive to the orientation and size of retinal images. *The Journal of Physiology*, 203(1), 237-260.
- Blakemore, C., Carpenter, R. H. ve Georgeson, M. A. (1970). Lateral inhibition between orientation detectors in the human visual system. *Nature*, 228(5266), 37-39.
- Blakemore, C. ve Nachmias, J. (1971). The orientation specificity of two visual after-effects. *The Journal of Physiology*, 213(1), 157-174.
- Bogdashina, O. (2004). *Communication issues in autism and Asperger syndrome: Do we speak the same language?*. Jessica Kingsley Publishers.
- Bonds, A. B. (1991). Temporal dynamics of contrast gain in single cells of the cat striate cortex. *Visual Neuroscience*, 6(3), 239-255.
- Bowen, R. W. (1989). Two pulses seen as three flashes: A superposition analysis. *Vision Research*, 29(4), 409-417.

- Bruce, C., Desimone, R. ve Gross, C. G. (1981). Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 46(2), 369-384.
- Bruno, A., Ayhan, I. ve Johnston, A. (2010). Retinotopic adaptation-based visual duration compression. *Journal of Vision*, 10(10):30, 1-18.
- Bruno, A., Ayhan, I. ve Johnston, A. (2011). Duration expansion at low luminance levels. *Journal of Vision*, 11(14), 1-13.
- Bruno, A., Ayhan, I. ve Johnston, A. (2015). Changes in apparent duration follow shifts in perceptual timing. *Journal of Vision*, 15(2).
- Buchsbaum, G. ve Gottschalk, A. (1983). Trichromacy, opponent colours coding and optimum colour information transmission in the retina. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 220(1218), 89-113.
- Bueti, D., van Dongen, E. V. ve Walsh, V. (2008). The role of superior temporal cortex in auditory timing. *PLoS ONE*, 3(6), e2481.
- Burns, B. D. ve Pritchard, R. (1971). Geometrical illusions and the response of neurones in the cat's visual cortex to angle patterns. *The Journal of Physiology*, 213(3), 599-616.
- Busch, N. A., Dubois, J. ve VanRullen, R. (2009). The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, 29(24), 7869-7876.
- Buzsáki, G., Logothetis, N. ve Singer, W. (2013). Scaling brain size, keeping timing: evolutionary preservation of brain rhythms. *Neuron*, 80(3), 751-764.
- Campbell, F. W. ve Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology*, 197(3), 551.
- Cavanagh, P. (1991). What's up in top-down processing. *Representations of Vision: Trends and Tacit Assumptions in Vision Research*, 295-304.
- Clifford, C. W. (2002). Perceptual adaptation: motion parallels orientation. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(3), 136-143.
- Clifford, C. W., Spehar, B. ve Pearson, J. (2004). Motion transparency promotes synchronous perceptual binding. *Vision Research*, 44(26), 3073-3080.
- Creelman, C. D. (1962). Human discrimination of auditory duration. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 34(5), 582-593.
- Crick, F. (1996). Visual perception: rivalry and consciousness. *Nature*, 379, 485-486.
- De Valois, R. L., Abramov, I. ve Jacobs, G. H. (1966). Analysis of response patterns of LGN cells. *JOSA*, 56(7), 966-977.
- De Valois, R. L., Cottaris, N. P., Mahon, L. E., Elfar, S. D ve Wilson, J. A. (2000). Spatial and temporal receptive fields of geniculate and cortical cells and directional selectivity. *Vision Research*, 40(27), 3685-3702.
- Deroy, O., Chen, Y. C. ve Spence, C. (2014). Multisensory constraints on awareness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1641), 20130207.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J. ve Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *The Journal of Physiology*, 357(1), 241-265.
- Devinck, F., Delahunt, P. B., Hardy, J. L., Spillmann, L. ve Werner, J. S. (2005). The watercolor effect: quantitative evidence for luminance-dependent mechanisms of long-range color assimilation. *Vision Research*, 45(11), 1413-1424.
- De Weert, C. M. ve Spillmann, L. (1995). Assimilation: Asymmetry between brightness and darkness?. *Vision Research*, 35(10), 1413-1419.

- Dragoi, V., Sharma, J., Miller, E. K. ve Sur, M. (2002). Dynamics of neuronal sensitivity in visual cortex and local feature discrimination. *Nature Neuroscience*, 5(9), 883-891.
- Droit-Volet, S. ve Wearden, J. (2002). Speeding up an internal clock in children? Effects of visual flicker on subjective duration. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B-Comparative and Physiological Psychology*, 55(3), 193- 211.
- Eagleman D. M. (2008). Human time perception and its illusions. *Current Opinion in Neurobiology*, 18, 131–136.
- Eagleman, D. M. ve Sejnowski, T. J. (2007). Motion signals bias localization judgments: A unified explanation for the flash-lag, flash-drag, flash-jump, and Frohlich illusions. *Journal of Vision*, 7(4), 3-3.
- Engel, A. K., Fries, P., König, P., Brecht, M. ve Singer, W. (1999). Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness. *Consciousness and Cognition*, 8(2), 128-151.
- Engel, A. K. ve Singer, W. (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(1), 16-25.
- Fletcher, P. C. ve Frith, C. D. (2009). Perceiving is believing: a Bayesian approach to explaining the positive symptoms of schizophrenia. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(1), 48-58.
- Foster, D. H. (2011). Color constancy. *Vision Research*, 51(7), 674-700.
- Friston, K. (2003). Learning and inference in the brain. *Neural Networks*, 16, 1325–1352.
- Friston, K. (2011). What is optimal about motor control?. *Neuron*, 72(3), 488-498.
- Friston, K. (2012). Predictive coding, precision and synchrony. *Cognitive Neuroscience*, 3(3-4), 238-239.
- Gegenfurtner, K. R., Bloj, M. ve Toscani, M. (2015). The many colours of ‘the dress’. *Current Biology*, 25(13), 543-544.
- Gibson, J. J. (1978). The ecological approach to the visual perception of pictures. *Leonardo*, 11(3), 227-235.
- Gibson, J. J. (1979). The ecological approach to visual perception. Boston, MA, US.
- Graham, N. V. S. (1989). *Visual pattern analyzers* (Vol. 16). Oxford University Press.
- Gregory, R. L. (1997). Knowledge in perception and illusion. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352(1358), 1121-1127.
- Gregory, R. L. (2007). Helmholtz’s principle, *Perception*, 36, 6, 795–796.
- Gulbinaite, R., İlhan, B. ve VanRullen, R. (2017). The triple-flash illusion reveals a driving role of alpha-band reverberations in visual perception. *Journal of Neuroscience*, 37(30), 7219-7230.
- Gulhan, D. ve Ayhan, I. (2019). Short-term global motion adaptation induces a compression in the subjective duration of dynamic visual events. *Journal of Vision*, 19(5), 19-19.
- Haegens, S., Osipova, D., Oostenveld, R. ve Jensen, O. (2010). Somatosensory working memory performance in humans depends on both engagement and disengagement of regions in a distributed network. *Human Brain Mapping*, 31(1), 26-35.
- Haggard, P. (2017). Sense of agency in the human brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(4), 196.
- Hartline, H. K., Wagner, H. G. ve Ratliff, F. (1956). Inhibition in the eye of Limulus. *The Journal of General Physiology*, 39(5), 651-673.
- Helmholtz, H. ve Southall, J., P., C. (1924). Helmholtz's treatise on physiological optics, *The Optical Society of America*, Rochester, NY.
- Hoffman, D. D., Singh, M. ve Prakash, C. (2015). The interface theory of perception. *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(6), 1480-1506.

- Hommel, B., Ridderinkhof, R. K. ve Theeuwes, J. (2002). Cognitive control of attention and action: Issues and trends. *Psychological Research*, 66(4), 215.
- Hosoya, T., Baccus, S. A. ve Meister, M. (2005). Dynamic predictive coding by the retina. *Nature*, 436(7047), 71-77.
- Hubel, D. H. ve Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160(1), 106-154.
- Hubel, D. H. ve Wiesel, T. N. (1966). Effects of varying stimulus size and color on single lateral geniculate cells in Rhesus monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 55(6), 1345-1346.
- Humphreys, G. W., Riddoch, M. J. ve Price, C. J. (1997). Top-down processes in object identification: evidence from experimental psychology, neuropsychology and functional anatomy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 352(1358), 1275-1282.
- Hurvich, L. M. ve Jameson, D. (1960). Perceived color, induction effects, and opponent-response mechanisms. *The Journal of General Physiology*, 43(6), 63-80.
- Ibbotson M. R. (2005). Physiological mechanisms of adaptation in the visual system. In: *Fitting the Mind to the World: Adaptation and After-Effects in High-Level Vision*, edited by Clifford CWG, Rhodes G. New York: Oxford Univ. Press, 17– 45.
- Jantzen, K. J., Steinberg, F. L. ve Kelso, J. A. (2005). Functional MRI reveals the existence of modality and coordination-dependent timing networks. *Neuroimage*, 25(4), 1031-1042.
- Jastrow, J. (1899). The mind's eye. *Popular Science Monthly*, 54, 299-312.
- Jensen, O., Bonnefond, M. ve VanRullen, R. (2012). An oscillatory mechanism for prioritizing salient unattended stimuli. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(4), 200-206.
- Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J. ve Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9–12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex*, 12(8), 877-882.
- Jensen, O. ve Mazaheri, A. (2010). Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: gating by inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 186.
- Johnston, A., Arnold, D. H. ve Nishida, S. (2006). Spatially localized distortions of event time. *Current Biology*, 16(5), 472-479.
- Kilner, J. M., Friston, K. J. ve Frith, C. D. (2007). Predictive coding: an account of the mirror neuron system. *Cognitive Processing*, 8(3), 159-166.
- Klimesch, W., Sauseng, P., Hanslmayr, S., Gruber, W. ve Freunberger, R. (2007). Event-related phase reorganization may explain evoked neural dynamics. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 31(7), 1003-1016.
- Koenderink, J. (2001). Multiple visual worlds. *Perception*, 30, 1-7.
- Koenderink, J. (2011). Vision as a user interface. In *Human vision and electronic imaging XVI* (Vol. 7865, p. 786504). International Society for Optics and Photonics.
- Koffka, K. (1935). *Principles of gestalt psychology*, New York: Harcourt Brace
- Kohn, A. (2007). Visual adaptation: Physiology, mechanisms, and functional benefits. *Journal of Neurophysiology*, 97(5), 3155-3164.
- Kok, P., Failing, M. F. ve De Lange, F. P. (2014). Prior expectations evoke stimulus templates in the primary visual cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(7), 1546-1554.
- Kok, P., Jehee, J. F. ve De Lange, F. P. (2012). Less is more: expectation sharpens representations in the primary visual cortex. *Neuron*, 75(2), 265-270.

- Köhler, W. (1947). *Gestalt psychology; an introduction to new concepts in modern psychology* (Rev. ed.). Liveright.
- Kramer, R. H. ve Davenport, C. M. (2015). Lateral inhibition in the vertebrate retina: the case of the missing neurotransmitter. *PLoS Biology*, 13(12).
- Lange, J., Keil, J., Schnitzler, A., van Dijk, H. ve Weisz, N. (2014). The role of alpha oscillations for illusory perception. *Behavioural Brain Research*, 271, 294-301.
- Lappe, M. ve Krekelberg, B. (1998). The position of moving objects. *Perception*, 27(12), 1437-1449.
- Lee, T. S. ve Mumford, D. (2003). Hierarchical Bayesian inference in the visual cortex. *Journal of the Optical Society of America*, 20(7), 1434-1448.
- Lee, T. S., Mumford, D., Romero, R. ve Lamme, V. A. (1998). The role of the primary visual cortex in higher level vision. *Vision Research*, 38(15-16), 2429-2454.
- Mamassian, P., Landy, M. ve Maloney, L. T. (2002). Bayesian modelling of visual perception. *Probabilistic Models of the Brain*, 13-36.
- Martens, S. ve Wyble, B. (2010). The attentional blink: Past, present, and future of a blind spot in perceptual awareness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(6), 947-957.
- Mariotte, E. ve Pecquet, J. (1668) *Nouvelle découverte touchant la veüe*. Leonard.
- Maus, G. W., Weigelt, S., Nijhawan, R. ve Muckli, L. (2010). Does area V3A predict positions of moving objects?. *Frontiers in Psychology*, 1, 186.
- McCollough C (1965) Color adaptation of edge-detectors in the human visual system. *Science*, 149:1115-1116.
- Miall, R. C. ve Wolpert, D. M. (1996). Forward models for physiological motorcontrol. *Neural Networks*, 9(8), 1265-1279.
- Monnier, P. ve Shevell, S. K. (2003). Large shifts in color appearance from patterned chromatic backgrounds. *Nature Neuroscience*, 6(8), 801-802.
- Morrone, M. C., Ross, J. ve Burr, D. (2005). Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nature Neuroscience*, 8(7), 950-954.
- Moutoussis, K. ve Zeki, S. (1997). A direct demonstration of perceptual asynchrony in vision. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1380), 393-399.
- Movshon J. A ve Lennie P. (1979). Pattern selective adaptation in visual cortical neurones. *Nature*, 278: 850 – 852.
- Nagel, T. (1974). What is it like to be a bat?. *The Philosophical Review*, 83(4), 435-450.
- Neisser, U. (1968). The processes of vision. *Scientific American*, 219(3), 204-217.
- Newton, I. (1984). *The Optical Papers of Isaac Newton: Volume 1, The Optical Lectures 1670-1672: Volume 1. The Optical Lectures 1670-1672* (Vol. 1). Cambridge University Press.
- Nijhawan, R. (1997). Visual decomposition of colour through motion extrapolation. *Nature*, 386(6620), 66-69.
- Nishida, S. Y. ve Johnston, A. (2002). Marker correspondence, not processing latency, determines temporal binding of visual attributes. *Current Biology*, 12(5), 359-368.
- Noë, A. ve Noë, A. (2004). *Action in perception*. MIT press.
- Nour, M. M. ve Nour, J. M. (2015). Perception, illusions and Bayesian inference. *Psychopathology*, 48(4), 217-221.
- O'Regan, J. K. ve Noë, A. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(5), 939-973.

- Otazu, X., Parraga, C. A. ve Vanrell, M. (2010). Toward a unified chromatic induction model. *Journal of Vision*, 10(12), 5-5.
- Pellicano, E. ve Burr, D. (2012). When the world becomes ‘too real’: a Bayesian explanation of autistic perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(10), 504-510.
- Pessoa, L. (1996). Mach bands: How many models are possible? Recent experimental findings and modeling attempts. *Vision Research*, 36(19), 3205-3227.
- Pfurtscheller, G., Stancak Jr, A. ve Neuper, C. (1996). Post-movement beta synchronization. A correlate of an idling motor area?. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 98(4), 281-293.
- Pinna, B., Brelstaff, G. ve Spillmann, L. (2001). Surface color from boundaries: a new ‘watercolor’ illusion. *Vision Research*, 41(20), 2669-2676.
- Pinna, B., Werner, J. S. ve Spillmann, L. (2003). The watercolor effect: a new principle of grouping and figure-ground organization. *Vision Research*, 43(1), 43-52.
- Pournaghdali, A. ve Schwartz, B. L. (2020). Continuous flash suppression: Known and unknowns. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1-33.
- Prinz, W. (1997). Perception and action planning. *European Journal of Cognitive Psychology*, 9(2), 129-154.
- Ratliff, F. (1965). *Mach bands: quantitative studies on neural networks* (Vol. 2). Holden-Day, San Francisco London Amsterdam.
- Roberts, D. M., Fedota, J. R., Buzzell, G. A., Parasuraman, R. ve McDonald, C. G. (2014). Prestimulus oscillations in the alpha band of the EEG are modulated by the difficulty of feature discrimination and predict activation of a sensory discrimination process. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(8), 1615-1628.
- Rogers, S. J. ve Ozonoff, S. (2005). Annotation: What do we know about sensory dysfunction in autism? A critical review of the empirical evidence. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 46(12), 1255-1268.
- Rubin, E. (1915). Synsoplevede figurer. Glydendalske, Kobenhavn
- Rubin, E. (1921). *Visuellt wahrgenommene figuren*. Glydendalske Boghandel, Kobenhavn.
- Rucci, M., Iovin, R., Poletti, M. ve Santini, F. (2007). Miniature eye movements enhance fine spatial detail. *Nature*, 447(7146), 852-855.
- Thoreson, W. B. ve Mangel, S. C. (2012). Lateral interactions in the outer retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 31(5), 407-441.
- Samaha, J. ve Postle, B. R. (2015). The speed of alpha-band oscillations predicts the temporal resolution of visual perception. *Current Biology*, 25(22), 2985-2990.
- Schmack, K., de Castro, A. G. C., Rothkirch, M., Sekutowicz, M., Rössler, H., Haynes, J. D., ... ve Sterzer, P. (2013). Delusions and the role of beliefs in perceptual inference. *Journal of Neuroscience*, 33(34), 13701-13712.
- Sclar, G., Maunsell, J. H. ve Lennie, P. (1990). Coding of image contrast in central visual pathways of the macaque monkey. *Vision Research*, 30(1), 1-10.
- Sekuler, R. ve Pantle, A. (1967). A model for after-effects of seen movement. *Vision Research*, 7(5-6), 427-439.
- Selhorst, J. B. ve Chen, Y. (2009, February). The optic nerve. In *Seminars in Neurology* (Vol. 29, No. 01, sf. 029-035). Thieme Medical Publishers.
- Shams, L., Kamitani, Y. ve Shimojo, S. (2000). What you see is what you hear. *Nature*, 408(6814), 788-788.
- Shapley, R. ve Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. *Progress in Retinal Research*, 3, 263-346.

- Shapley, R. M. ve Victor, J. D. (1978). The effect of contrast on the transfer properties of cat retinal ganglion cells. *The Journal of Physiology*, 285(1), 275-298.
- Sharpee, T. O., Sugihara, H., Kurgansky, A. V., Rebrik, S. P., Stryker, M. P. ve Miller, K. D. (2006). Adaptive filtering enhances information transmission in visual cortex. *Nature*, 439(7079), 936-942.
- Shi, Z. ve Burr, D. (2016). Predictive coding of multisensory timing. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 8, 200-206.
- Singer, W. (1998). Consciousness from a neurobiological perspective. *Brain and Mind: Evolutionary Perspectives*, 72-88.
- Sterzer, P., Mishara, A. L., Voss, M. ve Heinz, A. (2016). Thought insertion as a self-disturbance: an integration of predictive coding and phenomenological approaches. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10, 502.
- Stetson, C., Cui, X., Montague, P. R. ve Eagleman, D. M. (2006). Motor-sensory recalibration leads to an illusory reversal of action and sensation. *Neuron*, 51(5), 651-659.
- Summerfield, C. ve Egner, T. (2009). Expectation (and attention) in visual cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(9), 403-409.
- Treisman, M. (2013). The information-processing model of timing (Treisman, 1963): Its sources and further development. *Timing & Time Perception*, 1(2), 131-158.
- Treisman, A. (1999). Solutions to the binding problem: progress through controversy and convergence. *Neuron*, 24(1), 105-125.
- Treisman, M., Faulkner, A., Naish, P. L. ve Brogan, D. (1990). The internal clock: evidence for a temporal oscillator underlying time perception with some estimates of its characteristic frequency. *Perception*, 19(6), 705-743.
- Treisman, M., Faulkner, A. ve Naish, P. L. (1992). On the relation between time perception and the timing of motor action: Evidence for a temporal oscillator controlling the timing of movement. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, 45(2), 235-263.
- Treisman, A. ve Schmidt, H. (1982). Illusory conjunctions in the perception of objects. *1982*, 14, 107-141.
- Tsotsos, J. K. (1997). Limited capacity of any realizable perceptual system is a sufficient reason for attentive behavior. *Consciousness and Cognition*, 6(2-3), 429-436.
- Ulanovsky, N., Las, L. ve Nelken, I. (2003). Processing of low-probability sounds by cortical neurons. *Nature Neuroscience*, 6(4), 391-398.
- Ungerleider, L. G. ve Haxby, J. V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 4(2), 157-165.
- van Bezold WM (1876) An introduction to color. New York: Wiley.
- Van Dijk, H., Nieuwenhuis, I. L. ve Jensen, O. (2010). Left temporal alpha band activity increases during working memory retention of pitches. *European Journal of Neuroscience*, 31(9), 1701-1707.
- VanRullen, R. (2016). Perceptual cycles. *Trends in Cognitive Sciences*, 20(10), 723-735.
- VanRullen, R. ve Koch, C. (2003). Is perception discrete or continuous?. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(5), 207-213.
- VanRullen, R., Reddy, L. ve Koch, C. (2006). The continuous wagon wheel illusion is associated with changes in electroencephalogram power at ~ 13 Hz. *Journal of Neuroscience*, 26(2), 502-507.
- Vaziri, S., Diedrichsen, J. ve Shadmehr, R. (2006). Why does the brain predict sensory consequences of oculomotor commands? Optimal integration of the predicted and the actual sensory feedback. *Journal of Neuroscience*, 26(16), 4188-4197.
- von Holst, E. ve Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, 37(20), 464-476.

- von Uexküll, J. (1926). *Theoretical biology*. New York: Harcourt, Brace & Co.
- Yuille, A. ve Kersten, D. (2006). Vision as Bayesian inference: analysis by synthesis?. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(7), 301-308.
- Wade, N. J. (1994). A selective history of the study of motion aftereffects. *Perception*, 23, 1111–1134.
- Wade, N. J., Spillmann, L. ve Swanston, M. T. (1996). Visual motion aftereffects: Critical adaptation and test conditions. *Vision Research*, 36(14), 2167-2175.
- Wallis, S. A. ve Georgeson, M. A. (2012). Mach bands and multiscale models of spatial vision: the role of first, second, and third derivative operators in encoding bars and edges. *Journal of Vision*, 12(13), 18-18.
- Wearden, J. H., Philpott, K. ve Win, T. (1999). Speeding up and (... relatively ...) slowing down an internal clock in humans. *Behavioural Processes*, 46(1), 63-73.
- Webster, M. A. (2012). Evolving concepts of sensory adaptation. *F1000 Biology Reports*, 4.
- Webster, M. A., Kaping, D., Mizokami, Y. ve Duhamel, P. (2004). Adaptation to natural facial categories. *Nature*, 428(6982), 557-561.
- Webster, M. A. ve MacLeod, D. I. (2011). Visual adaptation and face perception. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1571), 1702-1725.
- Wertheimer, M. (1923). Laws of organization in perceptual forms. *A source book of Gestalt Psychology*.
- Wertheimer, M. (1923) Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt II. *Psychologische Forschung*, 4, 301-35.
- Westheimer, G. (2008). Illusions in the spatial sense of the eye: Geometrical–optical illusions and the neural representation of space. *Vision Research*, 48(20), 2128-2142.
- Whitney, D. (2002). The influence of visual motion on perceived position. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(5), 211-216.
- Whitney, D. ve Murakami, I. (1998). Latency difference, not spatial extrapolation. *Nature Neuroscience*, 1(8), 656-657.
- Witzel, Christoph, Hanna Valkova, Thorsten Hansen ve Karl R. Gegenfurtner. "Object knowledge modulates colour appearance." *i-Perception*, 2,1(2011): 13-49.
- Wolfe, J. M. ve Cave, K. R. (1999). The psychophysical evidence for a binding problem in human vision. *Neuron*, 24(1), 11-17.
- Zeki, S. (1992). The visual image in mind and brain. *Scientific American*, 267(3), 68-77.
- Zeki, S. ve Bartels, A. (1998). The asynchrony of consciousness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1405), 1583-1585.
- Zöllner, F. (1860). Ueber eine neue Art von Pseudoskopie und ihre Beziehungen zu den von Plateau und Oppel beschriebenen Bewegungsphaenomenen. *Annalen der Physik*: 500-523.