

Samenvatting

De activiteit van individuele cellen in de retina wordt bepaald door slechts een klein stukje van de visuele omgeving. Deze cellen geven dus een gefragmenteerde representatie van de buitenwereld door aan de rest van het visuele systeem. Het visuele systeem transformeert deze representatie in een waarneming van objecten op een achtergrond. Deze transformatie wordt ook wel *perceptueel groeperen* genoemd. Dit proefschrift presenteert experimenten die zijn uitgevoerd om een beter begrip te krijgen van de neurale basis van perceptueel groeperen in rhesus apen en mensen.

Ieder neuron in de primaire visuele cortex reageert op een klein gebied van de visuele omgeving. Dit gebied wordt het receptieve veld van het neuron genoemd. Neuronen met een receptief veld dat overlapt met een figuur vuren actiepotentialen met een hogere frequentie dan neuronen met een receptief veld op een achtergrond. Het verschil in frequentie wordt figuur-achtergrond modulatie (FAM) genoemd. Er wordt aangenomen dat FAM in vroege visuele gebieden wordt veroorzaakt door feedback van hogere visuele gebieden. Eerder onderzoek naar FAM maakte gebruik van kleine vierkantjes op een grote achtergrond als visuele stimulus. Daardoor bleef de mogelijkheid bestaan dat FAM niet wordt veroorzaakt door feedback, maar door communicatie tussen cellen in vroege visuele gebieden. De eerste studie die in dit proefschrift aan bod komt onderzoekt de figuur-achtergrond perceptie in mensen en apen en de neuronale activiteit in de gebieden V1 en V4 van de aap. De stimuli hebben een figuur-achtergrond structuur die bepaald wordt door de Gestalt wetten van 'symmetrie', 'convexiteit' en 'omsluiting'. Omdat de lokale kenmerken van de stimulus in en om het receptieve veld van het neuron hetzelfde zijn moet het visuele systeem de visuele informatie integreren over een groter gebied om FAM te kunnen veroorzaken. We onderzoeken eerst of de Gestalt stimulus leidt tot een figuur-achtergrond perceptie door te meten of het waargenomen contrast van een Gabor hoger is op een figuur dan op een achtergrond. Het gedrag van zowel de mensen als de aap laat zien dat het waargenomen contrast van een Gabor hoger is op een figuur. Dit betekent dat de Gestalt stimuli leiden tot figuur-achtergrond perceptie. De activiteit in V1 en V4 van de aap laat een FAM zien voor Gestalt figuren. Het niveau van FAM is gecorreleerd met het niveau van de perceptuele segregatie zoals we die zien in het hogere waargenomen contrast voor Gabors op figuren. We concluderen dat neuronen in vroege visuele gebieden gevoelig zijn voor informatie die ver buiten hun klassieke receptieve veld valt. De resultaten impliceren dat FAM in vroege visuele gebieden wordt veroorzaakt door feedback vanuit hogere gebieden.

De tweede studie onderzoekt de rol van leren en aandacht op FAM. De stimuli in dit experiment bestaan uit onderdelen van de visuele stimulus die dezelfde statistische eigenschappen hebben als figuren, ofwel, 'proto-objecten'. Om deze figuren correct van hun achtergrond te seg-

menteren moet de neuronale activiteit voor proto-objecten die toebehoren aan figuren worden versterkt, en de activiteit voor proto-objecten die toebehoren aan de achtergrond worden onderdrukt. We meten de activiteit in V1 en V4 van apen terwijl ze een classificatie taak uitvoeren waarin ze aangeven of een stimulus een N of een U vorm bevat. De activiteit in V1 laat een FAM zien binnen 90 ms nadat de stimulus op het scherm verschijnt. De hersenactiviteit van naïeve dieren laat een onderdrukking zien van de activiteit voor proto-objecten die toebehoren aan de achtergrond. De onderdrukking wordt sterker terwijl het dier de taak leert. De toegenomen activiteit voor figuren correleert met het prestatie-niveau tijdens de taak. In een andere taak richt het dier de aandacht op een ander figuur, aan de andere kant van het scherm. In deze taak vinden we dat FAM wordt verzwakt voor het figuur waar geen aandacht op wordt gericht. Tijdens de classificatie taak laten cellen in V4 een voorkeur zien voor bepaalde vormen of randen van het figuur. Sommige cellen hebben bijvoorbeeld een voorkeur voor de vorm van het N figuur en andere cellen voor de buitenranden van het N of U figuur. De FAM in V1 kan worden veroorzaakt door feedback van cellen met een bepaalde voorkeur voor vormen en randen in gebieden zoals V4, waar FAM binnen 70 ms optreedt.

De derde studie onthult de belangrijke rol van aandacht in perceptueel groeperen. Nadat de figuur-achtergrond structuur van de visuele stimulus is bepaald kan een object door aandacht worden geselecteerd. De aandacht is nodig om het proces van perceptueel groeperen af te ronden. We meten het tijdsverloop van perceptueel groeperen in twee-dimensionele objecten en laten zien dat groeperen is geassocieerd met een geleidelijke verspreiding van aandacht over het oppervlak van het object. We vergelijken verschillende neurocomputationele modellen die dit tijdverloop proberen te voorspellen. De voorspellingen worden vergeleken met het gedrag van proefpersonen in drie verschillende experimenten. De data laat zien dat aandacht het snelst verspreidt over grote en homogene gebieden en dat het vertraagt op plekken die selectie op een kleine schaal vereisen. Het groeikegel model voorspelt deze data het best. Dit model neemt in beschouwing dat de receptieve velden in verschillende visuele gebieden een verschillende grootte hebben.

De vierde studie geeft een verklaring voor een fenomeen dat we hebben ontdekt in de derde studie: het groeikegel model geeft een excellente voorspelling van het tijdsverloop van selectie van simpele en onbekende objecten, maar de kwaliteit van de voorspelling neemt af voor bekende objecten in een natuurlijke omgeving. We veronderstellen dat dit zou kunnen worden veroorzaakt door de vele visuele ervaringen die we tijdens ons leven opdoen met veel verschillende objecten. We testen daarom of perceptueel groeperen van bekende objecten zoals dieren en voertuigen wordt beïnvloed door de selectiviteit van cellen in de hogere visuele cortex voor delen van objecten. Deze cellen zouden feedback kunnen geven aan cellen in lagere visuele gebieden die betrokken zijn bij perceptueel groeperen. Proefpersonen kunnen snel en efficiënt objecten als dieren of voertuigen classificeren. In een reactietijd taak waarin proefpersonen aangeven of twee stippen op hetzelfde of twee verschillende objecten vallen meten we het tijdsverloop van groeperen. Hoewel classificatie snel is, duurt het perceptueel groeperen langer. De reactietijden zijn langer als de twee stippen verder uit elkaar liggen, en nog langer als de twee stippen op verschillende onderdelen van het object liggen. Groeperen is langzamer wanneer objecten in een onbekende oriëntatie worden gepresenteerd (ondersteboven) dan wanneer ze rechtop worden gepresenteerd. De data laat zien dat het tijdsverloop van groeperen voor bekende objecten wordt beïnvloed door onze kennis over de vorm van de objecten. De resultaten impliceren dat waarneming start met een snelle classificatie van objecten, gevolgd door een serieel proces van perceptueel groeperen.