

# Neurovision : neuroimaging studies of illusory perception

## Citation for published version (APA):

Weigelt, S. B. (2008). *Neurovision : neuroimaging studies of illusory perception*. Datawysse / Universitaire Pers Maastricht.

## Document status and date:

Published: 01/01/2008

## Document Version:

Publisher's PDF, also known as Version of record

## Please check the document version of this publication:

- A submitted manuscript is the version of the article upon submission and before peer-review. There can be important differences between the submitted version and the official published version of record. People interested in the research are advised to contact the author for the final version of the publication, or visit the DOI to the publisher's website.
- The final author version and the galley proof are versions of the publication after peer review.
- The final published version features the final layout of the paper including the volume, issue and page numbers.

[Link to publication](#)

## General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

If the publication is distributed under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license above, please follow below link for the End User Agreement:

[www.umlib.nl/taverne-license](http://www.umlib.nl/taverne-license)

## Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at:

[repository@maastrichtuniversity.nl](mailto:repository@maastrichtuniversity.nl)

providing details and we will investigate your claim.

# S

## Summary

The central theme of the present dissertation is human visual perception. More precisely, we investigated cortical processes underlying the conscious perception of visual illusions. Brain activity was assessed by employing functional magnetic resonance imaging (fMRI), a non-invasive neuroimaging technique that detects changes in blood flow related to neuronal activity. We met the challenge of identifying brain activity related to illusory perception by utilizing recent advancements in neuroimaging: fMRI adaptation and multi-voxel pattern analysis (MVPA).

fMRI adaptation describes the fact that the fMRI signal attenuates due to repeated stimulation in the particular brain region representing the stimulus. The trick using fMRI adaptation in the study of visual illusions works as follows: First, the stimulus eliciting the visual illusion is presented. Second, a test stimulus is presented. This test stimulus can either reflect the illusory percept or depict the actual physical stimulus. The rationale is that brain regions representing the illusory percept should show an adapted signal to the presentation of the 'illusory' test stimulus, while brain regions representing the physical stimulus should show an adapted signal to the presentation of the 'physical' stimulus.

MVPA denotes mathematical algorithms which extract patterns of activity from fMRI data. The functional architecture of the brain consists of cortical representations that are distributed and highly overlapping. Multivariate statistics implemented in MVPA have to be used to extract these patterns of activity, since classical fMRI data analysis using univariate statistics fails. MVPA is often referred to as a 'brain reading' or 'mind reading' device, since it can be employed to decode perceptual or cognitive states out of brain data – also illusory ones.

**Chapter 1** provides an introductory overview of fMRI adaptation and MVPA as well as of the three visual phenomena under study, namely apparent motion, apparent rotation and amodal completion.

The method of fMRI adaptation is further evaluated in **Chapter 2** where we present a detailed review of papers in the domain of visual neuroscience that made use of fMRI-adaptation paradigms. More precisely, we focus on methodological considerations concerning experimental design, stimulus presentation and influencing factors such as awareness and attention. We reveal that different fMRI-adaptation designs capture heterogeneous neuronal adaptation effects and that one has to keep this in mind when interpreting null-effects in fMRI-adaptation studies.

In **Chapter 3** we report on our neuroimaging studies on the phenomenon of apparent rotation. Apparent rotation refers to a visual illusion of rotation of three-dimensional objects. Although only two perspectives of the object are presented in rapid succession, observers perceive the illusion of a smoothly moving object. The missing, intermediate rotation positions are filled in by the visual system. Using fMRI adaptation we show that a cortical network comprising regions of the ventral and dorsal visual processing streams represents those intermediate object views. More precisely, we demonstrate fMRI-adaptation in these regions to the illusory intermediate rotation positions (but not to outside positions), as if these positions had been actually presented. In control experiments we confirm that these findings are really based on the motion illusion, and we evaluate the influence of the behavioral task and attentional mechanisms. We provide an extensive discussion of the brain regions involved in the

cortical network as well as a tentative model of apparent rotation in the discussion at the end of the thesis.

Our fMRI experiments on amodal completion are presented in **Chapter 4**. Amodal completion refers to one of the most fundamental mechanisms in human vision: the automatic perceptual completion of partly occluded objects. Using fMRI-adaptation we reveal separate cortical stages in amodal completion: While early visual cortex processes the local contour information of the physical stimulus, regions in inferior temporal cortex represent the completed shape. Again we demonstrate fMRI-adaptation effects to the (illusory) completed object as if this object had been actually presented. In addition, our findings suggest that at the level of inferior temporal cortex the original contour information is not preserved but replaced by the completed percept. We compare our results on amodal completion with other studies on the related phenomenon of modal completion or illusory contours and propose a combined model for the two phenomena.

**Chapter 5** contains our fMRI investigation on apparent motion utilizing MVPA. Apparent motion refers to the illusion of one stimulus moving between two locations, although only two stimuli are presented alternately at these locations. We made use of the 'motion quartet' – an ambiguous stimulus that induces either horizontal or vertical apparent motion. MVPA was used to decode the perceived direction from activity patterns in occipital, parietal and frontal regions. These regions have been identified before to show activity related to perceptual switches in apparent motion. We found high decoding performance for regions at the temporal parietal junction, inferior frontal gyrus and near hMT+. We were also able to extract the perceptual state from activity in early visual areas. Based on these findings we discuss a putative model for long-range apparent motion.

**Chapter 6** serves the purpose of extending the discussions of the antecedent chapters with the final aim of proposing cortical models for each of the visual phenomena under study. The thesis closes with a brief comment on a potential neuronal correlate of conscious visual perception.



# S

## **Samenvatting**

Het centrale thema van deze dissertatie is de menselijke visuele waarneming. Om precies te zijn onderzochten we de processen in de hersenschors (cortex) die ten grondslag liggen aan de waarneming van visuele illusies. Hersenactiviteit werd in beeld gebracht door middel van functionele magnetische resonantie (fMRI), een niet-ingrijpende beeldvormende techniek die aan neurale activiteit gerelateerde veranderingen in de doorbloeding meet. De uitdaging om hersenactiviteit te identificeren die samenhangt met visuele illusies gingen we aan door gebruik te maken van recente ontwikkelingen op het gebied van functionele beeldvorming van de hersenen: fMRI-adaptatie en multi-voxel patroonanalyse (MVPA).

fMRI-adaptatie berust op het gegeven dat het fMRI-signaal daalt bij herhaalde stimulatie van het specifieke hersengebied dat een stimulus representeert. De truc van het gebruik van fMRI-adaptatie ter bestudering van visuele illusies werkt als volgt: eerst wordt de stimulus die de visuele illusie opwekt aangeboden. Daarna wordt een teststimulus aangeboden. De teststimulus kan ofwel overeenkomen met de schijnwaarneming, of de echte fysieke stimulus weergeven. De achterliggende redenering is dat hersengebieden die de schijnwaarneming representeren een geadapteerd signaal zouden moeten laten zien bij aanbidding van de 'illusoire' teststimulus, terwijl hersengebieden die de fysieke stimulus representeren een geadapteerd signaal zouden moeten laten zien bij aanbidding van de 'fysieke' stimulus.

MVPA is de verzamelnaam voor wiskundige algoritmes die activatiepatronen uit fMRI-data kunnen destilleren. De functionele architectuur van de hersenen wordt gekenmerkt door gedistribueerde en overlappende corticale representaties. Multivariate statistiek, geïmplementeerd in MVPA, moet gebruikt worden om deze activatiepatronen uit elkaar te halen, omdat klassieke fMRI data-analyse die univariate statistiek gebruikt hier tekort schiet. Men verwijst vaak naar MVPA als een methode om de hersenen of de geest te 'lezen', omdat het ingezet kan worden om perceptuele of cognitieve toestanden uit hersendata te decoderen – ook illusoire.

**Hoofdstuk 1** geeft een inleidend overzicht van zowel fMRI-adaptatie en MVPA als de drie bestudeerde visuele verschijnselen, te weten schijnbeweging, schijnrotatie en amodale completering.

Op fMRI-adaptatie wordt verder ingegaan in **hoofdstuk 2** waarin we een gedetailleerde bespreking presenteren van studies op het gebied van de visuele neurowetenschappen die gebruik maken van fMRI-adaptatie. We richten ons, om precies te zijn, op methodologische overwegingen wat betreft de experimentele opzet, stimulusaanbidding, en beïnvloedende factoren zoals bewustzijn en aandacht. We maken duidelijk dat verschillende fMRI-adaptatie onderzoeksopzetten uiteenlopende neuronale adaptatie-effecten vangen en dat men hiermee rekening dient te houden bij de interpretatie van uitblijvende effecten in fMRI-adaptatie studies.

In **hoofdstuk 3** berichten we over onze beeldvormende studie van het fenomeen schijnrotatie. Schijnrotatie verwijst naar een visuele rotatie-illusie van driedimensionale voorwerpen. Hoewel het beeld van het voorwerp slechts vanuit twee perspectieven in snelle opeenvolging aangeboden wordt, heeft de toeschouwer de illusie dat het voorwerp een vloeiende beweging maakt. De ontbrekende, tussenliggende posities worden ingevuld door het visuele systeem. Met behulp van fMRI-adaptatie laten we zien dat deze tussenliggende posities gerepresenteerd worden door een corticaal netwerk bestaande uit gebieden van de ventrale en dorsale visuele verwerkingsroute.

Om precies te zijn tonen we aan dat er in deze gebieden fMRI-adaptatie is voor de tussenliggende rotatieposities (maar niet voor posities daarbuiten), als waren deze posities werkelijk aangeboden. In controle-experimenten verzekeren we ons ervan dat deze bevindingen echt gebaseerd zijn op de bewegingsillusie, en beoordelen we de invloed van de gedragstaak en aandachtsmechanismen. We gaan uitgebreid in op de hersengebieden in het corticale netwerk en doen in de discussie aan het eind van de dissertatie ook een eerste poging tot het formuleren van een model van schijnrotatie.

Onze fMRI-experimenten over amodale completering worden gepresenteerd in **hoofdstuk 4**. Amodale completering verwijst naar één van de meest fundamentele mechanismen in de menselijke visuele waarneming: de automatische perceptuele completering van gedeeltelijk bedekte voorwerpen. Met fMRI-adaptatie leggen we afzonderlijke corticale stadia in amodale completering bloot: terwijl de vroege visuele cortex de plaatselijke contour- informatie van de fysieke stimulus verwerkt, representeren delen van de inferieure temporele hersenschors de volledige vorm. Opnieuw laten we fMRI adaptatie-effecten zien voor het illusoire volledige voorwerp, als ware dit voorwerp werkelijk aangeboden. Bovendien suggereren onze bevindingen dat op het niveau van de inferieure temporele hersenschors de oorspronkelijke contour-informatie niet behouden blijft, maar vervangen wordt door de vervulde waarneming. We vergelijken onze resultaten met betrekking tot amodale completering met andere studies over het verwante verschijnsel modale completering of schijncontouren en opereren een gecombineerd model voor de twee fenomenen.

**Hoofdstuk 5** bevat ons fMRI-onderzoek naar schijnbeweging dat gebruik maakt van MVPA. Schijnbeweging verwijst naar de illusie van één stimulus die tussen twee locaties beweegt, hoewel in werkelijkheid op deze locaties afwisselend twee stimuli gepresenteerd worden. We maakten gebruik van het 'bewegingskwartet' – een ambigue stimulus die ofwel een horizontale of een verticale schijnbeweging opwekt. MVPA werd gebruikt om de waargenomen richting te ontcijferen uit activatiepatronen in occipitale, parietale en frontale gebieden. Eerder is activiteit in deze gebieden in verband gebracht met richtingsveranderingen van de waargenomen schijnbeweging. Wij vonden goede ontcijferingsprestaties voor gebieden op de temporele-parietale kruising, de inferieure frontale hersenplooï en dichtbij hMT+. We waren ook in staat om informatie over de waarnemingstoestand te onttrekken uit vroege visuele gebieden. Op basis van deze bevindingen bespreken we een mogelijk model voor schijnbeweging over langere afstanden.

**Hoofdstuk 6** dient om de discussies van de voorafgaande hoofdstukken uit te breiden met als uiteindelijke doel corticale modellen te presenteren voor elk van de onderzochte visuele verschijnselen. De dissertatie sluit af met een korte kanttkening over een mogelijke neuronale correlaat van bewuste visuele waarneming.



