

Inside the bottleneck. Stimulus competition and selection in visual and phonological encoding.

Citation for published version (APA):

Bles, M. (2007). *Inside the bottleneck. Stimulus competition and selection in visual and phonological encoding*. Datawyse / Universitaire Pers Maastricht.

Document status and date:

Published: 01/01/2007

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

Take down policy

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

repository@maastrichtuniversity.nl

providing details and we will investigate your claim.

Summary



The work described in this thesis investigated the nature of competitive and selection mechanisms in the human brain. The framework in which this investigation took place, is the 'biased competition' theory, which has received a considerable amount of attention in monkey neurophysiology, and has recently begun to be explored in human visual cortex. The core assumption of this theory is simultaneously presented stimuli compete for neural resources. Since the processing capacity of cortical areas and single neurons is limited, not every stimulus can be represented to the full extent, and they suppress each other's representation. Importantly, this competition can be biased in favour of a stimulus through bottom-up mechanisms like saliency, or through top-down mechanisms such as focused attention. The processing of this stimulus will take precedence over that of others, and the neural activation pattern will represent its presence, and not that of the distractors.

Support for hypotheses derived from a biased competition approach is reported in chapter 2. Specifically, since competition for neural resources arises when multiple stimuli are presented within a receptive field (RF) of a neuron, it should decrease when stimuli are placed further apart so that less stimuli are present within an RF. In addition, due to the increase in RF size higher up in the visual processing hierarchy, stimuli should fall within an RF more often in higher-order visual areas like V4 and TEO. In line with these hypotheses, we observed with functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI) that the amount of competition between stimuli in human visual cortex decreased when stimuli were spaced further apart. In addition, increased competitive interactions were observed in higher-order visual areas. These results provide further support that biased competition acts as a dominant selection mechanism in the human visual cortex.

Whereas the results obtained with fMRI in chapter 2 provide a high spatial resolution to locate effects of competitive interactions in visual areas, the high temporal resolution of event-related potentials (ERPs) was employed in the study described in chapter 3 to investigate the time course of these interactions. By measuring the electrical voltage fluctuations at the scalp in response to simultaneously presented stimuli, we observed that there is an early time window (from approximately 100 – 150 ms) after stimulus onset in which stimuli compete for neural resources regardless of the location of attention. Only after an initial analysis of the stimuli by higher-order areas does attention come into play to bias the competition between stimuli in favour of the attended item. These results are the first that highlight the temporal aspects of competitive interactions in human visual cortex.

The fact that stimuli compete for neural representations evokes the question what exactly happens to ignored distractor stimuli. In chapter 4, a study is described that investigated whether cortical areas involved in phonological processing, like Wernicke's area, the inferior frontal gyrus, and the insula, have representations of phonological features of distractor stimuli. In particular, we presented participants with two pictures whose names were either phonologically related (e.g. 'fox' – 'fork'), or unrelated (e.g. 'fox'

– ‘rake’). Participants attended either one of these pictures, or performed a control task in which both pictures were ignored. The rationale behind this experiment was that if the relatedness between these pictures is detected by the brain, the phonological properties of both pictures must have been identified. In line with this idea, we observed that under some task conditions the brain responded differently to related and unrelated picture pairs. This indicates that these pictures are identified and their name activated, even if the pictures are ignored.

Although the results of chapter 4 revealed that phonological properties of ignored stimuli can be identified by the brain, the design employed in this study could not be used to measure the strength and direction of competitive interactions in regions beyond the visual cortex. Hence, a design was needed to study selection process in linguistic areas in the absence of visual competition between stimuli. Such a design is described in chapter 5, where words were spelled out on the screen letter by letter, and in which we manipulated the amount of words that were compatible with the presented letters. The benefit of this design was that it was possible to manipulate the amount of words that need to be inhibited when a new letter is presented, without introducing attentional biases or visual stimulus differences, as was the case in chapter 4. We observed two ERP components that scaled with the amount of words that needed to be inhibited, showing for the first time that processes of lexical selection can be observed in the ERP that depend on the amount of inhibited candidates, rather than the amount of activated ones.

In summary, the studies described in this thesis investigated the role of selection mechanisms in the human brain, both in areas involved in visual processing (chapters 2 and 3), and in linguistic areas (chapters 4 and 5). By using methods both with a high spatial resolution, like fMRI (chapters 2 and 4), and those with a high temporal resolution, like ERP (chapters 3 and 5), a constructive picture is emerging about the nature of the selection mechanisms in the human brain. This, as well as practical considerations, future directions and general remarks are discussed in chapter 6.

Samenvatting



Het werk in dit proefschrift richt zich op het karakter van competitieve en selectiemechanismen in het menselijke brein. Het onderzoek is gebaseerd op de ‘biased competition’ theorie, die veel aandacht heeft gekregen in neurofysiologische studies met primaten, en die recent ook toegepast is op de menselijke visuele cortex. The basisaannname van deze theorie is dat gelijktijdig gepresenteerde stimuli strijden om neurale hulpbronnen. Aangezien corticale gebieden en neuronen een beperkte verwerkingscapaciteit hebben, kan niet iedere stimulus volledig gerepresenteerd worden, wat leidt tot een onderdrukking van elkaars representatie. Deze competitie kan beslecht worden in het voordeel van één van de stimuli door middel van bottom-up mechanismen als salientie, of door top-down mechanismen als gerichte aandacht. De verwerking van deze stimulus zal bevoordeeld worden ten opzichte van die van anderen, en het neurale activatiepatroon zal deze stimulus representeren, en niet dat van distractoren.

Ondersteuning voor hypothesen gebaseerd op de “biased competition” theorie worden gerapporteerd in hoofdstuk 2. Omdat competitie voor neurale hulpbronnen optreedt wanneer meerdere stimuli in het receptieve veld (RF) van een neuron worden gepresenteerd, zou deze moeten verminderen op het moment dat stimuli verder uit elkaar worden geplaatst, zodat minder stimuli aanwezig zijn binnen een gegeven RF. Voorts neemt RF grootte toe naarmate men verder komt in de visuele hiërarchie, waardoor stimuli vaker binnen één RF zullen vallen in hogere visuele gebieden als V4 en TEO. In overeenstemming met deze hypothesen observeerden wij met functionele Magnetic Resonance Imaging (fMRI) dat de grootte van de competitie tussen stimuli in de menselijke visuele cortex afneemt naarmate de stimuli verder uit elkaar staan. Verder werd meer competitie waargenomen naarmate men in hogere gebieden kijkt. Deze resultaten bevestigen dat “biased competition” als dominant selectiemechanisme optreedt in de menselijke visuele cortex.

Terwijl de fMRI-resultaten uit hoofdstuk 2 met hoge spatiële resolutie aantonen waar in de visuele cortex competitie plaatsvindt, geeft de hoge temporele resolutie van event-related potentials (ERP) die gebruikt werden in hoofdstuk 3 inzicht in het tijdsverloop van deze interacties. Door fluctuaties in elektrische spanning op de schedel te meten als reactie op gelijktijdig gepresenteerde stimuli, namen wij waar dat in een vroeg tijdsvenster (tussen ongeveer 100 en 150 ms) na stimuluspresentatie, stimuli met elkaar strijden om neurale hulpbronnen, onafhankelijk van de locatie van aandacht. Slechts nadat hogere gebieden een eerste analyse van de stimuli voltooid hebben, komt aandacht in het spel om één van de stimuli te bevoordelen. Deze resultaten behoren tot de eersten die inzicht geven in de temporele aspecten van competitie in de menselijke visuele cortex.

Het feit dat stimuli met elkaar strijden om neurale representatie roept de vraag op wat er precies gebeurt met genegeerde stimuli. In hoofdstuk 4 wordt een studie beschreven waarin onderzocht werd of corticale gebieden die betrokken zijn bij fonologische verwerking, zoals het gebied van Wernicke, de inferieure frontale gyrus en de insula,

representaties bevatten van de fonologische eigenschappen van genegeerde stimuli. Proefpersonen zagen twee plaatjes waarvan de namen fonologisch aan elkaar gerelateerd waren (bijv. 'vos' - 'vork'), danwel ongerelateerd (bijv. 'vos' - 'hark'). Deelnemers richtten hun aandacht of op één van deze plaatjes, of deden een controletaak waarin de plaatjes werden genegeerd. Het idee hierachter was dat als het brein de fonologische relatie tussen beide plaatjes detecteert, het de fonologische eigenschappen van beide plaatjes geactiveerd moet hebben. In overeenstemming met dit idee vonden wij dat het brein onder sommige taakomstandigheden anders reageert op gerelateerde dan op ongerelateerde plaatjes. Dit geeft aan dat de plaatjes geïdentificeerd worden en hun namen geactiveerd, zelfs als zij genegeerd worden.

De resultaten in hoofdstuk 4 gaven aan dat fonologische eigenschappen van genegeerde stimuli geïdentificeerd kunnen worden door het brein, maar het paradigma kan dat daarvoor gebruikt werd kan niet gebruikt worden om de sterkte en richting van competitie te meten in gebieden buiten de visuele cortex. Er was dus een paradigma nodig om selectieprocessen te meten in linguïstische gebieden zonder dat daarbij visuele competitie optreedt tussen stimuli. Een paradigma dat hieraan voldoet is beschreven in hoofdstuk 5, waar woorden letter voor letter op het scherm gespeld werden, en waar de hoeveelheid woorden die met deze letters gevormd konden worden gemanipuleerd werd. Het voordeel van dit design was dat het mogelijk was om de hoeveelheid woorden die geïnhibeed dienen te worden te manipuleren wanneer een nieuwe letter gepresenteerd werd, zonder aandachtsvoordelen of visuele verschillen tussen stimuli te introduceren, zoals in hoofdstuk 4. Wij observeerden twee ERP componenten waarvan de grootte afhing van de hoeveelheid te inhiberen woorden. Dit geeft voor het eerst aan dat processen van lexicale selectie geobserveerd kunnen worden in het ERP, die afhankelijk zijn van het aantal te inhiberen lexicale kandidaten, in plaats van het aantal geactiveerde.

Samenvattend beschrijven de studies in dit proefschrift experimenten om de rol van selectiemechanismen in het menselijke brein te onderzoeken, zowel in gebieden voor visuele verwerking (hoofdstuk 2 en 3), als in linguïstische gebieden (hoofdstuk 4 en 5). Door methoden met een hoge spatiële resolutie (hoofdstuk 2 en 4) en die met een hoge temporele resolutie (hoofdstuk 3 en 5) te gebruiken, ontstaat een constructief beeld van het karakter van selectiemechanismen in het menselijke brein. Een discussie hiervan, alsmede praktische kanttekeningen, toekomstperspectieven en algemene opmerkingen worden besproken in hoofdstuk 6.