**Hfst 2: visuoperceptuele verwerking**

Zelfstudie

*Student’s guide:*

Functionele specialisatie van de visuele cortex verder van V1

P110 -113

* **V1:** De neuronen in V1 zijn gespecialiseerd in het detecteren van randen en oriëntaties, golflengtes en licht intensiteit.

**↓**

Bouwstenen voor complexere visuele representatie gebaseerd op vorm, kleur en beweging.

HB p.110 figuur: enkele van de regio’s

De occipitale cortex buiten V1 = EXTRATRIATE CORTEX (of PRESTRIATE CORTEX)

* Bevat: een aantal areas die gespecialiseerd zijn in specifieke visuele attributen verwerken zoals kleur (V4) en beweging (V5 of MT=medial temporal).
* Strategie om info verwerken buiten V1: verdeel en heers! (devide and conquer)

**Vb:** Hersenschade kan leiden tot:

* Cerebrale ACHROMATOPSIE = Schade in kleur perceptie
* Cerebrale AKINETOPSIE = Schade in bewegingsperceptie

De receptieve velden in deze extrastriate visuele areas worden breder en minder coherent georganiseerd in de ruimte, met zeer brede receptieve velden in area V4 en V5.

**V4: Het hoofd kleurencentrum van de hersenen (afbeelding p.111)**

🡪schade leidt tot gebrek aan kleurenzicht (men ziet dan enkel nog grijstonen)

= Cerebrale ACHROMATOPSIE

≠ kleurenblindheid (moeilijkheden met rood en groen onderscheiden door een defect in bepaalde types retinale cellen.

* + - Zeldzaam want er zijn 2 V4 areas dus het is onwaarschijnlijk dat hersenschade symmetrisch beide hemisferen aantast.
    - Schade aan 1 van de 2 V4 areas leidt tot het zien van 1 zijde van de ruimte die kleurloos is (linkse V4 representeert kleur van het rechter gezichtsveld en omgekeerd).
    - Partiële schade aan V4 : kleuren zien er vuil en afgewassen uit.
    - Bij personen zonder hersenschade kan men V4 identificeren door functionele imaging door het vergelijken van patronen van gekleurde rechthoeken (genaamd Mondrians, door similariteit in werk van die artiest) met hun equivalente grijs-schaal prent.

De grijs-schaal prenten zijn gematcht voor luminantie zodat alsof hun beeld gezien wordt door een zwart-wit camera, dat ze dan identiek zijn aan elkaar.

🡪Wrm is kleur zo belangrijk dat er een speciale regio voor is?

De retina bevat cellen die verschillende golflengtes en zichtbaar licht detecteren, wrm hebben de hersenen dan een toegewijde kleuren processor nodig?

**Kleurbestendigheid (color constancy):** Dit wil zeggen dat de kleur van een oppervlak gezien wordt als constant, zelfs wnr belicht in verschillende lichtcondities en zelfs wnr de fysische golflengte compositie van licht gereflecteerd door het oppervlak (met de opname-apparaten) verschilt over verschillende condities.

**Vb:** een oppervlak dat een hoge proportie van lange golven ‘rood’ licht reflecteert, lijkt rood wnr verlicht met wit, rood, groen en elk ander type licht.

* **Kleurbestendigheid is nodig om herkenning te vergemakkelijken**.

**Vb:** Rode tomaten herkennen in verschillende condities

🡪Het afleiden van kleurbestendigheid lijkt de functie van V4.

↓

Neuronen in V4 kunnen hierin slagen door de golflengte in hun receptieve velden te vergelijken met de golflengte in andere velden. Zo kan men de kleur van een oppervlak berekenen terwijl men rekening houdt met verschillende licht condities.

Cellen in vroegere visuele regio’s (vb: V1) reageren enkel op de lokale golflengte in hun receptief veld en hun respons zou veranderen als de lichtborn veranderd zou worden, zelfs wnr de kleur van de stimulus niet veranderde.

Achromatopische patiënten met schade aan V4 kunnen vroegere visuele processen gebruiken die gebaseerd zijn op golflengte discriminatie in de afwezigheid van kleur ervaring.

**Vb:**  patiënt MS kon zeggen wnr 2 gelijkbelichte gekleurde stukken hetzelfde of verschillend waren als ze een gemeenschappelijke rand hadden maar niet als ze gescheiden van elkaar waren. Dit is zo omdat golflengte vergelijkingen buiten V4 gemaakt worden op lokaal niveau.

🡪!! V4 is niet de enige kleur-responsieve regio in de hersenen.

**Vb:**  Zeki en Marini vergeleken het bekijken van juist gekleurde objecten (vb: een rode tomaat) met ongepaste kleuren (vb: een blauwe tomaat). Ze vonden activatie in onder andere de hippocampus, deze zou lange termijn geheugen representaties kunnen coderen.

**V5/MT: het hoofd bewegingscentrum van de hersenen**

🡪Wnr patiënten in een PET scanner prenten zien van bewegende stippen vergeleken met stilstaande stippen, worden een regio van de extrastriate cortex actief, nl. V5 (of MT).

Eerder elektrofysiologisch onderzoek op apen vond terug dat alle cellen in deze regio gevoelig zijn voor beweging, en dat 90% van hen bij voorkeur reageert op een bepaalde richting van beweging en niet zal reageren op omgekeerde richting van beweging. Geen enkele cel was kleur-gevoelig.

Patiënt LM kon geen visuele beweging meer waarnemen na bilaterale schade aan area V5/MT. = AKINETOPSIE

↓

Hun visuele wereld bestaat uit een serie van stilstaande beelden. Objecten kunnen plots verdwijnen of verschijnen, een auto die ver weg gezien wordt kan plots als heel dichtbij gezien worden, bij thee inschenken morst men omdat het niveau stijgt is sprongen eerder dan geleidelijk aan.

Meer recente studies suggereren dat andere types van bewegingsperceptie niet plaatsvinden in V5/MT.

**Vb:** Patiënt LM biologische van niet-biologische beweging ondersheiden. De perceptie van **biologische beweging** is beoordeeld door het vastmaken van lichtpunten aan de gewrichten en dan neemt men op wnr iemand wandelt/ loopt in het donker. (afbeelding p.112)

Wnr men enkel de lichtpunten ziet, zijn de meeste mensen nog steeds in staat om lichaamsbeweging te detecteren (relatief aan een conditie waarin deze bewegende lichten door elkaar gegooid gepresenteerd worden).

Patiënt LM kon biologische van niet-biologische beweging discrimineren maar kon de algemene richting van beweging niet detecteren.

Gescheiden wegen voor dit type beweging zijn geïmpliceerd door functional imaging.

Patiënt LM kon beweging detecteren in andere sensorische modaliteiten (vb: aanraking, gehoor), dus haar moeilijkheden waren beperkt tot bepaalde types van visuele beweging.

🡪Functioal imaging studies hebben supramodale regio’s van de hersenen geïdentificeerd die lijken te reageren op beweging in 3 verschillende zintuigen (zicht, tast en gehoor).

↓

Dit suggereert dat V5 gespecialiseerd is in visuele beweging.

**Evaluatie**

🡪 Verschillende types visuele informatie worden ontleed in meer gespecialiseerde hersen regio’s.

**Vb:**  Wnr men een hond ziet lopen door de tuin, gaat info over de kleur naar 1 regio, info over beweging naar een andere en info over identiteit nog naar een andere regio, ...

De vraag over hoe die verschillende stromen informatie terug samenkomen kan men nog niet goed oplossen, maar het kan zijn dat niet-visuele processen gerelateerd aan aandacht hierbij betrokken zijn.

**Hoe reageren de hersenen op visuele illusies?**

**Zie HB p.113**

|  |
| --- |
| Sleutelwoorden:   * **V4**: een regio van de extratriate cortex geassocieerd met kleur-perceptie. * **V5 (of MT=medial temporal):** een regio van de extratriate cortex geassocieerd met bewegingsperceptie. * **Achromatopsie**: Het falen om kleur waar te nemen (ze zien de wereld in grijswaarden). Je mag dit niet verwarren met kleurenblindheid (vb: waarbij rood en groen niet gediscrimineerd kunnen worden). * **Akinetopsie**: Het falen in visuele beweging waarnemen. * **Kleurbestendigheid**: de kleur van een oppervlak wordt waargenomen als constant, zelfs wnr belicht in verschillende licht-condities. * **Biologische beweging**: de mogelijkheid om te detecteren of een beweging levend is of niet van bewegingscues alleen |

.

Objecten herkennen

P.113-119

Om visuele info bruikbaar te maken moet het contact maken met kennis die men verkregen heeft over de wereld. Men moet plaatsen en personen herkennen. Men moet ook andere stimuli in de omgeving herkennen om vb te zeggen of ze eetbaar zijn of niet.

* Object herkenning

Verschillende types objecten werven mss wel verschillende mechanismen, maar toch zullen er wel gemeenschappelijke mechanismen zijn die gedeeld worden door de objecten, gegeven dat ze geëxtraheerd zijn van dezelfde ruwe visuele informatie.

Figuur p. 114 beschrijft 4 basis stadia in object herkenning, dit lijkt op Marr’s theory of vision:

1. Het vroegste stadium in visuele verwerking bevat basiselementen zoals randen en ‘bars’ (baars/staven/drempels) van verschillende lengtes, contrasten en oriëntaties. Dit stadia hebben we hierboven reeds vermeld.
2. Bij latere stadia groepeert men deze elementen in hogere-orde units die dieptecues coderen en oppervlakken scheiden in figuur en grond. Bepaalde van deze mechanismen waren eerst beschreven door gestalt psychologen (zie verder). Het is mogelijk dat dit stadium ook beïnvloed wordt door top-down informatie gebaseerd op opgeslagen kennis. Deze visuele representaties, representeren objecten volgens de observator zijn gezichtspunt en objectbestendigheid is niet aanwezig.
3. De viewer-centered beschrijving wordt dan gematcht aan opgeslagen 3D beschrijvingen van de structuur van objecten (**structurele beschrijvingen**).

Vaak veronderstelt men dat deze opslag enkel bepaalde gezichtspunten representeert en dat het matching proces de objectbestendigheid ( het verstaan dat objecten hetzelfde blijven onafhankelijk van verschillen in zicht conditie) met zich meebrengt.

Er kunnen 2 routes zijn in het verkrijgen van objectbestendigheid, afhankelijk van of het beeld ‘genormaliseerd’ is door het object roteren naar de standaard oriëntatie.

1. Als laatste worden betekenis en andere info (vb naam) van de stimulus beschikbaar.

VISUELE AGNOSIE: stoornissen in objectherkenning

1. APPERCEPTIEVE AGNOSIE
2. ASSOCIATIEVE AGNOSIE

Afhankelijk van of het gebrek zich voordoet in stadia betrokken bij perceptuele verwerking of stadia betrokken bij opgeslagen visuele geheugenrepresentaties.

Deze classificatie is mss wel te simpel om te gebruiken in de moderne congnitieve neurowetenschappen.

↓

Modellen zoals dat van Riddoch en Humphreys erkennen dat zowel perceptie als opgeslagen eigenschappen van objecten opgebroken kunnen worden in fijnere processen.

De meeste hedendaagse modellen van object herkenning staan interactiviteit tussen verschillende processen toe, eerder dan discrete verwerkingsstadia.

Dit is consistent met de neuroanatomische data van connecties tussen vroegere en latere visuele regio’s en vice versa.

|  |
| --- |
| Sleutelwoorden:   * **Structurele beschrijvingen**: een geheugenrepresentatie van de 3D structuur van objecten. * **Apperceptieve agnosie**: Het falen om de betekenis van objecten te verstaan door een gebrek op het niveau van object perceptie. * **Associatieve agnosie**: Het falen om de betekenis van objecten te verstaan door een gebrek op het niveau van semantisch geheugen. |

**Delen en gehelen: Gestalt groeperingsprincipes**

🡪 jaren 1930: gestalt psychologen identificeerden een aantal principes die verklaren wrm bepaalde visuele kenmerken samen gegroepeerd worden om een perceptueel geheel te vormen.

Deze operaties vormen een sleutel stadium in simpele kenmerken vertalen in 3D beschrijvingen van de wereld, essentieel voor object herkenning.

↓

FIGUUR-ACHTERGROND SEGREGATIE: proces van een visuele display segmenteren in objecten tegenover achtergrond oppervlakken.

Volgens gestalt psychologen: 5 basis principes voor hoe basis visuele kenmerken worden gecombineerd: (figuur p.115)

1. **De wet van nabijheid**: er is meer kans dat visuele elementen worden gegroepeerd wnr ze dichter bij elkaar staan.

Figuur: a 🡪 de punten worden waargenomen als 3 horizontale lijnen omdat de punten horizontaal dichter bij elkaar staan dan verticaal.

1. **De wet van gelijkheid**: elementen worden samen genomen als ze visuele eigenschappen delen. (vb: kleur, vorm).

Figuur: b 🡪 je neemt eerder kolommen waar dan rijen omdat de elementen in de kolommen vorm en kleur delen.

1. **De wet van goede voortzetting** (good continuation): randen worden samen gegroepeerd om veranderingen of onderbrekingen te vermijden.

Figuur: c 🡪 we zien eerder 2 kruisende lijnen dan > en <.

1. **De wet van sluiting**: vermiste delen worden opgevuld.

Figuur: d 🡪 circulaire eigenschappen ondanks de kloof.

4 en 5 zijn belangrijk voor het herkennen van objecten die deels afgesloten zijn.

1. **De wet van gemeenschappelijk lot**: elementen die samen bewegen worden samen gegroepeerd.

**Vb:** studies van biologische bewegingsperceptie: lichtpunten vastgemaakt op lichaamsdelen worden gezien als bewegingen van een menselijke figuur wnr gezien in het donker.

|  |
| --- |
| Sleutelwoord:   * Figuur-achtergrond segregatie: het proces van een visuele display segmenteren in objecten tegenover achtergrond oppervlakken. |

**Case HJA: de delen zien maar niet het geheel**

Mss de meest gedetailleerde studie van visuele agnosie in de literatuur is case HJA, die gerapporteerd werd in een aantal studies van Humphreys, Fiddoch en collega’s.

HJA was een zakenman die een bilaterale beroerte kreeg waardoor hij moeilijkheden had met het herkennen van voorwerpen maar met behouden sensorische discriminatie van lengte, oriëntatie en positie. Uit tests bleek dat hij moeilijkheden had met delen integreren in een geheel. Dit is een type van apperceptieve agnosie. (zie simpel model p.114)

Zie tabel p.116 + figuur p.117

🡪HJA heeft moeilijkheden met het gebruiken van perceptuele groeperingsmechanismen om zijn intacte pereceptie van lijnen te vertalen in meer complexe visuele omschrijvingen, nodig om toegang te krijgen tot opgeslagen kennis.

Zijn visueel systeem laat hem niet toe om voordeel te halen uit gestalt-gebaseerde groeperingsmechanismen die normale object herkenning ondersteunen.

= INTEGRATIEVE AGNOSIE

Er is wel een zekere groepering, lokale contouren worden gegroepeerd, maar meer globale groeperingsmechanismen nodig voor object herkenning, komen in het gedrang.

Functionele imaging studies van gezonde participanten toont dat lokale groepering van collineaire elementen plaatsvindt in V1 (gespaard bij patiënt HJA) en in hogere visuele areas.

|  |
| --- |
| Sleutelwoord:   * Integratieve agnosie: Het falen in het integreren van delen in een geheel in visuele perceptie. |

**Toegang tot structurele beschrijvingen: object bestendigheid (object constancy)**

Één van de belangrijkste aspecten van object herkenning is een object kunnen herkennen over verschillende gezichtspunten en verschillende belichtingscondities.

= OBJECT BESTENDIGHEID

↓

De geconstrueerde visuele representatie matchen met een opslag van objectbeschrijvingen in het geheugen die info hebben over de invariante eigenschappen van objecten.

Optie 1: de hersenen stokkeren enkel structurele beschrijvingen in het gebruikelijke of kanonieke beeld, zodat men de hoofdas in het oog heeft. Men kan inderdaad sneller objecten benoemen die gepresenteerd worden vanuit gebruikelijk standpunt.

Klinische testen van object bestendigheid: identificeren (benoemen) van objecten getekend vanuit verschillende hoeken, of verschillende prenten van hetzelfde object matchen.

Een aantal verschillende manieren waarop het matchen aan geheugen proces zich zou kunnen voordoen komen naar voor.

* Sommige onderzoekers zeggen dat object costancy zich voordoet door matching van eigenschappen of delen van objecten aan structurele beschrijvingen.
* Anderen zeggen dat het belangrijkste mechanisme meer holistisch (holisme = theorie die het totaal hoger acht dan de som van de afzonderlijke verschijnselen)

is en dat afleiden van de hoofdas van een object erbij betrokken is.

**Vb:** als de hoofdas van een tennisraket gezien wordt vanuit een verkorte hoek, dan is het moeilijker te herkennen.

* Anderen suggereren dat beide processen een rol spelen. 🡪 meest plausibel

↓

Sommige visueel agnostische patiënten kunnen objecten herkennen en benoemen vanuit het normale standpunt maar niet vanuit ongewoon standpunt. Dit doet zich typisch voor na schade aan de rechter pariëtale lob, die een belangrijke rol speelt in spatiale verwerking.

De pariëtale lob kan mechanismen bevatten die de hoofdas afleiden van een object en dan het object roteren in een kanoniek beeld, om zo matching te fasciliteren.

Patiënten met schade aan dit preces moeten beroep doen op een mechanisme dat onafhankelijk is van de manier waarop men het object ziet. Tabel p.114: de route aan de rechterkant van het model is beschadigd en die aan de linkerkant is gespaard.

Andere patiënten kunnen meer subtiele schade hebben aan deze route zodat ze in tests van object benoemen of matching niet visueel agnostisch lijken, toch kunnen ze niet bepalen of 2 simultaan gepresenteerde objecten dezelfde oriëntatie hebben.

↓

Onmogelijkheid om de oriëntatie van een object te bepalen ondanks adequate object herkenning.

= OBJECT ORIENTATIE AGNOSIE

Deze patiënten bekomen object constancy door een zicht-onafhankelijke route te gebruiken die de oriëntatie (of hoofdas) van objecten niet afleidt.

Een andere verklaring voor het voordeel van gewone gezichtspunten is dat ze meer vertrouwd zijn en meer robuuste neurale representaties hebben, eerder dan 2 gespecialiseerde routes suggereren.

Recent functional imaging bewijs steunt echter toch de twee-routes benadering, met verschillende hemisferen betrokken bij beiden.

Bewijs: zie hieronder.

|  |
| --- |
| Sleutelwoord:   * **Object bestendigheid**: verstaan dat objecten hetzelfde blijven, onafhankelijk van verschillen in gezichtspunt. |

HB p.118 figuren

**Neurale substraten van object constancy**

De infero-temporale cortex (IT) haalt zijn input van de geniculostriate weg en lijkt het type informatie belangrijk voor object constancy te coderen.

**Vb:** single-cell recordings tonen dat deze cellen reageren zeer specifieke object eigenschappen, en dat ze grote receptieve velden hebben die bijna altijd de fovea coveren en typisch uitstrekken naar beide hemisferen.

* Dus de neuronen coderen voor specifieke visuele informatie, maar ze zijn minder bezorgd om de locatie van het object, een ideale conditie voor het berekenen van object constancy.
* Een f-MRI studie gebruikte paren van stimuli van hetzelfde object dat verschilde in grootte, gezichtspunt of exemplaar, gelijkaardig aan klinische testen van object constancy zoals hierboven.

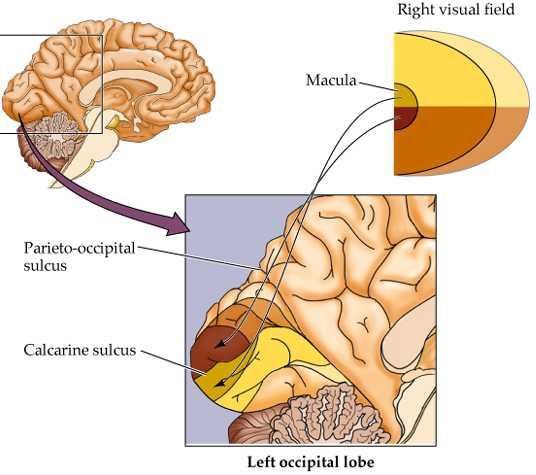
De logica achter het experiment is dat de respons van neuronen verkleint over tijd als als ‘dezelfde’ stimulus herhaald wordt (priming). Men kan dus reducties in fMRI signaal correleren met herhaling van bepaalde object eigenschappen. (wel of niet hetzelfde refereert naar het zelfde gezichtspunt, dezelfde grootte of het zelfde type van object)

🡪De linkse infero-temporale (of fusiforme) regio reageert ongeacht gezichtspunt of grootte, terwijl gezichtspunt (maar niet grootte) belangrijk was voor de vergelijkbare regio in de rechter hemisfeer. Dit is overtuigend bewijs dat er ten minste 2 routes zijn naar object constancy – 1 die gevoelig is voor gezichtspunt en 1 die dat niet is.

|  |
| --- |
| Sleutelwoord:   * Object oriëntatie agnosie: Onmogelijkheid om de oriëntatie van een object af te leiden ondanks adequate object herkenning. |

Physiology of behavoir

Analyse van visuele informatie: rol van de striate cortex

 🡪 visuele cortex

p. 186-191

De retinale ganglion cellen encoderen informatie over de relatieve hoeveelheden van licht die binnenvallen in het centrum en omringende regio’s van hun receptief veld, en in veel gevallen ook over de golflengte van dat licht.

De striate cortex doet extra verwerking van deze informatie, die het dan overdraagt aan de visuele associatie cortex.

**Anatomie van de striate cortex**

Striate cortex 🡪 bestaat uit 6 hoofdagen (en verschillende sublagen), georganiseerd in lagen parralel met het oppervlak.

Deze lagen bevatten de nuclei (kernen) van cellichamen en dendrietische bomen die er uitzien als banden van licht of donker in secties van weefsel die gevervd (dyed) werden met cell-body strain (cel lichaam vlek/plek/smet).

HB p.186 figuur 6.21: striate cortex met de 6 hoofdlagen

Als we de striate cortex beschouwen van één hemisfeer als een geheel (als we ons inbeelden dat we het verwijderen en uitspreiden op een vlak oppervlak), vinden we dat het een map bevat van de contralaterale helft van het visuele veld. (herinner dat elke kant van de hersenen de omgekeerde kant van het visueel veld ziet)

De map is vervormd, ongeveer 25% van de striate cortex is geweid aan de analyse van informatie van de fovea, die een klein deel van het visuele veld representeert. (De regio van het visuele veld gezien door de fovea is ongeveer de grootte van een grote druif wnr men de arm strekt.)

De pioniering studies van David Hubel en Torsten Wiesel aan harvard university tijdens de jaren 1960 startten een revolutie in de studie van de fysiologie van visuele perceptie.

↓

Hubel en Wiesel ontdekten dat neuronen in de visuele cortex niet enkel reageerden op vlekken van licht; ze reageren selectief op specifieke kenmerken van de visuele wereld.

Het neurale circuit in de visuele cortex combineert info van verschillende bronnen (vb: van axonen die informatie vervoeren die ze ontvingen van verschillende ganglion cellen) op zo’n manier dat ze kenmerken kunnen detecteren die groter zijn dan het receptieve veld van een enkele ganglion cel of een enkele cel in het LGN.

In de volgende secties staan visuele karakteristieken die onderzoekers al onderzocht hebben:

* + Oriëntatie en beweging
  + Spatiale frequentie
  + Retinale ongelijkheid
  + Kleur

**Oriëntatie en beweging**

De meeste neuronen in de striate cortex zijn gevoelig voor oriëntatie. Als een lijn of een rand ( de boord van een lichte en een donkere regio) geplaatst wordt in een cel zijn receptief veld en geroteerd wordt rond zijn middelpunt, dan reageert de cel enkel wnr de lijn in een specifieke positie is (een specifieke oriëntatie).

Sommige neuronen reageren best op een verticale lijn, sommigen op ene horizontale lijn en sommigen op een lijn geörienteerd ergens er tussenin.

HB p.186 figuur 6.22: oriëntatie sensitiviteit 🡪 responsen van een neuron in de striate cortex wnr lijnen gepresenteerd werden in verschillende oriëntaties. Dit neuron reageert best wnr een verticale lijn gepresenteerd wordt in zijn receptief veld.

Sommige oriëntatiegevoelige neuronen hebben receptieve velden georganiseerd in een tegengestelde wijze.

= SIMPLE CELLS (Hubel en Wiesel)

**Vb:** Een lijn met een bepaalde oriëntatie (donkere 45° lijn tegen een witte achtergrond) kan een cel prikkelen wnr ze geplaatst wordt in het midden van het receptief veld maar de cel inhiberen wnr bewogen weg van het centrum.

HB p.187 figuur 6.23a: Oriëntatiegevoelige neuronen

Een ander type neuronen = COMPLEX CELLS

↓

* Reageren ook best op op een lijn met een bepaalde oriëntatie maar ze tonen geen inhibitorische rand. Het neuron bleef reageren terwijl de lijn bewoon in het receptieve veld.
* Vele complexe cellen vergrootten hun mate van vuren wnr de lijn bewogen werd loodrecht op hun hoek van oriëntatie. Vaak enkel in 1 richting. 🡪 Deze neuronen dienden ook als bewegingsdetectoren.
* + Compexe cellen reageren even hard op witte lijnen tegen zwarte achtergrond als op zwarte lijnen egen witte achtergrond.

HB p.187 figuur 6.23b

HYPERCOMPLEX CELLS

↓

Reageren op lijnen met een bepaalde oriëntatie maar hebben een inhibitorische regio op het einde (of eindes) van de lijnen, dit betekent dat de cellen de locaties van de eindes van de lijnen van een bepaalde oriëntatie detecteren.

HB p.187 figuur 6.23c

**Spatiale frequentie**

* Vroegere studies van Hubel en Wiesel suggereerden dat neuronen in de primaire visuele cortex lijnen en randen detecteren, maar recent onderzoek toont dat ze best reageren op sinus-golf roosters (sine-wave gratings).
* HB p.187 figuur 6.24: Parallele roosters/traliewerken (gratings) 🡪 vgl van een sinus-golf rooster met een meer vertrouwd blokgolf rooster.
  + **Een blokgolf rooster** bestaat uit een simpele set van rechthoekige staven die variëren in helderheid; de helderheid over de lengte van een lijn loodrecht op hen zou variëren op een stapsgewijze (blokgolf) manier. (figuur 6.24a)
  + **Een sinus-golf rooster** ziet eruit als een serie wazige, ongefocuste parallelle staven. Over de lengte van eender welke lijn loodrecht op de lange as van het rooster, varieert de helderheid op een sinus-golf manier. (figuur 6.24b)

Een sinus-golf rooster is aangewezen door zijn spatiale frequentie. We zijn gewend aan de expressie van frequenties (vb: geluidsgolven of radio golven) in termen van tijd of afstand (zoals cycli per seconde of golflengte in cycli per meter). Maar omdat het beeld van een stimulus op de retina varieert in grootte naargelang tot hoe dicht het bij het oog is, wordt de visuele hoek over het algemeen gebruikt in plaats van de fysische afstand tussen aangrenzende cycli.

* Dus de **spatiale frequentie** van een sinus-golf rooster is zijn variatie in helderheid gemeten in cycli per graad van de visuele hoek.

HB p.188 figuur 6.25: concepten van visuele hoek en spatiale frequentie.

|  |
| --- |
| **Simpele cel:** een oriëntatie gevoelig neuron in de striate cortex waarvan het receptief veld georganiseerd is op een tegestelde manier. |
| **Complexe cel:** een neuron in de visuele cortex dat reageertop de aanwezigheid van een lijn segment met een specifieke oriëntatie gelokaliseerd in zijn receptief veld, zkr wnr de lijn beweegt loodrecht op zijn oriëntatie. |
| **Hypercomplexe cel**: een neuron in de visuele cortex dat reageert op de aanwezigheid van lijn segmentmet een specifieke oriëntatie dat eindigt op een specifiek punt in de cel zijn receptief veld. |
| **Sinus-golf rooster (sine-wave grating):** een serie rechte parallelle banden die continu variëren in helderheidvolgens een sinus-golf functie, over een lijn loodrecht op hun lengte. |

De meeste neuronen in de striate cortex reageren het beste wnr het sinus-golf rooster van een bepaalde spatiale frequentie geplaatst wordt in het gepaste deel van het visueel veld.

Verschillende neuronen detecteren verschillende spatiale frequenties.

Voor oriëntatiegevoelige neuronen moet het neuron uitgelijnd zijn op de gepaste hoek van oriëntatie.

Albrecht bracht de vormen van receptieve velden van simpele cellen in kaart door hun respons te observeren terwijl hij een zeer dun flikkerende lijn van de gepaste oriëntatie door hun receptief veld bewoog.

🡪 Vele van de simple cells hadden meerdere inhibitorische en excitatorische regio’s rond het centrum.

🡪Het profiel van de ihibitorische en excitatorische regio’s van de receptieve velden van zo’n neuronen zagen eruit als een gemoduleerde sinus golf. (precies wa nodig zou zijn om een paar cycli van het sinus-golf rooster te detecteren)

🡪HB p.188 figuur 6.26: het experiment door Albrecht, 1978

🡪 Meestal is een neuron zijn receptief veld groot genoeg om tussen 1.5 en 3.5 cycli van het rooster te bevatten.

Waarom hebben we neurale circuits die spatiale frequentie analysteren?

Veronderstel de types informatie geleverd door hoge en lage spatiale frequenties. Kleine objecten, details in een groot object, en grote objecten met scherpe lijnen leveren een een signaal rijk aan hoge frequenties, terwijl grote gebieden van licht en donker gerepresenteerd worden door lage frequenties.

Een afbeelding die gebrekkig is in hoge-frequentie informatie ziet er wazig en niet scherp uit, alsof de afbeelding bekeken wordt door iemand die bijziend is en geen juiste bril draagt.

↓

Toch geeft deze afbeelding nog veel info over vormen en objecten in de omgeving; de belangrijkste informatie is die in lage spatiale frequentie. 🡪 Wnr lage frequentie informatie verwijderd wordt, zijn de vormen van de afbeeldingen zeer moeilijk te zien. (het magnocellulair systeem levert lage-frequentie infromatie)

Vele experimenten hebben bevestigd dat het concept ‘spatiale frequentie’ een belangrijke rol speelt in visuele perceptie en mathematische modellen hebben getoond dat de informatie erg effectief gepresenteerd kan worden in een scène als het eerst gecodeerd is in spatiale frequentie. 🡪 Dus de hersenen representeren de info wsl op een gelijkaardige manier.

Vb: HB p.189 figuur 6.27: spatiale filtering

Het rechtse gezicht lijkt veel meer op Abraham Lincoln, de 19de eeuwse Am. President, dan het linkse gezicht. Toch bevatten beide afbeeldingen even veel infromatie.

Harmon en Julesz gebruikten een computer om de linkse figuur te construeren, die bestaat uit een serie rechthoeken, die elk de gemiddelde helderheid van een deel van de afbeelding van Lincoln representeren. De rechtse afbeelding is gwn een transformatie van de eerste waarbij hoge frequenties verwijderd werden. Scherpe randen bevatten hoge spatiale frequenties, dus de transformatie elimineert deze.

In het geval van de linkse afbeelding, hebben deze frequenties niets te maken met de informatie van de originele afbeelding, ze kunnen dus beschouwd worden als visueel ‘noise’.

Het filterproces verwijdert deze ‘noise’ en maakt de afbeelding helderder voor het menselijk visueel systeem.

🡪De hoge frequenties geproduceert door de randen van de rechthoeken in de linkse figuur stimuleren waarschijnlijk neuronen in de striate cortex die getuned zijn op hoge spatiale fraquenties.

↓

Wnr de visuele associatie cortex deze noisy informatie krijgt, heeft het moeilijkheden de onderliggende vorm te vatten.

Je kan de hoge-frequentie noise verkleinen door de afbeelding van verderaf te bekijken, dan lijken beide afbeeldingen identiek. Wnr je terug dichter komt, komen de hoge-frequenties terug en lijkt het gezicht terug minder en minder op dat van Lincoln.

|  |
| --- |
| **Spatiale frequentie:** de relatieve breedte van de banden in een sinus-golf rooster, gemeten in cycli per graden of visuele hoek. |

**Retinale dispariteit (disparity = ongelijkheid)**

We ervaren diepte op verschillende manieren, bij de meesten zijn cues betrokken die ‘monocularly’ (= door enkel 1 oog) gedetecteerd kunnen worden.

**Vb**: perspectief, relatieve retinale grootte, verlies van detail door de effecten van atmosferische waas, en relatief schijnbare beweging van retinale beelden als we ons hoofd bewegen 🡪 deze vb’n dragen allemaal bij tot dieptezicht en ze vereisen geen binoculair zicht (met 2 ogen).

Binoculair zicht geeft toch een levendige perceptie van diepte door het proces van stereoscopisch zicht = STEREOPSIS

(stereoscoop = werktuig dat indrukken v.e. reliëf doet ontstaan)

* Stereopsis is vooral belangrijk in de visuele begeleiding van fijne bewegingen/ handelingen van handen en vingers, zoals wnr je een draad door het oog van een naald steekt.

De meeste neuronen in de striate cortex zijn binoculair (= ze reageren op visuele stimulatie van elk oog).

* Veel van deze binoculaire cellen, zeker deze in de laag die info krijgt van het magnocellulair systeem, hebben responspatronen die lijken bij te dragen aan de perceptie van diepte.
* In de meeste gevallen reageren de cellen het krachtigste wnr elke oog een stimulus ziet in een iets andere positie.

= de neuronen reageren op retinale dispariteit (ongelijkheid), een stimulus die beelden produceert op iets andere delen van de retina van ieder oog.

Dit is exact de info nodig voor stereopsis; elk oog ziet een 3D scène iets anders, en de aanwezigheid van retinale dispariteit geeft verschillen aan in de afstand van opjecten tot de observator.

**Kleur**

In de striate cortex wordt info van kleur-gevoelige ganglion cellen omgezet (door de parvocellulaire en konicellulaire lagen in het LGN) in speciale gellen die samen gegroepeerd zijn in CYTOCHROME OXIDASE (CO) BLOBS.

↓

* Ontdekt door Wong-Riley, hij vond dat een plek/vlek voor cytochrome oxicase, een enzyme dat aanwezig is in mitochondria, een framentarische/onregelmatige distributie vertoonde. ( de aanwezigheid van hoge niveau’s van cytochrome oxicase in een cel geeft aan dat de cel normaal een hoog niveau van metabolisme heeft).
* Later onderzoek met de vlek/plek (stain) toonde de aanwezigheid van een polka-dot patroon van donkere kolommen uitgebreid door lagen 2 en 3 en (zwakker) door laag 5 en 6. De kolommen zijn ovaal in dwarsdoorsnede , ongeveer 150 x 200 µm in diameter, en afstand van elkaar op 0.5 mm intervallen.

HB p.189 figuur 6.28: Blobs en strepen in de visuele cortex 🡪 toont ‘photomicrograph’ van een snede door de striate cortex (ook V1 genoemd omdat het de eerste area is van de visuele cortex) en een aangrenzende regio van de visuele associatie cortex (area V2) van een makaakaapje.

De visuele cortex is uitgespreid en gebrandschilderd voor het mitochondriale enzyme.

Je kan duidelijk de CO blobs zien in de striate cortex.

De distributie van CO rijke neuronen in area V2 bestaat uit 3 soorten strepen: dikke strepen, dunne strepen en ‘pale’ (grens/ bleek) strepen.

De dikke en dunne strepen ‘stain’ brandschilderen/ bevlekken sterk voor cytochrome oxidase; de ‘pale’ srepen doen dit niet.

Tot voorkort geloofden onderzoekers dat het parvocellulair systeem alle info overdroeg met betrekking tot kleur.

↓

Nu weten we dat het parvocellulair systeem enkel info krijgt van ‘rode’ en ‘groene’ kegels; additionele info van ‘blauwe’ kegels wordt verzonden door het koniocellulair systeem.

**Samengevat:** neuronen in de striate cortex reageren op heel wat verschillende kenmerken van een visuele stimulus, waaronder:

* Oriëntatie
* Beweging
* Spatiale frequentie
* Retinale dispariteit (ongelijkheid)
* Kleur

|  |
| --- |
| **Retinale dispariteit:** Het feit dat punten op objecten gelocaliseerd op verschillende afstanden van de observator zullen vallen op iets andere locaties op de 2 retina’s; het geeft de basis voor stereopsis. |
| **Cytochrome oxidase (CO) blob**: De centrale regio van een module van de primaire visuele cortex, geopenbaard door een ‘stain’ voor cytochrome oxidase; het bevat golflengte-goelige neuronen; deel van het parvocellulair systeem. |

Hoe is deze info nu georganiseerd in de striate cortex?

**↓**

**Modulaire organisatie van de striate cortex**

De meeste onderzoekers geloven det de hersenen georganiseerd zijn in modules, die wsl in grootte reiken van 100 000 tot een paar miljoen neuronen;

* Elke module ontvangt info van andere modules, voert sommige berekeningen uit, en geeft dan de resultaten door aan andere modules.
* In recente jaren hebben onderzoekers de karakteristieken geleerd van de mudules die ze vonden in de visuele cortex.
* De striate cortex is verdeeld in ongeveer 2500 modules, elk ongeveer 0.5 x 0.7 mm en bevat ongeveer 150 000 neuronen.
* De neuronen in elke module zijn verdeeld in de analyse van verscheidene eigenschappen die een zeer kleine portie van het visueel veld bevat.

Collectief krijgen deze neuronen informatie van het hele visuele veld, de individuele modules zijn de tegeltjes in een mozaïek.

* Input van de parvocellulaire, koniocellulaire, en magnocellulaire lagen van het LGN wordt ontvangen door verschillende sublagen in de striate cortex:
  + De parovocellulaire input wordt ontvangen door laag 4Cβ
  + De magnocellulaire input wordt ontvangen door laag 4Cα
  + De koniocellulaire input wordt ontvangen door laag 4A
* De modules bestaan eigenlijk uit 2 segmenten, ze omgeven elk een CO blob.
* Neuronen gelocaliseerd in de blobs hebben een speciale functie: de meeste van hen zijn gevoelig voor kleur, en ze zijn allemaal gevoelig voor lage spatiale frequenties.

Ze zijn relatief ongevoelig voor andere visuele kenmerken: ze reageren niet selectief op verschillende oriëntaties en ze hebben relatief grote receptieve velden, dit betekent dat ze geen info leveren die bruikbaar is voor vorm-perceptie.

+ hun receptieve velden zijn monoculair (ze ontvangen enkel info van 1 oog)

* Buiten de CO blob, tonen de neuronen gevoeligheid voor oriëntatie, beweging, spatiale frequentie, en binoculaire dispariteit, maar de meesten reageren niet op kleur;
* Elke helft van de module krijgt input van slechts 1 oog, maar het circuits binnen de module combineert de info voor beide ogen, dit betekent dat de meeste neuronen binoculair zijn.
* Afhankelijk van hun locatie in de module, ontvangen neuronen verschillende percentages van input van beide ogen.
* De receptieve velden van neuronen eender waar in een enkele module overlappen.
  + Alle neuronen in een module analyseren info van dezelfde regio van het visueel veld.
  + Als we een microelectrode invoeren recht in een interblob regio van de striate cortex (dat is, in een locatie in een module buiten één van de CO blobs), dan vinden we zowel simpele als complexe cellen, maar alle oriëntatiegevoelige cellen zullen reageren op lijnen van dezelfde oriëntatie. Daarbovenop zullen ze dezelfde OCULAIRE DOMINANTIE (oogdominantie) hebben.

= dat is hetzelde percentage van input van elk oog

Als we onze electrode bewegen rond de module, vinden we dat deze twee karakteristieken ( oriëntatiegevoeligheid en oogdominantie) systematisch variëren en zijn gerangschikt in een rechte hoek t.o.v. elkaar.

HB p.191 figuur 6.29: een module van de primaire visuele cortex

* Hoe past spatiale frequentie in deze organisatie?

Edwards, Purpura en Kaplan vonden dat neuronen in de CO blobs reageerden op lage spatiale frequenties maar gevoelig waren voor kleine verschillen in helderheid.

Buiten de blobs varieerde gevoeligheid voor spatiale frequentie met de afstand van het centrum van de dichtstbijgelegen blob.

↓

Hogere frequenties waren geassocieerd met grotere afstanden.

HB p.191 figuur 6.30: oganisatie van spatiale frequentie

Neuronen buiten de blobs waren minder gevoelig voor contrast; het verschil tussen de lichte en donkere areas van het sinus-golf rooster moest meer/groter zijn voor deze neuronen van voor neuronen in de blobs.

!!! Samenvatting p.191-192!!!