

THE NEURAL REPRESENTATION  
of Illusory Contours

Von der Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie  
der Universität Leipzig genehmigte

DISSERTATION

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

Dr. rer. nat.

vorgelegt

von Dipl.-Psych. Marianne Maertens

geboren am 06. April 1979 in Blankenburg (Harz)

Dekan: Prof. Dr. Annette Beck-Sickingher

Gutachter: Prof. Dr. Matthias Müller

Prof. Dr. Stefan Pollmann

Prof. Dr. Robert Shapley

Tag der Verteidigung: 16.05.2006



## **Experimental Psychology Series**

Herausgeber: Prof. Dr. Stefan Pollmann  
Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg  
Institut für Psychologie II

Band 1

**Marianne Maertens**

### **The Neural Representation of Illusory Contours**

Shaker Verlag  
Aachen 2006

**Bibliographic information published by the Deutsche Nationalbibliothek**

The Deutsche Nationalbibliothek lists this publication in the Deutsche Nationalbibliografie; detailed bibliographic data are available in the Internet at <http://dnb.d-nb.de>.

Zugl.: Leipzig, Univ., Diss., 2006

Copyright Shaker Verlag 2006

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without the prior permission of the publishers.

Printed in Germany.

ISBN-10: 3-8322-5535-4

ISBN-13: 978-3-8322-5535-0

ISSN 1863-4931

Shaker Verlag GmbH • P.O. BOX 101818 • D-52018 Aachen

Phone: 0049/2407/9596-0 • Telefax: 0049/2407/9596-9

Internet: [www.shaker.de](http://www.shaker.de) • e-mail: [info@shaker.de](mailto:info@shaker.de)

---

## Acknowledgements

Ich will vorwegnehmen, dass sehr viel mehr Personen als die hier Erwähnten in direkter oder indirekter Form dazu beigetragen haben, dass ich es geschafft habe, diese Arbeiten durchzuführen. Ihnen allen gilt mein Dank, auch wenn ich an dieser Stelle aus verständlichen Gründen nicht jeden Beitrag nennen kann.

In den Augen meines Betreuers war ich sicherlich etwas zu lange seine Doktorandin, aber es war einfach eine verdammt tolle Zeit! Wenngleich Stefans scheinbar unerschütterliches Vertrauen in meine Fähigkeiten manchmal fast über meine Grenzen gegangen ist, so hat es doch bewirkt, dass ich kurz entschlossen nochmal das Thema gewechselt habe, um in meiner Doktorarbeit das zu untersuchen, was mich wirklich interessiert - visuelle Wahrnehmung. Stefan, vielen Dank! Danke aber auch, dass Du zu gegebener Zeit nachdrücklich darauf aufmerksam gemacht hast, dass so ein Doktorandendasein zeitlich begrenzt ist.

Julia, ich habe mich oft gefragt, was ich wohl ohne Dich angefangen hätte und keine gute Antwort gewusst. Ich bedanke mich bei Dir dafür, dass Du mit mir so lange Zeit, Stunde um Stunde, einen relativ kleinen Raum geteilt hast, ohne mich zu erschlagen. Ich weiss, dass ich keine einfache Kollegin bin, deshalb danke ich Dir umso mehr, dass Du für mich die tollste Kollegin 'ever' warst, die ich mir vorstellen kann. Nicht zuletzt weiss ich dank Dir, dass es neben V1 auch so was wie PPA und FFA gibt, und für welche Fragestellungen sich so 'Objektverarbeitungsmenschen' interessieren.

Gisela, jetzt bin ich fast an der Stelle der Karriere angekommen, an der Du standest als ich Dich kennengelernt habe. Das war unmittelbar nach meinem Vordiplom als ich Deinem Verteidigungsvortrag beigewohnt habe. Damals war eine Doktorarbeit am Max-Planck-Institut so unvorstellbar wie nur was. Dank Dir bin ich nach Leipzig gekommen und reiche nun meine Doktorarbeit ein.

Etwas indirekter, aber keinesfalls weniger einflussreich war Bob Shapley's Beitrag zu dieser Arbeit. Bob hat an einem Punkt als meine Motivation ein absolutes Minimum erreicht hatte, mit seiner Betreuungszusage und Freude über meiner Interesse an den Scheinkanten dazu beigetragen, dass ich den 'Mist nicht einfach hinschmeisse', sondern

darüber nachdenke, warum ein Experiment nicht so funktioniert, wie ich es erwartet habe. Danke Bob!

Danken möchte ich auch allen lieben Kollegen an der Tagesklinik und insbesondere Prof. Cramon. In den Fallkonferenzen habe ich nicht nur eine ganze Menge über das Gehirn gelernt, sondern vielmehr auch etwas darüber, welche Konsequenzen bestimmte kortikale Schädigungen für unser Verhalten im Alltag haben. Außerdem bedanke ich mich für die gute Zusammenarbeit und Unterstützung bei der Durchführung der Patientenexperimente.

Weiterhin, möchte ich mich an dieser Stelle herzlich bei Bettina Johst und Jöran Lepsien für Ihre Geduld bedanken, die sie mir entgegengebracht haben, wenn ich mal wieder auf den letzten Drücker auf Hilfe bei der Programmierung von Experimenten und/oder Skripten angewiesen war.

Mein weiterer Dank gilt Mandy Naumann, Simone Wipper und Anke Mempel, die immer die Ruhe bewahrt haben, wenn mal ein Trigger nicht sofort dann kam, wann er es sollte. Gedankt sei auch Reiner Hertwig, der glücklicherweise viel geübter im Archivieren von Daten ist als ich.

Last, but definitely not least, herzlichen Dank an Uti und Kirsten für die Stunden auf dem Dach!

# Contents

Acknowledgements . . . . . i

**1. Introduction 13**

1.1. The organization of the visual cortex . . . . . 16

    1.1.1. A hierarchy of visual cortical areas . . . . . 17

    1.1.2. Retinotopy . . . . . 19

    1.1.3. The Reverse Hierarchy Theory of visual perception . . . . . 20

1.2. The cortical representation of illusory contours: Empirical findings . . . . . 22

1.3. A dynamic model of illusory contour completion . . . . . 24

1.4. Methodological approaches of investigation . . . . . 26

    1.4.1. Psychophysics . . . . . 26

    1.4.2. Functional Magnetic resonance Imaging (fMRI) . . . . . 29

    1.4.3. Brain Lesions . . . . . 36

1.5. Research question and chapter outline . . . . . 38

**2. fMRI reveals a common neural substrate of illusory and real contours in V1 after perceptual learning 41**

2.1. Abstract . . . . . 41

2.2. Introduction . . . . . 43

2.3. Methods . . . . . 48

    2.3.1. Participants . . . . . 48

2.3.2. Stimuli . . . . .	48
2.3.3. Procedure . . . . .	49
2.3.4. fMRI Data Acquisition and Analysis . . . . .	50
2.4. Results . . . . .	56
2.4.1. Behavioral results . . . . .	56
2.4.2. Functional imaging results . . . . .	57
2.5. Discussion . . . . .	61
<b>3. Illusory contours produce a retinotopic activation pattern in primary visual cortex</b>	<b>67</b>
3.1. Abstract . . . . .	67
3.2. Introduction . . . . .	68
3.3. Methods . . . . .	71
3.3.1. Participants . . . . .	71
3.3.2. Stimuli and Design . . . . .	72
3.3.3. Procedure . . . . .	72
3.4. Results . . . . .	77
3.4.1. Behavioral results . . . . .	77
3.4.2. Functional imaging results . . . . .	79
3.5. Discussion . . . . .	80
<b>4. No illusory contours without V1</b>	<b>87</b>
4.1. Abstract . . . . .	87
4.2. Introduction . . . . .	88
4.3. Methods . . . . .	94
4.3.1. Participants . . . . .	94
4.3.2. Stimuli . . . . .	94
4.3.3. Design . . . . .	96
4.3.4. Procedure . . . . .	98
4.4. Results . . . . .	98

---

4.5. Discussion . . . . .	102
<b>5. The role of feedback from the Lateral Occipital Complex in the perception of illusory contours: A case study.</b>	<b>105</b>
5.1. Introduction . . . . .	105
5.2. Methods: Figure detection . . . . .	110
5.2.1. Participants . . . . .	110
5.2.2. Stimuli . . . . .	112
5.2.3. Design & Procedure . . . . .	113
5.3. Results: Illusory figure detection . . . . .	114
5.4. Methods: Dot localization . . . . .	115
5.4.1. Participants . . . . .	115
5.4.2. Stimuli . . . . .	116
5.4.3. Design & Procedure . . . . .	117
5.5. Results: Dot localization . . . . .	118
5.6. Discussion . . . . .	122
<b>6. Conclusions</b>	<b>127</b>
6.1. The starting point . . . . .	127
6.2. Synopsis of the experimental results . . . . .	129
6.3. Implications for models of illusory contour completion . . . . .	131
6.4. A dynamical model of illusory contour completion . . . . .	132
6.5. Future directions . . . . .	135
6.5.1. The importance of the experimental task . . . . .	135
6.5.2. Collinear contour completion . . . . .	136
6.5.3. Characteristics of the intracortical signal cascade . . . . .	138
6.6. Summary . . . . .	138
6.7. References . . . . .	139
<b>A. Supplemental tables to Experiment III</b>	<b>153</b>

<b>B. Supplemental Figures to Experiment III</b>	<b>157</b>
B.0.1. Accuracy . . . . .	157
B.0.2. Response latency . . . . .	157