

University of Groningen

Neural and cognitive mechanisms underlying adaptation

van den Berg, Berry

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2018

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

van den Berg, B. (2018). Neural and cognitive mechanisms underlying adaptation: Brain mechanisms that change the priority of future information based on their behavioral relevance. [Groningen]: University of Groningen.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Neural and cognitive mechanisms underlying adaptation

Brain mechanisms that change the priority
of future information based on their behavioral relevance



Neural and cognitive mechanisms underlying adaptation

Brain mechanisms that change the priority
of future information based on their behavioral relevance

PhD thesis

to obtain the degree of PhD at the
University of Groningen
on the authority of the
Rector Magnificus Prof. E. Sterken
and in accordance with
the decision by the College of Deans.

This thesis will be defended in public on

Tuesday 20 November 2018 at 11:00 hours

by

Berry van den berg

born on 13 January 1988
in Gieten, the Netherlands



© Berry van den Berg, 2018

ISBN 978 94 034 1140 8

Printing and layout by Ridderprint BV, www.ridderprint.nl

Cover design by Liza Hoekstra, Susie Wang & Berry van den Berg

Supervisors

Prof. M. M. Lorist

Prof. A. Aleman

Prof. M. G. Woldorff

Assessment Committee

Prof. R. de Jong

Prof. O. Jensen

Prof. J.L. Kenemans

Table of contents

Summary	9
Chapter 1. Introduction	15
Chapter 2. Visual search performance is predicted by both prestimulus and poststimulus electrical brain activity	27
Chapter 3. Utilization of reward-prospect enhances preparatory attention and reduces stimulus conflict	49
Chapter 4. A key role for stimulus-specific updating of sensory cortices in the learning of stimulus-reward associations	49
Chapter 5. Developmental trajectory of neural specialization for letter and number visual processing	101
Chapter 6. General discussion and future perspectives	127
References	147
Publication list	169
Acknowledgements	173

Summary

Summary

The ability of the human brain to change the priority of which information is being processed is a key property that underlies day-to-day functioning. To do so, we constantly shift our attention to those stimuli or events that are behaviorally important. This thesis is focused on understanding the biological neural mechanisms by which the brain accomplishes this feat and what the long term consequences are. In the studies described in this dissertation we asked participants to do computer-run cognitive tasks during which we recorded high-temporal resolution electroencephalography (EEG) measures of their electrical brain activity.

Specifically, we used rewards to change the behavioral relevance of certain events, and investigated how the brain was able to facilitate the processing of those events. Besides improved behavioral performance for rewarded stimuli or events, as measured by fast responses, EEG results indicated that the brain was able to boost the neural activity in less than a second following a reward in those neural population involved in the processing of those events. These mechanisms were very similar to those involved in the control of attention, suggesting that attention is guided by reward. Moreover, these prioritization processes do not only work on a moment-to-moment basis but can also occur on a much longer timescale, by changing the priority of stimuli by integrating multiple encounters of rewards. Specifically, when we asked participants to learn to use feedback (loss and gain) as to which stimuli or events are more likely to yield a reward, the brain uses neural mechanisms that can modulate the sensitivity of those neural processes involved in the processing of the rewarded stimulus category. Accordingly, as a consequence, the evaluation, use and integration of feedback enables the brain to continually facilitate optimization of specialized neural pathways in the processing and responses to incoming information.

The studies in this dissertation aimed to disentangle the neural mechanisms by which the brain is able to increase the priority of processing behaviorally relevant information. Key results have shown that modulation in priority already happens at the sensory level and can be dependent on information received over multiple encounters. As such, what kinds of information we will attend to is dependent on how past encounters of rewards and feedback changed the state of the brain.

Samenvatting

“Hoe passen we ons aan onze omgeving aan?”

Het is mogelijk dat we vooral reageren op informatie die voor ons belangrijk is, en ons systeem zich toespitst op het verwerken van deze informatie.

Omdat het brein een beperkte capaciteit heeft om informatie te kunnen verwerken gebruiken we aandacht om bepaalde soorten informatie een hogere prioriteit te geven. Het vermogen van het brein om doormiddel van aandachtsprocessen bepaalde informatie beter en vooral sneller te kunnen verwerken is cruciaal voor ons aanpassingsvermogen. Alhoewel het algemeen bekend is dat aandacht een sleutelrol speelt in adaptief gedrag, is het niet goed bekend welke factoren bijdragen aan het controleren van aandacht en welke hersenmechanismen deze factoren beïnvloeden. Een belangrijke rol kan weggelegd zijn voor beloningsgerelateerde informatie die aangeeft welke elementen in onze omgeving belangrijk voor ons zijn en dus extra aandacht vereisen. Mensen willen graag beloningen en wanneer er mogelijkheden zijn om beloningen te verkrijgen zijn mensen dus vaker geneigd hun best te doen. Beloningen kunnen dus een belangrijke invloed uitoefenen op het type informatie waaraan we aandacht besteden en die we verwerken.

Er zijn twee manieren waarop aandacht gemoduleerd kan worden. De eerste manier is het intern actief aansturen van aandacht, bijvoorbeeld om een doel te bereiken. De tweede manier is het automatisch trekken van aandacht door externe eigenschappen van informatie, zoals de kleur of beweging. Afhankelijk van de situatie hebben beloningen invloed op één van deze manieren van aandachtsmodulatie. Wanneer het verkrijgen van een beloning afhankelijk is van de prestatie dan heeft dit bijvoorbeeld invloed op het intern actief aansturen. Maar, als je geleerd hebt dat een Harten Aas een grotere kans heeft om te winnen zullen de fysieke eigenschappen van de speelkaart automatisch aandacht trekken. Het doel van dit proefschrift is om te kijken hoe aandacht actief door beloningen gemoduleerd kan worden en hoe beloningen invloed hebben op het leerproces waardoor informatie intern wordt opgeslagen.

Om dit te onderzoeken hebben we electroencefalografie (EEG) bij gezonde proefpersonen gemeten waarmee we van milliseconde tot milliseconde kunnen bekijken wat er in het brein gebeurt. Hierdoor hebben we kunnen vastleggen wanneer bepaalde beloningsgerelateerde informatie wordt gebruikt, en wat voor invloed deze informatie heeft op de manier waarop toekomstige informatie verwerkt wordt. Wanneer een stimulus wordt gepresenteerd of een gebeurtenis optreedt, roept het brein een patroon van elektrische activiteit op, het event-related potentiaal (ERP). Het ERP

bestaat uit een reeks dalen en pieken, die in kaart zijn gebracht op een breed scala van cognitieve en biologische functies zoals het richten van aandacht of het onderdrukken van activiteit in bepaalde hersengebieden.

Om de invloed van aandacht en beloning op adaptief gedrag te onderzoeken, beschrijft **deel 1** van dit proefschrift naar de hersenmechanismen die ten grondslag liggen aan gedragsprestaties en hoe deze beïnvloed worden door beloningen. Over het algemeen fluctueren gedragsprestaties aanzienlijk tijdens het uitvoeren van een taak. In **hoofdstuk 2** hebben we onderzocht welke neurale mechanismen verantwoordelijk zijn voor deze fluctuaties in gedragsprestaties. In de studie die in dit hoofdstuk wordt beschreven hebben deelnemers een visuele zoektaak uitgevoerd. Ze kregen een reeks ellipsen te zien, waarvan de meeste dezelfde kleur hadden en er slechts één van een relevante vooraf gedefinieerde kleur was (een “popout” doelwit). De taak van de proefpersonen was om de aandacht te richten op het doelwit en aan te geven of de oriëntatie ervan verticaal of horizontaal was. We onderzochten welke hersenactiviteit zowel voor en na de presentatie van de ellipsen gerelateerd was aan visuele zoektijden op een bepaald moment in de taak. Resultaten toonden aan dat fluctuaties in hersenactiviteit die gerelateerd zijn aan voorbereidende aandacht de reactietijden (RTs) voorspelden, nog voordat de visuele zoekarray op het scherm verscheen. Daarnaast observeerden we ook een hogere voorbereidende activiteit in de visuele hersengebieden wanneer de proefpersoon snel reageerde.

In **hoofdstuk 3** bouwen we voort op deze resultaten en bekijken we hoe het vooruitzicht van het verkrijgen van een beloning voor een aankomende taak voorbereidende aandacht-gerelateerde hersenactiviteit moduleert, en hoe dit gerelateerd is aan gedragsprestaties. In deze studie kregen proefpersonen ofwel een signaal te zien dat ze een beloning konden ontvangen of een signaal dat aangaf dat er geen beloning te krijgen was. De resultaten toonden aan dat hersenactiviteit gerelateerd aan voorbereidende aandacht en de visuele hersengebieden sterk werden gemoduleerd door het vooruitzicht van een beloning. Wanneer de stimulus uiteindelijk op het scherm verscheen werd deze beter verwerkt en werd de taak sneller uitgevoerd.

Het eerste deel van dit proefschrift heeft laten zien dat om de kans op succesvol gedrag zo groot mogelijk te maken het brein van moment-tot-moment activiteit moduleert in hersengebieden die verantwoordelijk zijn voor de taak. In het dagelijks leven is bepaalde informatie echter altijd belangrijk en verandert niet van moment-tot-moment. Daarom is het doel van **deel 2** om te onderzoeken wat de mechanismen zijn die ten grondslag liggen aan het opslaan van welke informatie uit onze omgeving belangrijk is.

In **hoofdstuk 4** keken we hoe het brein leert welke informatie in onze omgeving voorspellend is voor beloningen en hoe deze beloningsgerelateerde informatie de

aandacht trekt. Het is bekend dat beloningsassociaties de richting van aandacht beïnvloeden zodat deze beter gericht wordt op beloningsgerelateerde informatie. In de in dit hoofdstuk beschreven studie werd de proefpersonen gevraagd om een kansspel te spelen waarin tussen een gezicht of huis gekozen mocht worden. In elk blok van 20 herhalingen waren gezichten of huizen meer kansrijk op een beloning. De resultaten van deze studie toonden aan dat proefpersonen goed kunnen leren welke stimuluscategorie meer winst oplevert. Verder hadden de proefpersonen meer aandacht voor de winnende stimulus, wat een replicatie van resultaten van eerdere studies vormt. In de reeks van 20 herhalingen hebben we ook gekeken naar hoe de feedback hersenactiviteit moduleert om de winnende stimulus categorie op te slaan (d.w.z. hoe mensen 'leerden' op basis van feedbackinformatie). In de hersenen zijn gebieden die zich bezig houden met het verwerken van bepaalde soorten informatie, zoals gezichten of huizen. We zagen dat er na een beloning een toename was in activiteit in de hersengebieden die belangrijk zijn voor het verwerken van de beloonde stimuluscategorie. We denken dat activiteit in deze gebieden de verhoogde gevoeligheid van deze gebieden reflecteert, zodat wanneer de proefpersoon een winnende categorie tegenkomt deze sneller verwerkt wordt en eerder de aandacht trekt.

Leren vindt niet alleen plaats over korte tijdschalen (dat wil zeggen van minuut tot minuut), maar kan ook gedurende veel langere periodes plaatsvinden. De studie in **hoofdstuk 5** keek naar hoe en wanneer neurale specialisatie voor de verwerking van letters en cijfers voorkomt in het menselijk brein. In deze studie hebben we gekeken naar hoe de hersenen letters, cijfers en symbolen verwerken in verschillende ontwikkelingsstadia (leeftijd 7, 10, 15, 20). De resultaten toonden aan dat tot en met 10 jaar oud er geen verschil was in EEG-activiteit tussen letters en cijfers. Zelfs terwijl 7- en 10-jarigen een onderscheid kunnen maken tussen letters en cijfers laat deze groep geen verschillen in EEG-activiteit zien. Echter, 15- en 20-jarigen toonden duidelijk neurale verschillen voor de verwerking van letters en cijfers, wat suggereert dat na uitgebreide training de hersenen gespecialiseerde neurale routes vormen.

Het proces dat aan een dergelijke specialisatie ten grondslag ligt, kan voortkomen uit tijdelijke modulatie van activiteit in specifieke hersengebieden op basis van beschikbare informatie (bijv. feedback van de leraar bij het ontcijferen van cijfers of letters). Hoewel op de korte termijn de aanpassing in het informatieverwerkingssysteem lijkt te zijn gebaseerd op het beïnvloeden van de gevoeligheid van verbindingen zoals te zien in hoofdstukken 2 tot en met 4, kunnen deze tijdelijke veranderingen het vormen van de fysieke verbindingen op de lange termijn beïnvloeden. Het is bekend dat de synaptische verbinding tussen neuronen die samen worden geactiveerd sterker wordt. Onze studies geven inderdaad een duidelijke indicatie dat de hersenen van het

ontwikkende kind de verbinding tussen stimuluskenmerken op lager niveau (bijv. de specifieke oriëntatie en configuratie van lijnen) en een respons op hoger niveau (het aangeven of de configuratie een letter of cijfer is) versterkt.

Concreet was de vraag die in dit proefschrift werd gesteld "*Hoe passen we ons aan en leren we van onze omgeving?*". De studies in dit proefschrift hebben de neurale hersenmechanismen van adaptatie over een breed scala van tijdschalen onderzocht. In deze studies werd aangetoond dat aandachtsmechanismen de manier waarmee binnenkomende informatie verwerkt wordt beïnvloed. Door het moduleren van de neurale gevoeligheid van hersengebieden die betrokken zijn bij het verwerken van belangrijke gebeurtenissen of informatie kunnen de hersenen zich aanpassen aan de omgeving.