

## Pregled teorija i istraživanja o ulozi silaznih putova u vidnoj percepciji

Mateja Marić<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Filozofski fakultet,  
Odsjek za psihologiju, Osijek, Hrvatska

<sup>2</sup> Strojarska tehnička škola Osijek, Osijek, Hrvatska


---

### Sažetak

Kortikalni centri za vidnu percepciju međusobno su povezani spletom uzlaznih i silaznih veza. Dok je uloga uzlaznih putova dobro istražena, uloga silaznih putova nije u potpunosti jasna. Cilj je ovoga preglednog rada opisati recentne neurodinamičke modele vidne percepcije koji silaznim kortikalnim putovima pripisuju različite funkcije te evaluirati njihovu relativnu uspješnost u objašnjavanju i integraciji neuroznanstvenih i psiholoških nalaza o interakciji između percepcije i kognicije. U prvome je dijelu rada opisana uloga silaznih putova u usmjeravanju selektivne pažnje na relevantne podražaje. Selektivna se pažnja može usmjeriti na lokaciju u prostoru, na objekt ili na obilježje. Sva tri oblika selekcije može podržati ista umjetna neuronska mreža koja dobiva različite silazne utjecaje. U drugome je dijelu rada opisana uloga silaznih putova u komunikaciji očekivanja o nadolazećim podražajima. Ta hipoteza proizlazi iz modela prediktivnoga kodiranja koji predstavlja opći model kortikalne obrade informacija. Razmotrene su također teorijske alternative prediktivnomu kodiranju. Rezultati neuroznanstvenih istraživanja i neuronskoga modeliranja upućuju na zaključak da silazni putovi mogu prenositi različite informacije ovisno o specijalizaciji neuronske mreže u koju su uklopljeni.

*Ključne riječi:* neuronske mreže, očekivanja, prediktivno kodiranje, selektivna pažnja, vidna percepcija

---

Mateja Marić  <https://orcid.org/0000-0002-9130-2463>

Ovaj je rad nastao na osnovi doktorske disertacije Mateje Marić obranjene 2022. godine te u okviru znanstvenoga projekta *Neurodinamičko modeliranje vidne percepcije i pažnje* (uniri-drustv-18-177) koji financira Sveučilište u Rijeci.

✉ Mateja Marić, Odsjek za psihologiju, Filozofski fakultet Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Lorenza Jägera 9, 31 000 Osijek, Hrvatska. E-adresa: [mmaric2@ffos.hr](mailto:mmaric2@ffos.hr)

## Uloga silaznih putova u vidnome procesiranju

Vidna percepcija ima važnu ulogu u našem životu jer se na nju oslanjamo da bismo se uspješno kretali u svojoj okolini. O strukturi i funkciji neuronskih krugova posvećenih vidu zna se mnogo više nego bilo o kojemu drugom dijelu mozga primata (Felleman i Van Essen, 1991; Markov i sur., 2014; Vezoli i sur., 2021). Međutim, većina se tih spoznaja temelji na ideji o jednosmjernome protoku vidnih informacija uzlaznim putovima u vidnoj hijerarhiji, počevši od retine pa preko talamusa do vidnih područja kore velikoga mozga (Lennie, 1998; Nassi i Callaway, 2009; Spillmann, 2014). Manje se zna o utjecaju silaznih kortikalnih putova na vidnu percepciju iako su, paradoksalno, silazne veze brojnije od uzlaznih veza. Razlog su tomu tehnološka ograničenja, ali i sama priroda silaznih veza koja je u odnosu na odgovor ciljnoga neurona modulatorna, a ne pokretačka (Briggs, 2020; Macknik i Martinez-Conde, 2009; Spillmann i sur., 2015). U ovome preglednom radu ograničit ćemo se na dvije hipoteze o ulozi silaznih putova.

Macknik i Martinez-Conde (2009) smatraju da je glavna uloga silaznih projekcija održavanje selektivne vidne pažnje na dijelu vidnoga polja. Suprotno njima, zagovornici teorije prediktivnoga kodiranja zauzimaju se za hipotezu da je uloga silaznih veza komuniciranje prethodnih očekivanja o nadolazećim senzornim događajima (Clark, 2013; Hohwy, 2013; Friston, 2010). Budući da je teško direktno istražiti ulogu silaznih putova isključivo neurofiziološkim mjerenjima (Briggs, 2020), potrebno je uključiti i druge indirektno metode kao što je računalno modeliranje neuronskih mreža. Stoga je cilj ovoga preglednog rada opisati recentne neurodinamičke modele vidne percepcije koji silaznim putovima pripisuju različite funkcije te evaluirati njihovu relativnu uspješnost u objašnjavanju i integraciji neuroznanstvenih i psiholoških nalaza o interakciji između percepcije i kognicije.

U nastavku rada najprije će se opisati glavna obilježja kortikalnih vidnih putova. Zatim će se predstaviti psihološka i neuroznanstvena istraživanja vidne selektivne pažnje, kao i rezultati teorijskih istraživanja s umjetnim neuronskim mrežama koje mogu odabrati lokaciju, objekt ili obilježje ovisno o strukturi povratnih veza. U trećemu će se dijelu opisati istraživanja o utjecaju očekivanja na percepciju i razmotriti problem direktnoga utjecaja očekivanja na sadržaj percepcije. Ta hipoteza proizlazi iz modela prediktivnoga kodiranja. Međutim, postoje i alternativni teorijski pristupi koji sugeriraju da se percepcija može zaštititi od silaznih utjecaja, a koji su opisani u posljednjemu poglavlju. Na osnovi opisanih modela i istraživanja možemo zaključiti da silazni putovi mogu prenositi različite vrste informacija, a o obilježjima neuronskih krugova u koje su povratne veze uklopljene ovisi kakav će točno biti njihov efekt na trenutnu percepciju. Također, opisani modeli daju specifične predikcije o utjecaju povratnih veza na percepciju koje se mogu testirati u budućim neuroznanstvenim i psihofizičkim istraživanjima.

## Kortikalni vidni putovi

Prema tradicionalnome se gledištu vidni sustav temelji na hijerarhiji procesnih stadija (Lennie, 1998). Svaki stadij donosi novu informaciju o postojećoj vidnoj reprezentaciji tako što primjenjuje specifičan algoritam na njezine ulazne podatke (engl. *input*) i potom ih mijenja do sljedećega stadija u hijerarhiji. Tu govorimo o čistoj uzlaznoj obradi informacija, odozdo-prema-gore (engl. *bottom-up*), koja započinje u retini, nastavlja se u dorzalnome dijelu lateralne koljenaste jezgre te završava u temporalnome i parijetalnom korteksu. Međutim, anatomska i fiziološka istraživanja sugeriraju da je vidno procesiranje dvosmjerno, a ne striktno hijerarhijsko jer postoji gusta mreža povratnih veza, odozgo-prema-dolje (engl. *top-down*), koje se kreću od viših prema nižim razinama u hijerarhiji, te paralelnih ili horizontalnih veza među vidnim područjima (Gage i Baars, 2018; Gilbert i Li, 2013). Dakle, svjesna je percepcija rezultat interakcija između uzlaznih i silaznih informacija unutar cijele hijerarhije, a ne samo unutar jedne njezine razine (Drayson, 2017).

Lateralna koljenasta jezgra (engl. *lateral geniculate nucleus, LGN*) prvi je stadij vidne obrade gdje uzlazne projekcije iz retine dolaze u interakciju sa silaznim vezama iz korteksa. Drugim riječima, ne postoje direktni silazni utjecaji na retinu. Briggs (2020) je u svojem preglednom radu istaknuo činjenicu da je vrlo teško odrediti točnu funkcionalnu ulogu povratnih veza. Unatoč tomu što su povratne sinapse mnogobrojnije od uzlaznih, one su manje i locirane su na udaljenijim dendritima, imaju manju vjerojatnost otpuštanja neurotransmitera i generiraju male postsinaptičke potencijale. Suprotno tomu, uzlazne su sinapse veće i locirane su na dendritima koji su bliže tijelu ciljnoga neurona te imaju veću vjerojatnost otpuštanja i generiranja velikih postsinaptičkih potencijala (Bickford, 2016; Sherman i Guillery, 1998, 2006). Ključna je razlika između uzlaznih i silaznih sinapsi što uzlazne sinapse imaju snažan pokretački učinak na ciljnu stanicu LGN-a, dok je utjecaj silaznih sinapsi slab i modulatoran. Naime, neurofiziološka istraživanja često sugeriraju da silazne veze ne mogu promijeniti strukturu receptivnoga polja ciljne stanice koja proizlazi iz njihovih ulaznih signala nego joj samo osiguravaju multiplikativnu modulaciju aktivnosti. Zbog toga uzlazne sinapse mogu pobuditi stanicu do razine iznad praga, čak i u odsutnosti silazne aktivnosti, dok silazne sinapse to ne mogu učiniti bez simultane prisutnosti uzlazne aktivnosti (Briggs, 2020).

Asimetrija između uzlaznih i silaznih veza opažena u LGN-u prisutna je također u vidnome korteksu. Vidno procesiranje u cerebralnome korteksu hijerarhijski je organizirano i distribuirano preko više od 30 područja (Felleman i Van Essen, 1991; Rockland i Pandya, 1979). Na dnu hijerarhije nalazi se primarni vidni korteks (područje V1) s malim receptivnim poljima koja reagiraju na osnovna vidna obilježja poput valne duljine, orijentacije, retinalnoga (binokularnog) dispariteta i smjera kretanja. Receptivna polja postaju sve veća, kompleksnija i selektivnija kako se krećemo prema vrhu hijerarhije na kojemu se nalaze inferotemporalni (IT) i parijetalni korteks (Nassi i Callaway, 2009). Projekcije iz primarnoga vidnoga

korteksa prema ekstrastrijatnim područjima mogu se funkcionalno podijeliti u dva odvojena vidna puta: ventralni i dorzalni put. Cerebralni je korteks organiziran u šest slojeva. Počevši od površine korteksa, protežu se tri supragranularna ili površinska sloja (1 – 3), potom granularni sloj (4) koji se sastoji od malih zvjezdastih stanica te dva infragranularna ili duboka sloja (5 – 6). Uzlazne projekcije od LGN-a prema području V1, kao i općenito bilo koje projekcije iz nižega prema višemu području, završavaju u granularnomu sloju. Nasuprot tomu, silazne projekcije izbjegavaju granularni sloj te završavaju u supragranularnim i infragranularnim slojevima korteksa (Felleman i Van Essen, 1991; Rockland i Pandya, 1979). Uzlazne veze pobuđuju stanice i doprinose formiranju njihova klasičnoga receptivnog polja, dok silazne veze imaju modulatornu ulogu i oblikuju dodatno, odnosno izvanklasično ili modulatorno receptivno polje ciljnih stanica (engl. *extra-classical receptive field*; Angelucci i sur., 2017).

Daljnji uvid u prirodu silaznih putova daje teorija o dvostrukim kontrastovima u vidnoj hijerarhiji (Markov i sur., 2014; Markov i Kennedy, 2013; Vezoli i sur., 2021) koja uključuje dva toka s odvojenim uzlaznim i silaznim putovima: supragranularni i infragranularni tok. Uzlazni put u supragranularnome toku kreće se od sloja 3B u nižemu području do sloja 4 u višemu području, dok se silazni put kreće od slojeva 2 i 3A u višemu području prema istim tim slojevima u nižemu području. U infragranularnome se toku uzlazni put kreće kroz sloj 5A, a silazni put kroz slojeve 5B i 6. Uzlazni i silazni putovi su u supragranularnome toku odvojeni i dozvoljene su im samo specifične lokalne interakcije, dok se u infragranularnome toku oni više miješaju i stoga u tome toku najčešće dominira silazni put. Silazni put u supragranularnome toku pokriva kraće udaljenosti i većinom spaja susjedna područja u vidnoj hijerarhiji, dok silazni put u infragranularnome toku pokriva veće udaljenosti i spaja udaljenija područja (Markov i sur., 2014; Vezoli i sur., 2021). Funkcionalnu odvojenost supragranularnoga i infragranularnog toka potvrdila su mnoga druga istraživanja (Bastos i sur., 2015, 2020; Buffalo i sur., 2011; Michalareas i sur., 2016; Pettine i sur., 2019) koja pokazuju njihove različite uloge u prijenosu informacija, različite mehanizme na kojima počiva funkcioniranje stanica te različitu aktivnost stanica ovisno o (ne)predvidljivosti podražaja. U sljedećemu će se poglavlju objasniti uloga silaznih projekcija u usmjeravanju vidne pažnje te kako one doprinose subjektivnoj vidnoj percepciji.

### Selektivna vidna pažnja

Vidna se pažnja može selektivno usmjeriti na različite dijelove vidne scene, pa tako može biti usmjerena na određeni dio prostora (prostorna pažnja), na objekt bez obzira na njegov oblik (objektna pažnja) ili na neko obilježje poput boje, orijentacije ili smjera kretanja (pažnja usmjerena na obilježja; Nobre i Kastner, 2014). Prema modelu reflektora pažnja se ponaša kao svjetlosni snop koji osvjetljava dio scene, dok drugi dio ostaje u mraku, odnosno, ona odabire vidne informacije koje pripadaju jednomu kružnom području u prostoru i filtrira sve ostale vidne informacije izvan

toga područja (Posner, 1980). Reflektor pažnje ima fiksni radijus koji se može kretati po vidnome prostoru da bi osvijetlio njegove različite komponente. Kontrolu nad kretanjem vidne pažnje po prostoru imaju tri procesa: isključivanje pažnje s trenutne lokacije, pomicanje pažnje na novu lokaciju i uključivanje pažnje na novu lokaciju. Model reflektora nadopunjuje model zumirajućih leća prema kojemu se radijus reflektora pažnje može fleksibilno prilagoditi ovisno o potrebama opažača. Leća kamere može povećati rezoluciju da bi obuhvatila više detalja u manjemu radijusu ili je smanjiti da bi obuhvatila manje detalja na širemu vidnom području (Eriksen i St. James, 1986).

Kasnija su istraživanja pokazala da fokus pažnje ne mora nužno biti kružnoga oblika kao kod reflektora nego se može oblikovati i na mnogo kompleksnije načine. Sam objekt također može biti jedinica fokusa pažnje. Chen (2012) je napravio pregled istraživanja koja pokazuju da usmjeravanje pažnje na jedan dio objekta dovodi do prednosti u procesiranju ostalih dijelova istoga objekta u odnosu na druge objekte. Konačno, pažnja se može usmjeriti i na vidna obilježja neovisno o njihovoj lokaciji. Maunsell i Treue (2006) pokazali su da pažnja usmjerena na obilježja nema utjecaj samo na specifične lokacije, nego i na cijelu vidnu reprezentaciju.

U skladu s time, nalazi mnogobrojnih istraživanja i računalnih modela sugeriraju da objekti i obilježja djeluju na prostornu mapu tako da dinamički usmjeravaju protok signala kroz vidnu hijerarhiju. Povezano s objektom pažnjom, Hollingworth i suradnici (2012) sugeriraju da je to zbog toga što opažatelj može odabrati sve lokacije okupirane istim objektom. Vecera i Farah (1997) pak smatraju da objektna pažnja operira na prostorno nepromjenjivoj reprezentaciji gdje su sva obilježja objekta spojena zajedno, dok Shomstein i Yantis (2002, 2004) navode da su efekti objektna pažnje samo posljedica prioritizacije pažnje. Pažnja je najprije angažirana na ciljnoj lokaciji, potom se premješta na dio ciljnoga objekta koji nije bio u fokusu i na kraju se premješta na distraktorski objekt. Tako dio ciljnoga objekta koji nije bio u fokusu dobiva prednost pri procesiranju naspram distraktora. Konačno, prema Richardu i suradnicima (2008) objektna je pažnja povezana s prostornom reprezentacijom jer se širi po svim lokacijama koje okupira ciljni objekt tako da odabire grupirano polje lokacija na retinotopnoj mapi (Hollingworth i sur., 2012; O'Grady i Müller, 2000; Vatterott i Vecera, 2015).

Roelfsema i Houtkamp (2011) teorijom inkrementalnoga grupiranja objašnjavaju kako se točno grupirano polje lokacija formira u vidnome korteksu. Prema toj teoriji perceptivno grupiranje uključuje dva kvalitativno različita procesa: osnovno i inkrementalno grupiranje. Osnovno se grupiranje oslanja na uzlazne veze da bi postiglo brzu segmentaciju vidne scene u skladu s geštalt-principima grupiranja (primjerice, blizina, sličnost, zatvorenost i dr., Brooks, 2014). Suprotno tomu, inkrementalno se grupiranje oslanja na horizontalne i povratne veze da bi označilo sve spojene lokacije pojačanim okidanjem akcijskih potencijala (Roelfsema, 2006). Inkrementalno je grupiranje vidna rutina koja čini dostupnima prostorne odnose koji nisu odmah dani u osnovnome grupiranju, primjerice, poput toga leže li dvije točke na istoj konturi ili nalaze li se dvije točke unutar zatvorene regije ili izvan nje

(Ullman, 1984, 1996). To je, dakako, spor, serijalan proces koji zahtijeva više vremena za označavanje većih udaljenosti na retinotopnoj mapi.

Na neuronskoj su razini Pooremaeili i suradnici (2010) pokazali da se širenje objektne pažnje postiže usporedbom razina aktivacije neurona podložnima modulacijama pažnje (A-neuroni; engl. *attentional*) s drugom skupinom neurona koji nemaju mogućnost takve modulacije i čiji je odgovor određen njihovim klasičnim receptivnim poljem (N-neuroni; engl. *non-attentional*). Testiranjem cijeloga raspona kontrasta argumentirali su da je gotovo 50 % neurona u području V1 modulirano pažnjom, dok druga polovica nije. Buffalo i suradnici (2010) također su pokazali da je samo dio neurona značajno moduliran pažnjom, konkretno, 26 % stanica u području V1, 44 % stanica u području V2 i 73 % stanica u području V4. Serences i Kastner (2014) izvijestili su o sličnim nalazima dobivenima oslikavanjem mozga funkcionalnom magnetskom rezonancijom (fMRI). Svi ti nalazi idu u prilog tomu da funkcionalna odvojenost neurona podložnih i nepodložnih modulacijama pažnje sugerira anatomske odvojene neuronske krugove (Roelfsema i Houtkamp, 2011) pomoću kojih je moguće odvojiti pažnju od vidne percepcije.

Slično objektnoj pažnji, pažnja usmjerena na obilježja također može uključivati formiranje prostorne mape koja reprezentira sve lokacije s istim obilježjem. Taj je proces ilustriran zadatkom usporedbe uzoraka u kojemu ispitanici moraju odlučiti jesu li dva prostorna uzorka ista ili različita. Svaki se uzorak sastoji od matrice obojanih kvadrata veličine  $4 \times 4$ . U jednome su eksperimentalnom uvjetu svi kvadrati različitih boja, dok su u drugome uvjetu sva četiri seta od četiri kvadrata iste boje. Huang i Pashler (2007) pokazali su da ispitanici brže rješavaju zadatak usporedbe uzoraka u drugome uvjetu u odnosu na prvi. Isti se efekt također pojavio u zadacima detekcije simetrije i rotacije, što ide u prilog tomu da ispitanici mogu grupirati kvadrate iste boje u perceptivnu jedinicu i evaluirati ih u jednome procesnom koraku. Na temelju tih nalaza Huang i Pashler (2007) predložili su teoriju Bulove mape prema kojoj usmjeravanje vidne pažnje uključuje podjelu prostorne reprezentacije na dva međusobno isključiva seta. Jedan set predstavlja trenutno odabrane (fokusrane) lokacije, a drugi set obuhvaća sve ostale lokacije koji nisu odabrane. Silaznim se vezama označavaju one lokacije koje će biti odabrane u određenome trenutku. Primjerice, ako odlučimo usmjeriti pažnju na crvenu boju u ulaznoj slici, formirat će se Bulova mapa koja će brojkom jedan označiti sve lokacije na kojima se nalazi to obilježje, dok će sve druge lokacije biti ignorirane i označene nulom.

Važno pitanje na koje treba odgovoriti jest postoji li jedan neuronski mehanizam u podlozi prostorne i objektne pažnje te pažnje usmjerene na obilježja ili se svaki oblik temelji na drugačijoj neuronskoj podlozi. Uzimajući u obzir kompleksnost vidnoga procesiranja u korteksu i postojanje paralelnih putova za obradu, moguće je da je selektivna pažnja distribuirana preko više kortikalnih područja. Međutim, postoje i nalazi koji idu u prilog tomu da sva tri oblika selektivne vidne pažnje počivaju na zajedničkoj prostornoj reprezentaciji, što sugerira mogućnost postojanja jedinstvene prostorne mape koja može fleksibilno odabirati lokaciju, objekt ili obilježje ovisno o vrsti zadatka ili silaznim utjecajima (Marić,

2022). U sljedećemu je poglavlju dan pregled istraživanja o umjetnim neuronskim mrežama koja se bave modeliranjem vidne selektivne pažnje.

### **Neuronske mreže za selektivnu vidnu pažnju**

Računalni modeli vidne pažnje naglašavaju uzlaznu kontrolu usmjeravanja pažnje, odozdo-prema-gore (Itti i Koch, 2001). Takvi modeli počivaju na konceptu mape istaknutosti (salijentnosti) koja kodira koliko se svaka mapa lokacija razlikuje od svoje pozadine. Mapa istaknutosti integrira paralelne ulazne podatke iz mapa obilježja, koje pak kodiraju vidna obilježja poput boje, orijentacije, smjera kretanja i sl. Svaka mapa obilježja detektira prisutnost svojega obilježja, ali kodira i kontrast obilježja, odnosno koliko se detektirano obilježje razlikuje od svoje okoline. Primjerice, snažna aktivacija u mapi za crvenu boju može se postići kada se crvena točka nalazi na zelenoj pozadini jer to uzrokuje značajnu razliku u obilježjima u ulaznome signalu. S druge strane, slabija će se aktivnost registrirati kada je crvena točka okružena drugim crvenim točkama. Mapa istaknutosti šalje ulazne podatke u mapu odabira koja potom odabire lokaciju s maksimalnom amplitudom u mapi istaknutosti. Mapa odabira zapravo ukazuje na to gdje je trenutno lociran fokus pažnje. Izračun istaknutosti i odabir najistaknutije lokacije ovisi o inhibitornim interakcijama u neuronskoj mreži. Stoga će u nastavku teksta biti riječi o lateralnoj inhibiciji.

Lateralna je inhibicija anatomska struktura koja doprinosi formiranju receptivnoga polja stanice, a može se pronaći na svim razinama vidnoga procesiranja, počevši od retine i LGN-a pa sve do vidnoga korteksa (Spillmann, 2014; Spillmann i sur., 2015). Receptivno se polje može definirati kao područje vidnoga polja koje projicira svjetlo prema receptorima koji mogu aktivirati stanicu, a sastoji se od centra i okoline koji imaju antagonistički efekt na aktivaciju stanice. Primjerice, horizontalne i amakrine stanice u retini posreduju u inhibiciji koja oblikuje isključenu komponentu stanica *uključen centar – isključena okolina* (engl. *ON-center OFF-surround*) i stanica *isključen centar – uključena okolina* (engl. *OFF-center ON-surround*). Ime stanice, dakle, označava cirkularnu ekscitatornu (*uključen*) i inhibitornu (*isključen*) zonu koje dovode do oponentnih interakcija. Slične se strukture također mogu pronaći u LGN-u i u vidnome korteksu. Važno je istaknuti da obje vrste retinalnih stanica ne reagiraju na uniformnu stimulaciju cjelokupnoga receptivnog polja ili slabo reagiraju na nju, iz čega se može zaključiti da kodiraju kontrast između centra i okoline receptivnoga polja, a u podlozi je mehanizam lateralne inhibicije (Domijan, 2021). To je obilježje važno za razumijevanje mnogih perceptivnih fenomena, poput vidnih iluzija (Spillmann, 2014).

U računalnome modeliranju postoje dvije vrste neuronskih arhitektura lateralne inhibicije: nepovratna ili uzlazna inhibicija i povratna ili silazna inhibicija (Grossberg, 1988; Levine, 2019). Uzlazna se inhibicija odnosi na uzlazne projekcije kolaterala lateralne inhibicije prema sljedećemu stadiju procesiranja u hijerarhiji.

Bitno je naglasiti da neuroni unutar istoga sloja neuronske mreže nisu u međusobnoj interakciji, već se inhibitorni učinak prenosi na sljedeći stadij procesiranja. Budući da ciljni neuroni uvijek konvergiraju prema fiksnoj točki, uzlazna se inhibicija najčešće koristi u modeliranju ranoga vidnog procesiranja, poput prostorne percepcije, percepcije svjetlina i percepcije pokreta (Carpenter i Grossberg, 1991; Grossberg, 1988). Kod modeliranja vidne pažnje koristi se za izračun istaknutosti ili kontrasta obilježja unutar mapa obilježja (Itti i Koch, 2001). Pretpostavimo, primjerice, da se ulazni signal sastoji od crvene točke okružene većim brojem zelenih točaka. U tome je slučaju crvena točka istaknutija od zelenih točaka jer vidno iskače na podlozi. Taj se efekt objašnjava postojanjem nezavisnih uzlaznih lateralnih inhibicija u mapi za crvenu i zelenu boju. Ukupna količina lateralne inhibicije u mapi za crvenu boju bit će mala jer postoji samo jedna crvena točka, što će rezultirati snažnom aktivacijom na lokaciji crvene točke. Suprotno tomu, veći broj zelenih točaka proizvest će snažnu lateralnu inhibiciju, što će posljedično rezultirati smanjenom razinom aktivacije na lokacijama gdje je zelena boja. Stoga će se crvena točka u odnosu na zelene točke isticati zbog jače razine aktivacije u mapi istaknutosti i bit će prva odabrana u mapi odabira.

Povratna je inhibicija drugi oblik lateralne inhibicije, a odnosi se na uzajamne lateralne interakcije unutar istoga sloja neurona (Grossberg, 1988; Levine, 2019). Takva se mreža obično sastoji od skupa ekscitatornih neurona koji su recipročno povezani s manjim skupom inhibitornih interneurona, stoga je moguća mnogo kompleksnija dinamika neurona, poput oscilacija i kaosa (Ermentrout, 1992). Parametrima mreže određeno je koju će vrstu dinamike mreža pokazati, odnosno, to određuju sinaptičke težine koje kontroliraju jačinu samoekscitacije i lateralne inhibicije. U određenome rasponu parametara mreža s povratnom inhibicijom dolazi do fiksne točke gdje jedan neuron ostaje maksimalno aktivan, dok su svi drugi neuroni inhibirani do nule (Rutishauser i Douglas, 2009; Rutishauser i sur., 2011). Pobjednik je onaj neuron koji prima najjači *input*, što je ekstreman oblik kompeticije poznat pod nazivom *pobjednik uzima sve* (engl. *winner-takes-all*, *WTA*). Mreža WTA donosi binarnu odluku o tome koja će jedinica ostati aktivna, a koja će se ugasiti, stoga se najčešće koristi u modeliranju donošenja odluka, prepoznavanju objekata i vidnoj pažnji (Carpenter i Grossberg, 1991; Grossberg, 1988). U modeliranju vidne pažnje koristi se za odabir najistaknutije lokacije na koju je potrebno usmjeriti pažnju (Itti i Koch, 2001).

Problem je kod standardne mreže WTA što brzo gubi kapacitet reprezentacije svih pobjednika kako se povećava broj pobjedničkih neurona (Haarmann i Usher, 2001; Usher i Cohen, 1999). Za mrežu je nepoželjno da više pobjedničkih neurona bude simultano aktivno, što se, primjerice, događa u situaciji modeliranja objektne pažnje i pažnje usmjerene na obilježja gdje mreža WTA mora odabrati sve lokacije na kojima se nalazi objekt ili sve lokacije s istim obilježjem. Standardna mreža WTA ne može reprezentirati više pobjednika jer ukupna količina lateralne inhibicije među neuronima raste proporcionalno broju aktivnih neurona. Posljedično, čak će se i



neuroni koji primaju snažan ulazni signal u konačnici ugasi do nule i neće moći reprezentirati objekt ili obilježje pobjedničkoga neurona. Taj se problem ne može jednostavno riješiti smanjivanjem jačine lateralne inhibicije jer će slaba inhibicija također dopustiti neuronima koji nisu pobjednici da ostanu aktivni. Dodatna je poteškoća što je nemoguće unaprijed znati veličinu pobjedničkoga objekta ili broj lokacija pobjedničkoga obilježja da bi se precizno prilagodile sinaptičke težine. Ključno je pronaći način za kontrolu pretjerane inhibicije. Postoje, naime, dvije biopsihološki potencijalne komponente koje mogu riješiti problem simultane reprezentacije arbitrarno velikoga broja pobjedničkih neurona (Marić, 2022).

Marić i Domijan (2018a) predložili su novi model povratne kompetitivne neuronske mreže za selektivnu vidnu pažnju koji može odabrati lokaciju, objekt ili specifičnu vrijednost obilježja ovisno o zahtjevima zadatka. Model je nazvan mreža F-WTA (engl. *feature-based WTA*) jer je jedinica odabira apstraktna vrijednost obilježja odabrana silaznim signalima. Standardnu mrežu WTA proširili su dvama računalnim mehanizmima: dinamičkom regulacijom sinaptičkoga prijenosa (Abbott i Regehr, 2004) i dendritima (Häusser i Mel, 2003; London i Häusser, 2005). Pomoću presinaptičke inhibicije inhibitorni interneuron izračunava funkciju maksimuma umjesto sume ulaznih signala iz ekscitatornih neurona. Tako mehanizam retrogradne inhibitorne signalizacije dinamički regulira sinaptički prijenos, smanjuje ukupnu količinu inhibicije u mreži te omogućava postojanje više pobjednika u mreži. Samoekscitacija i komunikacija između susjednih ekscitatornih neurona odvijaju se preko dendrita. Dendriti su modelirani kao nezavisne jedinice sa sigmoidnim funkcijama čiji se *outputi* linearno sumiraju u glavnome deblu i tijelu stanice, što sprječava pretjeranu ekscitaciju u mreži uzrokovanu pozitivnom povratnom petljom. Mreži se tako omogućuje da bude osjetljiva na veličinu ulaznoga signala. Predloženi računalni elementi povećavaju stabilnost mreže WTA, ali simultano povećavaju i fleksibilnost usmjeravanja pažnje u skladu sa zadatkom. Mreža F-WTA, za razliku od prethodnih modela kompetitivnih neuronskih mreža, može integrirati informacije kroz prostor i vrijeme tako da spacijalni uzorak dan silaznim signalima sprema u kratkoročno pamćenje. Računalne simulacije pokazale su da predloženi model uspješno odabire sve lokacije s odabranim obilježjem, što podržava teoriju Bulove mape o vidnoj pažnji usmjerenoj na obilježja (Huang i Pashler, 2007).

Osim toga, elaborirana verzija mreže F-WTA uspješno simulira pažnju usmjerenu na objekt (Marić i Domijan, 2019). U potonjemu je istraživanju mreža F-WTA uklopljena u veću neuronsku arhitekturu s mrežom za praćenje konture i mrežom za detekciju L-spojnika koje omogućavaju da se pojačana aktivnost širi od ciljne lokacije duž svih spojenih lokacija i tako odabire sve elemente koji pripadaju istomu objektu. Pretpostavljeni model implementira složenu kognitivnu operaciju mentalnoga praćenja konture, ključnu vidnu rutinu koja vidnomu sustavu omogućava odvajanje relevantnih od irelevantnih objekata na vidnoj sceni s mnogo objekata (Roelfsema i Houtkamp, 2011). Dinamika mreže u skladu je s empirijskim podacima o dinamici mentalnoga praćenja konture (Jolicoeur i sur., 1991), gdje

vrijeme praćenja konture raste monotono s većom udaljenošću znaka od ciljne lokacije, s povećanjem blizine distraktora i s većom zakrivljenošću konture. Kombinirani rezultati istraživanja (Marić i Domijan 2018a, 2019) ukazuju na to da mreža F-WTA ujedinjuje teoriju Bulove mape (Huang i Pashler, 2007) i teoriju inkrementalnoga grupiranja (Roelfsema i Houtkamp, 2011) u cjelovitu teoriju o vidno-prostornoj selekciji koja može podržati i usmjeravanje pažnje na lokaciju, na objekt ili na obilježje.

### Utjecaj očekivanja na vidnu percepciju

Prema teoriji prediktivnoga kodiranja vidna se percepcija može promatrati kao proces testiranja hipoteza o vjerojatnim uzrocima registrirane retinalne stimulacije. Pritom se hipoteze evaluiraju s obzirom na osjetne podatke u skladu s načelima Bayesove statistike. Predikcije ili hipoteze kodiraju prethodno znanje o pravilnostima u okolini, odnosno, sadrže generativni model podataka. Hipoteze se uspoređuju s opaženim senzornim podacima da bi se izračunala pogreška predikcije, drugim riječima, da bi se odredilo koliko je odstupanje generativnoga modela od danih podataka (Clark, 2013; Hohwy, 2013). Bayesovo pravilo opisuje kako revidirati generativni model u skladu s novim podacima tako da specificira izračun posteriorne vjerojatnosti dane hipoteze na temelju apriorne vjerojatnosti hipoteze, uvjetne vjerojatnosti da je hipoteza točna za dane podatke i vjerojatnosti opaženih podataka. S prediktivnim je kodiranjem blisko povezan princip slobodne energije prema kojemu je pogreška predikcije nepoželjna jer signalizira da je pojedinac izgubio homeostatsku ravnotežu s okolinom. Princip slobodne energije također pomaže objasniti kako optimizirati generativne modele u hijerarhijskoj arhitekturi poput vidnoga korteksa, gdje postoji protok predikcija i pogrešaka predikcije kroz više stadija obrade informacija (Friston, 2008, 2010).

Teorija prediktivnoga kodiranja pridaje specifičnu ulogu uzlaznim i silaznim vezama (Bastos i sur., 2015; Keller i Mrsic-Flogel, 2018; Shipp, 2016). Silazne veze prenose predikcije ili očekivanja o nadolazećoj senzornoj stimulaciji prema sljedećemu, nižem području. Suprotno tomu, uzlazne veze izračunavaju pogrešku predikcije i prenose je višoj razini u vidnoj hijerarhiji. Prema tome, uzlazna bi aktivnost trebala biti snažna kada se vidni sustav suoči s nepredvidljivim podražajem jer je njegova aktivnost proporcionalna odstupanju senzornih signala od predikcije. S druge strane, predvidljivi bi podražaj trebao generirati samo slabu uzlaznu aktivnost jer nema odstupanja i jer silazne veze uspješno mogu objasniti što ga je uzrokovalo, stoga nema novih informacija koje treba komunicirati višemu području u hijerarhiji. Dodatna je prednost te sheme procesiranja s predvidljivim podražajem što uzlazne veze ne generiraju veliku frekvenciju okidanja akcijskih potencijala i tako štede energiju (Aitchison i Lengyel, 2017). Računalne implementacije prediktivnoga kodiranja uspješno modeliraju neka od obilježja aktivnosti stanica u vidnome korteksu, poput pojačane aktivacije na krajevima linija i pristrane kompeticije (Rao i Ballard, 1999; Spratling, 2008, 2010).

Nekoliko je autora predložilo da prediktivno kodiranje implicira kognitivnu probojnost vida (engl. *cognitive penetrability of vision, CPV*), sugerirajući tako da generativni modeli izravno moduliraju i oblikuju vidnu percepciju (Lupyan, 2015, 2017a; Newen i Vetter, 2017; O'Callaghan i sur., 2017; Vetter i Newen, 2014). Primjerice, Lupyan (2015) navodi da očekivanja, znanje i zahtjevi zadatka mogu oblikovati percepciju na svim hijerarhijskim razinama, i to tako da nijedan dio percepcije ne ostave netaknutim. Taj argument proizlazi iz globalnoga umanjivanja pogreške predikcije koja ograničava uzlaznu aktivnost očekivanjima koja se prenose silaznim vezama. Povrh toga, podložnost percepcije kogniciji implicira da su naša vjerovanja u pouzdanost percepcije pogrešna. Vidna je percepcija dobra u prikupljanju informacija iz okoline onoliko koliko joj to njezini generativni modeli dopuštaju (Lupyan, 2017b). U skladu s tim zaključkom postoje mnogobrojna bihevioralna istraživanja koja ukazuju na silazni utjecaj na percepciju, kao što je efekt upamćene boje objekta, utjecaj nošenja ruksaka na percepciju strmine brda, utjecaj raspoloženja na percepciju svjetline i sl. (detaljan pregled tih istraživanja dali su Firestone i Scholl, 2016). Također, postoje studije nastale na temelju fMRI-ja koje pokazuju modulaciju neuronske aktivnosti u vidnim centrima kao što su područja V1, V2 i V4, a koja je povezana s očekivanjima i prethodnim znanjem (detaljan pregled tih studija dali su O'Callaghan i sur., 2017).

Međutim, bihevioralna istraživanja koja idu u prilog CPV-u kritizirana su zbog nedovoljne kontrole svih relevantnih faktora koji mogu utjecati na rezultate istraživanja (Firestone i Scholl, 2016; Marić i Domijan, 2018b). Kao važna prepreka u testiranju CPV-a ističe se da odgovor ispitanika u nekome zadatku ne mora nužno izravno reflektirati njihovu vidnu percepciju iz jednostavnoga razloga što je simultano pod utjecajem i drugih procesa kao što su pamćenje, prosudbe i donošenje odluke. Primjerice, zbog nošenja teških ruksaka ispitanici su precjenjivali strminu brda, što sugerira da su kinestetičke informacije iz mišića modulirale percepciju nagiba brda (Bhalla i Proffitt, 1999). Međutim, taj nalaz može jednostavno odražavati i zahtjeve eksperimenta jer je ispitanicima bilo očito koja se hipoteza testira. Kada je u replikaciji istraživanja odnos između ruksaka i perceptivnoga zadatka bio dizajniran tako da je bio manje očigledan, efekt ruksaka je nestao (Durgin i sur., 2009). Takvi nalazi upućuju na zaključak da u istraživanjima o CPV-u postoji opća tendencija prema miješanju vidne percepcije s prosudbom ili donošenjem odluke (Firestone i Scholl, 2017).

Slična poteškoća u razlikovanju između percepcije i donošenja odluke također se pojavljuje u istraživanjima koja ispituju efekt prijašnjega znanja na osnovne perceptivne attribute poput boje. Nekoliko istraživanja sugerira da postoji tzv. efekt upamćene boje objekta, gdje su podešavanja boje objekta, obično povezanoga s jednom dijagnostičkom bojom, prema neutralnoj sivoj boji bila pristrana prema komplementarnoj boji u kojoj se taj objekt inače pojavljuje (Hansen i sur., 2006; Olkkonen i sur., 2008; Witzel i sur., 2011). Primjerice, banana inducira percepciju žute boje i stoga ispitanici, da bi neutralizirali taj mnemonički efekt, svoja

podešavanja umjesto prema neutralnoj sivoj preusmjeravaju prema komplementarnoj plavoj boji. Međutim, efekt upamćene boje objekta može se pojaviti i kao rezultat neodređenih uputa ispitanicima, ali i njihove svjesne odluke da se prilagođena boja pomakne od neutralne sive boje da bi bili sigurni da su je dobro podesili (Zeimbekis, 2013). Valenti i Firestone (2019) eliminirali su pristranost u odgovorima tako što su tražili od ispitanika da odaberu jednu neobičnu sliku među trima alternativama (siva banana, plavkasta banana i sivi objekt bez dijagnostičke boje). U tome su uvjetu ispitanici trebali odabrati sivu bananu kao neobičnu jer im je trebala izgledati žučkasto, dok im je plavkasta banana trebala izgledati neutralno sivo i nije se trebala razlikovati od sivoga objekta bez dijagnostičke boje. Međutim, ispitanici su dominantno odabrali plavkastu bananu kao neobičnu, iz čega se može zaključiti da nisu bili pod utjecajem dosjećanja boje iz pamćenja.

Važan je metodološki problem za istraživanja utemeljena na fMRI-ju koja idu u prilog CPV-u to što nemaju dovoljno dobru prostornu i vremensku rezoluciju da bi razlikovala doprinose uzlaznih i silaznih veza na trenutno vidno procesiranje. Svaki vokal spacijalno uprosječuje aktivnost desetak tisuća neurona koji su smješteni unutar 1 mm<sup>3</sup> kore velikoga mozga (Olman, 2015), stoga signal fMRI-ja može pomiješati neurone koji su pod utjecajem silaznih modulacija sa susjednom populacijom neurona koji to nisu. Da bi se dokazao CPV, nije dovoljno samo pokazati da su neki neuroni modulirani silaznim utjecajima, nego i da nema odvojene pod mreže koja je zaštićena bilo od kakvih silaznih utjecaja (Marić i Domijan, 2022). Alilović i suradnici (2019) te Aitken i suradnici (2020) pokazali su, koristeći magnetoencefalografiju (MEG) koja ima odličnu temporalnu rezoluciju, da prije zadavanja podražaja te unutar prvih 150 ms od zadavanja podražaja nema modulacije senzornih signala. Unatoč tomu što model prediktivnoga kodiranja predviđa da bi očekivanja u tome stadiju već trebala pripremiti vidni sustav za nadolazeći podražaj, to se nije pokazalo na snimci MEG-a.

Povrh svega navedenoga, bihevioralna i neuroznanstvena istraživanja CPV-a često su provedena na malome broju ispitanika, što dovodi do nedovoljne statističke snage za detekciju stvarnoga efekta. Stoga istraživači ponekad pribjegavaju traženju obrazaca u podacima umjesto da testiraju hipotezu, a to svakako nije način kako se hipoteze testiraju jer takva strategija može rezultirati lažno pozitivnim nalazima o CPV-u (Francis, 2019). Primjerice, Staadt i suradnici (2020) pokazali su da ispitanici, nakon što su kratko gledali superpoziciju dviju ortogonalno orijentiranih rešetki, izvještavaju o novoj iluziji. Nakon nagloga uklanjanja jedne od prikazanih orijentacija opažali su izvještavali o iluzornoj percepciji aritmetičke sredine između prethodne i trenutne orijentacije. Međutim, efekt se pojavio samo kod sedam od 15 ispitanika. Štoviše, čak i oni ispitanici koji su izvijestili da su vidjeli iluziju, vidjeli su je samo povremeno.

S obzirom na prethodno opisane prigovore, možemo zaključiti da je status CPV-a i dalje nejasan, s time da postoje snažne indicije da se vidna percepcija može zaštititi od kognitivnih utjecaja, pa tako i od očekivanja, što je u suprotnosti s

modelom prediktivnoga kodiranja. Stoga se postavlja pitanje može li se utjecaj silaznih putova na vidnu percepciju sagledati i iz drugačije teorijske perspektive koja ne pretpostavlja nužno CPV. Upravo su takve teorije opisane u sljedećemu poglavlju.

### **Teorijske alternative prediktivnomu kodiranju**

Iako je danas dominantan teorijski pristup u objašnjavanju kortikalne obrade informacija, model prediktivnoga kodiranja nije i jedini model koji objašnjava ulogu silaznih putova. Drugačiji pristup silaznim putovima nude teorija adaptivne rezonancije i teorija o dvostrukim kontrastovima u vidnoj hijerarhiji, koje će se ukratko prikazati u nastavku teksta.

Teorija adaptivne rezonancije (engl. *adaptive resonance theory*, ART; Grossberg, 2013, 2017) pruža računalni argument da silazne veze u vidnome korteksu ne impliciraju nužno kognitivnu probojnost vidne percepcije. Budući da se mnoge neuronske mreže suočavaju s problemom katastrofalnoga zaboravljanja zbog toga što učenje novih uzoraka briše ranije upamćene uzorke, ART je primarno dizajniran za rješavanje problema stabilnosti učenja i pamćenja u promjenljivoj okolini. Prema Grossbergu (2013) katastrofalno se zaboravljanje sprječava usporedbom ulaznih podataka s naučenim, silaznim očekivanjima koje komuniciraju silazne veze. Ako se ulazni signal slaže s prethodno naučenim kodovima, odnosno kategorijama, registrira se kao poznati uzorak. To se slaganje signalizira rezonancijom ili uzajamnim ekscitatornim pojačanjem između senzornoga uzorka i silazne aktivacije. Grossberg (2017) je argumentirao da rezonantno stanje u mreži odgovara svjesnomu vidnom iskustvu. Nasuprot tomu, ako postoji neslaganje između ulaznoga uzorka i naučenih očekivanja, aktivira se sustav detekcije noviteta koji resetiranjem trenutno aktivnoga, pogrešnog očekivanja briše njegove tragove iz aktivnosti mreže.

Iz opisa mreže ART može se zaključiti da ona drugačije upravlja (ne)slaganjem između ulaznih i silaznih signala u odnosu na prediktivno kodiranje, stoga silazne predikcije ne mogu utjecati na vidnu percepciju kao što sugeriraju Lupyan (2015) te O'Callaghan i suradnici (2017). U mreži ART neuronsko je procesiranje ponajprije vođeno ulaznim signalima iz ulaznoga uzorka, što se uzima kao argument da je ART prediktivni sustav koji nije kognitivno probojan.

Polazeći od modela integracije percepcije i kognicije koji su predložili Domijan i Šetić (2016), Marić i Domijan (2020) razvili su neuronski model interakcije između percepcije boje i pamćenja boje koji počiva na ART-u, tzv. *color ART*, da bi objasnili kako se oponentni odgovori za boju u ranome vidnom procesiranju transformiraju u kategorije boja u kasnijim stadijima. U modelu su demonstrirali kako silazne veze doprinose stabilnomu prepoznavanju i svjesnomu iskustvu boja. Pokazali su i da isti mehanizmi koji omogućavaju stabilnost učenja također sprječavaju da očekivanja izravno utječu na percepciju. Empirijske nalaze o efektima očekivanja i prijašnjega znanja na percepciju boje, poput efekta upamćene boje objekta i iluzije španjolskoga

dvorca, pripisuju privremenoj nestabilnosti u dinamici mreže koja se događa za vrijeme traženja najboljega slaganja između uzlaznih podataka i silaznih očekivanja. Jednom kada mreža dođe do rezonancije, ona je u potpunosti otporna na dodatne silazne utjecaje. Može se zaključiti da je glavna uloga silaznih veza povećati vremensku pouzdanost transfera ulazne informacije prema višim područjima, a ne komunicirati pogrešku predikcije. Stoga je u tome istraživanju argumentirano da je ART dobra teorijska alternativa prediktivnomu kodiranju koja može objasniti nekoliko nalaza o silaznim efektima na vidnu percepciju na potpuno drugačiji način.

Teorija o dvostrukim kontratokovima koja je opisana u uvodnome dijelu pretpostavlja postojanje dvaju odvojenih kontratokova, a to su supragranularni i infragranularni tok, od kojih svaki ima svoj uzlazni i silazni put. Polazeći od te teorije, Marić i Domijan (2022) predlažu model prema kojemu dvostruki kontratokovi predstavljaju neuroanatomsku osnovu za razdvajanje percepcije od očekivanja. Prema toj hipotezi supragranularni tok u kompleksu V1 – V4 implementira one izračune koji se tradicionalno pripisuju ranomu vidu, pa tako konstruira reprezentaciju površine u prostoru poput integracije kontura, boje, svjetlosti i razdvajanja površina na različite dubine (Marr, 1982; Pylyshyn, 1999). Ta je reprezentacija kognitivno neprobojna zahvaljujući kontrolnim mehanizmima koji dinamički preusmjeravaju protok signala između dvaju tokova. S druge strane, silazni put u infragranularnome kontratoku nosi i informacije o očekivanjima te je on kognitivno probojan. Tokovi nisu u međusobnoj interakciji nego se u danome trenutku izmjenjuju da bi višim kortikalnim centrima dostavili svoj rezultat. Marić i Domijan (2022) sugeriraju da dva odvojena puta silaznih informacija postoje zbog toga što nose bitno drugačija znanja o okolini. Silazne projekcije u supragranularnome toku kodiraju specifično znanje pomoću univerzalnih pravilnosti neovisnih o situaciji, a koje pomaže vidnomu sustavu integrirati odvojene elemente slike u perceptivne grupe. Primjerice, konture koje su orijentirane u istome smjeru percipiramo kao cjelinu u skladu s geštalt-načelom dobre forme. Suprotno tomu, silazne projekcije u infragranularnome toku kodiraju statističke pravilnosti koje su specifične za određenu situaciju. Primjerice, mogu uključivati znanje o vjerojatnostima pojavljivanja podražaja u okolini ili o povezanosti između obilježja podražaja koja se često pojavljuju zajedno.

## **Zaključak**

Utjecaj je silaznih veza na vidno procesiranje kompleksan i ne može se svesti samo na jedan proces. Ekstenzivnim pregledom suvremene literature iz područja neuroznanosti, psihologije i računalnoga modeliranja može se zaključiti da silazni utjecaj dovodi do različitih ishoda ovisno o vrsti neuronske arhitekture u koju je uklupljen. Silazne veze unutar dorzalnoga puta doprinose usmjeravanju pažnje na lokacije, objekte i obilježja na spacijalnoj mapi. Neuronsko je modeliranje pokazalo da ista neuronska mreža s lateralnom inhibicijom može odabrati lokaciju u prostoru, objekt ili obilježje, ovisno o tome kakav signal dobiva putem silaznih putova.

Predikcija je toga modela da postoji jedna neuronska struktura koja može podržati različite oblike selektivne pažnje, što tek treba ispitati metodama oslikavanja mozga. Također, potrebno je dizajnirati nove psihofizičke zadatke kojima bi se ispitalo utječu li različiti formati selektivne pažnje jedan na drugoga te kako to čine. Nadalje, ista neuronska mreža može se uklopiti u veću neuronsku arhitekturu za modeliranje odnosa između pažnje i perceptivne organizacije (Domijan i Marić, 2024).

S druge strane, silazne veze unutar ventralnoga puta sudjeluju u komuniciranju očekivanja o nadolazećim podražajima. Međutim, ostaje nejasno mogu li očekivanja mijenjati sadržaj vidne percepcije. Prema modelu prediktivnoga kodiranja očekivanja direktno mijenjaju percepciju jer objašnjavaju uzroke neposredne retinalne stimulacije. S druge strane, teorija adaptivne rezonancije sugerira da silazni putovi imaju samo modulatorni učinak i da ne mogu trajno mijenjati percepciju koja je pod snažnim utjecajem uzlaznih putova. Nadalje, model dvostrukih kontratokova sugerira da je moguće neuroanatomski razdvojiti silazne putove koji sudjeluju u percepciji od onih koji sudjeluju u komunikaciji očekivanja. Buduća istraživanja oslikavanjem mozga putem ultrajakoga magnetskog polja imat će dovoljnu prostornu preciznost da bi razlučila aktivnost neurona u različitim slojevima korteksa. Tom metodom bit će moguće testirati hipotezu jesu li su svi neuroni pod utjecajem očekivanja, kako to predviđa model prediktivnoga kodiranja, ili su neki neuroni ipak zaštićeni od kognitivnih utjecaja, kako to predviđaju teorija adaptivne rezonancije i model dvostrukih kontratokova. Također, potrebno je uložiti dodatan napor u dizajniranje novih psihofizičkih zadataka koji će bolje kontrolirati pristranosti u odgovorima ispitanika te tako razlučiti utjecaj očekivanja na percepciju od utjecaja očekivanja na postperceptivne procese kao što su perceptivne prosudbe i donošenje odluke.

## Literatura

- Abbott, L. F. i Regehr, W. G. (2004). Synaptic computation. *Nature*, 431(7010), 796–803.  
<https://doi.org/10.1038/nature03010>
- Aitchison, L. i Lengyel, M. (2017). With or without you: Predictive coding and Bayesian inference in the brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 46, 219–227.  
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2017.08.010>
- Aitken, F., Turner, G. i Kok, P. (2020). Prior expectations of motion direction modulate early sensory processing. *Journal of Neuroscience*, 40(33), 6389–6397.  
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0537-20.2020>
- Ailović, J., Timmermans, B., Reteig, L. C., van Gaal, S. i Slagter, H. A. (2019). No evidence that predictions and attention modulate the first feedforward sweep of cortical information processing. *Cerebral Cortex*, 29(5), 2261–2278.  
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhz038>

- Angelucci, A., Bijanzadeh, M., Nurminen, L., Federer, F., Merlin, S. i Bressloff, P. C. (2017). Circuits and mechanisms for surround modulation in visual cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 40, 425–451. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-072116-031418>
- Bastos, A. M., Lundqvist, M., Waite, A. S., Kopell, N. i Miller, E. K. (2020). Layer and rhythm specificity for predictive routing. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, 117(49), 31459–31469. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014868117>
- Bastos, A. M., Vezoli, J., Bosman, C. A., Schoffelen, J.-M., Oostenveld, R., Dowdall, J. R., De Weerd, P., Kennedy, H. i Fries, P. (2015). Visual areas exert feedforward and feedback influences through distinct frequency channels. *Neuron*, 85(2), 390–401. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.12.018>
- Bhalla, M. i Proffitt, D. R. (1999). Visual-motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25(4), 1076–1096. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.25.4.1076>
- Bickford, M. E. (2016). Thalamic circuit diversity: Modulation of the driver/modulator framework. *Frontiers in Neural Circuits*, 9, članak 86. <https://doi.org/10.3389/fncir.2015.00086>
- Briggs, F. (2020). Role of feedback connections in central visual processing. *Annual Review of Vision Science*, 6, 313–334. <https://doi.org/10.1146/annurev-vision-121219-081716>
- Brooks, J. L. (2014). Traditional and new principles of perceptual grouping. U: J. Wagemans (Ur.), *The Oxford handbook of perceptual organization* (str. 57–87). Oxford University Press.
- Buffalo, E. A., Fries, P., Landman, R., Buschman, T. J. i Desimone, R. (2011). Laminar differences in gamma and alpha coherence in the ventral stream. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(27), 11262–11267. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011284108>
- Buffalo, E. A., Fries, P., Landman, R., Liang, H. i Desimone, R. (2010). A backward progression of attentional effects in the ventral stream. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(1), 361–365. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907658106>
- Carpenter, G. A. i Grossberg, S. (Ur.). (1991). *Pattern recognition by self-organizing neural networks*. MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/5271.001.0001>
- Chen, Z. (2012). Object-based attention: A tutorial review. *Attention, Perception & Psychophysics*, 74(5), 784–802. <https://doi.org/10.3758/s13414-012-0322-z>
- Clark, A. (2013). Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *Behavioral and Brain Sciences*, 36(3), 1–73. <https://doi.org/10.1017/S0140525X12000477>
- Domijan, D. (2021). Neuronske osnove kontekstualnih interakcija u vidnoj percepciji. U: V. Kolesarić, D. Ivanec i D. Domijan (Ur.), *Kontekst u psihologiji. Konceptualni, teorijski i istraživački aspekti* (str. 95–140). Novi redak.



- Domijan, D. i Marić, M. (2024). An interactive cortical architecture for perceptual organization by accentuation. *Neural Networks*, 169, 205–225. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2023.10.028>
- Domijan, D. i Šetić, M. (2016). Resonant dynamics of grounded cognition: Explanation of behavioral and neuroimaging data using the ART neural network. *Frontiers in Psychology*, 7, članak 139. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00139>
- Drayson, Z. (2017). Modularity and the predictive mind. U: T. Metzinger i W. Wiese (Ur.), *Philosophy and predictive processing: 12*. MIND Group. Preuzeto s <https://predictive-mind.net/papers/modularity-and-the-predictive-mind>
- Durgin, F. H., Baird, J., Greenburg, M., Russell, R., Shaughnessy, K. i Waymouth, S. (2009). Who is being deceived? The experimental demands of wearing a backpack. *Psychonomic Bulletin & Review*, 16(5), 964–969. <https://doi.org/10.3758/PBR.16.5.964>
- Eriksen, C. W. i St. James, J. D. (1986). Visual attention within and around the field of focal attention: A zoom lens model. *Perception & Psychophysics*, 40(4), 225–240. <https://doi.org/10.3758/bf03211502>
- Ermentrout, B. G. (1992). Complex dynamics in winner-take-all neural nets with slow inhibition. *Neural Networks*, 5(3), 415–431. [https://doi.org/10.1016/0893-6080\(92\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0893-6080(92)90004-3)
- Felleman, D. J. i Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1(1), 1–47. <https://doi.org/10.1093/cercor/1.1.1-a>
- Firestone, C. i Scholl, B. J. (2016). Cognition does not affect perception: Evaluating the evidence for „top-down” effects. *Behavioral and Brain Sciences*, 39, članak e229. <https://doi.org/10.1017/S0140525X15000965>
- Firestone, C. i Scholl, B. J. (2017). Seeing and thinking in studies of embodied „perception”. *Perspectives on Psychological Science*, 12(2), 341–343. <https://doi.org/10.1177/1745691616679944>
- Francis, G. (2019). *Hypothesis testing reconsidered (Elements in perception)*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108582995>
- Friston, K. (2008). Hierarchical models in the brain. *PLoS Computational Biology*, 4(11), članak e1000211. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000211>
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: A unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience*, 11(2), 127–138. <https://doi.org/10.1038/nrn2787>
- Gage, N. M. i Baars, B. J. (Ur.) (2018). *Fundamentals of cognitive neuroscience: A beginner's guide* (2<sup>nd</sup> ed.). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-03767-7>
- Gilbert, C. D. i Li, W. (2013). Top-down influences on visual processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(5), 350–363. <https://doi.org/10.1038/nrn3476>
- Grossberg, S. (1988). Nonlinear neural networks: Principles, mechanisms, and architectures. *Neural Networks*, 1, 17–61. [https://doi.org/10.1016/0893-6080\(88\)90021-4](https://doi.org/10.1016/0893-6080(88)90021-4)
- Grossberg, S. (2013). Adaptive resonance theory: How a brain learns to consciously attend, learn, and recognize a changing world. *Neural Networks*, 37, 1–47. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neunet.2012.09.017>

- Grossberg, S. (2017). Towards solving the hard problem of consciousness: The varieties of brain resonances and the conscious experiences that they support. *Neural Networks*, 87, 38–95. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neunet.2016.11.003>
- Haarmann, H. i Usher, M. (2001). Maintenance of semantic information in capacity limited item short-term memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, 8(3), 568–578. <https://doi.org/10.3758/bf03196193>
- Hansen, T., Olkkonen, M., Walter, S. i Gegenfurtner, K. R. (2006). Memory modulates color appearance. *Nature Neuroscience*, 9(11), 1367–1368. <https://doi.org/10.1038/nn1794>
- Häusser, M. i Mel, B. W. (2003). Dendrites: Bug or feature? *Current Opinion in Neurobiology*, 13(3), 372–383. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(03\)00075-8](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(03)00075-8)
- Hohwy, J. (2013). *The predictive mind*. Oxford University Press.
- Hollingworth, A., Maxcey-Richard, A. M. i Vecera, S. P. (2012). The spatial distribution of attention within and across objects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 38(1), 135–151. <https://doi.org/10.1037/a0024463>
- Huang, L. i Pashler, H. (2007). A Boolean map theory of visual attention. *Psychological Review*, 114(3), 599–631. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.114.3.599>
- Itti, L. i Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 194–203. <https://doi.org/10.1038/35058500>
- Jolicoeur, P., Ullman, S. i Mackay, M. (1991). Visual curve tracing properties. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 17(4), 997–1022. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.17.4.997>
- Keller, G. B. i Mscic-Flogel, T. D. (2018). Predictive processing: A canonical cortical computation. *Neuron*, 100(2), 424–435. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.10.003>
- Lennie, P. (1998). Single units and visual cortical organization. *Perception*, 27, 889–935. <https://doi.org/10.1068/p270889>
- Levine, D. S. (2019). *Introduction to neural and cognitive modeling* (3<sup>rd</sup> ed.). Routledge.
- London, M. i Häusser, M. (2005). Dendritic computation. *Annual Review of Neuroscience*, 28(1), 503–532. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.28.061604.135703>
- Lupyan, G. (2015). Cognitive penetrability of perception in the age of prediction: Predictive systems are penetrable systems. *Review of Philosophy and Psychology*, 6(4), 547–569. <https://doi.org/10.1007/s13164-015-0253-4>
- Lupyan, G. (2017a). Changing what you see by changing what you know: The role of attention. *Frontiers in Psychology*, 8, članak 553. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00553>
- Lupyan, G. (2017b). How reliable is perception? *Philosophical Topics*, 45(1), 81–106. <https://doi.org/10.17605/OSF.IO/R7SJJ>
- Macknik, S. L. i Martinez-Conde, S. (2009). The role of feedback in visual attention and awareness. U: M. S. Gazzaniga (Ur.), *The cognitive neuroscience* (str. 1165–1179). MIT Press.

- Marić, M. (2022). *Neurodynamic models of top-down effects on visual perception*. [Neobjavljena doktorska disertacija]. Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet. <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:186:266979>
- Marić, M. i Domijan, D. (2018a). A neurodynamic model of feature-based spatial selection. *Frontiers in Psychology*, 9, članak 417. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00417>
- Marić, M. i Domijan, D. (2018b). Mogu li kognicija i emocije utjecati na vid? *Psihologijske teme*, 27(2), 311–338. <https://doi.org/10.31820/pt.27.2.9>
- Marić, M. i Domijan, D. (2019). Neural dynamics of spreading attentional labels in mental contour tracing. *Neural Networks*, 119, 113–138. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2019.07.016>
- Marić, M. i Domijan, D. (2020). A neurodynamic model of the interaction between color perception and color memory. *Neural Networks*, 129, 222–248. <https://doi.org/10.1016/j.neunet.2020.06.008>
- Marić, M. i Domijan, D. (2022). Dual counterstream architecture may support separation between vision and predictions. *Consciousness and Cognition*, 103, članak 103375. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2022.103375>
- Marr, D. (1982). *Vision: A computational investigation into the human representation and processing of visual information*. Freeman.
- Markov, N. T. i Kennedy, H. (2013). The importance of being hierarchical. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(2), 187–194. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2012.12.008>
- Markov, N. T., Vezoli, J., Chameau, P., Falchier, A., Quilodran, R., Huissoud, C., Lamy, C., Misery, P., Giroud, P., Ullman, S., Barone, P., Dehay, C., Knoblauch, K. i Kennedy, H. (2014). Anatomy of hierarchy: Feedforward and feedback pathways in macaque visual cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 522(1), 225–259. <https://doi.org/10.1002/cne.23458>
- Maunsell, J. H. R. i Treue, S. (2006). Feature-based attention in visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 29(6), 317–322. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2006.04.001>
- Michalareas, G., Vezoli, J., van Pelt, S., Schoffelen, J. M., Kennedy, H. i Fries, P. (2016). Alpha-beta and gamma rhythms subserve feedback and feedforward influences among human visual cortical areas. *Neuron*, 89(2), 384–397. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.12.018>
- Nassi, J. J. i Callaway, E. M. (2009). Parallel processing strategies of the primate visual system. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(5), 360–372. <https://doi.org/10.1038/nrn2619>
- Newen, A. i Vetter, P. (2017). Why cognitive penetration of our perceptual experience is still the most plausible account. *Consciousness and Cognition*, 47, 26–37. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2016.09.005>
- Nobre, A. C. i Kastner, S. (2014). *The Oxford handbook of attention*. Oxford University Press.
- O’Callaghan, C., Kveraga, K., Shine, J. M., Adams Jr., R. B. i Bar, M. (2017). Predictions penetrate perception: Converging insights from brain, behaviour and disorder. *Consciousness and Cognition*, 47, 63–74. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2016.05.003>

- O'Grady, R. B. i Müller, H. J. (2000). Object-based selection operates on a grouped array of locations. *Perception and Psychophysics*, 62(8), 1655–1667.  
<https://doi.org/10.3758/bf03212163>
- Olkkonen, M., Hansen, T. i Gegenfurtner, K. R. (2008). Color appearance of familiar objects: Effects of object shape, texture, and illumination changes. *Journal of Vision*, 8(5), članak 13. <https://doi.org/10.1167/8.5.13>
- Olman, C. A. (2015). What insights can fMRI offer into the structure and function of mid-tier visual areas? *Visual Neuroscience*, 32, članak E015.  
<https://doi.org/10.1017/S0952523815000127>
- Pettine, W. W., Steinmetz, N. A. i Moore, T. (2019). Laminar segregation of sensory coding and behavioral readout in macaque V4. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(29), 14749–14754.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1819398116>
- Pooresmaeli, A., Poort, J., Thiele, A. i Roelfsema, P. R. (2010). Separable codes for attention and luminance contrast in the primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 30(38), 12701–12711. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1388-10.2010>
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25. <https://doi.org/10.1080/00335558008248231>
- Pylyshyn, Z. (1999). Is vision continuous with cognition? The case for cognitive impenetrability of visual perception. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 341–365.  
<https://doi.org/10.1017/S0140525X99002022>
- Rao, R. P. i Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: A functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature Neuroscience*, 2(1), 79–87. <https://doi.org/10.1038/4580>
- Richard, A. M., Lee, H. i Vecera, S. P. (2008). Attentional spreading in object-based attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 34(4), 842–853. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.34.4.842>
- Rockland, K. S. i Pandya, D. N. (1979). Laminar origins and terminations of cortical connections of the occipital lobe in the rhesus monkey. *Brain Research*, 179(1), 3–20.  
[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(79\)90485-2](https://doi.org/10.1016/0006-8993(79)90485-2)
- Roelfsema, P. R. (2006). Cortical algorithms for perceptual grouping. *Annual Review of Neuroscience*, 29, 203–227. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.112939>
- Roelfsema, P. R. i Houtkamp, R. (2011). Incremental grouping of image elements in vision. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(8), 2542–2572.  
<https://doi.org/10.3758/s13414-011-0200-0>
- Rutishauser, U. i Douglas, R. J. (2009). State-dependent computation using coupled recurrent networks. *Neural Computation*, 21(2), 478–509. <https://doi.org/10.1162/neco.2008.03-08-734>
- Rutishauser, U., Douglas, R. J. i Slotine, J. J. (2011). Collective stability of networks of winner-take-all circuits. *Neural Computation*, 23(3), 735–773.  
[https://doi.org/10.1162/NECO\\_a\\_00091](https://doi.org/10.1162/NECO_a_00091)

- Serences, J. T. i Kastner, S. (2014). A multi-level account of selective attention. U: A. C. Nobre i S. Kastner (Ur.), *The Oxford handbook of attention* (str. 76–104). Oxford University Press.
- Sherman, S. M. i Guillery, R. W. (1998). On the actions that one nerve cell can have on another: Distinguishing „drivers” from „modulators”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(12), 7121–7126.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.95.12.7121>
- Sherman, S. M. i Guillery, R. W. (2006). *Exploring the thalamus and its role in cortical function* (2<sup>nd</sup> ed.). MIT Press.
- Shipp, S. (2016). Neural elements for predictive coding. *Frontiers in Psychology*, 7, članak 1792. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.01792>
- Shomstein, S. i Yantis, S. (2002). Object-based attention: Sensory modulation or priority setting? *Perception & Psychophysics*, 64, 41–51. <https://doi.org/10.3758/BF03194556>
- Shomstein, S. i Yantis, S. (2004). Configural and contextual prioritization in object-based attention. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11, 247–253.  
<https://doi.org/10.3758/BF03196566>
- Spillmann, L. (2014). Receptive fields of visual neurons: The early years. *Perception*, 43(11), 1145–1176. <https://doi.org/10.1068/p7721>
- Spillmann, L., Dresch-Langley, B. i Tseng, C. H. (2015). Beyond the classical receptive field: The effect of contextual stimuli. *Journal of Vision*, 15(9), članak 7.  
<https://doi.org/10.1167/15.9.7>
- Spratling, M. W. (2008). Predictive coding as a model of biased competition in visual attention. *Vision research*, 48(12), 1391–1408. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.03.009>
- Spratling, M. W. (2010). Predictive coding as a model of response properties in cortical area V1. *The Journal of Neuroscience*, 30(9), 3531–3543.  
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4911-09.2010>
- Staad, R., Philipp, S. T., Cremers, J. L., Kornmeier, J. i Jancke, D. (2020). Perception of the difference between past and present stimulus: A rare orientation illusion may indicate incidental access to prediction error-like signals. *PLoS ONE*, 15(5), članak e0232349.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232349>
- Ullman, S. (1984). Visual routines. *Cognition*, 18(1–3), 97–159.
- Ullman, S. (1996). *High-level vision*. MIT Press.
- Usher, M. i Cohen, J. D. (1999). Short term memory and selection processes in a frontal-lobe model. U: D. Heinke, G. W. Humphreys i A. Olson (Ur.), *Connectionist models in cognitive neuroscience* (str. 78–91). Springer-Verlag.
- Valenti, J. J. i Firestone, C. (2019). Finding the „odd one out”: Memory color effects and the logic of appearance. *Cognition*, 191, članak 103934.  
<https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.04.003>
- Vatterott, D. B. i Vecera, S. P. (2015). The attentional window configures to object and surface boundaries. *Visual Cognition*, 23(5), 561–576.  
<https://doi.org/10.1080/13506285.2015.1054454>

- Vecera, S. P. i Farah, M. J. (1997). Is image segmentation a bottom-up or an interactive process? *Perception & Psychophysics*, 59, 1280–1296. <https://doi.org/10.3758/BF03214214>
- Vetter, P. i Newen, A. (2014). Varieties of cognitive penetration in visual perception. *Consciousness and Cognition*, 27, 62–75. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2014.04.007>
- Vezoli, J., Magrou, L., Goebel, R., Wang, X. J., Knoblauch, K., Vinck, M. i Kennedy, H. (2021). Cortical hierarchy, dual counterstream architecture and the importance of top-down generative networks. *NeuroImage*, 225, članak 117479. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.117479>
- Witzel, C., Valkova, H., Hansen, T. i Gegenfurtner, K. R. (2011). Object knowledge modulates colour appearance. *i-Perception*, 2(1), 13–49. <https://doi.org/10.1068/i0396>
- Zeimbekis, J. (2013). Color and cognitive penetrability. *Philosophical Studies*, 165, 167–175. <https://doi.org/10.1007/s11098-012-9928-1>

## **Review of Theories and Data on the Role of Top-Down Pathways in Visual Perception**

### **Abstract**

The cortical centers for visual perception are connected by a tangle of bottom-up and top-down pathways. While the role of the bottom-up pathways is well studied, the role of the top-down ones is not yet fully understood. The aim of this review is to describe recent neurodynamic models of visual perception that attribute distinct functions to top-down pathways, and to assess their merits in explaining and integrating neuroscientific and psychological findings on the interaction between perception and cognition. The first part of the review examines the role of top-down pathways in selective attention to relevant stimuli. Selective attention can be directed to a location in space, to an object, or to a feature. All three forms of selection take place in the same artificial neural network, which receives different top-down influences. The second part of the review examines the role of top-down pathways in mediating expectations about upcoming stimuli. This hypothesis is derived from the model of predictive coding, which is a general model of cortical information processing. Theoretical alternatives to predictive coding are also investigated. The results of neuroscientific and neural modeling suggest that top-down pathways convey different types of information depending on the specialization of the neural network in which they are embedded.

*Keywords:* neural networks, expectations, predictive coding, selective attention, visual perception

Primljeno: 23. 9. 2023.