



HAL
open science

Apprentissage implicite du contexte visuel et guidage de la perception : Expériences MEG et EEG intracrânien

Maximilien Chaumon

► To cite this version:

Maximilien Chaumon. Apprentissage implicite du contexte visuel et guidage de la perception : Expériences MEG et EEG intracrânien. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2008. Français. NNT : . tel-00310152

HAL Id: tel-00310152

<https://theses.hal.science/tel-00310152>

Submitted on 8 Aug 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE**

Spécialité
Sciences Cognitives
(Ecole doctorale Cerveau Cognition Comportement)

Présentée par
M. Maximilien Chaumon

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

Sujet de la thèse :

Apprentissage implicite du contexte visuel et guidage de la perception :
Expériences MEG et EEG intracrânien

Soutenue publiquement le mardi 3 juin 2008
devant le jury composé de :

Dr. Catherine Tallon-Baudry	Directrice de thèse
Dr. Axel Cleeremans	Rapporteur
Dr. Rufin VanRullen	Rapporteur
Dr. Lionel Naccache	Examineur
Pr. Laurent Cohen	Examineur

« Chaque objet est le miroir de tous les autres. »
Maurice Merleau-Ponty, *la Phénoménologie de la perception*

Remerciements

De nombreuses personnes m'ont aidé dans ce parcours long de presque quatre années. Qu'elles en soient ici remerciées.

Merci à Catherine Tallon-Baudry d'avoir dirigé cette thèse.

Merci à Rufin VanRullen et Axel Cleeremans d'avoir accepté d'expertiser ce travail. Merci à Lionel Naccache et Laurent Cohen d'avoir accepté de participer au jury de cette thèse. Merci à l'école doctorale Cerveau Cognition Comportement.

Merci à Nathalie George pour son attention.

Merci à Bernard Renault et Line Garnerio de m'avoir accueilli dans leur laboratoire et pour m'avoir financé sur un contrat du laboratoire pendant trois mois fin 2007.

Merci au personnel de l'équipe technique du laboratoire et au centre MEG EEG de la Pitié-Salpêtrière : Antoine Ducorps, Denis Schwartz, Jean-Didier Lemaréchal et Laurent Huguéville pour leur assistance avec la manipulation des données MEG et EEG. Merci à Frédéric Bergame et Florence Bouchet pour leur aide pendant les enregistrements. Merci à Françoise Pougeol de faire tourner le réseau. Merci à Jean-Claude Bourzeix dit Peaulo pour l'archivage méticuleux des données MEG, EEG, et IRM.

Merci au Dr. Claude Adam du service de neurologie de l'hôpital de la Salpêtrière de nous avoir donné la possibilité d'enregistrer ses patients. Merci au Dr. Dominique Hasboun du service d'anatomie de l'hôpital de la Salpêtrière de nous avoir prêté son œil expert pour la localisation des électrodes. Merci au Dr. Pascale Pradat-Diehl et au Dr. Benoît Crépon d'avoir examiné les 16 participants de l'expérience MEG.

Merci à Valérie Drouet et Marie-Alice Gariel, étudiantes en Master d'avoir fait passer les études comportementales pilotes.

Merci à Christine Tobin pour m'avoir aiguillé jusqu'ici.

Merci aux autres doctorants du LENA pour la bonne ambiance. Les accolytes de « l'Oustalou » et du « lèche vin ». Merci à Guillaume et Manik de m'avoir aidé avec le recalage des électrodes intracérébrales.

Merci à mes potes Thom, Seb et Nico pour leur amitié.

Merci à Laurence et Juan, les deux autres mousquetaires pour leur amitié. Merci pour les cours à Paris8, aussi. Merci aux étudiants de l'équipe et colocataires du bureau, par ordre d'apparition : Shasha, Agnès, Valentin, Bahia, Lucile. C'était cool de bosser avec vous.

Merci aux personnes volontaires qui ont accepté de participer à mes expériences.

Merci à la délégation générale pour l'armement (DGA) de m'avoir financé pendant les trois premières années. Merci à la Fondation pour la Recherche Médicale (FRM) pour m'avoir financé pendant les six derniers mois.

Et *last but not least* merci à mes parents Franck et Christine et mes sœurs Géraldine et Marine.

Résumé

Le contexte guide la perception de manière inconsciente. En vision, il est utilisé pour faciliter la reconnaissance et la recherche d'objets.

Nous avons élaboré un protocole expérimental nouveau pour étudier l'influence du contexte sur la recherche visuelle en magnéto-encéphalographie (MEG). Une étude chez des sujets sains nous a permis d'observer les étapes de l'apprentissage et de l'exploitation des relations spatiales entre le contexte et la cible en recherche visuelle. Lorsque le contexte peut être utilisé pour prédire la position de la cible, une activité oscillatoire spécifique dans la bande de fréquence gamma (30-48 Hz) se développe dès qu'une image est vue pour la deuxième fois (Chaumon, Schwartz et Tallon-Baudry, En révision). Lorsque les sujets commencent à utiliser les régularités inconsciemment, ces oscillations gamma disparaissent et laissent place à un effet dans l'activité évoquée en MEG avant 100 ms (Chaumon, Drouet et Tallon-Baudry, 2008). Des enregistrements effectués dans la même tâche chez des patients épileptiques implantés d'électrodes intracrâniennes confirment les résultats MEG et montrent que les régions du lobe temporal antérieur sont impliquées dans l'exploitation des relations entre contexte et cible (Chaumon, Adam, Hasboun et Tallon-Baudry, En préparation).

Nous proposons que l'activité gamma permet la création et l'affûtage d'une représentation neuronale par des mécanismes de plasticité dépendante de la synchronie des potentiels d'action (*spike timing dependent plasticity*, STDP). Cette représentation une fois créée serait activée très rapidement pour biaiser le traitement cérébral, permettant la prise en compte de l'expérience vécue dès les étapes précoces du traitement sensoriel.

Mots clés :

Vision, perception, contexte, apprentissage implicite, oscillations gamma, affûtage, exploitation, magnétoencéphalographie (MEG), électroencéphalographie (EEG)

Table des matières

REMERCIEMENTS	3
RESUME	4
TABLE DES MATIERES	5
AVANT PROPOS.....	8
PARTIE I. INTRODUCTION	11
I. Définitions	12
I.1. Le contexte sensoriel : paysage sensoriel à un instant donné	12
I.1.1. L'approche neuronale étudie les effets contextuels sur la réponse neuronale..	13
I.1.2. L'approche psychophysique étudie les effets contextuels locaux sur la perception.....	15
I.1.3. L'approche psychologique étudie les effets de la scène visuelle sur l'action en cours	17
II. Apprentissages implicites	18
II.1. L'apprentissage implicite : inconscient, incident, non intentionnel, automatique.....	19
II.2. Paradigmes d'étude	20
II.2.1. Grammaires à états finis.....	20
II.2.2. Indicage contextuel.....	21
II.2.3. Amorçage.....	21
II.2.4. Apprentissage perceptuel.....	22
II.3. Mesures d'implicité	22
II.3.1. Rapport verbal.....	23
II.3.2. Choix forcé et échelles de confiance	23
II.3.3. Procédure de dissociation de processus	24
II.3.4. Connaissances structurelles et connaissances de jugement	26
II.4. Mécanismes neuronaux	27
II.4.1. Phénomènes distincts, bases neurales distinctes ?	27
II.4.2. Oscillations gamma et apprentissage	31
III. Contexte et reconnaissance	34
III.1. La reconnaissance visuelle : familiarité et souvenir	34
III.1.1. Familiarité : le sentiment de déjà-vu.....	34
III.1.2. Souvenir : la mémoire en contexte.....	34
III.1.3. Substrats psychologiques et cérébraux de la familiarité et du souvenir	35
III.2. La scène guide la reconnaissance visuelle	40
III.2.1. Interactions entre l'analyse de la scène et la reconnaissance visuelle.....	40
III.2.2. L'essentiel de la scène est extrait rapidement	41
III.2.3. L'essentiel de la scène active des hypothèses qui aident la reconnaissance des objets	43
IV. Contexte et attention	46
IV.1. Courte histoire du déploiement attentionnel 1958-2008.....	46
IV.1.1. La recherche visuelle : déploiement contrôlé et automatique de l'attention visuelle.....	47
IV.1.2. Les tâches de détection : faisceau attentionnel et dimensions visuelles	49

IV.1.3. Amplification et détection : deux systèmes cérébraux distincts pour le contrôle du déploiement de l'attention.....	51
IV.2. La mémoire du contexte guide le déploiement attentionnel.....	55
IV.2.1. L'indication contextuel : paradigme pour l'étude du guidage de l'attention par le contexte visuel	55
IV.2.2. L'indication contextuel facilite le déploiement de l'attention vers la cible	58
IV.2.3. Tout est appris en indication contextuel, l'attention contrôle ce qui est utilisé.....	59
IV.2.4. Mécanismes de l'apprentissage	63
IV.2.5. L'hippocampe est requis pour l'indication contextuel.....	64
V. Problématique.....	67
PARTIE II. CONTRIBUTION	69
I. Dessin expérimental : égaliser les répétitions	70
I.1. Répétition et association.....	70
I.2. Indication contextuel modifié.....	70
I.3. Pilotes expérimentaux.....	73
I.3.1. Expérience pilote 1	73
I.3.2. Expérience pilote 2.....	74
II. Expériences électrophysiologiques.....	76
II.1. Apprentissage et exploitation : deux phases distinctes	76
II.2. Phase d'apprentissage : Affûtage d'une représentation inconsciente	77
II.2.1. Résumé de l'article : Apprentissage inconscient et perception visuelle : des rôles distincts pour les oscillations gamma révélés en MEG (Chaumon et coll., En révision).	79
II.2.2. Analyse additionnelle : Les activités beta participent à l'apprentissage	80
Unconscious learning versus visual perception: dissociable roles for gamma oscillations revealed in MEG	82
II.3. Phase d'exploitation : La mémoire inconsciente du contexte est activée rapidement et recrute les aires du lobe temporal antérieur.....	108
II.3.1. Résumé de l'article : La mémoire associative inconsciente affecte le traitement visuel avant 100 ms (Chaumon et coll., 2008).....	108
II.3.2. Analyse additionnelle : connaissances implicites	109
II.3.3. Analyse additionnelle : Emergence de la réponse précoce au court de l'expérience.....	111
II.3.4. Analyse additionnelle : Corrélations comportementales	112
II.4. Expérience d'EEG intracrânien	123
II.4.1. Résumé de l'article : L'apprentissage inconscient du contexte visuel affecte les réponses neuronales rapidement dans des aires visuelles de haut niveau (Chaumon et coll., En préparation).....	123
Unconscious contextual learning affects neural responses temporally early at anatomically late stages of visual processing.....	126
PARTIE III. DISCUSSION.....	145
I. Résumé des résultats et discussion	146
I.1. Comportement	146
I.2. Apprentissage	148
I.2.1. Deux premières présentations : un mécanisme efficace	149
I.2.2. Construction de la mémoire associative inconsciente	152
I.2.3. Réponse gamma et guidage descendant	154
I.2.4. Consolidation pendant les pauses	155
I.3. Exploitation	155
I.3.1. Guidage de l'attention ?.....	155
I.3.2. Rôle cognitif de l'effet précoce : mémoire, attention, perception ?	156

II. Conclusion générale	158
III. Perspectives.....	159
BIBLIOGRAPHIE	161

Avant propos

Les événements du monde ne sont jamais perçus isolément, mais plutôt accompagnés d'un ensemble riche de circonstances que l'on appelle leur contexte. Ce contexte est en général stable et le cerveau utilise cette stabilité automatiquement pour guider la perception. Certains mécanismes neuronaux de prise en compte du contexte sont tellement ancrés dans le système nerveux qu'il est difficile de savoir s'ils font partie du capital inné hérité de l'évolution ou s'ils relèvent d'une mémoire acquise pendant les périodes précoces du développement. D'autres mécanismes en revanche sont acquis à l'âge adulte. Ils permettent l'acquisition d'une mémoire inconsciente qui influence la perception. Bien qu'on connaisse l'existence de ces mémoires inconscientes aujourd'hui grâce à la psychologie expérimentale, le substrat cérébral de leur acquisition et de leur utilisation reste inconnu.

L'objet de cette thèse est d'une part de faire une revue de la littérature traitant des influences contextuelles sur la perception et d'autre part de rapporter le travail expérimental que nous avons effectué. Ces travaux visaient à étudier les mécanismes inconscients de l'acquisition et de l'utilisation du contexte en perception visuelle.

Dans la première partie nous présentons le sujet de cette thèse ainsi que notre problématique.

Dans le premier chapitre de l'introduction, nous définissons l'usage que nous faisons du terme *contexte*. Pour nous, le contexte se réfère au paysage sensoriel au moment où se produit un événement. Il existe différentes façons de délimiter *l'événement* et *son contexte*. Nous considérons trois approches différentes liées à différentes traditions de recherche décrites brièvement.

Comment les influences contextuelles sont-elles acquises ? L'apprentissage mis en jeu est peut être inconscient. Dans le deuxième chapitre de l'introduction, nous faisons une revue de la littérature sur les différents apprentissages implicites et sur les techniques utilisées pour mesurer le caractère implicite des connaissances. Nous présentons ensuite différents mécanismes neuronaux potentiels soutenant ces apprentissages.

Dans le troisième chapitre de l'introduction, nous présentons comment se produit la reconnaissance visuelle et les effets qu'exerce le contexte sur cette reconnaissance. Nous définissons les termes utilisés dans la recherche sur la reconnaissance visuelle et les substrats cérébraux sous-tendant ce phénomène de mémoire. Nous examinons les expériences ayant montré une influence du contexte sur la reconnaissance visuelle.

Dans le quatrième chapitre de l'introduction, nous présentons les théories du déploiement de l'attention et les effets que le contexte exerce sur celui-ci. Nous faisons

d'abord un bref historique des théories du déploiement attentionnel. Nous définissons la notion d'indice contextuel tel qu'elle a été proposée par Marvin Chun et Yuhong Jiang (Chun et Jiang, 1998 ; Chun, 2000). Nous passons en revue dans cette partie l'ensemble des travaux menés à l'aide du paradigme introduit par Chun et Jiang (1998) et examinons les différents processus mis en jeu dans ce paradigme. Les mécanismes neuronaux demeurent très peu explorés. Nous passons en revue ensuite les quelques études ayant établi la contribution du rôle de l'hippocampe dans l'apprentissage des indices contextuels.

Le cinquième chapitre de l'introduction introduit notre problématique. Nous présentons les lacunes de la littérature actuelle sur l'apprentissage et l'exploitation des relations contextuelles pour le guidage de l'attention. Aucune étude n'a examiné la période d'apprentissage du contexte visuel dans le paradigme d'indication contextuel. De plus, un biais inhérent au dessin de la tâche est systématiquement présent dans toutes les expériences d'indication contextuel. Nous avons veillé dans la Partie II de ce manuscrit à combler ces deux lacunes.

Dans la partie expérimentale, nous commençons par expliquer comment nous avons pallié le biais de répétition inhérent au dessin du paradigme original et présentons les résultats d'expériences pilotes validant notre approche. La suite de cette partie s'articule autour des deux chapitres visant à examiner d'une part les mécanismes cérébraux de *l'apprentissage* inconscient du contexte visuel et d'autre part les mécanismes soutendant *l'exploitation* des connaissances inconscientes. Trois articles en anglais sont insérés dans cette partie.

Dans la dernière partie de cette thèse, nous résumons tout d'abord l'ensemble des résultats obtenus. Nous proposons les activités oscillatoires rapportées dans notre expérience participent à l'affûtage d'une représentation neuronale efficace. Cette représentation est activée assez rapidement pour influencer les étapes précoces du traitement de l'information visuelle.

Enfin, les perspectives de ce travail sont envisagées. Je souhaite à la suite de ces travaux intégrer dans ma réflexion un élément non abordé dans cette thèse, à savoir l'influence du contexte *interne* de l'organisme sur les mécanismes mis en évidence dans cette thèse. Les états attentionnel et motivationnel en particulier peuvent être manipulés expérimentalement et je compte étudier ces questions dans l'avenir.

Notes de forme

L'ensemble du manuscrit est organisé en trois « PARTIES » divisées elles mêmes en un nombre variable de « Chapitres » numérotés en nombres romains et eux-mêmes découpés en plusieurs « paragraphes » numérotés en nombres arabes. Certains paragraphes sont aussi divisés en sous paragraphes numérotés en nombres arabes. Le terme paragraphe est utilisé

pour désigner les paragraphes et les sous paragraphes indifféremment. La numérotation hiérarchique évite les ambiguïtés.

Au sein d'une partie, des renvois entre différents paragraphes nomment explicitement le numéro de chapitre et de paragraphe dans le corps du texte. Pour les renvois entre parties, le nom de la partie est inséré avant les numéros de chapitre et paragraphe. Dans le corps du texte, les mentions « paragraphe précédent » ou « paragraphe suivant » renvoient aux paragraphes numérotés, et non aux alinéas.

Partie I.Introduction

I. Définitions

Le dictionnaire de l'Académie française définit le mot « contexte » comme suit :

n. m. XVI^e siècle. Emprunté du latin *contextus*, « assemblage, réunion », d'où « enchaînement », de *contexere*, « tisser ensemble, assembler ».

★1. Ensemble du texte entourant un mot, une phrase, un passage. [...]

★2. Fig. Ensemble de circonstances qui accompagnent un évènement, une action. [...]

Nous utiliserons dans cette thèse la deuxième définition du mot en notant que le contexte est l'information associée à un évènement, mais qui n'en fait pas directement partie. Ainsi, nous définirons plus tard dans ce chapitre comment on délimite l'évènement selon différentes traditions de recherche.

A chaque évènement survenant dans la vie d'un organisme est donc associé un contexte. Ce contexte est constitué de l'ensemble des informations sensorielles, ainsi que de l'état psychologique et physiologique de l'organisme. Dans l'ensemble de cette thèse, nous considérons les cas où le contexte psychophysique est constant et nous concentrerons sur l'effet du contexte sensoriel ou externe sur la perception.

I.1. Le contexte sensoriel : paysage sensoriel à un instant donné

Chaque évènement de la vie d'un organisme se produit alors que l'activité de ses récepteurs sensoriels est dans une configuration donnée. C'est cet état que nous appelons le



Figure 1 : La stabilité des règles d'organisation de l'environnement entraîne une stabilité du contexte autour des objets. Ces images représentent la moyenne de centaines de photos de visages (à gauche), de clavier d'ordinateur (au centre) et de pompes à incendie (à droite) centrées et mises à l'échelle (sans autre modification). Ces moyennes révèlent les régularités existant dans les intensités lumineuses à travers tous les exemplaires d'une catégorie d'objets. L'image de gauche montre que la structure interne des objets est régulière (ici les visages). L'arrière champ de nombreux objets n'est pas uniforme en moyenne. Les objets étendent leur influence au-delà de leurs propres limites et cette propriété est largement utilisée par le système visuel. (Tiré de Oliva et Torralba, 2007).

contexte externe ou sensoriel. Nous voulons ici traiter du contexte visuel, donc du paysage visuel autour d'un évènement donné.

L'environnement obéit à des règles physiques (telles que la pesanteur) et des règles d'usage (telles que la disposition usuelle des objets). Ces règles étant stables au cours du temps, le contexte d'un évènement a tendance à se répéter. La Figure 1 montre à quel point ces régularités contextuelles se retrouvent autour des objets visuels.

Cette observation a deux conséquences : premièrement, l'information sensorielle à un instant donné fournit des informations importantes quant à l'identité des objets présents dans l'environnement (dans un bureau, une masse sombre en bas et un carré gris en haut prédisent fortement la présence d'un clavier d'ordinateur, comme montré sur la Figure 1). Deuxièmement, à la recherche d'un objet précis, il est avantageux pour le système visuel de focaliser le traitement de l'information dans les zones où est attendu l'objet en question (au dessus des zones sombres et en dessous des carrés gris si l'on cherche un clavier d'ordinateur).

La Figure 1 montre l'importance de bien délimiter ce que l'on considère comme l'évènement et ce que l'on considère comme son contexte. Différentes traditions de recherche ont donné lieu à différentes délimitations que nous allons maintenant évoquer. Afin de simplifier le discours, nous délimitons trois niveaux d'analyse différents : neurophysiologique, psychophysique et psychologique. Ce découpage artificiel sert uniquement à mieux cerner notre approche les différentes approches sont en fait complémentaires. Nous utiliserons néanmoins une approche en particulier, celle du psychologue pour la suite.

1.1.1. L'approche neuronale étudie les effets contextuels sur la réponse neuronale

Les neurophysiologistes placent l'évènement du point de vue du ou des neurone(s) qu'ils enregistrent. Dans ce cas, le contexte visuel est relativement localisé dans le champ visuel et est constitué de l'ensemble des stimulations visuelles présentes autour du champ récepteur du neurone enregistré.

Depuis la découverte des champs récepteurs des neurones du cortex strié (Revue par Hubel et Wiesel, 1998), de nombreux travaux ont montré que la réponse des neurones du cortex visuel est modulée par les stimulations au-delà du champ récepteur classique (Revu par Series, Lorenceau et Fregnac, 2003). En effet, si seule une stimulation à l'intérieur du champ récepteur évoque une réponse en terme de potentiels d'action, la présence de stimulations à la périphérie de ce champ récepteur module fortement cette réponse.

L'exemple le mieux documenté (et le plus ancien) d'effets contextuels au niveau cellulaire est la modulation de la réponse neuronale au mouvement dans l'aire temporelle moyenne (MT) chez le singe (Allman et coll., 1985), appelée V5 chez l'homme. Les neurones dans cette région déchargent en présence de mouvement dans leur champ récepteur. Cette réponse est affectée par la présence de mouvement à la périphérie (Figure 2). Des effets de vitesse de mouvement, de disparité binoculaire et de couleur (longueur d'onde) ont aussi été démontrés à la périphérie des champs récepteurs des neurones de l'aire MT/V5 (Allman et coll., 1985 ; Bradley et Andersen, 1998). Ces expériences ont montré que les interactions entre le centre et la périphérie des champs récepteurs de l'aire MT/V5 sont antagonistes : la présence de stimulations similaires à la périphérie et au centre du champ récepteur inhibe la réponse alors que la présence de stimulations opposées à la périphérie augmente la réponse (Figure 2A). Les neurones de l'aire MT (comme dans l'aire primaire visuelle (V1) (Revu par Series et coll., 2003)) peuvent donc être considérés comme des détecteurs de contraste entre le centre et la

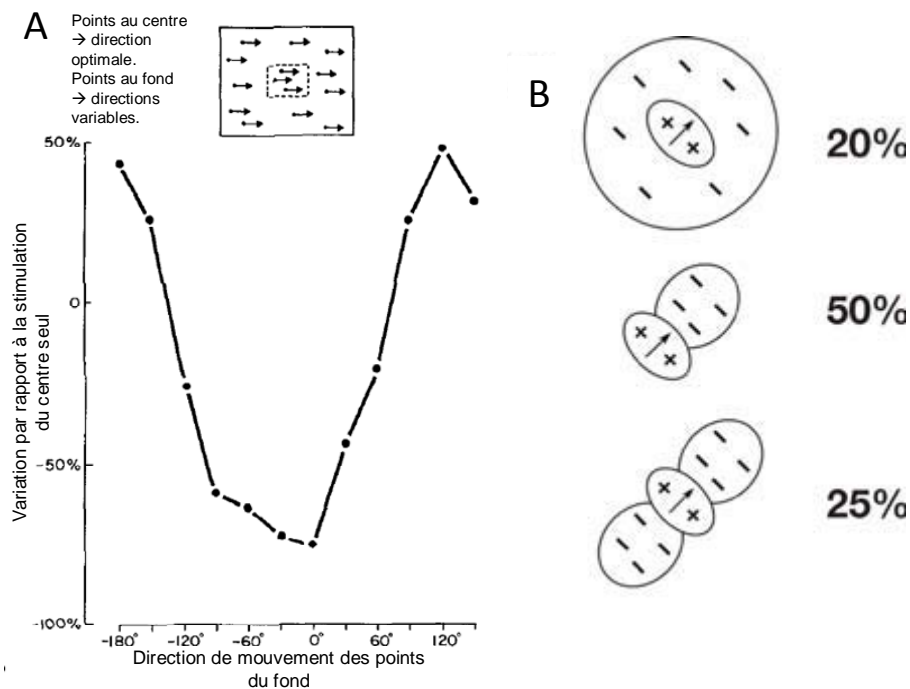


Figure 2 : Modulation contextuelle de la réponse des neurones de l'aire MT chez le singe. A. Réponse d'un neurone de l'aire MT en présence de points en mouvement dans la direction préférée du neurone dans son champ récepteur (carré pointillé dans le schéma en haut) et de points en mouvement dans des directions variables en fond. Le niveau 0% correspond à la réponse du neurone en l'absence de points dans le fond (sans contexte). La présence de mouvement périphérique en sens opposé à la direction préférée (à 180°) augmente la réponse du neurone alors que la présence de mouvement périphérique dans la même direction que les points centraux (autour de 0°) diminue la réponse. (Tiré de Allman, Miezin et McGuinness, 1985). B. Asymétries dans l'organisation spatiale de la suppression périphérique. 20% des neurones de l'aire MT ont une périphérie suppressive circulaire autour du champ récepteur. Pour 75% des cellules la périphérie n'inhibe la réponse du centre que dans certaines zones autour du centre. (Tiré de Born et Bradley, 2005).

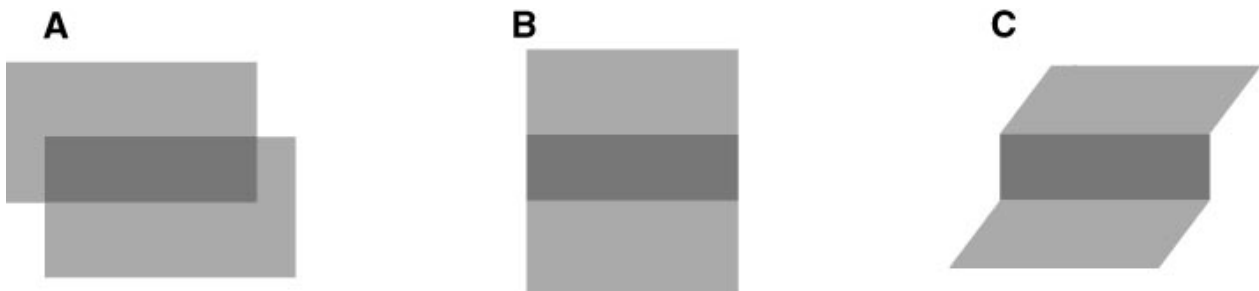


Figure 3 : Effets bas niveau du contexte visuel sur la perception. Un même stimulus visuel (le rectangle gris foncé ici) est perçu de façon très différente selon le contexte. Il peut être interprété (A) comme la zone de chevauchement de deux surfaces semi-transparentes, (B) comme une simple variation de la réflectivité d'une surface unique, ou (C) comme une zone ayant un angle différent par rapport à une source lumineuse. (Tiré de Albright et Stoner, 2002).

périphérie du champ récepteur. Il faut cependant mentionner que ceci n'est vrai qu'à fort contraste lumineux et que les effets rapportés ici ont de fortes anisotropies spatiales : les effets de stimulations périphériques ne sont pas les mêmes à toutes les positions par rapport au centre du champ récepteur (Figure 2B).

Bien que ces effets de modulation de la réponse neuronale par le contexte suggèrent qu'ils sont le substrat des effets du contexte sur la perception, les deux niveaux de description sont différents. Nous nous intéressons dans cette thèse aux effets du contexte sur la perception et nous revenons donc après ce rapide détour au niveau cellulaire aux effets du contexte sur la perception. Nous abordons pour cela d'abord le point de vue du psychophysicien qui s'intéresse lui aux effets du contexte local sur la perception.

1.1.2. L'approche psychophysique étudie les effets contextuels locaux sur la perception

Le psychophysicien délimite l'évènement autour d'un élément perçu (un objet ou une surface par exemple) et observe les effets du contexte à proximité. De nombreux effets du contexte peuvent être montrés dès les niveaux les plus basiques de la perception. Par exemple, dans la Figure 3, la présence autour du rectangle gris foncé de différents éléments induit une interprétation très différente de sa réalité physique. Il apparaît comme une zone de chevauchement entre deux surfaces dans la Figure 3A ou comme une zone ombragée dans la Figure 3C, par exemple.

Le contexte permet d'inférer la présence d'information manquante. C'est le cas par exemple de l'information manquante dans la tache aveugle de la rétine (la zone par laquelle le nerf optique sort de l'œil et dans laquelle les récepteurs visuels sont absents). Le contexte présent autour de cette tache aveugle « remplit » la zone perceptuelle manquante. Ce remplissage se produit aussi dans le cas de « scotomes artificiels » (Figure 4). Ces scotomes sont obtenus en dessinant une zone vide sur un fond uniformément texturé. Lorsque l'on fixe cette zone vide en périphérie du champ visuel, elle disparaît en l'espace de quelques secondes pour laisser la place à un percept identique à la texture du fond (Gerrits, De Haan et Vendrik, 1966; rapporté par Albright et Stoner, 2002). Cette disparition est appelée « remplissage perceptuel »

(*perceptual filling-in*) et correspond au fait que le contexte (une texture uniforme) permet d'inférer la présence d'information manquante au niveau du scotome artificiel.

L'adéquation entre la perception et l'activité des neurones est frappante dans ce cas : De Weerd et ses collaborateurs (1995) ont en effet montré que les neurones des aires visuelles V2 et V3 récupéraient une activité proche de celle qu'ils ont en réponse à une texture uniforme sans scotome artificiel en l'espace de quelques secondes, c'est-à-dire en même temps que le remplissage perceptuel. Cet effet n'est pas présent à l'échelle de la seconde en V1 mais après quelques minutes (Pettet et Gilbert, 1992), suggérant que l'effet de remplissage perceptuel est sous-tendu par une plasticité très rapide dans les aires V2-V3 qui pourrait être relayé par un mécanisme de plasticité différent en V1 (puisqu'avec un décalage temporel différent).

De nombreux autres effets contextuels de bas niveaux sur la perception sont connus, par exemple pour la détection de contours (p.ex. Field, Hayes et Hess, 1993; Polat et Sagi, 1993) ou pour la ségrégation image-fond (p.ex. le triangle de Kanizsa, 1979). Des corrélats neuro-naux de ces effets ont été trouvés dans les aires visuelles (Kapadia, Ito, Gilbert et Westheimer, 1995; Polat, Mizobe, Pettet, Kasamatsu et Norcia, 1998; Lamme, 1995; Bradley et Andersen, 1998). Un substrat anatomique possible pour ces effets se trouve dans les connexions horizontales longue distance que l'on trouve notamment dans V1 et qui connectent entre eux des zones corticales d'orientation préférée similaire (Bosking, Zhang, Schofield et Fitzpatrick, 1997). L'ensemble de ces effets sont revus par (Albright et Stoner, 2002).

L'approche psychophysique étudie comment les attributs physiques locaux de stimulations visuelles perçues produisent des effets sur les réponses neuronales sous-tendant leur représentation. Mais peu de cas est fait dans cette approche du contenu global des scènes

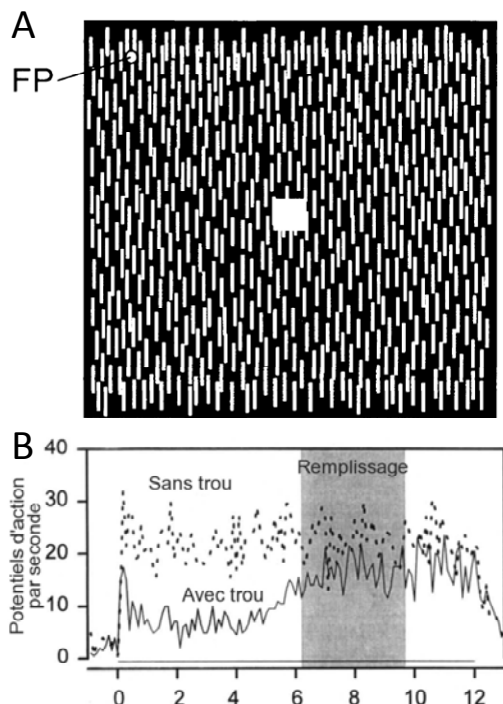


Figure 4 : Remplissage perceptuel de scotome artificiel. A. Lorsque l'on ferme un œil et que l'on fixe le point FP, le carré blanc disparaît en quelques secondes. Ceci est dû au phénomène de remplissage perceptuel. B. Réponse d'un neurone typique de V3. Le stimulus était présenté pendant 12 secondes. La zone grise indique le temps moyen nécessaire pour des observateurs humains pour ressentir le remplissage perceptuel (Adapté de De Weerd, Gattass, Desimone et Ungerleider, 1995).

visuelles telles que nous les percevons. Il faut pour cela passer au niveau de description que nous appellerons psychologique, qui est l'objet du paragraphe suivant.

I.1.3. L'approche psychologique étudie les effets de la scène visuelle sur l'action en cours

L'approche psychologique considère l'objet d'une action comme l'évènement perçu et l'ensemble de la scène visuelle comme son contexte. C'est à cette approche que nous nous attacherons dans la suite de cette thèse.

L'influence de la scène visuelle sur la perception a été étudiée depuis les années 70 avec les travaux séminaux de Irving Biederman (1972) qui montra que des sujets humains identifient des objets dans des scènes naturelles plus facilement que dans des scènes naturelles découpées et mélangées. Ainsi, la structure globale des scènes naturelles facilite la perception des objets qui les constituent. Dix ans plus tard, le même auteur et ses collaborateurs ont établi dans un article influent les différentes catégories de relations contextuelles qui interfèrent avec la perception des objets (Biederman, Mezzanotte et Rabinowitz, 1982). Ces relations sont : l'interposition (les objets se superposent sur le fond de l'image), le support (les objets reposent sur un support solide), la probabilité (les objets se trouvent dans certaines scènes et pas d'autres), la position (un objet se trouve dans des endroits typiques dans la scène) et la taille (les objets ont une taille familière par rapport à la scène). Les effets de violation de ces relations apparaissaient très tôt pendant l'analyse visuelle, suggérant que les relations contextuelles sont extraites très rapidement, pendant la première fixation et qu'elles influencent toutes les étapes du traitement visuel.

Les effets du contexte sur la perception visuelle sont appris. Cet apprentissage se fait tout au long de la vie sans qu'apparemment nous en ayons conscience. L'apprentissage implicite fait l'objet de recherches auxquelles le prochain chapitre s'intéresse. Il en présente les paradigmes, les techniques et certaines prédictions que cette recherche permet de formuler sur les mécanismes que l'on devrait observer pendant l'apprentissage implicite du contexte visuel.

Dans les années 1990, débutant avec un article de Schyns et Oliva (1994) les études sur la scène visuelle ont porté sur les effets de la scène sur la reconnaissance visuelle. Nous allons parler de cette littérature dans le chapitre I. Depuis 1998 et l'article fondateur du paradigme expérimental que nous utiliserons dans la Partie II de cette thèse (Chun et Jiang, 1998), les effets du contexte sur le guidage de l'attention ont été étudiés. Nous en parlerons dans le chapitre IV.

II. Apprentissages implicites

Les connaissances que nous possédons sur les scènes visuelles sont inconscientes. Elles concernent leur structure et les relations qu'entretiennent habituellement les objets en leur sein. Nous n'avons pas conscience de l'influence qu'ont les scènes visuelles sur la façon dont notre cerveau construit l'image telle que nous la percevons. Ces connaissances ne sont ni verbalisables, ni même réellement sensibles même si leur effet influence radicalement la façon dont nous percevons les objets. Il est difficile de réellement connaître les raisons qui nous font interpréter la même forme sur la Figure 5 de manière différente selon la scène dans laquelle elle est perçue.

Néanmoins, ces connaissances sont apprises. Parce que nous apprenons les relations dans les scènes visuelles de manière incidente, sans que nous le voulions, ni même que nous puissions l'empêcher, l'apprentissage des relations entre scène et objets est dit « implicite ». Mais ce terme recouvre en fait de nombreuses significations et réfère à une tradition de recherche particulière. La recherche sur l'apprentissage implicite a près d'un demi-siècle (revu par Reber, 1989; Cleeremans et coll., 1998). Nous allons d'abord définir le terme d'apprentissage implicite. Nous présenterons ensuite brièvement les paradigmes classiques d'apprentissage implicite ainsi que d'autres paradigmes présentant certaines caractéristiques implicites. Nous décrirons ensuite les procédures permettant de mesurer le caractère implicite des connaissances. Un paradigme en particulier a été inventé spécialement pour l'étude de l'apprentissage des régularités contextuelles en vision. D'un point de vue neuroscientifique, l'étude de certains de ces apprentissages permet de prédire les mécanismes qui pourraient être impliqués dans l'apprentissage des régularités contextuelles.



Figure 5 : Influence inconsciente du contexte sur la perception. La même forme visuelle pourra être interprétée comme deux objets très différents. La forme noire présente dans les deux images est perçue comme un sèche cheveux dans le contexte d'une salle de bain et prise pour une perceuse dans le contexte d'un atelier. (tiré de Bar, 2004).

II.1. L'apprentissage implicite : inconscient, incident, non intentionnel, automatique

L'apprentissage implicite désigne la capacité à acquérir des connaissances sur les règles sous-jacentes à un matériel expérimental et d'utiliser ces connaissances sans le savoir (Reber, 1989; Frensch et Runger, 2003). Il désigne à la fois le processus d'acquisition de connaissances (l'apprentissage à proprement parler), ces connaissances et leur exploitation (Figure 6). L'acquisition ne fait pas appel à un raisonnement guidé par des hypothèses et se fait de manière incidente, c'est-à-dire sans que le sujet en ait l'intention ni même qu'il puisse l'empêcher (non intentionnelle et automatique). Les connaissances sont quant à elles inaccessible à la conscience. Nous allons préciser ces notions dans les paragraphes suivants.

L'apprentissage implicite peut aussi être considéré comme un apprentissage statistique. Les deux termes renvoient à deux traditions de recherche différentes s'intéressant aux mêmes phénomènes à l'aide de concepts différents (Perruchet et Pacton, 2006). Dans la littérature sur l'apprentissage statistique, l'accent est mis sur la capacité du cerveau à extraire des régularités statistiques de l'environnement sensoriel (Simoncelli et Olshausen, 2001). Il exploite les fréquences observées d'événements pour extraire des règles de prédiction utilisées ensuite pour construire la perception. Il rejoint en cela l'apprentissage des régularités contextuelles et leur influence sur la perception (Figure 5). L'apprentissage statistique est un phénomène ubiquitaire typiquement implicite. C'est par ce type d'apprentissage que les enfants apprennent à extraire les mots de leur langue maternelle (Saffran, Aslin et Newport, 1996). En vision, il permet de créer des catégories d'objets visuels auparavant inconnus (Gauthier et Tarr, 1997) et pourrait être à l'origine de la création de scènes visuelles cohérentes dans lesquelles les objets sont liés et perçus ensemble plutôt qu'isolément (Fiser et Aslin, 2001, 2005).

Nos connaissances sur les règles contextuelles sont inconscientes parce qu'elles partici-

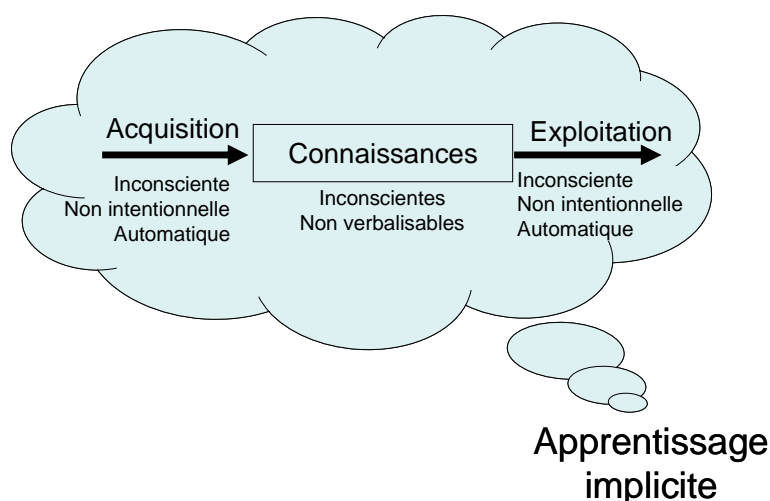


Figure 6 : Définitions de l'apprentissage implicite : il désigne à la fois l'acquisition de connaissances que les connaissances elles-mêmes, que leur exploitation. Il se réfère à leur caractère non intentionnel, inconscient, automatique et non verbalisable.

pent à la construction même de la perception. Un parallèle peut être fait avec d'autres règles que nous connaissons de manière inconsciente : les lois de la gestalt. Il est impossible de prendre conscience des lois de la gestalt parce que le contenu de la perception consciente est le produit de leur action sur l'information visuelle. Comme il est impossible d'ignorer les règles contextuelles, il est impossible de les connaître. Elles sont même difficiles à imaginer : elles concernent à la fois la position, les caractéristiques physiques et le sens sémantique des objets et de l'ensemble de notre champ visuel.

II.2. Paradigmes d'étude

Les études sur l'apprentissage implicite utilisent usuellement deux paradigmes. Plusieurs autres paradigmes plus ou moins implicite sont aussi utiles à présenter, notamment parce qu'ils apporteront des informations sur les mécanismes neuronaux que l'on attend pendant l'apprentissage implicite que nous voudrions étudier.

II.2.1. Grammaires à états finis

Le terme d'apprentissage implicite (implicit learning Reber, 1989) désigne le plus souvent deux types de paradigmes de recherche : l'apprentissage de grammaires artificielles et les tâches de temps de réaction en série. Dans ces deux tâches, une façon courante de procéder est d'utiliser une grammaire à états finis (*finite state grammar*) pour créer une structure apprise implicitement par les sujets. Cette grammaire détermine l'ordre d'éléments présentés sur un écran. Elle peut être de complexité variable, complètement déterministe, c'est-à-dire spécifier strictement l'enchaînement des éléments présentés, ou probabiliste, c'est-à-dire spécifier l'enchaînement des éléments par des règles de probabilité. Une grammaire à états finis typique est montrée Figure 7.

Apprentissage de grammaires artificielles

Dans les tâches d'apprentissage de grammaire artificielle (Pothos, 2007), les sujets sont d'abord exposés pendant une phase d'apprentissage à des chaînes de caractères obéissant aux règles d'une grammaire artificielle inconnue des sujets (dans l'exemple de la Figure 7, des chaînes de caractères telles que TSXS, TXXTTKPS, PTKK pourraient être utilisées). On révèle ensuite aux sujets qu'il existe une règle grammaticale pour former les mots sans la leur expliquer et on leur demande de juger de la grammaticalité de mots présentés pendant une phase de test. Les sujets reconnaissent les chaînes grammaticales plus souvent que la chance le prédirait, ce qui prouve qu'ils ont appris les règles de la grammaire. Cependant, les connaissances sont inconscientes puisqu'ils sont incapables d'expliquer les règles verbalement.

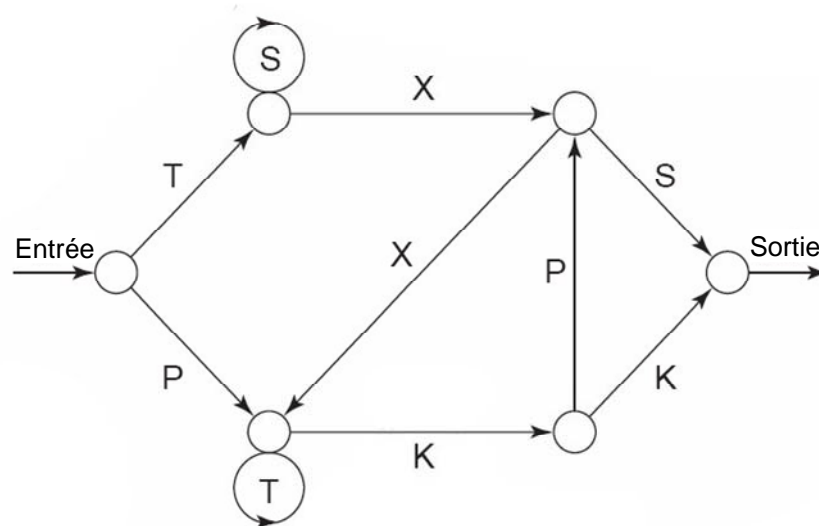


Figure 7 Un exemple de grammaire à états finis : des chaînes de symboles sont générées en entrant dans la grammaire par le nœud « Entrée » et en se déplaçant de nœud en nœud jusqu'à ce que le nœud de sortie soit atteint. Chaque transition d'un nœud à l'autre produit le caractère associé au trait qui relie les deux nœuds. Les séquences de caractères ainsi produites peuvent être présentées sous forme de chaînes de lettres, de symboles, de tâches colorées ou de sons dans des tâches d'apprentissage de grammaire artificielle ou comme des séquences d'évènements visuels dans des expériences de temps de réactions en série. Dans le cas où la grammaire artificielle est probabiliste, la probabilité de passer d'un nœud à un autre par un trait donné est définie mais les transitions ne sont pas déterminées (tiré de Cleeremans, Destrebecqz et Boyer, 1998).

Tâche de temps de réaction en série

Dans les tâches de temps de réaction en série (SRTT pour serial reaction time task Reber, 1989), on présente à chaque essai un stimulus visuel à une position donnée sur un écran. A chaque position possible est assignée un bouton réponse que le sujet doit presser le plus rapidement et le plus correctement possible. Si la séquence suit des règles (comme celles d'une grammaire à états finis), les sujets répondent plus vite que si la séquence est aléatoire. Ceci suggère qu'ils ont appris implicitement les règles de la séquence.

Dans ce genre de tâche, une autre méthode pour mettre en évidence l'apprentissage consiste à insérer un bloc de séquence aléatoire après plusieurs blocs structurés. Les temps de réaction des sujets augmentent pendant ce bloc, montrant qu'ils ont appris la séquence.

II.2.2. Indiciage contextuel

Le paradigme dit d'indiciage contextuel est aussi un apprentissage implicite. Ce paradigme utilise une tâche de recherche visuelle (IV.1.1). Les sujets y apprennent implicitement les relations existant entre différents éléments présentés sur un écran. Ce paradigme est central dans cette thèse et nous reviendrons dessus en détail au chapitre I.

II.2.3. Amorçage

L'amorçage (priming Henson, 2003) est un cas typique d'influence non intentionnelle et automatique de l'expérience récente. Il n'est pas habituellement considéré comme un effet

d'apprentissage car les effets rapportés sont toujours temporaires. Il n'y a pas d'apprentissage à proprement parler. Dans ce type de tâche, la présentation préalable d'un stimulus (l'amorce) influence le traitement d'un autre stimulus (la cible). Il y a un effet d'amorçage quand, par exemple, la cible est reconnue plus rapidement. On pense que l'activation involontaire de la réponse lors de la présentation de l'amorce est responsable de l'effet d'amorçage. L'amorçage peut être remarqué et verbalisé par les sujets et ne constitue donc pas un cas d'apprentissage inconscient à proprement parler.

L'amorçage subliminal (ou inconscient Neumann et Klotz, 1994) désigne le même effet lorsque l'amorce est présentée de manière subliminale, c'est-à-dire trop rapidement pour être perçue consciemment. Typiquement, dans ce genre de tâche, on présente un chiffre cible (1 à 9) au sujet et on lui demande de dire s'il est plus grand ou plus petit que 5. Lorsque cette cible est précédée par une amorce subliminale, la réponse est affectée. Si l'amorce et la cible appellent la même réponse, la réponse est accélérée alors que si l'amorce et la cible appellent une réponse différente, la réponse est ralentie. A l'inverse de l'amorçage classique, l'amorçage subliminal est inconscient, involontaire et automatique. Il est donc implicite.

L'amorçage est un phénomène comportemental et sa contrepartie neuronale est appelée effets de répétition. Les deux phénomènes ne sont pas équivalents et il a été difficile de montrer que les effets neuronaux causent les effets comportementaux. Les effets de répétition seront détaillés au paragraphe II.4.1.

II.2.4. Apprentissage perceptuel

L'apprentissage perceptuel (perceptual learning Gilbert, 1994; Gilbert, Sigman et Crist, 2001; Seitz et Watanabe, 2005; Wiggs et Martin, 1998; Ahissar et Hochstein, 2004) se produit lorsqu'une tâche de discrimination sensorielle est répétée des centaines de fois. Il améliore les capacités perceptives, permettant à des sujets entraînés d'utiliser des informations sensorielles que des sujets naïfs sont incapable d'exploiter.

Des études psychophysiques ont caractérisé la spécificité de cet apprentissage : lorsque l'apprentissage a lieu avec un lot cohérent et limité de stimuli, l'apprentissage est spécifique des attributs spatiaux tels que la position rétinienne, l'orientation, la taille, et dans certains cas, de l'œil utilisé pour l'apprentissage.

Il ne s'agit pas à proprement parler d'un apprentissage implicite car la tâche est répétée tellement de fois que les sujets remarquent qu'ils perçoivent mieux les stimuli. Néanmoins, l'apprentissage est non intentionnel et automatique. L'acquisition des connaissances et leur utilisation sont implicites.

II.3. Mesures d'implicité

Le terme d'apprentissage implicite est souvent utilisé pour désigner le produit de l'apprentissage, à savoir les connaissances inconscientes et l'utilisation qui en est faite

(Frensch et Runger, 2003). Les procédures d'estimation du caractère implicite de l'apprentissage concernent en fait le plus souvent les connaissances elles-mêmes que les processus d'apprentissage ou d'exploitation des connaissances. Les questions posées par ces procédures sont : est-ce que les connaissances sont verbalisables ? Est-ce que leur utilisation est contrôlable ? Peut-on les utiliser comme base pour un jugement explicite ?

II.3.1. Rapport verbal

Les sujets d'une tâche d'apprentissage implicite ne peuvent typiquement pas verbaliser les connaissances qu'ils ont acquises. C'est un test relativement permissif qui ne tient pas compte du fait que les sujets peuvent être conscients de leurs connaissances mais manquer de vocabulaire pour les décrire, ou alors simplement ne pas comprendre que les questions portent sur ces connaissances. L'entretien d'explicitation (Petitmengin, 2006) est une technique de verbalisation des connaissances qui permet d'accéder à des connaissances inconscientes.

Mais les rapports verbaux ne répondent pas au critère d'information (*information criterion*) : l'information requise pour un rapport verbal n'est pas forcément la même que celle utilisée pour montrer qu'il y a eu apprentissage. Dans une tâche de temps de réaction en série, par exemple, il se pourrait que l'information requise pour accélérer les temps de réaction pendant la tâche soit consciente mais que l'information requise pour verbaliser les règles de la grammaire ne soit pas verbalisables. C'est pourquoi l'utilisation de tests de choix forcé comme des tests de reconnaissance plutôt que des tests de verbalisation est préférable (Chun et Jiang, 2003).

II.3.2. Choix forcé et échelles de confiance

Dans la plupart des paradigmes d'apprentissage implicite, si l'on présente deux éléments aux sujets en les forçant à choisir lequel des deux obéit à une règle apprise, les sujets choisissent plus souvent l'élément correct que celui n'obéissant pas à la règle. Ceci va à l'encontre de l'idée que les connaissances sont purement inconscientes. Cependant, il faut noter qu'une contribution des connaissances inconscientes au test de choix forcé est possible. En effet, le choix d'un élément plutôt que de l'autre dans une tâche de choix forcé pourrait être guidé par des processus inconscients. Les sujets peuvent se laisser guider par une sorte d'intuition qui les amène à choisir un élément plutôt qu'un autre.

Une façon d'affiner la mesure est de demander aux sujets de donner un niveau de confiance dans leur jugement (Dienes, Altmann, Kwan et Goode, 1995). Les sujets disposent ainsi d'une échelle de confiance allant du hasard complet à la certitude absolue. Deux nouveaux critères du caractère implicite d'une connaissance apparaissent ainsi. Selon le critère de conjecture (*guessing criterion*), les connaissances sont réellement inconscientes si les performances du sujet sont meilleures que ce que prédirait la chance même lorsqu'ils prétendent

être en train de donner leur réponse purement au hasard. Le critère de corrélation nulle (*zero correlation criterion*) détermine si les performances des sujets s'améliorent bien lorsqu'ils répondent avec une plus grande certitude. Si les performances ne s'améliorent pas pour des niveaux de confiance plus élevés, alors les connaissances sont purement inconscientes. Ainsi, dans des tâches d'apprentissage de grammaire artificielle, les sujets obtiennent des performances autour de 65% (selon la grammaire sous-jacente) bien qu'ils croient répondre complètement au hasard (critère de conjecture), et parfois, il n'y a pas de relation entre la performance des sujets et leur niveau de confiance dans leur réponse (critère de corrélation nulle). Typiquement, les sujets montrent quand même un peu de connaissances conscientes selon le critère de corrélation nulle dans la mesure où plus leur confiance est grande, meilleurs ils sont.

II.3.3. Procédure de dissociation de processus

Jacoby (1991) a proposé une méthode pour mesurer la contribution des processus contrôlés (explicites) et automatiques (implicites) dans des tâches cognitives.

Il a d'abord montré que les processus d'exploitation des connaissances sont composés d'une partie contrôlée et d'une partie automatique. Le facteur crucial de la procédure de dissociation de processus est de mettre ces deux types de processus en opposition dans une condition expérimentale et de les faire agir de concert dans une autre condition par une simple manipulation des instructions données aux sujets.

Deux listes de mots sont présentées aux sujets pendant une phase d'apprentissage. Pendant la phase de test, on présente des mots nouveaux et des mots des listes étudiées. Dans la condition d'inclusion, les sujets doivent dire 'déjà vu' lorsque des mots présentés ont été présentés pendant la phase d'apprentissage et 'non vu' pour les mots nouveaux. Dans la condition d'exclusion en revanche, les sujets ne doivent répondre 'vu' que pour les mots appartenant à la première des deux listes, et dire 'non vu' pour tous les autres mots. Il est précisé aux sujets dans la condition d'exclusion que si ils se souviennent qu'un mot appartenait à la deuxième liste (à exclure), ils pouvaient être sûrs qu'ils n'avaient pas été présentés dans la première liste et devaient donc répondre 'non vu'. Dans la condition d'exclusion, les sujets étaient donc encouragés à se souvenir de tous les mots mais à exclure consciemment les éléments de la deuxième liste.

De cette façon, les connaissances explicites peuvent être mesurées comme la différence entre les performances des sujets lorsqu'ils essaient d'utiliser ces connaissances et lorsqu'ils essaient de ne pas utiliser ces connaissances (Figure 8). Les connaissances implicites sont exprimées en fonction des mesures d'inclusion et d'exclusion par une opération algébrique simple indiquée sur la Figure 8.

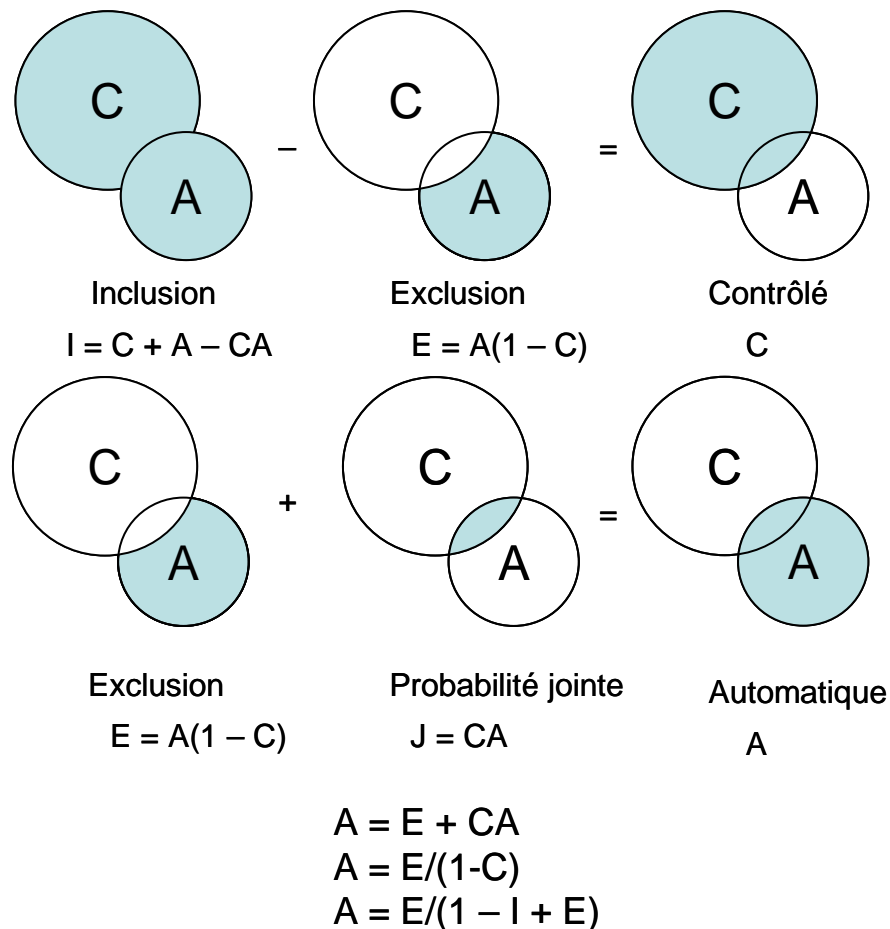


Figure 8 : Procédure de dissociation de processus. Toute mémoire a une composante contrôlée (C) et une composante automatique (A). Dans une tâche d'inclusion, ces deux composantes agissent de concert pour guider le comportement. Dans une tâche d'exclusion, la composante contrôlée peut être exclue. La différence entre les performances dans les deux tâches (pourcentages de bonnes réponses) donne la contribution de la composante contrôlée pour une mémoire donnée. La composante automatique peut être exprimée à partir des performances dans les tâches d'inclusion et d'exclusion par une opération algébrique simple.

(<http://www.uark.edu/misc/lampinen/tutorials/jacoby.htm>)

La procédure de dissociation de processus repose sur deux postulats. Le postulat d'indépendance (*independence assumption*) suppose que les processus automatiques et contrôlés sont indépendants au sens statistique. Ainsi, leur probabilité jointe est égale au produit de leurs probabilités individuelles. Selon ce postulat, les processus automatiques et contrôlés ne s'influencent pas l'un l'autre. C'est un présupposé fort. Le postulat d'invariance (*invariance assumption*) suppose que les processus automatiques et contrôlés ne sont pas influencés par les instructions données aux sujets. Les processus automatiques sont par définition incontrôlables et donc non affectés par les instructions, mais un contrôle cognitif de leur utilisation est possible. Même si les processus se produisent, les connaissances pourraient être ouvertement ignorées. En situation d'inclusion, les sujets peuvent plus volontiers se laisser guider par leurs intui-

tions et ainsi utiliser plus volontiers la sortie des processus automatiques de récupération des connaissances.

II.3.4. Connaissances structurelles et connaissances de jugement

Les mesures des connaissances évoquées jusqu'ici estiment la capacité des sujets à utiliser leurs connaissances pour former un jugement explicite sur une instance particulière présentée pendant une phase de test. Elles n'estiment pas directement les connaissances en question. Dienes et Scott (2005) ont proposé de distinguer deux types de connaissances distincts : les connaissances de structure et les connaissances de jugement. Dans le cas d'une tâche d'apprentissage de grammaire artificielle, les participants acquièrent des connaissances sur la structure des éléments pendant l'entraînement. Mais les mesures classiques du caractère implicite des connaissances ne mesurent pas directement ces connaissances. Elles mesurent le caractère implicite ou explicite du jugement que l'on forme sur des éléments. Dans la phase de test, les participants utilisent leurs connaissances sur la structure pour former une nouvelle connaissance : que tel mot présenté a la même structure que les mots de l'entraînement. Cette dernière est appelée connaissance de jugement.

Les deux types de connaissances peuvent être conscient ou inconscient. Prenons l'exemple, du langage naturel : lorsque les connaissances sur la structure sont conscientes, alors les connaissances de jugement sont aussi conscientes. Si l'on connaît les règles de grammaire apprises à l'école, on est forcément capable de déterminer consciemment si une phrase est grammaticale. Mais il est aussi possible de savoir qu'une phrase est grammaticalement correcte, et donc d'avoir une connaissance de jugement explicite sur cette phrase sans savoir pourquoi, c'est-à-dire sans avoir de connaissances de structure explicites. Lorsque les connaissances de structure sont inconscientes, mais que les connaissances de jugement sont conscientes, la phénoménologie du jugement est l'intuition. L'intuition est savoir qu'un jugement formulé est correct sans savoir pourquoi. Lorsque les deux connaissances sont inconscientes, la phénoménologie est la conjecture (les sujets disent faire leur jugement au hasard).

Dans le cas d'un jugement formé par intuition ou par conjecture, les connaissances structurelles sont inconscientes mais dans le cas de l'intuition les connaissances de jugement sont conscientes. Cependant, le critère de conjecture et le critère de corrélation nulle (voir paragraphe II.3.2) montreraient un jugement purement inconscient dans ce cas. Ainsi, en demandant aux sujets de donner, en plus de leur niveau de confiance, un jugement sur la phénoménologie de leur réponse, Dienes et Scott (2005) ont montré qu'il est possible de dissocier le caractère implicite ou explicite des connaissances de structure et des connaissances de jugement, et ainsi d'estimer un peu plus précisément le caractère conscient ou inconscient des connaissances.

II.4. Mécanismes neuronaux

Les apprentissages implicites ont été rapportés jusqu'ici d'un point de vue psychologique. Quels sont les différents mécanismes neuronaux connus pour l'apprentissage ? Les mécanismes neuronaux sont ils différents entre l'apprentissage implicite et l'apprentissage explicite ?

II.4.1. Phénomènes distincts, bases neurales distinctes ?

Apprentissage et répétition : différents modèles expliquent les effets de répétition

L'apprentissage, implicite ou non, repose le plus souvent sur la répétition. Quels sont les mécanismes de l'apprentissage par répétition ? Lorsqu'un stimulus est présenté plusieurs fois, la réponse neuronale est altérée en même temps que le comportement s'améliore, montrant un effet d'apprentissage. Le lien de causalité entre les effets neuronaux de répétition et les effets comportementaux d'apprentissage a été difficile à montrer, mais il est aujourd'hui avéré (Wig, Grafton, Demos et Kelley, 2005; Schacter, Wig et Stevens, 2007).

La réponse neuronale est affectée par la répétition. Elle peut être diminuée, on parle alors de suppression due à la répétition (repetition suppression Desimone, 1996; Wiggs et Martin, 1998), ou augmentée, on parle alors d'augmentation due à la répétition (repetition enhancement Henson, Shallice et Dolan, 2000; Schacter, Dobbins et Schnyer, 2004).

Différents modèles ont été proposés pour expliquer ces diminutions ou augmentations de réponse (revus par Grill-Spector, Henson et Martin, 2006).

Le modèle de fatigue propose que tous les neurones répondant initialement à un stimulus s'activent moins à la répétition du même stimulus. La réponse globale du système est ainsi réduite pour un stimulus répété. Des mécanismes de plasticité spécifique de certaines synapses pourraient sous-tendre cette baisse de réponse. La réduction de l'efficacité des synapses se produirait aux synapses les plus activées et permettrait d'expliquer la spécificité des effets : seulement les entrées synaptiques les plus actives seraient affectées pour un neurone donné et ainsi, seuls certains stimuli entraîneraient une réponse diminuée. Ce modèle prédit que la réponse à un stimulus nouveau devrait être plus forte que la réponse à un stimulus répété et fournit un mécanisme pour la détection de nouveauté. Cependant il n'est pas très clair comment une réduction des taux de décharge pourrait permettre la récupération plus rapide d'une solution en mémoire. Pour cela, une augmentation de la précision des réponses est aussi nécessaire.

Le modèle d'affûtage de représentation (Desimone, 1996; Wiggs et Martin, 1998) propose qu'il existe un mécanisme de sélection des neurones participant à la représentation. Seuls les neurones participant de manière fiable à la réponse seraient conservés. Les modifications de réponses dues à la répétition reflèteraient ainsi un processus d'affûtage (*sharpening*) par lequel les réponses des neurones deviennent plus sélectives. En effet, si seuls les neurones activés de manière optimale par un stimulus sont conservés pour la représentation, les neu-

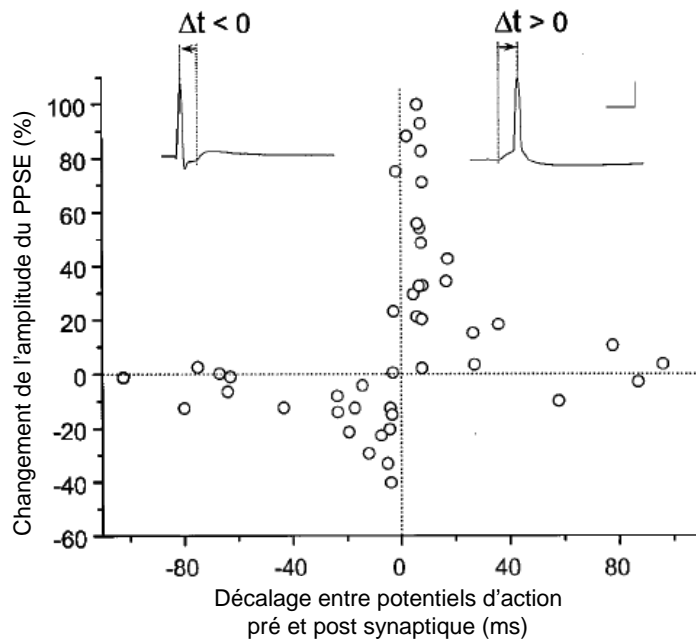


Figure 9 : Plasticité dépendante de la synchronie des potentiels d'action. Modification de l'efficacité synaptique après stimulation des entrées synaptiques d'un neurone en fonction de la synchronie de cette stimulation avec l'émission d'un potentiel d'action. Lorsque la stimulation arrive dans une fenêtre critique autour du potentiel d'action émis, l'efficacité de la transmission synaptique est affectée. Si la stimulation arrive juste avant l'émission du potentiel d'action ($\Delta t > 0$), l'efficacité est augmentée. Si la stimulation arrive juste après l'émission du potentiel d'action ($\Delta t < 0$), l'efficacité est diminuée. PPSE : potentiel post-synaptique excitateur. (tiré de Bi et Poo, 1998)

rones deviennent plus sélectifs, puisque leur réponse à un stimulus non optimal est éliminée. Les représentations deviendraient ainsi plus éparses (*sparse* ; impliquent moins de neurones). C'est sur ce modèle que se basent les théories d'exploitation des régularités statistiques de l'environnement que nous présenterons plus bas.

Le modèle de facilitation repose sur l'idée que la répétition entraîne un traitement plus rapide des stimulations. Chaque répétition d'un même stimulus entraînerait des latences plus courtes des réponses neuronales. Ce type de mécanisme pourrait aboutir à la représentation de l'information dans une chaîne *synfire* (Abeles, 1982; Hosaka, Araki et Ikeguchi, 2008). Une chaîne *synfire* est un réseau de neurones arrangés en couches dans lequel chaque neurone d'une couche excite plusieurs neurones de la couche suivante et chaque neurone est excité par plusieurs neurones de la couche précédente. L'activité dans un tel réseau s'arrange comme une volée de potentiels d'action se propageant de manière synchrone d'une couche à l'autre, on parle d'une chaîne *synfire*. Ce type de représentation peut être activé très rapidement et possède potentiellement de bonnes capacités de mémoire.

La précision des réponses neuronales est un facteur crucial de l'apprentissage. Cette précision pourrait être augmentée par une plasticité synaptique dépendante de la synchronie des potentiels d'action (STDP pour spike timing dependent plasticity Dan et Poo, 2006). Dans les neurones sensibles à la STDP, l'efficacité des synapses activées juste avant l'émission d'un potentiel d'action est augmentée et celle des synapses activées juste après est diminuée. Par ce mécanisme, seules les synapses contribuant à la décharge du neurone sont facilitées. Ce type de mécanisme a été mis en évidence en électrophysiologie (Figure 9, Markram, Lubke, Frotscher et Sakmann, 1997; Bi et Poo, 1998) et son efficacité computationnelle a été montrée (p. ex. Guyonneau, VanRullen et Thorpe, 2005; Masquelier et Thorpe, 2007). La STDP est aujourd'hui proposée comme un mécanisme pour la formation de représentations en mé-

moire (Dan et Poo, 2006). Elle pourrait permettre la création de représentations plus efficaces par la sélection des synapses activées le plus rapidement par un stimulus (Guyonneau et coll., 2005) et ainsi participer à l'affûtage de représentations et l'augmentation de la vitesse d'activation de représentations.

Apprentissage perceptuel : apprendre à utiliser l'information

Les améliorations perceptives permises par l'apprentissage perceptuel présentées au paragraphe II.2.4 se traduisent au niveau neuronal par des modifications des propriétés de réponse des neurones (Gilbert, 1994).

Les études psychophysiques montrant une grande spécificité de l'apprentissage suggèrent que l'apprentissage se produit au niveau neuronal à des stades précoces de traitement cortical, où les champs récepteurs des neurones ont des propriétés basiques et spatialement sélectives (Gilbert, 1994). Au niveau neurophysiologique, les caractéristiques de réponse des neurones de l'aire MT peuvent être modifiées par apprentissage perceptuel (Zohary, Celebrini, Britten et Newsome, 1994). Les neurones du lobe temporal inférieur ont des caractéristiques dépendant de la familiarité des stimuli (Sakai et Miyashita, 1991; Mruczek et Sheinberg, 2007).

Ahissar et Hochstein (1997) ont montré que la difficulté de la tâche entraîne un apprentissage à différents niveaux hiérarchiques. Lorsque des sujets pratiquent une tâche de discrimination perceptuelle facile, l'apprentissage se généralise à travers les positions spatiales. En revanche, lorsque la tâche de discrimination est difficile, l'apprentissage reste spécifique de la position entraînée et se développe après un entraînement plus long. Ainsi, il semble que l'apprentissage commence dans les cas faciles et avec un niveau de spécificité faible, cohérent avec un apprentissage à un niveau élevé de la hiérarchie de traitement, puis se produit dans les cas difficiles avec une plus grande spécificité.

La théorie de la hiérarchie inverse de l'apprentissage perceptuel (reverse hierarchy theory of visual perceptual learning, Ahissar et Hochstein, 2004) propose que l'apprentissage est guidé par les buts et les demandes de la tâche en cours. Cet apprentissage permettrait l'accès à l'information pertinente pour la tâche. Il serait implémenté par des modifications dans les aires de plus haut niveau possible. Il ne se produirait aux niveaux hiérarchiques inférieurs que si l'attention est focalisée à ces niveaux de traitement. Même lorsque les bas niveaux de traitement sont nécessaires à l'accomplissement d'une tâche, l'apprentissage ne se produit à ces niveaux de traitement que s'ils aboutissent à une classification en deux états perceptuels distincts (Garrigan et Kellman, 2008). En d'autres termes, il n'y a apprentissage perceptuel que si la distinction des stimuli présentés est utile pour la perception. Ce résultat est cohérent avec l'idée de la hiérarchie inverse d'un pilotage « par en haut » de l'apprentissage.

Un modèle théorique de l'apprentissage perceptuel par Seitz et Watanabe (2005) permet de rendre compte de certains résultats montrant que l'apprentissage perceptuel peut aussi

concerner de l'information non pertinente pour la tâche. Ce modèle propose l'existence de signaux modulateurs de récompense déclenchés par l'accomplissement de la tâche. Ces signaux entraîneraient l'apprentissage des informations contextuelles présentes au moment où la tâche est accomplie. Au moment où la tâche est accomplie, un « cliché » du contexte sensoriel est enregistré.

Apprentissage associatif : des mécanismes neuronaux mieux connus

Les apprentissages implicites sont souvent des apprentissages associatifs : les liens associant différents éléments présentés en séquence ou simultanément doivent être appris. L'exemple paradigmatique d'apprentissage associatif est le conditionnement de type pavlovien (*pavlovian conditioning*). Dans cet apprentissage, un organisme (mammifère) est soumis à deux types de stimulations : un stimulus inconditionnel (*unconditional stimulus*), pertinent d'un point de vue biologique et un stimulus conditionnel (*conditional stimulus*) neutre. Lorsque le stimulus inconditionnel est présenté, il produit une réponse caractéristique. Par exemple, le chien de Pavlov salive lorsqu'on lui présente à manger. Le stimulus conditionnel, en revanche, ne produit aucune réponse avant apprentissage. Un son de cloche n'entraîne aucune réponse chez le chien de Pavlov. Cependant, si le stimulus inconditionnel est précédé à plusieurs reprises par le stimulus conditionnel, l'association entre les deux stimulations est apprise et le stimulus conditionnel se met à entraîner une réponse comportementale de préparation à l'arrivée du stimulus inconditionnel. Après qu'on a fait sonner la cloche systématiquement avant de lui donner à manger, le chien de Pavlov salive dès qu'on fait sonner la cloche.

L'apprentissage associatif le plus étudié est le conditionnement pavlovien à la peur (*pavlovial fear conditioning*). Il implique un réseau sous-cortical bien décrit dans lequel l'amygdale joue un rôle central. D'autres types d'apprentissages associatifs sont sous-tendus par d'autres circuits. Les circuits mis en jeu, les mécanismes cellulaires et moléculaires de ce conditionnement sont décrits par Fanselow et Poulos dans une revue récente (2005). Nous retiendrons principalement deux points : premièrement, les informations sensorielles venant du stimulus conditionnel et du stimulus inconditionnel doivent converger en un site spécifique. Cette convergence permet des modifications de transmission synaptique spécifiques du type potentialisation à long terme (LTP pour *long term potentiation*). Deuxièmement, lorsque le stimulus conditionnel est contextuel et requiert un traitement polysynaptique par le système pour être identifié ou qu'il se termine un peu avant que le stimulus inconditionnel commence, l'hippocampe est requis pour l'apprentissage. Certains postulent que le facteur critique de recrutement de l'hippocampe pour l'apprentissage associatif est l'appartenance des différents stimuli à associer à des domaines différents (comme par exemple des mots et des visages Mayes, Montaldi et Migo, 2007), de même que dans le modèle de liage des élé-

ments et du contexte discuté plus bas (Figure 10), l'hippocampe n'est recruté que pour relier un élément et son contexte en mémoire.

Apprentissage et efficacité : exploitation des régularités pour l'économie de ressources

Enfin, les apprentissages implicites peuvent en général être considérés comme des moyens d'exploiter les régularités statistiques de l'environnement (Simoncelli et Olshausen, 2001). L'exploitation de ces régularités (Barlow, 2001) est un gain précieux pour tout système de traitement de l'information. En effet, ces régularités fournissent un moyen à tout organisme de pallier à ses limitations sensorielles en inférant l'information manquante d'après ses connaissances sur les régularités du monde. Elles ont donc une grande valeur adaptative. L'essence même des perceptions pourrait relever d'inférences statistiques (Helmholtz, 1995).

A ce niveau de description, le principal moteur adaptatif pour le système est l'efficacité du codage de l'information. Cette efficacité permet d'atteindre un équilibre entre l'énergie dépensée et la capacité de représentation du système (Attneave, 1954). L'hypothèse du codage efficace de l'information (revu par Simoncelli et Olshausen, 2001) propose ainsi que les inférences inconscientes de Helmholtz permettent une « économie de pensée » à travers des représentations symboliques exprimant les régularités de l'environnement. La construction de symboles permettrait de réduire les redondances présentes dans l'environnement. En effet, l'activation d'un symbole permet de représenter une information parfois complexe sous la forme d'une unité (Attneave, 1954), et ainsi de maximiser les capacités du système.

II.4.2. Oscillations gamma et apprentissage

Les activités oscillatoires dans la bande de fréquence gamma (30-120-Hz) enregistrées chez l'homme en électroencéphalographie (EEG) et en magnétoencéphalographie (MEG) sont associées à des fonctions cognitives variées (Kaiser et Lutzenberger, 2003; Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; Herrmann, Munk et Engel, 2004). A l'heure actuelle, ces oscillations sont considérées comme le reflet d'activités synchrones dans de grandes populations de neurones. D'un point de vue physiologique, des arguments forts sont en faveur d'un rôle des oscillations gamma dans la mémoire à long terme à travers la modification de l'efficacité synaptique (Jensen, Kaiser et Lachaux, 2007).

La synchronisation des neurones oscillant dans la bande gamma implique une précision temporelle des potentiels d'action à l'échelle de la milliseconde. Comme nous l'avons présenté (II.4.1, Figure 9), des variations de synchronie entre potentiels d'action de 10 à 20 ms changent la direction des variations de l'efficacité de la transmission synaptique induites par la STDP (Bi et Rubin, 2005). Les oscillations gamma imposent le contrôle temporel des activités neuronales à l'échelle de la milliseconde, et sont donc un bon candidat pour le contrôle de la plasticité par la STDP (Sejnowski et Paulsen, 2006). En effet, lors d'oscillations gamma dans des neurones du cortex du rat, l'instant précis d'arrivée d'influx synaptiques par rapport

à la phase des oscillations change la direction de la plasticité (Wespatat, Tennigkeit et Singer, 2004). Lorsque les décharges arrivent en phase avec les oscillations, la transmission synaptique est augmentée, lorsque elles arrivent en antiphase avec les oscillations, la transmission est diminuée.

Par ailleurs, les oscillations gamma et le contrôle de la phase des oscillations ont été proposé comme un moyen de contrôler le flux de l'information dans le cerveau (Salinas et Sejnowski, 2001). L'attention en particulier pourrait être sous-tendue par la synchronisation dans la bande gamma (Womelsdorf et Fries, 2007). Par l'augmentation de la corrélation des influx neuronaux, l'attention est un moyen efficace de contrôler l'apprentissage. Les phénomènes attentionnels se situent à l'interface entre cognition volontaire et involontaire (voir chapitre IV). Leur rôle dans les phénomènes d'apprentissage implicite est donc critique et reste à déterminer.

Enfin, la répétition de l'information est un facteur essentiel à l'apprentissage. Les cycles d'activité gamma pourraient être un moyen pour le système de répéter artificiellement un motif de stimulation. La connectivité récurrente des réseaux de l'hippocampe semble être une propriété essentielle à la mémorisation qui permettrait la répétition de motifs d'activation (Montgomery et Buzsaki, 2007). Les mécanismes de plasticité pourraient ainsi être accélérés par les oscillations qui permettraient d'apprendre en un coup grâce à la répétition interne des motifs d'activation.

Chez l'homme, plusieurs études ont montré un lien entre les oscillations gamma et la mémoire à long terme. Des effets dits de mémoire subséquente (Paller et Wagner, 2002) ont été montrés : la présence d'oscillations gamma pendant une phase d'apprentissage prédit un rappel couronné de succès en phase de test au niveau cortical en EEG (Gruber, Tsivilis, Montaldi et Muller, 2004), en MEG (Osipova, Takashima, Oostenveld, Fernandez, Maris et Jensen, 2006) et en EEG intracrânien (Sederberg, Kahana, Howard, Donner et Madsen, 2003). Au niveau du lobe temporal médian, le couplage des oscillations gamma (synchronie de phase) entre l'hippocampe et le cortex périrhinal prédit aussi la mémorisation (Fell, Klaver, Lehnertz, Grunwald, Schaller, Elger et Fernandez, 2001; Sederberg, Schulze-Bonhage, Madsen, Bromfield, McCarthy, Brandt, Tully et Kahana, 2007).

Des effets de mémoire à long terme ont aussi été montrés dans des paradigmes de répétition. Une réponse gamma se produit à la première présentation de dessins au trait d'objets communs mais pas d'objets sans signification, reflétant possiblement l'activation d'une représentation en mémoire (Gruber, Muller et Keil, 2002; Herrmann et coll., 2004). Lors de présentations successives, à l'inverse, les objets communs induisent moins d'oscillations gamma, que les objets sans signification (Gruber et Muller, 2005). Cette observation suggère que la représentation de l'objet commun a été affûtée (*sharpened*) à la première présentation par l'activité gamma et qu'il est ensuite représenté par une population neuronale plus éparse,

ne contenant que peu de neurones fortement activés (Reddy et Kanwisher, 2006). Il est intéressant de noter que ces effets dépendent de la tâche des sujets : ils ne sont présents que dans des tâches indirecte, où la répétition n'est pas importante en elle-même pour la tâche (Gruber et Muller, 2006) et sont abolis par des changement de tâche (Gruber, Giabbiconi, Trujillo-Barreto et Muller, 2006).

Les oscillations gamma, tant par leur capacité à concentrer les influx neuronaux dans le temps et à promouvoir les phénomènes de STDP, que par leur rôle avéré dans les phénomènes d'apprentissage conscient et par leur position critique à l'interface entre cognition ascendante et descendante, sont donc un mécanisme potentiel pour l'apprentissage implicite. Nous surveillerons de près les activités gamma dans la partie expérimentale de cette thèse.

III. Contexte et reconnaissance

Une fois apprises, les règles contextuelles influencent la reconnaissance visuelle. L'étude de l'influence du contexte visuel sur la reconnaissance (*recognition*) nous impose de définir d'abord les termes utilisés dans la littérature sur la reconnaissance visuelle.

III.1. La reconnaissance visuelle : familiarité et souvenir

Le dictionnaire de l'Académie française définit le mot « reconnaissance » dans le sens où nous l'employons ici :

n. f. Action par laquelle on retrouve dans sa mémoire l'idée, l'image d'une chose ou d'une personne quand on vient à la revoir.

Retrouver dans sa mémoire signifie bien que la reconnaissance fait appel à des connaissances acquises préalablement, et qu'elle repose sur un apprentissage.

Cette définition comporte une ambiguïté car elle ne distingue pas les deux composantes psychologiques de la reconnaissance utilisées dans la littérature scientifique : la familiarité (*familiarity*) et le souvenir (*recollection*). La définition ci-dessus décrit la composante de souvenir de la reconnaissance, c'est-à-dire la forme la plus aboutie de reconnaissance. Nous voyons maintenant ces deux composantes séparément.

III.1.1. Familiarité : le sentiment de déjà-vu

La familiarité correspond au sentiment de déjà-vu ressenti face à une scène ou un objet. Opérationnellement, elle se définit simplement par la capacité d'un sujet à déclarer avoir déjà perçu un stimulus. Typiquement, on présente pendant une phase d'apprentissage une série d'images à des sujets. Suit après un intervalle de temps variable une phase de test pendant laquelle on demande aux sujets de répondre « nouveau » ou « ancien » (dans les paradigmes typiques dits *old/new*) à la présentation d'images composées pour la moitié d'images effectivement déjà présentées et pour l'autre moitié d'images nouvelles. Un stimulus est considéré familier s'il est déclaré ancien pendant la phase de test et qu'il a effectivement été présenté pendant la phase d'apprentissage.

III.1.2. Souvenir : la mémoire en contexte

Le souvenir implique la récupération en mémoire de l'élément présenté ainsi que de l'information contextuelle qui l'accompagne. Il correspond donc mieux à la définition donnée plus haut car il implique de retrouver l'idée et l'image de son objet. Opérationnellement, le souvenir se définit par la capacité d'un sujet à déclarer avoir perçu un stimulus donné et à rapporter les conditions dans lesquelles cet épisode a eu lieu.

Il existe plusieurs façons de mesurer le souvenir. Après une phase d'apprentissage classique, les sujets peuvent être soumis à un test « souvenir/connaissance » (remember/ know test introduit par Tulving, 1985). Les instructions aux sujets précisent alors explicitement de ne répondre « souvenir » que s'ils se souviennent précisément des conditions dans lesquelles ils ont vu l'élément présenté (par exemple le paysage de fond). Les éléments pour lesquels les sujets déclarent « souvenir » sont considérés comme tels et les éléments pour lesquels les sujets déclarent « connu » sont considérés familiers. Cependant, cette mesure a été analysée par Donaldson (1996) qui a montré qu'elle est en fait plutôt une mesure d'intensité de mémoire qu'une réelle mesure de qualité du souvenir. Dans un paradigme souvenir/connaissance, les sujets se fixeraient en fait simplement un critère de décision élevé pour répondre « souvenir » et un peu moins élevé pour répondre « connaissance ». Cette méthode reste pourtant encore utilisée aujourd'hui, notamment en imagerie cérébrale, pour séparer les composantes de souvenir et de familiarité de la reconnaissance.

La méthode dite de « mémoire de la source » (*source memory*) permet d'évaluer la composante « souvenir » de la reconnaissance. Elle demande aux sujets explicitement des détails contextuels sur leur souvenir. Par exemple dans une tâche de mémoire de source, on demande aux sujets d'apprendre des objets présentés au milieu d'une scène naturelle. Pendant la phase de test, les objets sont présentés isolément et on demande aux sujets : « Si vous avez déjà vu cet élément, dites nous aussi dans quel paysage ». Des variantes de cette méthode sont aussi appelées reconnaissance associative (*associative recognition*), reconnaissance relationnelle (*relational recognition*) ou reconnaissance de contexte (*context recognition*).

En plus de l'une ou l'autre de ces méthodes, il est possible de demander aux sujets leur niveau de confiance en leur réponse (*confidence rating*). Les « souvenirs » étant associés à un niveau plus élevé de détail, ils sont en général associés à un niveau de confiance plus élevé que les éléments familiers. Mais l'apport des niveaux de confiance est bien plus important : il permet, en mesurant le taux de fausses alarmes (les éléments faussement classifiés comme ancien) et détections correctes (pour les éléments correctement reconnus) pour différents niveaux de confiance de tracer des courbes de caractéristique opérationnelle du récepteur (ROC pour *Receiver Operating Characteristic*). Ces courbes sont un outil puissant permettant de tester des modèles des processus psychologiques sous-jacents (Yonelinas et Parks, 2007). Les différents modèles de reconnaissance, postulant différents processus psychologiques, prédisent des formes de courbe ROC différentes.

III.1.3. Substrats psychologiques et cérébraux de la familiarité et du souvenir

Le sentiment de familiarité se développe plus rapidement que le souvenir. Ainsi, si on limite le temps autorisé pour répondre dans une tâche de reconnaissance de mots étudiés, les jugements de familiarité se développent plus rapidement que les jugements basés sur le souvenir (p.ex. Hintzman, Caulton et Levitin, 1998). La méthodologie utilisée pour ce type de

mesures est basée sur la procédure de dissociation de processus (voir II.3.3). On utilise une tâche d'exclusion pour dissocier les contributions du souvenir et de la familiarité dans une tâche nouveau/ancien. Deux listes d'éléments sont apprises par les sujets et dans une tâche d'exclusion, on demande aux sujets de ne répondre « ancien » que pour les éléments provenant d'une liste spécifique. En faisant varier le temps autorisé pour répondre, on observe que la probabilité de faussement répondre ancien à un élément de la liste à ignorer augmente d'abord rapidement et diminue ensuite (p.ex. McElree, Dolan et Jacoby, 1999). Ceci montre l'existence d'au moins deux processus au décours temporel différent : un processus automatique de familiarité se développant rapidement, poussant les sujets à répondre ancien lorsqu'ils doivent répondre rapidement, et un processus plus lent de souvenir de la source permettant aux sujets de rejeter les éléments de la mauvaise liste lorsqu'ils ont plus de temps pour répondre.

Des manipulations expérimentales additionnelles permettent d'examiner la sensibilité de la familiarité et du souvenir à différents paramètres physiques des éléments à mémoriser. Par exemple, les manipulations de la qualité perceptive des images affectent plus la familiarité que le souvenir. Dans un test nouveau/ancien, plus que le temps autorisé pour répondre est court, plus un élément nouveau à la phase de test est facilement classifié (à tort) comme ancien s'il est similaire à un élément vu pendant l'apprentissage (Hintzman et Curran, 1994). L'amorçage subliminal (voir II.2.3) n'affecte que la familiarité : une image présentée trop rapidement pour être perçue consciemment pourra être jugée familière mais difficilement donner lieu à un jugement de souvenir. Enfin, les manipulations de l'attention pendant l'apprentissage affectent plus le souvenir que la familiarité (Diana et coll., 2007; Yonelinas, 2002).

Les deux processus psychologiques de familiarité et de souvenir sont-ils basés sur des processus neuronaux distincts ou sont-ils sous-tendus par les mêmes mécanismes ? La différence entre familiarité et souvenir est-elle quantitative ou qualitative au niveau neuronal ?

Du point de vue cérébral, le lobe temporal médian (LTM) est une structure essentielle à la création et à la récupération de la mémoire. Il est fondamentalement impliqué dans la mémoire de reconnaissance.

La région hippocampique en particulier est centrale (Figure 10a). L'hippocampe est une structure corticale ancienne (archéocortex) repliée sur elle-même et située dans la face médiane du lobe temporal. Il a été impliqué de longue date dans la mémoire, notamment la mémoire déclarative dont fait partie la mémoire de reconnaissance. Le cortex adjacent (gyrus parahippocampique) est divisé en deux parties, le cortex parahippocampique (PHC pour *parahippocampal cortex*) caudalement, et le cortex périrhinal (PRC pour *perirhinal cortex*) rostralement. Le PRC reçoit des informations venant des aires visuelles de la voie ventrale. Le

PHC reçoit des informations venant de la voie visuelle dorsale. Le PRC et le PHC projettent leurs efférences vers le cortex entorhinal, principale voie d'entrée dans l'hippocampe (Figure 10b) qui projette lui-même ses efférences sur le gyrus denté et la corne d'Amon de l'hippocampe.

Le PRC participe à la perception et à la mémoire des objets (Murray et Richmond, 2001; Buckley et Gaffan, 2006). Il est au centre d'un système discriminant la familiarité et la récence des stimuli présentés. Des neurones y ont la capacité de répondre différemment à la seconde occurrence d'un objet même si de nombreux autres sont présentés entre temps (Brown et Aggleton, 2001), et jusqu'à 24 h après la première présentation (Xiang et Brown, 1998). Ceci suggère l'existence de mécanismes efficace de mémorisation et une plasticité presque immédiate des architectures de traitement. Le PHC est quant à lui connu pour son rôle dans la représentation des endroits, il contient l'aire parahippocampique des endroits (PPA pour parahippocampal place area Epstein et Kanwisher, 1998; Epstein, Harris, Stanley et Kanwisher, 1999). Il est impliqué dans la représentation des scènes visuelles : il répond à la présentation de scènes plutôt qu'à des objets et des lésions de la PPA entraînent une incapacité à apprendre de nouvelles scènes visuelles (Epstein, 2005). Il a récemment été impliqué dans la représentation du contexte des objets (Bar, 2004; Bar et Aminoff, 2003). Le contexte spatial pourrait être représenté dans la PPA et en l'absence de relations spatiales dans le PHC

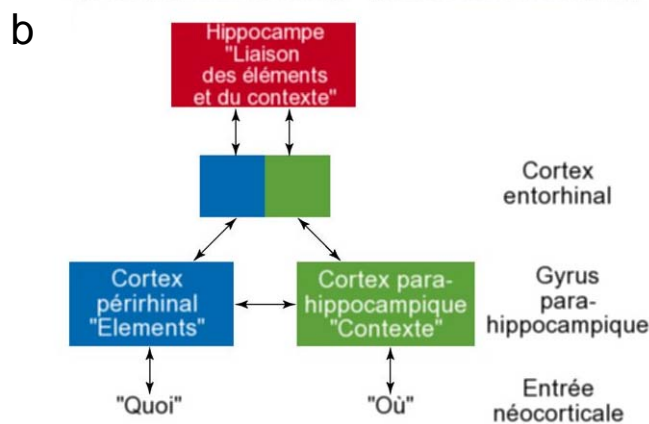
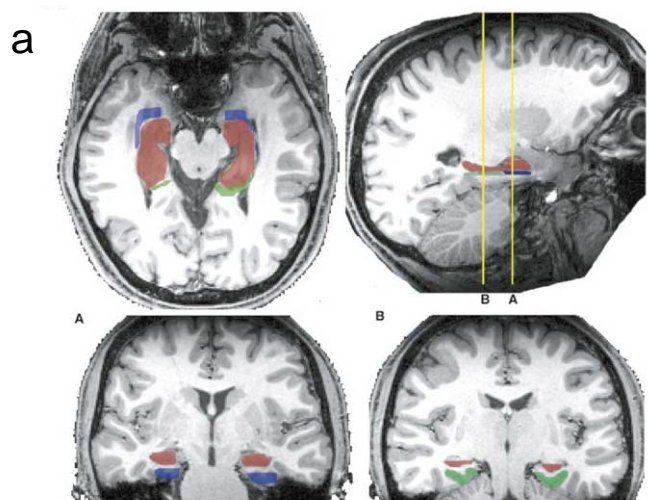


Figure 10 : Le modèle de « liaison des éléments dans le contexte » (BIC) des structures du lobe temporal médian (LTM). (a) Ce modèle distingue trois structures principales dans le LTM : l'hippocampe (en rouge), le cortex périrhinal (PRC, en bleu) et le cortex parahippocampique (PHC, en vert), les deux derniers appartenant au gyrus parahippocampique. (b) Selon le modèle BIC, les informations sensorielles venant de la voie ventrale (quoi) et de la voie dorsale (où) sont traitées spécifiquement par le PRC et le PHC puis transférées vers l'hippocampe à travers le cortex entorhinal. La réactivation dans l'hippocampe du patron d'activité produit pendant l'apprentissage réactive en retour les structures du gyrus parahippocampique, donnant lieu à la reconnaissance. (Tiré de Diana, Yonelinas et Ranganath, 2007)

plus antérieur (Aminoff, Gronau et Bar, 2007).

D'autres régions cérébrales sont aussi impliquées dans la reconnaissance. Ainsi, les connexions de l'hippocampe avec le thalamus antérieur sont essentielles pour le souvenir et les connexions avec le cortex perirhinal et le thalamus dorsal sont essentielles pour la familiarité. Des projections du thalamus vers le lobe frontal joueraient aussi un rôle, autant pendant l'apprentissage que pendant la récupération des souvenirs et de la familiarité (Aggleton et Brown, 1999; Habib, Nyberg et Tulving, 2003). Nous nous concentrons ici sur le rôle du LTM.

Un débat existe à l'heure actuelle entre deux visions du rôle du LTM dans la mémoire de reconnaissance. La vision monolithique des structures du LTM soutient que familiarité et souvenir sont en fait les deux facettes d'un même processus de reconnaissance et que toutes les structures du LTM y participent également. Squire et ses collaborateurs ont développé une théorie de la reconnaissance permettant de rendre compte de beaucoup de résultats de la littérature à l'aide d'un processus unique de détection de signal (Squire, Wixted et Clark, 2007; Wixted, 2007). Ces auteurs s'appuient sur un modèle de détection du signal dans lequel la variance de la distribution du signal est plus grande que celle du bruit. Le modèle est parcimonieux mais d'autres auteurs soutiennent qu'il ne permet pas de rendre compte d'asymétries observées dans les lésions sélectives des structures du LTM ainsi que dans les différentes activités observées sélectivement pour la reconnaissance par familiarité et par souvenir.

Selon de nombreux auteurs, les processus de familiarité et souvenir sont affectés différemment par des lésions des différentes structures du LTM. Ainsi, les lésions sélectives de l'hippocampe affecteraient les souvenirs mais pas la familiarité (Yonelinas, 2002; mais voir aussi Squire et coll., 2007).

Familiarité et souvenir produisent des potentiels évoqués (PE) électroencéphalographiques (EEG) distincts et avec des décours temporels différents (Rugg et Curran, 2007). Ainsi, dans une tâche de jugement ancien/nouveau, les éléments correctement classés « ancien » évoquent un PE frontal plus positif vers 300-500 ms après l'apparition du stimulus qui est sensible aux manipulations affectant la familiarité. Une composante pariétale du PE après 400 ms est quant à elle affectée par les manipulations affectant le souvenir (Rugg, Mark, Walla, Schloerscheidt, Birch et Allan, 1998).

En imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), les méthodes psychologiques de mesure de la familiarité et du souvenir sont utilisées comme facteurs expérimentaux. Ainsi, les différences entre les réponses souvenir et connaissance, mémoire de source correcte et incorrecte et entre les niveaux de confiance les plus élevés et les moins élevés sont considérés comme reflétant les processus cérébraux du souvenir. A l'inverse, les différences

entre réponses aux éléments reconnus mais non souvenus et les éléments non reconnus (bien que présentés) ou les changements d'activité qui corrélerent avec les niveau de confiance sont considérés comme reflétant la familiarité. Diana et collaborateurs (2007) montrent que l'activité hippocampique et parahippocampique pendant l'encodage et la récupération est supérieure pour les éléments rappelés par souvenir. A l'inverse, l'activité dans les régions du PRC corréle avec la familiarité. Cette activité est plus forte pendant l'apprentissage couronné de succès (qui donnera lieu à un jugement de familiarité) et diminue pendant la récupération d'éléments familiers. Ces observations ont amené récemment Eichenbaum, Yonelinas et Ranganath (2007) à formuler un modèle dit de liaison des objets et du contexte (BIC pour *Binding Items and Context*, Figure 10). Il existe de nombreux modèles neuropsychologiques de la mémoire de reconnaissance (Yonelinas, 2002; Yonelinas et Parks, 2007). Nous prenons ici le parti de ne détailler que le modèle BIC qui prend explicitement en compte le contexte et permet donc de poser les bases anatomo-fonctionnelles de notre réflexion. Les différentes parties du LTM jouent un rôle déterminé pour la représentation et la mémorisation des éléments dans leur contexte.

La problématique de ce modèle est d'expliquer comment la familiarité et le souvenir sont supportés par différentes parties du cerveau et comment les voies de traitement des objets visuels et des scènes globales (leur contexte) sont unifiées dans une représentation neuronale unique et cohérente en mémoire.

Dans le modèle BIC (Figure 10b), le rôle de l'hippocampe est d'associer les éléments dans leur contexte, donc de lier l'activité du PRC et du PHC (voir plus haut). Comme la reconnaissance par familiarité fait appel uniquement à la mémoire de l'objet, sans son contexte, le modèle BIC prédit une implication du PRC dans la reconnaissance par familiarité et pas ou peu d'implication du PHC et de l'hippocampe. En revanche, la reconnaissance par souvenir implique la récupération du contexte de l'objet. Le modèle BIC prédit alors une implication de l'hippocampe et du PHC.

Le modèle BIC prédit des activations différentes selon le processus psychologique en cours. Pendant l'apprentissage, les éléments qui seront jugés plus tard comme familiers activent plus le PRC, entraînant ainsi un meilleur encodage des éléments nouveaux. De la même façon, le PHC est plus actif pendant l'apprentissage dans les essais pour lesquels l'information contextuelle sera récupérée, lorsqu'il y aura reconnaissance par souvenir. Cette activation pendant l'encodage réussi d'éléments en mémoire est appelée effet de mémoire subséquente (subsequent memory effects Paller et Wagner, 2002).

Un meilleur encodage donne naissance à une représentation plus efficace, et à une réponse physiologique au stimulus apparemment moins forte parce qu'elle est activée plus rapidement et/ou parce que moins de neurones sont activés (voir II.4.1 Grill-Spector et coll., 2006). Ainsi, pendant la reconnaissance, les éléments jugés familiers donnent lieu à une acti-

vation moins forte mais plus efficace du PRC par rapport à celle provoquée par des éléments jugés nouveaux. Pour récupérer un souvenir, il faut récupérer l'information contextuelle et donc activer sa représentation dans le PHC. Le rôle de l'hippocampe dans ce modèle étant de lier les éléments et le contexte, l'activation de l'hippocampe par le PRC entraîne la récupération des détails contextuels via le PHC. La reconnaissance d'éléments familiers et le rappel d'éléments contextuels pour récupérer un souvenir doit donc entraîner une désactivation du PRC et une activation de l'hippocampe et du PHC.

Nous allons maintenant examiner les effets du contexte sur la reconnaissance et voir si ces effets reposent sur le recrutement des aires mentionnées dans le modèle BIC.

III.2. La scène guide la reconnaissance visuelle

Le contexte visuel pris d'un point de vue psychologique (comme nous l'avons défini au paragraphe I.1.3) peut être assimilé à la scène visuelle entière. La question de savoir si l'analyse de la scène visuelle se fait indépendamment de l'analyse des objets peut être formulée dans les termes des paragraphes précédents, elle revient à poser la question des interactions entre souvenir et familiarité. Comment l'analyse de la scène visuelle interagit-elle avec l'analyse des objets de la scène ?

III.2.1. Interactions entre l'analyse de la scène et la reconnaissance visuelle

Il existe différentes hypothèses alternatives allant du cloisonnement fonctionnel entre l'analyse de la scène et l'analyse des objets à une interaction des traitements perceptuels de la scène et des objets dès les stades précoces de l'analyse perceptuelle.

Un compte rendu de différents modèles de reconnaissance d'objets en contexte est proposé par Henderson et Hollingworth (1999). Les auteurs présentent trois classes de modèles formulant différentes prédictions à ce sujet. Dans les modèles de schéma perceptuel (*perceptual schema model*), les scènes visuelles activent des schémas en mémoire (Biederman, 1981). Ces schémas permettraient d'activer un ensemble d'attentes pour faciliter l'extraction des objets les plus probables dans une scène. Ainsi, Palmer (1975) montra que des objets qui n'étaient pas à leur position habituelle étaient identifiés plus lentement et avec plus d'erreurs que des objets à leur position habituelle. L'arrangement spatial entre les différentes parties d'un stimulus biaise aussi la perception (Bar et Ullman, 1996). Selon ces modèles, les effets du contexte doivent se produire à des latences précoces, possiblement dans les aires sensorielles précoces.

Dans les modèles d'amorçage (*priming model*), l'interaction entre les attentes dérivées de l'analyse de la scène et l'analyse perceptuelle se fait au moment où la description structurelle des objets est confrontée à la mémoire à long terme (Friedman, 1979; Bar, 2004). Le modèle BIC se situe dans cette perspective. Les interactions entre éléments et contexte se situent dans l'hippocampe, au moment de la réactivation des éléments en mémoire.

Enfin, les modèles d'isolation fonctionnelle (*functional isolation model*) proposent que l'identification des objets et les attentes dérivées des connaissances sur la scène sont fonctionnellement isolées (Hollingworth et Henderson, 1998; Biederman, 1987). Dans cette perspective, aucune interaction ne devrait être observée entre les voies de traitement des objets et du contexte.

Différents modèles d'interaction entre l'analyse de la scène et des objets prédisent différents comportements et activations cérébrales. Nous allons maintenant examiner des expériences de perception de scènes visuelles et départager ces modèles.

III.2.2. L'essentiel de la scène est extrait rapidement

L'essentiel (the gist Oliva, 2005) d'une scène visuelle peut être extrait extrêmement rapidement. On peut reconnaître une scène visuelle présentée seulement 100 ms avec précision (Potter, 1976; Potter et Levy, 1969; Schyns et Oliva, 1994). Un objet peut être détecté dans une scène naturelle en 40 ms de présentation (Bacon-Mace, Mace, Fabre-Thorpe et Thorpe, 2005, la détection est déjà au dessus du niveau de la chance après 12 ms de présentation).

L'information globale sur une scène visuelle complexe peut donc être extraite très rapidement. Quelle est la nature de l'information extraite ?

En décomposant des scènes visuelles en leurs hautes et basses fréquences spatiales* (Schyns et Oliva, 1994) il est possible de déterminer quel type d'information est nécessaire à l'identification ou à la catégorisation d'une scène. Les hautes fréquences spatiales véhiculent l'information sur les contours des objets de la scène et leur configuration alors que les basses fréquences spatiales véhiculent l'information globale sur l'arrangement spatial des objets et la perspective de la scène. Dans leur expérience pionnière, Schyns et Oliva (1994) ont travaillé avec des images dites « hybrides » (*hybrid images*). Ces images sont composées des basses fréquences spatiales d'une image et des hautes fréquences spatiales d'une autre (Figure 11). Dans cette expérience, une image hybride était présentée 30 ou 150 ms puis une image complète non modifiée. Les sujets devaient simplement dire si les deux images présentées étaient identiques en répondant par oui ou par non. Les images hybrides présentées 30 ms étaient

* La fréquence spatiale est la caractéristique de toute structure périodique à travers l'espace. La fréquence spatiale est une mesure du nombre de répétition de la structure par unité de distance. Dans les études sur la perception visuelle, les fréquences spatiales sont mesurées en cycles par degré d'angle visuel. Elles concernent le plus souvent des modulations de luminance.

Toute image peut être décomposée en fréquences à l'aide d'une transformation de Fourier. Cette décomposition sépare les contributions des différentes fréquences spatiales dans une image. Les valeurs d'amplitude et de phase dans l'espace de Fourier sont équivalentes aux valeurs de luminance dans l'espace cartésien.

identifiées aux images complètes ayant les mêmes basses fréquences spatiales alors que les images hybrides présentées 150 ms étaient identifiées aux images ayant les mêmes hautes fréquences spatiales. Cette expérience a montré que les sujets utilisent d'abord les fréquences spatiales basses puis les fréquences spatiales hautes pour identifier une scène. Les auteurs disent qu'il existe donc une dynamique « grossier vers fin » (*coarse to fine*) de l'utilisation de l'information (Navon, 1977).

Ce résultat a été largement repris dans la littérature, sur la perception de scènes visuelles car il fut le premier à montrer des asymétries entre différents canaux de traitement dans la perception de scènes visuelles. Cependant, des développements récents ont montré une grande flexibilité dans le traitement de l'information visuelle en fonction de la tâche. Le « grossier vers fin » de Schyns et Oliva (1994) a été remplacé par une règle plus générale que l'on pourrait nommer « diagnostique vers accessoire ». En effet, Oliva et Schyns (1997) ont montré que l'utilisation de l'information des basses et hautes fréquences spatiales dépend manière flexible de l'utilité de l'information en question pour la tâche en cours (Schyns, 1998). Les deux règles donnent de toute façon souvent la même priorité à l'information car les basses fréquences spatiales, sont aussi le plus souvent les plus informatives (McCotter, Gosselin, Sowden et Schyns, 2005) dans les tâches de catégorisation. Elles bénéficient par ailleurs d'une architecture de traitement plus rapide à travers le système magno-cellulaire supposé traiter en particulier les fréquences spatiales basses.

Par ailleurs, le résultat de Schyns et Oliva (1994) a aussi montré que la catégorie sémantique d'une scène visuelle peut être estimée avec précision en ne tenant compte que d'un sous ensemble des informations disponibles. Par la suite, de nombreux travaux ont examiné les différentes caractéristiques de l'image nécessaires à la compréhension des scènes visuelles. Ainsi, la distribution spatiale de régions colorées permet de prédire la catégorie sémantique



Figure 11 : Un exemple de deux images hybrides. Les images originales non modifiées sont montrées à gauche. Les deux grandes images sont obtenues en utilisant les basses fréquences spatiales de l'une des images d'origine et les hautes fréquences spatiales de l'autre. (Tiré de Oliva et Torralba, 2006).

de la scène (Oliva et Schyns, 2000; Goffaux, eacute, rie, Jacques, Mouraux, Oliva, Schyns et Rossion, 2005). La configuration des contours et la localisation de l'information dans l'espace des hautes et basses fréquences spatiales sont aussi importantes pour la compréhension des scènes (Baddeley, 1997; Torralba et Oliva, 2003; McCotter et coll., 2005).

Une formalisation des conclusions évoquées ci-dessus se retrouve dans le modèle de Oliva et Torralba (2001). Ce modèle analyse la scène visuelle à travers des bancs de filtres orientés à différentes échelles (fréquences spatiales) simultanément et à toutes les positions spatiales simultanément. Ces filtres peuvent être comparés aux cellules du cortex visuel (Olshausen et Field, 1996). Dans une version plus récente (Torralba, 2003), le modèle incorpore deux voies de traitement dans un calcul de saillance tenant compte des connaissances sur l'environnement. La voie locale décrit la réponse des filtres en chaque point de l'image. Cette voie s'apparente aux calculs de saillance (IV.1.1) effectués par le modèle de Itti & Koch (2001). La voie globale rassemble les sorties de la voie locale pour construire un résumé global de l'image appelé l'enveloppe spatiale (*spatial envelope*). Torralba et Oliva (2003) ont montré que l'enveloppe spatiale de l'image permet de catégoriser une scène et de prédire la position et l'identité d'objets en utilisant uniquement de l'information extraite rapidement, contenue dans l'essentiel (*gist*) de la scène.

Remarquons que si l'information extraite est suffisante pour accomplir la tâche en cours, un processus de décision perceptuelle peut prendre immédiatement place et une réponse motrice être initiée. Dans ce genre de situation, on observe des activités liées à la décision perceptuelle dès 150 ms (Thorpe, Fize et Marlot, 1996; VanRullen et Thorpe, 2001). Cette latence ne peut pas être améliorée par entraînement, suggérant que les limites de rapidité de traitement sont atteintes (Fabre-Thorpe, Delorme, Marlot et Thorpe, 2001) et que la décision est prise potentiellement en une seule salve de potentiels d'action (VanRullen et Koch, 2003) impliquant le système magno-cellulaire rapide de traitement de l'information visuelle (Delorme, Richard et Fabre-Thorpe, 1999; Thorpe, Delorme et Van Rullen, 2001).

III.2.3. L'essentiel de la scène active des hypothèses qui aident la reconnaissance des objets

Qu'advient-il ensuite de l'information contextuelle si aucune décision perceptuelle ne peut être prise dès l'extraction de l'essentiel de la scène ? Ici, la dissociation entre les modèles d'amorçage et les modèles de schéma perceptuels se situe au niveau des aires cérébrales actives et le déroulement temporel de leurs activations.

Nous nous plaçons ici dans le cas où une ambiguïté perceptuelle persiste après l'extraction de l'essentiel de la scène et où un « deuxième regard » doit être donné sur l'information sensorielle impliquant des retours d'information. Le contexte est alors capable de guider l'interprétation sensorielle pour faciliter la reconnaissance. Nous prenons ici une perspective

neuroscientifique pour décrire comment l'information contextuelle extraite rapidement peut influencer en retour le traitement réverbérant de l'information sensorielle faisant appel aux boucles ascendantes-descendantes (*feedforward/feedback*) par ailleurs nécessaires à la vision consciente (Bullier, 2001).

L'absence de décision (ou une incertitude) n'impose pas l'absence de conjecture. En effet, comme nous l'avons vu, l'information contextuelle permet de former des hypothèses sur la nature de la scène et les objets qui y sont présents. La reconnaissance n'est pas achevée, mais l'information extraite permet de réduire l'espace de recherche en mémoire. Une théorie récente sur les influences contextuelles (Bar, 2003; Kveraga, Ghuman et Bar, 2007) propose qu'une description grossière de l'image (similaire à l'essentiel de la scène) est projetée directement des aires visuelles précoces vers le cortex orbitofrontal (*orbitofrontal cortex*) d'une part, et vers le PHC et le complexe rétrosplénial (*retrosplénial complex*, incluant des portions du cortex rétrosplénial, le cortex cingulaire postérieur, le sillon subpariétal et le précunéus) d'autre part.

Une conjecture initiale est alors activée dans le cortex orbitofrontal. Elle contient toutes les interprétations possibles du signal visuel étant donné sa description en basses fréquences spatiales. Elle serait projetée en retour vers les aires visuelles pour faciliter l'interprétation de l'information visuelle en la faisant tendre vers les interprétations possibles. Cette structure est par ailleurs connue pour être impliquée dans la sélection des informations pertinentes pour la tâche en cours. Elle est aussi activée par des images de visages à forte teneur émotionnelle (Vuilleumier et Pourtois, 2007).

Dans le PHC et le complexe rétrosplénial, l'information visuelle activerait les contextes les plus vraisemblables. En effet, le PHC est connu pour supporter les représentations de l'espace environnant et du contexte (voir III.1.3).

Le flux d'information des aires visuelles précoces vers le cortex orbitofrontal puis vers les aires visuelles de la voie ventrale a récemment été observé : dans une expérience de magnéto-encéphalographie, Bar et ses collaborateurs (2006) ont montré que le cortex orbitofrontal est activé 50 ms plus tôt que le cortex visuel ventral dans une expérience de reconnaissance d'objets. De plus, ces structures se synchronisent à distance dans l'ordre dans lequel elles sont recrutées suggérant un transfert d'information (Womelsdorf, Schoffelen, Oostenveld, Singer, Desimone, Engel et Fries, 2007) en accord avec le modèle proposé : du cortex visuel précoce au cortex orbitofrontal puis en retour vers le cortex visuel ventral (Bar et coll., 2006).

Le modèle de Bar est un modèle de schéma perceptuels. Il postule que contexte et analyse des objets interagissent pendant l'analyse perceptuelle des objets. Le modèle BIC présenté plus haut était lui plutôt un modèle d'amorçage. Cependant, l'essentiel de ce modèle est construit sur des données d'IRMf dont la résolution temporelle ne permet pas de connaître les séquences d'activations.

Nous venons d'examiner les effets du contexte sur la reconnaissance d'objets. Bien souvent, avant de reconnaître un objet, il est besoin de le localiser. Cette opération demande parfois le déploiement sériel de l'attention dans l'environnement. Dans le chapitre suivant, nous allons examiner les effets du contexte sur le déploiement attentionnel et présenter le protocole que nous avons utilisé dans la partie expérimentale de cette thèse. Nous garderons à l'esprit que les conclusions atteintes dans ce chapitre sur la reconnaissance s'appliquent aussi dans la tâche qui sera présentée. Elle implique en effet la reconnaissance d'un objet cible.

IV. Contexte et attention

Dans un monde trop complexe, l'information à traiter doit être sélectionnée. L'attention est le mécanisme auquel on attribue cette fonction. L'attention sélective permet en effet de concentrer les capacités de traitement cérébral sur un objet en ignorant les autres aspects de l'environnement sensoriel. Il existe plusieurs facettes de l'attention que nous ne traiterons pas en détail ici. Nous nous intéressons ici spécifiquement aux mécanismes de contrôle du déploiement (ou d'orientation) de l'attention et à l'influence du contexte visuel sur ces mécanismes.

Il est généralement admis que deux mécanismes entrent en compétition pour le contrôle du déploiement de l'attention. L'attention exogène (*exogenous attention*) gère la priorité d'accès de l'information saillante dans l'environnement. L'attention endogène (*endogenous attention*) obéit à la volonté dans le but d'accomplir une tâche particulière. Ainsi, nous dirigeons notre attention de manière endogène vers la gauche puis la droite lorsque nous traversons la route. En revanche, un coup de klaxon attirera notre attention vers l'endroit d'où il provient de manière exogène.

Mais cette dichotomie endogène/exogène passe entièrement sous silence les connaissances que nous avons sur la structure du monde. En effet, notre coup d'œil à gauche puis à droite en traversant la route n'est pas guidé uniquement par notre volonté. Notre vie de piéton nous a en effet appris que les voitures roulent sur la route et pas sur le trottoir. Ainsi, nous ne surveillons que la route au moment de traverser. L'expérience vécue règle donc le déploiement de l'attention. Pourtant, ces effets ont été (à quelques exceptions notoires près) largement ignorés dans les recherches sur les bases psychophysiologiques du déploiement de l'attention.

Nous allons maintenant expliquer comment sont apparus les concepts de sélection attentionnelle et d'attention endogène et exogène et la façon dont ils incorporent progressivement l'expérience vécue comme un déterminant primordial du guidage de l'attention en conditions naturelles.

IV.1. Courte histoire du déploiement attentionnel 1958-2008

Broadbent (1958) a été le premier à proposer l'idée que les stimuli sensoriels sont traités par un système d'abord massivement parallèle à capacité illimitée à la périphérie puis par un système sériel à capacité limitée pour un traitement élaboré de l'information. Ce point de vue est toujours très largement partagé par la communauté. Le rôle de l'attention est de sélectionner (filtrer) l'information autorisée à entrer dans le système à capacité limitée. Cette sélection peut se baser soit sur un déplacement volontaire de l'attention (endogène) vers un

endroit spécifique de la scène, soit sur une attraction involontaire (exogène) par un aspect prégnant de la scène visuelle.

Selon Schneider & Shiffrin (1977), c'est parce que les capacités de traitement sont dépassées par la richesse de l'environnement qu'un sous-ensemble de l'information doit recevoir de l'attention. Pour mieux caractériser le déploiement de l'attention dans des tâches de détection et de recherche visuelle, ces auteurs ont proposé une distinction entre les processus de détection automatique (*automatic detection*) opérant en parallèle et de manière indépendante de l'attention et recherche contrôlée (*controlled search*) qui au contraire demande le déploiement sériel de l'attention*.

IV.1.1. La recherche visuelle : déploiement contrôlé et automatique de l'attention visuelle

Dans les tâches de recherche visuelle (Wolfe, 1998), les sujets doivent typiquement localiser une cible unique présentée sur un écran d'ordinateur. Ces tâches permettent de mettre en jeu à la fois les mécanismes exogènes d'attraction automatique de l'attention et les mécanismes endogènes de guidage volontaire. Ce sont donc des tâches fréquemment utilisées pour l'étude du déploiement attentionnel.

Treisman & Gelade (1980) ont mieux spécifié les conditions de mise en jeu des processus automatiques et contrôlés de Schneider et Shiffrin (1977) dans des tâches de recherche visuelle. Dans la très influente théorie d'intégration de traits (feature integration theory Treisman et Gelade, 1980) le système visuel procède au traitement de l'information en suivant deux stades. Au stade préattentif (*preattentive stage*), l'information est traitée en parallèle. L'information visuelle basique (les « traits », tels que la couleur, la position, l'orientation ou la forme) est représentée dans des cartes de traits (*feature maps*). Lorsque la cible d'une recherche visuelle peut être définie parce qu'elle est le seul objet à porter un trait particulier (par exemple le seul objet rouge au milieu d'objets bleus), le processus contrôlé de recherche visuelle n'est pas recruté. L'attention sélective est attirée automatiquement vers la cible (on parle de capture attentionnelle, ou d'effet *pop-out* en anglais ; parfois appelé « popote » par les spécialistes francophones (Conty, 2004-2005)). Le temps de recherche est le même quelque soit le nombre d'objets dans l'environnement puisque la cible saute aux yeux automatiquement.

Si en revanche, la cible ne peut être identifiée que par la conjonction de plusieurs traits (par exemple si la cible est le seul objet à la fois rouge et de forme triangulaire au milieu de ronds rouges et de triangles verts), l'attention est nécessaire pour les combiner. Le second

* Notons ici que ces deux *processus* de détection et de recherche ne sont pas du tout assimilables aux *tâches* de détection et de recherche visuelle dont il est question ci-dessous.

stade, dit attentif, de la théorie d'intégration des traits est mis en jeu. Ce traitement attentif ne s'opère que sur une partie du champ visuel et le déploiement sériel de l'attention est nécessaire. Les processus contrôlés sont mis en jeu. Le temps de recherche varie alors linéairement avec le nombre d'objets présents. Chaque objet allonge le temps de recherche d'une durée fixe correspondant au temps nécessaire pour l'examiner.

Cette dichotomie entre recherche parallèle et recherche sérielle est aujourd'hui nuancée car les observations reflètent plutôt un continuum (Figure 12) entre une recherche efficace pouvant s'effectuer en parallèle et permettant des pentes de recherche proches de zéro et la recherche inefficace pour laquelle la pente de recherche est supérieure à zéro (Wolfe, 1998).

Malgré l'automatisme de l'attention exogène, la saillance des objets est fortement influencée par les buts de l'observateur (Yantis et Jonides, 1990; Folk, Remington et Johnston, 1992; Egeth et Yantis, 1997; Pashler, Johnston et Ruthruff, 2001) qui peuvent augmenter ou diminuer la saillance et donc la capture attentionnelle. Folk et collaborateurs (1992) ont ainsi proposé le terme d'orientation contingente (*contingent orienting*). L'attention exogène ne peut être capturée que lorsque l'élément provoquant la capture partage un trait avec la cible de la recherche. Dans une situation de recherche d'élément unique, tout élément unique attirera l'attention, même s'il n'est pas pertinent pour la tâche. A l'inverse, dans une situation de recherche de conjonction de traits, un élément unique à ignorer ne capture pas l'attention.

Ainsi, Wolfe dans son modèle de recherche guidée (*guided search*) (Wolfe, 1994; Wolfe,

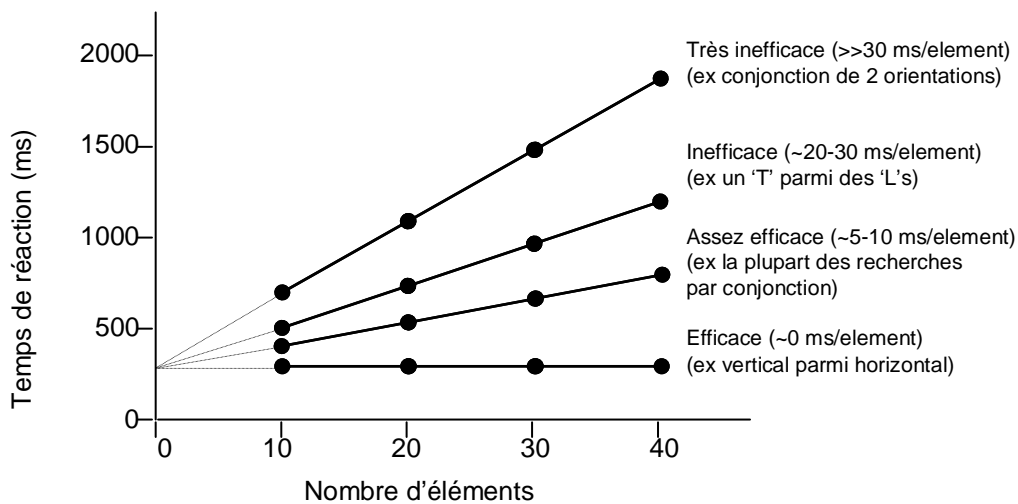


Figure 12 : Le continuum des pentes de recherche. L'efficacité de la recherche visuelle se mesure en représentant le temps de réaction des sujets en fonction du nombre de distracteurs présents dans l'image. On obtient une droite montrant qu'un temps constant est passé sur chaque élément de l'image. La pente (*slope*) de cette droite correspond au temps passé par élément. Plus la recherche est inefficace, plus la pente est élevée. Dans les exemples ci-contre, la pente varie de 0 ms/élément pour une recherche très efficace à plus de 30 ms/élément pour une recherche très inefficace. Par extrapolation (traits pointillés), on peut déterminer le temps requis pour les autres opérations de la tâche (décision, exécution motrice...). Ce temps correspond à l'ordonnée à l'origine (*intercept*) de la droite, c'est-à-dire au temps (idéal) qu'il faudrait pour exécuter la tâche s'il n'y avait aucun élément dans l'image. (traduit de Wolfe, 1998)

Cave et Franzel, 1989) va plus loin en proposant que la sortie des cartes de traits sert d'entrée au système de déploiement contrôlé de l'attention. Dans ce modèle, l'attention endogène passe de pic en pic d'une carte de priorité influencée à la fois par la saillance des différents points de l'environnement et par les buts de l'observateur.

De nombreux modèles informatiques de cartes de saillance ont été développés depuis les années 80 avec l'augmentation de la puissance des ordinateurs. Itti et Koch (2001) ont proposé un modèle très influent basé sur les premiers dessins de cartes de saillance par Koch et Ullman (1985). Dans leur modèle, des filtres sont appliqués à l'image rétinienne. Ces filtres sont de différentes sortes (couleur, fréquence spatiale, contraste, orientation...) et déterminent la saillance des différents points de l'environnement de manière ascendante. D'autres modèles exploitent les statistiques de la scène (Oliva, Torralba, Castelano et Henderson, 2003), ou prennent une approche bayésienne pour montrer que les mouvements oculaires humains en situation de recherche visuelle sont optimaux (Najemnik et Geisler, 2005). La tâche de l'observateur peut complètement contrecarrer la saillance ascendante de la scène (Einhäuser, Rutishauser et Koch, 2008).

IV.1.2. Les tâches de détection : faisceau attentionnel et dimensions visuelles

Une autre distinction entre déploiement contrôlé et automatique de l'attention vient de la recherche utilisant des tâches de détection. Dans ces tâches, on demande simplement aux sujets de rapporter l'apparition d'un stimulus sur un écran.

Les premières découvertes utilisant cette tâche ont été faites par Eriksen et ses collaborateurs (Eriksen et Collins, 1969; Eriksen et St James, 1986; Eriksen et Yeh, 1985). Ces auteurs ont montré que des sujets humains sont plus rapides à détecter un stimulus s'il est précédé d'un indice (flash lumineux) à l'endroit où il apparaît. L'attention est attirée automatiquement par ce type d'indice attentionnel exogène. De tels indices attirent l'attention en cinquante millisecondes (Eriksen et Collins, 1969). A partir d'environ 200 ms une période d'inhibition de retour (*inhibition of return*) se produit pendant laquelle l'attention met plus longtemps à être engagée à nouveau dans la même région (Klein, 2000; Posner et Cohen, 1984; Fecteau et Munoz, 2003). De même que dans les tâches de recherche visuelle, ces indices automatiques peuvent être ignorés lorsque ils ne présentent aucun trait commun avec la cible de la tâche (Yantis et Jonides, 1990).

Posner (1980) a montré dans des tâches de détection que l'attention peut être engagée volontairement dans une région du champ visuel pour accélérer la détection à cet endroit. Les sujets sont en effet plus rapides si un indice symbolique pointe à l'avance la direction où le stimulus est susceptible d'apparaître. On fait souvent référence à un faisceau de lumière (*spotlight*) (Posner, 1980) ou à la lentille (*zoom lens*) (Eriksen et St James, 1986) de l'attention, comme si l'attention éclairait ou zoomait sur une partie du champ visuel.

Plus récemment, Carrasco et ses collaborateurs (2004 ; Carrasco, 2006) ont montré que l'attention augmente aussi les capacités de discrimination du système visuel. La perception de stimuli très faiblement contrastés est facilitée sous le faisceau de l'attention.

Le décours temporel de l'attention dans les tâches de détection a été mesuré par Müller et ses collaborateurs (1989; rapporté par Egeth et Yantis, 1997). Ces auteurs ont mesuré la facilitation de la détection d'une lettre apparaissant sur un écran. Deux types d'indices étaient présentés : un indice périphérique exogène attirant l'attention automatiquement ou un indice symbolique endogène présenté au centre de l'écran indiquant la région probable d'apparition de la cible. Les indices périphériques attirent rapidement l'attention en 100 ms (avec un effet maximum à 175 ms). Les indices symboliques orientent l'attention plus progressivement pour atteindre un effet maximum à 400 ms.

L'attention endogène peut être dirigée non seulement dans l'espace mais aussi dans d'autres dimensions (par exemple la couleur ou la texture). Les objets peuvent aussi être les unités de la sélection attentionnelle (Duncan, 1984; Scholl, 2001). Rapporter deux attributs de deux objets est plus long que de rapporter deux attributs sur un seul objet (Duncan, 1984). Il y a donc un avantage lié à l'objet pour le déploiement de l'attention. L'attention se répand automatiquement sur les objets. Sélectionner une partie d'un objet sélectionne implicitement l'ensemble de l'objet (Egly, Driver et Rafal, 1994). L'expérience la plus convaincante sur le sujet a été conduite par O'Craven et collaborateurs (O'Craven et coll., 1999). Ces auteurs ont présenté des images composées d'un visage et d'une maison superposés (Figure 13) en transparence et demandé à leurs sujets de faire attention soit aux maisons, soit aux visages et de signaler lorsque le même visage (ou la même maison) était répété deux fois de suite. Cette tâche ne présente aucune difficulté. Les sujets peuvent très facilement décider de ne faire attention qu'aux visages ou qu'aux maisons. Il existe donc un mécanisme attentionnel de sélection des objets. Mais le résultat le plus intéressant de cette étude concerne les bases cérébrales de la sélection attentionnelle, que nous examinons dans le paragraphe suivant.



Figure 13 : Deux exemples d'images présentées par O'Craven et collaborateurs. Il est facile de porter son attention sur la maison ou sur le visage dans chacune de ces images (tiré de O'Craven, Downing et Kanwisher, 1999).

IV.1.3. Amplification et détection : deux systèmes cérébraux distincts pour le contrôle du déploiement de l'attention

Quels sont les mécanismes cérébraux qui permettent d'engager l'attention dans une région de l'espace ou sur un objet ? Avant d'aborder cette question, il est important de voir brièvement les effets de l'attention sur l'activité cérébrale.

Effets de l'attention sur le traitement neuronal

L'attention augmente l'activité cérébrale des aires sensorielles corticales (Kanwisher et Wojciulik, 2000) et même jusque dans le thalamus (O'Connor, Fukui, Pinsk et Kastner, 2002). A l'échelle neuronale, l'attention augmente le taux de décharge des neurones en réponse à un stimulus (Moran et Desimone, 1985 ; Motter, 1993 ; 1994 ; Treue et Maunsell, 1996 ; Roelfsema, Lamme et Spekreijse, 1998) et provoque des oscillations dans la bande de fréquence gamma (au dessus de 30 Hz) dans les populations de neurones sensoriels (Fries, Reynolds, Rorie et Desimone, 2001). L'attention module l'activité neuronale dans des aires distinctes selon la dimension attendue : l'attention à la couleur, la forme ou la vitesse de mouvement augmentent ainsi différemment l'activité des aires du cortex visuel extrastrié spécialisées dans le traitement de chacun de ces attributs (Corbetta, Miezin, Dobmeyer, Shulman et Petersen, 1991).

L'attention se répand aux objets et aux attributs similaires de l'image. Lorsque l'on sélectionne un évènement à partir d'un attribut donné, l'ensemble des éléments partageant cet attribut sont sélectionnés (Treue et Martinez Trujillo, 1999; Saenz, Buracas et Boynton, 2002; Melcher, Papathomas et Vidnyanszky, 2005). O'Craven et collaborateurs (1999) ont montré dans leur tâche d'attention sélective à des visages et des maisons superposés que, premièrement selon que l'attention est engagée sur les visages ou sur les maisons, l'activité augmente sélectivement dans l'aire connue pour le traitement des visages (l'aire fusiforme des visages, FFA pour *fusiform face area*) ou dans l'aire connue pour le traitement des lieux géographiques (l'aire parahippocampique des lieux, PPA pour *parahippocampal place area*). Deuxièmement, que l'attention sélectionne implicitement l'ensemble des attributs de l'objet sur lequel elle est portée. Un mouvement était imposé à l'un ou l'autre des deux objets (visage/maison). La réponse à ce mouvement dans l'aire temporelle moyenne (MT, connue pour le traitement du mouvement) dépendait de l'objet auquel les sujets faisaient attention. Lorsque les sujets faisaient attention aux visages, un mouvement imposé à un visage entraînait une réponse accrue de l'aire MT, alors que si le mouvement était imposé à une maison, la réponse de l'aire MT était plus faible. Ceci suggère que tous les attributs d'un même objet sont modulés ensemble par l'attention et constitue un argument fort pour la sélection attentionnelle basée sur les objets.

La très influente théorie de Desimone et Duncan (1995), dite du biais de compétition (*biased competition*) ajoute une composante de compétition à l'amplification des réponses

neuronales par l'attention (Posner et Dehaene, 1994; Posner et Driver, 1992). Ces auteurs proposent que les stimuli sensoriels entrent en compétition pour l'accès aux ressources de traitement limitées du système nerveux. L'attention agirait en biaisant la compétition en faveur de certains stimuli au détriment des autres, de sorte que les stimuli sélectionnés « gagnent » la compétition.

Les mécanismes de résolution de cette compétition pourraient être le contrôle du gain de contraste (Reynolds et Chelazzi, 2004), par lequel les neurones influencés par l'attention augmentent leur sensibilité au stimulus sur lequel l'attention est portée. La synchronisation des réponses de populations de neurones pourrait aussi participer aux mécanismes physiologiques de l'attention (Engel, Fries et Singer, 2001 ; Womelsdorf et Fries, 2007).

Certains auteurs ont observé que l'attention augmente l'activité des neurones avant que le stimulus n'apparaisse (Luck, Chelazzi, Hillyard et Desimone, 1997; Kastner, Pinsk, De Weerd, Desimone et Ungerleider, 1999). Un contrôle de cette activité de base pourrait être à la source de l'augmentation de la réponse évoquée par l'apparition d'un stimulus (Driver et Frith, 2000).

Mécanismes neuronaux du déploiement de l'attention

Nous voyons maintenant les mécanismes neuronaux du déploiement de l'attention (Figure 14). Ici encore, on dissocie d'une part les mécanismes d'attraction automatique de l'attention par des stimuli saillants de l'environnement et d'autre part le déploiement volontaire vers une cible (Corbetta, Kincade, Ollinger, McAvoy et Shulman, 2000; Corbetta et Shulman, 2002).

Le déploiement volontaire de l'attention repose sur l'activation d'un réseau fronto-pariétal dorsal (Figure 14a, régions bleues). Ce réseau recouvre celui qui permet de maintenir des informations en mémoire de travail et la préparation de mouvements oculaires dans les aires frontales et la planification d'un mouvement dans l'espace dans les aires pariétales (Corbetta et Shulman, 2002). Lorsque un signal symbolique de déplacement ou de suivi attentionnel est donné, on observe une activation tonique dans le sulcus intrapariétal (IPS pour *intraparietal sulcus*), contenant l'aire intrapariétale latérale (LIP pour *lateral intraparietal*)

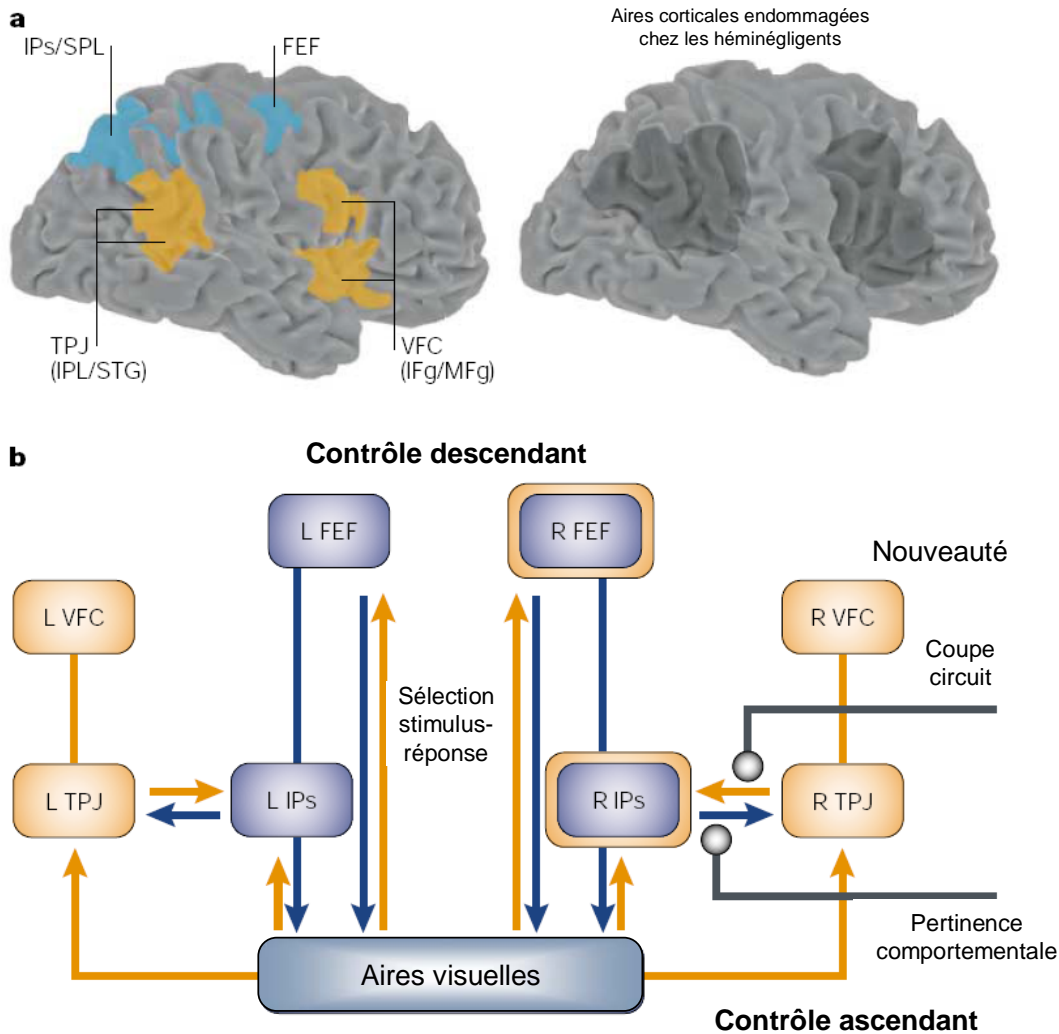


Figure 14 : Modèle neuroanatomique du contrôle attentionnel. **a.** Réseaux fronto-pariétaux dorsal et ventral et leurs relations avec les régions endommagées chez les patients hémipariétaux. Les régions en bleu indiquent le réseau fronto-pariétal. FEF, champ oculaire frontal; Ips/SPL, sillon intrapariétal/lobule pariétal postérieur. Les régions en orange indiquent le réseau fronto-pariétal ventral. TPJ, jonction temporo-pariétale (IPL/STG, lobule pariétal inférieur/gyrus temporal supérieur); VFC, cortex frontal ventral (Ifg/MFg, gyrus frontal inférieur/gyrus frontal moyen). Les aires endommagées chez les patients hémipariétaux (à droite) recouvrent mieux le réseau ventral. **b.** Modèle anatomique des contrôles ascendant et descendant. Le réseau IPs-FEF est impliqué dans le contrôle descendant du traitement visuel (flèches bleues). Le réseau TPJ/VFC est impliqué dans le contrôle ascendant (flèches orange). L'IPs et le FEF sont aussi modulés par le contrôle ascendant. Les connexions entre la TPJ et l'IPs interrompent le contrôle descendant lorsque des stimuli inattendus sont détectés. La pertinence comportementale est médiée par des connexions directes ou indirectes (non montrées) entre IPs et TPJ. Le VFC pourrait être impliqué dans la détection de la nouveauté. L : gauche; R, droite. (tiré de Corbetta et Shulman, 2002)

et dans le champ oculaire frontal (FEF pour *frontal eye field*, chez le singe) (Yantis et Serences, 2003)*. Ceci suggère que ces régions sont impliquées dans le maintien de l'attention sur un point de l'espace. Une structure un peu plus dorsale dans le lobe pariétal (le lobule pariétal supérieur, SPL pour *superior parietal lobule*) s'active transitoirement lorsque l'attention est déplacée volontairement (Yantis et Serences, 2003). Une étude récente dévoile le déroulement temporel de l'activation des différentes aires du réseau fronto-pariétal dorsal (Green et McDonald, 2008). À l'apparition d'un indice symbolique, le SPL s'active transitoirement suivi en séquence de l'IPS, les aires frontales puis un retour vers l'IPS et enfin une activité dans le lobe occipital, supposément liée à la facilitation attentionnelle.

Le déploiement de l'attention reposerait comme expliqué au paragraphe IV.1.1 sur l'existence de cartes de saillance dans le cerveau. La localisation anatomique de ces cartes est incertaine. Elles pourraient se superposer au réseau oculomoteur (Fecteau et Munoz, 2006), se trouver dans les aires visuelles précoces (Li, 2002; Lee, Yang, Romero et Mumford, 2002). Ou encore distribuées à travers la hiérarchie de traitement visuel par convergence des informations sensorielles et cognitives (Treue, 2003).

L'attraction de l'attention par un élément saillant repose sur l'intégrité d'un réseau temporo-pariétal ventral (Figure 14a, régions oranges) incluant les aires de la jonction temporo-pariétale (TPJ pour *temporoparietal junction*) et du cortex frontal ventral (VFC[†] pour *ventral frontal cortex*) de l'hémisphère droit. Des patients ayant subi des lésions dans ces zones souffrent d'héminégligence. Ce trouble de l'orientation attentionnelle empêche ces patients de désengager leur attention dans l'hémichamp contra-lésionnel. Ces zones sont activées lors de la détection d'éléments visuels, lorsque ces éléments sont inattendus (Downar, Crawley, Mikulis et Davis, 2000). Leur activation entraîne celle du réseau de l'attention volontaire (IPS, FEF), mais pas l'inverse (un signal de déplacement attentionnel n'active pas le réseau TPJ, VFC). De plus, l'activation du réseau IPS, FEF par un stimulus entraîne l'activation du réseau via l'IPS alors que l'activation de ce réseau par un signal attentionnel symbolique entraîne l'activation du réseau via le FEF (Buschman et Miller, 2007). On retrouve une séparation entre les activations endogènes venant des aires « cognitives » (antérieures, ici FEF) et les activations exogènes venant des aires sensorielles (postérieures, ici l'IPS).

Selon Corbetta et Shulman (2002), le système d'attention exogène fonctionnerait comme un coupe-circuit de l'attention endogène (Figure 14b). L'activation du réseau ventral inter-

* FEF et LIP recouvrent le système de planification et d'exécution des saccades oculaires, qui reflètent aussi l'allocation spatiale de l'attention.

† L'appellation cortex frontal ventral est donnée ici par opposition à la localisation plus dorsale du FEF, mais cette région est appelée par d'autres cortex préfrontal latéral, voire dorsolatéral, DLPFC pour *dorsolateral prefrontal cortex*

romprait les activités de déploiement endogène de l'attention dans le réseau dorsal pour attirer l'attention vers les éléments nouveaux, saillants, inattendus de l'environnement.

En EEG, la composante P3 dite de nouveauté (*novelty P3*) (Friedman, Cycowicz et Gaeta, 2001) est générée par la TPJ et le VFC. Cette composante est interprétée comme une réponse à la nouveauté entraînant l'orientation attentionnelle automatique vers une cible.

IV.2. La mémoire du contexte guide le déploiement attentionnel

Comme nous l'avons déjà vu, le contexte est extrait rapidement et influence la reconnaissance des objets (III.2). Nous allons ici nous intéresser aux effets du contexte visuel sur le déploiement de l'attention. Un paradigme a été inventé en 1998 spécialement pour étudier l'influence du contexte sur le déploiement de l'attention. Dans ce paradigme dit d'indication contextuelle (contextual cueing Chun, 2000), des sujets humains apprennent rapidement et inconsciemment à guider leur attention par le contexte visuel. Ce paradigme et ses variantes a été étudié et donné lieu à la publication d'une quarantaine d'articles à ce jour. Nous allons dans la suite de ce chapitre examiner en détail cette littérature pour déterminer ce qu'elle nous a appris sur le contenu de la mémoire mise en jeu, puis sur les processus psychologiques de cet apprentissage et enfin sur les conditions d'utilisation de cette mémoire. Enfin, nous mettrons l'accent sur les carences de l'ensemble de ces études, notamment concernant les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'ensemble des phénomènes impliqués.

IV.2.1. L'indication contextuelle : paradigme pour l'étude du guidage de l'attention par le contexte visuel

En 1998, Chun et Jiang (Chun et Jiang, 1998), face aux limites de la vision dichotomique de guidage de l'attention par les indices endogènes et exogènes ont proposé d'étudier le guidage de l'attention par le contexte visuel. L'attention n'est pas seulement guidée par la saillance des objets, et par les buts à atteindre. Les régularités contextuelles apportent aussi de l'information qui est utilisée par le système. Les auteurs introduisent un nouveau paradigme à l'aide d'une série d'expériences simples.

Le but premier des expériences rapportées dans l'article original est de montrer que le contexte visuel a une influence inconsciente sur le déploiement de l'attention en situation de recherche visuelle. Le raisonnement est simple : si le système visuel est capable d'utiliser les régularités de l'environnement, alors, la présence de telles régularités pendant une expérience de recherche visuelle devrait guider l'attention des sujets vers la cible. Ce guidage se ferait d'une manière ni endogène car il serait déclenché immédiatement par le stimulus extérieur, ni exogène car il dépendrait des connaissances internes des sujets.

Dans une tâche de recherche visuelle (Figure 15a), on présente des images composées d'une cible en forme de T (pivoté de + ou - 90°) au milieu d'une configuration d'une douzaine de formes de L (pivotées de 0°, 90°, 180° ou 270°) réparties sur l'ensemble de l'écran. La tâche des sujets consiste à trouver le T et à en rapporter l'orientation par une pression sur un bouton au cours de plusieurs centaines d'essais sur des images apparemment toutes aléatoires. On définit ici la découverte de la cible T par les sujets comme l'évènement et la configuration de L comme le contexte de cet évènement.

Le facteur crucial est que certaines configurations sont présentées plusieurs fois pendant l'expérience sans que les sujets s'en aperçoivent. Ainsi, sur ces images, le T est présenté toujours à la même position dans un contexte donné. Le contexte visuel prédit la position de la cible sur les images répétées. Si les sujets sont sensibles aux régularités, ils devraient être

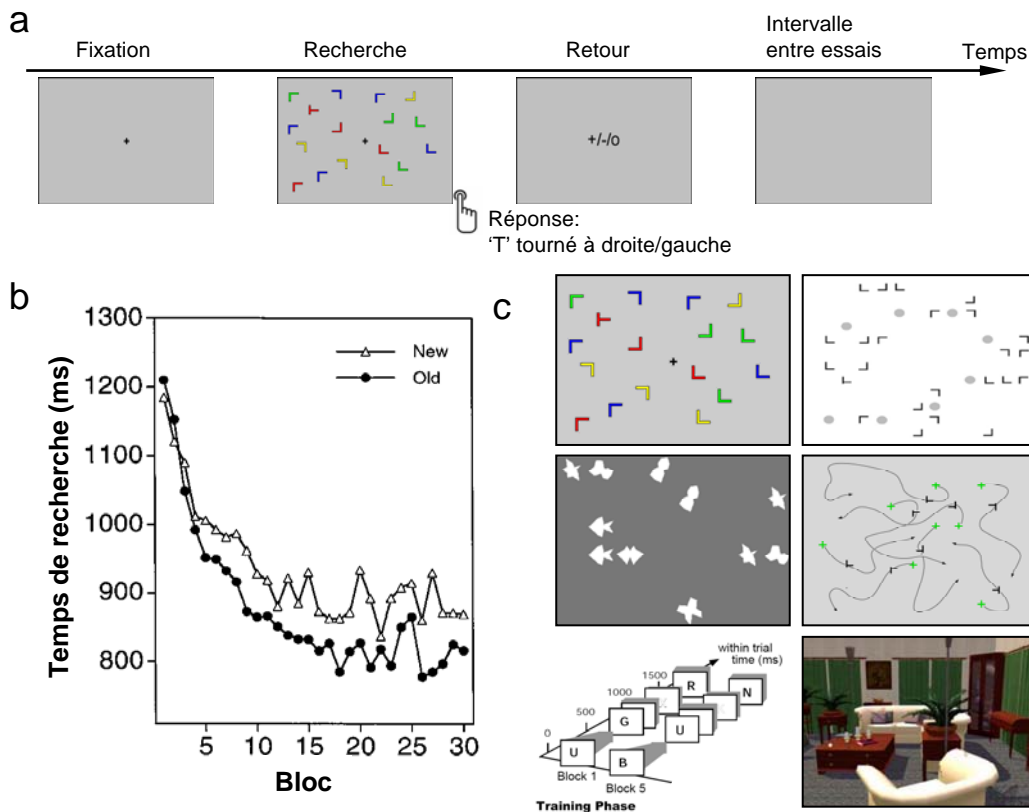


Figure 15 : Paradigme d'indication contextuel. **a.** Déroulement temporel symbolique d'un essai typique de recherche visuelle. Les sujets fixent une croix au milieu d'un écran quand apparaît une image composée d'un certain nombre d'éléments dont une cible définie à l'avance que les sujets doivent trouver et dont ils doivent discriminer un attribut (ici l'orientation du T). Un retour immédiat sur les performances est donné aux sujets. **b.** Evolution des temps de réaction au cours de l'expérience. Les temps de réaction diminuent globalement au cours de l'expérience. Certaines images sont présentées plusieurs fois (Old) et d'autres ne sont présentées qu'une seule fois (New). Les temps de réaction sont plus courts d'une centaine de millisecondes dans la condition répétée après quelques présentations (5, ici). **c.** Exemples d'images utilisées. L'indication contextuelle peut reposer sur (de gauche à droite et de bas en haut) la disposition spatiale des éléments (Chun et Jiang, 1998), sur des éléments ignorés (des cercles gris dans Tseng et Li, 2004), sur la forme des éléments ou leurs déplacements (Chun et Jiang, 1999), sur leur séquence temporelle (Olson et Chun, 2001 Sep) et se produit aussi dans des conditions mimant la réalité (Brockmole et Henderson, 2006).

capables de trouver la cible plus facilement sur ces images que sur des images aléatoires présentées une seule fois pendant l'expérience. C'est en effet ce qui se passe. Après quelques présentations, les sujets deviennent plus rapides pour trouver la cible dans les images répétées que dans les images nouvelles (Figure 15b), suggérant que leur attention est guidée implicitement vers la cible (voir IV.2.2 pour une discussion spécifique sur le sujet).

L'apprentissage est totalement implicite (dans tous les sens définis au chapitre II). Les tests de choix forcé, montrent que les sujets n'ont aucune familiarité avec les images vues pendant l'expérience. Lorsqu'on leur demande en fin d'expérience, les sujets sont incapables de reconnaître des images présentées pendant l'expérience d'images nouvelles. Mais comme nous l'avons mentionné au paragraphe II.3.2, ce test n'est peut-être pas sensible à la mémoire utile dans la tâche de recherche visuelle. En effet, les traces mnésiques de familiarité pourraient ne pas être celles utilisées pour localiser la cible plus rapidement. Les sujets pourraient être conscients que la cible « doit » se trouver à une position connue dans une configuration donnée sans être conscients d'avoir déjà vu cette configuration. C'est pourquoi Chun et Jiang (2003) ont conduit un autre test qui permet de se rapprocher du type de connaissances nécessaires à l'amélioration des performances. Les auteurs ont ainsi montré que si on présente une image qui a été répétée pendant l'expérience mais dont on a retiré la cible, les sujets sont incapables de replacer une cible à l'endroit où elle se trouvait. Les connaissances sont donc bien inconscientes dans la tâche d'indication contextuel.

Cet apprentissage semble ubiquitaire (Figure 15c). Il s'applique entre essais successifs (Ono, Jiang et Kawahara, 2005) : le contexte spatial de l'essai n peut influencer la performance à l'essai $n+1$. Il est aussi applicable aux formes et au mouvement (Chun et Jiang, 1999) : si la forme ou le mouvement des distracteurs prédit la forme ou le mouvement de la cible, on observe un indirection contextuel. Les catégories sémantiques des distracteurs (Goujon, Didierjean et Marmèche, 2007, In press; Goujon, 2007) ou de la scène (Brockmole et Henderson, 2006), sont utilisées si elles permettent de prédire la position de la cible. L'arrivée d'une cible peut aussi être prédite par le contexte temporel (Olson et Chun, 2001 Sep) : une séquence temporelle permettant de prédire le moment, ou la nature de l'évènement cible à venir peut aussi faciliter la performance. L'indirection par le contexte fonctionne aussi dans des images imitant l'environnement naturel (Brockmole et Henderson, 2006) et semble donc être pertinent pour l'étude du comportement humain en conditions naturelles.

Les capacités de l'indirection contextuel sont surprenantes : 60 contextes (de 16 éléments) répétés 30 fois chacun parmi 1800 contextes aléatoires peuvent être appris au cours d'une semaine d'entraînement. Les 60 contextes, testés encore une semaine plus tard facilitent toujours le déploiement attentionnel (Jiang, Song et Rigas, 2005), montrant que la mémoire du contexte ne souffre pas d'interférence proactive (par laquelle des éléments appris empêche-

raient l'apprentissage de nouveaux éléments) ni rétroactive (par laquelle de nouveaux éléments appris effaceraient les anciens) : les contextes appris le premier jour d'apprentissage étaient aussi bien retenus que ceux appris le dernier jour.

IV.2.2. L'indication contextuel facilite le déploiement de l'attention vers la cible

Dès le premier article de Chun et Jiang (1998), l'indication contextuel est présenté comme un phénomène ayant un effet sur le déploiement attentionnel. La mesure classiquement utilisée de l'efficacité de la recherche visuelle est la pente des temps de réaction en fonction du nombre d'éléments présents dans l'image (Figure 12). La pente se mesure en millisecondes par élément. Elle correspond au temps moyen passé sur chaque élément de la scène pendant la recherche. Dans l'expérience 4 de leur article, Chun et Jiang trouvent un effet sur les pentes de recherche, et pas d'effet sur l'ordonnée à l'origine des courbes de temps de réaction en fonction du nombre d'éléments de l'image. Cela signifie que l'indication contextuel influence le processus sériel de déploiement de l'attention (réduisant la pente de recherche), mais pas les autres processus requis pendant la tâche, tels que la décision perceptuelle ou l'exécution motrice.

Cependant, l'effet sur les pentes était relativement petit, ce qui tendrait à minimiser l'effet du contexte sur le déploiement de l'attention. Une faiblesse de l'étude qui a été relevée par Kunar et collaborateurs (2007). Ces auteurs ont examiné les effets du contexte sur les pentes de recherche et sur les ordonnées à l'origine à travers une série d'expériences. Leurs conclusions sont que sur 9 expériences, aucune n'a montré d'effet du contexte sur les pentes. En revanche, il existe un effet sur l'ordonnée à l'origine sur la moyenne de toutes leurs expériences. De plus, une expérience montre que l'effet d'indication contextuel est encore présent lorsque l'attention est guidée de manière optimale, et une autre expérience montre qu'interférer avec l'étape de réponse annule l'effet d'indication contextuel. Les auteurs concluent que l'effet d'indication contextuel est permis en partie par une facilitation de la discrimination de la cible et un abaissement du seuil de réponse. Ces expériences montrent le lien étroit qui existe entre les phénomènes de reconnaissance et de déploiement attentionnel.

Les effets du contexte sur l'attention sont-ils si minimes que le prétendent Kunar et collaborateurs (2007) ? Rien n'est moins sûr. Le déploiement attentionnel peut aussi être mesuré à travers les mouvements oculaires dans des tâches d'indication contextuel (Peterson et Kramer, 2001; Tseng et Li, 2004; Brockmole et Henderson, 2006). L'indication contextuel peut affecter la première saccade dans l'image, et si la première saccade n'est pas affectée, en moyenne, moins de saccades sont quand même nécessaires pour trouver la cible. Le temps s'écoulant entre la dernière saccade et la réponse motrice est constant (Tseng et Li, 2004), suggérant que ce n'est pas la réponse motrice qui est facilitée (comme l'indiquait le manque d'effet dans l'ordonnée à l'origine des courbes de temps de réaction en fonction du nombre d'éléments dans l'image dans l'article de Chun et Jiang, 1998).

Par ailleurs, il a été montré que la mémoire associative affecte le déploiement attentionnel (Moore, Laiti et Chelazzi, 2003). Des objets sémantiquement liés à une cible (un casque quand les sujets cherchent une moto, par exemple) en recherche visuelle sont mieux retenus en mémoire que des objets non liés, suggérant que l'attention est attirée par des éléments ayant un lien avec la cible recherchée.

En EEG, la composante N2Pc est observée à la latence de l'onde N2 aux sites pariétaux controlatéraux au foyer de l'attention en recherche visuelle (Luck et Hillyard, 1994; Woodman et Luck, 1999) ainsi que dans des tâches de détection (Eimer, 1996). La source de cette onde a été localisée dans le cortex extrastrié controlatéral au foyer de l'attention (Luck et Hillyard, 1994; Hopf, Luck, Girelli, Hagner, Mangun, Scheich et Heinze, 2000). Elle peut être observée en magnétoencéphalographie (MEG Hopf et coll., 2000). Elle est considérée comme un indice de la focalisation de l'attention et reflèterait le processus de sélection dans les aires sensorielles. Johnson et collaborateurs (2007) ont montré que la N2Pc est affectée par l'indication contextuelle.

Enfin, Summerfield et collaborateurs (2006) ont montré dans une tâche de recherche visuelle utilisant des scènes naturelles que le guidage de l'attention par la mémoire recrute des aires cérébrales chevauchant celles activées par le guidage exogène l'attention.

IV.2.3. Tout est appris en indication contextuelle, l'attention contrôle ce qui est utilisé

L'ensemble de ces expériences décrites ci-dessus indique que le cerveau a des capacités d'extractions de régularités quasiment illimitées. Il est capable d'extraire l'information visuelle dans toutes les dimensions caractéristiques du traitement visuel (espace, forme, mouvement, etc.). Toutes les formes de régularités visuelles peuvent être extraites et utilisées afin d'améliorer le comportement. Cependant, certaines limitations ont aussi été mises à jour par des expériences visant à caractériser précisément le substrat de l'apprentissage : Qu'est-ce qui est appris en indication contextuelle ?

Avant cela, voyons ce qui n'est pas appris. Les positions possibles de cibles sont identiques entre les scènes répétées et les scènes nouvelles. Elles ne permettent donc pas de rendre compte de la facilitation comportementale. Même si elles sont apprises, cela a peu d'importance pour ce qui nous intéresse. La réponse associée à la cible ne peut pas être apprise, puisque elle est tirée au hasard à chaque présentation (dans toutes les expériences d'indication contextuelle). L'effet d'indication contextuelle n'est pas non plus dû à une facilitation perceptive due à la simple répétition des images : si les images sont répétées mais non prédictives de la position de la cible, aucune facilitation n'est observée, que la cible soit déplacée physiquement d'une répétition à l'autre (Chun et Jiang, 1998, expérience 2) ou que l'identité de la cible change d'une répétition à l'autre par un changement de la tâche (Wolfe, Klemm et Dahlen, 2000).

Les informations globales et locales peuvent être apprises

La configuration globale des distracteurs par rapport à la cible peut être apprise : l'indiciage contextuel résiste aux changements d'échelle et aux déplacements de configurations sur l'écran (Jiang et Wagner, 2004). C'est la position relative du contexte par rapport à la cible qui doit être conservée (Endo et Takeda, 2005). Les relations qu'entretiennent chaque distracteur individuellement avec la cible semblent aussi jouer un rôle : si une configuration est recombinaisonnée à partir de la moitié des éléments de deux configurations répétées différentes, l'effet d'indiciage est aussi préservé (Jiang et Wagner, 2004). L'apprentissage semble pouvoir s'étendre à des distances relativement lointaines et tenir compte des propriétés globales de la scène. Le contexte distant peut faciliter la détection de la cible si les relations qu'il entretient avec la cible ne sont pas interrompues par des éléments aléatoires : dans l'expérience de Olson et Chun (2002), le contexte était divisé en deux moitiés (partie droite et gauche de l'écran) dans une expérience classique d'indiciage contextuel. Lorsque seulement la partie qui ne contenait pas la cible était répétée, l'indiciage contextuel ne se produisait que si aucun distracteur (L) ne se trouvait entre le contexte répété et la cible. Dans des scènes visuelles imitant l'environnement réel, le contexte global (l'identité d'une pièce) facilite la recherche visuelle même si le contexte local (une table, par exemple) est modifié (Brockmole, Castelhano et Henderson, 2006).

L'apprentissage des configurations locales de distracteurs à proximité de la cible est aussi possible (Hoffmann et Sebold, 2005; Jiang et Wagner, 2004) et est dans certains cas plus efficace que l'information globale (Olson et Chun, 2002; Brady et Chun, 2007). Cependant, le temps d'exposition nécessaire à l'apprentissage dépend du type d'information apprise : si l'information globale doit être apprise, un temps de traitement total de quelques centaines de millisecondes est suffisant. Si l'information locale doit être apprise, alors un temps d'exposition plus long est nécessaire (Ogawa et Kumada, in press). Ceci rappelle la dynamique « global vers local » de l'extraction de l'essentiel (*gist*) des images (III.2.2 et Schyns et Oliva, 1994). Si l'essentiel de l'image peut être extrait rapidement, un traitement plus approfondi de chaque élément semble nécessaire à l'apprentissage des relations individuelles des distracteurs avec la cible. Le modèle de Oliva et Torralba (décrit succinctement en III.2.2) permet de rendre compte du comportement humain à l'aide d'une architecture visuelle simple activée rapidement (Torralba, 2003).

L'apprentissage se produit dès que possible

A quel moment l'apprentissage se produit-il ? Il pourrait en pratique se produire n'importe quand, du moment où la recherche commence jusqu'au moment où la cible est détectée. C'est une question importante car si l'apprentissage ne se produisait qu'à un instant précis (au moment où la cible est trouvée, par exemple), l'information potentiellement apprise serait restreinte à celle disponible à cet instant. L'apprentissage se produit en fait appa-

remment pendant tout le processus de recherche, jusqu'à la détection de la cible. Dans une expérience récente (non publiée définitivement mais rapportée par la 15^e conférence annuelle « object perception attention and memory 2007 » Castelhana, Franconeri, Curby et Shomstein, 2008), Ogawa et Watanabe montrent dans une tâche d'indication contextuelle que si la configuration de distracteurs est remplacée par une autre très rapidement au moment où les yeux se posent sur la cible, cette seconde configuration est aussi apprise. Les sujets montrent ensuite un effet d'indication contextuelle sur chacune de ces configurations. Les deux types de configurations sont donc appris : les configurations dans lesquelles les sujets ont recherché la cible ainsi que celles dans lesquelles ils l'ont trouvée. Ceci montre que deux processus d'apprentissage de la scène sont mis en œuvre : un processus d'apprentissage pendant la recherche ainsi qu'un autre processus au moment précis où la cible est trouvée.

L'attention contrôle l'utilisation des connaissances

L'attention délimite souvent ce qui peut être appris dans les tâches d'apprentissage. L'attention visuelle sélectionne-t-elle ce qui est appris en indication contextuelle ? Les premières études sur la question ont montré – en accord avec la littérature sur l'apprentissage implicite (Jimenez, 2003) – que l'attention sélective influence l'indication contextuelle. Si par exemple des sujets recherchent une cible noire dans des scènes composées de distracteurs blancs et noirs, les distracteurs blancs sont ignorés. Dans ces conditions, la répétition des distracteurs noirs permet un indication contextuelle habituel mais aucun effet d'indication contextuelle ne se produit si les distracteurs blancs sont répétés (Jiang et Chun, 2001). L'attention semble donc sélectionner ce qui est appris en indication contextuelle.

Cependant, Jiang et Leung (2005) ont montré qu'en fait, l'information ignorée pendant l'apprentissage est apprise, mais que les connaissances formées ne sont pas utilisées. Si à la suite d'un apprentissage utilisant les images juste décrites, les distracteurs ignorés deviennent de la même couleur que la cible, ils facilitent immédiatement le déploiement de l'attention. Ce résultat surprenant a été répliqué et étendu aux relations sémantiques par Goujon et collaborateurs (Goujon et coll., In press). Plus que l'apprentissage, l'attention contrôle donc l'utilisation des connaissances.

Dans d'autres cas, des éléments ignorés peuvent aussi guider l'attention. Dans l'expérience de Tseng et Li (2004), les images utilisées contiennent aussi des éléments d'arrière plan (des disques de couleur, différents du T cible et des Ls distracteurs ; Figure 15c, image en haut à droite). Lorsque la configuration de ces éléments est répétée, un indication contextuelle est observé. Les relations de ces éléments avec la cible sont donc apprises bien qu'aucune saccade oculaire n'y soit effectuée et que certains sujets ne remarquent même pas que les disques sont présents à chaque essai (Tseng et Li, 2004, p. 1374). Dans ce cas, l'attention ne contrôle pas l'utilisation qui est faite des connaissances : les éléments ignorés facilitent la recherche.

Cet effet de l'attention est-il graduel ou « tout ou rien » ? Il est possible de manipuler la quantité d'attention allouée aux distracteurs en manipulant leur similarité avec la cible. Rau-sei et Jiang (2007) ont ainsi montré qu'un effet d'indiciage contextuel équivalent est observé quelle que soit la quantité d'attention allouée à chaque élément.

Compétition entre sources d'information contextuelle

Que se passe-t-il lorsque plusieurs types d'information peuvent être utilisés ? Il semble que les différentes sources d'information entrent en compétition pour l'apprentissage. Lorsque plusieurs types d'information sont présents, une forme de priorité serait allouée à l'information spatiale sur laquelle l'attention est portée. Ainsi, dans une tâche d'indiciage contextuel, lorsque l'information contextuelle spatiale ou d'identité prédit la position d'une cible dans des images distinctes, chaque type d'information peut guider l'attention. Si en revanche, les deux types d'information sont présents en même temps sur les images, seule l'information spatiale est retenue. Si après une phase d'apprentissage, cette information est retirée, l'information d'identité ne peut pas être utilisée (Endo et Takeda, 2004). De la même manière, dans les expériences de Jiang et Leung décrites plus haut, si le contexte attendu est répété, le contexte ignoré n'est pas appris. Lorsque les couleurs sont changées et que le contexte ignoré devient attendu, aucune facilitation n'est observée. Les auteurs rapprochent ce phénomène de celui décrit par Kamin (1969) sous le nom de blocage associatif (*associative blocking*), selon lequel l'association entre un indice saillant et une cible bloque l'association avec des indices moins saillants.

Les résultats de Jiang et Leung (2005, avec les distracteurs de couleur ignorés ou attendus selon qu'ils ont la même couleur que la cible) comparés à ceux de Tseng et Li (2004, où ce sont des disques de couleur n'ayant aucun point commun avec la cible qui guident l'attention) suggèrent que les éléments rejetés de manière préattentionnelle pourraient être séparés en deux classes selon qu'ils partagent ou non des traits avec les distracteurs devant être examinés. Les éléments rejetés de manière préattentionnelle et n'ayant aucun trait commun ni avec la cible ni avec les distracteurs (les disques de couleur de Tseng et Li) n'entrent pas en compétition avec les distracteurs. Ils font partie du fond de la scène et sont utilisés pour guider la recherche. Les éléments ayant un/des traits communs avec la cible et les distracteurs en revanche (comme les distracteurs qui ne sont pas de la couleur de la cible de Jiang et Leung) entrent en compétition les distracteurs devant être examinés pour trouver la cible. Ils subissent ainsi une pression sélective supplémentaire et doivent en quelque sorte être désélectionnés plus tardivement par l'attention. Cette sélection tardive pourrait empêcher l'utilisation de l'information portée par ces éléments.

En résumé, à la question de savoir ce qui est appris dans l'indication contextuelle, nous pouvons répondre : toute information régulière utile pour restreindre le champ de recherche et améliorer la performance. Cette information peut appartenir à n'importe quelle dimension visuelle de l'image, y compris des dimensions sémantiques extraites de mots écrits. L'information est extraite globalement et localement dès l'apparition de la scène, pendant la recherche et jusqu'au moment où la cible est trouvée. L'apprentissage se fait de manière inconsciente et l'attention ne semble pas jouer de rôle dans l'acquisition mais plutôt lors de l'utilisation des connaissances acquises. Enfin, il semble que si les différents types d'information sont présents dans la scène, ces informations entrent en compétition et seule la plus saillante est retenue.

IV.2.4. Mécanismes de l'apprentissage

Du point de vue des mécanismes psychologiques de l'apprentissage, Chun et Jiang ont proposé dans leur article original (Chun et Jiang, 1998) que l'apprentissage repose sur un mécanisme de mémoire basé sur les instances (theory of instance-based memory Logan, 1988). Dans cette théorie, pendant l'accomplissement d'une tâche, des processus de récupération en mémoire entrent en compétition avec des processus algorithmiques de résolution de problème et le gagnant détermine la performance. Dans une tâche de recherche visuelle, les processus algorithmiques sont le déploiement sériel de l'attention et l'examen de chaque élément successivement jusqu'à la découverte de la cible. Chaque détection de cible donne lieu à la création d'une trace en mémoire. Le processus de récupération de mémoire fournit la position de la cible selon cette trace. Ce processus gagne en efficacité à mesure que la recherche se répète dans le même contexte et si ce contexte est toujours associé à la même position de cible. Au fur et à mesure des répétitions, la récupération des solutions en mémoire devient plus efficace et entre en compétition avec les mécanismes de déploiement attentionnel en série pour trouver la cible. Lorsque la récupération des solutions en mémoire devient plus efficace que le mécanisme de recherche, le comportement devient guidé par la mémoire et les temps de réaction deviennent plus courts que dans les situations où seul le mécanisme de recherche peut être utilisé.

Ainsi, la théorie des instances en mémoire prédit que chaque occurrence d'une scène visuelle entraîne la création d'une mémoire du contexte et de la solution associée. Peut-on trouver des bases neurobiologiques à cet apprentissage ? Si les solutions passées sont effectivement mémorisées, quel mécanisme de consolidation peut-on observer ? Les mécanismes neuronaux de l'apprentissage présentés au paragraphe II.4 permettent-ils d'envisager un mécanisme de stockage des solutions passées ? C'est à ces questions que nous répondrons dans la partie expérimentale de cette thèse. Mais avant cela, examinons ce que l'on sait sur les bases cérébrales de l'indication contextuelle.

IV.2.5. L'hippocampe est requis pour l'indiciage contextuel

L'hippocampe est connu pour avoir un rôle prépondérant dans la mémoire déclarative consciente (dont la mémoire de reconnaissance dont il était question au chapitre I). Des patients privés d'hippocampe à la suite d'une opération ou d'une maladie sont frappés d'une très sévère amnésie antérograde. Ils sont incapables de former de nouveaux souvenirs conscients. Cependant, certaines mémoires inconscientes sont préservées chez ces patients (apprentissage procédural, apprentissage perceptuel). Comme nous l'avons déjà mentionné, en indiciage contextuel, l'apprentissage et les connaissances sont inconscients. Cependant, l'indiciage contextuel est inspiré de tâches dépendantes de l'hippocampe chez l'animal (tâche de la piscine de Morris dans laquelle un rat doit apprendre à se repérer d'après des indices contextuels spatiaux). Aussi, il était important de déterminer si cette structure est requise pour l'indiciage contextuel.

Les premiers, Chun et Phelps (1999) ont fait passer une expérience d'indiciage contextuel à quatre patients amnésiques. Ces patients avaient des lésions étendues aux deux hippocampes et pour certains aux structures adjacentes du lobe temporal. Ils ne montraient aucun effet comportemental d'indiciage contextuel. Les auteurs en ont déduit que l'hippocampe est nécessaire à l'apprentissage implicite des relations contextuelles, remettant sérieusement en cause le dogme du rôle spécifique de l'hippocampe pour la mémoire consciente. Mais deux lacunes de l'étude doivent être mentionnées. Premièrement, s'en tenir au comportement de quatre sujets est insuffisant. En effet, l'effet d'indiciage contextuel n'est observé de manière stable sur des sujets sains qu'avec un minimum de 10 sujets (nombre de sujets contrôles sains utilisés dans cette expérience). Environ 80% des sujets montrent un effet comportemental. Les instructions données aux sujets sont très importantes pour cette proportion (Lleras et Von Muhlenen, 2004) et Chun et Phelps ne font pas état d'instructions particulières, à même de favoriser l'indiciage contextuel. Ainsi, l'absence d'effet comportemental chez les patients amnésiques pourrait être dû non à un manque d'apprentissage chez les amnésiques en général, mais plutôt au manque de robustesse des résultats de seulement quatre patients. On notera cependant que dans un autre contrôle comportemental de l'expérience, seulement cinq sujets sains étaient utilisés et qu'ils montraient l'effet comportemental. Deuxièmement, certaines des lésions des patients amnésiques s'étendaient largement au-delà de l'hippocampe. Les cortex adjacents du lobe temporal étaient touchés chez au moins deux des patients. Il restait donc une ambiguïté quant à l'origine réelle du déficit (si déficit il y avait) chez ces patients.

C'est ce que Manns et Squire (2001) ont testé dans une expérience chez deux groupes de patients amnésiques : un dont les lésions étaient confinées à l'hippocampe et l'autre ayant des lésions étendues plus largement aux structures du lobe temporal médian. Le groupe lésé à l'hippocampe montrait un effet d'indiciage contextuel et pas le groupe dont les lésions

étaient plus étendues. Les auteurs en ont déduit que l'intégrité de l'hippocampe n'était pas requise pour l'apprentissage dans la tâche d'indication contextuel. Cependant, de même que pour l'étude de Chun et Phelps (1999), le résultat comportemental négatif sur le groupe de patients lésés des structures du lobe temporal médian est à considérer avec prudence puisque seuls trois patients ont passé l'expérience. De plus, les patients lésés uniquement de l'hippocampe n'avaient en moyenne qu'une perte de 32% de l'hippocampe (bilatéral) et aucun n'excédait 50% de perte. Les voies du fonctionnement hippocampique critiques pour l'apprentissage dans cette tâche ont pu être épargnées. Il restait donc encore une ambiguïté sur le rôle de l'hippocampe pour l'indication contextuel à l'issue de cette étude.

Il existe des traitements pharmacologiques spécifiques de certains types de récepteurs dans le cerveau. En particulier, les benzodiazépines facilitent la fixation de l'acide gamma-aminobutyrique (GABA) au récepteur GABA_A. Le GABA est le neurotransmetteur inhibiteur majoritaire dans le cerveau des mammifères et les récepteurs GABA_A sont exprimés à travers tout le cerveau et en particulier avec une forte densité dans le système hippocampique. Le midazolam est une benzodiazépine qui a l'avantage d'être métabolisé rapidement et d'être soluble dans l'eau. L'administration de cette drogue entraîne une amnésie passagère qui affecte la mémoire explicite mais pas la mémoire implicite. Park et ses collaborateurs (2004) ont montré que l'indication contextuel était abolit après injection de midazolam, malgré le caractère implicite de l'apprentissage dans cette tâche. L'accélération générale des temps de réaction observée habituellement pendant la tâche était conservée sous midazolam. Si cette étude n'apporte pas d'information sur la localisation anatomique des zones indispensables à l'indication contextuel, elle montre en revanche que quelles que soient ces zones, elles ne semblent pas contribuer aux autres effets d'apprentissage implicite tels que l'accélération globale des temps de réaction. Cette expérience met à nouveau à mal la dichotomie implicite/explicite dans les processus neuronaux d'apprentissage puisque certains effets implicites d'apprentissage sont préservés sous midazolam (l'effet global) et pas les effets implicites du contexte visuel.

Enfin, une étude récente d'IRMf par Greene et collaborateurs (2007) a montré que la tâche d'indication contextuel active l'hippocampe. Lorsque les temps de réaction sont affectés de manière stable par le contexte, les images répétées désactivent l'hippocampe, contrairement aux images aléatoires dans la région hippocampique. D'autres régions, notamment du lobe temporal sont aussi activées de manière différente par les images répétées et aléatoires. Si les études précédentes chez des patients lésés ou chez les volontaires sains traités pharmacologiquement laissaient des doutes sur l'implication de l'hippocampe dans cette tâche, cette dernière étude l'établit de manière robuste.

Ces résultats entrent dans le débat sur le rôle de l'hippocampe pour l'apprentissage. Plus que la dimension implicite/explicite, ce serait la séparation entre les différents éléments à associer qui serait pertinente pour déterminer l'implication de l'hippocampe (Wallenstein, Eichenbaum et Hasselmo, 1998; Mayes et coll., 2007). Dans le modèle BIC présenté plus haut (Figure 10), l'hippocampe est recruté pour l'association d'un élément et de son contexte. Dans le cas de l'indiciage contextuel, les associations sont typiquement entre le contexte et la cible. L'utilisation de l'hippocampe pour l'apprentissage en indiciage contextuel est donc en accord avec le modèle. L'hippocampe peut être impliqué dans l'apprentissage associatif malgré le caractère implicite de l'apprentissage.

Hormis les études mentionnées ci-dessus, aucune autre n'a jamais étudié les mécanismes neuronaux de l'apprentissage du contexte pour le guidage de l'attention. C'est dans ce contexte que s'insère ce travail de thèse. Nous allons maintenant définir précisément les questions que nous souhaitons poser dans la partie expérimentale qui suivra.

V. Problématique

Notre travail expérimental s'intéresse aux mécanismes cérébraux de l'apprentissage et de l'exploitation des régularités contextuelles en recherche visuelle à travers le paradigme de l'indiciage contextuel.

Comme nous l'avons mentionné plus haut (chapitre II), les apprentissages implicites sont des phénomènes étudiés par de nombreuses approches. Chacune permet de formuler des hypothèses et prédictions testables que nous allons aborder dans la partie expérimentale de cette thèse. Nos connaissances sur la facilitation de la reconnaissance visuelle (chapitre I) et du déploiement attentionnel (chapitre IV) par le contexte nous permettent de poser les questions suivantes.

Apprentissage des relations contexte-cible en recherche visuelle

Comment l'être humain apprend-il les relations entre un contexte visuel spatial et sa cible en recherche visuelle ? Quels mécanismes cérébraux sous-tendent cet apprentissage ?

Avant toute chose, nous avons besoin de nous assurer que les mécanismes recrutés dans la tâche d'indiciage contextuel sont bien ceux que nous voulons étudier. Ceci nous impose un contrôle parfait des images que nous utiliserons. L'apprentissage en indiciage contextuel classique utilise des images répétées tout au long de l'expérience et des images aléatoires toujours nouvelles. Or, la nouveauté (Ranganath et Rainer, 2003) et la répétition (Grill-Spector et coll., 2006) sont détectées par le cerveau et entraînent des réponses neuronales spécifiques. La nature de l'apprentissage que nous voulons observer ne concerne pas directement ces deux phénomènes mais l'association constante d'un contexte avec une position de cible. Nous souhaitons mettre en place une expérience dans laquelle les associations contextuelles sont manipulées indépendamment du caractère nouveau ou répété des images que nous utiliserons.

Aucune expérience d'imagerie cérébrale, d'électrophysiologie humaine ou neuropsychologique n'a examiné les processus d'apprentissage dans la tâche d'indiciage contextuel. Seuls Olson et collaborateurs (2001, Figure 3) montraient une évolution des potentiels évoqués entre les répétitions dans leur expérience d'EEG intracérébrale mais sans la commenter. Nous avons vu qu'un mécanisme synaptique potentiel d'apprentissage prend en compte la synchronie des transmissions synaptiques. Les phénomènes de synchronisation à grande échelle de populations neuronales peuvent être observés grâce à la magnétoencéphalographie (MEG) et l'électroencéphalographie (EEG). Nous examinerons les données recueillies grâce aux techniques d'analyse temps-fréquence qui permettent d'étudier spécifiquement les phénomènes de synchronisation dans les signaux MEG et EEG. Pouvons nous observer la contri-

bution d'activités oscillatoires connues pour leur rôle dans l'apprentissage dans notre expérience ?

Exploitation des relations contexte-cible en recherche visuelle

A quel niveau les relations contexte-cible apprises influencent-elles le traitement visuel ? Le contexte de la scène visuelle interagit avec les processus de reconnaissance dans le cerveau. Cette interaction se manifeste-t-elle pendant les étapes perceptuelles du traitement cérébral, lors des étapes de décision perceptive, ou encore lors de la sélection de la réponse motrice ?

La théorie psychologique que nous avons présentée sur l'apprentissage en indigage contextuel postule l'existence de deux processus (mémoire et recherche sérielle) entrant en compétition. Si en fin d'apprentissage, le processus de mémoire est plus rapide que le processus de déploiement sériel de l'attention, c'est qu'il est efficace à des latences très précoces, potentiellement avant l'apparition des corrélats électrophysiologiques du déploiement de l'attention vers 150 ms. Si l'indigage contextuel permet le guidage efficace de l'attention, nous devrions trouver un effet des régularités contextuelles sur la N2Pc en fin d'expérience, comme cela a été montré par Johnson et collaborateurs (2007). De même, si des mécanismes d'affûtage de représentation (II.4.1) sont en jeu, nous devrions observer des effets de plus en plus précoces au cours de l'apprentissage. Les techniques MEG et EEG, grâce à leur sensibilité temporelle sont particulièrement bien adaptées à ces questions. Ce que nous savons sur l'apprentissage associatif (II.4.1) et les expériences de neuropsychologie et d'imagerie réalisées avec le paradigme d'indigage contextuel (IV.2.5) suggèrent que l'hippocampe ou des structures voisines du lobe temporal sont impliqués dans la récupération des relations contextuelles. Des techniques récentes permettent d'estimer les sources cérébrales des effets que nous observerons sur le scalp. Aussi, nous chercherons à localiser les effets d'exploitation que nous enregistrerons.

Partie II. Contribution

Dans cette partie, nous présentons une série d'expériences visant à étudier l'apprentissage et l'exploitation des relations spatiales entre contexte et cible pour le guidage de la recherche visuelle. Comme expliqué dans la Partie I, ces études ont pour but d'étudier spécifiquement l'apprentissage et l'exploitation des associations entre contexte et cible. Nous avons donc d'abord cherché à éliminer le biais de répétition présent à l'origine dans le paradigme d'indigage contextuel en le modifiant. Deux expériences comportementales ont été menées pour mesurer les différences que ces modifications pourraient entraîner par rapport au paradigme original.

Nous avons ensuite fait une expérience de magnétoencéphalographie (MEG) avec notre nouveau paradigme. Dès le début des analyses comportementales, les premiers résultats ont suggéré une analyse en deux phases distinctes.

Dans la phase d'apprentissage, le comportement des sujets n'est pas affecté. Nous avons déterminé quelles activités MEG étaient présentes dans cette phase spécifiquement. La description de ces activités fait l'objet d'un article en cours de révision dans *Journal of Cognitive Neuroscience* (Chaumon et coll., En révision) qui est inséré à ce niveau. Nous l'appelons « article apprentissage » dans la suite de la thèse. Certaines données non incluses dans l'article et permettant de préciser nos résultats sont ajoutées.

Dans la phase d'exploitation, les connaissances inconscientes sont utilisées pour accélérer la recherche. Nous avons déterminé à quelle latence l'activité MEG dissociait dans cette phase les images Prédicatives (P) et non Prédicatives (nP). Ces résultats font l'objet d'un article publié dans *Journal of Vision* (Chaumon et coll., 2008) qui sera inséré à ce niveau. Nous l'appelons « article exploitation » dans la suite de la thèse.

A la fin de l'article exploitation, la question de la localisation de l'effet des connaissances inconscientes mis en évidence restait en suspens. L'analyse de données enregistrées en parallèle chez des patients épileptiques implantés d'électrodes intracérébrales avant opération et une nouvelle analyse effectuée sur les données MEG nous a permis de déterminer la localisation des effets en question. Les résultats font l'objet d'un article en cours de préparation qui est inséré à ce niveau (Chaumon et coll., En préparation). Nous l'appelons « article intracérébral » dans la suite de la thèse.

I. Dessin expérimental : égaliser les répétitions

Comme nous l'avons évoqué en introduction, la simple répétition d'image entraîne des effets sur les réponses cérébrales aux stimulations sensorielles. L'apprentissage que nous étudions ici concerne les régularités d'association entre contexte et cible en recherche visuelle. Ce chapitre décrit notre démarche pour éliminer le biais de répétition présent dans le paradigme d'indication contextuel original tel qu'il a été utilisé jusqu'ici.

I.1. Répétition et association

La répétition est un facteur déterminant pour la plupart des apprentissages. Dans l'indication contextuel, la répétition des images est considérée à l'origine de l'effet comportemental. Mais est-ce la répétition du contexte ou la répétition de son association avec une position constante de cible qui est importante ? Il a été montré (Chun et Jiang, 1998) que c'est parce que la cible est trouvée plusieurs fois à la même position au sein d'un contexte donné que les temps de réaction sont plus courts dans la condition répétée. Si un contexte est répété mais que la position de cible change d'une répétition à l'autre, on n'observe pas d'accélération des temps de réaction par rapport à des scènes aléatoires. Le facteur déterminant n'est donc pas la répétition des images entières, mais la répétition d'associations constantes entre les arrangements (contextes) de distracteurs et leur position fixe de cible (voir Partie I.IV.2.3).

Au niveau neuronal, la simple répétition d'image a des effets neurophysiologiques spécifiques (de réduction ou d'augmentation d'activité, voir Partie I.II.4.1) que nous ne souhaitons pas étudier. De même, la nouveauté des images aléatoires utilisées usuellement est problématique car elle entraîne des réponses neuronales spécifiques.

Nous souhaitons étudier l'effet d'associations constantes entre contexte et cible en recherche visuelle. Nous contrasterons des contextes répétés et associés avec des positions fixes de cibles avec des contextes répétés mais sans association avec des positions fixes de cibles pour isoler spécifiquement l'effet d'association.

I.2. Indication contextuel modifié

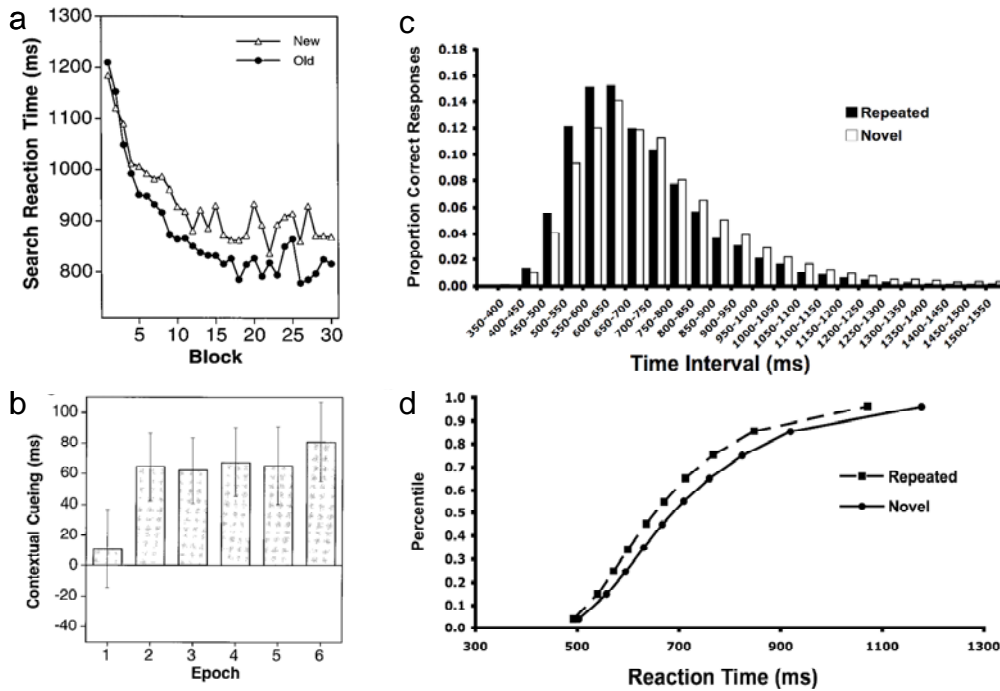


Figure 16 : Présentations typiques de résultats d'indication contextuelle. a. temps de réaction en fonction du numéro de bloc pour les deux conditions séparément. La séparation des deux tracés est le signe d'un indicage contextuel (tiré de Chun et Jiang, 1998). b. Représentation de l'effet d'indication contextuelle (différence de temps de réaction entre les deux conditions) en fonction des périodes (groupes de 5 répétitions) de l'expérience. L'effet est stable dès la deuxième période (tiré de Chun et Jiang, 1998). c. Distribution de probabilité des temps de réaction par condition. La distribution de temps de réaction dans la condition répétée est décalée vers la gauche (tiré de Johnson, Woodman, Braun et Luck, 2007). d. Distribution cumulée des temps de réaction dans les deux conditions séparément. Cette représentation montre les déciles de chaque distribution de temps de réaction séparément. Le temps de réaction moyen pour chaque décile (sauf le premier) est plus rapide dans la condition répétée que dans la condition aléatoire (tiré de Johnson et coll., 2007). Les encarts c. et d. montrent que l'indication contextuelle augmente la probabilité des temps de réaction les plus courts.

La version classique de l'indication contextuelle est une tâche de recherche visuelle. La tâche des sujets est de trouver un élément cible (souvent en forme de T) parmi des éléments distracteurs (souvent en forme de L). Quelques images (contexte et cible) sont présentées plusieurs fois pendant l'expérience. L'expérience est arrangée en blocs pendant lesquels toutes les images répétées sont présentées mélangées à autant d'images aléatoires (présentées une seule fois pendant l'expérience). Sans s'en rendre compte, les sujets deviennent plus rapides pour trouver la cible dans les images répétées au bout de quelques blocs (entre 2 et 5 selon les études). Ceci se voit de plusieurs manières. La plus courante est de tracer les temps de réaction en fonction du numéro de bloc. La Figure 16a montre un décours de temps de réactions en fonction du numéro de bloc dans la condition répétée et aléatoire séparément (appelées « old » et « new » respectivement sur cette figure). On observe après quelques blocs (5 dans ce cas) que les sujets sont plus rapides dans la condition répétée que dans la condition aléatoire. L'analyse statistique typique de ce genre de données se fait par une analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées à deux facteurs : condition à deux niveaux (ré-

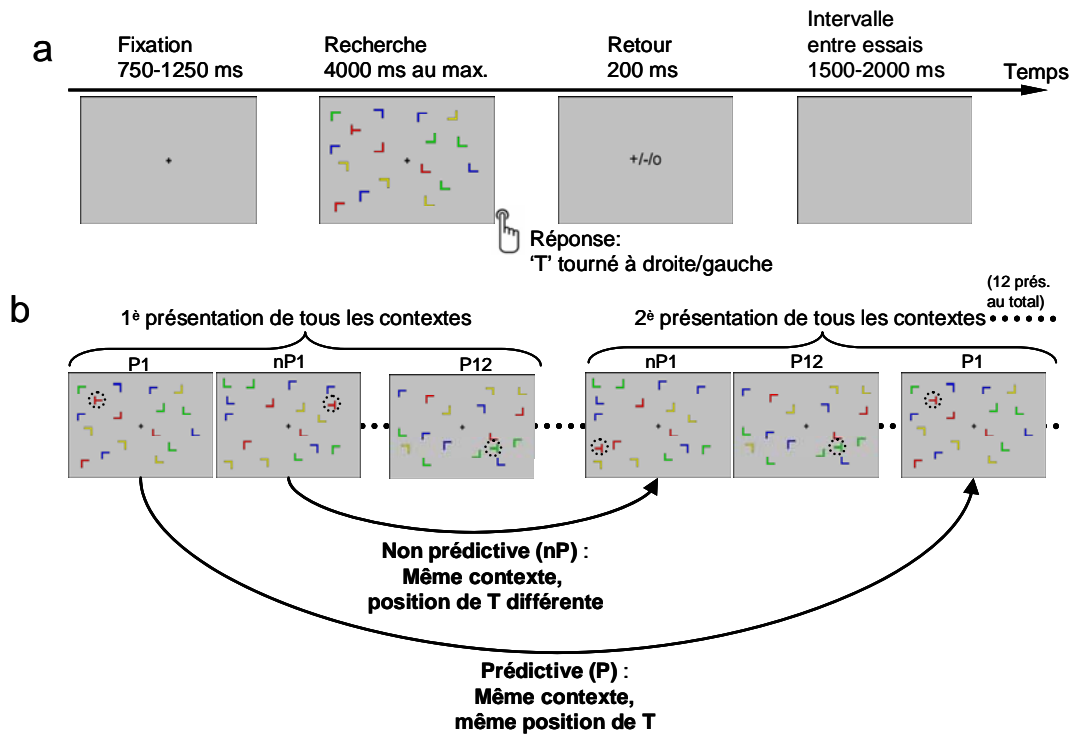


Figure 17 : Paradigme d'indication contextuel modifié. **a.** Déroulement schématisé d'un essai. Les sujets doivent garder les yeux fixés sur la croix pendant la fixation. A l'apparition de l'image, ils doivent chercher le T sans bouger les yeux et en rapporter l'orientation (couché vers la droite ou vers la gauche). La réponse (environ 1400 ms en moyenne) efface l'image et déclenche un écran de retour ('+' ou '-' pour les bonnes ou mauvaises réponses respectivement). En l'absence de réponse au bout de 4 secondes, un écran de retour 'o' s'affiche. **b.** Séquence expérimentale. Dans la condition prédictive (P), chaque contexte est associé avec la même position de cible pendant toute l'expérience (ex. le contexte P1 ici est associé à une position de T dans le quadrant supérieur gauche). Les sujets font la tâche sur 12 P et 12 nP mélangés en ordre pseudo-aléatoire et présentés 12 fois chacun (288 essais) en une demi-heure environ. Cette procédure est répétée ou non selon l'expérience.

pété et aléatoire), et bloc (ou périodes = groupes de blocs) à N niveaux, N étant le nombre de répétitions dans la condition répétée (divisé par le nombre de blocs par période). D'autres façons de représenter les résultats comportementaux sont présentés sur la Figure 16. La tâche est très facile et les performances des sujets avoisinent toujours les 95% de bonnes réponses sans différences entre conditions.

Notre version de l'indication contextuel est aussi une tâche de recherche visuelle. Le déroulement d'un essai est donné dans la Figure 17a. Il est calqué sur le déroulement typique d'une expérience d'indication contextuel. Les sujets sont informés à chaque essai s'ils ont bien répondu ou pas par un écran de retour. Contrairement au paradigme d'indication contextuel classique dans lequel seulement la moitié des contextes est répétée, tous sont présentés le même nombre de fois dans cette version (Figure 17b). Dans la condition Prédictive (P), la cible apparaît toujours au même endroit dans un contexte donné alors que dans la condition non Prédictive (nP), la cible apparaît à une position différente à chaque répétition. La condition P correspond exactement à la condition répétée des expériences d'indication contextuel classiques. La

condition nP correspond à la condition contrôle de l'expérience 2 de l'article original (Chun et Jiang, 1998) pour laquelle il n'y avait pas d'accélération de temps de réaction par rapport à la condition aléatoire. En principe, nous nous attendons donc à observer un effet comportemental entre nos conditions P et nP.

L'association régulière des contextes avec une position constante de cible à travers les répétitions devrait produire une accélération des temps de réaction. Cette version du paradigme isole spécifiquement les associations contextuelles de la répétition globale des images.

1.3. Pilotes expérimentaux

Nous avons tout d'abord testé cette nouvelle version du paradigme dans deux expériences comportementales.

1.3.1. Expérience pilote 1

Cette expérience a été réalisée dans le cadre du stage de Master 1^{ère} année de Valérie Drouet avec moi au laboratoire.

Quinze sujets ont passé deux protocoles expérimentaux d'affilée. Le protocole « Répété/Aléatoire » reprenait exactement l'expérience d'indigage contextuel originale (Chun et Jiang, 1998). Le protocole « Prédicatif/non Prédicatif » utilisait la manipulation P/nP évoquée au paragraphe précédent. L'ordre dans lequel les sujets passaient les deux expériences était contrebalancé.

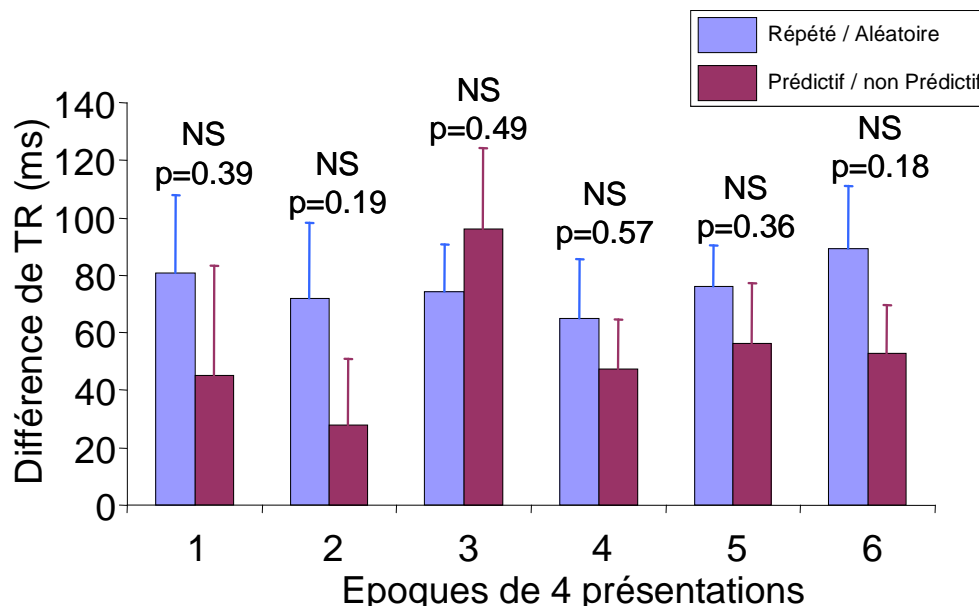


Figure 18 : Comparaison de l'effet d'indigage contextuel dans les deux protocoles de l'expérience pilote 1. Différence moyenne de temps de réaction entre les conditions Répété et Aléatoire du protocole original (Chun et Jiang, 1998) et entre les conditions Prédicatif et non Prédicatif de notre protocole. L'ANOVA à trois facteurs (condition, époque, paradigme) ne montrait pas d'effet significatif du paradigme. Les comparaisons planifiées à chaque époque non plus.

Cette expérience est décrite dans l'article exploitation.

En résumé, les données de temps de réaction ont été introduites dans une ANOVA à mesures répétées à trois facteurs (condition, époque, paradigme). Le facteur paradigme (« Répété/aléatoire » / « Prédicatif/non Prédicatif ») était non significatif. La Figure 18 montre l'effet d'indication contextuel entre les deux types de conditions. Aucune différence significative n'apparaît entre les deux paradigmes. Ainsi, nous avons montré que la manipulation P/nP introduite dans notre paradigme n'affecte pas l'effet comportemental lié à l'apprentissage contextuel montré habituellement.

1.3.2. Expérience pilote 2

Pour un contrôle complet des effets de répétition entre conditions, une dernière vérification s'impose car il reste un déséquilibre entre les conditions P et nP introduites ci-dessus. En effet, les images P sont strictement répétées d'un bloc à l'autre (excepté pour l'orientation de la cible qui peut changer) alors que dans la condition nP, un élément change systématiquement de position. Il y a donc une légère asymétrie de répétition entre conditions. L'expérience pilote suivante vise à égaliser totalement le niveau de répétition entre les deux conditions.

Cette expérience a été réalisée dans le cadre du stage de Master 1^{ère} année de Marie-Alice Gariel au laboratoire. En plus de fournir un contrôle pour l'asymétrie de répétition entre les conditions P et nP, cette expérience s'insérait dans une problématique différente que nous ne détaillons pas ici. Nous souhaitons tester si le simple fait d'avoir été exposé aux images pendant l'expérience pouvait entraîner un jugement de préférence pour ces images par rapport à d'autres jamais vues (Bornstein, 1989; Zajonc, 1968). Des tests visant à mesurer ces effets de préférence étaient effectués à la fin de l'expérience.

La seule différence entre cette expérience et la précédente est que l'un des distracteurs était déplacé d'une répétition à l'autre dans la condition P. Il y avait ainsi physiquement autant de différences entre deux répétitions successives d'une image dans la condition P et dans la condition nP.

Quatorze volontaires ont passé cette expérience dans des conditions comparables à celles de l'expérience pilote 1. Une ANOVA à mesures répétées à deux facteurs : condition à deux niveaux et époque à trois niveaux (une époque = 4 blocs) a été conduite. L'effet condition était significatif : $F(1,13) = 9,732$, $p < 0,01$. L'effet époque était significatif également : $F(1,13) = 25,012$ et $p < 10^{-6}$ montrant que les temps de réaction diminuaient au fil des répétitions. L'interaction n'était pas significative, mais l'effet condition n'était significatif qu'à partir de la deuxième époque. Les sujets acquéraient bien des connaissances sur les régularités contexte-cible dans ce protocole. Ils montraient bien un effet d'indication contextuel. Un gain d'environ 50 ms était obtenu en fin d'expérience pour les images P par rapport aux images nP.

Ce contrôle nous a permis de montrer que l'effet comportemental d'indigage contextuel est préservé même en égalisant parfaitement la quantité de variabilité d'une répétition à l'autre entre les deux conditions. Cependant, nous avons utilisé le protocole de l'expérience pilote 1 dans l'expérience MEG. Le fait que le contexte soit légèrement modifié par le déplacement d'un distracteur d'une répétition à l'autre dans la dernière expérience pilote crée une légère perturbation dans la structure du contexte que nous avons préféré éviter pour les expériences électrophysiologiques.

Ces expériences préalables nous ont permis de nous assurer que nous allions bien étudier les mécanismes d'apprentissage implicite des associations entre contexte et cible en recherche visuelle dans les expériences électrophysiologiques.

II. Expériences électrophysiologiques

Nous avons réalisé une expérience en magnétoencéphalographie (MEG) en utilisant le protocole Prédicatif / non Prédicatif. Nous ne détaillerons pas ici le matériel employé qui est décrit dans les deux articles insérés plus bas. Nous commençons par décrire brièvement les résultats comportementaux, justifiant le plan d'analyse que nous avons utilisé ensuite.

Enfin, nous avons aussi enregistré des patients épileptiques implantés d'électrodes intra-cérébrales dans le même protocole. Les résultats obtenus répliquent et étendent une partie de ceux obtenus dans l'expérience MEG.

II.1. Apprentissage et exploitation : deux phases distinctes

La Figure 19 met en évidence deux phases comportementales : une phase pendant laquelle les temps de réaction sont égaux dans les deux conditions (présentations 1 à 5), suivie d'une phase pendant laquelle les temps de réaction sont plus courts dans la condition P (présentations 6 à 12).

La Figure 19a est traduite directement de l'article apprentissage. Elle montre le décours des temps de réaction dans les deux conditions au cours de l'expérience. Chaque contexte (P ou nP) était présenté 12 fois au cours de l'expérience. On observe qu'à partir de la présentation 6, les temps de réaction sont significativement plus courts dans la condition P que dans la condition nP. Ce résultat est résumé sur la Figure 19b qui montre l'effet d'indigence contextuel moyen (différence des temps de réaction entre les deux conditions) pendant la phase d'apprentissage (présentations 2 à 5) * et pendant la phase d'exploitation (présentations 9 à 12).

Comment se produit l'accélération des temps de réaction moyens ? Il se pourrait que la reconnaissance des images et l'accélération de la recherche s'effectue pendant la recherche, après quelques saccades (Peterson et Kramer, 2001). Il serait alors inutile de chercher à analyser les réponses cérébrales au moment de l'apparition de l'image. La Figure 19c montre par intervalles de temps la différence entre le nombre de réponses dans la condition P et dans la condition nP. Les barres positives montrent qu'il y a plus de réponses dans la condition P pour un intervalle de temps donné. Inversement, les valeurs négatives montrent qu'il y a plus

* Nous visons à mettre en évidence des différences entre conditions. La première présentation est exclue de la phase d'apprentissage parce que toutes les images sont strictement équivalentes à cette présentation. Ce n'est qu'après qu'une image est présentée la seconde fois, avec la cible à une position identique ou différente de celle qu'elle occupait à la première présentation, qu'un apprentissage différent entre conditions commence.

de réponses dans la condition nP pour un intervalle de temps donné. Ces histogrammes sont montrés séparément pour la phase d'apprentissage (à gauche) et la phase d'exploitation (à droite). Ils montrent une augmentation du nombre de réponses rapides (inférieures au temps de réaction médian) dans la condition P par rapport à la condition nP pendant la phase d'exploitation. Ce qui suggère que le guidage par le contexte se produit (au moins pour certains essais) très tôt, possiblement dès l'apparition de l'image. Nous avons donc examiné les données MEG à l'apparition des images.

Pendant la phase d'apprentissage, malgré le manque d'effet sur les temps de réaction, un processus d'apprentissage est en cours. Le cerveau incorpore les relations stables entre contexte et cible. Dans le paragraphe II.2, nous explorons les mécanismes cérébraux permettant cet apprentissage.

Pendant la phase d'exploitation, une mémoire inconsciente est utilisée pour faciliter la recherche de la cible. Dans le paragraphe Partie I.I.1, nous explorons les mécanismes cérébraux permettant l'utilisation de cette mémoire inconsciente.

II.2.Phase d'apprentissage : Affûtage d'une représentation inconsciente

Nos résultats sur la phase d'apprentissage sont rapportés dans l'article apprentissage (Chaumon et coll., En révision). Dans ce paragraphe, nous allons brièvement résumer l'article puis le replacer dans le contexte de la thèse. Le propos de l'article est de montrer que l'apprentissage inconscient implique des activités oscillatoires dans une bande de fréquence gamma (entre 30 et 48 Hz) distincte de celles liées à la perception de la scène visuelle (54 à 120 Hz ici).

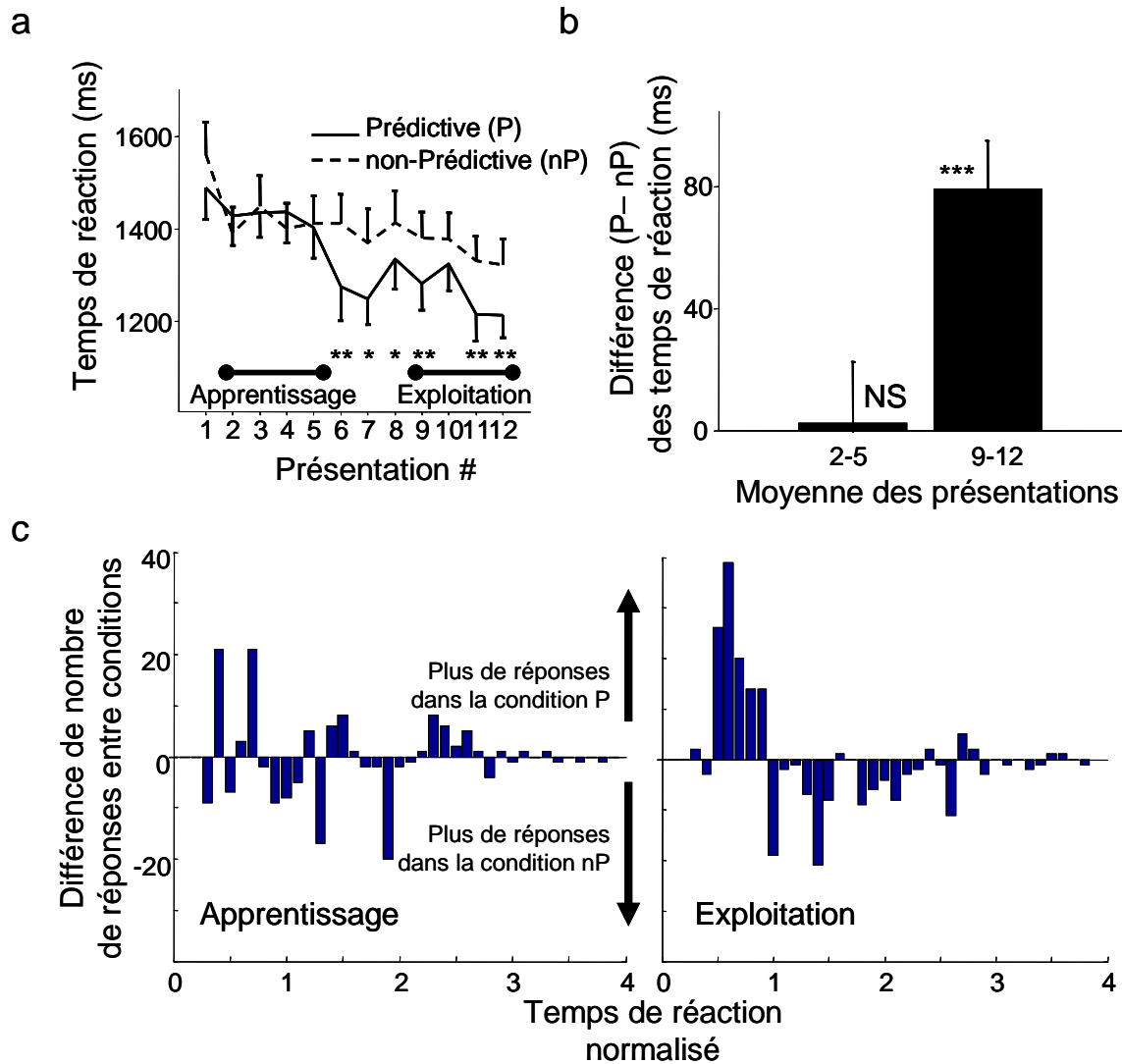


Figure 19 : Deux phases comportementales distinctes. **a.** Décours des temps de réactions en fonction du nombre de présentations. On observe une diminution générale des temps de réaction dans les deux conditions. En outre, les temps de réaction sont plus faibles dans la condition P après 5 répétitions. On distingue ainsi deux phases : une phase d'apprentissage en début d'expérience (présentations 2 à 5) pendant laquelle les temps de réaction ne sont pas affectés et une phase d'exploitation en fin d'expérience (présentations 9 à 12) pendant laquelle les temps de réaction sont affectés. **b.** La comparaison des différences de temps de réaction en fonction de la phase de l'expérience montre que les temps de réaction sont bien équivalents en P et nP pendant la phase d'apprentissage et différents pendant la phase d'exploitation. Les barres d'erreur montrent l'erreur standard de la moyenne. * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$ (Figure traduite de l'article apprentissage) **c.** Histogrammes des différences de nombre de réponses en fonction du temps de réaction (normalisé par le temps de réaction médian chez chaque sujet) pendant la phase d'apprentissage et la phase d'exploitation séparément entre les deux conditions. On observe un plus grand nombre de réponses entre 0.5 et 1 temps de réaction médian pendant la phase d'exploitation dans la condition P.

II.2.1. Résumé de l'article : Apprentissage inconscient et perception visuelle : des rôles distincts pour les oscillations gamma révélés en MEG* (Chaumon et coll., En révision).

Il est communément admis que l'apprentissage repose sur la modification des synapses et des voies de traitement cérébral. La plasticité synaptique sous-tendant ces modifications peut être contrôlée par la synchronie des activités neuronales. En particulier, la synchronie oscillatoire a les caractéristiques requises pour le contrôle temporel précis de la transmission synaptique et a récemment été observée dans la bande de fréquence gamma (>30 Hz) dans des tâches d'apprentissage chez l'animal et l'homme. Les oscillations dans la bande de fréquence gamma pourraient avoir un rôle particulier dans le couplage de l'apprentissage et de la perception. Ces oscillations sont connues pour leur rôle dans la perception et elles ont été observées dans de nombreux phénomènes de mémoire (voir Partie I.II.4.2).

Deux questions se posent : Les oscillations gamma sont-elles impliquées lorsque l'apprentissage est inconscient ? Comment les rôles des oscillations gamma dans la perception et l'apprentissage sont-ils liés ?

L'analyse des signaux MEG dans la bande gamma révèle la présence d'oscillations spécifiques entre 30 et 48 Hz pendant la phase d'apprentissage uniquement. Cette activité correspond à une augmentation de puissance dans la condition P sur un groupe de capteurs occipito-temporaux et une diminution de puissance dans la condition nP sur un groupe de capteurs frontaux (Figure 3 de l'article). Ces deux modulations d'activité se développent en parallèle, dès la deuxième présentation d'une image. Elles disparaissent juste avant que les temps de réaction soient accélérés dans la condition P par rapport à la condition nP. Les analyses de synchronie de phase (*phase locking*) entre les deux groupes de capteurs dans la même bande de fréquence entre les deux groupes révèlent une augmentation de synchronisation dans la condition P et une désynchronisation dans la condition nP spécifiques de la phase d'apprentissage, suggérant l'existence d'un réseau fonctionnel sous-jacent spécifiquement impliqué dans l'apprentissage des relations contextuelles (voir aussi le paragraphe **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Une autre réponse gamma entre 54 et 120 Hz est présente tout au long de l'expérience dans les deux conditions. Faiblement modulée pendant la phase d'apprentissage, cette réponse est présente sur un groupe de capteurs occipito-pariétaux médialement.

Nous proposons qu'il existe un réseau occipito-temporo-frontal oscillant à 30-48 Hz qui participe à la création d'une représentation en mémoire des régularités d'association

* Unconscious learning versus visual perception: dissociable roles for gamma oscillations revealed in MEG

contexte-cible dans notre tâche d'indication contextuel. Ce réseau est soit activé et synchronisé lorsque les relations contexte-cible sont stables et peuvent être retenues, soit inhibé et désynchronisé lorsque les relations sont instables et ne doivent pas être mémorisées. La synchronisation des activités dans les aires temporales pourrait participer à l'affûtage d'une voie neuronale plus rapide pour les images de la condition P qui se traduirait ensuite par l'effet obtenu dès 50-100 ms montrés dans l'article exploitation (présenté ci-dessous dans le paragraphe II.3.1).

Le fait que l'activité gamma à 30-48 Hz soit présente dès la seconde présentation d'une image est surprenant. Cela implique qu'une trace en mémoire est créée dès la première présentation et qu'elle persiste à travers les 24 essais interposés entre deux présentations successives d'une image donnée. De plus, les caractéristiques permettant de différencier une image P d'une image nP sont extraites et confrontées à cette trace en mémoire. Cette vision est en accord avec l'idée que la première vague de traitement implicite contient l'information utile à l'identification de la scène et est capable de « façonner » le traitement sensoriel en fonction des connaissances et des demandes de la tâche en cours par une influence en retour.

La dissociation d'activités gamma distinctes à différentes fréquences et localisations anatomiques pourrait permettre à différents processus cognitifs de se produire en même temps pour participer à l'accomplissement d'une tâche donnée.

Dans le cadre de cette thèse, nous retenons en particulier qu'un réseau d'aires cérébrales distribuées semble participer à l'apprentissage. Nous proposons que les oscillations gamma (30-48 Hz) participent ici à l'affûtage d'une représentation des associations en mémoire.

II.2.2. Analyse additionnelle : Les activités beta participent à l'apprentissage

Dans cet article, nous avons centré notre analyse sur les fréquences au delà de 30 Hz pour étudier la contribution des activités gamma à l'apprentissage. Mais des oscillations peuvent être observées dans d'autres bandes de fréquences. Nous avons mesuré des différences de puissance dans la bande de fréquences beta entre 14 et 24 Hz entre 55 et 225 ms. La Figure 20b montre qu'une modulation de l'activité dans la bande beta est présente bilatéralement pendant l'apprentissage. Deux capteurs exemplaires sont montrés sur la Figure 20a. De même que pour l'activité gamma, cette modulation se fait en sens opposé dans les deux conditions (Figure 20c, bien que l'augmentation dans la condition P pendant l'apprentissage ne soit pas significative vis-à-vis de la ligne de base, la différence entre les deux conditions l'est) et disparaît entièrement une fois l'apprentissage effectif.

Les oscillations beta peuvent participer à la synchronisation de l'activité de réseaux distants (Tallon-Baudry, Bertrand et Fischer, 2001; von Stein et Sarnthein, 2000). La cohérence accrue des activités beta leur donne la capacité de se synchroniser à travers de plus grandes distances (Kopell, Ermentrout, Whittington et Traub, 2000). Les activités beta et gamma pourraient donc sous-tendre différents types de communication. Elles pourraient être utili-

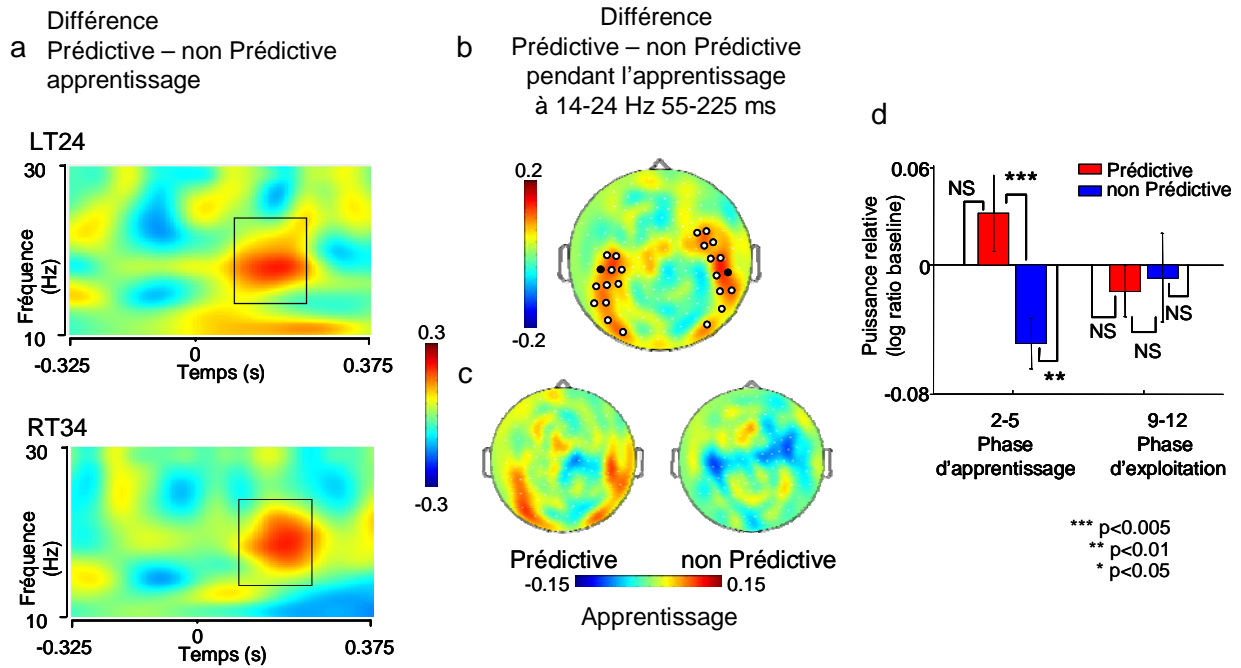


Figure 20 : Oscillations dans la bande beta. Les différences d'activité dans la bande beta se produisent uniquement pendant la phase d'apprentissage. **a.** Cartes temps-fréquence (TF) montrant la différence entre les réponses dans la condition P et nP pendant l'apprentissage sur un capteur temporal gauche (LT24) et un capteur temporal droit (RT34). Ces capteurs sont surlignés dans la carte du haut en **b.** La région encadrée correspond à la fenêtre 14-24 Hz 55-225 ms utilisée pour le reste de la figure. **b.** Topographie de la différence entre conditions dans la fenêtre TF d'intérêt révélant deux groupes symétriques de capteurs temporaux (traités comme un seul groupe dans la suite). **c.** Cartes topographiques de la puissance moyenne dans la fenêtre TF d'intérêt dans les conditions P et nP séparément. **d.** Activité moyenne sur les capteurs surlignés dans la carte en **b.** L'activité beta est modulée spécifiquement pendant l'apprentissage.

sées pour délimiter les interactions entre aires distantes impliquées dans la phase de mémorisation, alors que les activités gamma seraient impliquées dans des traitements locaux.

Un couplage de phase entre les activités gamma et beta (un cycle de beta pour deux cycles de gamma) pourrait permettre de relayer l'information entre bandes de fréquences. On notera de ce point de vue la concordance entre les bandes de fréquence beta et gamma mises en évidence ici : 14-24 Hz pour les oscillations beta et 30-48 Hz, pour les oscillations gamma, exactement le double. Ce type d'interaction a déjà été montré entre les bandes de fréquence theta (4-8 Hz) et gamma. Des analyses de couplage entre fréquences (Palva et Palva, 2007) pourraient permettre de mesurer les relations fonctionnelles existant entre les deux bandes mises en évidence ici.

Unconscious learning versus visual perception: dissociable roles for gamma oscillations revealed in MEG

Maximilien Chaumon¹, Denis Schwartz², Catherine Tallon-Baudry^{1,2}

1- Université Pierre et Marie Curie (Paris6), LENA CNRS UPR640, 47 Bd de l'Hôpital
75013 Paris, France

2- MEG-EEG Center, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, 47 Bd de l'Hôpital 75013 Paris
France

Corresponding author: Maximilien Chaumon

Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale, LENA CNRS UP640

47 Bd de l'Hôpital

75651 Paris Cedex 13, France

maximilien.chaumon@gmail.com

Running title: Gamma band oscillations and unconscious learning

Keywords: contextual cuing, gamma band oscillations, implicit memory, magnetoencephalography, sharpening, synchrony.

Abstract

Oscillatory synchrony in the gamma band (30-120 Hz) has been involved in various cognitive functions including conscious perception and learning. Explicit memory encoding in particular relies on enhanced gamma oscillations. Does this finding extend to unconscious memory encoding? Can we dissociate gamma oscillations related to unconscious learning and to conscious perception? We investigate these issues in a magneto-encephalographic experiment using a modified version of the contextual cueing paradigm. In this visual search task, repeated presentation of search arrays triggers an unconscious spatial learning process that speeds reaction times but leaves conscious perception unaffected. In addition to a high frequency perceptual gamma activity present throughout the experiment, we reveal the existence of a fronto-occipital network synchronized in the low gamma range specifically engaged in unconscious learning. This network shows up as soon as a display is searched for the second time and disappears as behaviour gets affected. We suggest that oscillations in this network shape neural processing to build an efficient neural route for learned displays. Accordingly, in the last part of the experiment, evoked responses dissociate learned images at early latencies, suggesting that a sharpened representation is activated without resort on learning gamma oscillations while perceptual gamma oscillations remain unaffected.

Introduction

Learning is considered to rely on the modification of synapses and pathways: training progressively builds a more efficient neural route through the modification of neural connectivity. The mechanisms of synaptic plasticity underlying learning are highly sensitive to the precise timing of neural activity (Abbott & Nelson, 2000; Bi & Poo, 1998; Markram, Lubke, Frotscher, & Sakmann, 1997) and are more likely to take place upon repeated stimulation. Because oscillatory synchrony offers an opportunity to control precisely the timing of pre- and post-synaptic activities and to repeat this precise temporal pattern at each oscillation cycle, it has long been suspected to be involved in learning and memory (Singer, 1995, 1999) and was recently observed during memory performance in animals in the hippocampal region (Bauer, Paz, & Pare, 2007; Bragin et al., 1995; Csicsvari, Jamieson, Wise, & Buzsaki, 2003; Montgomery & Buzsaki, 2007) and in the neocortex (Rodriguez, Kallenbach, Singer, & Munk, 2004; Stiefel, Tennigkeit, & Singer, 2005; Wespapat, Tennigkeit, & Singer, 2004).

Studies in humans suggest a role of gamma-band (30-100 Hz) oscillations in coupling perception and learning (Jensen, Kaiser, & Lachaux, 2007). Memory encoding, under its simplest form, appears as a decrease (or sometimes increase) of neural activity upon repeated presentations of the same stimulus. This phenomenon, known as repetition suppression (Grill-Spector, Henson, & Martin, 2006), can be specifically observed in the gamma-band (Gruber & Muller, 2005, 2006; Gruber & Müller, 2002). Episodic memory encoding also seems to benefit from oscillatory synchrony: enhanced gamma oscillations have been observed during the presentation of an item when it is subsequently remembered compared to when it is forgotten (Fell et al., 2001; Gruber, Tsivilis, Montaldi, & Muller, 2004; Osipova et al., 2006; Sederberg, Kahana, Howard, Donner, & Madsen, 2003). Last, higher levels of synchrony in the gamma band have also been observed in an operant conditioning task (Miltner, Braun, Arnold, Witte, & Taub, 1999) and in a paired associate learning task (Gruber, Keil, & Muller, 2001).

These findings raise two questions. First, is gamma activity only involved in the formation of explicit memories or can it also be observed during unconscious learning? Second, how can one relate the role of gamma oscillations in learning with its role in visual perception (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999)? In other words, can we dissociate the gamma oscillations involved in establishing a coherent percept from those involved in learning and memory?

To investigate these issues, we used a task in which learning occurs but that leaves subjective perception intact in a magneto-encephalographic (MEG) experiment. We took advantage of the recently developed contextual cueing paradigm (Chun & Jiang, 1998), that probes specifically the unconscious learning of spatial relations between target and distractors in visual search, and proposed a modified version of this paradigm (Chaumon, Drouet, & Tallon-Baudry, 2008). Subjects searched and reported the orientation of a T shaped target (tilted either 90° to the right or to the left) among L shaped distractors. Unknown to the subject, there was only a limited number of distractor configurations that were all repeated several times throughout the experiment (Figure 1). Half of the distractor configurations were consistently associated with the same target position throughout the experiment. This set of displays defines the Predictive (P) condition, in which the distractor configuration predicts the

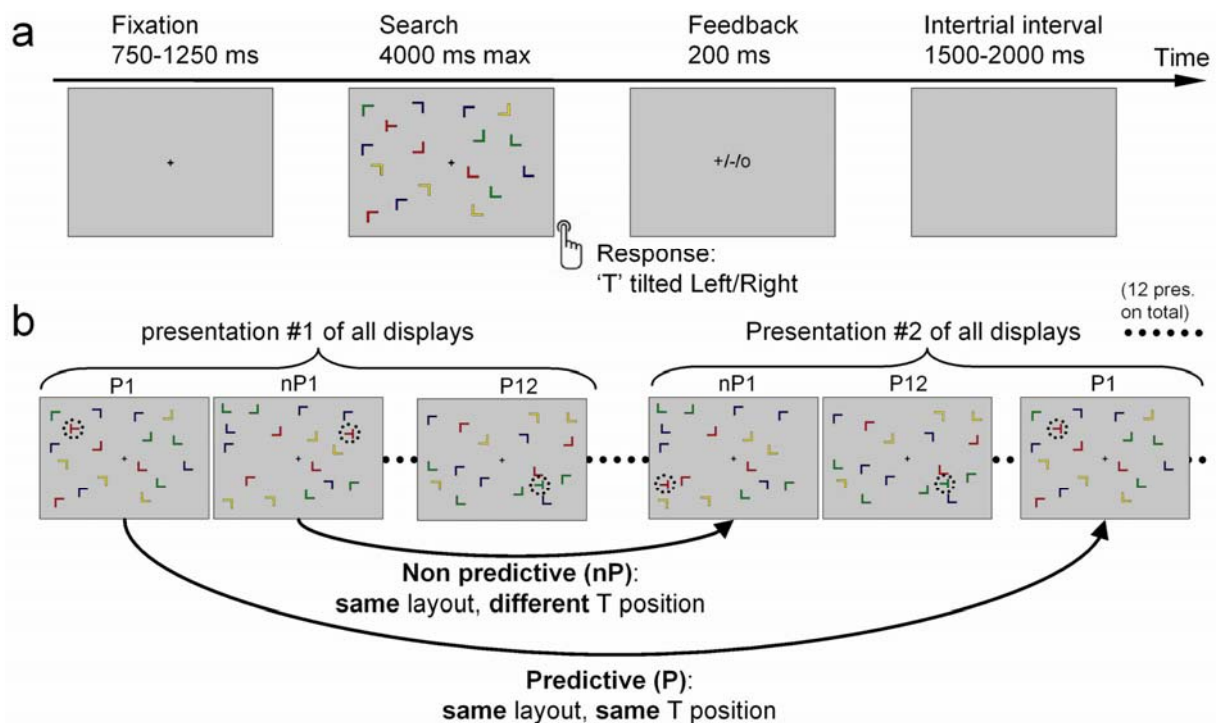


Figure 1: **Paradigm. a.** Subjects searched for the "T" without moving their eyes and reported its orientation (tilted left or right). The subject's response (around 1400 ms on average) interrupted the visual display and triggered a feedback screen ('+' or '-' for good and bad response respectively). An absence of response after 4 s. was followed by an 'o' feedback. **b.** Experimental sequence. In the predictive (P) displays, a given array of distractors was associated with the same target position throughout the experiment (e.g. array P1 is associated here with a T in the upper left quadrant). In the non-predictive (nP) displays, the target location changed on each presentation of a given array of distractors (e.g. array nP1 here). Subjects performed the task on 12 P and 12 nP configurations randomly intermingled for about half an hour. Another set of 12 P and 12 nP configurations was then generated and the task resumed for another half hour.

target position (e.g. display P1 on figure 1b). The other half of distractor configurations were presented with different target positions from one repetition to the other and define the non-Predictive (nP) condition: in this case, the distractor layout does not allow predicting the target position (e.g. display nP1 on figure 1b). This paradigm explicitly controls for repetition effects (Grill-Spector et al., 2006; Gruber & Müller, 2002): P and nP configurations are repeated the same number of times. After a few repetitions of all the configurations, subjects respond faster in the Predictive than in the non-Predictive condition, showing that learning of target-distractor relations takes place. Importantly, subjective visual perception is not affected: subjects do not discriminate the repeated displays from new ones, nor do they have any explicit knowledge of the layout-target relationships (Chaumon et al., 2008). This paradigm thus allows modulating performance by learning without modifying subjective perception. We monitored gamma band oscillations along the experiment to see whether we could dissociate unconscious learning and subjective perception in the gamma band.

Material & Methods

Stimuli. Each display consisted of 17 coloured (red, green, blue or yellow) items (1 T target embedded in a unique configuration of 16 L distractors, 0.4x0.4 degrees of visual angle) on a mid-grey background. 'L' shapes were presented randomly in one of four orientations (0, 90, 180 or 270°). Items were placed on an invisible 12x10 grid subtending 12.5x7.5° and allowed to jitter around their position by a maximum of 0.5°. This jitter was kept constant all along the experiment for a given configuration. Target positions were constrained to 12 possible locations arranged symmetrically with respect to the centre of the screen. An L could never appear at any of these 12 locations. The number of items per quadrant varied from 3 to 5. A new set of stimuli was generated for each subject.

Paradigm. The time course of one trial is shown on figure 1a. Each trial began with a fixation cross in the centre of the screen for 750 to 1250 ms. The search array appeared at time zero and subjects were asked to find the T as quickly and as accurately as possible and report its orientation by two-choice button press. The subject's response (on average around 1400 ms) interrupted the search display presentation and triggered a feedback screen ('+' or '-' for good or bad response respectively) and initiated the next trial. If the subject did not respond within 4000 ms, a 'o' sign indicated time-out and the next trial was initiated. The inter-trial interval was 1500 to 2000 ms. Unknown to the subjects, images consisted in two randomly intermingled categories of displays.

Two sets of 24 images each were generated for each subject, presented 12 times each in random order. For the Predictive set (P), images were repeated as is. All the elements of each image were exactly at the same position during the whole experiment (only the orientation of the T was changing to avoid simple stimulus-response learning and direct motor specification (Neumann & Klotz, 1994)). Hence, in the P condition, each context (of Ls) predicted a specific position of the target (see for instance display P1 on figure 1b). For the non-Predictive set (nP), images were also repeated but the position of the target changed from one presentation of an image to another. In this condition, each context was non predictive of the position of the target (display nP1 on figure 1b). This paradigm extends contextual cueing by controlling explicitly for repetition effects (Grill-Spector et al., 2006). Indeed, whereas in the original contextual cueing paradigm, only the displays that were learned were repeated, all images from the two conditions are repeated the same number of times in the present experiment.

New sets of P and nP configurations were generated for each subject and presented 12 times. The 12 possible target locations were used the same amount of times across repetitions in both the P and nP conditions. 12 P and 12 nP configurations were presented 12 times in the first half of the experiment (runs 1 to 3) and another 12 P and 12 nP configurations was presented for the second half of the experiment (runs 4 to 6).

The two types of configurations were randomly intermixed in an unpredictable manner with the constraint that the number of intervening items between two successive occurrences of the same image was similar in the P and nP configurations (mean and standard deviation differing by less than 5% for each subject). Subjects were not informed in any way of the structure of the task.

Procedure. Sixteen adult volunteers gave their written informed consent and were paid for their participation, according to procedures approved by the national ethics committee (CCPPRB n° 0233). Subjects were familiarized with the task by a practice block of 48 trials. Images were back-projected onto a translucent screen disposed at 110 cm using a computer data projector (60 Hz) and the Psychophysics Toolbox extension for Matlab (<http://www.psychtoolbox.org/>) (Brainard, 1997). The experiment was divided in 6 runs of 96 trials (4 presentations of each image), lasting about 8 min each. Runs 1 to 3 were performed on the first half of the stimuli (12 P and 12 nP) and runs 4 to 6 on the other half (remaining 12 P and 12 nP). The responding hand was switched in the middle of the experiment. The subjects' head position was monitored and no deviation larger than 0.5 cm allowed. After the 6 runs, subjects were first asked to report anything they noticed about the displays during the experiment. If they did not mention that displays were repeated, they were then asked explicitly whether they noticed any repetition during the experiment. Finally, the subjects were informed about the existence of the repeated P and nP configurations, and performed a series of behavioural tests to check whether the knowledge acquired implicitly could be used explicitly. The results from these tests are presented elsewhere (Chaumon et al., 2008). In brief, no subject ever reported that anything was repeated and none of the tests showed any form of explicit knowledge.

Recordings. Continuous data were collected at the MEG-EEG Centre, Hôpital Pitié-Salpêtrière (Paris, France), using a CTF/VSM OMEGA 151 channels third order gradiometers, whole-head system (CTF Systems, Vancouver, Canada) at a sampling rate of 1250 Hz, together with the electrocardiogram, vertical and horizontal electro-oculograms (EOG). Cardiac artefacts picked up in the MEG signal were corrected by a correlation method (Gratton, Coles, & Donchin, 1983). The EOG was calibrated for each subject and the rejection threshold was set to 1°. Trials contaminated with muscle artefact (visual inspection) were also rejected.

Data analysis: Oscillatory power measures. A wavelet transform was applied to each trial (-600 to 700 ms around search array onset) at each sensor, using complex Morlet wavelets characterized by the ratio $f_0/\sigma_f = 8$ (Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1996), resulting in an estimate of power at each sample in time and at each frequency (2 Hz step) between 10 and 120 Hz. The resulting time–frequency data were then averaged across trials for P and nP configurations for presentations 2 to 5 and 9 to 12 separately. For statistical comparison, data were averaged on time-frequency windows of interest (as mentioned

each time in the results section), divided by the corresponding baseline activity (same frequency range, 300 to 100 ms before stimulus onset) and log transformed to approach a normal distribution prior to performing statistical analysis. The baseline power was systematically compared and was never different across conditions (paired t-tests, all $p > 0.15$) except perceptual gamma response (54-120 Hz), presentations 2-5 $p=.06$, as detailed in the results section. Henceforth, any mention of spectral power refers to the log-transformed data. Data pre-processing and wavelet analysis were performed using in-house software.

Data analysis. Long range synchrony. Synchrony analysis was performed, following the a procedure suggested by (Lachaux, Rodriguez, Martinerie, & Varela, 1999), which provides a method of measuring synchronous oscillatory activity independent of the signal's amplitude. For each subject, at each time t and frequency f , the result of the convolution for trial j is a complex number $A_j(t, f)e^{i\varphi_j(t, f)}$ where A represents the amplitude of the signal and φ represents its phase. Phase-locking ρ_{kl} between sensors k and l is computed in the time-frequency domain across N single trials as follows:

$$\rho_{kl} = \left| \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i(\varphi_{jk}(t, f) - \varphi_{jl}(t, f))} \right|$$

Phase-locking values were computed on all pairs of electrodes between the two pools used for power measures between 30 and 48 Hz between 100 and 400 ms (209 pairs between the electrodes highlighted on figure 3b top). The phase locking values were then averaged across trials, frequencies, time and pairs. The phase locking value during baseline was subtracted and the results were compared between conditions by means of Wilcoxon signed rank tests. Baseline was taken from -400 to -100 ms (instead of -300 to -100 ms in the power analysis) in order to equate the number of time samples between post-stimulus and baseline windows. Baseline activity was systematically compared between conditions and signed rank tests for matched pairs showed no significant difference between P and nP baseline synchrony (all $p > .1$).

Results

Learning contextual associations: behaviour

Sixteen healthy adult volunteers (mean age 25, range 19-31, 8 males, 14 right-handed) performed the task while their brain activity was monitored using MEG. Reaction times decreased with practice for all configurations, but were further shortened on predictive (P) configurations after just five presentations. Figure 2a shows the average reaction times of the subjects across presentations. Behavioural facilitation occurs from the 6th presentation on (figure 2a and supplementary table 1). Therefore, we consider two phases in the remainder of the article: a learning phase, before behavioural facilitation (presentations 2 to 5; presentation 1 is excluded from the analysis since images are neither predictive nor non-predictive as none has been seen before) and an exploiting phase at the end of the experiment, when the behavioural facilitation is firmly established (presentations 9 to 12). Figure 2b summarizes the behavioural results for the learning and exploiting phases. In the learning phase, reaction times did not differ between P and nP configurations (two-tailed paired t-test $t(15)=0.12$ $p>0.9$), while at the end of the experiment (presentations 9 to 12), reaction times on P configurations were shortened compared to nP configurations (two-tailed paired t-test $t(15)=4.87$ $p<0.001$). Average error rates were low ($2.6\% \pm 0.7$) and did not differ between

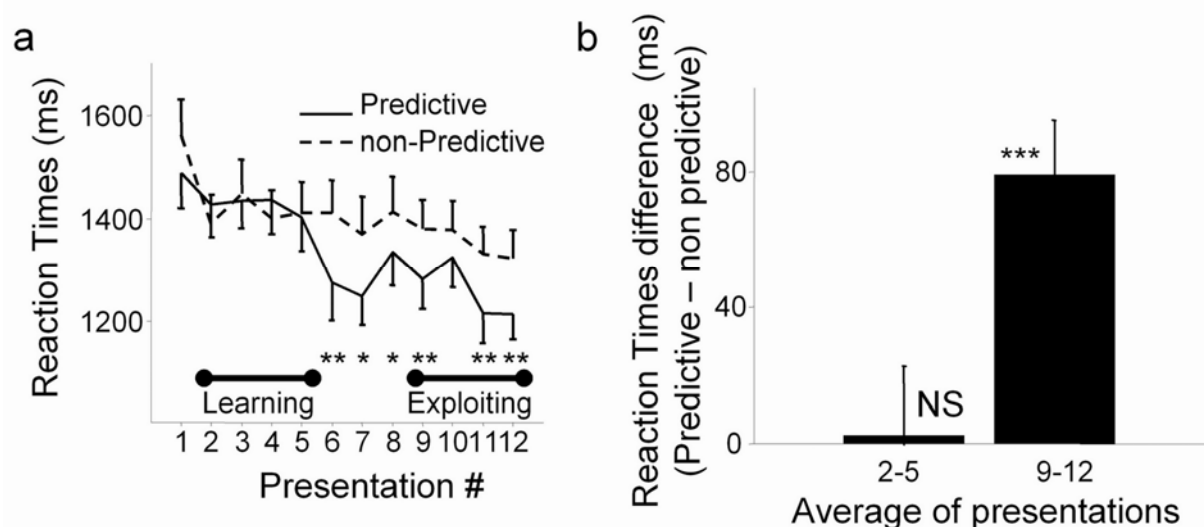


Figure 2: **Behavioural results.** **a.** Average reaction times across subjects as a function of presentation number. **b.** Average contextual cueing effect (predictive minus non-predictive reaction times) across subjects averaged during the learning phase (presentations 2 to 5) and during the exploiting phase (presentations 9 to 12). Level of significance of the paired t-tests: *: $p<0.05$, **: $p<0.01$, ***: $p<0.001$. The error bars show the standard error of the mean.

conditions (two-tailed paired t-test, $t(15)=0.80$, $p>0.4$).

Importantly, subjective visual perception was not altered by learning: at the end of the experiment, subjects were not able to discriminate new displays from those seen during the experiment, nor did they have any explicit knowledge about the target-distractors relationship (Chaumon et al., 2008).

A specific gamma activity during unconscious learning

Our first goal in this experiment was to investigate whether a neural correlate of the unconscious learning of contextual associations could be found in the gamma band. We thus looked for an induced gamma activity that differentiates P from nP displays during the learning phase of the experiment (presentations 2 to 5). The largest difference between P and nP responses during presentations 2-5 peaked in the 30-48 Hz band, between 100 and 400 ms (figure 3a), in two different regions: a left occipito-temporal one and a frontal one (figure 3b).

The occipital learning effect corresponds to an increase in gamma-band oscillations in response to P displays during learning, as shown on the map of figure 3c left. Figure 3d shows how this occipito-temporal activity evolves during the experiment in both conditions. During the learning phase, the mean 30-48 Hz, 100-400 ms power averaged over the left occipito-temporal sensors highlighted in figure 3b is significantly larger in the P than in the nP condition (presentations 2-5, paired T-test, $T(15) = 3.4$, $p<.005$). This activity is present only in response to P displays: comparing directly the mean 30-48 Hz, 100-400 ms power with baseline reveals the existence of a significant response in the P condition only (presentations 2-5, paired t-test against baseline, P condition: $T(15) = 2.5$, $p<.05$, nP condition: $T(15) = 0.6$, $p>.5$). Importantly, this left occipito-temporal gamma activity is not present any longer at the end of the experiment, when the learning phase is completed (presentations 9-12, comparison with baseline, paired t-test against zero, P condition: $T(15) = 0.7$, $p>.5$, nP condition: $T(15) = 0.8$, $p>.4$; paired t-test P vs. nP: $T(15) = 0.1$, $p>.9$).

Interestingly, the development of this learning-specific occipital activity upon successive presentations precedes any behavioural effect. We analyzed the power of left occipito-temporal gamma oscillations for each display presentation (figure 4a). Initially, on the first presentation, left occipito-temporal gamma activity is low and identical in the P and nP conditions. As soon as on the second presentation, left occipito-temporal gamma activity in the P condition rises sharply and is maintained at a high level until presentation 5. This left occipito-temporal activity then drops abruptly at presentation 6, when reaction times begin to

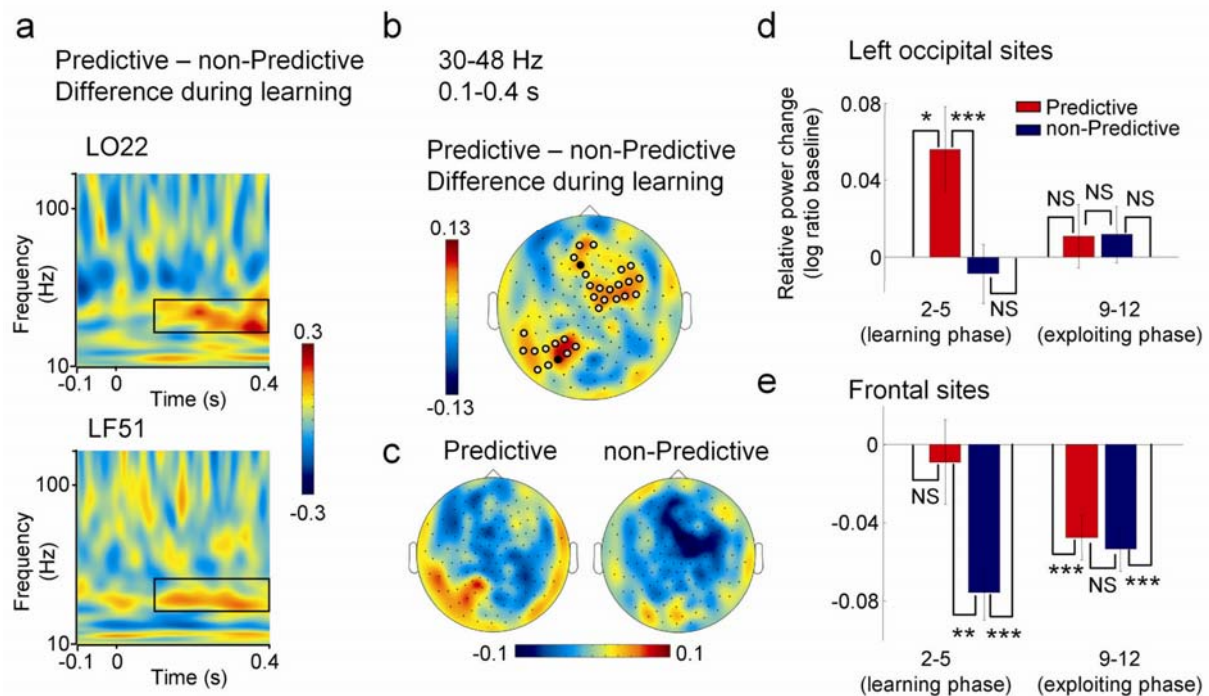


Figure 3: Specific learning activities in the gamma band. Gamma modulations in the 100-400 ms, 30-48 Hz time-frequency (TF) window occurred during the learning phase specifically. **a.** TF plots showing the difference between responses to predictive (P) and non-predictive (nP) displays during learning at a frontal (LF51, top) and an occipital (LO22, bottom) sensor (black dots on the map in b). The black boxes in these TF plots highlight the 30-48 Hz 100-400 ms window of interest used for the rest of the figure. **b.** Topography of the difference in the TF window of interest, revealing a left occipito-temporal and a frontal cluster. **c.** Topographical maps of the mean 30-48 Hz, 100-400 ms gamma activity during learning, separately in the P and nP condition. **d.** Average activity on the sensors highlighted at left occipito-temporal sites in b. Gamma activity is specifically increased in the P condition during learning. **e.** Average activity on the sensors highlighted at frontal sites in b. Gamma activity at frontal sensors is decreased in the nP condition during learning. Data on all plots and maps show the log ratio of power change in the TF windows of interest relative to baseline. Level of significance of the paired t-tests: *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < .001$, NS: non significant.

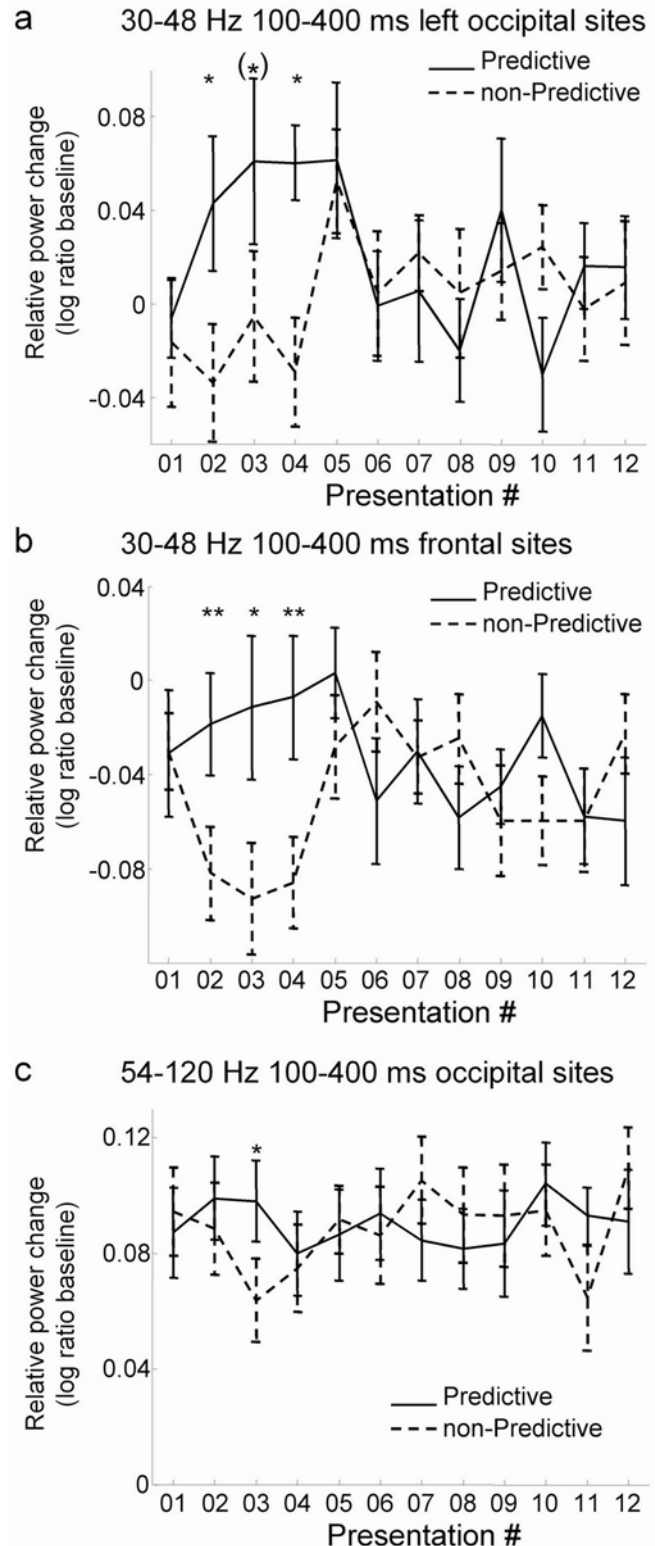
be significantly shortened (supplementary table 1). The statistical comparison between P and nP left occipito-temporal gamma responses at each presentation (supplementary table 2) tends to confirm this observation, despite the small number of trials at each presentation (14.6 trials, standard error of the mean: 0.15). In sum, we found a left occipito-temporal gamma activity in the 30-48 Hz range specific of unconscious learning: it is present only during the learning phase in response to the P displays.

The pattern of results over frontal regions is quite different. The learning phase is characterized by a *decrease* of gamma oscillations in the nP condition, as shown on the map of figure 3c right. Figure 3e shows how this activity evolves during the experiment in both conditions. The frontal activity is decreased in the nP condition at 30-48 Hz, 100-400 ms on the average of the sensors highlighted on the map of figure 3b (paired t-test against baseline, $T(15) = 5.5$, $p < .0001$). This decrease is absent in the P condition (paired t-test against baseline, $T(15) = 0.4$, $p > 0.6$). The direct comparison of frontal gamma power between the two conditions confirms the robustness of this finding (paired t-test, $T(15) = 3.2$, $p < .01$). Interestingly, the frontal gamma suppression is also present, though smaller, at the end of the experiment, in both the P and nP conditions (comparison with baseline, presentations 9-12, paired t-test, P condition: $T(15) = 4.3$, $p < .001$, nP condition, $T(15) = 4.8$, $p < .0005$).

Similarly to the left occipito-temporal effect, the gamma decrease at frontal sites precedes any behavioural effect (figure 4b). Initially, on the first presentation, frontal gamma oscillations are identical in the P and nP conditions. As soon as on the second presentation, frontal gamma oscillations decrease sharply in the nP condition relative to the P condition. Activity then returns to a similar level in the P and nP conditions from presentation 5 on, just one presentation before reaction times begin to be significantly shortened in the P condition (figure 2a). Supplementary table 2 shows the numerical values of the statistical comparison between P and nP responses in the gamma band at each presentation. In sum, nP displays trigger a suppression of activity in the 30-48 Hz frequency range at frontal sensors.

Are the left occipito-temporal gamma increase and the frontal gamma decrease functionally related? As shown on figure 4a and 4b these two modulations occur on the same presentations, during the learning phase of the experiment. To address this issue, we analyzed long-range phase synchrony between these two regions. We computed phase-synchrony across all pairs of sensors from the left occipito-temporal to the frontal regions, using the same sensors of interest as for power analysis between 30 and 48 Hz (inset figure 5). We then averaged

Figure 4: **The learning gamma activity dissociates predictive (P) and non-predictive (nP) displays after a single presentation.** Presentation by presentation breakdown of the learning related and perceptual gamma activities. In the 30-48 Hz 100-400 ms time-frequency (TF) window, gamma activity at left occipito-temporal (**a**) and frontal (**b**) sites dissociates P and nP conditions during learning and disappears afterwards. On the other hand, in the 54-120 Hz 100-400 ms TF window at occipital sites (**c**), gamma activity is relatively high in both conditions during the whole experiment. Level of significance of the paired t-tests: *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$.



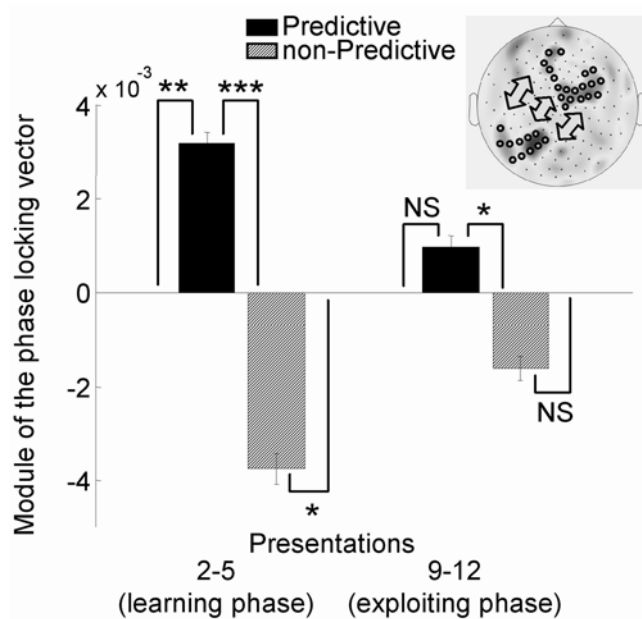


Figure 5 **Frontal and left occipito-temporal sensors synchronize during learning.** Long range phase-synchronization of electrode pairs from the two groups shown in the inset (sensors used in figure 3) in the 30-48 Hz 100-400 ms time-frequency window. Baseline subtracted phase locking values show enhanced synchrony in the predictive condition and reduced synchrony in the non-Predictive condition during learning compared to baseline. This pattern of synchrony strongly decreases during the exploiting phase. Level of significance of the paired t-tests: *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, NS: non significant.

phase-locking values across the 209 pairs for each subject and experimental conditions, and compared the value obtained in the 100-400 ms time range with baseline value (figure 5). During learning, synchrony between left occipito-temporal and frontal sensors was enhanced compared to baseline in the P condition, but decreased compared to baseline in the nP condition (Wilcoxon signed rank two sided test against zero, P condition: $z = -2.8$, $p < .01$ and nP condition: $z = -2.4$, $p < .05$). The direct comparison between the baseline-subtracted values in the P and nP conditions reveals a highly significant difference (Wilcoxon signed rank test for matched pairs, $z = -3.5$, $p < 0.001$). This pattern of results lingers until the end of the experiment: the difference between conditions remains significant (P vs nP baseline-subtracted synchrony values, presentations 9-12, Wilcoxon signed rank test for matched pairs, $z = -2.3$, $p < .05$), but synchrony does not differ from baseline any longer, neither in the P nor in the nP condition (Wilcoxon signed rank two sided test against zero, P condition: $z = -1.0$, $p > .3$ and nP condition: $z = -1.5$, $p > .1$).

Perceptual gamma response

We have identified a left occipito-temporal gamma response present only during the learning of context-target relations in the low gamma band (30-48 Hz). Both the topography and frequency range of this activity are quite different from the typical gamma response observed in response to any visual stimulus. A gamma response to a visual display is typically observed over midline occipital sites (Kaiser, Buhler, & Lutzenberger, 2004; Vidal, Chaumon,

O'Regan, & Tallon-Baudry, 2006) and was shown to originate from the calcarine sulcus (Hoogenboom, Schoffelen, Oostenveld, Parkes, & Fries, 2006). We averaged power across all presentations in both experimental conditions to obtain an unbiased estimate of the maximal gamma response in our experiment (Fiebach, Gruber, & Supp, 2005). The sensor showing the maximal gamma response is located near the midline in the occipital region (sensor RO11, Figure 6a), and the topography of the mean 54-120 Hz, 100-400 ms is centred over posterior cortices (Figure 6b). This gamma response is present whenever a stimulus is delivered (figure 6c), and we thus labelled it the perceptual gamma response. It is significantly different from baseline no matter the experimental condition or the presentation rank (mean 54-120 Hz, 100-400 ms over the posterior sensors highlighted in Figure 6b, paired t-tests against baseline, all $p < .00001$). This gamma response is thus quite different from the learning-related gamma activity, in frequency (30-48 Hz for learning, 54-120 Hz for perception), in topography (left occipito-temporal for learning, midline occipito-parietal for perception) and functionally (during the learning phase for learning, present throughout the experiment for perception).

Importantly, the perceptual gamma response does not differentiate between P and nP conditions at the end of the experiment (presentations 9-12, P vs. nP: $T(15) = 0.17$, $p > .8$), when it was checked that the subjects conscious perception of P and nP displays did not differ. However, the perceptual gamma response appears to be slightly reduced in response to

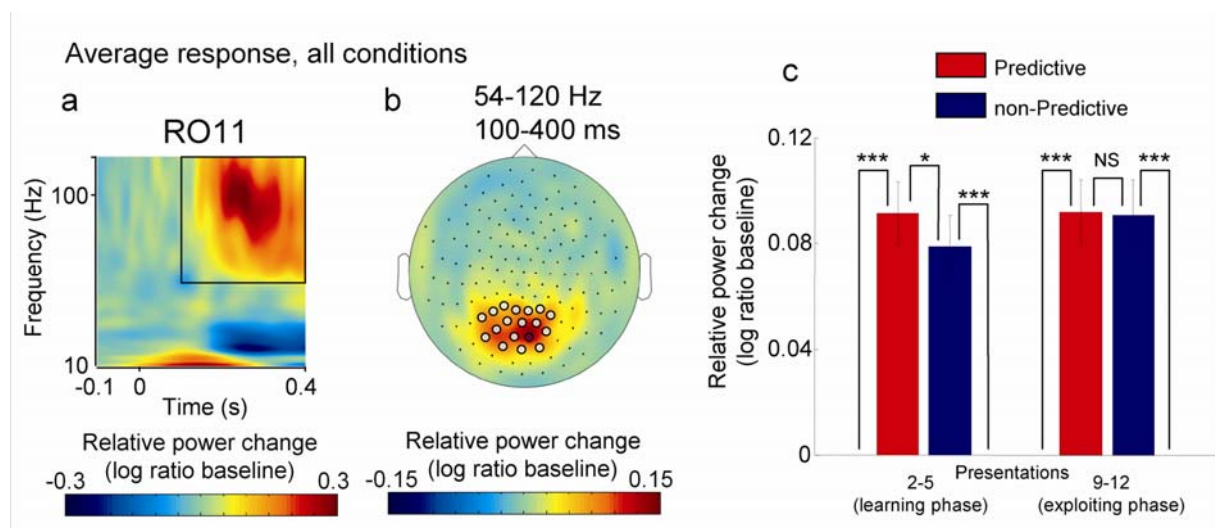


Figure 6: **A perceptual gamma activity is present in all conditions.** The maximal gamma response is seen at occipital sensors and little affected by learning. **a.** Time-frequency (TF) plot at the most responding sensor (RO11) in the gamma band. **b.** The response in the 54-120 Hz 100-400 ms TF window is localized over medial occipital sensors. **c.** The response in this TF window is present throughout the experiment, although slightly diminished in the non-predictive condition during learning. Level of significance of the paired t-tests: *: $p < 0.05$, ***: $p < .001$, NS: non significant.

nP displays during the learning phase (presentations 2-5, P vs. nP: $T(15) = 2.9, p < .05$). Note however that part of this effect could be explained by the a non significant trend in baseline signal: presentations 2-5, P vs. nP during baseline: $T(15) = 1.99, p = 0.06$.

In sharp contrast with the learning related activity, the perceptual gamma response shows a statistical difference between P and nP displays only at presentation 3 (figure 4c and supplementary table 3) confirming the idea that the reduction in perceptual response power during the learning phase remains a marginal effect. In sum, we describe here an occipital gamma response that is present whenever a stimulus is presented, and hence related to general perceptual processes rather than learning. Importantly, this perceptual gamma response is identical for P and nP displays at the end of the experiment, as is subjective perception, despite the marked behavioural advantage for P displays.

Discussion

This experiment was designed to investigate whether and how gamma oscillations participate in the unconscious learning of contextual relations. We specifically asked whether unconscious learning would trigger gamma oscillations, and whether these learning-related oscillations would be different from the perceptual gamma response. Using a new version of the contextual cueing paradigm (Chun & Jiang, 1998) in MEG, we reveal a specific pattern of gamma activity at 30-48 Hz present over left occipito-temporal and frontal sites during the learning phase only. This learning-related activity co-occurs with a perceptual gamma activity at a higher frequency over midline occipito-parietal sensors, present in all conditions and throughout the experiment, whenever a visual display is presented. This perceptual activity does not differentiate between Predictive (P) and non-Predictive (nP) displays at the end of the experiment, when it was tested that subjects could not explicitly distinguish between the two types of displays.

We thus identified a perceptual gamma response and a learning-related gamma activity: different gamma activities subserving different cognitive operations can thus be isolated in a single task (Vidal et al., 2006). In addition, we reveal the existence of a fronto-occipital network synchronized in the low gamma range that is specifically engaged in unconscious learning. This network appears as early as on the second display presentation, and its disappearance coincides with the onset of the behavioural effect. This suggests that this network shapes neural processing of the P displays, ultimately leading to a more efficient sharpened visual representation of context-target spatial relations. Once unconscious memories are formed, both neural processing times as well as reaction times get shorter. We suggest that the 30-48 Hz gamma activity triggers the neural plasticity necessary for the learning of context-target associations without the need for the subjects to become aware of these regularities.

A smart fronto-occipital network controls the learning of unconscious context-target associations

The 30-48 Hz gamma increase seen here over left occipito-temporal sites is present only in the early phase of the experiment, when regular context-target associations are being learned and before behaviour gets facilitated in the P condition. Gamma oscillations are thought to reflect the precise synchronization of neural activity across distributed cell assemblies and may participate in learning (Singer, 1995, 1999) through spike timing dependent plasticity (Abbott & Nelson, 2000; Bi & Rubin, 2005; Dan & Poo, 2004; Sejnowski & Paulsen, 2006). As mentioned in the introduction, several studies have previously shown the implication of gamma activity in explicit memory in humans (Fell et al., 2001; Gruber et al., 2004; Osipova et al., 2006; Sederberg et al., 2003; Sederberg et al., 2007). Because in contextual

cueing, learning is fully unconscious (Chaumon et al., 2008; Chun & Jiang, 2003), the present results extend the role of gamma oscillations to unconscious learning.

In addition to the left occipito-temporal region, frontal areas seem to participate in the regulation of learning: we observe a specific decrease in gamma power at frontal sites in the nP condition. This suggests that a functional network extending to anterior areas is involved during learning. Some studies have shown that expectation-related gamma activity can occur at frontal sites (Gonzalez Andino, Michel, Thut, Landis, & Grave de Peralta, 2005; Miltner et al., 1999; Summerfield & Mangels, 2006). In the present experiment, expectation-related gamma activity preceding stimulus onset would be disrupted in response to nP displays, because those displays do not match an internal expectation derived from previous encounters.

Frontal and left occipito-temporal sites appear to be highly coordinated: they get phase-synchronized in the 30-48 Hz band in the P condition selectively, they both appear in the 100-400 ms latency range, and they both differentiate between P and nP displays as early as the second display presentation. We thus suggest that the underlying areas are part of a common network involved in the learning of new context-target associations. This whole network is either activated when learning takes place in the P condition or inhibited in the nP condition, when learning should be prevented. Frontal and occipito-temporal areas have been recurrently implicated in memory encoding (Paller & Wagner, 2002) and long distance communication between populations of neurons is thought to be subtended by neuronal synchronization (Fries, 2005; Womelsdorf et al., 2007). Frontal activity in this task thus putatively gates the flow of information through the temporal lobe (Miller & Cohen, 2001) according to whether learning the target position relative to its context is advantageous (P condition) or deleterious (nP condition). Since this regulation occurs unconsciously, this finding supports the hypothesis that the executive system can be recruited unconsciously (Lau & Passingham, 2007; Rose, Haider, & Büchel, 2005).

Frontal and occipito-temporal gamma disappear when learning affects behaviour

The learning-related gamma modulations disappear as behaviour gets facilitated in the P condition. It was suggested by Gruber and others (Gruber & Muller, 2005; Gruber & Müller, 2002) that gamma oscillations may participate in the sharpening of neural representations. In this view, a new stimulus would elicit distributed processes coordinated by gamma oscillatory synchrony. Upon repeated presentations, the synaptic plasticity fostered by gamma oscillations would help selecting the most relevant processes and lead to the creation of a sparser and faster neural route, resulting in a sharpened representation of the learned stimulus (Desimone, 1996; Wiggs & Martin, 1998). Indeed, we have previously shown (Chaumon et al., 2008) using the same paradigm that at the end of the experiment, event-related poten-

tials differentiate between the P and nP conditions at surprisingly early latencies, between 50 and 100 ms, suggesting learning has shaped a faster neural route for P displays.

It should be noted that the disappearance of the 30-48 Hz gamma activity also coincides with the end of an experimental run, just after the fourth presentation of all displays, when subjects were given a mandatory break of 2 minutes. The disappearance of the 30-48 Hz gamma activity might be related to a consolidation and sharpening process occurring during this 2 minutes rest period.

An efficient learning mechanism

The learning-related gamma activity is triggered as soon as on the second presentation of the displays. This result has two implications: first, a memory trace of each display is formed on the first presentation and persists through at least 24 intervening trials (the average lag between two successive presentations of a given image). Second, information diagnostic of the predictive or non predictive nature of the image is extracted and matched against the memory trace on each encounter with a given image. Unconscious memory can store an impressive number of items (Jiang, Song, & Rigas, 2005) in just a few presentations. A highly efficient mechanism is thus at work to extract and use sufficiently detailed information to distinguish P and nP displays within the 100-150 ms necessary to trigger the learning gamma observed here. Our results agree with the idea that a rapid initial implicit processing stage carries this information and can initiate learning. The "vision at a glance" (Hochstein & Ahissar, 2002), sometimes referred to as the gist (Oliva, 2005) contains relevant information for the identification of scenes (Bar, 2004; Bar et al., 2006; Oliva & Schyns, 1997; VanRullen, 2003) and may enable shaping sensory processing according to task demands through feedback from high order areas (Ahissar & Hochstein, 2004).

Multiplexing different functions at distinct frequencies

We identified two distinct components in the gamma range: a learning related activity, present only in response to P displays during the learning phase, and a perceptual gamma response, present in response to all stimuli throughout the experiment. Interestingly, neither the subject's conscious report nor the perceptual gamma response did differentiate between P and nP displays at the end of the experiment, suggesting that the perceptual midline occipito-parietal gamma response might be related here to subjective conscious perception. The perceptual and learning-related gamma activities differed not only in terms of functional modulations, but also in terms of frequency (high vs. low gamma range) and topography (midline occipito-parietal vs. left occipito-temporal).

These results add further support to the idea that distinct neural networks can synchronize their activity at different frequencies within the gamma range to subservise distinct cognitive processes (Vidal et al., 2006). Gamma-band oscillations have been related to a variety of

cognitive functions: visual grouping (Kaiser et al., 2004; Tallon-Baudry et al., 1996), attentional bottom-up and top-down selection (Fries, Reynolds, Rorie, & Desimone, 2001; Gruber, Müller, Keil, & Elbert, 1999; Herrmann, Munk, & Engel, 2004; Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Permier, 1997), short- (Tallon-Baudry, Bertrand, & Fischer, 2001) and long-term (Fell et al., 2001; Gruber et al., 2004; Miltner et al., 1999; Osipova et al., 2006; Sederberg et al., 2003; Sederberg et al., 2007) memory, as well as awareness (Melloni et al., 2007; Schurger, Cowey, & Tallon-Baudry, 2006). These activities could be the signature of distributed neural cooperation required to achieve a task. The frequency used might depend on the size of the network involved (Buzsaki & Draguhn, 2004; von Stein & Sarnthein, 2000) and the existence of distinct functional activities at distinct frequencies would be related to the existence of a multiplexing scheme enabling concomitant cognitive processes to participate in a given task.

Acknowledgements: We thank Antoine Ducorps and Frédéric Bergame for help with the data acquisition and computation. This experiment was supported by a grant from French ministry of research (ACI Neurosciences Intégratives et computationnelles) and the Agence Nationale de la Recherche (projet impression) to CTB. MC is supported by a grant from the Délégation Générale pour l'Armement (DGA).

References

- Abbott, L. F., & Nelson, S. B. (2000). Synaptic plasticity: taming the beast. *Nat Neurosci*, *3 Suppl*, 1178-1183.
- Ahissar, M., & Hochstein, S. (2004). The reverse hierarchy theory of visual perceptual learning. *Trends Cogn Sci*, *8*(10), 457-464.
- Bar, M. (2004). Visual objects in context. *Nat Rev Neurosci*, *5*(8), 617-629.
- Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S., Boshyan, J., Schmidt, A. M., Dale, A. M., et al. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *103*(2), 449-454.
- Bauer, E. P., Paz, R., & Pare, D. (2007). Gamma Oscillations Coordinate Amygdalo-Rhinal Interactions during Learning. *J. Neurosci.*, *27*(35), 9369-9379.
- Bi, G.-q., & Poo, M.-m. (1998). Synaptic Modifications in Cultured Hippocampal Neurons: Dependence on Spike Timing, Synaptic Strength, and Postsynaptic Cell Type. *J. Neurosci.*, *18*(24), 10464-10472.
- Bi, G.-Q., & Rubin, J. (2005). Timing in synaptic plasticity: from detection to integration. *Trends in Neurosciences*, *28*(5), 222-228.
- Bragin, A., Jando, G., Nadasdy, Z., Hetke, J., Wise, K., & Buzsaki, G. (1995). Gamma (40-100 Hz) oscillation in the hippocampus of the behaving rat. *J. Neurosci.*, *15*(1), 47-60.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spat Vis*, *10*(4), 433 - 436.
- Buzsaki, G., & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*, *304*(5679), 1926-1929.
- Chaumon, M., Drouet, V., & Tallon-Baudry, C. (2008). Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms. *Journal of Vision*, *8*(3), 1-10.
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (1998). Contextual cueing: implicit learning and memory of visual context guides spatial attention. *Cognit Psychol*, *36*(1), 28-71.
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (2003). Implicit, long-term spatial contextual memory. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, *29*(2), 224-234.
- Csicsvari, J., Jamieson, B., Wise, K. D., & Buzsaki, G. (2003). Mechanisms of Gamma Oscillations in the Hippocampus of the Behaving Rat. *Neuron*, *37*(2), 311-322.
- Dan, Y., & Poo, M.-m. (2004). Spike Timing-Dependent Plasticity of Neural Circuits. *Neuron*, *44*(1), 23-30.
- Desimone, R. (1996). Neural mechanisms for visual memory and their role in attention. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *93*(24), 13494-13499.
- Fell, J., Klaver, P., Lehnertz, K., Grunwald, T., Schaller, C., Elger, C. E., et al. (2001). Human memory formation is accompanied by rhinal-hippocampal coupling and decoupling. *Nat Neurosci*, *4*(12), 1259-1264.

Fiebach, C. J., Gruber, T., & Supp, G. G. (2005). Neuronal Mechanisms of Repetition Priming in Occipitotemporal Cortex: Spatiotemporal Evidence from Functional Magnetic Resonance Imaging and Electroencephalography. *J. Neurosci.*, *25*(13), 3414-3422.

Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends Cogn Sci*, *9*(10), 474-480.

Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E., & Desimone, R. (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science*, *291*(5508), 1560-1563.

Gonzalez Andino, S. L., Michel, C. M., Thut, G., Landis, T., & Grave de Peralta, R. (2005). Prediction of response speed by anticipatory high-frequency (gamma band) oscillations in the human brain. *Hum Brain Mapp*, *24*(1), 50-58.

Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *55*(4), 468-484.

Grill-Spector, K., Henson, R., & Martin, A. (2006). Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends Cogn Sci*, *10*(1), 14-23.

Gruber, T., Keil, A., & Muller, M. M. (2001). Modulation of induced gamma band responses and phase synchrony in a paired associate learning task in the human EEG. *Neurosci Lett*, *316*(1), 29-32.

Gruber, T., & Muller, M. M. (2005). Oscillatory brain activity dissociates between associative stimulus content in a repetition priming task in the human EEG. *Cereb Cortex*, *15*(1), 109-116.

Gruber, T., & Muller, M. M. (2006). Oscillatory brain activity in the human EEG during indirect and direct memory tasks. *Brain Res*.

Gruber, T., & Müller, M. M. (2002). Effects of picture repetition on induced gamma band responses, evoked potentials, and phase synchrony in the human EEG. *Brain Res Cogn Brain Res*, *13*(3), 377-392.

Gruber, T., Müller, M. M., Keil, A., & Elbert, T. (1999). Selective visual-spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG. *Clin Neurophysiol*, *110*(12), 2074 - 2085.

Gruber, T., Tsivilis, D., Montaldi, D., & Muller, M. M. (2004). Induced gamma band responses: an early marker of memory encoding and retrieval. *Neuroreport*, *15*(11), 1837-1841.

Herrmann, C. S., Munk, M. H., & Engel, A. K. (2004). Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization. *Trends Cogn Sci*, *8*(8), 347-355.

Hochstein, S., & Ahissar, M. (2002). View from the top: hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron*, *36*(5), 791-804.

Hoogenboom, N., Schoffelen, J. M., Oostenveld, R., Parkes, L. M., & Fries, P. (2006). Localizing human visual gamma-band activity in frequency, time and space. *Neuroimage*, *29*(3), 764-773.

Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends Neurosci.*

Jiang, Y., Song, J., & Rigas, A. (2005). High-capacity spatial contextual memory. *Psychon Bull Rev*, 12(3), 524 - 529.

Kaiser, J., Buhler, M., & Lutzenberger, W. (2004). Magnetoencephalographic gamma-band responses to illusory triangles in humans. *Neuroimage*, 23(2), 551-560.

Lachaux, J.-P., Rodriguez, E., Martinerie, J., & Varela, F. J. (1999). Measuring phase synchrony in brain signals. *Human Brain Mapping*, 8(4), 194-208.

Lau, H. C., & Passingham, R. E. (2007). Unconscious Activation of the Cognitive Control System in the Human Prefrontal Cortex. *J. Neurosci.*, 27(21), 5805-5811.

Markram, H., Lubke, J., Frotscher, M., & Sakmann, B. (1997). Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic APs and EPSPs. *Science*, 275(5297), 213-215.

Melloni, L., Molina, C., Pena, M., Torres, D., Singer, W., & Rodriguez, E. (2007). Synchronization of Neural Activity across Cortical Areas Correlates with Conscious Perception. *J. Neurosci.*, 27(11), 2858-2865.

Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An Integrative Theory of Prefrontal Cortex Function. *Annual Review of Neuroscience*, 24(1), 167-202.

Miltner, W. H., Braun, C., Arnold, M., Witte, H., & Taub, E. (1999). Coherence of gamma-band EEG activity as a basis for associative learning. *Nature*, 397(6718), 434-436.

Montgomery, S. M., & Buzsaki, G. (2007). Gamma oscillations dynamically couple hippocampal CA3 and CA1 regions during memory task performance. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 104(36), 14495-14500.

Neumann, O., & Klotz, W. (1994). Motor responses to nonreportable, masked stimuli: where is the limit of direct parameter specification? In C. Umiltà & M. Moscovitch (Eds.), *Conscious and nonconscious information processing* (Vol. XV, pp. 123-150). Cambridge, MA: MIT Press.

Oliva, A. (2005). Gist of the scene. In L. Itti, G. Rees & J. K. Tsotsos (Eds.), *the Encyclopedia of Neurobiology of Attention* (pp. 251-256). San Diego, CA: Elsevier.

Oliva, A., & Schyns, P. G. (1997). Coarse blobs or fine edges? Evidence that information diagnosticity changes the perception of complex visual stimuli. *Cognit Psychol*, 34(1), 72-107.

Osipova, D., Takashima, A., Oostenveld, R., Fernandez, G., Maris, E., & Jensen, O. (2006). Theta and gamma oscillations predict encoding and retrieval of declarative memory. *J Neurosci*, 26(28), 7523-7531.

Paller, K. A., & Wagner, A. D. (2002). Observing the transformation of experience into memory. *Trends Cogn Sci*, 6(2), 93-102.

Rodriguez, R., Kallenbach, U., Singer, W., & Munk, M. H. J. (2004). Short- and Long-Term Effects of Cholinergic Modulation on Gamma Oscillations and Response Synchronization in the Visual Cortex. *J. Neurosci.*, *24*(46), 10369-10378.

Rose, M., Haider, H., & Büchel, C. (2005). Unconscious detection of implicit expectancies. *J Cogn Neurosci*, *17*(6), 918 - 927.

Schurger, A., Cowey, A., & Tallon-Baudry, C. (2006). Induced gamma-band oscillations correlate with awareness in hemianopic patient GY. *Neuropsychologia*, *44*(10), 1796-1803.

Sederberg, P. B., Kahana, M. J., Howard, M. W., Donner, E. J., & Madsen, J. R. (2003). Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. *J Neurosci*, *23*(34), 10809-10814.

Sederberg, P. B., Schulze-Bonhage, A., Madsen, J. R., Bromfield, E. B., McCarthy, D. C., Brandt, A., et al. (2007). Hippocampal and neocortical gamma oscillations predict memory formation in humans. *Cereb Cortex*, *17*(5), 1190-1196.

Sejnowski, T. J., & Paulsen, O. (2006). Network oscillations: emerging computational principles. *J Neurosci*, *26*(6), 1673-1676.

Singer, W. (1995). Development and plasticity of cortical processing architectures. *Science*, *270*(5237), 758-764.

Singer, W. (1999). Time as coding space? *Curr Opin Neurobiol*, *9*(2), 189-194.

Stiefel, K. M., Tennigkeit, F., & Singer, W. (2005). Synaptic plasticity in the absence of backpropagating spikes of layer II inputs to layer V pyramidal cells in rat visual cortex. *European Journal of Neuroscience*, *21*(9), 2605-2610.

Summerfield, C., & Mangels, J. A. (2006). Dissociable neural mechanisms for encoding predictable and unpredictable events. *J Cogn Neurosci*, *18*(7), 1120 - 1132.

Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn Sci*, *3*(4), 151-162.

Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1997). Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *J Neurosci*, *17*(2), 722-734.

Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1996). Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *J Neurosci*, *16*(13), 4240-4249.

Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., & Fischer, C. (2001). Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance. *J Neurosci*, *21*(20), RC177.

VanRullen, R. (2003). Visual saliency and spike timing in the ventral visual pathway. *J Physiol Paris*, *97*(2-3), 365-377.

Vidal, J. R., Chaumon, M., O'Regan, J. K., & Tallon-Baudry, C. (2006). Visual grouping and the focusing of attention induce gamma-band oscillations at different frequencies in human magnetoencephalogram signals. *J Cogn Neurosci*, *18*(11), 1850-1862.

von Stein, A., & Sarnthein, J. (2000). Different frequencies for different scales of cortical integration: from local gamma to long range alpha/theta synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, *38*(3), 301-313.

Wespatat, V., Tennigkeit, F., & Singer, W. (2004). Phase sensitivity of synaptic modifications in oscillating cells of rat visual cortex. *J Neurosci*, *24*(41), 9067-9075.

Wiggs, C. L., & Martin, A. (1998). Properties and mechanisms of perceptual priming. *Curr Opin Neurobiol*, *8*(2), 227-233.

Womelsdorf, T., Schoffelen, J. M., Oostenveld, R., Singer, W., Desimone, R., Engel, A. K., et al. (2007). Modulation of neuronal interactions through neuronal synchronization. *Science*, *316*(5831), 1609-1612.

II.3.Phase d'exploitation : La mémoire inconsciente du contexte est activée rapidement et recrute les aires du lobe temporal antérieur

II.3.1. Résumé de l'article : La mémoire associative inconsciente affecte le traitement visuel avant 100 ms* (Chaumon et coll., 2008)

L'attention est dirigée par des indices exogènes et endogènes, mais aussi par la mémoire. Quels stades de traitement sont affectés par la mémoire ? La mémoire créée habituellement par la répétition influence plutôt les étapes tardives du traitement cérébral après 200 ms.

Un nouveau type de mémoire a été mis en évidence avec l'indication contextuelle. Comment cette forme de mémoire influence-t-elle le traitement cérébral ? Les études comportementales suggèrent que l'influence pourrait se faire assez tôt (avant la première saccade). Les deux études électrophysiologiques effectuées sur le sujet ont montré des effets vers 200 ms.

Le chevauchement des effets de répétition et des effets électrophysiologiques d'indication contextuelle impose une dissociation propre des effets d'association contexte-cible et des effets de répétition (Partie I.II.4.1). C'est pourquoi nous avons modifié le paradigme original d'indication contextuelle et que nous l'avons testé dans une expérience pilote (mentionnée au paragraphe I.3.1) avant de faire l'expérience en MEG. De plus, étant donné le nombre réduit d'images que nous avons utilisé par rapport à un paradigme d'indication contextuelle classique (dans lequel un grand nombre d'images aléatoires sont présentées une seule fois), il était important de vérifier que les connaissances étaient acquises et utilisées inconsciemment, comme dans l'indication contextuelle classique. En fin d'expérience, nous avons donc fait passer un questionnaire et une série de trois tests aux sujets qui nous ont permis d'affirmer le caractère inconscient de l'apprentissage et des connaissances dans notre paradigme (les tests sont détaillés dans les analyses additionnelles, II.3.2).

Nous avons cherché la première latence à laquelle les réponses différaient entre les deux conditions en fin d'expérience. Pour cela nous avons d'abord adopté une méthode globale de mesure de la puissance moyenne du signal à travers tous les capteurs MEG. Un pic de significativité de la différence entre condition apparaît entre 90 et 100 ms pendant la phase d'exploitation uniquement. Afin de caractériser la topographie de la différence observée en fin d'expérience, nous avons ensuite analysé les données évoquées classiques. Une différence est apparue dans la fenêtre 50-100 ms. Cette différence n'était significative que pendant la phase d'exploitation sur les capteurs occipitaux. L'activité évoquée semble démarrer plus tôt dans la condition P (Figure 4 de l'article).

* Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms

Nous avons donc montré que le traitement visuel est influencé par les relations contextuelles mémorisées inconsciemment. Cet effet est visible en seulement 15 à 20 minutes, après 9 expositions aux images. Le contexte agit donc comme un indice attentionnel différent des indices attentionnels classiques. En effet, un indice classique doit être présenté avant la scène pour pouvoir influencer le traitement perceptuel. Ici, l'indice est la scène elle-même et pourtant il affecte le traitement perceptuel, ce qui suggère que la mémoire du contexte est un indice attentionnel particulier qui guide l'attention inconsciemment et extrêmement rapidement [mais voir la Partie III.I.3.1].

La raison pour laquelle les autres expériences d'électrophysiologie n'ont pas trouvé d'effet aussi précoce réside peut-être dans la différence entre notre paradigme et le paradigme d'indication contextuel original. En effet, l'effet électrophysiologique de répétition globale pourrait avoir une polarité opposée à l'effet de mémoire contextuelle et ils pourraient s'annuler au niveau des capteurs MEG.

La rapidité de l'effet contextuel est surprenante. La question de leur provenance reste ouverte à la fin de cet article. L'effet pourrait provenir soit d'une modification précoce de la vague ascendante d'activité dans le cerveau ou pourrait faire intervenir un retour descendant en provenance d'aires de plus haut niveau. Les deux hypothèses ne sont pas exclusives et d'autres expériences sont nécessaires pour déterminer la vérité.

Les connaissances inconscientes dérivées de l'expérience visuelle récente influencent l'activité neuronale dès 50-100 ms dans les aires visuelles précoces, peu après l'entrée de l'information visuelle dans le système cortical. Cet effet précoce influence probablement la suite des étapes de traitement visuel et décisionnel. Quoi qu'il en soit, la précocité de l'effet pourrait être la raison pour laquelle il est si difficile d'en empêcher l'influence.

II.3.2. Analyse additionnelle : connaissances implicites

Afin de déterminer avec certitude le caractère implicite des connaissances acquises, nous avons aussi fait passer trois tests post-expérimentaux aux sujets juste après l'expérience (Figure 21). Le premier test post-expérimental utilisait d'abord un test de choix forcé dans lequel on présentait aux sujets une image P vue pendant l'expérience et une image nouvelle côte à côte. Ils devaient choisir l'image qu'ils avaient vue. Mais comme nous l'avons expliqué (Partie I.II.3.1), ce test ne remplit pas le critère d'information car y répondre correctement ne requiert pas les mêmes connaissances que celles utilisées pendant la tâche. Aussi, dans le deuxième test, on présentait les images P une par une sans la cible. La tâche des sujets était de désigner dans quel quadrant la cible devrait se situer s'il y en avait une. Cette tâche, comme la tâche d'indigage contextuel requerrait l'utilisation des connaissances spatiales.

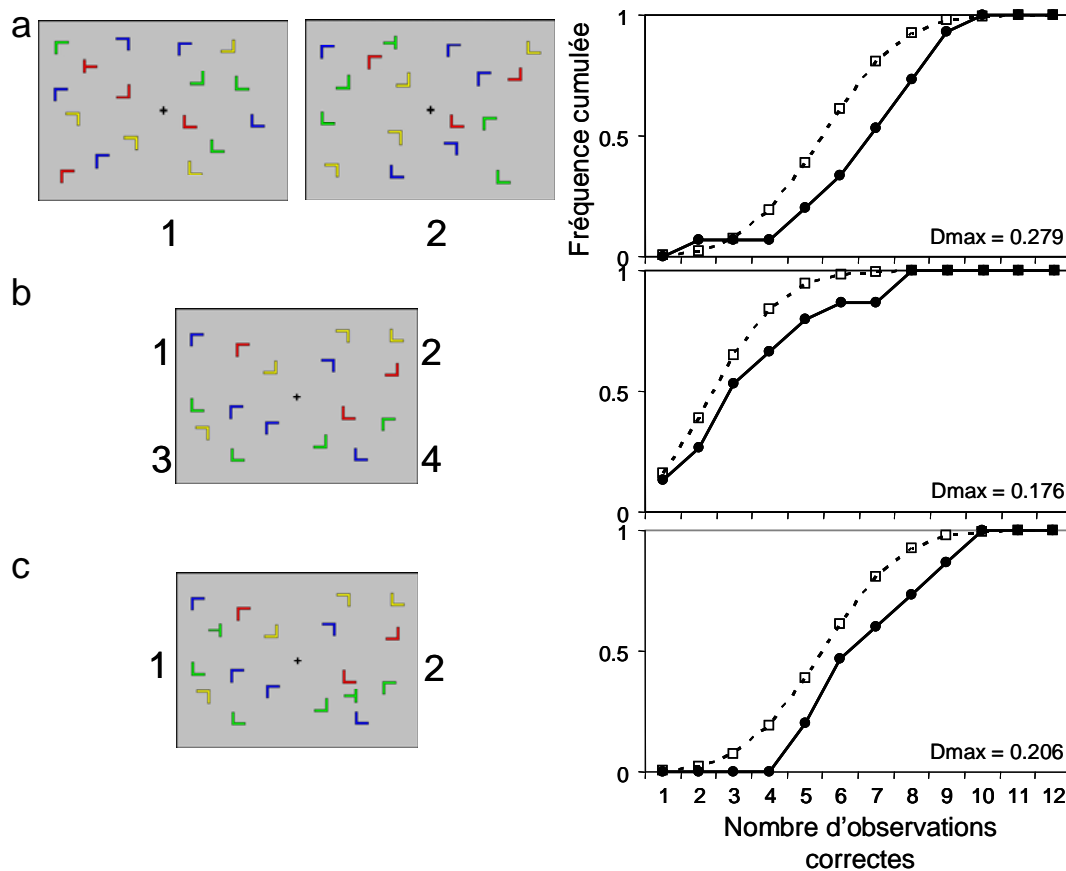


Figure 21 : Tests du caractère implicite des connaissances acquises. Les sujets étaient soumis à trois tests post-expérimentaux utilisant les contextes Prédicatifs (P) utilisés pendant la deuxième phase de l'expérience (voir « material & methods » de l'article exploitation). Les courbes représentent la fréquence cumulée observée (trait plein) et la fréquence cumulée théorique si les sujets choisissaient au hasard (trait pointillé). Dmax désigne la statistique du test d'ajustement de Kolmogorov-Smirnov (distance maximum entre les courbes, en fréquence). Les distributions observées ne sont pas significativement différentes des distributions prédites si les sujets choisissaient au hasard. **a.** Dans le premier test, ils devaient choisir laquelle de deux images (une P et une nouvelle, jamais vue) avait été présentée pendant l'expérience. **b.** Dans le deuxième test, ils devaient désigner le quadrant dans lequel aurait du être le T dans des images P dans lesquelles il avait été retiré. **c.** Dans le troisième test, les sujets devaient désigner lequel des deux T présents dans des images P présentées était à la place qu'il avait occupée pendant l'expérience.

Mais les sujets n'étaient pas en situation de recherche visuelle. Dans le troisième et dernier test, on présentait les images P avec deux cibles, l'une à la position à laquelle elle avait été trouvée pendant l'expérience, et l'autre dans le quadrant symétriquement opposé par rapport au centre de l'écran. La tâche des sujets était de désigner celle des deux cibles qui était à la « bonne » position. Les sujets devaient donc rechercher les cibles avant de répondre, comme dans la tâche d'indication contextuel. Dans aucun de ces tests, les sujets n'ont pas fait mieux que ce que la chance prédirait (Figure 21). La mémoire contextuelle était donc bien inconsciente.

Dans ces tests, une manipulation supplémentaire n'a pas été rapportée dans l'article. Dans chacun des tests, à chaque question, juste après avoir répondu, les sujets devaient indiquer s'ils avaient l'impression de répondre au hasard, à l'intuition (s'ils savaient qu'ils donnaient la bonne réponse sans savoir pourquoi) ou selon un souvenir (s'ils se souvenaient précisément de l'image en question). Ces différentes réponses devaient servir à tester si les sujets pouvaient avoir des connaissances de jugement explicites (voir Partie I.II.3.4 et Dienes et Scott, 2005). Les sujets n'ont presque jamais utilisé les réponses intuition ou souvenir, nous n'avons donc pas pu analyser statistiquement ces réponses et ne les avons pas incluses dans l'article. De plus, ils n'ont pas mieux répondu les rares fois où ils utilisaient ces réponses, conformément au critère de corrélation nulle. Nous concluons qu'aucune connaissance explicite n'est visible par ces tests. Les connaissances sont entièrement implicites en indication contextuel, même avec le changement que nous avons introduit dans le protocole.

II.3.3. Analyse additionnelle : Emergence de la réponse précoce au court de l'expérience

La Figure 22 ajoute les données de la moyenne des présentations 5 à 8 dans la Figure 3 de l'article exploitation. La latence à laquelle apparaît la différence entre les deux conditions est

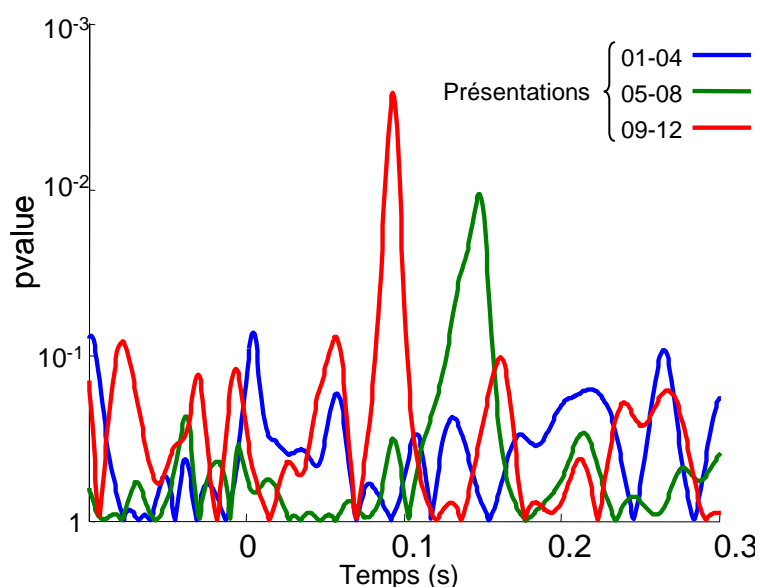


Figure 22 : Déroulement temporel de la p-value de tests t appariés des moyennes quadratiques de l'activité sur tous les capteurs MEG. Une fenêtre significative apparaît entre 90 et 100 ms en fin d'expérience. Cette différence semble apparaître après une période d'affûtage progressif. Aucune latence significative n'est présente tant que les temps de réaction ne sont pas affectés.

de plus en plus précoce : autour de 150 ms pendant les présentations 5 à 8 et avant 100 ms pendant les présentations 9 à 12. Cette observation est en accord avec l'idée que l'apprentissage implique l'affûtage d'une représentation activée de plus en plus rapidement, comme nous l'avons abordé au paragraphe II.2.1 (article apprentissage).

II.3.4. Analyse additionnelle : Corrélations comportementales

Aucune corrélation entre les activités précoces et les temps de réaction n'a pu être mise en évidence. Même si le cerveau dissocie les images P et nP dès les étapes précoces du traitement cérébral, ces activités ne sont pas forcément directement utilisées par le cerveau pour résoudre la tâche (VanRullen et Thorpe, 2001). Les temps de réaction sont de l'ordre de 1400 ms dans cette tâche. Après l'effet observé ici, de nombreux autres processus cognitifs sont mis en jeu pendant la recherche (mouvements oculaires, décision perceptuelle, et exécution de réponse motrice). La durée variable de ces processus ajoute du bruit dans les temps de réaction et empêche peut-être toute corrélation d'être observée. Par ailleurs, des corrélations entre l'amplitude d'une onde cérébrale enregistrée en MEG et les temps de réaction sont rarement observées (Amano, Goda, Nishida, Ejima, Takeda et Ohtani, 2006).

Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms

Maximilien Chaumon

Université Pierre et Marie Curie-Paris 6,
Paris, France, &
CNRS, Cognitive Neuroscience and
Brain Imaging Laboratory,
Paris, France



Valérie Drouet

Université Pierre et Marie Curie-Paris 6,
Paris, France, &
CNRS, Cognitive Neuroscience and
Brain Imaging Laboratory,
Paris, France



Catherine Tallon-Baudry

Université Pierre et Marie Curie-Paris 6,
Paris, France,
CNRS, Cognitive Neuroscience and
Brain Imaging Laboratory,
Paris, France, &
MEG-EEG Centre Pitié Salpêtrière,
Paris, France



Searching for an object in a cluttered environment takes advantage of different cues, explicit attentional cues, such as arrows, and visual cues, such as saliency, but also memory. Behavioral studies manipulating the spatial relationships between context and target in visual search suggest that the memory of context-target associations could be retrieved quickly and act at an early perceptual stage. On the other hand, neural responses are usually influenced by memory at a later, postperceptual stage. At which level of neural processing does the memory of context-target associations influence scene analysis? In our experiment, human subjects learned arbitrary associations between given spatial layouts of distractors and target positions while performing a classical visual search task. Behaviorally, context-target associations speed visual search times, although subjects remain fully unaware of these associations. Magneto-encephalographic responses to visual displays containing or not containing relevant contextual information differ before 100 ms, much earlier than any known effect of recent experience. This effect occurs bilaterally at occipital sensors only, suggesting that context affects activity in the underlying early sensory cortices. Importantly, subjects do not show any sign of explicit knowledge about context-target associations: The earliness of the influence of contextual knowledge may be a hallmark of unconscious memory.

Keywords: unconscious memory, implicit learning, contextual cueing, visual search, magnetoencephalography

Citation: Chaumon, M., Drouet, V., & Tallon-Baudry, C. (2008). Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms. *Journal of Vision*, 8(3):10, 1–10, <http://journalofvision.org/8/3/10/>, doi:10.1167/8.3.10.

Introduction

Attention can be driven by external cues, such as the “look left” sign or a squeal of tires at a pedestrian crossing, but also by memory. For example, when crossing a street our memory allows us to check for the presence of cars only on the road, not on the sidewalk. Although we know that memory influences attentional deployment (Brockmole & Henderson, 2006; Chun, 2000; Summerfield, Lepsien, Gitelman, Mesulam, & Nobre, 2006), we know little about the underlying brain processes. Which stages of neural processing are affected by memory-driven attention?

It is usually held that memory influences rather late steps of brain processing. In its simplest form, memory is seen as a different brain response to the second and subsequent presentations of a stimulus, compared to the first presentation (Grill-Spector, Henson, & Martin, 2006). These so-called repetition effects show up at the earliest around 200 ms when several different images occur between two presentations of the same image (Henson, Rylands, Ross, Vuilleumier, & Rugg, 2004). A more elaborate form of memory signals whether an object is seen in its usual context or not. Out-of-context objects elicit specific neural responses at late processing stages, in the 300–500 ms range (Ganis & Kutas, 2003). The effects

of memory on visual processing are thus usually observed at relatively late processing stages, after 200 ms.

Recently, a series of behavioral experiments revealed the existence of another form of memory that could possibly influence earlier stages of brain processing: the implicit memory for the context in which a target is found in visual search. It appears that every time we find a target in the environment, our brain is able to register the relations between the target and the surrounding context: spatial relations (Chun & Jiang, 1998), as well as identity or movement relations (Chun & Jiang, 1999), or even semantic categorical membership (Goujon, Didierjean, & Marmèche, 2007). On subsequent encounters with a given context, the registered relations are then exploited to guide attention faster to the target.

The paradigm used to study this form of memory is called contextual cueing (Chun, 2000; Chun & Jiang, 1998). In this visual search paradigm, subjects search through hundreds of seemingly different displays, each composed with one target and several distractor items. Unknown to the subjects, some displays are presented several times during the experiment. Without noticing it, after only a few repetitions, subjects become faster at finding the target. No conscious knowledge regarding the identity or the spatial properties of the search arrays could ever be shown (Chun & Jiang, 1998, 2003). In sum, these results show that human observers quickly develop an unconscious memory of the repeated displays and use it automatically to guide attention when viewing previously encountered visual scenes.

How does this form of memory influence brain processing? Does it affect visual processing at late stages like other types of memory? Behavioral results using the contextual cueing paradigm suggest on the contrary that context-target associations may have an influence on early neural activity: Contextual effects are obtained with briefly (200 ms) presented displays (Chun & Jiang, 1998) and affect the direction of the first saccade (Brockmole & Henderson, 2006; Peterson & Kramer, 2001). Two electrophysiological studies have also investigated the issue. In an intracranial electroencephalographic (EEG) experiment, Olson, Chun, and Allison (2001) showed that neural activity is influenced after 200 ms in early visual areas, suggesting a feedback influence of contextual memory from higher order areas. In a recent scalp EEG experiment, Johnson, Woodman, Braun, and Luck (2007) showed that contextual cueing affects the N2Pc component of the EEG, at around 170 ms. This component is a well-documented electrophysiological correlate of attentional deployment (Hopf et al., 2000; Woodman & Luck, 1999). Thus, contextual memory influences visual processing and attentional deployment at latencies similar to those observed with simple repetition memory. It is thus important to consider the repetition bias inherent to the contextual cueing paradigm. Indeed, learning is evidenced in this paradigm by comparing responses to repeated versus non-repeated displays. Since the learned configurations

are also the only ones that are repeated, the difference observed in the electrophysiological experiments could be due to repetition memory (Grill-Spector et al., 2006; Henson et al., 2004) rather than knowledge of context-target associations.

To better control for repetition memory, we developed a modified version of contextual cueing. Like the original paradigm (Chun & Jiang, 1998), subjects searched for a target (T) among distractors (L) in the display and reported whether it was tilted left or right. In contrast to the original paradigm, however, all configurations of distractors were presented the exact same number of times. In the “Predictive” configurations, a given layout of distractors was associated with a target position that remained the same throughout the experiment. In the “non-Predictive” configurations, a given layout of distractors was associated with a different target position on each presentation (Figure 1). The different configurations of each category were randomly interleaved. Repeating all configurations the same number of times controls for the influence of familiarity and repetition effects (Grill-Spector et al., 2006) versus contextual associative memory. To determine that this modification of the paradigm did not yield to any form of conscious knowledge about the displays or their spatial properties, we tested the subjects in a series of behavioral tests at the end of the experiment to ensure that neither scene identity nor associative spatial knowledge was available to consciousness.

In a pilot behavioral experiment, we first controlled the shortening of reaction times to be equivalent in the Old/New paradigm and in our Predictive/non-Predictive paradigm. Then our rationale was that by controlling for repetition effects, the magnetoencephalographic (MEG) experiment conducted using the modified version of the paradigm would specifically probe the influence of context-target associations rather than neural facilitation, due to the mere repetition of some displays but not others. We looked at the time and topography of the first difference between the responses to Predictive and non-Predictive displays after learning to assess which visual processing level is influenced by learned context-target spatial relations.

Methods

Stimuli

Each display consisted of a unique configuration of 16 L distractors presented randomly at 0, 90, 180, or 270° and a T target on a gray background. Items (red, green, blue, or yellow, 0.4×0.4 deg) were randomly placed on an invisible 12×10 grid subtending $12.5 \times 7.5^\circ$ (3–5 items per quadrant), with a maximal jitter of 0.5° kept constant throughout the experiment. Target positions were constrained to 12 possible locations arranged symmetrically

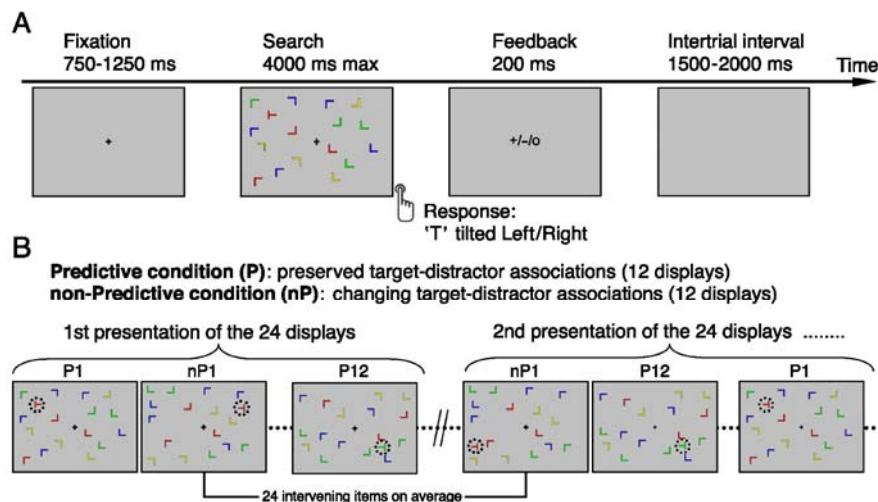


Figure 1. Paradigm. A. Subjects searched for the “T” without moving their eyes and reported its orientation (tilted left or right). The subject’s response (around 1,400 ms on average) interrupted the visual display and triggered a feedback screen (+ or – for good and bad response, respectively). An absence of response after 4 s was followed by an “o” feed-back. B. Experimental sequence. In the Predictive (P) configurations, a given array of Ls was associated with the same target position throughout the experiment (e.g., array P1 is associated here with a T in the upper left quadrant). In the non-Predictive configurations, the target location changed on each presentation of a given configuration (e.g., array nP1 here). Subjects performed the task on 12 P and 12 nP configurations randomly intermingled for about half an hour. Another set of 12 P and 12 nP configurations was then generated and the task resumed for another half hour.

with respect to the center of the screen. An L could never appear at any of these 12 locations. A new set of stimuli was generated for each subject.

Paradigm

A fixation cross (750–1,250 ms) was followed by the search array (Figure 1A). Subjects had to find the T and report its orientation by a button press. The subject’s response (on average around 1,400 ms) interrupted the search display presentation, triggered a feedback screen (+ or – for good or bad response) and initiated the next trial. Failure to respond within 4,000 ms triggered a time-out sign (o), and the next trial was initiated (inter-trial interval 1,500–2,000 ms). Unknown to the subjects, images consisted of two randomly intermingled categories of displays. In the replication of the original Old/New task (Chun & Jiang, 1998), 12 different “old” configurations were repeated 24 times (the configurations’ color and location remained constant throughout the repetitions) and 288 “new” configurations were presented only once. The orientation of the target (top of the T pointing left or right) changed randomly from one occurrence of a given configuration to another to avoid direct stimulus-response mapping (Chun & Jiang, 1998; Dobbins, Schnyer, Verfaellie, & Schacter, 2004). In the Predictive/non-Predictive task (Figure 1B), all configurations were presented the same number of times. In each Predictive configuration, all items in the display were identical across repetitions. In the

non-Predictive configurations, the T position changed from one presentation of the same distractor configuration to the other. The 12 possible target locations were used the same number of times across repetitions in the Predictive and non-Predictive configurations.

In both paradigms, the two configuration types (Old/New or Predictive/non-Predictive) were randomly intermixed. In the Predictive/non-Predictive paradigm, the number of intervening items between two successive occurrences of the same image was set to be similar in the two conditions (mean and standard deviation differing by <5% for each subject).

Procedure (Behavioral)

Stimuli were presented on a computer screen (refresh rate 60 Hz) using the Psychophysics Toolbox extension for Matlab (<http://www.psychtoolbox.org>) (Brainard, 1997). The experiment comprised 12 runs of 96 trials lasting about 8 min each. Six consecutive runs used the Old/New paradigm and 6 others used the Predictive/non-Predictive paradigm; the order was counterbalanced across subjects. The responding hand was switched in the middle of the experiment.

Procedure (MEG)

All subjects provided written informed consent and were paid for their participation, according to procedures

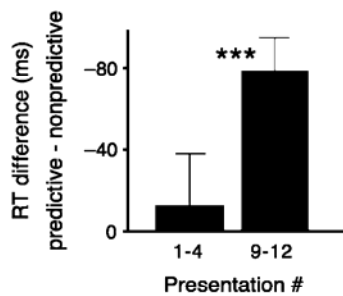


Figure 2. Subjects learned the regularity of context-target associations. Difference in reaction times to Predictive and non-Predictive configurations before (presentations 1–4) and after learning, \pm SEM. Reaction times differed between the two conditions only after learning. Note: *** denote $p < 0.001$.

approved by the national ethics committee (CCPPRB). Images were back-projected on a translucent screen placed at 110 cm using a computer data projector (60 Hz). Twenty-four Predictive and 24 non-Predictive configurations were randomly generated for each subject and each configuration was presented 12 times. The experiment comprised 6 runs of 96 trials each; runs 1–3 used the first half of the stimuli (12 P and 12 nP) and runs 4–6 used the remaining 12 P and 12 nP displays. In other respects, stimuli and task settings were the same as in the pilot study. The subjects' head positions were monitored and no deviation larger than 0.5 cm was allowed. After the 6 runs, subjects were informed about the existence of Predictive and non-Predictive configurations, and they performed a series of behavioral tests to determine whether the knowledge acquired implicitly could be used explicitly (see “Results” section).

Recordings

Continuous data were collected at the MEG-EEG Centre, Hôpital Pitié-Salpêtrière (Paris, France), using a CTF/VSM OMEGA 151 channels third-order gradiometers, whole-head system (CTF Systems, Vancouver, Canada) at a sampling rate of 1,250 Hz. Electrocardiograms (ECG) and vertical and horizontal electro-oculograms (EOG) were also recorded. Cardiac artifacts in the MEG signal were corrected by a correlation method (Gratton, Coles, & Donchin, 1983). The EOG was calibrated for each subject, and the rejection threshold was set to 1° . Trials contaminated with muscle artifact (visual inspection) were also rejected. Correct trials were low-pass filtered at 30 Hz and averaged with respect to stimulus onset (-200 to $+300$ ms) over epochs of 4 presentations (59.3 ± 3.3 trials) for each type of configuration, with a baseline taken between -200 and 0 ms. There were not enough trials to separately analyze displays containing a left- or right-lateralized target.

We defined the root mean square (RMS) of the signal at time t as

$$\text{RMS}_t = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N A_i^2}{N}},$$

with A_i being the signal amplitude on sensor i at time t and N the total number of sensors. The RMS values did not deviate from normal (Shapiro-Wilk normality test, all $W > 0.95$, $p > 0.5$). Topographical maps in Figure 3B show the RMS value of the signal not averaged across sensors.

Results

Learning contextual associations

We completed a behavioral experiment to determine that the behavioral advantage conferred by the association between given layouts of Ls and specific target positions is similar in the Predictive/non-Predictive paradigm used here and in the original Old/New paradigm (Chun & Jiang, 1998). Fifteen subjects (mean age 22, range 19–29 years; 5 males; 14 right-handed) performed both paradigms in counterbalanced order. Only correct reaction times above 300 ms and within mean ± 2 SDs were included in the analysis. The learning effect was similar in both paradigms. The reaction time differences were similar in both paradigms: 76 ± 21 ms in the Old/New paradigm; 54 ± 24 ms in the Predictive/non-Predictive paradigm; ANOVA for repeated measures, main effect of paradigms, $F(1,14) = 2.23$ $p > 0.15$.

Sixteen healthy adult volunteers (mean age 25, range 19–31 years; 8 males; 14 right-handed) performed the Predictive/non-Predictive task while their brain activity was monitored using magnetoencephalographic (MEG) recordings. Reaction times decreased with practice for all configurations, but were further shortened by 79 ± 16 ms on Predictive configurations after learning. As shown in Figure 2, at the beginning of the experiment (presentations 1 to 4), reaction times did not differ between Predictive and non-Predictive configurations (two-tailed paired t test), $t(15) = 0.49$, $p > 0.6$, whereas at the end of the experiment (presentations 9 to 12), reaction times on Predictive configurations were significantly shortened compared to non-Predictive configurations, $t(15) = 4.87$, $p < 0.001$. Mean error rates were low ($2.6\% \pm 0.7$) and did not differ between configurations, $t(15) = 0.80$, $p > 0.4$.

Learning affects evoked visual responses as early as 50–100 ms

To determine the earliest period of time at which the signal differed between the two conditions, we first adopted

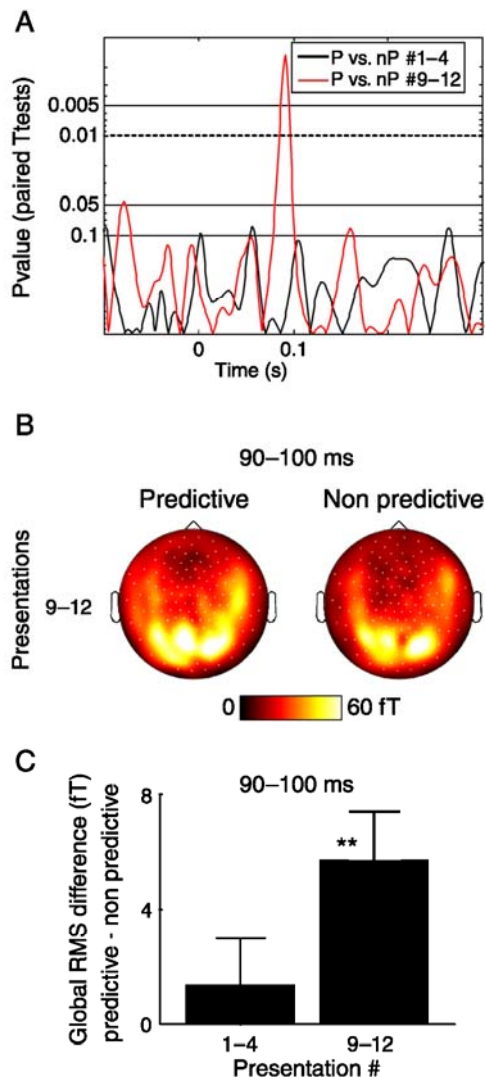


Figure 3. Global root mean square (RMS) activity differs from 90–100 ms. A. Time course of the p value of paired t tests of the RMS activity between responses to Predictive and non-Predictive displays. A highly significant difference between the responses to Predictive and non-Predictive displays appears between 90 and 100 ms only at the end of the experiment when the context-target associations have been registered and reaction times are shorter in the Predictive condition (Figure 2). Vertical scale is logarithmic. B. Average topographical map of the RMS response between 90 and 100 ms. The response to Predictive displays is stronger than to non-Predictive displays in this latency range. C. Difference between conditions at 90–100 ms. Error bars show SEM. Note: ** denote $p < 0.005$.

a global method. The global power of the responses was estimated by computing RMS values of the signal for each subject (see “Methods”). RMS values were compared between conditions at the beginning (presentations 1 to 4) and the end (presentations 9 to 12) of the experiment

with paired t tests (Figure 3A). The only highly significant difference appears between 90 and 100 ms at the end of the experiment, $t(15) = 3.44$, $p < 0.005$. The signal indexed by the RMS technique was greater in the Predictive condition at this latency (see maps in Figure 3B).

This first analysis showed in which time range a reliable difference occurred in the signal. To better characterize the topography of this early contextual effect, we analyzed the classical evoked fields in response to Predictive or non-Predictive configurations. A significant difference appears on occipital sensors in the 50–100 ms range (Figure 4A). At this latency, activity peaks at occipital and temporal sensors bilaterally in both conditions. Neural responses to Predictive and non-Predictive configurations are identical at the beginning of the experiment (presentations 1 to 4; Figure 4A, top row). At the end of the experiment, however, the response is stronger in the Predictive condition at this latency (Figure 4A, bottom row). This effect is seen bilaterally at occipital sensors, right occipital, $t(15) = -3.35$, $p < 0.005$, and left occipital, $t(15) = 2.60$, $p < 0.02$. The response at two posterior sensors (RO33 and LO33) is shown on Figure 4B. Activity appears to rise quicker in the Predictive condition in the time window highlighted in green on Figure 4B.

Because medial temporal areas are likely to be implicated in the learning of context-target relations (Chun & Phelps, 1999; Greene, Gross, Elsingher, & Rao, 2007; Manns & Squire, 2001; Park, Quinlan, Thornton, & Reder, 2004), we also looked at the activity recorded on the temporal sensors overlying these areas. A marginally significant trend is observed at left but not right temporal sensors: left temporal, $t(15) = 1.88$, $p > 0.07$, and right temporal, $t(15) = -0.96$, $p > 0.3$. Thus, although we cannot exclude a contribution of cortical areas underlying left temporal sensors, most of the differential activity occurred at occipital sensors, which suggests sources in early visual areas.

The early difference reported here at occipital sites is likely to affect subsequent processing steps in the brain. Indeed, later differences occur in the evoked activity, for instance at 225–245 ms (highlighted in gray on the bottom plot of Figure 4B). Figure 5 shows the average activity at this latency in both conditions at the beginning and end of the experiment. Activity at the peak sensors on the right is different between conditions at the end of the experiment, $t(15) = -2.27$, $p < 0.04$, but not at the beginning, $t(15) = 0.05$, $p > 0.9$.

Learning and memory for context-target associations are unconscious

Contextual memory is acquired and used unconsciously. Because we reduced the number of different configurations presented in our paradigm, it was important to ensure that the knowledge was neither acquired nor used consciously. We administered a debriefing questionnaire

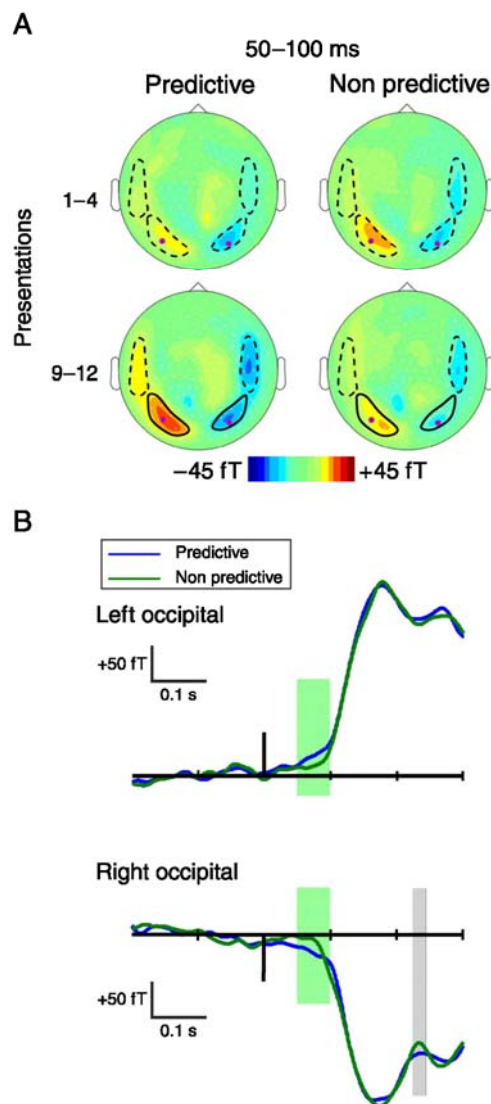


Figure 4. Evoked activity is affected as early as 50–100 ms after learning. A. Topographical maps (flattened top view) of the evoked fields averaged between 50 and 100 ms in the Predictive and non-Predictive condition before (presentations 1 to 4) and after (presentations 9 to 12) learning took place. Two bilateral occipital and two bilateral temporal regions of interest (ROI) were used for measures (outlined on the maps). Predictive and non-Predictive conditions differ only during presentations 9 to 12 on the occipital ROIs (bold outlined regions), right occipital, $p < 0.005$, and left occipital, $p < 0.02$. B. Time course of the evoked fields at left and right occipital sensors (LO33 and RO33), highlighted in red on the maps in a. Activity rises earlier in the Predictive condition. The light-green, shaded area shows the 50–100 ms time window taken for the maps in a. This early difference is followed by later ones, such as the 225–245 ms time window fully illustrated in Figure 5.

and a series of tests at the end of the experiment to make sure that subjects did not try to explicitly remember the images. During the postexperimental debriefing, no subject reported noticing that the displays were repeated in the experiment. No subjects reported trying to remember the displays or any spatial property of the displays. The learning of the spatial context-target associations was thus implicit in this experiment.

After the debriefing, the whole experimental manipulation was revealed to the subjects. Then they were submitted to 3 behavioral tests to identify any form of explicit knowledge that they could have had about the displays. The tests were performed on the 12 Predictive configurations seen most recently. Fifteen subjects were analyzed because data for one subject was lost. The first test was designed to identify potential traces of familiarity with the identity of the visual displays. A nonspeeded two-alternative forced-choice (2AFC) Old/New test was used: Subjects were presented with two different configurations (one had been seen previously and was a new unseen one) and had to decide which one had been seen before (Figure 6A). Subjects were at chance at this explicit familiarity test (Kolmogorov-Smirnoff test against a binomial distribution, $D_{\max} = 0.279$, $p > 0.1$). Two other tests were designed to reveal explicit knowledge of the target location in a given context. Because these tests probed the spatial knowledge acquired and used in the experiment, they could be more sensitive than the familiarity test of the first Old/New test (Chun & Jiang, 2003). We presented the subjects with Predictive configurations of distractors seen during the experiment, but without any target (Figure 6B), and asked them to decide in which quadrant the target should be (4AFC). Subjects were at chance in this test ($D_{\max} = 0.175$, $p > 0.2$). Finally, subjects saw Predictive configurations in which a second target was added (Figure 6C) and were asked to choose which one was at the correct location (2AFC). In this test, in addition to the type of knowledge, we matched the task settings to those of the actual experiment. Before responding, subjects had to perform a visual search task, as they did during the MEG experiment. In this final test, however, like the first two tests, subjects did not show any reliable sign of explicit memory of the spatial structure of the displays ($D_{\max} = 0.206$, $p > 0.2$). Subjects were thus able to use their memory of spatial regularities to speed visual search, but were at chance when it came to using this knowledge explicitly.

Discussion

Early visual processes are influenced by unconsciously memorized contextual relations after only 12 encounters with a given image. Our results illustrate the generally accepted idea that past experience has a strong influence

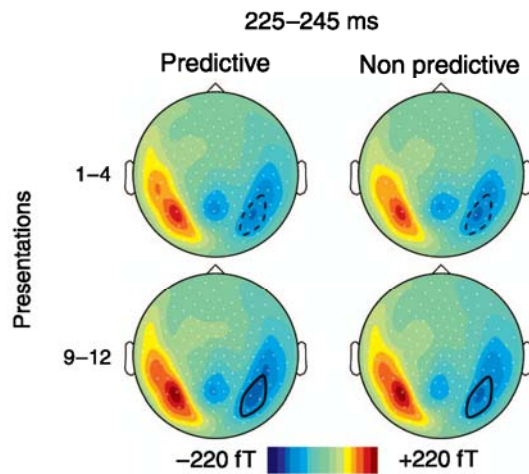


Figure 5. Later steps of brain processing are also affected by the learned context-target relations. Topographical maps (flattened top view) of the evoked fields averaged between 225 and 245 ms in the Predictive and non-Predictive condition before (presentations 1 to 4) and after (presentations 9 to 12) learning took place. The difference between Predictive and non-Predictive conditions is significant over the right occipito-temporal region of interest shown on the maps: presentations 9 to 12 (t test: $p < 0.04$).

on neural processing: Vision is a proactive system, with a constant adjustment between the information received and the most likely interpretation of this information (Kersten, Mamassian, & Yuille, 2004; Knill & Pouget, 2004; Rao & Ballard, 1999). Our results demonstrate that learning-induced modifications in early visual processes can occur in adults in as little as 15–20 min—after 9 exposures to the visual scenes in our experiment. The early latency of the effect of context-target associations imposes strong temporal constraints on the neural mechanisms involved.

Repeated exposure to a stimulus leads to a decrease (or sometimes increase) of the neural response to this stimulus and a shortening of reaction times (Grill-Spector et al., 2006). We carefully controlled distractor layouts so they were repeated the same number of times during the experiment. We also assured that an equal number of intervening trials occurred between two presentations of a given layout in both conditions. It could be argued, however, that the amount of perceptual variability was slightly different between the two conditions: The Predictive arrays were repeated exactly from presentation to presentation (with the exception of target orientation), whereas non-Predictive arrays varied slightly across presentations because the target location varied. Could this difference in the overall level of variability between Predictive and non-Predictive displays explain the observed results? We do not favor this interpretation because no repetition effects have ever been observed at such early latencies with so many intervening items between two presentations (Doniger et al., 2001; Grill-Spector et al.,

2006; Henson et al., 2004). The crucial consideration in this study is thus the learned association between a given context and a target position.

Context can act as an attentional cue to guide attention toward the target more efficiently (Chun & Jiang, 1998). Electrophysiological evidence also suggests that the context guides attention in the visual cortex (Johnson et al., 2007). Memory for contextual associations thus seems to constitute an attentional cue. It is notable that this kind of attentional cue is peculiar. It guides attention unconsciously even though it is displayed simultaneously with the target. If they are delivered together with the target, classical attentional cues, such as arrows, affect neural activity only at later, postperceptual stages (Vogel, Woodman, & Luck, 2005). Our results thus suggest that memory-driven attention affects neural processing much earlier than voluntary attention driven by symbolic cues. This interpretation is in line with the behavioral evidence that memory-driven attention is more efficient than visually driven attention (Peterson & Kramer, 2001; Summerfield et al., 2006). Furthermore, whereas visually driven attentional shifts are often consciously controlled by the subjects (even if it is sometimes hard to ignore misleading cues), contextual cueing operates in an unconscious manner (Chun & Jiang, 1998, 2003). Contextual cueing is triggered automatically and explicit strategies do not facilitate learning or performance (Chun & Jiang, 2003). Our results

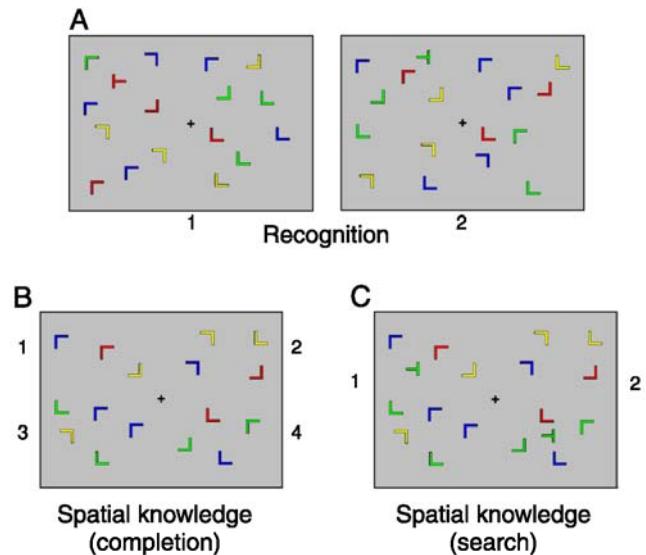


Figure 6. Subjects had no explicit access to the knowledge acquired during learning. A. Old/New test. Subjects had to decide which of the two displays had been presented before. B. Completion test performed on Predictive distractor configurations, without any target. Subjects had to guess in which quadrant the target was located. C. Two-targets search test. Subjects had to decide which of the two targets was at the learned location. Subjects were at chance in all three tests.

thus support the idea that memory can drive attention extremely fast on the basis of unconscious cues, whereas volitional shifts of attention are much slower (Müller, Teder-Salejarvi, & Hillyard, 1998; Wolfe, Klemm, & Dahlen, 2000).

Why did not previous electrophysiological experiments reveal any effect at such early latency (Johnson et al., 2007; Olson et al., 2001)? As noted in the “Introduction,” repetition is confounded with associative context-target relations in the old/new paradigm. Old displays have two features that new displays do not have: They are repeated and are predictive of the target position, whereas, new displays are neither. In the predictive/non-predictive paradigm, however, both types of displays are repeated, but only predictive displays predict the position of the target. One possible explanation for the lack of an early effect in the MEG signal is that repetition- and prediction-related activities trigger electrophysiological currents of opposite polarity at the cortical level at this latency and cancel out at the scalp level. Although any definitive statement on the subject would require the direct comparison of the two paradigms in the same experiment, the lack of an early effect in previous electrophysiological studies of contextual cueing seems to be explained by differences in experimental settings.

How can learned context-target associations influence visual processing so rapidly? The influence of past experience on neural activity is usually thought to rely on a complex interplay between bottom-up, visually driven processes and top-down, memory-driven processes (Hochstein & Ahissar, 2002; Lamme & Roelfsema, 2000). It was previously suggested that contextual cueing requires feedback from higher order areas (Olson et al., 2001) but at much longer latencies. At 50–100 ms after stimulus onset, the evoked response is dominated by activity in visual areas (Poghosyan & Ioannides, 2007; Tzelepi, Ioannides, & Poghosyan, 2001). Indeed, Figure 4A shows that in both Predictive and non-Predictive configurations, the maximal response is observed at posterior sensors. An iterative interaction between bottom-up and top-down processes involving higher order areas within 50 ms seems unlikely. Two alternatives can be considered. First, contextual information would be retrieved quickly in higher order areas not detected here and immediately fed back to the posterior part of the visual system. Medial temporal regions are probably involved in this task (Chun & Phelps, 1999; Greene et al., 2007; Manns & Squire, 2001; Park et al., 2004), but MEG may not be sensitive enough to detect activity in these deep structures, especially at such early latencies when the signal-to-noise ratio is rather weak. This interpretation fits well with a recent model of contextual guidance supported by behavioral data (Oliva & Torralba, 2001). In this model, global and local properties of the visual scene are extracted in parallel very rapidly (in a feed-forward manner) and constrain local processing and attentional deployment on the scene. Prior knowledge is incorporated in this model (Torralba, Oliva, Castelano, & Henderson, 2006), and its operation

on global representations of the visual input nicely parallels its potential implementation in the medial temporal lobe of the brain (where receptive fields span large portions of the visual field). The second alternative is that learned contextual associations are stored within early sensory areas (Fuster, 1997) to form unconscious perceptual memories (Maia & Cleeremans, 2005; Slotnick & Schacter, 2006). These memory-driven early visual area alterations would in turn lead to the modification of the unconscious feed-forward volley of neural processing (Hochstein & Ahissar, 2002). We would like to suggest that alternatives presented above are not mutually exclusive. Rather, we favor a mixture of the two. A modification of early visual processes by scene priors, rapidly extracted and fed back, nicely parallels our assertion that in contextual cueing, the attentional cue is the scene itself that guides sensory processing from its early steps.

Conclusions

Unconscious knowledge derived from recent experience influences neural activity in visual areas as early as 50–100 ms, close to the entry point of visual information in the cortical system. This unconscious bias is thus likely to influence later processing in other visual and decisional areas (Bullier, 2001). Indeed, modulations of visual activity are observed in the MEG signal at later latencies. Intracranial recordings in humans performing the classical contextual cueing paradigm revealed modulations largely distributed in the ventral pathway after 200 ms (Olson et al., 2001). The effect of unconscious memory on early neural processing and on the following cascade of neural events may be the reason why it is so difficult to voluntarily override its influence (Jacoby, 1991; Mazzoni & Krakauer, 2006; Peterson & Kramer, 2001).

Acknowledgments

We thank Antoine Ducorps, Denis Schwartz, and Dr. Pascale Pradat-Diehl for assistance with recordings and data analysis and Anabelle Goujon for discussion on the explicit memory tests. This research was supported by grants from the French ministry of research and the Agence Nationale pour la Recherche to C.T.B. M.C. is supported by a grant from the Délégation Générale pour l'Armement.

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Maximilien Chaumon.

Email: Maximilien.Chaumon@gmail.com.

Address: LENA CNRS UPR640, Cognitive Neuroscience & Brain Imaging, 47 Bd de l'Hôpital 75013 Paris, France.

References

- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision, 10*, 433–436. [PubMed]
- Brockmole, J. R., & Henderson, J. M. (2006). Recognition and attention guidance during contextual cueing in real-world scenes: Evidence from eye movements. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 59*, 1177–1187. [PubMed]
- Bullier, J. (2001). Feedback connections and conscious vision. *Trends in Cognitive Sciences, 5*, 369–370. [PubMed]
- Chun, M. M., & Phelps, E. A. (1999). Memory deficits for implicit contextual information in amnesic subjects with hippocampal damage. *Nature Neuroscience, 2*, 844–847. [PubMed] [Article]
- Chun, M. M. (2000). Contextual cueing of visual attention. *Trends in Cognitive Sciences, 4*, 170–178. [PubMed]
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (1998). Contextual cueing: Implicit learning and memory of visual context guides spatial attention. *Cognitive Psychology, 36*, 28–71. [PubMed]
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (1999). Top-down attentional guidance based on implicit learning of visual covariation. *Psychological Science, 10*, 360–365.
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (2003). Implicit, long-term spatial contextual memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 29*, 224–234. [PubMed]
- Dobbins, I. G., Schnyer, D. M., Verfaellie, M., & Schacter, D. L. (2004). Cortical activity reductions during repetition priming can result from rapid response learning. *Nature, 428*, 316–319. [PubMed]
- Doniger, G. M., Foxe, J. J., Schroeder, C. E., Murray, M. M., Higgins, B. A., & Javitt, D. C. (2001). Visual perceptual learning in human object recognition areas: A repetition priming study using high-density electrical mapping. *Neuroimage, 13*, 305–313. [PubMed]
- Fuster, J. M. (1997). Network memory. *Trends in Neurosciences, 20*, 451–459. [PubMed]
- Ganis, G., & Kutas, M. (2003). An electrophysiological study of scene effects on object identification. *Cognitive Brain Research, 16*, 123–144. [PubMed]
- Goujon, A., Didierjean, A., & Marmèche, E. (2007). Contextual cueing based on specific and categorical properties of the environment. *Visual Cognition, 15*, 257–275.
- Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 55*, 468–484. [PubMed]
- Greene, A. J., Gross, W. L., Elsinger, C. L., & Rao, S. M. (2007). Hippocampal differentiation without recognition: An fMRI analysis of the contextual cueing task. *Learning & Memory, 14*, 548–553. [PubMed] [Article]
- Grill-Spector, K., Henson, R., & Martin, A. (2006). Repetition and the brain: Neural models of stimulus-specific effects. *Trends in Cognitive Sciences, 10*, 14–23. [PubMed]
- Henson, R. N., Rylands, A., Ross, E., Vuilleumier, P., & Rugg, M. D. (2004). The effect of repetition lag on electrophysiological and haemodynamic correlates of visual object priming. *Neuroimage, 21*, 1674–1689. [PubMed]
- Hochstein, S., & Ahissar, M. (2002). View from the top: Hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron, 36*, 791–804. [PubMed] [Article]
- Hopf, J. M., Luck, S. J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G. R., Scheich, H., et al. (2000). Neural sources of focused attention in visual search. *Cerebral Cortex, 10*, 1233–1241. [PubMed] [Article]
- Jacoby, L. L. (1991). A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory. *Journal of Memory & Language, 30*, 513–541.
- Johnson, J. S., Woodman, G. F., Braun, E., & Luck, S. J. (2007). Implicit memory influences the allocation of attention in visual cortex. *Psychonomic Bulletin & Review, 14*, 834–839.
- Kersten, D., Mamassian, P., & Yuille, A. (2004). Object perception as Bayesian inference. *Annual Review of Psychology, 55*, 271–304. [PubMed]
- Knill, D. C., & Pouget, A. (2004). The Bayesian brain: The role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends in Neurosciences, 27*, 712–719. [PubMed]
- Lamme, V. A., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences, 23*, 571–579. [PubMed]
- Maia, T. V., & Cleeremans, A. (2005). Consciousness: Converging insights from connectionist modeling and neuroscience. *Trends in Cognitive Sciences, 9*, 397–404. [PubMed]
- Manns, J. R., & Squire, L. R. (2001). Perceptual learning, awareness, and the hippocampus. *Hippocampus, 11*, 776–782. [PubMed]
- Mazzoni, P., & Krakauer, J. W. (2006). An implicit plan overrides an explicit strategy during visuomotor adaptation. *Journal of Neuroscience, 26*, 3642–3645. [PubMed] [Article]

- Müller, M. M., Teder-Salejarvi, W., & Hillyard, S. A. (1998). The time course of cortical facilitation during cued shifts of spatial attention. *Nature Neuroscience, 1*, 631–634. [[PubMed](#)] [[Article](#)]
- Oliva, A., & Torralba, A. (2001). Modeling the shape of the scene: A holistic representation of the spatial envelope. *International Journal of Computer Vision, 42*, 145–175.
- Olson, I. R., Chun, M. M., & Allison, T. (2001). Contextual guidance of attention: Human intracranial event-related potential evidence for feedback modulation in anatomically early temporally late stages of visual processing. *Brain, 124*, 1417–1425. [[PubMed](#)] [[Article](#)]
- Park, H., Quinlan, J., Thornton, E., & Reder, L. M. (2004). The effect of midazolam on visual search: Implications for understanding amnesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 101*, 17879–17883. [[PubMed](#)] [[Article](#)]
- Peterson, M. S., & Kramer, A. F. (2001). Attentional guidance of the eyes by contextual information and abrupt onsets. *Perception & Psychophysics, 63*, 1239–1249. [[PubMed](#)]
- Poghosyan, V., & Ioannides, A. A. (2007). Precise mapping of early visual responses in space and time. *Neuroimage, 35*, 759–770. [[PubMed](#)]
- Rao, R. P., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: A functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature Neuroscience, 2*, 79–87. [[PubMed](#)] [[Article](#)]
- Slotnick, S. D., & Schacter, D. L. (2006). The nature of memory related activity in early visual areas. *Neuropsychologia, 44*, 2874–2886. [[PubMed](#)]
- Summerfield, J. J., Lepsien, J., Gitelman, D. R., Mesulam, M. M., & Nobre, A. C. (2006). Orienting attention based on long-term memory experience. *Neuron, 49*, 905–916. [[PubMed](#)] [[Article](#)]
- Torralba, A., Oliva, A., Castelano, M. S., & Henderson, J. M. (2006). Contextual guidance of eye movements and attention in real-world scenes: The role of global features in object search. *Psychological Review, 113*, 766–786. [[PubMed](#)]
- Tzelepi, A., Ioannides, A. A., & Poghosyan, V. (2001). Early (N70m) neuromagnetic signal topography and striate and extrastriate generators following pattern onset quadrant stimulation. *Neuroimage, 13*, 702–718. [[PubMed](#)]
- Vogel, E. K., Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2005). Pushing around the locus of selection: evidence for the flexible-selection hypothesis. *Journal of Cognitive Neuroscience, 17*, 1907–1922. [[PubMed](#)]
- Wolfe, J. M., Klempen, N., & Dahlen, K. (2000). Postattentive vision. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 26*, 693–716. [[PubMed](#)]
- Woodman, G. F., & Luck, S. J. (1999). Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature, 400*, 867–869. [[PubMed](#)]

II.4. Expérience d'EEG intracrânien

II.4.1. Résumé de l'article : L'apprentissage inconscient du contexte visuel affecte les réponses neuronales rapidement dans des aires visuelles de haut niveau* (Chaumon et coll., En préparation)

Nous avons montré dans l'article exploitation que les connaissances inconscientes sur les relations entre contexte et cible en recherche visuelle affectent la réponse visuelle précoce dès 50-100 ms, possiblement dans des régions visuelles postérieures précoces.

Ce résultat est surprenant à plusieurs égards : premièrement, la rapidité de la différence dans les signaux MEG est étonnante. L'effet observé à 50-100 ms impose des contraintes de temps qui interdisent en grande partie le traitement récurrent dans le système visuel. Deuxièmement, la localisation postérieure de l'effet sur les capteurs MEG semble indiquer, une origine dans les aires sensorielles précoces sous-jacentes, en conformité avec la littérature sur l'apprentissage perceptuel, mais en désaccord avec les observations montrant que l'indigage contextuel recrute l'hippocampe. Nous bénéficions de la possibilité d'enregistrer directement les structures du lobe temporal chez des sujets humains grâce à une collaboration avec le service de neurologie du Pr. Michel Baulac de l'hôpital de la Salpêtrière et plus particulièrement avec le Dr. Claude Adam. Les foyers épileptiques étant souvent situés dans le lobe temporal, celui-ci est exploré de manière approfondie chez ces patients. Nous avons enregistré 7 patients dans notre tâche dans le cadre de cette collaboration. Afin de confirmer ensuite la congruence des localisations entre les sujets épileptiques et les sujets normaux, nous avons analysé à nouveau les données obtenues en MEG pour estimer les sources de l'activité précoce mesurée pendant la phase d'exploitation.

Nous nous sommes concentré sur l'exploration des présentations 9 à 12 dans la phase précoce du signal, entre 30 et 120 ms après l'apparition des images. Sur un total de 167 électrodes exploitables, 8 électrodes montrent une différence significative pendant cette phase. Ces électrodes sont situées dans les aires de Brodmann (BA) 20, 21, dans l'amygdale, le cortex orbitofrontal et une dans une lésion dysplasique sur la face interne du lobe temporal apparemment fonctionnelle chez un patient. Sur la plupart des sites en question, aucune réponse n'était visible au début de l'expérience. Une réponse sélective de la condition P apparaissait en fin d'expérience, suggérant la création d'une réponse spécifique des images P pendant l'expérience.

* Unconscious contextual learning affects neural responses temporally early at anatomically late stages of visual processing.

Les sources estimées de l'activité MEG sur la fenêtre 50-100 ms (utilisée dans l'article exploitation, Chaumon et coll., 2008) sont significativement différentes entre conditions, particulièrement dans une région située sur la face interne antérieure du lobe temporal gauche, proche de la portion antérieure de l'hippocampe, du cortex périrhinal et de l'amygdale. D'autres zones du lobe temporal antérieur sur la face inférieure et latérale étaient aussi activées. De façon remarquable, la significativité se situe à 90 ms, exactement comme dans les données de scalp rapportées dans l'article exploitation (Chaumon et coll., 2008).

Les réponses discriminant les catégories visuelles dans la partie antérieure du lobe temporal sont couramment observées à des latences pouvant être aussi précoces que celle observée ici. Cependant, les catégories utilisées habituellement sont bien établies et correspondent à des stimuli visuels facilement différenciables. Dans notre cas, l'activité différentielle absente en début d'expérience se développe au cours de l'expérience, en moins de 25 minutes. Un mécanisme d'apprentissage très efficace est donc à l'œuvre pendant les phases précoces de l'expérience (exploré dans l'article apprentissage, Chaumon et coll., En révision). Celui-ci aboutit à la formation d'une représentation plus efficace affûtée des relations contextuelles et suggère que le traitement sensoriel est facilité par l'indiciage contextuel.

Les activités différentielles trouvées dans les aires BA 20 et 21 antérieures sont connues chez l'homme et l'animal pour leur participation à l'apprentissage d'objets et leurs associations (Miyashita et Hayashi, 2000; Kourtzi et DiCarlo, 2006). L'activité dans l'aire BA 11 pourrait correspondre à la formation de la conjecture initiale suggérée par Bar et collaborateurs (Bar et coll., 2006, voir Partie I.II.2.3).

Nous n'avons pu observer un effet comportemental que dans l'expérience MEG. Il est possible que les patients ayant participé à l'expérience n'étaient pas dans des conditions de détente idéales pour montrer l'effet d'apprentissage. Par ailleurs, l'apprentissage est automatique et pourrait prendre place, même si les patients n'utilisaient pas leurs connaissances.

Le manque d'activité hippocampique (inattendu étant donné la littérature sur l'indiciage contextuel, p. ex. Greene et coll., 2007) est peut être dû au fait que les sujets avaient des connaissances sur les deux types d'images. Les images nP, comme les images P, étaient connues et pourraient avoir toutes activé l'hippocampe.

Enfin, l'échantillonnage partiel du cerveau permis par les enregistrements chez les patients nous impose de rester prudent quant à l'implication d'autres aires dans la mémoire inconsciente des relations contextuelles. Notamment, l'implication des aires visuelles précoces ne peut pas être rejetée formellement.

Quoi qu'il en soit, par la réplique et la localisation du résultat de l'article exploitation, cet article confirme et renforce notre message : la mémorisation implicite des relations entre contexte et cible en recherche visuelle entraîne une modification du traitement précoce des

images dont la conséquence se mesure avant 100 ms. Cette mémorisation pourrait se faire par l'affûtage d'une représentation neuronale des relations contextuelles permettant son activation très rapide. L'apparition de l'effet dans les régions du lobe temporal antérieur indique que les relations contextuelles pourraient être mémorisées dans ces régions, par ailleurs connues pour leur implication dans la reconnaissance et la mémoire de formes.

Unconscious contextual learning affects neural responses temporally early at anatomically late stages of visual processing.

Maximilien Chaumon¹, Claude Adam², Dominique Hasboun², Catherine Tallon-Baudry^{1, 3}

1- Université Pierre et Marie Curie (Paris6), LENA CNRS UPR640, 47 Bd de l'Hôpital 75013 Paris, France

2- Service de Neurologie, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, 47 Bd de l'Hôpital 75013 Paris France

3- MEG-EEG Center, Hôpital de la Pitié-Salpêtrière, 47 Bd de l'Hôpital 75013 Paris France

Corresponding author: Maximilien Chaumon

Laboratoire de Neurosciences Cognitives et Imagerie Cérébrale, LENA CNRS UP640
47 Bd de l'Hôpital
75651 Paris Cedex 13, France
maximilien.chaumon@gmail.com

Keywords: contextual cueing, sharpening, implicit learning, inferior temporal cortex

Abstract

The human brain is able to dissociate stable from unstable contextual relations unconsciously. This dissociation occurs surprisingly early, within the first 100 ms of sensory processing, suggesting the existence of an extremely fast matching process of the incoming sensory information with unconscious associative memories. In order to confirm the earliness of the unconscious memory effect and try to localize it, we recorded intracranial electroencephalographic (iEEG) signal from seven epileptic patients in the modified version of the contextual cueing paradigm we recently developed. Several electrodes in the anterior temporal lobe dissociate stable and unstable contextual relations before 120 ms. We used a source reconstruction technique to reanalyze magnetoencephalographic (MEG) data from a previous experiment and show that the unconscious memory effect originates in the anterior portion of the left temporal lobe. These results show that an unconscious memory for contextual relations is implemented in the anterior temporal lobe and that this memory is activated within a hundred milliseconds.

Introduction

The visual context is a helpful cue when searching for an object and trying to identify it. Because relations among objects are generally stable it is beneficial to use it and the brain has developed a highly efficient mechanism for extracting contextual relations. These learned relations are then used to guide perception and attention [1-3].

We have recently studied how newly learned contextual relations are used to facilitate performance in a modified version of the contextual cueing paradigm [4]. In this visual search task, subjects search for a designated target among different sets of distractors. When a given set of distractors is presented several times with a stable target position, subjects learn and use this information unconsciously to speed up their search times. In a magnetoencephalographic (MEG) experiment, we have investigated how learned contextual relations influence brain processing [5]. Our results showed that when a target is always found at the same position in a given context, the brain reacts by an enhanced visual response as early as 50-100 ms after stimulus onset compared to when the target is found at a different position from one repetition to another. This surprisingly early latency raises the question of its anatomical origin.

The difference between conditions was significant only on occipital sensors [5]. This suggests an origin in the underlying visual areas. Indeed, contextual learning can be considered as a perceptual learning task as repeated exposure to visual arrays seems to enhance sensory processing. Now perceptual learning is known to affect V1 activity at early latencies [6]. Furthermore, implicit memories may be stored in early sensory cortices [7] and implicit retrieval activities have been found in extrastriate areas at comparable latencies [8]. Thus the early effect of stable context-target relations in our experiment could arise directly from the early visual cortices.

On the other hand, several studies have investigated which brain regions are necessary for learning to occur in contextual cueing [9-12]. These studies have put forward the role of the hippocampal region and adjacent anterior temporal lobe regions for learning and exploiting spatial contextual relations. In line with this literature, others have found a contribution of the parahippocampal cortex in the representation of contextual relations [13] and inferior temporal cortex in the representation of context familiarity [14].

We had the opportunity to assess the involvement of the human temporal lobe in unconscious memory retrieval, because this structure is thoroughly explored with intracranial electrodes in epileptic patients undergoing presurgical seizure focus localization. We recorded brain activity in 7 patients while they performed the modified contextual cueing task. We

compared the results with the estimated sources of MEG data recorded from 16 normal subjects in an earlier experiment.

Material & Methods

Stimuli. Each display consisted of a unique configuration of 16 L distractors presented randomly at 0, 90, 180, or 270° and a T target on a grey background. Items (red, green, blue, or yellow, 0.4 x 0.4 deg) were randomly placed on an invisible 12 x 10 grid subtending 12.5 x 7.5° (3–5 items per quadrant), with a maximal jitter of 0.5° kept constant throughout the experiment. Target positions were constrained to 12 possible locations arranged symmetrically with respect to the center of the screen. An L could never appear at any of these 12 locations. A new set of stimuli was generated for each subject.

Paradigm. A fixation cross (750–1,250 ms) was followed by the search array (Figure 1a). Subjects had to find the T and report its orientation (left or right) by a button press. The subject's response (on average around 1,900 ms) interrupted the search display presentation, triggered a feedback screen (+ or – for good or bad response) and initiated the next trial. Failure to respond within 4,000 ms triggered a time-out sign (o), and the next trial was initiated (inter-trial interval 1,500–2,000 ms). Unknown to the subjects, images consisted of two

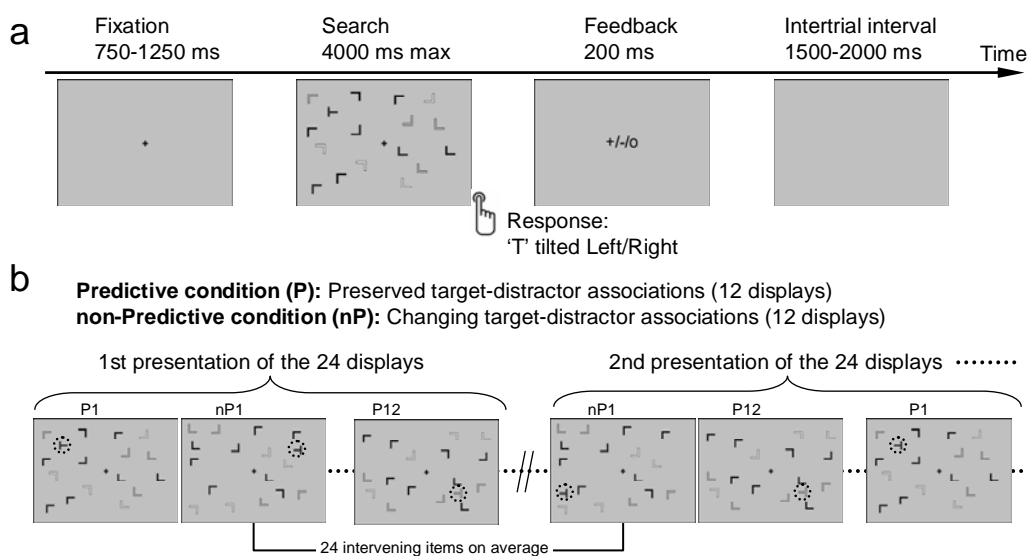


Figure 1: Paradigm. a. Subjects searched for the "T" and reported its orientation (tilted left or right). The subject's response (around 1400 ms on average) interrupted the visual display and triggered a feedback screen ('+' or '-' for good and bad response respectively). An absence of response after 4 s was followed by an 'o' feed-back. b. Experimental sequence. In the Predictive (P) configurations, a given array of Ls was associated with the same target position throughout the experiment (for instance array P1 is associated here with a T in the upper left quadrant). In the non-Predictive configurations, the target location changed on each presentation of a given configuration (for instance array nP1 here).

randomly intermingled categories of displays. All configurations were presented the same number of times (Figure 1b). In each Predictive configuration, all items in the display were identical across repetitions. In the non-Predictive configurations, the T position changed from one presentation of the same distractor configuration to the other. The 12 possible target locations were used the same number of times across repetitions in the Predictive and non-Predictive configurations and the orientation of the target was chosen randomly at each presentation.

The two configuration types (Predictive/non-Predictive) were randomly intermixed. The number of intervening items between two successive occurrences of the same image was set to be similar in the two conditions (mean and standard deviation differing by < 5% for each subject).

Procedure. Images were back-projected on a translucent screen placed at 110 cm using a computer data projector (60 Hz). Twelve Predictive and 12 non-Predictive configurations were randomly generated for each subject and each configuration was presented 12 times. The experiment comprised 3 runs of 96 trials each. After the 3 runs, subjects were informed about the existence of Predictive and non-Predictive configurations and asked whether they noticed anything during the experiment. No subject ever reported noticing the repetition of any image spontaneously during this debriefing nor when asked explicitly.

In the MEG experiment, this procedure was repeated twice in a row with different stimuli (subjects saw 24 configuration of each condition) to increase the number of trials per condition and enhance signal to noise ratio. In other respects, the procedure was identical in the two experiments.

Subjects. Seven patients (mean age: 31.2 +- 8, 5 males, 6 right handed) gave their written informed consent to participate to the experiment. All had normal or corrected to normal vision. The project was approved by the National Ethical Committees.

Patients were implanted with depth electrodes (Ad-TechMedical Instruments, Racine, WI). Electrodes were 2.3mm long and 1mm diameter cylinders, with interelectrode distance of 10 mm. The structures to be explored were defined on the basis of ictal manifestations, electroencephalography (EEG), and neuroimaging studies.

Patients were implanted with an average of 49±5 electrodes. Temporal electrodes were inserted roughly perpendicular to the sagittal plane targeted to the amygdala, the hippocampus in three (anterior, middle and posterior) regions, and other temporal regions.

One patient had a dysplastic lesion in the left anterior medial temporal lobe which however seemed to show a visual response and was thus included in the analysis. Activity differences in this region are mentioned. Two patients were excluded from the analysis because they presented too many ictal manifestations during the whole recording session. On total, signal was recorded from 345 electrodes.

Behavior. An ANOVA for repeated measures with correct reaction times above 300 ms is reported here with two factors: condition (P and nP) and presentation number (01-04 and 09-12).

Signal Analysis. Continuous data were collected at the MEG-EEG Centre, Hôpital Pitié-Salpêtrière (Paris, France). Electrocardiogram (ECG) and vertical and horizontal electrooculograms (EOG) were also recorded.

Local field potentials in the iEEG. The local field potential (LFP) was digitized at 400 Hz from intracerebral electrodes referenced to the nose and resampled at 1250 Hz by interpolation. Epochs were extracted (from -400 ms to +400 ms from image onset) and bipolar differences were computed between neighboring electrodes. Electrodes with continuous epileptic activity or large variations were rejected from the analysis, leading to a total of 167 electrodes analyzed out of the 249 electrodes recorded in the patients included in the analysis. All trials were visually inspected, and trials with epileptic activity were rejected. Trials were then low-pass filtered (30 Hz). Zscore of each trial was computed with a baseline from -300 to 0 ms. Statistical comparisons were computed between the two conditions for two epochs (presentations 1 to 4 and 9 to 12) separately. On average, 25.8 ± 13 trials were included in each condition. Evoked potentials were computed by averaging the zscore data of one epoch (time courses on figures 3, 4 and 5). To assess the statistical significance of the differences observed between conditions for each subject at each electrode, we used a randomization technique. The difference between the computed evoked potentials in the two conditions was compared to an estimate of the expected difference distribution under the null hypothesis. This expected null distribution of the data was estimated for each epoch using a randomization procedure repeated 500 times: randomly dividing trials in two groups of the same size as the actual conditions and computing the permuted difference. P values were computed at each time point as the number of permuted differences reaching a higher level than the actually observed difference between conditions divided by the number of permutations.

In order to compare our results with our previous study [5], we focused our analysis on early activity in the late part of the experiment (presentations 9 to 12). We considered only electrodes whose p value was below 0.01 for at least 20 time samples (16 ms) between 30 and 120 ms post-stimulus onset. This rather conservative threshold was used in order to limit the number of false positives, but data thresholded at different more or less conservative thresholds kept the same general topography. We report only the data using the above mentioned threshold in the results section.

Source localization of the MEG signal. Preprocessing of the MEG data has been detailed elsewhere [5]. Cortical current density mapping was obtained using a distributed model consisting of 10,000 current dipoles in each subject and in each condition. Dipole locations and orientations were constrained to the cortical mantle of a generic brain model

built from the standard brain of the Montreal Neurological Institute using the BrainSuite software package (<http://brainsuite.usc.edu/>). This head model was then warped to the standard geometry of the MEG sensor cap. The warping procedure and all subsequent source analysis and surface visualization were processed with the BrainStorm software package (<http://neuroimage.usc.edu/brainstorm>). Cortical current maps were computed from the MEG time series using a linear inverse estimator (weighted minimum norm current estimate).

Data averaged in the time window 50-100 ms was compared between the two conditions in the last part of the experiment, when the behavioral effect was well established (presentations 9 to 12) as in the previous paper [figure 4 in 5]. The time course of source activity was also computed using a sliding average window of 10 ms from -200 to +250 ms. Statistical comparison was performed using standard Student t-statistics mapping.

Results

Behavior

Behavioral data was thoroughly analyzed but none of our measures could detect an effect of contextual cueing in reaction times. We report the results from the repeated measures ANOVA with two factors (condition and presentation numbers). None of the factors, or their interaction reached significance (all $F < 1$).

None of the patients ever reported noticing that anything was repeated.

iEEG evoked potentials

Eight electrodes from four different patients showed a significant difference between the two conditions beginning between 30 and 120 ms in the average signal of presentations 9 to 12. None of these electrodes showed any significant difference during presentations 1 to 4 or at later time points during presentation 9 to 12.

Figure 2 shows the five electrodes from three patients that were situated in the anterior part of the temporal lobes. Two electrodes are situated in Brodmann area (BA) 20, one electrode in BA 21, one in the amygdala, and one next to the dysplastic lesion of patient #6 (patient 06 TeBL3-TeBL4, top line). Electrodes localizations are shown on horizontal anatomic MRI slices (Z coordinate for each slice is shown on the left) together with the time course of the evoked activity in the late part of the experiment. Significantly different time periods are overlaid with gray rectangles. The average potential in these time windows is shown on the bars on the right during the early and late parts of the experiment (presentations 1 to 4 and 9 to 12 respectively).

Two electrodes from two patients were situated laterally and slightly more posterior in the temporal lobe (BA 21). These are shown on figure 4. One electrode was situated in the orbitofrontal cortex (BA 11) and is shown on figure 5.

Interestingly, on most of these sites, no response was present in the P condition during the early part of the experiment but a response was present at the end of the experiment, suggesting that the response builds up during the experiment.

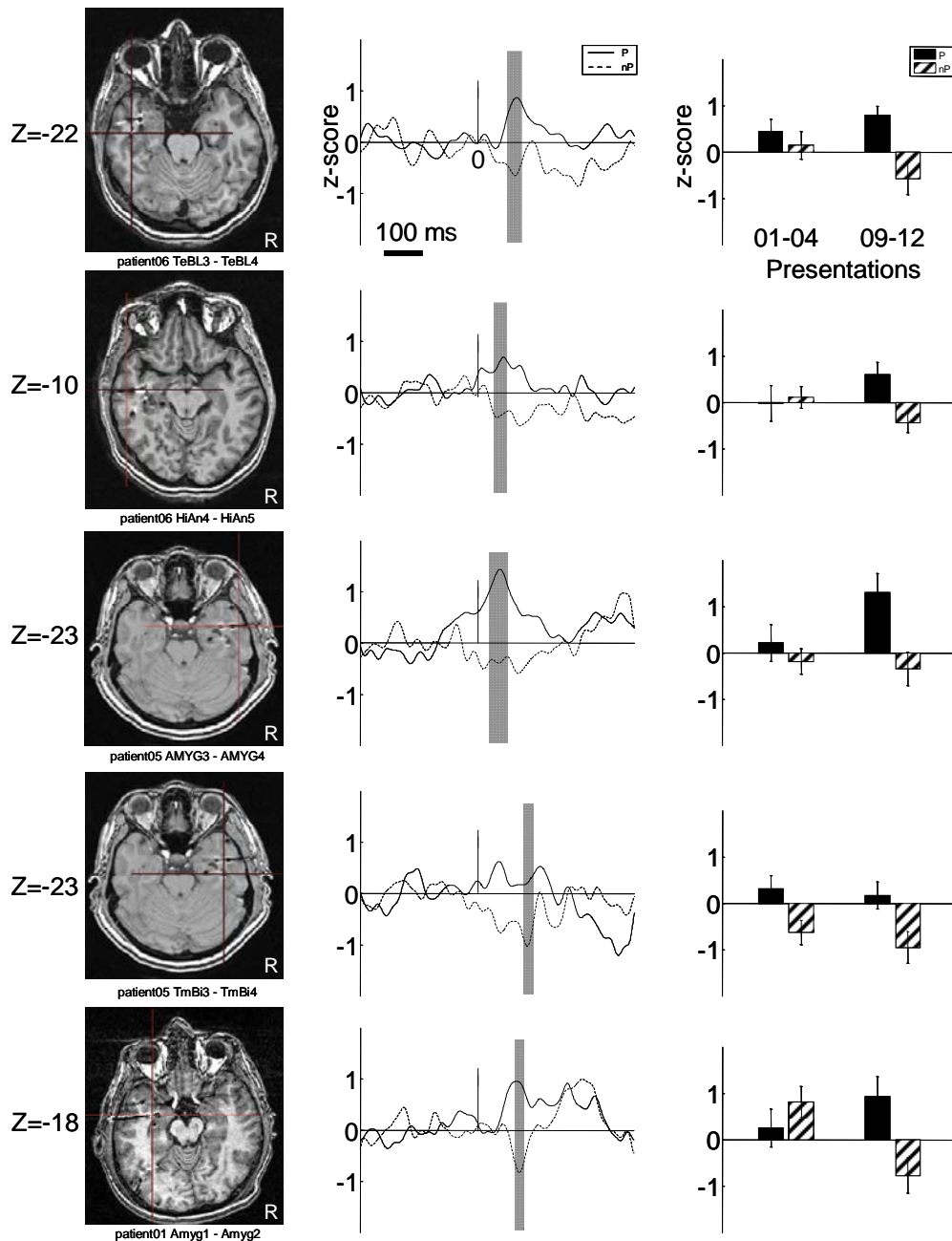


Figure 2: Electrodes in the anterior temporal cortex dissociate predictive and non predictive arrays before 100 ms. Five bipolar electrodes in three different patients show significantly different responses to Predictive (P) and non Predictive (nP) displays during the exploiting phase (presentations 9 to 12) but not during the learning phase (presentations 1 to 4). For each electrode, the Z coordinate in the talairach space is shown on the left of a horizontal view (R = right). The curves show the time course of the evoked potentials in z units relative to the baseline (-300 to 0 ms before scene onset). Bar plots show the average amplitude in z units during the significant time windows shaded in grey ($p < 0.01$ for more than 20 time samples) in the P and nP conditions separately during learning and exploiting.

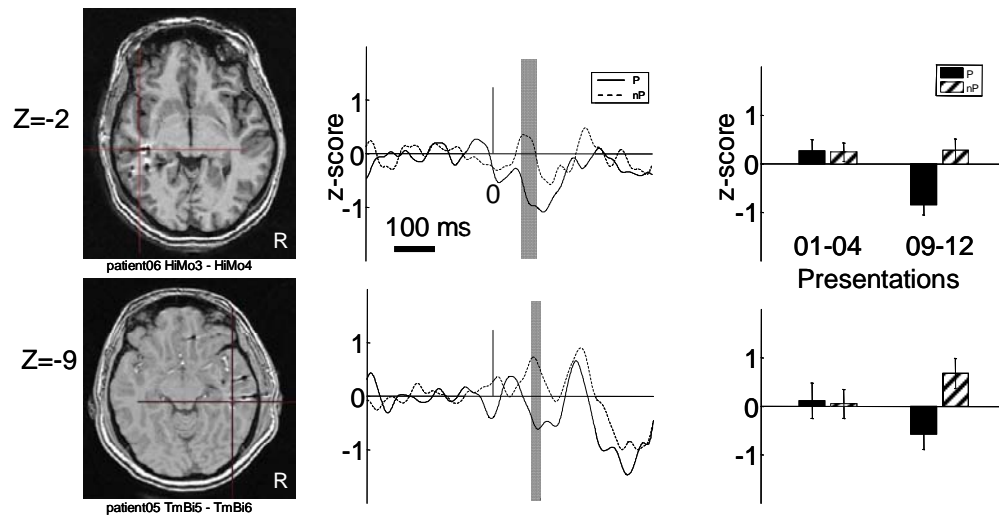


Figure 3: Electrodes at more posterior temporal sites (relative to figure 2) dissociate predictive and non predictive arrays around 100 ms. Two bipolar electrodes in two different patients show significantly different responses to Predictive (P) and non Predictive (nP) displays during the exploiting phase (presentations 9 to 12) but not during the learning phase (presentations 1 to 4). The same conventions apply as in figure 2.

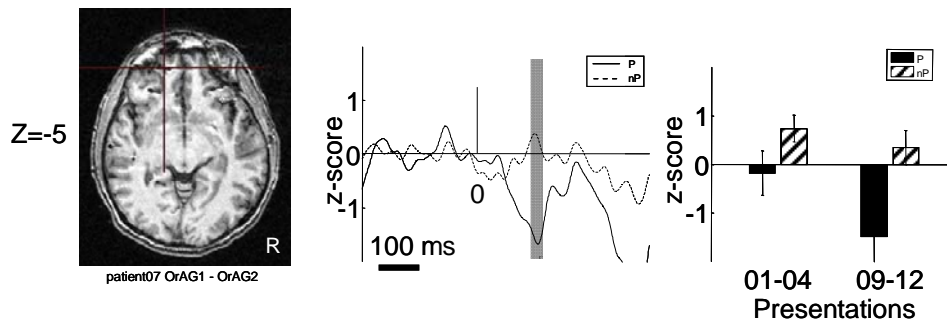


Figure 4: One electrode in the orbitofrontal cortex dissociates predictive and non predictive arrays around 100 ms. A bipolar electrode in one patient shows significantly different responses to Predictive (P) and non Predictive (nP) displays during the exploiting phase (presentations 9 to 12) but not during the learning phase (presentations 1 to 4). The same conventions apply as in figure 2.

MEG source localization

Because epileptic patients show a mixture of normal and abnormal brain activity, and also because no behavioral effect could be observed in these patients, it was important to confirm in normal patients that the unconscious memory activity originated from the same region. We thus reanalyzed the MEG data recorded previously in order to estimate the sources of the previously identified unconscious memory effect.

The minimum norm estimate of the origin of the differential MEG activity in the two conditions during presentations 9 to 12 between 50 and 100 ms was calculated for each subject and submitted to a parametric test (two tailed paired t test). The map on Figure 5a shows the statistical map of differential activity thresholded at $|T(15)| > 3.7$, corresponding to a $p < 0.002$ (uncorrected two tailed t test). The differentially activated sources are found essentially in the left anterior temporal lobe. The highest significant cluster is close to the anterior portion of the hippocampus, perirhinal cortex and amygdala. Other less activated clusters are found around the anterior portion of the left temporal lobe and a small cluster is found bilaterally in the cingulate gyrus. The time course of the most significantly activated region (the cluster close to the anterior hippocampus) is shown on Figure 5b. The peak of significance is at 90 ms, in perfect agreement with the previously reported differences [5].

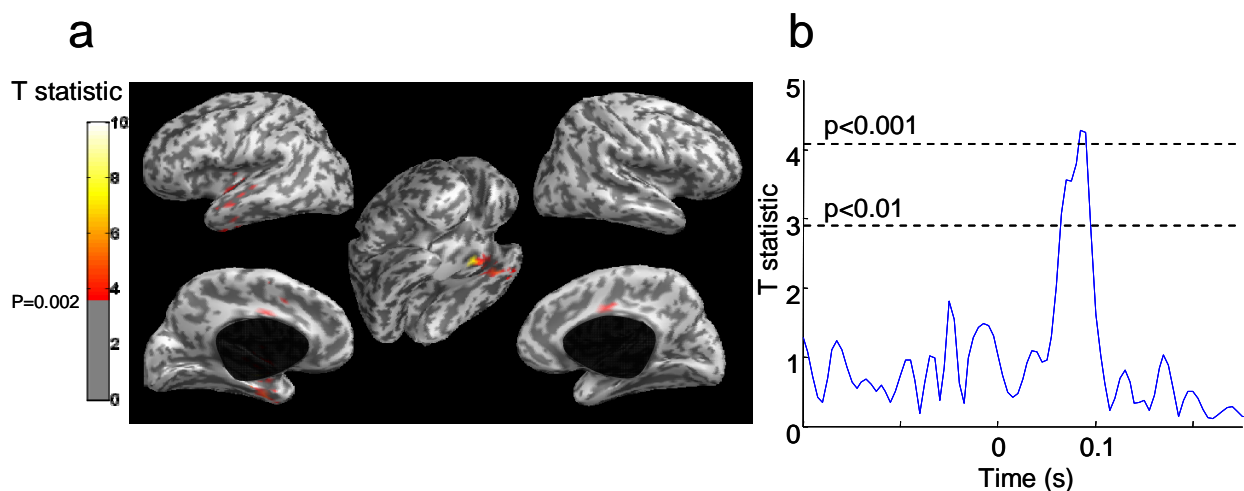


Figure 5: Differentially activated sources between 50 and 100 ms after stimulus onset. a. Statistical map of the difference in estimated sources activity (paired t-test). Colored sources have a $T > 3.7$ ($p < 0.002$ two tailed paired t-tests). b. Time course of the T statistic on the sources highlighted on the central map in a. Thresholds are for two tailed paired t-tests.

Discussion

In this study, we used intracranial EEG and whole head MEG to localize the brain regions dissociating regular from irregular spatial contextual relations in visual search. We confirm that the brain dissociates regular from irregular contextual relations at early latencies (30-120 ms) in four patients who showed significant differences in their brain responses between scenes with steady distractor-target spatial relations (P condition) and scenes with variable distractor-target spatial relations (nP condition). Importantly, and in agreement with the literature [15], this dissociation was unconscious. None of the subjects ever reported noticing that anything was repeated in the experiment. This unconscious memory for spatial contextual relations leads to differential responses in the anterior portion of the temporal lobe (BA 20, 21) and the amygdala, which is consistent with the estimated MEG sources obtained in normal subjects with the same paradigm. Additionally, we observed differential responses in more posterior regions of the temporal lobe, as well as in the orbitofrontal cortex.

The latency of category specific responses in the anterior temporal lobe in humans as shown with intracranial recordings ranges from 50 to 700 ms [16] and category specific responses in scalp EEG have been shown at 75-80 ms [17]. Effects of familiarity and similar high capacity memory as in the present experiment have been previously reported in the macaque brain [18], but with rather complex highly differentiable naturalistic stimuli. In the present experiment, the differential activity develops over the course of a single experiment (in less than 25 minutes) after only a few presentations. A differential response indeed seems to emerge during the course of the experiment in most of the sites characterized here (figures 2, 3 and 4, compare presentations 1 to 4 and 9 to 12 on the bar graphs to the right). Since before 100 ms in the temporal lobe, recurrent processing is unlikely [19], the neural processing architecture must have been modified during learning to enable the detection of the contextual regularity in a feed forward pass.

A highly efficient learning mechanism is thus at work during the early phases of the experiment [20]. This may result in a sharpened more efficient visual representation of the contextual relations [21,22]. In accordance, it has been shown that context familiarity leads to a sharpened representation in inferior temporal cortex [14]. The process of sharpening refers to the selection of the most reliably responding neurons to represent an item. Because the most reliably activated are also the first activated neurons, a sharpened representation is supposed to be activated faster, possibly in a feed forward manner. Accordingly, we observe the early difference before 100 ms. The sharpened representation may provide the basis for enhanced sensory processing. Rather than a mere attentional facilitation, contextual cueing

may thus also result in facilitation of other processes at work during search [23]. Facilitation of target sensory processing is a likely candidate.

We found several activations in BA 20 and 21. These areas are known both in humans and animals [24,25] to support visual memory for objects and associations of objects. In line with the putative learning mechanism suggested above, sharpening has been shown to occur in anterior temporal cortex during learning [14,26,27]. The electrode in BA 11 lies in the orbitofrontal cortex. This area has been suggested to form an initial guess regarding the identity of objects to be identified from coarse information transmitted directly from the early sensory cortices [28]. In the present experiment, the orbitofrontal activity may reflect also an initial guess, regarding not the identity of an object, but the position of the target.

The behavioral contextual cueing effect could only be obtained in the experiment with normal subjects [5]. Patients did not show a behavioral advantage in the P condition. This is however little surprising for at least two reasons: first, contextual cueing is a firmly established phenomenon that usually does not occur in all subjects. Studies using this paradigm use in general around 15 subjects in order to get a reliable behavioral effect. Given the particular environment and stressful situation endured by patients undergoing presurgical implantation of intracranial electrodes, it seems plausible that they did not use a favorable strategy while searching for the items [29,30] and thus did not show the behavioral effect. Second, we did not find any reliable correlation between electrophysiological activity and the behavioral effect our contextual cueing experiment. Modifications of neural activity in sensory cortices following repetition are usually not correlated with behavioral facilitation in priming experiments [31]. Further, better neural discrimination does not always translate in a behavioral effect [14]. Thus, the absence of a behavioral effect in the patients is not precluding that their brain still learned contextual relations implicitly. In any case, the electrophysiological data agrees with our previous data obtained in normal subjects who showed the behavioral effect.

Contrary to others in implicit [12] and explicit [32,33] tasks, we did not find a direct hippocampal activation in response to contextual learning in our task. However, it should be noted that our task differed from classical contextual cueing experiments because contexts were repeated in the two conditions. The only difference was the stable or unstable relations between the target and context. The instability of contextual relations, as well as its stability might have been learned. Indeed, in a recent experiment, we show that the brain reacts to nP displays as well as to P displays during learning [20]. Furthermore, it has been shown that if non predictive displays later become predictive of the target position, learning does not occur

on these displays [34]. This suggests that the non predictive status of the context in nP displays in our experiment is learned and the hippocampus may be recruited in both conditions and not show up in the P vs. nP comparison.

Finally, one should keep in mind that implicit memories may be stored in early visual areas [7,8]. If it is the case here, then the effects we see in the anterior temporal lobe could be the downstream consequence of a modified early perceptual processing. Because early visual areas are not sampled by the intracranial electrodes, we cannot take advantage of the experiment in patients to answer this question. The MEG on the other hand covers the whole head and should in principle show sources in occipital areas if these were activated differentially by contextual regularities [as was suggested by the occipital topography of the difference in 5, Figure 4]. Yet, the early visual cortex is known to be anatomically highly variable across subjects. With sixteen subjects in the MEG, the early effect in early sensory cortices may be blurred and thus not reach significance. Thus, we do not make any claim regarding the contribution of other areas in contextual memory retrieval.

In conclusion, we confirm by the present report that unconscious contextual memory dissociates images with and without steady context-target relations within 50-100 ms. This dissociation is measured in the anterior temporal cortex. This remarkably early unconscious memory influence may be triggered through the activation of a sharpened visual representation.

Acknowledgements: We thank Antoine Ducorps and Florence Bouchet for help with electrophysiological recordings. Denis Schwartz for help with data computation. This experiment is supported by a grant from French ministry of research (ACI Neurosciences Intégratives et computationnelles) and the Agence Nationale de la Recherche (projet impression) to CTB. MC is supported by a grant from the Fondation pour la Recherche médicale (FRM).

References

- [1] Bar M. Visual objects in context. *Nat Rev Neurosci* 2004; 5: 617-629.
- [2] Chun MM. Contextual cueing of visual attention. *Trends Cogn Sci* 2000; 4: 170-178.
- [3] Oliva A, Torralba A. The role of context in object recognition. *Trends in Cognitive Sciences* 2007; 11: 520-527.
- [4] Chun MM, Jiang Y. Contextual cueing: implicit learning and memory of visual context guides spatial attention. *Cognit Psychol* 1998; 36: 28-71.
- [5] Chaumon M, Drouet V, Tallon-Baudry C. Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms. *Journal of Vision* 2008; 8: 1-10.
- [6] Pourtois G, Rauss KS, Vuilleumier P, Schwartz S. Effects of perceptual learning on primary visual cortex activity in humans. *Vision Research* 2008; 48: 55-62.
- [7] Slotnick SD, Schacter DL. The nature of memory related activity in early visual areas. *Neuropsychologia* 2006.
- [8] Badgaiyan RD. Conscious awareness of retrieval: an exploration of the cortical connectivity. *International Journal of Psychophysiology* 2005; 55: 257-262.
- [9] Chun M, Phelps E. Memory deficits for implicit contextual information in amnesic subjects with hippocampal damage. *Nat Neurosci* 1999; 2: 844 - 847.
- [10] Manns JR, Squire LR. Perceptual learning, awareness, and the hippocampus. *Hippocampus* 2001; 11: 776-782.
- [11] Park H, Quinlan J, Thornton E, Reder LM. The effect of midazolam on visual search: Implications for understanding amnesia. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004; 101: 17879-17883.
- [12] Greene AJ, Gross WL, Elsinger CL, Rao SM. Hippocampal differentiation without recognition: An fMRI analysis of the contextual cueing task. *Learn Mem* 2007; 14: 548-553.
- [13] Aminoff E, Gronau N, Bar M. The Parahippocampal Cortex Mediates Spatial and Nonspatial Associations. *Cereb Cortex* 2007; 17: 1493-1503.
- [14] Mruczek REB, Sheinberg DL. Context familiarity enhances target processing by inferior temporal cortex neurons. *Journal of Neuroscience* 2007; 27: 8533-8545.
- [15] Chun MM, Jiang Y. Implicit, long-term spatial contextual memory. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2003; 29: 224-234.
- [16] Kreiman G, Koch C, Fried I. Category-specific visual responses of single neurons in the human medial temporal lobe. *Nat Neurosci* 2000; 3: 946-953.
- [17] VanRullen R, Thorpe SJ. The time course of visual processing: from early perception to decision-making. *J Cogn Neurosci* 2001; 13: 454 - 461.

- [18] Xiang JZ, Brown MW. Differential neuronal encoding of novelty, familiarity and recency in regions of the anterior temporal lobe. *Neuropharmacology* 1998; 37: 657-676.
- [19] Bullier J. Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews* 2001; 36: 96-107.
- [20] Chaumon M, Schwartz D, Tallon-Baudry C. Unconscious learning versus visual perception: dissociable roles for gamma oscillations revealed in MEG. *Journal of Cognitive Neuroscience* In revision.
- [21] Desimone R. Neural mechanisms for visual memory and their role in attention. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1996; 93: 13494-13499.
- [22] Wiggs CL, Martin A. Properties and mechanisms of perceptual priming. *Curr Opin Neurobiol* 1998; 8: 227-233.
- [23] Kunar MA, Flusberg S, Horowitz TS, Wolfe JM. Does contextual cuing guide the deployment of attention? *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2007; 33: 816-828.
- [24] Miyashita Y, Hayashi T. Neural representation of visual objects: encoding and top-down activation. *Curr Opin Neurobiol* 2000; 10: 187-194.
- [25] Kourtzi Z, DiCarlo JJ. Learning and neural plasticity in visual object recognition. *Curr Opin Neurobiol* 2006; 16: 152-158.
- [26] Freedman DJ, Riesenhuber M, Poggio T, Miller EK. Experience-dependent sharpening of visual shape selectivity in inferior temporal cortex. *Cerebral Cortex* 2006; 16: 1631-1644.
- [27] Baker CI, Behrmann M, Olson CR. Impact of learning on representation of parts and wholes in monkey inferotemporal cortex. *Nat Neurosci* 2002; 5: 1210-1216.
- [28] Bar M, Kassam KS, Ghuman AS, Boshyan J, Schmidt AM, Dale AM *et al.* Top-down facilitation of visual recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2006; 103: 449-454.
- [29] Lleras A, Von Muhlenen A. Spatial context and top-down strategies in visual search. *Spat Vis* 2004; 17: 465-482.
- [30] Smilek D, Enns J, Eastwood J, Merikle P. Relax! Cognitive strategy influences visual search. *Visual Cognition* 2006; 14: 543-564.
- [31] Schacter DL, Wig GS, Stevens WD. Reductions in cortical activity during priming. *Current Opinion in Neurobiology* 2007; 17: 171-176.
- [32] Ross RS, Slotnick SD. The Hippocampus is Preferentially Associated with Memory for Spatial Context. *J Cogn Neurosci* 2008; 20: 432-446.
- [33] Burgess N, Maguire EA, Spiers HJ, O'Keefe J. A temporoparietal and prefrontal network for retrieving the spatial context of lifelike events. *Neuroimage* 2001; 14: 439-453.

[34] Jungé JA, Scholl BJ, Chun MM. How is spatial context learning integrated over signal versus noise? A primacy effect in contextual cueing. *Visual Cognition* 2007; 15: 1 - 11.

Partie III.Discussion

I. Résumé des résultats et discussion

Nous avons exploré les mécanismes cérébraux de l'apprentissage des relations spatiales entre un objet cible et son contexte dans des tâches de recherche visuelle. La stabilité des relations entre le contexte et la cible est utilisée pour guider le traitement de l'information visuelle et accélérer le temps de recherche. Nos expériences ont montré que le cerveau apprend inconsciemment ces relations dès qu'elles se présentent. Un réseau d'aires cérébrales oscillant dans la bande de fréquences gamma (30-48 Hz) participe à la création de cette mémoire. Elle pourrait prendre la forme d'une représentation des relations contextuelles dans le cortex temporal. Une fois créée, elle est activée en moins de 100 ms, sans recours aux oscillations.

I.1. Comportement

Indiçage contextuel modifié

En contrôlant précisément la répétition de relations spatiales entre les distracteurs et la cible en recherche visuelle, nous mis en place un protocole expérimental montrant que ces relations peuvent être apprises spécifiquement et accélérer le comportement. En éliminant les interférences possibles dues à la nouveauté et à la répétition du contexte global, un effet d'indiçage contextuel est obtenu.

L'indiçage contextuel classique est obtenu en comparant les temps de recherche sur des images complètement nouvelles (aléatoires) et des images répétées pendant toute l'expérience (Table 1, a). Cette comparaison confondait répétition et associations contextuelles. Dans l'article original de Chun et Jiang (1998), la deuxième expérience montrait que la répétition du contexte n'accélérait pas les temps de réaction s'il ne permettait pas de prédire la position de la cible : aucun effet d'indiçage contextuel n'était obtenu entre des images dans

Condition	Répétition	Association contexte-cible	Indiçage contextuel
Prédictive/Répétée	Oui	Oui	Oui
non Prédictive	Oui	Non	Non
Aléatoire	Non	Non	Non

Table 1 : Deux facteurs pourraient influencer le comportement des sujets : la répétition globale des images et l'association spatiale constante entre le contexte et la cible. Ces deux facteurs sont confondus dans la manipulation originale (a). L'indiçage contextuel peut être dû la répétition ou à l'association contexte-cible. L'expérience 2 de Chun et Jiang (1998) comparait des images non Prédictives avec des images aléatoires (b). Aucune facilitation comportementale n'était observée. Dans nos expériences, nous contrastons la réponse à des images Prédictives et à des images non Prédicties (c). La seule différence entre les deux conditions est l'association régulière entre contexte et cible, présente uniquement dans la condition Prédictive.

lesquelles la cible changeait de position à chaque répétition (exactement comme dans notre condition nP) et des images aléatoires (Table 1, b). Cette expérience montrait que l'indiciage contextuel n'est pas dû à une recherche plus efficace dans un contexte répété (Wolfe et coll., 2000), mais bien à un apprentissage associatif entre le contexte et une position particulière de cible. Notre expérience a confirmé les résultats en montrant directement que l'effet d'indiciage contextuel peut être obtenu en comparant les temps de recherche lorsque la cible est à une position fixe par rapport à son contexte (condition P) et lorsque la cible est à une position variable par rapport à son contexte (condition nP) (Table 1, c).

Comme les images sont répétées quasiment à l'identique dans la condition P (à l'exception de l'orientation de la cible qui varie), alors que la cible change de position d'une répétition à l'autre dans la condition nP (en plus du changement d'orientation de la cible), la variabilité des images était toujours légèrement plus faible dans la condition P que dans la condition nP. Nous nous sommes assurés que cette différence minime de stabilité des images entre conditions ne pouvait pas être à la source des effets comportementaux observés. Dans une seconde expérience pilote, nous avons ajouté une quantité équivalente de changement dans la condition P. Un des distracteurs changeait de position d'une répétition à l'autre dans cette condition. Il y avait donc physiquement autant de changement entre deux répétitions d'une image de la condition P que de la condition nP. L'effet d'indiciage contextuel était préservé en comparant ces deux conditions.

Connaissances inconscientes

Seuls 48 contextes différents étaient présentés au total dans l'expérience MEG. Dans les expériences d'indiciage contextuel classique, plusieurs centaines de contextes différents sont présentés puisque certains ne sont vus qu'une seule fois. Aussi, nous avons voulu nous assurer qu'aucune connaissance explicite sur la structure des scènes n'était accessible consciemment aux sujets. A la fin de l'expérience MEG, nous avons fait passer aux sujets trois tests visant à déceler toute trace de connaissance explicite sur les positions de cibles dans leur contexte. Le premier test mesurait la familiarité que les sujets pouvaient avoir avec les images. Le deuxième mesurait les connaissances sur les relations spatiales dans les images. Et le troisième mesurait les connaissances sur les relations spatiales et incluait une composante de recherche visuelle. Ce dernier test, jamais proposé auparavant, rapprochait les sujets de la situation exacte dans laquelle ils étaient pendant l'expérience. Etant donné l'importance des réglages attentionnels pour l'expression des connaissances que nous étudions (Partie I.IV.2.3), il eut été possible qu'en situation de recherche visuelle, les sujets soient à même d'utiliser leurs connaissances implicites pour répondre. Aucun des trois tests n'a pu mettre en évidence de connaissances. Par ailleurs, les sujets ont tous déclaré répondre au hasard la plupart du temps. L'ensemble de ces tests confirme, en accord avec la littérature que les connaissances acquises en indiciage contextuel sont inconscientes et ne peuvent pas être utilisées

pour autre chose qu'accélérer la recherche visuelle dans la situation exacte qui a servi à leur apprentissage.

Plan d'analyse

Nous avons pris le parti d'analyser l'expérience MEG en deux parties distinctes appelées phase d'apprentissage et phase d'exploitation. Ce découpage basé sur les temps de réactions peut sembler artificiel. En effet, il paraît peu probable que l'apprentissage se soit produit uniquement pendant les cinq premières présentations et plus après. La Figure 22 suggère que la réponse précoce évoquée pendant la phase d'exploitation se construit progressivement tout au long de l'expérience. L'apparition progressive d'une différence entre conditions à une latence de plus en plus précoce suggère que le processus d'apprentissage se prolonge au moins pendant la phase intermédiaire de l'expérience (présentations 5 à 8). Par ailleurs, il est possible que les connaissances en cours d'élaboration pendant la phase précoce de l'expérience aient pu commencer à affecter les réponses cérébrales. Le fait que la différence de temps de réactions apparaisse de façon abrupte à la sixième présentation des images dans notre expérience MEG n'est peut être que fortuite. En effet, dans les expériences d'indigage contextuel classiques, il est rare qu'un effet apparaisse soudainement d'une présentation à la suivante comme c'est le cas ici. Dans l'expérience pilote 1 (utilisant les mêmes paramètres que l'expérience MEG), les différences de temps de réaction apparaissent progressivement à partir de la seconde présentation. Ceci suggère que les processus de facilitation de la recherche apparaissent habituellement progressivement pendant l'expérience, dès la seconde présentation. Nous ne pouvons pas garantir la pureté des processus que nous avons labellisés apprentissage et exploitation. Nous garderons donc à l'esprit que certains phénomènes d'apprentissage peuvent encore se produire après la phase d'apprentissage et que l'exploitation peut commencer avant la fin de l'apprentissage. Néanmoins, les deux phases proposées se reflètent dans les temps de réaction dans l'expérience MEG et le découpage de la phase d'apprentissage nous a permis d'isoler une période pendant laquelle, malgré l'absence d'effet comportemental, l'activité MEG dissocie les images P et nP. En étudiant la phase la plus tardive de l'expérience (phase d'exploitation, présentations 9 à 12), nous avons minimisé le risque de voir nos mesures dominées par des processus d'apprentissage.

1.2. Apprentissage

Dans l'article apprentissage, nous avons montré que l'apprentissage inconscient des régularités d'associations entre contexte et cible semble impliquer des oscillations dans la bande gamma entre 30 et 48 Hz. Cette activité gamma se développe spécifiquement dans la condition P dès la deuxième présentation d'une image sur des sites occipito-temporaux gauche. Dans la condition nP, au contraire, on observe une baisse d'activité gamma dans la même bande de fréquence sur un groupe d'électrodes frontales. Ces deux modulations sont accom-

pagnées d'un motif de synchronisation à longue distance. Les électrodes occipito-temporales et les électrodes frontales se synchronisent dans la condition P et se désynchronisent dans la condition nP.

Cette activité gamma spécifique de l'apprentissage se produit indépendamment d'une autre activité gamma à plus haute fréquence (54-120 Hz) présente tout au long de l'expérience, dès qu'une image est présentée. Cette activité est présente sur les sites occipito-pariétaux et ressemble à l'activité gamma classique induite par la présentation d'un stimulus visuel simple et localisée dans les cortex visuels précoces (Hoogenboom, Schoffelen, Oostenveld, Parkes et Fries, 2006).

Dans la bande beta (14-24 Hz), une activité bilatérale se développe aux sites temporaux. Sa modulation suit généralement les modulations de l'activité gamma par nos conditions expérimentales.

Nous proposons, suivant Gruber et collaborateurs (Gruber et Muller, 2005), que les oscillations gamma observées pendant l'apprentissage sont le reflet d'un processus d'affûtage de représentation en mémoire. Nous pouvons dissocier plusieurs parties dans le décours de l'expérience que nous voyons dans les paragraphes suivants.

1.2.1. Deux premières présentations : un mécanisme efficace

La dissociation des images P et nP dès la deuxième présentation (Figure 4 de l'article apprentissage) est surprenante. En effet, cette observation implique 1) qu'une mémoire reliant chaque contexte à sa position de cible a été formée dès la première présentation et retenue pendant les 23 essais suivants (en moyenne), et 2) que ce contexte est reconnu à la deuxième présentation et déclenche une réponse spécifique si la cible est à la même position.

A la première présentation, toutes les images sont nouvelles et donc équivalentes. En conséquence, toutes les activités oscillatoires mesurées (gamma 30-48 Hz, 54-120 Hz, beta 14-24 Hz) ainsi que les champs évoqués (non montrés) sont égaux entre conditions à cette présentation. Comme nous l'avons expliqué en introduction (Partie I.I), le contexte est défini par rapport à un évènement. L'évènement dans le cas présent est la détection de la cible. Avant la première fois où la cible est trouvée, ni évènement, ni contexte ne sont donc définis. Il a d'ailleurs été montré comportementalement qu'une mémoire des relations contexte-cible se construit à ce moment (Ogawa et Watanabe dans Castelhana et coll., 2008). Cette première trace mnésique pourrait dépendre d'une récompense neuronale délivrée à l'accomplissement de la tâche (Schultz, 2000). Cette récompense peut marquer spécifiquement les positions pertinentes pour la tâche (Redgrave, Prescott et Gurney, 1999). Dans le cas présent, la position de la cible pourrait donc être marquée au moment où elle est détectée et ainsi acquérir un statut particulier lors des présentations suivantes. Le modèle d'apprentissage perceptuel de Seitz et Watanabe (2005) prédit l'existence de cet apprentissage au moment où la cible est trouvée. Ce moment aurait donc été intéressant à examiner.

Malheureusement, la détection de la cible est précédée de saccades oculaires qui produisent des artefacts sur les signaux MEG, nous n'avons donc pas pu examiner les données recueillies à ce moment. Nous gardons cependant à l'esprit que les processus d'apprentissage se produisant au moment où la cible est trouvée, participent probablement de manière importante à l'apprentissage même s'ils n'ont pas été étudiés ici.

La réponse à la deuxième présentation est remarquable : dans la bande 30-48 Hz, dès 100 à 400 ms après l'apparition de l'image, le cerveau réagit différemment selon que l'image est P ou nP. Pourtant, le statut P ou nP de l'image est dû au fait que la cible se trouve au même endroit qu'à la première présentation dans un contexte donné ou pas. Or la cible n'est détectée explicitement qu'une seconde après la présentation de l'image. Comment alors est-il possible de discriminer les images P et nP à 100-400 ms ? Pour que cette discrimination se produise, il faut 1) que le contexte ait été mémorisé et reconnu en moins de 100 ms, et 2) qu'étant donné ce contexte, la cible soit immédiatement repérée à la même position (condition P) ou à une position différente (condition nP). En réalité, étant donné que le déploiement de l'attention sur chaque élément est nécessaire pour discriminer les distracteurs (L) de la cible (T), la seule possibilité est que le cerveau ait détecté la présence ou l'absence d'un élément à la position occupée par la cible à la première présentation*.

Deux questions se posent : 1) comment le cerveau peut-il reconnaître les 24 images différentes après une seule présentation ? 2) comment la position de la cible peut-elle être repérée avant tout déploiement attentionnel dans ce contexte ? Pour répondre à ces questions, nous devons d'abord déterminer l'information nécessaire pour pouvoir effectuer la tâche. En effet, cette information conditionne de façon cruciale les mécanismes qui permettront la mémorisation et la reconnaissance (voir Partie I.III.2.2).

Information nécessaire

Les capacités de la mémoire implicite des relations contextuelles paraît virtuellement illimitée (Jiang et coll., 2005). Etant donné que toute l'information ne peut pas être retenue, il doit exister un mécanisme de sélection de l'information. En effet, l'information utilisée par le cerveau est sélectionnée de manière flexible en fonction des demandes de la tâche en cours et des connaissances a priori sur la structure des stimuli sensoriels utilisés (Sowden et Schyns, 2006). Quelle est l'information minimale nécessaire à la discrimination des images P et nP ? Examinons pour cela la façon dont nous les avons construites. Chaque configuration générée était unique. les images étaient construites en plaçant les éléments dans une grille invisible

* Pas besoin de savoir si c'est la cible : les positions occupées par des cibles ne peuvent pas contenir de distracteur.

de 12 cases par 10. En principe, il est donc possible de reconnaître et différencier toutes les images possibles en se limitant aux fréquences spatiales basses, sous 12 cycles par image (en pratique, moins, puisque toutes les combinaisons possibles ne sont pas utilisées) à travers une représentation globale de l'image. Le cerveau a donc pu ajuster ses capacités de traitement de l'information pour traiter en priorité ces informations et leur donner un poids plus important. L'information ainsi sélectionnée constitue l'essentiel (*gist*) de la scène évoqué dans l'introduction (Partie I.III.2.2). L'essentiel de la scène est défini de manière flexible et inclut l'information diagnostique pour l'accomplissement de la tâche (Oliva et Schyns, 1997).

Une autre possibilité serait que des motifs d'éléments aient été reconnus et utilisés, comme des *geons* de Biederman (1987). De tels motifs pourraient avoir été trouvés dans les images et leur lien avec la position de la cible repéré, mais les chances qu'une combinaison ait été tirée plusieurs fois et associée à la même position de cible étaient infinitésimales. En termes de rapidité de traitement, le repérage de groupes d'éléments paraît donc peu efficace. Une représentation basée sur l'essentiel de l'image extrait rapidement et globalement dans les fréquences diagnostiques paraît plus probable.

Reconnaissance à la deuxième présentation

A la deuxième présentation de chaque image les images P et nP déclenchent deux réponses distinctes. Les mécanismes neuronaux permettant cette discrimination à la deuxième présentation sont très rapides puisque la réponse gamma apparaît dès 100-400 ms.

Des mécanismes de reconnaissance de forme dans la face ventrale du lobe temporal pourraient être à l'œuvre (Kourtzi et DiCarlo, 2006). L'activité gamma observée dans cette expérience pourrait provenir du lobe temporal. La reconnaissance se produirait alors uniquement dans cette condition, et pas dans la condition nP. Ceci semble cependant peu probable, car ce serait alors le changement de position d'un seul élément (la cible) parmi 17 qui empêcherait la reconnaissance dans la condition nP. De plus la réponse enregistrée dans la condition nP n'est pas la même que celle enregistrée pour les images nouvelles à la première présentation. La diminution d'activité gamma aux sites frontaux semble indiquer une réponse spécifique des images nP impliquant qu'elles ont été reconnues.

Des activités liées à la reconnaissance consciente sont habituellement observées dans le lobe pariétal à des latences beaucoup plus tardives (300-500 ms Rugg et Curran, 2007). La reconnaissance inconsciente semble donc être plus rapide et impliquer des mécanismes différents de la reconnaissance consciente. En effet, dans des tâches de récupération en mémoire implicite, les activités liées à la récupération en mémoire ont des latences beaucoup plus précoces (à partir de 60 ms Badgaiyan, 2005). Le fait qu'aucune différence n'apparaît ici à ces latences pendant l'apprentissage nous pousse aussi à penser que la reconnaissance se produit ici dans les deux conditions. Cette reconnaissance permet de déclencher rapidement une ré-

ponse sélective selon la présence ou l'absence d'un élément à la position occupée préalablement par la cible.

1.2.2. Construction de la mémoire associative inconsciente

Dès lors qu'il y a une reconnaissance, pourquoi le comportement n'est-il pas immédiatement facilité ? Manifestement, la reconnaissance n'est pas suffisante. Nous pouvons supposer que le lien entre le stimulus et le guidage vers la cible n'est pas encore établi. C'est le rôle que nous attribuons aux oscillations gamma à 30-48 Hz.

Affûtage d'une représentation des liens entre contexte et cible

Gruber et collaborateurs ont proposé que l'activité gamma pourrait ainsi servir à la construction d'une représentation neuronale efficace des stimuli visuels (Gruber et Muller, 2005). Dans une expérience d'EEG, ces auteurs ont mesuré les réponses gamma induites par la présentation répétée d'objets visuels familiers (ayant un sens conceptuel) et non familiers (sans sens) mélangés en ordre aléatoire. La réponse gamma était supérieure à la première présentation d'objets familiers qu'à la première présentation d'objets non familiers. Dès la deuxième présentation de ces mêmes objets, la réponse gamma disparaissait à la présentation des objets familiers et apparaissait à la présentation des objets non familiers. Gruber et coll. ont proposé que l'activité gamma participerait à l'affûtage d'une représentation neuronale pré-existante des stimuli familiers présenté. La plasticité induite par les oscillations gamma permettrait la sélection des voies neuronales activées de façon optimale et rapides par le stimulus, aboutissant à l'activation de la représentation conceptuelle de l'objet présenté. Lors de présentations subséquentes, l'activité neuronale évoquée par le stimulus utiliserait les voies ainsi affûtées pour activer la représentation conceptuelle sans recours aux activités oscillatoires.

Suivant ces auteurs, nous proposons ici une hypothèse qui permet de rendre compte de l'apparition et la disparition de l'activité gamma dans notre tâche. Cette hypothèse relie aussi la disparition de l'activité gamma avec l'apparition de l'activité évoquée présente dans la phase d'exploitation. Ainsi, dans notre expérience, l'activité gamma 30-48 Hz pourrait participer à la construction et à l'affûtage du lien associatif présent dans l'image entre l'ensemble du stimulus et la position de la cible. La réponse est présente de manière continue pendant les présentations 2 à 5. Des oscillations à des fréquences similaires ont été observées dans des tâches d'apprentissage chez l'homme et l'animal (Jensen et coll., 2007). Elles pourraient être un moyen pour le système de contrôler précisément la synchronie des potentiels d'action et créer des représentations grâce à des mécanismes de plasticité dépendante de la synchronie entre potentiels d'action (STDP, Partie I.II.4.1). Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, dans des tâches de mémoire déclarative, les oscillations gamma à des fréquences voisines de celle observée ici prédisent la mémoire subséquente (p.ex. Sederberg et coll.,

2003). Dans des neurones engagés dans une activité oscillatoire dans la bande de fréquence gamma, les relations temporelles entre les entrées synaptiques et la phase des oscillations module la plasticité synaptique (Wespata et coll., 2004). Ces observations suggèrent que les oscillations observées ici pourraient participer à la création de la représentation des liens associatifs présents dans le contexte.

L'apparition de ces oscillations dépend de la condition présentée. Selon notre hypothèse, dans la condition P, les oscillations gamma établissent une représentation neuronale liant l'image présentée avec la position de la cible. Une fois cette représentation créée, la simple présentation de l'image active une chaîne de traitement rapide permettant l'activation d'une représentation de la position de la cible sans recours aux oscillations et se reflétant dans les champs évoqués. L'activation rapide de cette représentation permettrait d'accélérer la recherche, peut-être par une activation spécifique de la position de la cible dans une carte de saillance.

Dans la condition nP, un phénomène d'inhibition de ce processus de construction semble être à l'œuvre. En effet, nous avons montré que l'activité 30-48 Hz est inhibée dans cette condition. Une baisse de puissance de l'activité gamma apparaît sur les capteurs frontaux et aucune augmentation de puissance n'apparaît sur les capteurs occipito-temporaux qui sont activés dans la condition P. Cette diminution pourrait être due à un mécanisme actif d'inhibition de l'apprentissage des images repérées comme non prédictives de la position de la cible. Ce phénomène « d'inhibition latente » (latent inhibition Weiner, 1990) est connu dans la littérature sur le conditionnement. Lorsque un stimulus conditionnel ne prédit pas l'arrivée d'un stimulus inconditionnel, il est ensuite plus difficile d'apprendre une association de ce stimulus s'il devient prédictif du stimulus conditionnel. Ce phénomène a été montré en indigage contextuel (Jungé, Scholl et Chun, 2007).

Qu'est ce qui est mémorisé pendant l'apprentissage ?

L'apprentissage mis en évidence par les modulations d'activité gamma (30-48 Hz) concerne-t-il l'ensemble des relations dans les images ? ou seulement les relations qu'entretient la cible avec son contexte ?

Dans la condition P, un apprentissage se produit, mais que concerne-t-il ? Les processus d'apprentissage sont différents si l'image est considérée comme un endroit ou comme un objet. Des aires distinctes sont recrutées sur la face ventrale et médiale du lobe temporal pour l'apprentissage selon le type stimuli étudié. Le cortex périrhinal participe à la mémoire et à la perception des objets (Murray et Richmond, 2001). A l'inverse, les parties postérieures ou cortex parahippocampique sont recrutées pour l'apprentissage des endroits et des agencements spatiaux entre objets dans la scène (Aminoff et coll., 2007). Dans le cas de nos images P et nP, il est difficile d'imaginer qu'elles aient pu être considérées comme des objets (Scholl, Pylshyn et Feldman, 2001). Elles étaient composées de plusieurs éléments distincts sans lien

physique les rapprochant. Les images se rapprochaient plutôt d'ensembles d'objets. Mais considérer les images présentées comme des scènes visuelles à part entière semble aussi difficile. Il est peu probable qu'aucun sujet ait pu s'imaginer se déplacer parmi les éléments de l'image et formé une représentation spatiale allocentrique de vraies scènes visuelles. Les objets n'étaient pas agencés selon des règles classiques (pesanteur, perspective...). Mais la présence de régularités dues à la répétition des images pourrait avoir entraîné leur catégorisation progressive comme une catégorie de scènes particulières obéissant à des règles nouvelles.

Etant donné que les images nP sont reconnues, alors qu'elles n'induisent pas l'activité gamma, il semble que cette activité est liée spécifiquement à la mémorisation des relations entre contexte et cible, plutôt que les relations entre distracteurs.

1.2.3. Réponse gamma et guidage descendant

Nous proposons que les oscillations gamma participent à la création ascendante d'une représentation de plus en plus efficace du contexte visuel. Cependant, les oscillations gamma sont aussi impliquées dans le guidage descendant (*top-down*) du traitement cérébral (Engel et coll., 2001). Serait-il possible que l'activité gamma que nous venons de commenter soit impliquée non pas dans la mémorisation ascendante des images mais dans la sélection des informations pertinentes de manière descendante ?

Dans ce schéma, la synchronisation de l'activité gamma entre les aires occipito-temporales et les aires frontales serait le signe d'un contrôle généré dans les aires de haut niveau dans le lobe frontal. Un tel guidage par en haut rappelle le guidage endogène de l'attention évoqué en introduction. L'attention endogène peut contrôler l'apprentissage perceptuel (Ahissar et Hochstein, 1993) et intervient dans l'exploitation des connaissances inconscientes en indigage contextuel (Jiang et Leung, 2005; Goujon et coll., In press). Mais ici, aucune instruction n'engage les sujets à contrôler leur attention pour apprendre. L'apprentissage considéré est automatique, il ne requiert donc pas en principe de contrôle descendant conscient. De plus, l'activité gamma 30-48 Hz est présente alors que l'attention n'est pas (encore) affectée par les connaissances. De plus, la totalité de l'information dissociant les images est présente dans les images elles mêmes, au niveau sensoriel.

Une réponse que nous avons observée se rapproche plus d'une réponse induite par un contrôle descendant. La réponse à 54-120 Hz observée aux sites occipitaux pourrait être l'activité induite par la tâche de recherche visuelle (Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech et Permier, 1997). Cette activité est présente tout au long de l'expérience. Cette activité est quasiment constante tout au long de la tâche. Elle pourrait représenter l'activation descendante d'une représentation de la cible dans le cortex extrastrié. Cette réponse gamma à 54-120 Hz pourrait aussi être la marque du traitement sensoriel en cours. L'activité gamma est aussi reliée à l'intégration perceptuelle (Tallon-Baudry et Bertrand, 1999). La légère diminution

d'activité gamma dans la condition nP pendant la phase d'apprentissage pourrait alors être le signe d'une fluence perceptuelle amoindrie dans la condition où la cible change de place d'une répétition à l'autre.

1.2.4. Consolidation pendant les pauses

Les sujets étaient obligés de faire une pause d'environ 2 minutes tous les 96 essais. La fin de la première période d'enregistrement se produisait ainsi après 4 répétitions de toutes les images. Il est possible que la période de pause ait été accompagnée d'un mécanisme de réactivation des représentations neuronales participant à leur consolidation (Sutherland et McNaughton, 2000; Foster et Wilson, 2006). La phase de repos aboutirait à la consolidation des relations créées pendant la première partie de l'apprentissage.

Après la pause, l'activité gamma 30-48 Hz est identique entre conditions. Aux sites occipito-temporaux, il semble que cela soit dû non pas à la disparition de l'activité gamma dans la condition P, mais à l'apparition pour une seule présentation d'une activité dans la condition nP (voir Figure 4 de l'article apprentissage). De même, aux sites frontaux, la différence d'activité gamma disparaît entre conditions parce que le niveau d'activité dans la condition nP rejoint celui de la condition P. Suivant notre hypothèse du rôle de l'activité gamma pour l'affûtage de représentation, une dernière consolidation serait nécessaire après le repos. Cela demande à être testé dans des expériences manipulant le nombre et la durée des pauses, ainsi que l'activité cognitive des sujets pendant ces pauses.

1.3. Exploitation

Dès la sixième présentation, les temps de réaction des sujets deviennent plus rapides dans la condition P que dans la condition nP. Cet effet comportemental est généralement interprété dans la littérature comme un effet des connaissances contextuelles sur le déploiement attentionnel. En fin d'expérience, les signaux électrophysiologiques dissocient les images dès 50 ms dans des aires du lobe temporal antérieur.

1.3.1. Guidage de l'attention ?

De nombreuses études suggèrent un guidage de l'attention en indiçage contextuel. Johnson et collaborateurs (2007) ont montré un effet sur la N2Pc en EEG. Peterson et Karmer (2001) ont montré un effet sur les mouvements oculaires, un corrélat direct du déploiement de l'attention. Chun et Jiang (1998) montraient aussi un effet (modeste) de l'indiçage contextuel sur la pente de la recherche en indiçage contextuel, et pas d'effet sur l'ordonnée à l'origine des droites de temps de recherche en fonction du nombre d'éléments, suggérant que le temps de déploiement de l'attention, plutôt qu'un autre processus de la recherche est affecté.

Kunar et collaborateurs (2007) sont les seuls à mettre en doute le dogme du guidage attentionnel. Dans leurs neuf expériences, un effet d'indiciage contextuel est présent dans les temps de recherche mais aucun n'est montré sur les pentes de recherche. Ils montrent en revanche un effet sur les ordonnées à l'origine des droites de temps de recherche en fonction du nombre d'éléments. Ainsi, selon eux, une autre étape que le guidage de l'attention serait affectée dans cette tâche (Partie I.IV.2.2).

Nos propres mesures n'ont pas établi de façon définitive si l'indiciage contextuel guide l'attention.

1.3.2. Rôle cognitif de l'effet précoce : mémoire, attention, perception ?

La latence de l'effet que nous rapportons pendant la phase d'exploitation est surprenante. Nous montrons que dès 50 à 100 ms, les images P et nP sont dissociées dans les aires temporelles antérieures. Quel mécanisme pourrait permettre cette dissociation ? Quel processus cognitif sous-tend elle ?

Nous observons ces différences d'activité dans les aires antérieures du lobe temporal inférieur et médian à des latences précoces. Ces aires sont plutôt impliquées pour la perception et la mémorisation de formes visuelles. Kunar et collaborateurs (2007) ont récemment remis en question le dogme du guidage de l'attention par le contexte. Leurs résultats montrent que l'indiciage contextuel semble ne pas faciliter la recherche visuelle mais plutôt une autre étape de la tâche, possiblement le traitement perceptuel.

Des modifications du traitement perceptuel pourraient en principe affecter le déploiement de l'attention. Dans notre expérience, aucune différence n'est observée sur la N2Pc, qui est un indicateur connu de la focalisation de l'attention. Si l'attention était focalisée plus rapidement dans la condition P, on devrait observer des modulations de la N2Pc, comme Johnson et collaborateurs (2007) dans une expérience d'indiciage contextuel classique. Nous n'en observons pas. L'analyse de la N2Pc nécessite de diviser les essais en deux selon que la cible se trouve à droite ou à gauche de la croix de fixation. Nous n'avons peut être pas assez d'essais pour effectuer les mesures avec suffisamment de fiabilité dans notre expérience. Il est aussi possible que le changement que nous avons apporté au protocole ait éliminé l'effet sur la N2Pc. L'effet sur le déploiement attentionnel serait alors dû purement à l'effet de répétition que nous avons spécifiquement cherché à éviter. Mais cela est peu probable puisque l'efficacité de la recherche visuelle n'est pas meilleure sur des images répétées (Wolfe et coll., 2000). Ceci pourrait être contrôlé dans une expérience incluant des images nouvelles en plus des images P et nP.

Avant 100 ms, dans des tâches de catégorisation perceptuelles en EEG, les électrodes occipitales et pariétales dissocient différentes catégories perceptives telles que des animaux et des véhicules ou des voitures et d'autres véhicules (VanRullen et Thorpe, 2001). Mais les scènes visuelles contenant des catégories d'objets différentes ont des propriétés statistiques dis-

tinguables (Torralba et Oliva, 2003, et Figure 1). Les différences EEG peuvent donc simplement refléter les différences de traitement perceptif entre stimuli physiquement différents. Mais dans notre expérience, la catégorisation est apprise, les images sont toutes faites à partir des mêmes éléments et attribuées au hasard à une condition ou à l'autre en début d'expérience. La capacité à dissocier les images P et nP est donc acquise. Et l'effet observé est dû à une différence interne au système, non présente dans les stimuli. La dissociation des images avant 100 ms impose des contraintes fortes sur le traitement. Les latences observées suggèrent un traitement en une passe de potentiels d'action (VanRullen et Koch, 2003). La mémoire des images P ou nP réside donc dans l'architecture fonctionnelle locale du cortex après apprentissage. En accord avec notre hypothèse d'affûtage, une représentation efficace activée très rapidement semble dissocier les contextes P et nP pendant la phase d'exploitation.

Mais cette dissociation n'est pas utilisée directement pour la facilitation du comportement puisqu'elle ne corrèle pas avec les mesures de temps de réaction. Ceci peut sembler incohérent au premier abord, mais il n'est en fait pas de raison théorique de penser que l'amplitude d'un effet observé en MEG doive corrélérer avec des temps de réaction. De plus, il est possible que l'apprentissage se déroule à plusieurs niveaux simultanément. Il pourrait s'effectuer en même temps sur les étapes de reconnaissance de la cible, du déploiement attentionnel et du traitement perceptif initial de la scène. Nous observerions ici l'effet sur le traitement initial dans le signal MEG, mais l'effet comportemental serait dû par exemple à une reconnaissance facilitée de la cible, dont les corrélats électrophysiologiques ne seraient pas visualisés ici. Peut-être qu'un apprentissage plus long permettrait aux sujets d'apprendre à exploiter des étapes de plus en plus précoces du traitement. Cette hypothèse rejoint la théorie de la hiérarchie inverse de Ahissar et Hochstein (2004). L'apprentissage commencerait par faciliter les étapes les plus faciles du traitement et avec une pratique plus grande, finirait par tirer partie des propriétés les plus difficiles à déceler dans les images.

En d'autres termes, on pourrait concevoir le problème d'un point de vue de prise de décision (decision making Gold et Shadlen, 2007). Le système accumule des indices sensoriels sur la localisation et l'orientation de la cible à différents niveaux. Ces indices se reflètent dans différents processus neuronaux récoltés dans notre cas par la MEG. A partir de ces différents indices, une variable de décision est calculée. Lorsque la valeur de cette variable atteint un seuil déterminé, la décision est prise et une réponse est donnée. Ainsi, l'effet précoce que nous observons pourrait être dû à un indice sensoriel n'ayant pas un impact suffisamment fort sur la décision pour être corrélé avec les temps de réaction.

II. Conclusion générale

Les objets que nous percevons sont accompagnés d'un contexte riche et régulier que nous apprenons inconsciemment pour guider notre comportement. Dans un monde à la fois stable et pouvant changer rapidement, il est important que le cerveau soit doué de la capacité à incorporer très rapidement et avec une bonne précision les régularités dès qu'elles se présentent. Nous avons éclairci les mécanismes cérébraux par lesquels ces régularités sont apprises et exploitées dans le domaine visuel spatial.

Les mécanismes mis à jour dans cette thèse pourraient être des mécanismes généraux d'apprentissage et d'utilisation des régularités statistiques de l'environnement. Les activités cérébrales mises en évidence dans nos expériences sur la vision spatiale pourraient être utilisées pour l'apprentissage des régularités dans d'autres domaines sensoriels. Un important travail d'étude de ces mécanismes dans d'autres modalités sensorielles devra être effectué pour comprendre l'apprentissage des régularités contextuelles de façon générale.

N'oublions pas que le mot contexte réfère classiquement au texte entourant un mot ou une phrase (Partie I.I). Les mécanismes d'apprentissage mis en évidence ici pourraient aussi servir à l'apprentissage des relations contextuelles phonétiques et sémantiques. Le même son présenté dans différents contextes phonétiques est perçu différemment en fonction des régularités statistiques de la langue maternelle qui façonnent la perception de la parole (Diehl, Lotto et Holt, 2004). Les règles gouvernant les effets de contexte en psycholinguistique pourraient nous fournir des indices précieux pour la découverte des lois gouvernant l'apprentissage des régularités contextuelles.

Les phénomènes d'affûtage que nous invoquons pour l'apprentissage sont aussi étudiés dans la modalité olfactive (Laurent, Stopfer, Friedrich, Rabinovich, Volkovskii et Abarbanel, 2001; Stopfer et Laurent, 1999). L'odorat est un sens dont la résolution temporelle est faible et dans lequel le temps est utilisé comme une dimension d'encodage de l'information (Laurent, 1999). Des phénomènes de STDP évoqués dans cette thèse sont utilisés dans cette modalité (Cassenaer et Laurent, 2007). Le rapprochement de nos résultats des études effectuées en olfaction, notamment chez l'insecte pourrait améliorer notre vision des mécanismes qui sous-tendent l'apprentissage des régularités contextuelles.

Enfin, le contexte cognitif interne a un effet majeur sur la perception et je compte étudier ses effets sur l'apprentissage et l'exploitation du contexte sensoriel. Mon intérêt pour ce type d'études est expliqué dans la toute dernière partie de cette thèse, page suivante.

III. Perspectives

Après avoir étudié l'influence du contexte sensoriel sur la perception en vision, je souhaite engager des recherches sur l'effet du contexte cognitif sur la perception. Le contexte cognitif a été considéré constant pendant toute cette thèse. Les sujets effectuaient la même tâche et conservaient la même cible pendant toute l'expérience. Leur motivation n'était pas manipulée non plus au cours de l'expérience.

Je souhaite étudier les effets de la motivation et de changement de cible, sur l'apprentissage et l'exploitation des relations contextuelles en vision.

L'état interne du sujet détermine de façon radicale le traitement de l'information sensorielle et les actions qu'il entreprend. Des travaux récents sur l'apprentissage dépendant de l'état interne (*state dependent learning*) montrent, notamment via l'intervention de neuromodulateurs tels que l'acétylcholine ou la noradrénaline, que certains souvenirs ne peuvent être rappelés que si le même neuromodulateur est présent pendant l'apprentissage et au moment du rappel.

La motivation du sujet détermine ainsi de façon importante la façon dont il traite l'information sensorielle. La motivation d'un individu détermine en effet ses buts et les tâches qu'il accomplit, lesquels influencent de façon prépondérante la façon dont il alloue son attention dans l'environnement (Posner, 1980). La motivation de sujets humains peut être manipulée en lui promettant des récompenses monétaires variables pendant une expérience. Dans une expérience d'indication contextuel, une valeur monétaire différente pourrait être attribuée à différents essais pour observer l'effet sur la motivation des sujets. Les contextes « chers » seraient-ils mieux appris que les contextes « pas chers » ?

La tâche en cours organise la priorité donnée à un type d'information plutôt qu'à un autre dans le traitement sensoriel de l'information. Oliva et Schyns ont montré que les différentes composantes de l'essentiel de la scène se voient attribuer un poids différent dans la décision (Oliva et Schyns, 1997; Schyns, 1998). Le poids donné à différents canaux de traitement sensoriel varie avec la tâche (Pashler et coll., 2001; Sowden et Schyns, 2006). La manipulation de l'échelle pertinente pour réaliser la tâche, permettrait d'étudier en détail comment l'attention interagit avec l'apprentissage en indication contextuel.

Voici une expérience simple qui permettrait d'étudier l'influence de la tâche sur l'apprentissage des relations contextuelles. Dans une expérience de recherche visuelle, deux cibles possibles seraient présentes dans des contextes de distracteurs. Des images plus ou moins naturelles pourraient être utilisées, en gardant à l'esprit que les connaissances dans des scènes réelles deviennent facilement conscientes. Le facteur crucial de cette expérience serait – outre le caractère prédictif ou non de certains contextes de distracteurs – un chan-

gement de cible en milieu d'expérience. J'aimerais étudier les effets de ce changement de cible sur les réponses cérébrales et le comportement oculaire des sujets. Une question immédiate qui se pose : les sujets pourraient-ils apprendre la position de la nouvelle cible dans le contexte donné plus rapidement que la première ? Des résultats chez le rat montrant que ceux-ci sont capables d'intégrer de nouvelles connaissances spatiales dans un contexte connu (Tse, Langston, Kakeyama, Bethus, Spooner, Wood, Witter et Morris, 2007) prédisent que l'apprentissage pourrait alors se produire et faciliter le comportement en un coup.

Enfin, la tâche en cours détermine de façon primordiale les mouvements oculaires. Ceux-ci sont déclenchés « juste à temps » pour capturer les caractéristiques de l'image essentielles à l'accomplissement de la tâche et sont guidés par les récompenses attendues (Hayhoe et Ballard, 2005). Pour cela, l'utilisation de tâches accomplies en plusieurs étapes dans un environnement dynamique fournirait des informations précieuses sur la façon dont les connaissances sur le monde influencent nos actions dans le monde réel.

Ces questions m'intéressent et des articles intitulés « Target switching and contextual cueing in realistic scenes » ou « Monetary value improves the implicit memory of scene contingencies : an EEG-fMRI study » être publiés par Chaumon et collaborateurs dans les années à venir.

Bibliographie

- Abeles M (1982) Local cortical circuits : An electrophysiological study. Berlin: Springer-Verlag.
- Aggleton JP, Brown MW (1999) Episodic memory, amnesia and the hippocampal-anterior thalamic axis. *Behavioral and Brain Sciences* 22(3): 425-+.
- Ahissar M, Hochstein S (1993) Attentional control of early perceptual learning. *Proc Natl Acad Sci U S A* 90(12): 5718-22.
- Ahissar M, Hochstein S (1997) Task difficulty and the specificity of perceptual learning. *Nature* 387(6631): 401-6.
- Ahissar M, Hochstein S (2004) The reverse hierarchy theory of visual perceptual learning. *Trends Cogn Sci* 8(10): 457-64.
- Albright TD, Stoner GR (2002) Contextual influences on visual processing. *Annu Rev Neurosci* 25: 339-79.
- Allman J, Miezin F, McGuinness E (1985) Stimulus Specific Responses from Beyond the Classical Receptive Field: Neurophysiological Mechanisms for Local-Global Comparisons in Visual Neurons. *Annual Review of Neuroscience* 8(1): 407-30.
- Amano K, Goda N, Nishida Sy, Ejima Y, Takeda T, Ohtani Y (2006) Estimation of the Timing of Human Visual Perception from Magnetoencephalography. *J Neurosci* 26(15): 3981-91.
- Aminoff E, Gronau N, Bar M (2007) The Parahippocampal Cortex Mediates Spatial and Nonspatial Associations. *Cereb Cortex* 17(7): 1493-503.
- Attneave F (1954) Some informational aspects of visual perception. *Psychological Review* 61(3): 183-93.
- Bacon-Mace N, Mace MJM, Fabre-Thorpe M, Thorpe SJ (2005) The time course of visual processing: Backward masking and natural scene categorisation. *Vision Research* 45(11): 1459-69.
- Baddeley R (1997) The correlational structure of natural images and the calibration of spatial representations. *Cognitive Science* 21(3): 351-71.
- Badgaiyan RD (2005) Conscious awareness of retrieval: an exploration of the cortical connectivity. *International Journal of Psychophysiology* 55(2): 257-62.
- Bar M (2003) A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. *J Cogn Neurosci* 15(4): 600 - 9.
- Bar M (2004) Visual objects in context. *Nat Rev Neurosci* 5(8): 617-29.
- Bar M, Aminoff E (2003) Cortical analysis of visual context. *Neuron* 38(2): 347-58.
- Bar M, Kassam KS, Ghuman AS, Boshyan J, Schmidt AM, Dale AM, Hamalainen MS, Marinkovic K, Schacter DL, Rosen BR, Halgren E (2006) Top-down facilitation of visual recognition. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103(2): 449-54.
- Bar M, Ullman S (1996) Spatial context in recognition. *Perception* 25(3): 343 - 52.
- Barlow H (2001) The exploitation of regularities in the environment by the brain. *Behav Brain Sci* 24(4): 602-7; discussion 52-71.
- Bi G-q, Poo M-m (1998) Synaptic Modifications in Cultured Hippocampal Neurons: Dependence on Spike Timing, Synaptic Strength, and Postsynaptic Cell Type. *J Neurosci* 18(24): 10464-72.
- Bi G-Q, Rubin J (2005) Timing in synaptic plasticity: from detection to integration. *Trends in Neurosciences* 28(5): 222-28.
- Biederman I (1972) Perceiving real-world scenes. *Science* 177(43): 77 - 80.
- Biederman I (1981) On the semantics of a glance at a scene. In: *Perceptual Organization* (Pomerantz MKJR, ed.), pp 213-63. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Biederman I (1987) Recognition-by-components: a theory of human image understanding. *Psychol Rev* 94(2): 115-47.
- Biederman I, Mezzanotte RJ, Rabinowitz JC (1982) Scene perception: detecting and judging objects undergoing relational violations. *Cognit Psychol* 14(2): 143-77.

Bibliographie

- Born RT, Bradley DC (2005) Structure and Function of Visual Area MT. *Annual Review of Neuroscience* 28(1): 157-89.
- Bornstein RF (1989) Exposure and affect: Overview and meta-analysis of research, 1968-1987. *Psychological Bulletin* 106(2): 265-89.
- Bosking WH, Zhang Y, Schofield B, Fitzpatrick D (1997) Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex. *J Neurosci* 17(6): 2112-27.
- Bradley DC, Andersen RA (1998) Center-surround antagonism based on disparity in primate area MT. *J Neurosci* 18(18): 7552-65.
- Brady TF, Chun MM (2007) Spatial constraints on learning in visual search: modeling contextual cuing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 33(4): 798 - 815.
- Broadbent D (1958) *Perception and Communication*. London: Pergamon Press.
- Brockmole J, Castelhana M, Henderson J (2006) Contextual cueing in naturalistic scenes: Global and local contexts. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 32(4): 699 - 706.
- Brockmole J, Henderson J (2006) Recognition and attention guidance during contextual cueing in real-world scenes: evidence from eye movements. *Q J Exp Psychol (Colchester)* 59(7): 1177 - 87.
- Brockmole J, Henderson J (2006) Using realworld scenes as contextual cues for search. *Visual Cognition* 13: 99-108.
- Brown MW, Aggleton JP (2001) Recognition memory: What are the roles of the perirhinal cortex and hippocampus? *Nat Rev Neurosci* 2(1): 51-61.
- Buckley MJ, Gaffan D (2006) Perirhinal cortical contributions to object perception. *Trends Cogn Sci*.
- Bullier J (2001) Integrated model of visual processing. *Brain Research Reviews* 36(2-3): 96-107.
- Buschman TJ, Miller EK (2007) Top-Down Versus Bottom-Up Control of Attention in the Prefrontal and Posterior Parietal Cortices. *Science* 315(5820): 1860-62.
- Carrasco M (2006) Covert attention increases contrast sensitivity: psychophysical, neurophysiological and neuroimaging studies. In: *Visual Perception, Part 1, Fundamentals of Vision: Low and Mid-Level Processes in Perception*, pp 33-70.
- Carrasco M, Ling S, Read S (2004) Attention alters appearance. *Nat Neurosci* 7(3): 308-13.
- Cassenaer S, Laurent G (2007) Hebbian STDP in mushroom bodies facilitates the synchronous flow of olfactory information in locusts. *Nature* 448(7154): 709-U12.
- Castelhana M, Franconeri S, Curby K, Shomstein S (2008) Object Perception, Attention, and Memory 2007 Conference Report 15th Annual Meeting, Long Beach, California, USA. *Visual Cognition* 16(1): 90 - 143.
- Chaumon M, Adam C, Hasboun D, Tallon-Baudry C (En préparation) Unconscious contextual learning affects neural responses temporally early in anatomically late stages of visual processing.
- Chaumon M, Drouet V, Tallon-Baudry C (2008) Unconscious associative memory affects visual processing before 100 ms. *Journal of Vision* 8(3): 1-10.
- Chaumon M, Schwartz D, Tallon-Baudry C (En révision) Unconscious learning versus visual perception: dissociable roles for gamma oscillations revealed in MEG. *Journal of Cognitive Neuroscience*.
- Chun M, Phelps E (1999) Memory deficits for implicit contextual information in amnesic subjects with hippocampal damage. *Nat Neurosci* 2(9): 844 - 7.
- Chun MM (2000) Contextual cueing of visual attention. *Trends Cogn Sci* 4(5): 170-78.
- Chun MM, Jiang Y (1998) Contextual cueing: implicit learning and memory of visual context guides spatial attention. *Cognit Psychol* 36(1): 28-71.
- Chun MM, Jiang Y (1999) Top-down attentional guidance based on implicit learning of visual covariation. *Psychol Sci* 10(4): 360-65.
- Chun MM, Jiang Y (2003) Implicit, long-term spatial contextual memory. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 29(2): 224-34.
- Cleeremans A, Destrebecqz A, Boyer M (1998) Implicit learning: news from the front. *Trends in Cognitive Sciences* 2(10): 406-16.
- Conty L (2004-2005) "Popote" effects in search for direct and averted gaze. members VaCt. Paris

Bibliographie

- Corbetta M, Kincade JM, Ollinger JM, McAvoy MP, Shulman GL (2000) Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat Neurosci* 3(3): 292-7.
- Corbetta M, Miezin FM, Dobmeyer S, Shulman GL, Petersen SE (1991) Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *J Neurosci* 11(8): 2383-402.
- Corbetta M, Shulman GL (2002) Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 3(3): 201-15.
- Dan Y, Poo M-M (2006) Spike Timing-Dependent Plasticity: From Synapse to Perception. *Physiol Rev* 86(3): 1033-48.
- De Weerd P, Gattass R, Desimone R, Ungerleider LG (1995) Responses of cells in monkey visual cortex during perceptual filling-in of an artificial scotoma. *Nature* 377(6551): 731 - 4.
- Delorme A, Richard G, Fabre-Thorpe M (1999) Rapid processing of complex natural scenes: A role for the magnocellular visual pathways? *Neurocomputing* 26-7: 663-70.
- Desimone R (1996) Neural mechanisms for visual memory and their role in attention. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93(24): 13494-9.
- Desimone R, Duncan J (1995) Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci* 18: 193-222.
- Diana RA, Yonelinas AP, Ranganath C (2007) Imaging recollection and familiarity in the medial temporal lobe: a three-component model. *Trends in Cognitive Sciences* 11(9): 379-86.
- Diehl RL, Lotto AJ, Holt LL (2004) Speech perception. *Annual Review of Psychology* 55: 149-79.
- Dienes Z, Scott R (2005) Measuring unconscious knowledge: distinguishing structural knowledge and judgment knowledge. *Psychol Res* 69(5-6): 338-51.
- Dienes Zn, Altmann GTM, Kwan L, Goode A (1995) Unconscious knowledge of artificial grammars is applied strategically. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 21(5): 1322-38.
- Donaldson W (1996) The role of decision processes in remembering and knowing. *Mem Cognit* 24(4): 523 - 33.
- Downar J, Crawley AP, Mikulis DJ, Davis KD (2000) A multimodal cortical network for the detection of changes in the sensory environment. *Nat Neurosci* 3(3): 277-83.
- Driver J, Frith C (2000) Shifting baselines in attention research. *Nat Rev Neurosci* 1(2): 147-8.
- Duncan J (1984) Selective attention and the organization of visual information. *J Exp Psychol Gen* 113(4): 501-17.
- Egeth HE, Yantis S (1997) Visual attention: control, representation, and time course. *Annu Rev Psychol* 48: 269-97.
- Egly R, Driver J, Rafal RD (1994) Shifting visual attention between objects and locations - Evidence from normal and parietal lesion subjects. *Journal of Experimental Psychology-General* 123(2): 161-77.
- Eichenbaum H, Yonelinas AP, Ranganath C (2007) The Medial Temporal Lobe and Recognition Memory. *Annual Review of Neuroscience* 30(1): 123-52.
- Eimer M (1996) The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 99(3): 225-34.
- Einhäuser W, Rutishauser U, Koch C (2008) Task-demands can immediately reverse the effects of sensory-driven saliency in complex visual stimuli. *Journal of Vision* 8(2): 1-19.
- Endo N, Takeda Y (2004) Selective learning of spatial configuration and object identity in visual search. *Percept Psychophys* 66(2): 293-302.
- Endo N, Takeda Y (2005) Use of spatial context is restricted by relative position in implicit learning. *Psychonomic Bulletin & Review* 12: 880-85.
- Engel AK, Fries P, Singer W (2001) Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nat Rev Neurosci* 2(10): 704-16.
- Epstein R (2005) The cortical basis of visual scene processing. *Visual Cognition* 12(6): 954 - 78.
- Epstein R, Harris A, Stanley D, Kanwisher N (1999) The Parahippocampal Place Area: Recognition, Navigation, or Encoding? *Neuron* 23(1): 115-25.

Bibliographie

- Epstein R, Kanwisher N (1998) A cortical representation of the local visual environment. *Nature* 392(6676): 598-601.
- Eriksen CW, Collins JF (1969) Temporal course of selective attention. *J Exp Psychol* 80(2): 254 - 61.
- Eriksen CW, St James JD (1986) Visual attention within and around the field of focal attention - a zoom lens model. *Perception & Psychophysics* 40(4): 225-40.
- Eriksen CW, Yeh YY (1985) Allocation of attention in the visual field. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 11(5): 583-97.
- Fabre-Thorpe M, Delorme A, Marlot C, Thorpe S (2001) A Limit to the Speed of Processing in Ultra-Rapid Visual Categorization of Novel Natural Scenes. *Journal of Cognitive Neuroscience* 13(2): 171-80.
- Fanselow MS, Poulos AM (2005) The neuroscience of mammalian associative learning. *Annu Rev Psychol* 56: 207 - 34.
- Fecteau JH, Munoz DP (2003) Exploring the consequences of the previous trial. *Nat Rev Neurosci* 4(6): 435-43.
- Fecteau JH, Munoz DP (2006) Saliency, relevance, and firing: a priority map for target selection. *Trends Cogn Sci*.
- Fell J, Klaver P, Lehnertz K, Grunwald T, Schaller C, Elger CE, Fernandez G (2001) Human memory formation is accompanied by rhinal-hippocampal coupling and decoupling. *Nat Neurosci* 4(12): 1259-64.
- Field DJ, Hayes A, Hess RF (1993) Contour integration by the human visual system: Evidence for a local "association field". *Vision Research* 33(2): 173-93.
- Fiser J, Aslin RN (2001) Unsupervised statistical learning of higher-order spatial structures from visual scenes. *Psychol Sci* 12(6): 499-504.
- Fiser J, Aslin RN (2005) Encoding multielement scenes: statistical learning of visual feature hierarchies. *J Exp Psychol Gen* 134(4): 521-37.
- Folk CL, Remington RW, Johnston JC (1992) Involuntary covert orienting is contingent on attentional control settings. *J Exp Psych Human Percept & Perform* 18: 1030-44.
- Foster DJ, Wilson MA (2006) Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state. *Nature* 440(7084): 680-83.
- Frensch PA, Runger D (2003) Implicit learning. *Current Directions in Psychological Science* 12(1): 13-18.
- Friedman A (1979) Framing pictures: the role of knowledge in automatized encoding and memory for gist. *J Exp Psychol Gen* 108(3): 316-55.
- Friedman D, Cycowicz YM, Gaeta H (2001) The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 25(4): 355-73.
- Fries P, Reynolds JH, Rorie AE, Desimone R (2001) Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science* 291(5508): 1560-3.
- Garrigan P, Kellman PJ (2008) Perceptual learning depends on perceptual constancy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(6): 2248-53.
- Gauthier I, Tarr MJ (1997) Becoming a "Greeble" expert: exploring mechanisms for face recognition. *Vision Res* 37(12): 1673-82.
- Gerrits HJ, De Haan B, Vendrik AJ (1966) Experiments with retinal stabilized images. Relations between the observations and neural data. *Vision Res* 6(7): 427 - 40.
- Gilbert CD (1994) Early perceptual learning. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91(4): 1195-7.
- Gilbert CD (1994) Learning. Neuronal dynamics and perceptual learning. *Curr Biol* 4(7): 627-9.
- Gilbert CD, Sigman M, Crist RE (2001) The neural basis of perceptual learning. *Neuron* 31(5): 681-97.
- Goffaux V, eacute, rie, Jacques C, Mouraux A, Oliva A, Schyns P, Rossion B (2005) Diagnostic colours contribute to the early stages of scene categorization: Behavioural and neurophysiological evidence. *Visual Cognition* 12(6): 878 - 92.
- Gold JI, Shadlen MN (2007) The Neural Basis of Decision Making. *Annual Review of Neuroscience* 30(1): 535-74.

Bibliographie

- Goujon A (2007) Apprentissage implicite de regularites contextuelles au cours de l'analyse de scenes visuelles. In: *Laboratoire de Psychologie Cognitive*. Marseille: Université de Provence. pp 232.
- Goujon A, Didierjean A, Marmèche E (2007) Contextual cueing based on specific and categorical properties of the environment. *Visual Cognition* 15(3): 257 - 75.
- Goujon A, Didierjean A, Marmèche E (In press) Semantic contextual cueing and visual attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*.
- Green JJ, McDonald JJ (2008) Electrical Neuroimaging Reveals Timing of Attentional Control Activity in Human Brain. *PLoS Biology* 6(4): e81.
- Greene AJ, Gross WL, Elsinger CL, Rao SM (2007) Hippocampal differentiation without recognition: An fMRI analysis of the contextual cueing task. *Learn Mem* 14(8): 548-53.
- Grill-Spector K, Henson R, Martin A (2006) Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends Cogn Sci* 10(1): 14-23.
- Gruber T, Giabbiconi CM, Trujillo-Barreto NJ, Muller MM (2006) Repetition suppression of induced gamma band responses is eliminated by task switching. *Eur J Neurosci* 24(9): 2654-60.
- Gruber T, Muller MM (2005) Oscillatory brain activity dissociates between associative stimulus content in a repetition priming task in the human EEG. *Cereb Cortex* 15(1): 109-16.
- Gruber T, Muller MM (2006) Oscillatory brain activity in the human EEG during indirect and direct memory tasks. *Brain Res*.
- Gruber T, Muller MM, Keil A (2002) Modulation of induced gamma band responses in a perceptual learning task in the human EEG. *J Cogn Neurosci* 14(5): 732-44.
- Gruber T, Tsivilis D, Montaldi D, Muller MM (2004) Induced gamma band responses: an early marker of memory encoding and retrieval. *Neuroreport* 15(11): 1837-41.
- Guyonneau R, VanRullen R, Thorpe SJ (2005) Neurons Tune to the Earliest Spikes Through STDP. *Neural Comp* 17(4): 859-79.
- Habib R, Nyberg L, Tulving E (2003) Hemispheric asymmetries of memory: the HERA model revisited. *Trends in Cognitive Sciences* 7(6): 241-45.
- Hayhoe M, Ballard D (2005) Eye movements in natural behavior. *Trends Cogn Sci* 9(4): 188-94.
- Helmholtz Hv (1995) *Des perceptions Visuelles*. In: *Optique physiologique (fils VMe, ed.)*, pp 561-1057. Paris.
- Henderson JM, Hollingworth A (1999) High-level scene perception. *Annu Rev Psychol* 50: 243-71.
- Henson R, Shallice T, Dolan R (2000) Neuroimaging evidence for dissociable forms of repetition priming. *Science* 287(5456): 1269-72.
- Henson RN (2003) Neuroimaging studies of priming. *Prog Neurobiol* 70(1): 53-81.
- Herrmann CS, Munk MH, Engel AK (2004) Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization. *Trends Cogn Sci* 8(8): 347-55.
- Hintzman DL, Caulton DA, Levitin DJ (1998) Retrieval dynamics in recognition and list discrimination: further evidence of separate processes of familiarity and recall. *Mem Cognit* 26(3): 449 - 62.
- Hintzman DL, Curran T (1994) Retrieval Dynamics of Recognition and Frequency Judgments: Evidence for Separate Processes of Familiarity and Recall. *Journal of Memory and Language* 33(1): 1-18.
- Hoffmann J, Sebald A (2005) Local Contextual Cuing in Visual Search. *Experimental Psychology* 52(1): 31-38.
- Hollingworth A, Henderson JM (1998) Does consistent scene context facilitate object perception? *Journal of Experimental Psychology-General* 127(4): 398-415.
- Hoogenboom N, Schoffelen JM, Oostenveld R, Parkes LM, Fries P (2006) Localizing human visual gamma-band activity in frequency, time and space. *Neuroimage* 29(3): 764-73.
- Hopf JM, Luck SJ, Girelli M, Hagner T, Mangun GR, Scheich H, Heinze HJ (2000) Neural sources of focused attention in visual search. *Cereb Cortex* 10(12): 1233-41.
- Hosaka R, Araki O, Ikeguchi T (2008) STDP provides the substrate for igniting synfire chains by spatio-temporal input patterns. *Neural Computation* 20(2): 415-35.
- Hubel DH, Wiesel TN (1998) Early Exploration of the Visual Cortex. *Neuron* 20(3): 401-12.
- Itti L, Koch C (2001) Computational modelling of visual attention. *Nat Rev Neurosci* 2(3): 194-203.

Bibliographie

- Jacoby LL (1991) A process dissociation framework : separating automatic from intentional uses of memory. *J mem lang* 30(5): 513-41.
- Jensen O, Kaiser J, Lachaux JP (2007) Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends Neurosci*.
- Jiang Y, Chun MM (2001) Selective attention modulates implicit learning. *Q J Exp Psychol A* 54(4): 1105-24.
- Jiang Y, Leung AW (2005) Implicit learning of ignored visual context. *Psychon Bull Rev* 12(1): 100-6.
- Jiang Y, Song J, Rigas A (2005) High-capacity spatial contextual memory. *Psychon Bull Rev* 12(3): 524 - 9.
- Jiang Y, Wagner LC (2004) What is learned in spatial contextual cuing--configuration or individual locations? *Percept Psychophys* 66(3): 454-63.
- Jimenez L (2003) Attention and Implicit learning. Amsterdam/Philadelphia: John Benjamins.
- Johnson JS, Woodman GF, Braun E, Luck SJ (2007) Implicit memory influences the allocation of attention in visual cortex. *Psychonomic Bulletin & Review* 14: 834-39.
- Jungé JA, Scholl BJ, Chun MM (2007) How is spatial context learning integrated over signal versus noise? A primacy effect in contextual cueing. *Visual Cognition* 15(1): 1 - 11.
- Kaiser J, Lutzenberger W (2003) Induced gamma-band activity and human brain function. *Neuroscientist* 9(6): 475-84.
- Kamin LJ (1969) Predictability, surprise, attention, and conditioning. In: Punishment and aversive behavior (Campbell BA, Church RM, eds.), pp 279-96. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Kanizsa G (1979) Organization in Vision: Essays on Gestalt Perception. New York: Praeger.
- Kanwisher N, Wojciulik E (2000) Visual attention: insights from brain imaging. *Nat Rev Neurosci* 1(2): 91-100.
- Kapadia MK, Ito M, Gilbert CD, Westheimer G (1995) Improvement in visual sensitivity by changes in local context: Parallel studies in human observers and in V1 of alert monkeys. *Neuron* 15(4): 843-56.
- Kastner S, Pinsk MA, De Weerd P, Desimone R, Ungerleider LG (1999) Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron* 22(4): 751-61.
- Klein RM (2000) Inhibition of return. *Trends in Cognitive Sciences* 4(4): 138-47.
- Koch C, Ullman S (1985) Shifts in selective visual attention: towards the underlying neural circuitry. *Hum Neurobiol* 4(4): 219-27.
- Kopell N, Ermentrout GB, Whittington MA, Traub RD (2000) Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(4): 1867-72.
- Kourtzi Z, DiCarlo JJ (2006) Learning and neural plasticity in visual object recognition. *Curr Opin Neurobiol* 16(2): 152-8.
- Kunar MA, Flusberg S, Horowitz TS, Wolfe JM (2007) Does contextual cuing guide the deployment of attention? *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 33(4): 816-28.
- Kveraga K, Ghuman AS, Bar M (2007) Top-down predictions in the cognitive brain. *Brain and Cognition* 65(2): 145-68.
- Lamme VA (1995) The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *J Neurosci* 15(2): 1605-15.
- Laurent G (1999) A Systems Perspective on Early Olfactory Coding. *Science* 286(5440): 723-28.
- Laurent G, Stopfer M, Friedrich RW, Rabinovich MI, Volkovskii A, Abarbanel HDI (2001) Odor Encoding as an Active, Dynamical Process: Experiments, Computation, and Theory. *Annual Review of Neuroscience* 24(1): 263-97.
- Lee TS, Yang CF, Romero RD, Mumford D (2002) Neural activity in early visual cortex reflects behavioral experience and higher-order perceptual saliency. *Nat Neurosci* 5(6): 589-97.
- Li Z (2002) A saliency map in primary visual cortex. *Trends Cogn Sci* 6(1): 9-16.
- Lleras A, Von Muhlenen A (2004) Spatial context and top-down strategies in visual search. *Spat Vis* 17(4-5): 465-82.

Bibliographie

- Logan GD (1988) Towards an Instance Theory of Automatization. *Psych Rev* 95(4): 492-527.
- Luck SJ, Chelazzi L, Hillyard SA, Desimone R (1997) Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol* 77(1): 24-42.
- Luck SJ, Hillyard SA (1994) Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology* 31(3): 291 - 308.
- Luck SJ, Hillyard SA (1994) Spatial filtering during visual search: Evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 20(5): 1000-14.
- Manns JR, Squire LR (2001) Perceptual learning, awareness, and the hippocampus. *Hippocampus* 11(6): 776-82.
- Markram H, Lubke J, Frotscher M, Sakmann B (1997) Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic APs and EPSPs. *Science* 275(5297): 213-5.
- Masquelier T, Thorpe SJ (2007) Unsupervised learning of visual features through spike timing dependent plasticity. *PLoS Comput Biol* 3(2): e31.
- Mayes A, Montaldi D, Migo E (2007) Associative memory and the medial temporal lobes. *Trends Cogn Sci* 11(3): 126-35.
- McCotter M, Gosselin F, Sowden P, Schyns P (2005) The use of visual information in natural scenes. *Visual Cognition* 12(6): 938 - 53.
- McElree B, Dolan PO, Jacoby LL (1999) Isolating the contributions of familiarity and source information to item recognition: A time course analysis. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 25(3): 563-82.
- Melcher D, Papathomas TV, Vidnyanszky Z (2005) Implicit attentional selection of bound visual features. *Neuron* 46(5): 723-9.
- Miyashita Y, Hayashi T (2000) Neural representation of visual objects: encoding and top-down activation. *Curr Opin Neurobiol* 10(2): 187-94.
- Montgomery SM, Buzsaki G (2007) Gamma oscillations dynamically couple hippocampal CA3 and CA1 regions during memory task performance. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104(36): 14495-500.
- Moore E, Laiti L, Chelazzi L (2003) Associative knowledge controls deployment of visual selective attention. *Nat Neurosci* 6(2): 182-89.
- Moran J, Desimone R (1985) Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* 229(4715): 782-84.
- Motter BC (1993) Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *J Neurophysiol* 70(3): 909-19.
- Motter BC (1994) Neural correlates of attentive selection for color or luminance in extrastriate area V4. *J Neurosci* 14(4): 2178-89.
- Mruczek REB, Sheinberg DL (2007) Context familiarity enhances target processing by inferior temporal cortex neurons. *Journal of Neuroscience* 27(32): 8533-45.
- Muller HJ, Rabbitt PM (1989) Reflexive and voluntary orienting of visual attention: time course of activation and resistance to interruption. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 15(2): 315-30.
- Murray EA, Richmond BJ (2001) Role of perirhinal cortex in object perception, memory, and associations. *Curr Opin Neurobiol* 11(2): 188-93.
- Najemnik J, Geisler WS (2005) Optimal eye movement strategies in visual search. *Nature* 434(7031): 387-91.
- Navon D (1977) Forest before trees: The precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology* 9(3): 353-83.
- Neumann O, Klotz W (1994) Motor responses to nonreportable, masked stimuli: where is the limit of direct parameter specification? In: *Conscious and nonconscious information processing* (Umiltà C, Moscovitch M, eds.), pp 123-50. Cambridge, MA: MIT Press.
- O'Connor DH, Fukui MM, Pinsk MA, Kastner S (2002) Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nat Neurosci* 5(11): 1203-9.
- O'Craven KM, Downing PE, Kanwisher N (1999) fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 401(6753): 584-7.

Bibliographie

- Ogawa H, Kumada T (in press) The encoding process of nonconfigural information in contextual cuing. *Perception Psychophysics*.
- Oliva A (2005) Gist of the scene. In: the *Encyclopedia of Neurobiology of Attention* (Itti L, Rees G, Tsotsos JK, eds.), pp 251-56. San Diego, CA: Elsevier.
- Oliva A, Schyns PG (1997) Coarse blobs or fine edges? Evidence that information diagnosticity changes the perception of complex visual stimuli. *Cognit Psychol* 34(1): 72-107.
- Oliva A, Schyns PG (2000) Diagnostic colors mediate scene recognition. *Cognit Psychol* 41(2): 176 - 210.
- Oliva A, Torralba A (2001) Modeling the Shape of the Scene: A Holistic Representation of the Spatial Envelope. *International Journal of Computer Vision* V42(3): 145-75.
- Oliva A, Torralba A (2006) Building the gist of a scene: the role of global image features in recognition. *Prog Brain Res* 155: 23-36.
- Oliva A, Torralba A (2007) The role of context in object recognition. *Trends in Cognitive Sciences* 11(12): 520-27.
- Oliva A, Torralba A, Castelano MS, Henderson JM (2003) Top-down control of visual attention in object detection. In: (Press W-I, ed.) *Proceedings of the 2003 IEEE International Conference on Image Processing*. pp 253-56.
- Olshausen BA, Field DJ (1996) Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. *Nature* 381(6583): 607-09.
- Olson I, Chun M (2001 Sep) Temporal contextual cuing of visual attention. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 27(5): 1299 - 313.
- Olson IR, Chun MM (2002) Perceptual constraints on implicit learning of spatial context. *Visual Cognition* 9(3): 273 - 302.
- Olson IR, Chun MM, Allison T (2001) Contextual guidance of attention: human intracranial event-related potential evidence for feedback modulation in anatomically early temporally late stages of visual processing. *Brain* 124(Pt 7): 1417-25.
- Ono F, Jiang Y, Kawahara J (2005) Intertrial temporal contextual cuing: association across successive visual search trials guides spatial attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 31(4): 703-12.
- Osipova D, Takashima A, Oostenveld R, Fernandez G, Maris E, Jensen O (2006) Theta and gamma oscillations predict encoding and retrieval of declarative memory. *J Neurosci* 26(28): 7523-31.
- Paller KA, Wagner AD (2002) Observing the transformation of experience into memory. *Trends Cogn Sci* 6(2): 93-102.
- Palmer SE (1975) The effects of contextual scenes on the identification of objects. *Memory & Cognition* 3(5): 519-26.
- Palva S, Palva JM (2007) New vistas for alpha-frequency band oscillations. *Trends in Neurosciences* 30(4): 150-58.
- Park H, Quinlan J, Thornton E, Reder LM (2004) The effect of midazolam on visual search: Implications for understanding amnesia. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101(51): 17879-83.
- Pashler H, Johnston JC, Ruthruff E (2001) Attention and performance. *Annu Rev Psychol* 52: 629-51.
- Perruchet P, Pacton S (2006) Implicit learning and statistical learning: one phenomenon, two approaches. *Trends Cogn Sci* 10(5): 233-8.
- Peterson MS, Kramer AF (2001) Attentional guidance of the eyes by contextual information and abrupt onsets. *Percept Psychophys* 63(7): 1239-49.
- Petitmengin C (2006) Describing one's subjective experience in the second person: An interview method for the science of consciousness. *Phenomenology and the Cognitive Sciences* 5(3): 229-69.
- Pettet MW, Gilbert CD (1992) Dynamic changes in receptive-field size in cat primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 89(17): 8366 - 70.
- Polat U, Mizobe K, Pettet MW, Kasamatsu T, Norcia AM (1998) Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature* 391(6667): 580-84.

Bibliographie

- Polat U, Sagi D (1993) Lateral interactions between spatial channels: suppression and facilitation revealed by lateral masking experiments. *Vision Res* 33(7): 993 - 9.
- Posner MI (1980) Orienting of attention. *Q J Exp Psychol* 32(1): 3-25.
- Posner MI, Cohen Y (1984) Components of visual orienting. In: *Attention and Performance* (H. B, D. B, eds.), pp 531-56: Erlbaum.
- Posner MI, Dehaene S (1994) Attentional networks. *Trends in Neurosciences* 17(2): 75-79.
- Posner MI, Driver J (1992) The neurobiology of selective attention. *Current Opinion in Neurobiology* 2(2): 165-69.
- Pothos EM (2007) Theories of artificial grammar learning. *Psychological Bulletin* 133(2): 227-44.
- Potter MC (1976) Short-term conceptual memory for pictures. *J Exp Psychol [Hum Learn]* 2(5): 509-22.
- Potter MC, Levy EI (1969) Recognition memory for a rapid sequence of pictures. *J Exp Psychol* 81(1): 10 - 5.
- Ranganath C, Rainer G (2003) Neural mechanisms for detecting and remembering novel events. *Nat Rev Neurosci* 4(3): 193-202.
- Rausei V, Makovski T, Jiang YV (2007) Attention dependency in implicit learning of repeated search context. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 60(10): 1321-28.
- Reber AS (1989) Implicit learning and tacit knowledge. *Journal of Experimental Psychology: General* 118(3): 219-35.
- Reddy L, Kanwisher N (2006) Coding of visual objects in the ventral stream. *Current Opinion in Neurobiology* 16(4): 408-14.
- Redgrave P, Prescott TJ, Gurney K (1999) Is the short-latency dopamine response too short to signal reward error? *Trends in Neurosciences* 22(4): 146-51.
- Reynolds JH, Chelazzi L (2004) Attentional modulation of visual processing. *Annu Rev Neurosci* 27: 611-47.
- Roelfsema PR, Lamme VA, Spekreijse H (1998) Object-based attention in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature* 395(6700): 376-81.
- Rugg MD, Curran T (2007) Event-related potentials and recognition memory. *Trends Cogn Sci* 11(6): 251-7.
- Rugg MD, Mark RE, Walla P, Schloerscheidt AM, Birch CS, Allan K (1998) Dissociation of the neural correlates of implicit and explicit memory. *Nature* 392(6676): 595-8.
- Saenz M, Buracas GT, Boynton GM (2002) Global effects of feature-based attention in human visual cortex. *Nat Neurosci* 5(7): 631-2.
- Saffran JR, Aslin RN, Newport EL (1996) Statistical Learning by 8-Month-Old Infants. *Science* 274(5294): 1926-28.
- Sakai K, Miyashita Y (1991) Neural organization for the long-term memory of paired associates. *Nature* 354(6349): 152-5.
- Salinas E, Sejnowski TJ (2001) Correlated neuronal activity and the flow of neural information. *Nat Rev Neurosci* 2(8): 539-50.
- Schacter DL, Dobbins IG, Schnyer DM (2004) Specificity of priming: a cognitive neuroscience perspective. *Nat Rev Neurosci* 5(11): 853-62.
- Schacter DL, Wig GS, Stevens WD (2007) Reductions in cortical activity during priming. *Current Opinion in Neurobiology* 17(2): 171-76.
- Schneider W, Shiffrin RM (1977) Controlled and Automatic Human Information Processing: 1. Detection, Search, and Attention. In.
- Scholl BJ (2001) Objects and attention: the state of the art. *Cognition* 80(1-2): 1-46.
- Scholl BJ, Pylyshyn ZW, Feldman J (2001) What is a visual object? Evidence from target merging in multiple object tracking. *Cognition* 80(1-2): 159-77.
- Schultz W (2000) Multiple reward signals in the brain. *Nat Rev Neurosci* 1(3): 199-207.
- Schyns PG (1998) Diagnostic recognition: task constraints, object information, and their interactions. *Cognition* 67(1-2): 147-79.

Bibliographie

- Schyns PG, Oliva A (1994) From Blobs to boundary edges: Evidence for Time- and Spatial-Scale-Dependent Scene Recognition. *Psychol Sci* 5(4): 195-200.
- Sederberg PB, Kahana MJ, Howard MW, Donner EJ, Madsen JR (2003) Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall. *J Neurosci* 23(34): 10809-14.
- Sederberg PB, Schulze-Bonhage A, Madsen JR, Bromfield EB, McCarthy DC, Brandt A, Tully MS, Kahana MJ (2007) Hippocampal and neocortical gamma oscillations predict memory formation in humans. *Cereb Cortex* 17(5): 1190-6.
- Seitz A, Watanabe T (2005) A unified model for perceptual learning. *Trends Cogn Sci* 9(7): 329-34.
- Sejnowski TJ, Paulsen O (2006) Network oscillations: emerging computational principles. *J Neurosci* 26(6): 1673-6.
- Series P, Lorenceau J, Fregnac Y (2003) The "silent" surround of V1 receptive fields: theory and experiments. *J Physiol Paris* 97(4-6): 453-74.
- Simoncelli EP, Olshausen BA (2001) Natural image statistics and neural representation. *Annu Rev Neurosci* 24: 1193-216.
- Sowden PT, Schyns PG (2006) Channel surfing in the visual brain. *Trends in Cognitive Sciences* 10(12): 538-45.
- Squire LR, Wixted JT, Clark RE (2007) Recognition memory and the medial temporal lobe: a new perspective. *Nat Rev Neurosci* 8(11): 872-83.
- Stopfer M, Laurent G (1999) Short-term memory in olfactory network dynamics. *Nature* 402(6762): 664-68.
- Summerfield J, Lepsién J, Gitelman D, Mesulam M, Nobre A (2006) Orienting attention based on long-term memory experience. *Neuron* 49(6): 905 - 16.
- Sutherland GR, McNaughton B (2000) Memory trace reactivation in hippocampal and neocortical neuronal ensembles. *Current Opinion in Neurobiology* 10(2): 180-86.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O (1999) Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn Sci* 3(4): 151-62.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O, Delpuech C, Pernier J (1997) Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans. *J Neurosci* 17(2): 722-34.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O, Fischer C (2001) Oscillatory synchrony between human extrastriate areas during visual short-term memory maintenance. *J Neurosci* 21(20): RC177.
- Thorpe S, Delorme A, Van Rullen R (2001) Spike-based strategies for rapid processing. *Neural Networks* 14(6-7): 715-25.
- Thorpe S, Fize D, Marlot C (1996) Speed of processing in the human visual system. *Nature* 381(6582): 520-2.
- Torralba A (2003) Modeling global scene factors in attention. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 20(7): 1407-18.
- Torralba A, Oliva A (2003) Statistics of natural image categories. *Network* 14(3): 391-412.
- Treisman AM, Gelade G (1980) A feature-integration theory of attention. *Cognit Psychol* 12(1): 97-136.
- Treue S (2003) Visual attention: the where, what, how and why of saliency. *Curr Opin Neurobiol* 13(4): 428-32.
- Treue S, Martínez Trujillo JC (1999) Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature* 399(6736): 575-9.
- Treue S, Maunsell JHR (1996) Attentional modulation of visual motion processing in cortical areas MT and MST. *Nature* 382(6591): 539-41.
- Tse D, Langston RF, Kakeyama M, Bethus I, Spooner PA, Wood ER, Witter MP, Morris RGM (2007) Schemas and Memory Consolidation. *Science* 316(5821): 76-82.
- Tseng YC, Li CS (2004) Oculomotor correlates of context-guided learning in visual search. *Percept Psychophys* 66(8): 1363-78.
- Tulving E (1985) Memory and consciousness. *Canadian Psychology Psychologie Canadienne* 26(1): 1-12.

Bibliographie

- VanRullen R, Koch C (2003) Visual selective behavior can be triggered by a feed-forward process. *J Cogn Neurosci* 15(2): 209-17.
- VanRullen R, Thorpe SJ (2001) The time course of visual processing: from early perception to decision-making. *J Cogn Neurosci* 13(4): 454 - 61.
- von Stein A, Sarnthein J (2000) Different frequencies for different scales of cortical integration: from local gamma to long range alpha/theta synchronization. *International Journal of Psychophysiology* 38(3): 301-13.
- Vuilleumier P, Pourtois G (2007) Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: Evidence from functional neuroimaging. *Neuropsychologia* 45(1): 174-94.
- Wallenstein GV, Eichenbaum H, Hasselmo ME (1998) The hippocampus as an associator of discontinuous events. *Trends Neurosci* 21(8): 317 - 23.
- Weiner I (1990) Neural substrates of latent inhibition: The switching model. *Psychological Bulletin* 108(3): 442-61.
- Wespapat V, Tennigkeit F, Singer W (2004) Phase sensitivity of synaptic modifications in oscillating cells of rat visual cortex. *J Neurosci* 24(41): 9067-75.
- Wig GS, Grafton ST, Demos KE, Kelley WM (2005) Reductions in neural activity underlie behavioral components of repetition priming. *Nat Neurosci* 8(9): 1228-33.
- Wiggs CL, Martin A (1998) Properties and mechanisms of perceptual priming. *Curr Opin Neurobiol* 8(2): 227-33.
- Wixted JT (2007) Dual-Process Theory and Signal-Detection Theory of Recognition Memory. *Psychological Review* 114(1): 152-76.
- Wolfe JM (1994) Guided search 2.0: a revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin Review* 1: 202-38.
- Wolfe JM (1998) Visual search. In: *Attention* (Pashler H, ed.). London, UK: University college London Press.
- Wolfe JM, Cave KR, Franzel SL (1989) Guided search: an alternative to the feature integration model for visual search. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 15(3): 419-33.
- Wolfe JM, Klempen N, Dahlen K (2000) Postattentive vision. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 26(2): 693-716.
- Womelsdorf T, Fries P (2007) The role of neuronal synchronization in selective attention. *Current Opinion in Neurobiology* 17(2): 154-60.
- Womelsdorf T, Schoffelen JM, Oostenveld R, Singer W, Desimone R, Engel AK, Fries P (2007) Modulation of neuronal interactions through neuronal synchronization. *Science* 316(5831): 1609-12.
- Woodman GF, Luck SJ (1999) Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature* 400(6747): 867-9.
- Xiang JZ, Brown MW (1998) Differential neuronal encoding of novelty, familiarity and recency in regions of the anterior temporal lobe. *Neuropharmacology* 37(4-5): 657-76.
- Yantis S, Jonides J (1990) Abrupt visual onsets and selective attention: Voluntary versus automatic allocation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 16(1): 121-34.
- Yantis S, Serences JT (2003) Cortical mechanisms of space-based and object-based attentional control. *Curr Opin Neurobiol* 13(2): 187-93.
- Yonelinas AP (2002) The Nature of Recollection and Familiarity: A Review of 30 Years of Research. *Journal of Memory and Language* 46(3): 441-517.
- Yonelinas AP, Parks CM (2007) Receiver operating characteristics (ROCs) in recognition memory: A review. *Psychological Bulletin* 133(5): 800-32.
- Zajonc RB (1968) Attitudinal Effects of Mere Exposure. *Journal of Personality and Social Psychology* 9(2): 1-27.
- Zohary E, Celebrini S, Britten KH, Newsome WT (1994) Neuronal plasticity that underlies improvement in perceptual performance. *Science* 263(5151): 1289-92.