

Université de Montréal

**Étude sur la signification fonctionnelle des potentiels  
évoqués par la figure de Kanizsa**

Par

Mathieu Brodeur

Département de physiologie

Faculté de Médecine

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures en vue de l'obtention du grade de  
Philosophiae Doctor (Ph.D.) en sciences neurologiques.

Janvier, 2007

© Mathieu Brodeur, 2007





## AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

## NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

Étude sur la signification fonctionnelle des potentiels évoqués par la figure de  
Kanizsa

Présentée par:

Mathieu Brodeur

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

Arlette Kolta  
*Présidente-rapporteur*

Franco Lepore  
*Directeur de recherche*

J. Bruno Debruille  
*Co-directeur de recherche*

Pierre Jolicoeur  
*Membre du jury*

Sidney Segalowitz  
*Examineur externe*

Stéphane Molotchnikoff  
*Représentant du doyen de la FES*



## RÉSUMÉ

Le triangle de Kanizsa est une figure illusoire composée de trois "pacmen" disposés de manière à induire la perception d'un triangle qui en réalité n'existe pas. Cette perception se manifeste à travers une série de traitements qui se résument en 1) l'interpolation d'une forme globale à partir de certains contours des inducteurs ("pacmen"), 2) l'induction de bordures illusoires entre les contours visibles utilisées pour définir la forme interpolée, et 3) la segmentation figure-fond de la forme globale. La forme illusoirement complétée est souvent qualifiée de modale, en opposition aux formes amodales qui paraissent complètes sans l'être illusoirement comme c'est le cas d'une forme partiellement cachée par une autre.

Pour comprendre le phénomène de la complétion modale, plusieurs scientifiques ont isolé des corrélats physiologiques en comparant les activités évoquées par des figures de Kanizsa à celles évoquées par des figures contrôles. De manière générale, les corrélats hémodynamiques ont essentiellement été localisés dans les aires visuelles secondaires et dans le complexe occipital latéral. Les corrélats électrophysiologiques en potentiels évoqués ont pour leur part été observés à des latences incluant la déflexion N1 et parfois la déflexion N2. Malheureusement, la figure contrôle habituellement utilisée ne permet pas d'identifier un traitement précis de la perception de la figure de Kanizsa. La figure contrôle est composée de trois "pacmen" disposés de manière à empêcher la perception du triangle, contrôlant ainsi sans discernement pour l'ensemble des traitements sollicités par la perception de la figure de Kanizsa.

Dans la présente thèse, nous avons utilisé de nouvelles figures contrôles et un nouveau mode de présentation des figures afin d'identifier avec plus de précision les traitements reflétant certains potentiels évoqués. L'expérience 1 a permis de démontrer que la N1 était fortement modulée par la possibilité d'interpoler une forme alors que la N2 était possiblement modulée par une difficulté à percevoir la figure. Les expériences 2 et 3 ont permis d'établir avec plus de certitude qu'une difficulté perceptuelle entraînait effectivement une plus grande négativité dans les potentiels évoqués débutant au niveau de la N2. Cette négativité fut alors identifiée comme étant une Ndp, c'est-à-dire une négativité à la difficulté perceptuelle. La Ndp fut utilisée dans l'expérience 4 pour déterminer dans quelle mesure la complétion modale et amodale s'influencent lorsqu'ils se manifestent dans une même figure. Les résultats ont démontré un léger avantage de la complétion modale, laissant ainsi entendre une certaine indépendance de ce processus sur celui de la complétion amodale. Finalement, en modifiant le mode de présentation de manière à isoler le plus possible le signal évoqué par les bordures illusoires, l'expérience 5 a permis de révéler un nouvel effet de bordures illusoires sur la P1.

*Mots-clés:* Vision, Figure de Kanizsa, Potentiels Évoqués, Complétion modale,  
Complétion amodale, Contours illusoires

## ABSTRACT

The Kanizsa triangle is a figure composed of three "pacman"-like shapes (the inducers) arranged in a way to allow the perception of an illusory triangle. This perception involves several processes among which are 1) Interpolation of a global form based on some part of the inducers' contours, 2) Induction of illusory contours between the inducers' contours used to define the interpolated form, and 3) the figure-ground segmentation of the global form. The illusory triangle is considered as modal on being modally completed as opposed to amodal on being amodally completed when partial completion and the inducers partially hide the illusory figure.

In order to understand modal completion, many experiments have compared the brain activation evoked by the Kanizsa figure with those evoked by a control figure. The hemodynamic correlates observed following this comparison have been mostly located in the secondary visual area and in the lateral occipital complex. Differences of visual evoked potentials have also been observed, particularly around the N1 deflection and sometimes around the N2 deflection. Unfortunately, the control figure generally used had its "pacmen" rotated so that the global form was entirely disrupted. It can thus not be determined which of the specific processes involved in the perception of the Kanizsa figure is indexed by the difference of brain activation.

In the present work, we used new control figures and a different mode of figure presentation to identify the processes reflected by the visual potentials evoked by the Kanizsa figure. Experiment 1 shows that the N1 is clearly modulated by the

possibility of interpolating a global form, while the N2 is possibly modulated by a difficulty at perceiving the figures. This possibility was verified in the experiments 2 and 3 by showing that the visual potentials starting around the N2 were negatively shifted by a greater difficulty at perceiving the global form. Accordingly, this effect was named Npd (negativity to perceptual difficulty). In the experiment 4, the Npd was used to explore the influence that modal and amodal completion exerts on each other when they occur simultaneously in the same figure. Results indicated that modal completion was slightly advantaged, thus suggesting that this completion might be independent from the amodal completion. Finally, in experiment 5, we modified the way figures were presented in order to isolate the visual potentials evoked specifically by the illusory contours. Using such mode of presentation, we found a P1 effect to illusory contours.

*Keywords:* Vision, Kanizsa figure, Evoked potentials, Modal completion, Amodal completion, Illusory contours



## TABLE DES MATIÈRES

<b>RÉSUMÉ</b> .....	<b>iii</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>v</b>
<b>LISTE DES TABLES</b> .....	<b>xi</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b> .....	<b>xii</b>
<b>LISTES DES ABBRÉVIATIONS</b> .....	<b>xviii</b>
<b>DÉDICACE</b> .....	<b>xix</b>
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	<b>xx</b>
<b>CHAPITRE 1: INTRODUCTION GÉNÉRALE</b> .....	<b>1</b>
1.1- LA PERCEPTION VISUELLE .....	2
<i>L'interpolation</i> .....	3
<i>La modulation perceptuelle et l'induction</i> .....	6
<i>Les illusions</i> .....	10
<i>La figure de Kanizsa</i> .....	11
1.2- L'INTERPOLATION DE LA FORME ILLUSOIRE .....	12
1.3- L'INDUCTION DES BORDURES ILLUSOIRES .....	13
<i>L'approche cognitive</i> .....	13
<i>L'approche physiologique</i> .....	16
<i>Les mécanismes de l'induction des bordures illusoires</i> .....	20
1.4- L'INDUCTION DE LA LUMINANCE .....	24
<i>Le contraste simultané</i> .....	24
<i>Les mécanismes tardifs</i> .....	26
1.5- L'INDUCTION D'UNE PROFONDEUR (LA COMPLÉTION) .....	28
<i>La complétion modale et amodale</i> .....	28
<i>Les indices de superposition et l'attribution des contours</i> .....	31
<i>Les mécanismes de l'attribution de contour et de surface</i> .....	34
<i>La bistabilité</i> .....	36
1.6- LES CORRÉLATS PHYSIOLOGIQUES DU TRAITEMENT DE LA FIGURE DE KANIZSA CHEZ L'HUMAIN .....	37
<i>Les bases neuronales de la perception visuelle</i> .....	39

<i>Les activités hémodynamiques évoquées par les figures de Kanizsa .....</i>	43
<i>Les potentiels évoqués .....</i>	44
<i>Les potentiels visuels évoqués par les figures de Kanizsa .....</i>	50
<i>Autres techniques utilisées dans l'étude des figures de Kanizsa ..</i>	52
<b>CHAPITRE 2: OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES .....</b>	<b>54</b>
<i>Objectif 1 : Identification de la signification fonctionnelle des potentiels évoqués par les figures de Kanizsa .....</i>	55
<i>Objectif 2 : Étude de l'impact de la difficulté perceptuelle inhérente à la perception des figures illusoires .....</i>	55
<i>Objectif 3 : Étude de l'impact de la bistabilité sur les potentiels évoqués par la figure de Kanizsa .....</i>	56
<i>Objectif 4: Étude des influences qu'exercent l'une sur l'autre les complétions modale et amodale .....</i>	57
<i>Objectif 5 : À la recherche d'un effet des bordures illusoires sur la P1 .....</i>	57
<b>CHAPITRE 3: ARTICLES DE RECHERCHE .....</b>	<b>58</b>
<b>3.1- PREMIER ARTICLE</b>	
<i>The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked by illusory figures .....</i>	59
<b>3.2- DEUXIÈME ARTICLE</b>	
<i>Contrast level modulates the negativity to perceptual difficulty (Npd) in visual evoked potentials .....</i>	90
<b>3.3- TROISIÈME ARTICLE</b>	
<i>The effect of connectivity and bistability on the visual potentials evoked by illusory figures .....</i>	111
<b>3.4- QUATRIÈME ARTICLE</b>	
<i>Simultaneous completion of modal and amodal figures: visual evoked potentials reveal asymmetrical interference effects .....</i>	132
<b>3.5- CINQUIÈME ARTICLE</b>	
<i>Impact of presentation mode on the early visual potentials evoked by illusory figures .....</i>	163
<b>CHAPITRE 4: DISCUSSION GÉNÉRALE .....</b>	<b>198</b>
<b>4.1- L'EFFET P1 AUX BORDURES ILLUSOIRES .....</b>	<b>199</b>

4.2- L'EFFET N1 À L'INTERPOLATION .....	202
4.3- LA NÉGATIVITÉ À LA DIFFICULTÉ PERCEPTUELLE (Ndp) .	205
<i>Les conditions de difficulté perceptuelle évoquant une Ndp</i> .....	205
<i>La Ndp à la figure amodale</i> .....	208
<i>La Ndp à la visibilité</i> .....	211
<i>La Ndp à la bistabilité</i> .....	212
<i>Utilisation de la Ndp pour étudier l'influence qu'exerce une</i> <i>sur l'autre les complétions modale et amodale</i> .....	213
4.4- LES MÉCANISMES DE LA Ndp .....	213
<i>L'identification des causes de la difficulté perceptuelle</i> .....	214
<i>La réallocation de l'attention et la résolution de la difficulté</i> <i>perceptuelle</i> .....	216
<i>La modulation descendante tardive</i> .....	219
<i>Les générateurs d'effets P3</i> .....	221
<b>CHAPITRE 5: CONCLUSION ET PERSPECTIVES FUTURES .....</b>	<b>223</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>231</b>

**LISTE DES TABLES****CHAPITRE 3.5**

Table I	
Mean reaction time (ms) and their standard deviation.....	192
Table II	
Within-block differences of N1s .....	192
Table III	
Between-block differences of N1s .....	193

## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE 1

Figure 1	
Assemblage d'un triangle .....	3
Figure 2	
Rupture d'un triangle .....	3
Figure 3	
Lion au contour fragmenté .....	4
Figure 4	
Stimulus composé de lignes .....	4
Figure 5	
Forme partiellement cachée .....	6
Figure 6	
Forme interpolée localement .....	6
Figure 7	
Forme interpolée globalement .....	6
Figure 8	
Bande de Mach .....	7
Figure 9	
Stimulus permettant de mettre en évidence la tache aveugle .....	8
Figure 10	
Figure de Kanizsa originale .....	11
Figure 11	
Figure de Kanizsa modifiée .....	11
Figure 12	
Triangle de Kanizsa sans induction .....	13
Figure 13	
Figure de Kanizsa incluant des lignes conflictuelles .....	15
Figure 14	
Figure de Kanizsa ambiguë .....	15

Figure 15	
Ligne illusoire .....	19
Figure 16	
Ligne non-illusoire .....	19
Figure 17	
Codage ascendant des bordures illusoires .....	20
Figure 18	
Codage descendant des bordures illusoires .....	21
Figure 19	
Codage latéral des bordures illusoires .....	23
Figure 20	
Champs récepteur situé sur une bordure réelle inductrice .....	25
Figure 21	
Champ récepteur situé sur l'encoche inductrice .....	25
Figure 22	
Démonstration de la constance des grandeur .....	28
Figure 23	
Figure de Kanizsa amodale .....	30
Figure 24	
Figure avec des inducteurs complets, en forme de croix .....	30
Figure 25	
Jonction-T .....	31
Figure 26	
Figure de Kanizsa avec inducteurs conflictuels .....	33
Figure 27	
Junction-T composée de bordures réelles et illusoires .....	33
Figure 28	
Modulation de la réponse neuronale en fonction de la position relative des profondeurs des deux côtés séparés par la bordure .....	35
Figure 29	
Figure vase-visage .....	36

Figure 30	
Potentiels évoqués visuels .....	46

### **CHAPITRE 3.1**

Figure 1	
Stimuli of the experiment .....	88
Figure 2	
Grand averaged VEPs .....	89

### **CHAPITRE 3.2**

Figure 1	
Stimuli of the experiment .....	108
Figure 2	
Grand averaged VEPs .....	109
Figure 3	
Mean amplitudes .....	110

### **CHAPITRE 3.3**

Figure 1	
Stimuli of the experiment .....	130
Figure 2	
Grand averaged VEPs .....	131

### **CHAPITRE 3.4**

Figure 1	
Stimuli of the experiment .....	161
Figure 2	
Grand averaged VEPs of experiment 1 .....	161
Figure 3	
Grand averaged VEPs of experiment 2 .....	162
Figure 4	
Grand averaged VEPs of experiment 3 .....	162

**CHAPITRE 3.5**

Figure 1	
Modes of presentation .....	195
Figure 2	
Grand averaged VEPs .....	196
Figure 3	
Subtraction data .....	197

**CHAPITRE 4**

Figure 30	
Texture uniforme .....	203
Figure 31	
Texture avec ségrégation d'un carré .....	204
Figure 32	
Indices de superposition de l'inducteur de la figure de Kanizsa .....	209
Figure 33	
Indices de superposition de l'inducteur de la figure amodale .....	209
Figure 34	
Inducteur de la figure amodale entouré d'une surface définie .....	210
Figure 35	
Indices de superposition de l'inducteur en forme de croix .....	212



*« Le percevoir est une partie vitale par laquelle chacun d'entre nous, partant de son point de vue propre, crée pour lui-même le monde dans lequel il éprouve ses expériences de vie et à travers laquelle il recherche ses satisfactions »*

Ittelson (1960)

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

### Français

EEG: Électroencéphalogramme

PEV : Potentiels évoqués visuels

IRMf: Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle

TEP : Tomographie par émission de positrons

COL : Complexe occipital latéral

CCA: Cortex cingulaire antérieur

V1: Aire visuelle striée

V2: Aire visuelle extra-striée

Ndp : Négativité à la difficulté perceptuelle

### Anglais

EEG: Electroencephalogram

VEP : Visual evoked potential

fMRI: Functional magnetic resonance imagery

PET: Positron emission tomography

LOC: Lateral occipital complex

V1: Striate visual area

V2: Extrastriate visual area

Npd: Negativity to perceptual difficulty

Ncl: Negativity to closure

**DÉDICACE**

Je dédie cette thèse à ma petite famille: Marie-Ève et mes deux petits poux, Édouard et Jérôme, qui, à leur naissance, ont su interrompre mes travaux pour mon plus grand bonheur.

## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mes deux directeurs de recherche soit Franco Lepore et J. Bruno Debruille. Monsieur Lepore a manifesté une très grande confiance à mon égard dès le début du doctorat, me laissant des marges de manœuvre des plus stimulantes. Par sa patience, son calme et ses encouragements il a su tempérer les moments difficiles et relancer ma confiance aux moments opportuns. La pertinence de ses conseils sur le plan scientifique n'avait d'égale que sa grande notoriété. Monsieur Debruille fut mon directeur de maîtrise. C'est à travers ses enseignements que j'ai appris toutes les bases de la recherche scientifique. Il m'a rapidement accordé sa confiance et son respect, tout en restant autant intéressé que disponible. Ce n'est pas seulement un directeur que je remercie mais aussi un ami.

Je tiens aussi à remercier deux collaborateurs précieux soit Martin Lepage et Benoît Bacon. Monsieur Lepage est un modèle d'excellence en recherche plus qu'inspirant. C'est avec fierté que j'ai et que je continue de travailler avec lui. Il a toujours su me conseiller judicieusement tant sur le plan académique que sur le plan personnel. Monsieur Bacon est un chercheur à la pensée merveilleusement structurée. Par ses nombreux et inestimables conseils, il a augmenté considérablement la qualité de mes travaux.

Aussi, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué à mes travaux. Je pense ici surtout à Claire Lionet et Nathalie Bouloute, deux femmes extraordinairement dévouées et d'une gentillesse inébranlable. Je remercie aussi tous les merveilleuses personnes et collègues que j'ai croisé au laboratoire. Les côtoyer

m'aura souvent fait plus perdre de temps que d'en gagner, mais cela m'a permis de maintenir une bonne santé mentale. Je garderai d'eux des souvenirs absolument impérissables.

À mes parents et à ma conjointe Marie-Ève, je dis également merci pour leur amour et leur support constant. Même si elle n'a pas été impliquée dans la nature de mes travaux, ma conjointe aura su m'apporter l'équilibre émotionnel et psychologique nécessaire pour passer à travers ma thèse. Mais avec ou sans thèse, j'ai toujours bénéficié du plus grand respect qu'un fils ou qu'un conjoint peut espérer avoir.

Finalement, je tiens à remercier les Instituts en Recherche de la Santé du Canada (IRSC) pour m'avoir accordé un support financier au cours de trois années de mon doctorat.

## **CHAPITRE 1**

### **Introduction générale**

## 1.1 - La perception visuelle

La perception visuelle est le résultat de processus complexes qui permettent de transformer la lumière en une sensation subjective. La lumière est captée par les photorécepteurs de la rétine, traduite en signaux nerveux puis acheminée directement et indirectement dans pas moins de 32 aires du cortex cérébral (Kosslyn, Thompson, Kim et Alpert, 1995; Sereno, Dale, Reppas, Kwong, Belliveau, Brady, Rosen et Tootell, 1995). L'information ainsi acheminée au cortex ne peut toutefois assurer à elle seule la qualité de la vision telle que nous l'expérimentons. En effet, la lumière réfléchiée par les objets qui se rend à l'œil est souvent interceptée par un ou plusieurs obstacles, menant à une perception partielle de l'objet. De plus, la lumière peut être insuffisante ou trop intense avec pour effet de réduire les contrastes, et par le fait même, la visibilité de l'objet. La structure de la rétine est aussi susceptible d'entraîner une dégradation de l'image car la lumière doit traverser tout un réseau de vaisseaux sanguins, de corps cellulaires et d'axones avant d'atteindre les photorécepteurs (Buser et Imbert, 1987). Malgré les pertes qui en résultent, le cerveau parvient à distinguer aisément tous les objets d'une scène parce qu'il traite l'information au-delà de ce qui est capté par l'œil. En effet, le système visuel permet de se faire une représentation des objets tel qu'ils paraîtraient s'ils étaient complets. Dans certain cas, le cerveau va même jusqu'à modifier la perception ou remplacer une partie de l'information manquante comme si elle était réellement traitée. C'est dans le but général d'étudier ces phénomènes, particulièrement ceux permettant de remplacer l'information manquante, qu'a été menée la présente thèse.

### *L'interpolation*

L'interpolation est le traitement par lequel le système visuel construit une représentation de la forme complète à partir des fragments des contours qui sont visibles (Shipley et Kellman, 2003; Kellman, 2003). Pour arriver à une telle construction, le système visuel doit analyser les fragments de manière à assembler ceux qui appartiennent potentiellement à une même forme et à les dissocier de ceux qui appartiennent à une autre forme (Kellman et Shipley, 1991).

L'assemblage des fragments se fait suivant des règles ou lois, dont plusieurs ont été décrites par les théoriciens de la Gestalt (Wertheimer, 1924/1950). La plupart de ces lois sont basées sur la similitude et la différence des propriétés des parties de l'image. Par exemple, les bouts de triangles dans la figure 1 peuvent aisément être assemblés car ils ont la même luminance et leurs contours sont alignés. Ces propriétés sont d'autant plus faciles à assembler qu'elles se distinguent clairement de celles de la tache noire. Si l'alignement des contours est rompu, comme dans la figure 2, alors l'assemblage devient impossible.



Figure 1: Assemblage d'un triangle

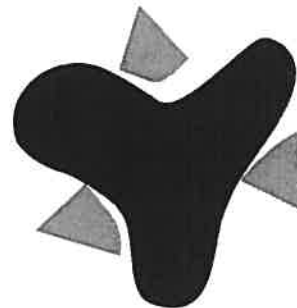


Figure 2: Rupture d'un triangle



L'assemblage ne se fait pas que sur la base de propriétés spatiales mais aussi sur la base de propriétés temporelles. Ces dernières se définissent par un changement dans le temps comme la direction d'un mouvement, une accélération, ou encore, un moment d'apparition ou de disparition. Par exemple, l'assemblage des bouts de triangle gris serait plus facile si ces bouts de triangle apparaissaient en même temps, après la présentation de la tache noire (Blake et Lee, 2005).

Beaucoup de travaux ont été menés afin d'étudier l'interpolation. Les travaux les plus nombreux, mais aussi les plus anciens, portent sur les conditions qui dictent la façon dont sont assemblées, donc interpolées, les formes. Ces travaux sont habituellement menés à l'aide de figures qui sont modifiées de manière à isoler la condition critique de l'interpolation. Un champ d'étude de l'interpolation plus actuel est celui portant exclusivement sur la connexion de fragments de lignes. Les stimuli initialement utilisés étaient les images fragmentées de Snodgrass et Vanderwart (1980) dont on peut voir un exemple à la figure 3. Le nombre de fragments était graduellement augmenté jusqu'à ce que le sujet parvienne à identifier, et donc interpoler, l'image.



Figure 3: Lion au contour fragmenté

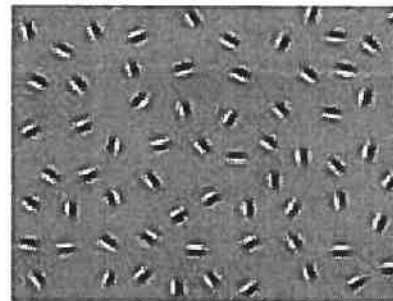


Figure 4: Stimulus composé de lignes

C'est toutefois l'utilisation de stimuli composés d'un ensemble de lignes, comme dans la figure 4, qui a permis d'explorer plus en détails les conditions nécessaires à l'assemblage de lignes. Avec de tels stimuli, Field, Hayes et Hess (1993) ont démontré qu'une augmentation de la distance entre les fragments ainsi qu'un désalignement de leur orientation affectait considérablement l'interpolation. D'autres études ont répliqué ces résultats (Saarinen et Levi, 2001; Hess, Beaudot et Mullen, 2001) ou ont permis de dévoiler d'autres paramètres comme le nombre de changement d'orientation (Pettet, 1999) et le contraste des fragments (Meinhardt, Persike, Mesenholl et Hagemann, 2006; Kovacs et Julesz, 1994) ainsi que l'eccentricité de la présentation des stimuli (Hess et Dakin, 1999; Hess et Hayes, 1994; Kehrér et Meinecke, 2006).

L'interpolation repose sur deux types d'analyse : l'analyse locale et l'analyse globale. Dans l'analyse locale une seule partie de la figure, soit le contour visible interrompu, est utilisée pour assembler les lignes (Kellman et Shipley, 1991; Boselie, 1994). Le contour interpolé en est simplement le prolongement. L'identification de la forme complète n'est donc pas nécessaire. Dans l'analyse globale, l'assemblage dépend de la configuration globale du stimulus (Dinnerstein et Wertheimer, 1957; van Lier, 1999; de Wit et van Lier, 2002). La figure 1 ne permet pas de distinguer ces deux types d'interpolation vu que, pour cette figure, les deux analyses mènent à la perception du même triangle. La distinction est plus évidente avec la figure 5. Une interpolation locale entraînera la perception d'une forme semblable à la figure 6, alors qu'une interpolation globale mènera à la figure 7. Les deux types d'analyses peuvent

être sollicitées mais l'une peut prévaloir sur l'autre dans certaines conditions (van Lier, Leeuwenberg et van der Helm, 1995).

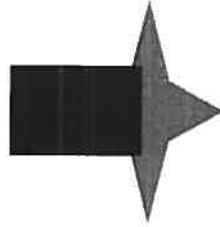


Figure 5: Forme partiellement cachée



Figure 6: Forme interpolée localement



Figure 7: Forme interpolée globalement

### *La modulation perceptuelle et l'induction*

L'interpolation permet d'avoir une représentation de ce que serait la forme si elle était complète mais elle ne permet pas de voir cette forme. Pour compenser le manque d'information visible, le cerveau peut améliorer la perception en augmentant la saillance visuelle des informations importantes et en atténuant les informations qui le sont moins (Palmer, 2002). De cette façon, les contours sont plus contrastés, et par le fait même, plus visibles. Une telle modulation peut s'exécuter de manière automatique comme c'est le cas du contraste simultané par lequel deux zones de luminances opposées, comme du blanc et du noir, accentuent leur différence lorsqu'elles sont placées une à côté de l'autre (Fry et Alpern, 1953). La bande de

Mach (Ratcliff, 1970) illustrée dans la figure 8 démontre bien ce phénomène. Le blanc dans le stimulus est uniformément réparti mais il paraît plus blanc sur son côté gauche à cause du dégradé de gris qui accentue le contraste. Pareillement, le noir, paraît plus noir sur son côté droit. Ce phénomène est important car il augmente la visibilité des contours des objets (Diamond, 1955; Buser et Imbert, 1987).

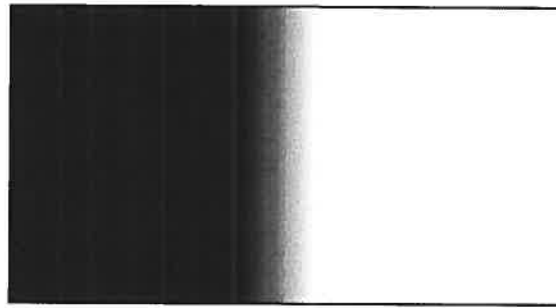


Figure 8: Bande de Mach

La modulation la plus importante reste probablement celle qu'exerce l'attention. Un individu peut en effet omettre certaines informations lorsque le niveau d'attention dirigée vers un objet ou un espace est bas ou qu'il est dédié entièrement au traitement d'un type d'information. Un exemple assez frappant d'une telle situation est l'expérience de Simons et Chabris (1999). Ces auteurs ont montré une vidéo dans laquelle des personnes s'échangeaient un ballon. Les participants devaient compter le nombre de fois que le ballon passait d'une personne à l'autre. Pendant cet exercice, un personnage déguisé en gorille traverse la scène. Lorsque questionnés à savoir s'ils avaient noté quelque chose d'irrégulier, seulement 54% des 192 participants rapportèrent la présence du gorille.

Les modulations visuelles sont utiles pour améliorer la qualité de la perception mais elles ne peuvent pas compenser pour des pertes visuelles importantes comme celles causées par la tache aveugle. Cette tache est une région rétinienne de 1.5 mm qui ne contient pas de photorécepteurs et d'où partent les axones du nerf optique (Buser et Imbert, 1987). Une telle absence de photorécepteurs devrait normalement se traduire par un scotome en perception monoculaire, c'est-à-dire par un trou dans le champ visuel d'un seul oeil. Pourtant, il n'en est rien car le cerveau a l'étonnante capacité d'induire de l'information qui est perçue comme si elle avait été captée par les yeux. Une information induite est donc une information perçue à un endroit qui n'est pas stimulé au niveau sensoriel. Cette information est en fait générée par le cerveau en se référant à d'autres informations environnantes. Cela est illustré dans la figure 9. En fermant l'oeil droit et en fixant la croix à une distance d'environ 40 cm, le disque noir tombe dans la tache aveugle de l'oeil gauche du lecteur et disparaît. Le cerveau comble ce scotome en le remplissant par la texture environnante (Mason et Kandel, 1991). Ce phénomène bien connu porte le nom de remplissage ou "filling-in" en anglais (Pessoa et De Weerd, 2003; Ramachandran et Gregory, 1991).

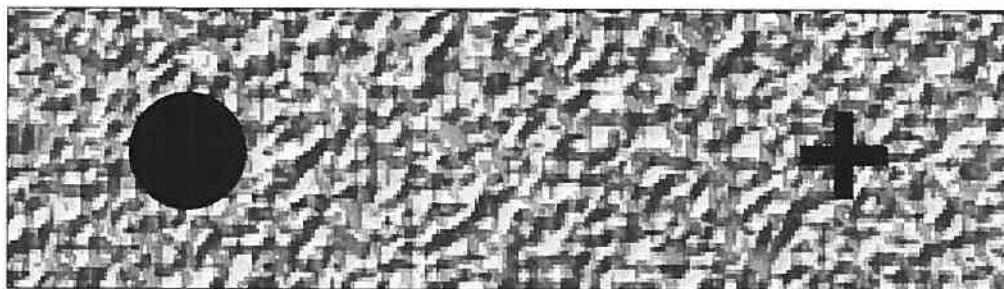


Figure 9: Stimulus permettant de mettre en évidence la tache aveugle

Il est important de noter que l'induction d'information ne se limite pas qu'à des propriétés physiques comme les contours, la texture et la couleur mais s'applique aussi à des propriétés plus complexes comme la profondeur et le mouvement. Par exemple, la figure 1 n'induit aucun contours ou texture mais en retour, elle induit une très forte impression de profondeur entre la tache noire et le triangle gris, qui paraît bien en dessous de la tache noire. L'induction de mouvement peut, quant à elle, s'observer avec le phénomène Phi. Ce phénomène se manifeste lorsque qu'un mouvement est perçu entre au moins deux points lumineux allumés en alternance (Wertheimer, 1912, voir Wertheimer 1924/1950 pour une description en anglais).

Les modulations et les inductions ne se traduisent pas que par une modification de la perception mais aussi par un changement de l'activité cérébrale visuelle. Par exemple, plusieurs études ont démontré que l'activité visuelle changeait non seulement en fonction du niveau d'attention porté aux stimuli mais aussi en fonction de la caractéristique physique du stimulus sur lequel l'attention est portée (Corbetta, Miezin, Dobmeyer, Shulman et Petersen, 1990; Bach et Meigen, 1992). L'activité électrique cérébrale évoquée lorsque l'attention est portée sur la couleur d'un stimulus est en effet différente de celle évoquée par une attention portée à la forme (Harter et Aines, 1984; Mangun et Hillyard, 1995; Smid et Heinze, 1997). Les inductions, quant à elles, entraînent généralement une réponse cérébrale dans les aires visuelles du cerveau correspondant respectivement au traitement de la propriété induite (Kourtzi et Kanwisher, 2001 ; Mendola, Dale, Fischl, Liu et Tootell, 1999; Skiera, Petersen, Skalej et Fahle, 2000 ; Seghier, Dojat, Delon-Martin, Rubin, Warnking, Segebarth et Bullier, 2000). Par exemple, l'induction d'un mouvement

active les régions cérébrales fortement impliquées dans le traitement du mouvement, soit au niveau de l'aire MT (Tootell, Reppas, Dale, Look, Sereno, Malach, Brady et Rosen, 1995).

### *Les illusions*

L'interpolation, les modulations et les inductions font de la perception un processus fortement dynamique dont le résultat phénoménologique n'est qu'une inférence ou une interprétation de ce que peut être la réalité (Helmholtz 1867/1925). Généralement, l'inférence est relativement juste et se produit de manière automatique, à l'insu de l'individu. En revanche, il arrive que l'inférence déroge de la réalité mais nous ne nous en rendons habituellement pas compte car nous ne sommes pas en mesure de percevoir les choses autrement. La vision de films en est un bon exemple. Les mouvements apparaissent fluides alors que dans les faits, il ne s'agit que d'une séquence d'images statiques présentées rapidement (Eagleman, 2001). Il existe toutefois des situations particulières dans lesquelles on constate que l'inférence ne correspond pas à la réalité. Dans de telles situations, l'inférence peut être qualifiée d'illusion. Les illusions sont rares dans la vie de tous les jours, mais il est facile de fabriquer des figures propres à en induire. Ces figures illusoire sont de précieux outils car elles permettent aux participants de prendre conscience de l'aberration perceptuelle. Ces derniers peuvent alors en mesurer l'ampleur au niveau phénoménologique.

### *La figure de Kanizsa*

Une des figures illusoirs les plus efficaces et les plus utilisées pour démontrer la capacité du cerveau à induire des perceptions est la figure de Kanizsa illustrée dans la figure 10 (Kanizsa, 1955). Cette figure est constituée de six inducteurs, soit trois segments de lignes en forme de 'V' et trois disques tronqués d'une pointe triangulaire de 60 degrés (l'encoche) dont l'aspect rappelle celui d'un "pacman". Sur le plan phénoménologique, la perception de cette figure se traduit par la perception d'un triangle blanc placé par dessus un triangle inversé et trois disques noirs. Il est à noter que la figure de Kanizsa utilisée maintenant ne contient plus d'inducteurs en 'V' et s'apparente donc à la figure 11. Cette modification s'est avérée nécessaire afin de limiter le plus possible la perception vers le triangle illusoire mais aussi parce que certaines données expérimentales ont démontré que les 'V' (ou tout autres inducteurs en fin de ligne) et les "pacman" avaient des propriétés inductrices différentes (Fraser, 1983).

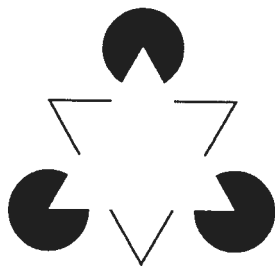


Figure 10: Figure de Kanizsa originale

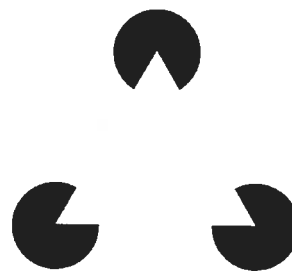


Figure 11: Figure de Kanizsa modifiée

Kanizsa n'est pas le premier à avoir décrit une telle figure illusoire. Ebbinghaus et Titchener l'avaient déjà fait au cours du 19<sup>e</sup> siècle (Purghé et Coren,



1992a). En 1900, Schumann publia même un document décrivant les détails de l'illusion en plus d'avancer quelques hypothèses quant à ses causes (voir Anne Hogg, 1987 pour une traduction en anglais). C'est toutefois Kanizsa qui a su mettre en valeur cette figure en s'intéressant tout particulièrement à l'induction des bordures illusoires. En 1955, un champ d'étude se développa alors sur ce sujet mais il ne dépassa pas les frontières de l'Italie (Purghé et Coren, 1992a). Ce n'est qu'au début des années 70', suite à la publication de deux articles influents, soit ceux de Gregory (1972) et de Coren (1972), que l'intérêt pour les figures de Kanizsa a vraiment pris son envol international.

La perception du triangle de Kanizsa ne se limite pas qu'à l'induction d'un triangle blanc mais implique aussi de l'interpolation et d'autres inductions. Parmi ces inductions, on retrouve l'induction d'une luminance plus forte que celle du fond, l'impression d'une position en avant-plan du triangle et en arrière-plan des inducteurs, ainsi que l'induction de bordures illusoires qui prolongent les contours des encoches. Pour bien comprendre ce qu'implique la perception des figures de Kanizsa, il est nécessaire de passer en revue chacun de ces traitements.

## **1.2 - L'interpolation de la forme illusoire**

Le triangle de Kanizsa ne peut pas être perçu s'il n'y a pas d'abord interpolation par assemblage des contours délimitant les encoches. L'interpolation, bien qu'elle soit nécessaire aux inductions illusoires, reste néanmoins un traitement à part des inductions (Gegenfurtner, Brown et Rieger, 1997). Il est d'ailleurs possible

de l'isoler simplement en empêchant les inductions comme avec la figure 12 (Kanizsa, 1976; Parks, 1980, 1990). Dans cette figure, il est possible d'interpoler un triangle en connectant les encoches ensemble mais ce triangle ne prendra jamais l'apparence d'une forme illusoire.

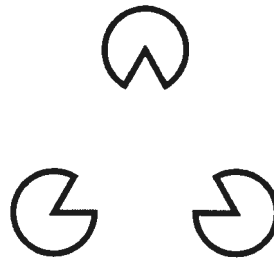


Figure 12: Triangle de Kanizsa sans induction

Il faut noter qu'il n'y a pas que le triangle qui soit interpolé dans la figure de Kanizsa. Des disques peuvent en effet être interpolés par le prolongement du contour circulaire des inducteurs. Ces disques interpolés sont importants car, comme il en sera question un peu plus loin, ils participent à l'induction de profondeur du triangle.

### 1.3 - L'induction de bordures illusoires

#### *L'approche cognitive*

L'induction de bordures illusoires est sans aucun doute l'aspect des figures de Kanizsa qui a suscité le plus d'intérêt (Purghé et Coren, 1992a). Les causes de cette induction ont longtemps animé les débats, particulièrement pendant les années 70' et

80'. D'un côté, ceux que l'on identifiait comme les cognitivistes croyaient que les bordures illusoires étaient générées de manière à concrétiser, au niveau sensoriel, l'interprétation que l'individu fait de la figure (Gregory, 1972; Coren, 1972; Rock et Anson, 1979; Parks, 1984). Plusieurs observations et résultats d'expérience appuient cette idée. D'abord, la perception des bordures illusoires dépend de la préparation à leur perception (Coren, Porac et Theodor, 1986, Kennedy, 1976; Bradley et Mates, 1985), de l'exposition préalable à d'autres formes (Parks, 1996), de l'attention (Pritchard et Warm, 1983; Brandeis et Lehmann, 1989) ainsi que de la mémorisation des formes illusoires (Wallach et Slaughter, 1988; Kanizsa, 1969). Ensuite, l'ajout de lignes dans la figure qui rend improbable la segmentation figure-fond de la forme illusoire (i.e. le détachement de la forme par rapport à son fond, comme si elle était placée plus près du sujet que le reste de la figure) atténue ou fait disparaître les bordures illusoires (Reynold, 1981; Parks, 1994; Rock et Anson, 1979). Par exemple, dans la figure 13, les inducteurs sont placés par dessus des lignes qui elles, sont placées par dessus la forme illusoire. Cette dernière ne peut donc pas être perçue comme étant placée par-dessus les inducteurs. Pour pouvoir percevoir clairement les bordures illusoires, il faut que les lignes soient placées par dessus l'ensemble de la figure (Kanizsa, 1976). Une autre observation à l'appui de l'approche cognitive est la possibilité d'induire des bordures illusoires là où le désire le sujet lorsque la figure est ambiguë (Bradley et Dumais, 1975; Kellman et Shipley, 1991). Par exemple, la figure 14 est composée de six "pacmen" permettant l'induction de deux triangles. Les bordures illusoires paraissent plus saillantes pour le triangle que l'individu décide de voir comme étant placé par dessus l'autre.

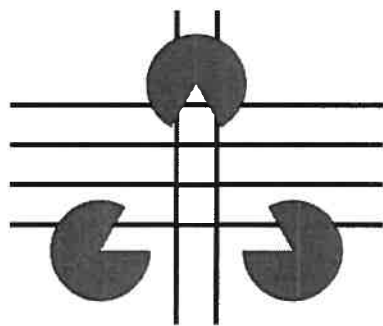


Figure 13: Figure de Kanizsa incluant des lignes conflictuelles

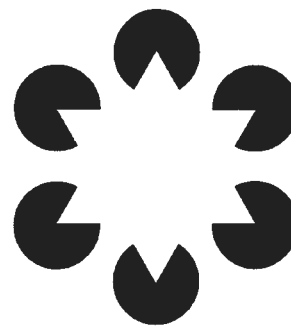


Figure 14: Figure de Kanizsa ambiguë

Aux yeux des cognitivistes, le cerveau ne fait pas qu'accentuer ou atténuer la visibilité des bordures illusoires, il les crée. C'est donc en provenance de centres de traitement cognitif et non pas de la rétine que proviendrait le signal à partir duquel le système visuel induit les contours illusoires. Sur le plan neuroanatomique, un tel postulat semble possible vu l'existence de longues projections partant de régions sollicitées lors de tâches de mémoire visuelle comme le cortex temporal, et se rendant jusqu'aux aires visuelles striées et extrastriées (Stepniewska, Collins et Kaas, 2005; Miyashita, 1993). Certaines projections descendantes qui partent de régions connues pour leurs implications dans l'attention et la mémoire, comme les cortex frontaux et pariétaux, seraient alors aussi sollicitées (Burman, Palmer, Gamberini et Rosa, 2006). Sur le plan neurofonctionnel, de nombreux résultats démontrent l'impact des cognitions, particulièrement de l'attention, sur les traitements visuels de bas niveau (voir Courtney et Ungerleider, 1997 pour un revue). Toutefois, contrairement à ce que suggèrent la plupart des cognitivistes, cet impact pourrait se limiter à une modulation car les inductions n'entraînent habituellement pas de nouvelles activations

cérébrales mais modifient plutôt celles qui sont déjà induites par les parties visibles du stimulus (voir Seghier et Vuilleumier, 2006 pour une revue).

En fait, les phénomènes qui illustrent bien la capacité des cognitions à induire de l'activité cérébrale visuelle sont d'abord et avant tout les rêves et la capacité de visualiser des choses les yeux fermés. Dans de telles conditions, les aires visuelles sont activées (Kosslyn, Ganis et Thompson, 2001; Farah, 1995; Stoerig, 2001). Un autre résultat intéressant à souligner sont les changements d'activités dans les aires visuelles causés par une modification physique du stimulus dont le participant ne prend pas conscience (Haynes et Rees, 2005; Moutoussis et Zeki, 2006). En d'autres mots, le cerveau réagit à une différence dont l'individu ne se rend pas compte. Cela signifie que la réponse neuronale ne suffit pas en soit pour qu'il y ait perception consciente, d'où l'idée de la nécessité d'une intervention cognitive.

### *L'approche physiologique*

À l'opposé des cognitivistes, plusieurs scientifiques soutenaient que les contours illusoires étaient induits essentiellement de manière ascendante, comme de vrais contours. Comme premier argument à cette approche, dite physiologique, certains scientifiques firent remarquer que la présence, ou la saillance des bordures illusoires, dépendait essentiellement de facteurs physiques de la figure comme l'espace entre les inducteurs, le contraste des inducteurs par rapport au fond, ou encore l'orientation et la grosseur de la figure, des inducteurs ou de la forme illusoire (Banton et Levi, 1992; Gunn, Warm, Dember et Temple, 2000; Watanabe et Oyama,

1988; Frisby et Clayworthy, 1975; Dumais et Bradley, 1976; Kojo, Liinasuo et Rovamo, 1993, Spillmann et Dresch, 1995). D'autres arguments s'ajoutèrent par la suite, comme par exemple la capacité qu'ont les bordures illusoires à agir comme des bordures réelles. Cela a pu être démontré simplement en remplaçant des bordures réelles par des bordures illusoires dans certaines figures. Par exemple, il est possible d'induire des illusions de distorsion en remplaçant par des contours illusoires certains des contours réels d'une figure géométrique classique comme la figure de Poggendorff ou la figure de Müller-Lyer (Meyer et Garges, 1979; Westheimer et Wehrhahn, 1997; Gregory, 1972; Li et Guo, 1995; Walker et Shank, 1987, 1988; Wenderoth, Criss et van der Zwan, 1990). L'illusion géométrique se produit grâce à l'interaction des neurones codant pour les contours de la figure et ne peut donc avoir lieu que si le cerveau assimile les contours illusoires à des contours réels (Walker et Shank, 1988). La capacité des figures illusoires à entraîner l'after-effect d'une forme réelle est une autre démonstration à l'idée que les contours illusoires sont générés au même niveau que le sont les contours réels (Paradiso, Shimojo et Nakayama, 1989; Smith et Over, 1975, 1977, 1979). L'after-effect est une illusion qui affecte la perception après une stimulation relativement prolongée (Georgeson, 2004). Par exemple, après avoir été exposé à une barre légèrement penchée, un individu perçoit temporairement les barres présentées par la suite comme étant penchées dans la direction opposée. Cet effet se manifeste à cause d'interactions latérales entre les neurones codant pour les différentes orientations dans le système visuel (Barlow et Hill, 1963).

Des études électrophysiologiques et en psychophysique suggèrent aussi fortement un même substrat anatomique aux bordures réelles et illusives (Rubin, Nakayama et Shapley 1996, Pillow et Rubin, 2002; Dresp et Bonnet, 1991; 1993). Par exemple, Jeffrey (1989) a montré que l'exposition prolongée à une forme réelle diminue l'activité évoquée par la même forme même lorsqu'elle est illusoire. Un tel résultat suggère que les neurones qui se sont adaptés lors de l'exposition de la forme réelle sont en grande partie les mêmes que ceux qui sont sollicités par la perception de la forme illusoire. En psychophysique, il a été rapporté qu'une ligne présentée sous son seuil de détection était plus facile à détecter lorsqu'elle apparaissait sur une bordure illusoire que lorsqu'elle apparaissait à côté (Dresp, 1993; Dresp et Grossberg, 1995; Poom, 2001; Danilova et Kojo, 2001). Cette facilitation perceptuelle s'explique par la sommation de l'activité de la ligne et de la bordure illusoire, ce qui implique donc qu'elles sont issues des mêmes mécanismes (Kulikowski et King-Smith, 1973). Comme autre exemple, Rubin et al. (1996) ont rapporté que les sujets percevaient beaucoup mieux les figures illusives lorsqu'elles sont présentées dans l'hémichamp inférieur que lorsqu'elles sont présentées dans l'hémichamp supérieur. Les neurones codant pour ces deux hémichamps sont connus pour être physiologiquement différents et dissociés dans l'aire extrastriée (Felleman et Van Essen, 1991).

Les résultats d'expériences décrits ci-dessus prouvent indirectement que les contours illusives sont codés comme les contours réels. Il existe aussi des résultats plus directs, à commencer par ceux obtenus par l'enregistrement de neurones des aires visuelles de bas niveau. En 1984, von der Heydt, Peterhans et Baumgartner ont montré que plusieurs cellules des aires V2 du singe répondaient lorsque des lignes

illusoires, comme celle de la figure 15, étaient présentées dans le champ récepteur de ces cellules dans l'orientation préférée du neurone.



Figure 15: Ligne illusoire

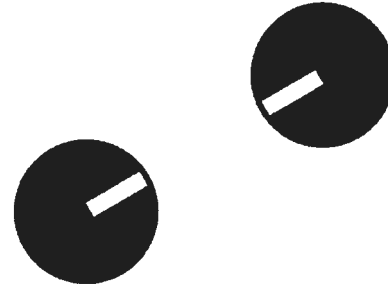


Figure 16: Ligne non-illusoire

Ces mêmes auteurs ont constaté qu'éliminer la bordure illusoire tout en conservant l'alignement des contours, comme dans la figure 16, diminuait drastiquement l'activité du neurone. Ce résultat, répliqué en 1989 par von der Heydt et Peterhans, est particulièrement important car il suggère que c'est la bordure illusoire et non pas l'interpolation des contours qui produit la réponse cellulaire. Des cellules répondant aux bordures illusoires ont été rapportées dans d'autres études, toujours chez le singe (Lee et Nguyen, 2001; Bakin, Nakayama et Gilbert, 2000; Leventhal, Wang, Schmolesky et Zhou, 1998; Peterhans et der Heydt, 1989), mais aussi chez le chat (Sheth, Sharma, Rao et Sur, 1996) et le hibou (Nieder et Wagner, 1999) (voir Nieder, 2002 pour une revue sur le sujet). D'autres cellules ont aussi été découvertes dans V1 mais elles étaient soit très près de la frontière de V2 (Lee et Nguyen, 2001), soit activées par un type de figures illusoires différentes des figures de Kanizsa (Grosf, Shapley et Hawken, 1991; Marcus et Van Essen, 2002).



### *Les mécanismes de l'induction des bordures illusoires*

Les mécanismes neurologiques par lesquels s'exécute l'induction "physiologique" restent encore à définir avec précision mais les possibilités sont particulièrement nombreuses compte tenu de la complexité des connexions qui caractérisent les aires visuelles (Bullier et Nowak, 1995). Il y a d'abord les projections ascendantes, c'est-à-dire celles qui permettent d'intégrer le champ récepteur de plusieurs neurones en un champ récepteur plus grand (Livingstone et Hubel, 1988). Les bordures illusoires pourraient être perçues à partir du moment où elles tombent dans un champ récepteur qui soit suffisamment grand pour inclure les contours inducteurs et le contour illusoire, comme c'est illustré dans la figure 17 (Spillmann, 1999; Spillmann et Werner, 1996; Grossberg, 1997; Heitger, Rosenthaler, von der Heydt, Peterhans et Kubler, 1992).

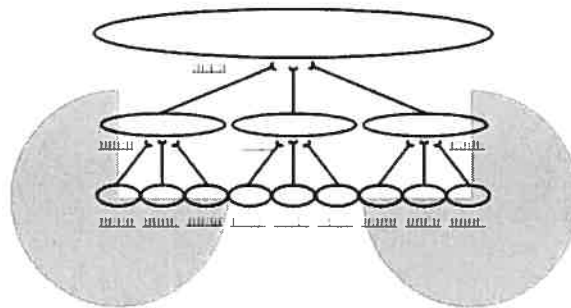


Figure 17: Codage ascendant des bordures illusoires

La réponse du neurone qui code pour ce grand champ récepteur serait semblable à la réponse à un contour complet, quoique moins intense (Spillmann et Dresch, 1995). L'argument principal en faveur de cette idée d'intégration vient du fait

que les bordures illusoires sont plus saillantes dans de petites figures de Kanizsa que dans de grandes figures (Dumais et Bradley, 1976; Bradley et Dumais, 1984). Néanmoins, il semblerait que ce ne soit pas tant la grandeur de la figure que le rapport entre la longueur des contours illusoires et celle des contours visibles qui soit important (Shiple et Kellman, 1992; Banton et Levi, 1992). Enfin, il est important de rappeler que l'idée d'intégration ne permet pas d'expliquer pourquoi des neurones ayant des champs récepteurs aussi petits que ceux des neurones de V1 et V2 répondent lorsqu'une bordure illusoire est présentée dans leur champ récepteur (Kastner, De Weerd, Pinsk, Elizondo, Desimone et Ungerleider, 2001).

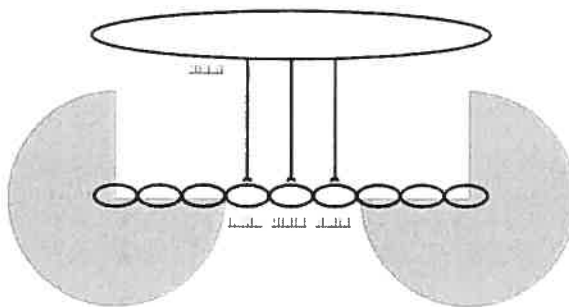


Figure 18: Codage descendant des bordures illusoires

Une alternative raisonnable à la théorie de l'intégration, illustrée dans la figure 18, serait d'assumer que l'activation qui entraîne l'induction des bordures illusoires provient des neurones aux grands champs récepteurs via des projections rétroactives (Hupe, James, Payne, Lomber, Girard et Bullier, 1998; Juan et Walsh, 2003; Lamme, Super et Spekreijse, 1998; Baizer, Ungerleider et Desimone, 1991). La modulation s'exécute à un niveau très local et ne requirerait pas la perception de l'ensemble de la forme et encore moins l'interprétation cognitive de la figure. Une telle idée

concorde avec les observations rapportées par Lee et Nguyen (2001). Ces derniers ont observé que la moyenne des activités évoquées par une figure de Kanizsa dans V2 débutait entre 70 et 95 ms, alors que celle des cellules de V1 débutait plus tardivement, entre 120 et 190 ms, probablement suite à une modulation en provenance de V2.

Certaines projections descendantes pourraient provenir de zones plus associatives que les aires visuelles secondaires. Par exemple, des analyses de la distribution spatio-temporelle du signal magnétoencéphalique et électroencéphalographique évoqué par le triangle de Kanizsa ont permis de révéler des modulations d'activités partant d'aires visuelles de haut niveau situées dans le lobe temporal et se déplaçant graduellement vers les aires visuelles secondaires occipitales (Halgren, Mendola, Chong et Dale, 2003; Murray, Wylie, Higgins, Javitt, Schroeder et Foxe, 2002). Ces modulations pourraient très bien représenter l'influence exercée par l'analyse globale issue de l'interpolation sur l'induction des bordures illusoires.

Finalement, les connexions latérales courtes et longues sont aussi probablement sollicitées. Les connexions courtes relient ensemble des neurones dont les champs récepteurs sont voisins et permettent la modulation de l'un sur l'autre (Bringuier, Chavane, Glaeser et Fregnac, 1999; Lamme et al., 1998; Gilbert, Das, Ito, Kapadia et Westheimer, 1996; Lowel et Singer, 1992). Les neurones qui couvrent les bordures illusoires pourraient donc tout simplement être activés par les neurones voisins codant pour les inducteurs comme c'est illustré dans la figure 19 (Pillow et Rubin, 2002).

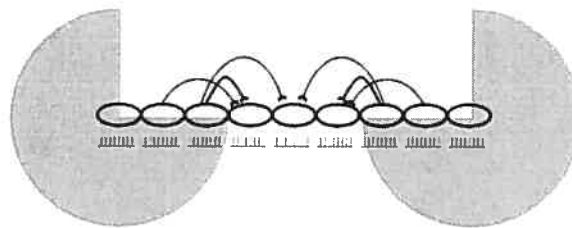


Figure 19: Codage latérales des bordures illusoires

Les connexions longues pourraient, quant à elles, permettre une participation des bordures inductrices plus éloignées des bordures illusoires (Grossberg et Mingolla, 1985a, 1985b; Spillman et Werner, 1996). Ceci pourrait expliquer pourquoi de longues bordures inductrices sont plus efficaces pour induire les bordures illusoires que de courtes bordures inductrices. Les connexions permettraient aussi de faire le pont entre les inducteurs alignés. Selon Grossberg (2003), la bordure illusoire doit s'entourer de deux inducteurs pour être perçue parce que le neurone qui code pour une des bordures inductrices inhibe l'action d'un interneurone inhibiteur activé par le neurone qui code pour l'autre bordure inductrice.

Il faut noter qu'à part quelques exceptions (voir Parks, 2001 versus Dresch et Spillmann, 2001), le débat entre l'approche cognitive et physiologique ne suscite plus beaucoup d'intérêt de nos jours car prouver l'apport d'une approche n'écarte pas la possibilité d'une participation des traitements suggérés par l'autre approche. Il apparaît aujourd'hui évident que des mécanismes se mettent en marche très tôt lors de la présentation de figure de Kanizsa et qu'en retour, la perception phénoménologique des inductions soit fortement modulée par l'interprétation et les cognitions associées à

cette perception (Rubin, Nakayama et Shapley, 1997; van Tuijl et Leeuwenberg, 1982; Spillman et Dresch, 1995; Gunn et al., 2000).

#### **1.4 - L'induction de la luminance**

##### *Le contraste simultané*

Lorsque la figure de Kanizsa est présentée à des participants, ils rapportent presque tous un triangle plus lumineux ou plus blanc que le fond (Kanizsa, 1955; Coren, 1972; Parks, 1984, 1989). Ce surcroît illusoire de luminance pourrait être induit par un contraste simultané au niveau des encoches qui se propagerait ensuite à l'ensemble du triangle, un peu à la manière d'un filling-in (Brigner et Gallagher, 1974; Frisby et Clayworthy, 1975; Jory et Day, 1979; Burr, 1987). Pour comprendre le contraste simultané, il faut savoir que les champs récepteurs des neurones ganglionnaires de la rétine sont composés d'une région centrale excitatrice et d'une région périphérique inhibitrice (Buser et Imbert, 1987; Spillmann, 1994). Une luminance illusoire est induite lorsque le centre est plus stimulé que la périphérie (Adelson, 2000). C'est le cas des neurones dont le champ récepteur tombe sur les bordures réelles délimitant les encoches (voir figure 20). Ce n'est donc pas un hasard si la luminance est plus saillante le long des bordures que dans le centre du triangle (Coren, 1977; Halpern, 1981). Toutefois, c'est au niveau le plus creux des encoches que la stimulation est la plus grande car c'est à cet endroit que la proportion de stimulation du centre par rapport à la stimulation de la périphérie est la plus importante (voir figure 21) (Diamond, 1955).

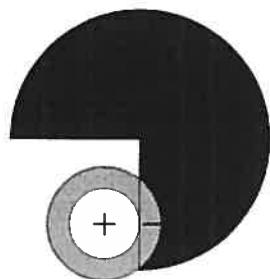


Figure 20: Champs récepteur situé sur  
une bordure réelle inductrice

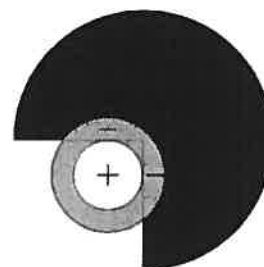


Figure 21: Champs récepteur situé sur  
l'encoche inductrice

Selon Brigner et Gallagher (1974) ainsi que d'autres scientifiques (Frisby et Clayworthy, 1975; Jory et Day, 1979; Day et Jory, 1980; Ware, 1981), le contraste simultané suffit à lui seul pour expliquer l'ensemble des inductions de la figure de Kanizsa, incluant l'induction des bordures illusoires. Pour soutenir cette proposition, plusieurs scientifiques ont montré qu'une diminution du contraste entre les inducteurs et le fond se traduisait par une réduction de la saillance de la luminance et des bordures illusoires (Brussel, Stober et Bodinger, 1977; Warm, Dember, Padich, Beckner et Jones, 1987; Petry, Harbeck, Conway et Levey, 1983; Banton et Levi, 1992). La réduction peut même se rendre jusqu'à une disparition complète dans le cas d'inducteurs dont la couleur a la même luminance (équiluminance) que la couleur du fond (Brussel et al., 1977; Li et Guo, 1995; Brigner et Gallagher, 1974; Frisby et Clayworthy, 1975). L'importance du contraste simultané est toutefois sérieusement remise en question par quelques faits. D'abord, ce ne sont pas tous les individus qui sont incapables de percevoir une forme illusoire avec des inducteurs équiluminants, certains y parviennent très bien (Gregory, 1972; Bachmann, 1978). Ensuite, il est possible d'induire des bordures illusoires en utilisant des inducteurs blancs et noirs

dans la même figure (sur fond gris) (Prazdny, 1983; Grossberg et Mingolla, 1985b; Shapley et Gordon, 1985). Finalement, si le contraste simultané influence la luminance du triangle de Kanizsa, il devrait en faire autant avec les inducteurs (Coren et Theodor, 1975; Parks, Rock et Anson, 1983). Les inducteurs noirs devraient donc paraître illusoirement plus noirs, ce qui n'est manifestement pas le cas.

### *Les mécanismes tardifs*

La luminance illusoire du triangle de Kanizsa pourrait en fait être induite par des mécanismes de plus haut niveau que ceux qui sont responsables du contraste simultané. Il s'accumule en effet un nombre croissant d'études démontrant que la luminance dépend de la façon dont est interprétée l'organisation de la forme dans l'espace (Paradiso, 2000; Adelson, 1993; Schirillo et Shevell, 1997; Gilchrist, Kossyfidis, Bonato, Agostini, Cataliotti, Li, Spehar, Annan et Economou, 1999). Par exemple, les formes apparaissent plus lumineuses si elle sont perçues comme étant placées en avant-plan que si elles sont placées en arrière-plan (Egusa, 1982; Coren, 1969; Bonato et Cataliotti, 2000; Dumais et Bradley, 1976). Un effet semblable est aussi observé avec des formes qui représentent des objets en trois dimensions. Leurs facettes placées en avant-plan ou au dessus ont tendance à être perçues plus lumineuses que celles perçues en dessous (Knill et Kertsen, 1991; Gilchrist, 1977, Hochberg et Beck, 1954; Bonato, Cataliotti, Manente et Delnero, 2003; Adelson, 2000; Todorovic, 1997). Les mécanismes responsables de ces effets d'organisation spatiale sur la luminance sont pour l'instant controversés. Certains laissent entendre que les premières manifestations de ces mécanismes sont uniquement dans des aires

de haut niveau. Par exemple, dans une étude récente de Perna, Tosetti, Montanaro et Morrone (2005), les activités hémodynamiques évoquées par une luminance illusoire ont été observées dans les aires associatives telles que le sillon latéral occipital et le sillon intrapariétal mais pas dans l'aire striée. En revanche, d'autres résultats, surtout observés chez le singe, montrent que l'activité dans des aires aussi précoces que l'aire primaire est modulée par la luminance (Zipser, Lamme et Schiller, 1996; Rossi, Rittenhouse et Paradiso, 1996; MacEvoy et Paradiso, 2001). Il n'est donc pas à exclure que les projections descendantes décrites plus haut pour expliquer l'induction de bordures illusoires ne puissent aussi s'appliquer à une modulation de la luminance.

Comme c'est le cas pour le contraste simultané, l'impact de l'organisation spatiale sur les inductions du triangle de Kanizsa n'est toutefois pas certain. Halpern (1981) a noté que la corrélation entre la luminance illusoire et l'impression de profondeur rapportée par ses participants est faible. De plus, la luminance illusoire peut être modulée indépendamment de l'impression de profondeur (Petry et al., 1983; Parks et Marks, 1983; Brussel et al., 1977; Ware, 1981). Il est possible d'induire un surcroît de luminance sans qu'il y ait de segmentation figure-fond (Parks et Marks, 1983), ou, inversement, d'induire une impression de profondeur sans surcroît illusoire de luminance (Richardson, 1979). Finalement, l'ajout d'une ligne autour du contour de la forme illusoire a pour effet de fortement diminuer le surcroît de luminance illusoire bien que cela n'affecte pas la segmentation (Coren et Theodor, 1975; Parks, 1979; Parks et al., 1983).



## 1.5 - L'induction d'une profondeur (la complétion)

### *La complétion modale et amodale*

Les formes interpolées dans la figure de Kanizsa, c'est-à-dire le triangle et les disques, sont perçues à des niveaux de profondeur différents (Harris et Gregory, 1973; Coren et Porac, 1983). Cela a été vérifié par l'impression des participants mais aussi à l'aide d'autres méthodes. La plus simple est probablement la tâche dans laquelle le sujet compare la grandeur de deux points identiques présentés l'un à l'intérieur et l'autre, à l'extérieur d'un carré illusoire. De façon générale, le point à l'intérieur paraît plus petit ce qui suggère, selon la constance des grandeurs, que la forme illusoire est perçue comme étant située en avant-plan (Coren, 1972; Coren et Porac, 1983; Porac, 1978; Predebon, 1985). Cet effet de constance est plus facile à comprendre en regardant la figure 22. Les deux disques sont de grandeurs identiques mais celui d'en bas paraît plus petit parce qu'il est situé, selon les indices fournis par les lignes de perspective, plus près du lecteur.

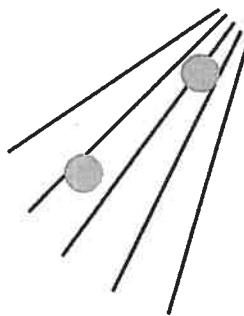


Figure 22: Démonstration de la constance des grandeurs

Dans d'autres expériences, des triangles de Kanizsa ont été présentés en stéréoscopie avec disparité oculaire, c'est-à-dire que des images légèrement différentes sont présentées à chaque oeil de manière à induire une perception tridimensionnelle. La forme illusoire est particulièrement saillante lorsque la disparité des images place le triangle en avant-plan mais cette même forme disparaît lorsque la disparité la place en arrière-plan (Lawson et Gulick, 1967; Lawson, Cowan, Gibbs et Whitmore, 1974; Gregory et Harris, 1974; Whitmore, Lawson et Kozora, 1976).

Une fois les niveaux de profondeur déterminés, une impression de surface se manifeste à l'intérieur des formes, leur donnant l'apparence d'être complètes. Cette complétion est qualifiée de modale pour la forme située en avant-plan, c'est à dire le triangle, parce qu'elle s'accompagne d'inductions physiques ("modales") comme la luminance et les bordures illusoires (Michotte et Burke, 1951; Wagemans, van Lier et Scholl, 2006). La complétion des formes partiellement cachées comme les disques porte, elle, le qualificatif d'amodale. Il est possible de faire du triangle une forme amodale tout simplement en ajoutant un obstacle comme dans la figure 1. Toutefois, c'est la figure 23 qui est généralement utilisée comme figure de Kanizsa amodale car c'est elle qui est le mieux appariée physiquement à la figure de Kanizsa modale (Kanizsa, 1976, Corballis, Shapley et Gazzaniga, 1999, Ringach et Shapley, 1996). Les inducteurs y sont fermés par une ligne courbe permettant ainsi de percevoir la figure comme s'il s'agissait de trois trous au fond desquels se trouvent les coins d'un triangle caché sous une surface blanche.

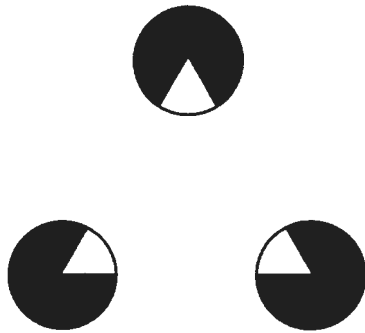


Figure 23: Figure de Kanizsa amodale

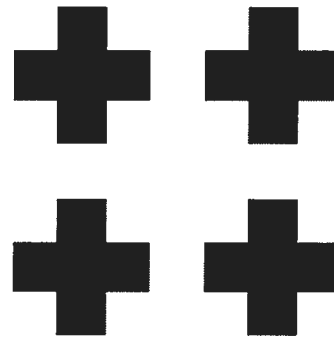


Figure 24: Figure avec des inducteurs complets, en forme de croix

Dans la figure de Kanizsa, la complétion modale de la forme illusoire semble fortement liée à la complétion amodale des inducteurs. Certains théoriciens, incluant Kanizsa lui-même, croyaient que le triangle illusoire n'apparaissait qu'à partir du moment où le sujet complétait les inducteurs en dessous de lui (Kanizsa, 1955, 1969). Cette théorie, bien qu'intéressante, fait face à un grave problème logique. En effet, comment peut-on déterminer que le triangle est placé par-dessus des disques si la perception de ces disques nécessite elle-même la perception de l'obstacle (i.e. le triangle) qui rend compte de leur incomplétude (Rock et Anson, 1979; Parks, 1984). De plus, des scientifiques ont démontré que la complétion de la forme modale pouvait s'exécuter sans complétion amodale des inducteurs (Albert, 1993, 2001; Day et Kasperczyk, 1983; Pughé, 1991; Pughé et Coren, 1992b; Bonaiuto, Giannini et Bonaiuto, 1991). La figure 24 en fait la démonstration. Les croix servant d'inducteurs sont en effet complètes et n'apparaissent donc pas partiellement cachées par le carré illusoire. Il faut toutefois noter que l'ensemble des inductions observées sur un tel

carré sont considérablement atténuées et qu'elles exigent une attention dirigée vers les encoches.

### *Les indices de superposition et l'attribution des contours*

En 1972, Coren présenta une théorie mettant l'emphase sur les indices de superposition (voir aussi Kennedy, 1975; Rock et Anson, 1979). Les indices de superposition sont des arrangements figuraux qui permettent d'établir l'appartenance d'un contour, c'est-à-dire de déterminer laquelle des surfaces séparées par une bordure commune est placée par dessus l'autre surface (Dinnerstein et Wertheimer, 1957; Ratoosh, 1949). Les indices de superposition peuvent être locaux et donc se limiter à une partie de la figure (Rubin, 2001; Dresch, Durand et Grossberg, 2002; Liu, Jacobs et Basri, 1999). Un exemple assez classique d'indice de superposition local est la jonction-T illustrée dans la figure 25.

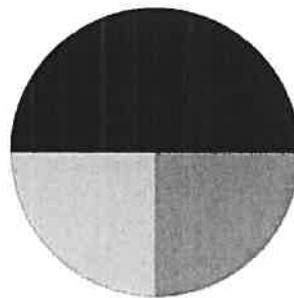


Figure 25: Jonction-T

Même avec une information aussi limitée, le lecteur devrait voir la surface noire comme étant placée par dessus les deux surfaces grises car seule la ligne qui

divise les deux surfaces grises peut être perçue comme se prolongeant en dessous de la surface noire. Les indices de superposition peuvent aussi être globaux et donc dépendre de l'organisation de l'ensemble des contours. Un tel indice peut être la simple fermeture d'une forme, c'est-à-dire que le contour d'une forme fermée aura tendance à être perçu comme appartenant à la surface interne de la forme plutôt qu'à la surface extérieure, comme s'il s'agissait d'un trou (Ratoosh, 1949; Bertamini et Croucher, 2003; Bertamini et Mosca, 2004).

Dans la description de sa théorie, Coren (1972) définit les indices de superposition en se référant à d'autres figures que celle de Kanizsa. En fait, le seul indice de superposition qu'il décrit pour la figure de Kanizsa repose sur l'apparence incomplète des "pacmen". D'autres indices ont été relevés depuis mais dans l'ensemble, il s'agit tous d'indices de type global, c'est-à-dire des indices basés sur une analyse des formes entières (Albert, 2001, Purghé, 1991). Les indices locaux, connus pour être particulièrement efficaces sont, quant à eux, difficiles à extraire étant donné l'absence de bordures réelles. Pourtant, il doit s'en trouver dans la figure de Kanizsa pour deux raisons. D'abord parce que la complétion peut se manifester localement en l'absence d'indices globaux (Dresp, 1993). On peut aisément le constater dans la figure 26 dans laquelle se trouve une forme pratiquement impossible à compléter logiquement mais qui contient malgré tout de forts contours illusoire. Ensuite parce que Steven (1983) a rapporté le cas d'un patient incapable de traiter les indices de superposition comme des jonctions-T et qui en même temps, ne parvenait pas à compléter des formes modales.

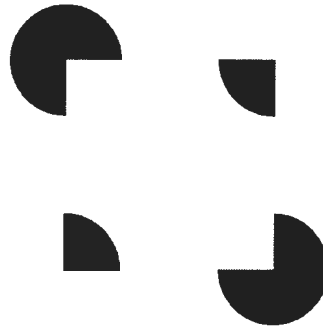


Figure 26: Figure de Kanizsa avec inducteurs conflictuels

La façon la plus simple de résoudre le problème des indices locaux dans la figure de Kanizsa est de supposer que les bordures illusoires sont utilisées pour définir les indices de superposition. Le fait que les bordures illusoires puissent agir comme des bordures réelles, comme il a été dit plus haut, rend cette idée plausible. Ainsi, une fois les bordures illusoires induites, des jonctions-T pourraient être perçues à des endroits comme celui qui est encerclé dans la figure 27 (les bordures illusoires ont été dessinées en gris).

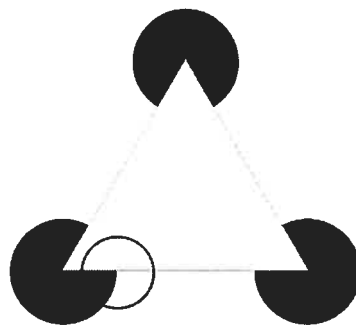


Figure 27: Junction-T composée de bordures réelles et illusoires

Évidemment, suivant un tel modèle, l'induction de bordures est entièrement indépendante de l'induction de profondeur, ce que tend à suggérer quelques études

(Halpern 1981; Petry et al., 1983; Brussel et al., 1977). Toutefois, la majorité des études ayant examiné l'interaction de ces inductions suggèrent plutôt le contraire (Banton et Levi, 1992; Bradley et Dumais, 1984; Coren et Porac, 1983; Coren, 1972; Lawson et al., 1974). En fait, l'induction de profondeur semble même être la variable la plus déterminante de l'induction de bordures illusoires. Il y a donc lieu de considérer qu'initialement, les bordures illusoires ne sont que très faiblement activées mais qu'elles le sont juste assez pour permettre la formation des indices de superposition et la construction perceptuelle de la forme illusoire. Une fois ces indices locaux et globaux établis, le cerveau procéderait à la segmentation des profondeurs ce qui aurait pour effet de considérablement accentuer la saillance des contours illusoires de la forme modale.

#### *Les mécanismes de l'attribution de contour et de surface*

L'effet des indices de superposition sur la saillance des contours illusoires laisse entendre que les neurones qui codent pour les bordures illusoires sont aussi sensibles à l'attribution de profondeur des surfaces que séparent les contours des inducteurs. Cela a pu être constaté à travers quelques résultats en enregistrement de cellules chez le singe. En effet, des cellules de V1, V4 et surtout de V2 qui codent pour l'orientation des contours codent aussi pour l'attribution de profondeur de ces contours (Qiu et von der Heydt, 2005). Comme c'est illustré dans la figure 28, la réponse d'un neurone codant pour une orientation particulière est modulée en fonction de la position relative des profondeurs des deux côtés séparés par la bordure (Qiu et von der Heydt, 2005; Bakin et al., 2000; Zhou, Friedman et von der Heydt, 2000).

Cette modulation pourrait avoir une forte influence sur l'activité des neurones qui codent les bordures illusoires. L'activité de ces derniers serait augmentée en cas de segmentation de profondeur mais elle serait supprimée si cette segmentation n'est pas possible.

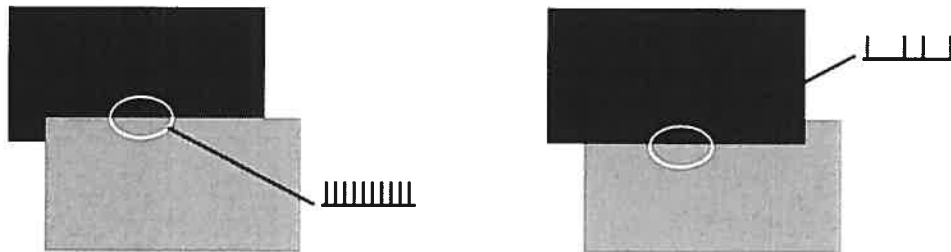


Figure 28: Modulation de la réponse neuronale en fonction de la position relative des profondeurs des deux côtés séparés par la bordure

Le moment à partir duquel la segmentation peut influencer les bordures illusoires dépend de son niveau de globalité. Les indices locaux comme les jonctions-T sont extraits très tôt et peuvent donc moduler l'activité des bordures illusoires très rapidement. En revanche, les indices globaux nécessitent plus de traitements et risquent donc d'influencer la saillance des bordures illusoires plus tard. Ce décalage entre l'impact des indices locaux et globaux a déjà été démontré dans un paradigme de masquage rétroactif par Reynold (1981). Ce dernier présenta à ses participants une figure illusoire dans laquelle des lignes avaient été rajoutées, comme dans la figure 13, afin de rendre improbable la segmentation figure-fond de la forme illusoire. Un masque recouvrait la figure suite à un très court intervalle de temps variable. La majorité des participants rapportèrent la présence de bordures illusoires lorsque l'intervalle était de 150 ms mais ces mêmes bordures disparaissaient lorsque



l'intervalle montait à 300 ms. Ce résultat montre que les indices locaux permettant la perception des bordures illusoires sont pris en considération très tôt et que les indices globaux, qui dans ce cas-ci, annulent la perception des bordures illusoires, nécessitent un plus grand temps de traitement.

### *La bistabilité*

Il subsiste parfois une incompatibilité entre les segmentations suggérées par certains indices de superposition, particulièrement entre les indices locaux et globaux. Une telle incompatibilité peut conduire à une bistabilité perceptuelle, c'est-à-dire que deux perceptions sont possibles, et, en règle générale, alternent. La bistabilité peut aussi se produire lorsqu'il est impossible de déterminer l'appartenance d'une bordure à cause d'un manque d'indice de superposition. L'exemple le plus classique d'une figure bistable est la figure vase-visage illustrée dans la figure 29 (Palmer, 2002). Un vase est perçu lorsque les contours sont attribués à la région blanche de la figure alors que deux visages sont perçus lorsque c'est aux régions noires que sont attribués les contours. Les deux perceptions ne peuvent avoir lieu en même temps vu que les contours ne peuvent appartenir aux régions blanches et noires en même temps.

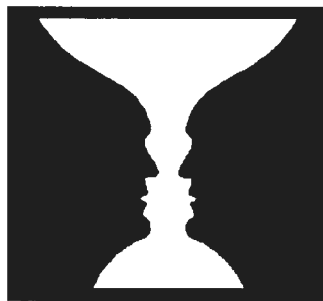


Figure 29: Figure vase-visage

Dans la figure de Kanizsa ainsi que dans n'importe quelle figure de formes réelles superposées, les formes amodales sont "mosaïquement" fermées, c'est-à-dire que leurs bordures visibles ferment la forme. Cette fermeture est un indice qui devrait théoriquement les placer en avant-plan. À moins d'un effort attentionnel soutenu, une telle perception ne se manifeste toutefois pas car les indices la plaçant en arrière-plan, comme les jonctions-T et l'incomplétude apparente de la forme amodale, sont considérablement plus forts. C'est ainsi que pour percevoir les inducteurs d'une forme illusoire en avant-plan, il faut enlever ces derniers indices, soit en ne présentant qu'un inducteur ou en éliminant les bordures illusoires par une rotation des inducteurs (Kanizsa, 1976). Pour augmenter la bistabilité dans la figure de Kanizsa, il faut modifier les inducteurs de manière à introduire des indices supplémentaires favorisant l'attribution des contours de l'encoche à l'inducteur. C'est le cas de la figure composée d'inducteurs en croix (figure 24).

### **1.6 - Les corrélats physiologiques du traitement de la figure de Kanizsa chez l'humain**

Les corrélats physiologiques sont des mesures de l'activité neuronale associée à un traitement précis. Les corrélats peuvent prendre différentes formes comme par exemple celle d'un changement d'activité hémodynamique (i.e., les changements de flux sanguins), celle de l'apparition d'une fréquence d'oscillations d'activité neuronale précise, ou celle d'un changement de latence ou d'amplitude de l'activité électrique évoquée par les neurones. La signification fonctionnelle du corrélat est établie en

comparant les mesures physiologiques enregistrées à une condition activant un traitement précis et à une condition contrôle.

La découverte de cellules qui répondent aux bordures illusives présentées dans leur champ récepteur a marqué le début de l'étude des corrélats physiologiques des bordures illusives. De nombreuses études en imagerie chez l'humain ont été menées en ce sens. Le grand avantage de l'imagerie est qu'il est possible de dissocier les signaux relevant des différents traitements sollicités par la perception de la figure de Kanizsa (Rugg et Coles, 1995). En imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) et en tomographie par émission de positrons (TEP), cette dissociation se fait essentiellement en fonction de la localisation des activités alors qu'en potentiels évoqués visuels (PEVs), elle se fait surtout en fonction du moment de leur survenue. La découverte d'un corrélat n'a que peu d'importance tant qu'il ne lui est pas associé une signification fonctionnelle. Cette signification peut être établie assez aisément lorsque le corrélat correspond à la modulation d'activité d'une région ou d'un composant dont les fonctions sont déjà bien définies. Dans l'étude des figures de Kanizsa, les corrélats ne correspondent pas toujours à de telles modulations. Pour déterminer la signification fonctionnelle des corrélats, il faut donc se référer aux processus qui sont théoriquement évoqués par la condition expérimentale mais pas par la condition contrôle.

De manière générale, il est reconnu que la figure de Kanizsa active les traitements décrits en introduction, soit l'interpolation d'une forme globale, sa segmentation figure-fond et l'induction de bordures illusives (Petry et Meyer, 1987).

Dans la quasi-totalité des études en imagerie, les stimuli contrôles sont des figures dont les inducteurs ont été inversés de manière à interrompre l'induction de la forme illusoire. Ce choix se justifie par le simple fait que cette figure conserve la même quantité d'information physique que la figure de Kanizsa (Kanizsa, 1976). Toutefois, par son manque de spécificité, l'utilisation d'un tel contrôle complique considérablement l'interprétation des corrélats de la figure de Kanizsa. En effet, cette figure contrôle n'active pas d'interpolation, de segmentation figure-fond ni de bordures illusoires. Il devient alors difficile d'associer un corrélat à un traitement spécifique. Dans les sous-sections suivantes, nous présenterons les corrélats électrophysiologiques les plus connus aux figures de Kanizsa. Mais avant de présenter ces corrélats, il convient de d'abord décrire l'organisation fonctionnelle du système visuel et les bases neuronales des différents processus sollicités par la perception de forme.

#### *Les bases neuronales de la perception visuelle*

Le cortex visuel s'étend du lobe occipital, où sont traitées les parties élémentaires de l'image, jusqu'au lobe pariétal et temporal, où est traité et assemblé avec une grande précision le percept global. Dans le modèle classique, la première étape du traitement visuel débute dans l'aire visuelle primaire, aussi appelée l'aire striée ou V1. Dès cette étape, l'organisation fonctionnelle se complexifie en différents systèmes aux fonctions distinctes (Livingstone & Hubel, 1988). Ainsi, une partie des afférences visuelles aboutissent dans la couche 4C $\beta$  du cortex visuel avant d'être redirigées dans les couches 2 et 3, à l'intérieur de stries que l'on identifie comme des

"blobs" et des "interblobs". Les projections partant des "blobs" transitent par l'aire V2 avant de se rendre dans l'aire V4, puis dans l'aire inféro-temporale. Les projections partant des "interblobs" suivent un parcours relativement similaire excepté qu'une certaine partie des projections est acheminée vers la région pariétale et dans l'aire V5. Au départ, dans V1, les neurones de l'aire visuelle primaire ne codent que pour l'orientation de petit segments de ligne composant le contour des formes. Les derniers neurones sollicités par la perception dans l'aire inféro-temporale codent, quant à eux, pour des formes complexes et habituellement, leurs réponses sont insensibles aux caractéristiques physiques comme l'orientation et la grandeur (Lueschow, Miller et Desimone, 1994). De façon générale, il est admis que ces deux voies, soit celles des "blobs" et des "interblobs", sont respectivement responsables du traitement de la couleur et du traitement de la forme (Hubel et Livingstone, 1989; Yabuta, Sawatari et Callaway, 2001). Ils composent un système connu sous le nom de système parvocellulaire (Merigan et Maunsell, 1993). Un deuxième système, soit le système magnocellulaire, a aussi été défini. Il débute dans la couche 4C $\alpha$  de V1, transite dans les couches 4B et 6 puis se rend directement dans l'aire V5 (Hubel et Livingstone, 1989; Yabuta et al., 2001). Ce système est surtout tenu responsable du traitement de l'information transitoire et des informations relatives à l'espace. La hiérarchie de traitements décrite ci-dessus a surtout été établie à l'aide d'études chez le singe. Chez l'humain, des divisions de traitements ont aussi pu être définies, principalement à l'aide des techniques d'imagerie cérébrale. Ces divisions distinguent essentiellement la voie ventrale, allant du cortex occipital au cortex temporal, de la voie dorsale allant du cortex occipital au cortex pariétal. La plupart des caractéristiques physiques comme la forme sont traitées dans la voie ventrale alors que les attributs spatiaux le

sont surtout dans la voie dorsale (Haxby, Grady, Horwitz, Ungerleider, Mishkin, Carson, et al., 1991; Mishkin, Ungerleider et Macko, 1983; Ungerleider et Haxby, 1994).

Les divisions fonctionnelles proposées tant chez le singe que chez l'homme ne sont pas aussi spécifiques que cela avait originellement été supposées (Bullier et Nowak, 1995). En effet, le traitement de la forme et de la couleur peuvent entraîner de l'activité neuronale dans le système magnocellulaire et il est connu que certains neurones du système parvocellulaire sont sensibles aux caractéristiques du système magnocellulaire (Ferrera, Nealey et Maunsell, 1992). De plus, il a été démontré chez l'humain que le traitement d'un attribut comme la forme ou la couleur évoque de nombreuses activations hémodynamiques dont certaines sont situées dans le système dorsal (Gulyas, Cowey, Heywood, Popplewell et Roland, 1998; Gulyas, Heywood, Popplewell, Roland et Cowey, 1994). Il faut aussi noter que les activations évoquées par la forme varient en fonction de l'attribut qui la rend visible (différence de texture, de mouvement ou de couleur) (Gulyas et al., 1994, 1998) ce qui met en évidence le fait que le traitement de la forme n'est pas si indépendant du traitement des autres attributs. Des études en animal ont confirmé cette dépendance (Britten, Newsome et Saunders, 1992) bien que d'autres études ont plutôt démontré l'existence de neurones dont la spécificité de la réponse à la forme n'est pas affectée par l'attribut qui rend la forme visible (Leventhal, Wang, Schmolesky et Zhou, 1998; Sary, Vogels et Orban, 1993).

De nos jours, la conception d'une organisation fonctionnelle hiérarchique du système visuel est de plus en plus remise en cause. Cette hiérarchie semble bien exister mais il devient évident que la perception ne se limite pas à suivre ce seul parcours. Il est aujourd'hui établie que les afférences en provenance des corps genouillés latéraux ne se rendent pas uniquement à l'aire primaire mais à bien d'autres aires impliquées dans des traitements déjà bien complexes comme ceux pris en charge par l'aire V5 (Bullier et Novak, 1995). Aussi, plusieurs résultats tendent à démontrer que les neurones de l'aire primaire ne se limitent pas qu'à connecter les segments de ligne composant les formes. Par exemple, les réponses de ces neurones sont sensibles à des traitements comme la segmentation figure-fond (Lamme, 1995). En fait, de façon générale, les traitements des différents aspects de la perception impliquent de larges réseaux complexes qui s'étendent sur un très vaste territoire du cortex visuel. Sur le plan structurel, ce réseau est possible par les très nombreuses connexions qui caractérisent le système visuel. Certains sont dites horizontales et assurent la communication entre les neurones travaillant en parallèle (Löwel et Singer, 1992). D'autres sont ascendantes et correspondent donc à l'idée d'un traitement hiérarchique proposée par les premiers modèles de la vision (Lamme, Super et Spekreijse, 1998, Callaway, 2004). Finalement, il existe un très grand nombre de connexions qui sont plutôt descendantes et qui assurent donc la modulation de traitements de bas niveau par des traitements de haut niveau (Lamme et al., 1998, Callaway, 2004). L'idée de traitements desservis par un module située dans une région restreinte ne semble donc plus pouvoir tenir la route.

*Les activités hémodynamiques évoquées par les figures de Kanizsa*

La première étude mesurant un corrélat hémodynamique aux figures de Kanizsa fut menée par Hirsch et coll. (1995). Les figures illusoires entraînaient alors plus d'activité dans l'aire visuelle secondaire de l'hémisphère droit que les figures contrôles. D'autres études ont par la suite confirmé une participation de cette aire sans toutefois rapporter une latéralisation en faveur de l'hémisphère droit (ffytche et Zeki, 1996; Goebel, Khorram-Sefat, Muckli, Hacker et Singer, 1998; Palva, Heslenfeld, Aronen et Ilmoniemi, 1997; Larsson, Amunts, Gulyas, Malikovic, Zilles et Roland, 1999; Seghier, Dojat, Delon-Martin, Rubin, Warnking, Segebarth et Bullier, 2000). Des études ont aussi fait état de certaines activités dans l'aire visuelle primaire (Larsson et al., 1999; Hirsch et al, 1995; Palva et al., 1997). Il est à noter que ces activités dans les aires visuelles primaires et secondaires ont été obtenues à l'aide de formes illusoires qui étaient particulièrement saillantes (Seghier et Vuilleumier, 2006). Elles bénéficiaient d'inducteurs plus importants qu'à l'habitude ou de paramètres de présentation avantageux comme une forme illusoire en mouvement. Lorsque des figures de Kanizsa plus conventionnelles sont utilisées, les corrélats hémodynamiques sont observés dans des aires visuelles de plus haut niveau que l'aire visuelle secondaire (Mendola, Dale, Fischl, Liu et Tootell, 1999; Kruggel, Herrmann, Wiggins et Cramon, 2001; Ritzl, Marshall, Weiss, Zafiris, Shah, Zilles et Fink, 2003; Stanley et Rubin, 2003). Des activités bilatérales ont en effet été observées dans V7 et V8, ainsi que dans les aires V3A et V4v, toutes des régions situées dans ce qu'il convient d'appeler le complexe occipital latéral (COL) (Mendola et al., 1999). Le COL est une région corticale dont l'activité corrèle avec la capacité à reconnaître ou



discriminer des formes ou des objets, peu importe leur nature ou la façon par laquelle ils se définissent (Grill-Spector, Kourtzi et Kanwisher, 2001). Son activité est donc insensible à la grandeur, la nature des contours (Kourtzi et Kanwisher, 2000) et a la complétude de la forme (Kourtzi et Kanwisher, 2001; Stanley et Rubin, 2003). Transposé à la problématique de la perception des figures de Kanizsa, le COL peut donc être conçu comme le lieu où la forme illusoire interpolée est perçue. Cette idée a été vérifiée par Stanley et Rubin (2003) en montrant qu'une figure contrôle entraînant une interpolation sans induction évoquait aussi une plus forte activité du COL.

#### *Les potentiels évoqués*

Avant de présenter les potentiels évoqués par les figures de Kanizsa, il convient d'expliquer d'abord en quoi consistent ces corrélats électrophysiologiques. Cela est particulièrement opportun compte tenu qu'il s'agit de la technique utilisée dans l'ensemble des expériences menées au cours de mon doctorat. Pour extraire les potentiels évoqués, il faut d'abord enregistrer l'activité cérébrale à l'aide d'électrodes placées sur la tête d'un sujet. Une électrode permet de capter les fluctuations de voltage émises par l'activité électrique synchronisée d'un groupe de neurones orientés de la même façon (Fabiani, Gratton et Coles, 2000). Cette activité, l'électroencéphalogramme (EEG), reflète essentiellement des changements de potentiels de membrane engendrés par la sommation des potentiels post-synaptiques inhibiteurs et excitateurs (Wood et Allison, 1981; Schroeder, Steinschneider, Javitt, Tenke, Givre, Mehta et al., 1995).

L'électrode capte l'EEG sans égard à sa source. Elle enregistre donc les activités émises par l'ensemble des neurones dont le signal est suffisamment important pour se rendre jusqu'à elle mais aussi le signal en provenance de l'extérieur du cerveau comme par exemple les champs électriques émis par des câbles et par l'écran d'ordinateur . Il est par conséquent difficile d'identifier une réponse neuronale à partir du EEG qui soit spécifique à un groupe de neurones ou à un traitement cérébral précis suivant la présentation d'un stimulus. En effet, l'activité électrique évoquée par l'apparition d'un stimulus apparaîtra dans le EEG mais elle sera impossible à identifier car le EEG inclura aussi les activités évoquées par d'autres traitements cérébraux fortuits et par le signal extérieur ambiant. Une façon simple d'extraire l'activité électrique spécifique au groupe de neurones responsable du traitement du stimulus consiste à présenter plusieurs fois le stimulus et à faire une moyenne des activités émises à chaque répétition. De cette manière, les activités évoquées par la figure se manifesteront à chaque répétition et se maintiendront sur la grande moyenne dans la mesure où elles sont évoquées chaque fois au même moment à partir de l'apparition du stimulus. En retour, les activités fortuites et le signal extérieur diminueront ou disparaîtront dans la mesure où elles se manifestent de manière désynchronisée par rapport à l'apparition du stimulus.

L'activité obtenue par le moyennage des activités évoquées à chaque répétition est le potentiel évoqué. Le potentiel évoqué est composé d'une suite de déflexions positives et négatives, identifiées en fonction de leur polarité et de leur ordre d'apparition ou de leur latence. La figure 30 illustre les déflexions typiques d'un potentiel évoqué visuel. On y retrouve systématiquement les déflexions P1 et N1. P1

est la première positivité à se manifester. Son activité culmine autour de 100 ms et c'est pourquoi elle est parfois identifiée comme une P100. Les conditions connues pour en moduler l'amplitude et la latence sont essentiellement physiques comme le contraste, les fréquences spatiales, l'orientation, etc. (Regan, 1972; Jeffreys, 1996) mais l'attention est aussi connue pour influencer l'amplitude (Luck, Heinze, Mangun et Hillyard, 1990; Heinze, Luck, Mangun et Hillyard, 1990). Par exemple, un stimulus présenté à un endroit où l'attendais le sujet entraînera une plus grande P1 qu'un stimulus présenté à un endroit inattendu.

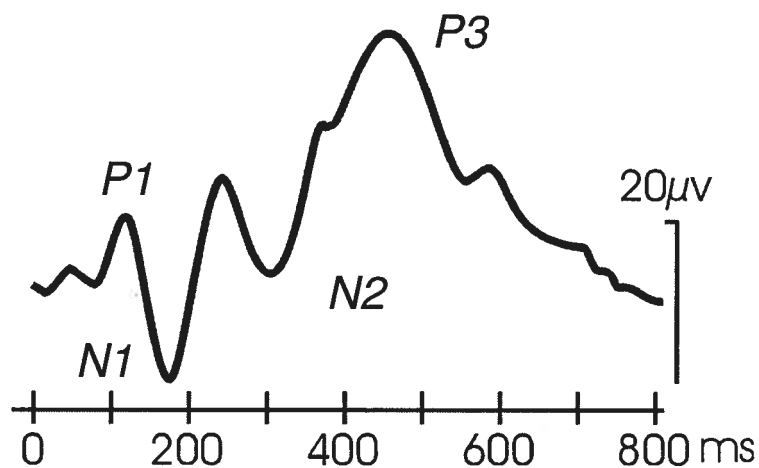


Figure 30 : Potentiel évoqué visuel

La N1 est elle aussi connue pour être particulièrement sensible aux caractéristiques physiques des stimuli et à l'attention (Jeffreys, 1996; Rugg et Coles, 1995). Toutefois, elle semble aussi refléter des traitements associés à des caractéristiques plus complexes des stimuli comme par exemple la segmentation figure-fond ou encore l'identification du stimulus (Caputo et Casco, 1999; Romani, Caputo, Callieco, Schintone et Cosi, 1999). Par exemple, un stimulus que le sujet parvient à reconnaître entraînera une plus grande N1 qu'un stimulus que le sujet ne

parvient pas à identifier (Landis, Lehmann, Mita et Skrandies, 1984). La N1 peut aussi être associée à des processus impliqués dans la discrimination des stimuli. On sait en effet que son amplitude est plus grande dans des tâches de discrimination comparativement à des tâches de détection (Vogel et Luck, 2000; Hopf, Vogel, Woodman, Heinze et Luck, 2002). La P1 et la N1 sont habituellement identifiées comme des déflexions exogènes à cause de leur sensibilité aux caractéristiques physiques mais aussi parce qu'elles sont évoquées même lorsque aucun traitement spécifique du stimulus n'est exigé (Regan, 1972).

La déflexion négative suivante, la N2, est connue pour être modulée en fonction de la pertinence des stimuli en ce qui a trait à la tâche. Elle est systématiquement plus grande pour un stimulus auquel le sujet peut attribuer une réponse que pour un stimulus non pertinent pour lequel le sujet n'a rien à faire (Luck, 2005). Un très grand nombre d'autres facteurs peuvent aussi moduler la N2. Par exemple, un stimulus déviant entraînera une plus grande N2 qu'un stimulus cible fréquent (Simson, Vaughan et Ritter, 1977). Dans un même ordre d'idée, un stimulus entraînera une plus grande N2 s'il est précédé d'un stimulus différent comparativement à s'il est précédé d'un stimulus identique (Cui, Wang, Wang, Tian et Kong, 2000). Cet effet sera d'ailleurs particulièrement important si le premier stimulus laissait entrevoir l'apparition d'un stimulus différent comme deuxième stimulus. De façon générale, l'amplitude de la N2 semble donc augmenter en fonction de la difficulté à détecter la cible ou en fonction de la différence qu'il y a entre le stimulus présenté et le stimulus attendu (Fabiani et al., 2000; Luck, 2005).

Il est important de noter que la plupart des modulations d'amplitude ayant lieu au niveau de la N2 sont observées à l'aide de soustractions car le point culminant de ces modulations ne correspond pas systématiquement à la latence du point culminant de la N2. Par exemple, l'effet de déviance sur la N2 est obtenu en soustrayant les potentiels évoqués par les stimuli déviants de ceux des stimuli fréquents. L'effet obtenu porte le nom de "mismatch negativity" (Näätänen, Gaillard et Mantysalo, 1992). Il est aussi intéressant de souligner que la N2 est très sensible à la nature et à la modalité des stimuli utilisés. Par exemple, des stimuli visuels évoqueront une N2 qui sera maximale au niveau des aires occipitales alors qu'une N2 évoquée par des sons sera maximale autour des aires centro-frontales (Fabiani et al., 2000).

Comme la N2, la P3 est connue pour être affectée par l'aspect déviant des stimuli. Un stimulus déviant produira donc une plus grande P3 qu'un stimulus attendu (Squire, Squire et Hillyard, 1975). Dans un même ordre d'idée, un stimulus rare (mais pas nécessairement imprévisible) ou un stimulus pour lequel le sujet est incertain de sa réponse entraînera une plus grande P3 qu'un stimulus fréquent et pour lequel le sujet est certain de sa réponse (Duncan-Johnson et Donchin, 1977; Johnson, 1984). Finalement, il a aussi été soutenu que la P3 reflétait une certaine mise à jour du contexte de l'information. Conséquemment, la nouvelle information permettrait de redéfinir ce que l'individu utilise comme contexte pour évaluer l'information à venir (Donchin, 1981; Donchin & Coles, 1988). Cette proposition reste toutefois controversée dans la mesure où le concept de contexte reste flou (Luck, 2005).

Les potentiels évoqués ont longtemps et sont toujours (avec la magnétoencéphalographie) considérés comme la mesure la plus précise en ce qui a trait à la chronométrie des traitements cérébraux. Il est en effet possible de mesurer toute modulation d'activité électrique au millième de seconde près et ainsi identifier des effets engendrés par des générateurs activés à des moments différents. De plus, le signal enregistré est non seulement celui qui est directement émis par les neurones mais en plus, ce signal se propage rapidement du neurone jusqu'à l'électrode, assurant ainsi un enregistrement en temps réel. Les potentiels évoqués présentent toutefois des limites importantes comme par exemple la difficulté à distinguer des activités de neurones ayant lieu simultanément, à des endroits différents.

Les déflexions obtenues par les moyennages reflètent souvent la sommation des activités évoquées par la mise en branle de différents traitements cérébraux (Luck, 2005). Chacun de ces différents traitements est donc caractérisé par sa propre activité, qu'il convient d'appeler composante dans la mesure où sa manifestation participe à la modulation d'une déflexion plus large. Isoler une composante n'est toutefois pas facile car cela exige un contrôle très serré de l'activation des autres composantes qui se manifestent en même temps. Certaines composantes ont quand même été identifiées. Par exemple, il est souvent question de la P3a, maximale en frontale et sensible à l'effet de surprise, et la P3b, maximale en pariétal et sensible à l'imprévisibilité d'un stimulus qui reste néanmoins pertinent à la tâche (Squire et al., 1975).

*Les potentiels visuels évoqués par les figures de Kanizsa*

La première étude en potentiels évoqués par la perception de la figure de Kanizsa fut faite en 1991 par Sugawara et Morotomi. Le résultat consistait simplement en une plus grande amplitude de la N1 par la figure de Kanizsa relativement à une figure contrôle classique (Sugawara et Morotomi, 1991). Cette modulation fut généralement perçue comme reflétant l'intégration des contours en une forme globale assurant la perception de la forme illusoire (Proverbio et Zani, 2002). La modulation de la N1 a été observée dans d'autres études (Herrmann et Bosch, 2001; Herrmann, Mecklinger et Pfeifer, 1999; Pegna, Khateb, Murray, Landis et Michel, 2002; Proverbio et Zani, 2002) mais à plusieurs autres occasions, les corrélats n'atteignaient pas leur ampleur maximale en même temps que la N1. Certains corrélats étaient légèrement plus tardifs, ayant plutôt lieu autour de 180 ms et 230 ms (Korshunova, 1999) ou encore 250 ms (Proverbio et Zani, 2002). Dans d'autres cas, le corrélat atteignait son amplitude maximale sur la N1 mais s'étalait au-delà des latences de la N1. Par exemple, des corrélats de plus grandes amplitudes ont été rapportés entre 88 et 215 ms (Murray, Wylie, Higgins, Javitt, Schroeder et Foxe, 2002), 108 et 228 ms (Grice, Haan, Halit, Johnson, Csibra, Grant et Karmiloff-Smith, 2003), ainsi qu'entre 140 et 240 ms (Murray, Foxe, Javitt et Foxe, 2004). À ce jour, la latence la plus précoce est celle enregistrée en pariétal par Murray et ses collègues (2002) qui débute vers 88 ms. Toutefois, il faut noter que ce corrélat atteignait son ampleur maximale que tardivement, vers 200 ms. Il n'existe donc pas de corrélat électrophysiologique connu qui se manifeste entièrement avant la N1 comme une modulation de la P1 par exemple. Du point de vue de l'approche physiologique

décrite plus haut, une telle absence est surprenante compte tenu de la grande sensibilité de cette onde aux caractéristiques physiques des stimuli comme les contours et le contraste (Jeffreys, 1996). En retour, certaines modulations très tardives, soit au niveau de la P3, ont déjà été rapportées. (Bottger, Herrmann et von Cramon, 2002; Proverbio et Zani, 2002). Considérant la signification fonctionnelle de la P3 (Rugg et Coles, 1995; Zani et Proverbio, 2003), ces modulations tardives ont surtout été interprétées comme reflétant des processus post-perceptuels reliés à la tâche et aux décisions.

La signification fonctionnelle de ces corrélats est, à ce stade-ci des connaissances, difficile à établir avec certitude étant donnée les limites imposées par l'utilisation d'une figure contrôle trop libérale. Pour élaborer leur interprétation des corrélats, plusieurs auteurs ont identifié la région d'où provenait leur composante puis ont associé les propriétés connues de cette région à leur composante. Jusqu'à maintenant, toutes les analyses servant à localiser l'emplacement des générateurs des potentiels évoqués ont identifié le COL comme étant à l'origine des modulations de la N1 (Murray et al., 2002, 2004; Pegna et al., 2002). Comme il en a été question auparavant, le COL est connu pour être particulièrement sollicité lors de la reconnaissance d'objets et de surfaces définies (Grill-Spector et al., 2001; Hayworth et Biederman, 2006; Malach, Reppas, Benson, Kwong, Kennedy, Ledden, Brady, Rosen et Tootell, 1995). C'est donc à ces traitements qu'a souvent été associé l'effet N1 aux figures de Kanizsa. Toutefois, fonder une interprétation des PEVs en fonction de leur localisation comporte un risque étant donné la difficulté à isoler une source électrophysiologique avec certitude (Luck, 2006). Les champs électriques émis par le



cerveau sont en effet connus pour être fortement altérés par les tissus (Luck, 2006). Le lien établi entre le COL et l'effet N1 aux figures de Kanizsa a par contre été confirmé par une étude combinant l'IRMf et les PEVs (Kruggel et al., 2001) ainsi que par des analyses de source du signal magnétoencéphalique (Halgren, Mendola, Chong et Dale, 2003). Cette dernière étude a d'ailleurs permis de constater que le signal enregistré au niveau du COL se déplaçait graduellement vers les régions plus postérieures, suivant ainsi la trajectoire de projections rétroactives.

#### *Autres techniques utilisées dans l'étude des figures de Kanizsa*

Des techniques alternatives ont été utilisées afin de vérifier autrement les corrélats observés sur les potentiels évoqués, les activités hémodynamiques et les réponses de neurones chez les animaux. Par exemple, l'imagerie optique appliquée sur des singes a permis de confirmer que les figures illusoires activent plus l'aire V1 que les figures contrôles, reproduisant ainsi les observations rapportées en enregistrement cellulaire par Lee et Nguyen (2001) (Ramsden, Hung et Roe, 2001). La lésion de V1 et de V2 chez le chat (De Weerd, Sprague, Raiguel, Vandebussche et Orban, 1993), ainsi que des lésions de l'aire V4 (De Weerd, Desimone et Ungerleider, 1996) et de l'aire inféro-temporale du singe (Huxlin, Saunders, Marchionini, Pham et Merigan, 2000) ont aussi permis de constater la participation de ces régions dans la perception des figures illusoires. Chez l'humain, des 'lésions virtuelles' (c'est-à-dire des perturbations temporaires du fonctionnement normal) ont été pratiquées à l'aide de stimulations magnétiques transcrâniennes répétées (Brighina, Ricci, Piazza, Scalia, Giglia et Fierro, 2003). Les résultats ont confirmé les

résultats de Hirsch et al. (1995) en montrant que l'interruption temporaire du fonctionnement de l'aire extrastriée de l'hémisphère droit, s'étalant au-delà de V2, entraînait une incapacité à percevoir la forme illusoire.

## **CHAPITRE 2**

### **Objectifs et hypothèses**

*Objectif 1 : Identification de la signification fonctionnelle des potentiels évoqués par les figures de Kanizsa*

Comme il en a été question plus haut, l'utilisation des figures contrôles classiques ne permet pas d'avancer d'interprétation précise quant à la signification fonctionnelle des potentiels évoqués par les figures de Kanizsa car elle n'exerce pas un contrôle suffisamment spécifique. Pour déterminer la signification fonctionnelle des corrélats avec précision, il est donc nécessaire d'utiliser de nouvelles figures qui contrôlent mieux les processus sollicités lors de la perception de la figure de Kanizsa. Stanley et Rubin (2003) l'ont fait en utilisant une figure contrôlant pour les contours illusoires et la segmentation figure-fond. Cela leur a permis d'établir que la plus grande activité hémodynamique évoquée dans le COL par les figures illusoires était probablement associée à l'interpolation. La première expérience de cette thèse poursuit un but semblable mais appliqué aux PEVs. Des figures contrôlant spécifiquement pour chaque traitement en jeu lors de la perception de la figure de Kanizsa ont été utilisées afin de définir les corrélats électrophysiologiques spécifiques à chacun des traitements.

*Objectif 2 : Étude de l'impact de la difficulté perceptuelle inhérente à la perception des figures de Kanizsa*

Certains effets observés sur des potentiels évoqués par les figures de Kanizsa se manifestent dans les latences de déflexions tardives comme la N2 et la P3. Ils ne peuvent donc pas s'expliquer par l'activation directe de traitements aussi impératifs

que l'interpolation. D'autres traitements doivent donc être considérés. La seconde expérience consiste à voir si les variations tardives des potentiels évoqués par les figures illusoires ne sont pas tout simplement le résultat d'une difficulté à percevoir la figure causée par sa plus faible visibilité. Cette difficulté perceptuelle a été manipulée en enregistrant les potentiels visuels évoqués par des triangles au contraste variable.

*Objectif 3 : Étude de l'impact de la bistabilité sur les potentiels évoqués par les figures de Kanizsa*

Comme il en a été question plus haut, la bistabilité dans les figures de Kanizsa est faible car la segmentation de la forme illusoire en avant-plan domine largement la segmentation des inducteurs en avant-plan. La bistabilité peut néanmoins être accentuée comme c'est le cas avec la figure amodale (Figure 23) et encore plus avec la figure dont les "pacmen" ont été remplacés par des croix (Figure 24). L'inducteur amodal ainsi que la croix apparaissent tous deux comme des formes dont le contour global est complet, écartant ainsi l'idée qu'une forme illusoire soit placée par dessus eux. La troisième expérience a été menée dans le but de voir l'impact de la bistabilité sur les potentiels évoqués par les figures illusoires. Les PEVs à la présentation de figures de Kanizsa conventionnelles et de figures aux inducteurs en forme de croix ont donc été enregistrés puis comparés.

*Objectif 4: Étude des influences qu'exercent l'une sur l'autre les complétions modale et amodale*

La complétion modale d'une forme illusoire bénéficie généralement de la complétion amodale de ses inducteurs. En retour, la complétion amodale nécessite la présence d'un obstacle pour se manifester même si cet obstacle est illusoire comme c'est le cas dans la figure de Kanizsa. La question qu'il convient alors de se poser est dans quelle mesure chaque complétion influence l'autre. C'est dans le but de répondre à cette question qu'a été menée la quatrième expérience. Des figures composées de la superposition d'une forme modale et amodale aux orientations différentes (losange et carré) ont été présentées aux sujets. L'influence d'une complétion sur l'autre a été évaluée en fonction de la modulation qu'exerçait une forme sur les potentiels visuels évoqués par l'autre forme.

*Objectif 5 : À la recherche d'un effet des bordures illusoires sur la P1*

L'effet de bordures illusoires le plus précoce enregistré en PEVs se manifeste autour de la N1. Une telle latence est beaucoup trop tardive pour correspondre à la première réponse d'un traitement ascendant (Bullier et Nowak, 1995). Le but de la cinquième expérience est de voir si une modification dans la présentation des figures illusoires améliorant le ratio du signal des bordures illusoires par rapport aux signal des inducteurs permet d'observer un effet plus précoce que la N1, soit sur la P1.

## **CHAPITRE 3**

### **Articles de recherche**

### 3.1 - Premier article

Brodeur, M., Lepore, F, & Debruille, J. B.

The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked  
by illusory figures.

*Brain Research*, 2006, 1068(1), 143-150.



**The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials  
evoked by illusory figures**

Mathieu Brodeur<sup>1,2</sup>, Franco Lepore<sup>2</sup>, & J. Bruno Debruille<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Douglas Hospital Research Centre, McGill University

<sup>2</sup> Groupe de Recherche en Neuropsychologie et Cognitions, University of Montréal

Address correspondence to:

J. Bruno Debruille  
Douglas Hospital Research Centre  
McGill University  
6875 Boul. LaSalle  
Verdun, Quebec  
H4H 1R3, CANADA

Voice: (514) 761-6131 ext. 3404

Fax: (514) 888-4090

**Abstract**

Completion is the process by which the brain unifies and segregates the parts of an incomplete form. It is qualified of amodal when the form is placed behind an obstacle and modal when the form is at the foreground and closed by illusory contours. The N1, and sometimes the N2, deflections of the visual evoked potentials are known to be larger for the modal figure, such as the Kanizsa triangle, than for control figures. This result is generally linked to completion or illusory contours, but it could also be related to a third process: the interpolation of the form by connecting its separate parts. To test the influence of interpolation, a modal triangle, an amodal triangle, a figure with outline inducers and a no-triangle figure were randomly presented to 26 subjects. The N1 evoked by the three triangle figures were all larger than the N1 to the no-triangle figure. These results suggest that the N1 amplitude is largely determined by the possibility of interpolating a form in the figure. The greatest N1 to the modal figure further suggests that interpolation may be increased by modal completion and decreased by the features that diminish the saliency of the triangle in the amodal figure and the figure with outlined inducers. On the other hand, the largest N2 was evoked by the amodal figure. This effect may index processes activated in response to the great difficulty for perceiving the triangle in the amodal figure, a difficulty that is initially caused by a conflict of perceptions characterizing this figure.

**Keywords:** Visual evoked potentials, N1, N2, illusory contours, Kanizsa figure, completion

## Introduction

The Kanizsa triangle, illustrated in Fig. 1A, is a well-known figure made of three "pacman"-like forms (the inducers) whose "mouths" (the notches) delineate the corners of an incomplete triangle that appears illusorily complete. This completion is termed *modal* because it comes along with the formation of illusory contours between the inducers and a brightness enhancement of the triangle. When none of these illusions occurs, such as when the form is partially occluded by another form, the completion is termed *amodal*.

In a recent experiment using high-density electrical mapping of the brain, Murray et al. (2004) found that the spatiotemporal characteristics of the scalp recorded electrical activities evoked by modal and amodal completion were similar between 140 and 238 ms. Based on this result, the authors claimed that, during this time period, both completions share a common process that is independent from illusory contours. A process presenting such independence is likely to be the interpolation by which the visual system connects the visible contours of the incomplete form into a form that can be detected, identified and discriminated (Kellman & Shipley, 1991; Kellman, 2003). The independence of this process is supported by the fact that the hemodynamic activities generated by interpolated forms in the lateral occipital complex (LOC) (Altmann et al., 2003; Beason-Held et al., 1998) is not modulated by illusory contours (Stanley & Rubin, 2003). In fact, LOC responses are contour-invariant since they are not affected by whether the figure is incomplete (Kourtzi & Kanwisher, 2001) or defined by different types of contours

(Kourtzi & Kanwisher, 2000; Self & Zeki, 2005; Mendola et al., 1999). There are exceptions, however, like the finding of smaller electrophysiological activations for a modal form relative to a complete form (Pegna et al., 2002) and greater hemodynamic activities to the modal figure relative to real surface in higher-level visual cortical areas (Mendola et al., 1999).

Some behavioral results provide further evidence in support of a common interpolation process for both modal and amodal completions. For instance, in a shape discrimination task, the performance to a modal form is similar to that to an amodal form (Ringach & Shapley, 1996) and to that of a figure combining modal and amodal inducers (Kellman et al., 1998). In another experiment, it has been shown that subjects extract the same information for determining the shape of modal and amodal forms (Gold et al., 1999).

The present experiment thus aimed at testing the participation of a common interpolation process in two of the most reported electrophysiological effects observed with modal figures. These effects are a greater amplitude for the modal figure relative to the control figure over the posterior or central N1 (Herrmann et al., 1999; Herrmann & Bosch, 2001; Korshunova, 1999; Kruggel et al., 2001; Murray et al., 2002; Proverbio & Zani, 2002; Pegna et al., 2002; Sugawara & Morotomi, 1991; Tallon et al., 1995) and over the N2 (Brandeis & Lehmann, 1989; Korshunova, 1999; Kruggel et al., 2001; Proverbio et al., 2002; Tallon et al., 1995), two negative deflections peaking around 160 ms and 260 ms post stimulus onset, respectively. In these studies, it could not be determined which of the interpolation or of the

formation of illusory contours underlied the VEP effects since the control figure consisted of rotated inducers with neither interpolated form, nor illusory contours.

In the present study, the visual evoked potentials (VEPs) to a no-triangle figure were compared to those to three figures containing an incomplete triangle: a modal one, an amodal one, and a figure where inducers were outlined. Electrophysiological correlates of interpolation were identified as the VEP differences existing between the no-triangle figure and all other figures. It was also examined whether illusory contours can affect these correlates, and thus the interpolation, by comparing the VEPs to the triangle figures which are characterized by strong (modal figure), weak (figure with outlined inducers) and no (amodal figure) illusory contours.

## **Materials and methods**

### *Subjects*

Twenty-six participants (13 males) aged between 19 and 29 years (mean of 23.4) were recruited. All were right-handed with right-handed parents and siblings, and had normal or corrected-to-normal vision. None reported having history of substance abuse, neurological or psychiatric disorders, or having first degree relatives with such disorders. They all signed an informed consent form approved by the research ethics board of the Douglas Hospital and received a compensation of 15 \$ for their participation.

### *Stimuli*

The stimuli are presented in Fig. 1A to 1D. Fig. 1A depicts the modal figure characterized by a bright illusory triangle closed by illusory contours. Fig. 1B depicts the amodal version of the Kanizsa figure. The addition of an arc-line closing each inducer into complete circles eliminates the illusory contours. This figure is considered to be amodal because it is possible to complete the triangle as if it was seen through three holes. Fig. 1C depicts a modal figure with gray outlined inducers, which elicits weak illusory contours, as verified in a previous study where all of 18 subjects reported that the saliency of the illusory contours of this figure was weaker than that of the contours of the modal figure. Finally, Fig. 1D depicts the no-triangle figure with rotated inducers. The length of each triangle's side was 7 degrees and 20 minutes of visual angle and all figures were presented over a white background. The gaps separating the visible notches represent 55% of the whole contour of the triangle.

---

Insert Figures 1A-1D about here

---

### *Procedure*

Subjects were seated 60 cm away from a 640 x 480 pixel computer screen refreshed at a 75 Hz rate. The four figures were presented 60 times each in a random order for duration of 400 ms with an intertrial interval varying between 1800 to 2200 ms (mean: 2000 ms) to prevent the development of a contingent negative variation

(Brunia and van Boxtel, 2001). The task was to decide whether each figure includes a triangle or not by pressing one of two buttons on a computer keyboard. Prior to the experiment, subjects were explained how the modal and amodal triangle could be completed. Subjects were also instructed to blink every four trials, that is, when a blink instruction occurred. After the experiment, subjects were invited to fill a feedback form in which they were questioned about difficulties they might have had with some figures.

#### *Data recording*

The EEG was recorded from six tin electrodes of an elastic cap (Electrocap International). These electrodes were distributed according to the modified expanded 10-20 system of the American Electroencephalographic Society (AES, 1994). They were O2, O1, T6, T5, P4, and P3, over which posterior N1 and N2 effects between the Kanizsa figure and its control have usually been observed [1,12,14,20,21,25,27,31,36-38]. They were referenced to the right earlobe but another electrode was placed on the left earlobe. This allows the re-referencing offline the EEG signal to linked earlobes. Bipolar electrodes were placed above and below the dominant eye and at the outer canthus of each eye to monitor vertical and horizontal eye movements, respectively. Impedances were kept below 5K $\Omega$ . Signals were amplified 20,000 times by Contact Precision amplifiers with half amplitude cut-offs set at .01 and 100 Hz for the high and the low pass filters, respectively. An additional 60 Hz notch filter was used. Signals were digitized at a 512 Hz sampling frequency.

### *Data processing*

EEG was re-reference algebraically to linked earlobes. Trials artifacted by excessive eye movements, electromyogram, amplifier saturations, or analog to digital clippings were rejected offline by visual inspection of the EEG epochs of all trials starting 200 ms before and ending 500 ms after each stimulus onset. VEPs were computed by averaging all the epochs corresponding to each figure. The number of trials averaged in the mean VEPs was of 52.9 for the modal figure, 53.2 for the amodal figure, 52.6 for the figure with outline inducers, and 53.1 for the no-triangle. Voltage amplitudes of these VEPs were measured relative to a 200 ms pre-stimulus onset baseline time windows of 50 ms centered on the peak of the N1 and on the peak of the N2 at occipital electrodes observed on grand averages. These windows were 145-195 ms for the N1, and 240-290 ms for the N2.

Influence of interpolation on the amplitude of the N1 and N2 was tested by comparing the N1 and N2 evoked by each of the three triangle figures with those evoked by the no-triangle. The repeated measure two-way ANOVAs of these comparisons had the figure (2 levels) and the electrode (6 levels) as within subject factors. When these two factors interact, post hocs analyses were conducted on individual electrodes to localize the source of the interaction. The effect of illusory contours on the N1 and N2 were tested by ANOVAs with only the triangle figures (3 levels) and the electrodes (6 levels) as the factors. The Geisser and Greenhouse (1959) procedure was used to compensate for the heterogeneity of variance.



## Results

### *Behavior*

All subjects reported a triangle with the modal figure and the figure with outlined inducers, and no triangle with the no-triangle figure. In the case of the amodal figure 11 subjects predominantly reported a triangle while 15 subjects did not. More specifically, of the 60 presentations of the amodal figure, an average of 58 (range: 53 to 60) were responded 'triangle' by the 11 subjects, while this average was only 7 (range: 0 to 25) for the 15 subjects. Mean reaction times were of 677 ms for the no-triangle figure, 560 ms for the modal figure, and 565 ms for the figure with outlined inducers. Mean reaction times to the amodal figure was 534 ms for the 11 subjects who reported a triangle and 777 ms for the 15 subjects who reported no triangle.

Study of the feedback forms confirmed that all subjects, except one, were able to see the amodal triangle although they considered it as the most difficult one to perceive. This difficulty led the 15 subjects to decide that the amodal triangle was not salient enough to deserve the 'triangle' response. Meanwhile, for the 11 remaining subjects, saliency was not an issue. They systematically responded 'triangle' when the orientation of the notches was that of the modal figure. Thus, the differential response pattern to the amodal figure across subjects was probably not due to differences in perception but to different response criteria. Consequently, it was decided not to analyze the behavioral and electrophysiological responses of the subjects according to their responses to the amodal figure.

### *Electrophysiology*

The VEPs elicited by the four conditions are presented in Fig. 2. All figures evoked a clear posterior N1 and N2 peaking around 170 ms and 260 ms, respectively. These deflections were preceded by a P1 peaking around 112 ms and followed by a P3 peaking around 325 ms. No significant difference of amplitude was found between the P1s evoked by the different figures. The  $F$ -values obtained for the electrodes O2-O1, where the P1 was the greatest, were of 1.903 ( $p = .179$ ) between the modal figure and the no-triangle, and of 1.401 ( $p = .246$ ) between the figure with outlined inducers and the no-triangle. The  $F$ -values of the other comparisons were all below 1. The differences over the P3 were not tested because of the possibility of a classic probability effect due to the low frequency of the 'no triangle' response.

---

Insert Figures 2 about here

---

It can be seen in Fig. 2 that the amplitudes of the posterior N1 and N2 evoked by the triangle figures were all greater than those evoked by the no-triangle. Differences observed over the N1 were significant ( $F = 7.49$ ,  $p = .011$ ) between the no-triangle and the modal figure. Meanwhile, the difference interacted with the electrode factor in the comparisons between the no-triangle and the amodal figure ( $F = 4.16$ ,  $p = .006$ ,  $\epsilon = 681$ ) and between the no-triangle and the figure with outlined inducers ( $F = 7.57$ ,  $p < .001$ ,  $\epsilon = .636$ ). Post hoc analyses conducted on individual electrodes showed significant effect of figure on O2 ( $F = 7.11$ ,  $p = .013$ ) with the

amodal figure, and on O2 ( $F = 7.91, p = .009$ ) and O1 ( $F = 5.03, p = .030$ ) with the figure with outlined inducers.

The difference of N2 between the modal and the no-triangle interacted with the electrodes ( $F = 3.22, p = .030, \epsilon = .564$ ) and was significant over O1 ( $F = 6.31, p = .019$ ) and T5 ( $F = 9.74, p = .005$ ). The N2 evoked by the no-triangle is smaller than that evoked by the amodal figure ( $F = 19.6, p < .001$ ) and by the figure with outlined inducers ( $F = 4.57, p = .043$ ).

Examining the VEPs to triangle figures, it was found that the N1 evoked by the modal figure was the greatest while those evoked by the amodal figure and the figure with outlined inducers were similar. The three-way ANOVA led to a significant main effect of figure ( $F = 4.39, p = .019$ ). On the other hand, the amodal figure was found to evoke the greatest N2, while the two remaining triangle figures evoked smaller (and similar) N2s ( $F = 6.66, p = .003$ ).

## **Discussion**

The present experiment examined the participation of interpolation and illusory contours in the greater N1 and N2 evoked by the modal figure relative to its control [1,12,14,20,21,25,27,31,36-38]. First, it is important to note that physical differences between the figures did not modulate these deflections. This is indicated by the similarity of all P1s, the positive deflections peaking around 90 ms post stimulus onset and maximum at occipital sites. Indeed, these deflections are known to

be very sensitive to physical characteristics of stimuli (Jeffreys, 1996a,b). If physical differences had an impact on ERPs, this would have appeared first on these deflections. It should also be noted that the large positivities between 400 and 500 ms to the no-triangle are likely to be caused by the low frequency of occurrence of this figure in comparison to the total number of triangle figures (Donchin & Coles, 1988). Feedback forms signaled that different response criteria were adopted for the amodal figures across subjects. However, this is unlikely to have an impact on early ERP deflections. Responses decision processes have been shown to modulated later potentials, such as the P300 and the slow positive wave (Donchin & Coles, 1988).

#### *The N1 effect*

N1s elicited by all triangle figures were greater than those elicited by the no-triangle, and thus larger for all the conditions allowing interpolation. Results thus support the idea that the greater N1 to modal figure relative to its control reported in the literature (REF) is, at least in part, related to interpolation. This effect of interpolation on the N1 amplitude is consistent with a series of literature data. For instance, it goes with the effect peaking between 140 and 225 ms that is obtained by subtracting the VEPs to a uniform field of texture from the VEPs to a field of line segments organized into a pattern from which one can perceive forms interpolated by the grouping of line segments (Bach & Meigen, 1992; Bach et al., 2000; Caputo et al., 1999; Romani et al., 1999, 2003). This N1 effect of interpolation is also consistent with the properties of the LOC from which the N1 to illusory figure is thought to originate (Halgren et al., 2003; Murray et al., 2002; Kruggel et al., 2001; Pegna et al., 2002). As mentioned earlier, the LOC is likely to be the region activated by the

interpolation. It is activated more by the perception of forms defined by the connections of separate segments than by the perception of control figures made of unconnected segments (Altmann et al., 2003; Beason-Held et al., 1998). Moreover, these activities are mostly invariant to the completeness of the form (Kourtzi & Kanwisher, 2001; Stanley & Rubin, 2003) or to the cues defining its contours (Kourtzi & Kanwisher, 2000; Self & Zeki, 2005; Mendola et al., 1999).

Comparison of the N1s evoked by the different triangle figures showed that this deflection was greater for the modal figure and its illusory contours than for the two other triangle figures. This finding appears at odds with the contour-invariance of activities elicited in the LOC by the perception of interpolated forms. However, illusory contours might not influence the N1 amplitude because they close the form, but because they come along with a strong depth segmentation of the form to which the LOC response and the N1 amplitude are not invariant (Rubin, 2001). Kourtzi & Kanwisher (2001) have indeed shown that the hemodynamic LOC response to a form presented stereoscopically depends on whether it is placed in front or in back of the figure. Moreover, Jeffreys (1996a) showed that the N1 was larger for stimuli segmented stereoscopically or monocularly than for stimuli without segmentation. Effect of depth segmentation has also been observed on the response of monkeys' cells. Responses of cells in the inferior temporal cortex (Baylis & Driver, 2001) and in V2 (Qiu & von der Heydt, 2005; Zhaoping, 2005), to which the LOC is intimately connected, depends on the border-ownership polarity of the contours presented inside their receptive field. Border ownership plays a central role in depth segmentation

because it determines which of the two sides separated by a contour is placed above the other.

Seeing larger N1s to the modal figure than to the other triangle figures is just one perspective. The N1s to the amodal figure and the figure with outlined inducers could be viewed as being smaller than the N1s evoked by the modal figures. Such smaller N1s could ensue from the enclosure and the outline of the inducers since this has a deleterious effect on the interpolation of the triangle. For the amodal figure, enclosing notches of the inducers does not only eliminate the illusory contours, it also makes the inducers to appear as complete and unconnected disks. This perception is conflicting with that of the triangle and might prevail since closed and regular (circular) forms tend to be perceived preferably to opened or incomplete forms. For example, in the vase-face figure, which can sometimes be seen as a vase and sometimes as two faces, closing the two extremities of the vase leads to a strong bias for the perception of the vase (Hasson et al., 2001). Alignment of the contours of the notches makes the interpolation of the amodal triangle possible. However, such interpolation may be attenuated by the conflict, resulting in a reduction of the N1 amplitude and in the decision taken by many subjects of not considering this figure as a triangle. There is one study showing that an N1 peaking at 175 ms can be reduced by making the interpolation more difficult. Caputo et al. (1999) designed a stimuli made of three columns filled with line segments and separated by two grey columns. Each texture column included four piled up checks delineated one from the other by alternating the orientation of their respective constituent line segments. When the checks filled with horizontal line segments of the three columns were at the same

height, the stimulus appeared as horizontal stripes interpolated behind (i.e. amodally completed) the grey columns. Shifting gradually the horizontal alignment of the checks caused a gradual disruption of the stripe interpolation and was accompanied with a reduction of the N1 amplitude.

Interpolation in the figure with outlined inducers can also be weakened by the conflicting perception of complete and unconnected inducers. This conflicting perception occurs here because the contour delineating the notch is part of the whole outline (Gellatly, 1980; Parks, 1990; Kanizsa, 1976). However, in contrast with the amodal figure, the detection of the triangle in the figure with outlined inducers remains easy because outline does not affect the visibility of the notches (Gurnsey et al., 1996; Gegenfurtner et al., 1997) and because filling the inducers with grey attenuated the effect of the outline. The low impact of the conflict on the detection of the triangle is demonstrated by the fact that all subjects classified the figure with outlined inducers predominantly as a triangle.

Explaining the N1 effect to illusory contours in terms of depth segmentation or in terms of difficulty at interpolating the triangle may account for the contours-invariance of the interpolation, but it nevertheless cannot explain why Murray et al. (2004) did not find any difference between the activities to modal and amodal figures at latencies corresponding to the N1. The reason for the absence of difference could be that the interpolation of their amodal form was easier because the gap separating the notches was smaller. These gaps represented 40% of the form contour while in the present study, they represent more than half of the contours. Also, the N1s evoked

by triangles are considerably larger than those evoked by squares such as those used by Murray et al. (2004) may have enhanced the difference (Ito & Sugata, 1995).

### *The N2 effect*

The greatest N2s evoked by the triangle figures relative to the no-triangle point toward a participation of the interpolation in the N2 effect. However, considering that the form has already been perceived, this participation is likely an indirect influence of interpolation on a subsequent process. The finding of an N2 effect between the triangle figures suggests this subsequent process might be a modulation of illusory contours perception. Such possibility can nevertheless be cleared out since it is the amodal figure that evokes the greatest N2.

The conflict of perception between the interpolated triangle and the perception of unconnected inducers in the amodal figure might be responsible for the fact that it evokes a greater N2 than the other figures. The N2 is known to be larger in condition where the detection or the discrimination of a form is made more difficult by the presence of disturbing information. For instance, Shedden & Nordgaard (2001) demonstrated that the N2 evoked by a very salient target is smaller than the N2 evoked by the same target when noise is added. Other findings also showed that the VEPs in the N2 latency range are more negative for stimulus presenting incongruent information, such as a large 'E' composed of small 'H', than for congruent stimuli (Han et al., 1999, 2000, 2001; Han et He, 2003; Yamaguchi et al., 2000; Proverbio et al., 1998). In these studies, as well as in the present one, the difference of VEPs was prolonged beyond the N2. For this reason, it might be more suitable to consider that



the N2 effect is part of a broader negative component elicited by the perceptual difficulty caused by the enclosure of the inducers in the amodal figure. This broad component will be identified as the Npd.

Perceptual difficulty arguably triggers the activation of compensatory processes. Three compensatory processes improving the perception can be proposed that are mutually exclusive but that could separately account for the greatest N2s : 1) a second interpolation of the amodal triangle, 2) the suppression of the visual ambiguity, and 3) the completion of the amodal triangle.

The late interpolation proposal is mainly supported by the studies of Doniger et al. (2000, 2001). They presented fragmented pictures of objects, starting from the most fragmented level. An N2, originating from the LOC, displayed a gradual enhancement as the number of fragments increased along with the number of scattered connections between these fragments. The enhancement was particularly pronounced at the level where subjects closed the whole contour in such a way that the object could be interpolated and identified.

Suppressing visual ambiguities is another way of reacting to the perceptual difficulty. Such suppression has already been associated to a component identified as the N2pc. This component occurs in the N2 latency range and is distributed posteriorly and contralaterally to an attended item. Its amplitude is larger when more suppression is required, as when the target is presented with distractors (Luck & Hillyard, 1994) or when the number of features shared by the target and the

distractors are increased (Hopf et al., 2002). Results with incongruent figures bring further supports to the suppression proposal. As mentioned earlier, a large letter composed of incongruent smaller letters elicit a greater Npd-like, including the N2, than a condition of congruency. Interestingly, this Npd-like is even larger when the target letters are the small ones and thus when incongruent information is more pregnant (Han et al., 1999, 2001, Han et He, 2003) since global perception prevails over the local one (Lamb et al., 1989). Increasing the saliency of a small letter reduces the influence of the global form and the Npd-like effect to incongruency. (Han et al., 2001; Han et He, 2003).

The completion of the amodal triangle could also be one of the three compensatory processes, because it eliminates ambiguity. Once it is completed as a triangle placed under a white and undefined surface with three holes, the figure is indeed no more ambiguous. Such assumption implies that the depth segmentation causing the amodal completion is computed after the perception of the interpolated form. At first sight, this possibility is at odd with results described above and showing that depth of local contours was probably coded prior to the interpolation. However, considering the difficulty for perceiving the amodal figure, segmentation might occur later for this particular figure. It could be performed mainly through the modulations exert by the LOC between 155 and 325 ms on the activities of the occipital pole (Halgren, 2003).

### *Conclusion*

In summary, the results of the present experiment bring further support to the idea that the larger N1 to the modal figure relative to the no-triangle figure pertains at least partly to interpolation. The interpolation is arguably increased by condition, such as depth segmentation, that comes along with illusory contours. On the other hand, it may also be decreased by the enclosure and the outline of the inducers. These results also suggest that the perception of the triangle in the amodal figure requires further processing, which increases the N2 amplitude relative to the other figures.

### **Aknowledgements**

Mathieu Brodeur is supported by the fellowship MDR-54627 from the Canadian Institute for Health Research (CIHR), J. Bruno Debrulle, by the scholarship MSH-40304 of the same Institute, and Franco Lepore, by a Canadian Research Chair of the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The study was supported by grant 96997-10 from the Fonds de la Recherche en Santé du Québec allocated to the last author.

## Reference

- [1] American Electrophysiological Society, 1994. Guideline for standard electrode position nomenclature. *J of Clin Neurophysiol.* 11, 111-113.
- [2] Altmann, C.F., Bulthoff, H.H., Kourtzi, Z., 2003. Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex. *Curr Biol.* 13, 342-349.
- [3] Bach, M., Schmitt, C., Quenzer, T., Meigen, T., Fahle, M., 2000. Summation of texture segregation across orientation and spatial frequency: electrophysiological and psychophysical findings. *Vision Res.* 40, 3559-3566.
- [4] Bach, M., Meigen, T., 1992. Electrophysiological correlates of texture segregation in the human visual evoked potential. *Vision Res.* 32, 417-424.
- [5] Baylis, G. C., Driver, J., 2001. Shape-coding in IT cells generalizes over contrast and mirror reversal, but not figure-ground reversal. *Nat Neurosci.* 4, 937-942.
- [6] Beason-Held, L.L., Purpura, K.P., Van Meter, J.W., Azari, N.P., Mangot, D.J., Optican, L.M., Mentis, M.J., Alexander, G.E., Grady, C.L., Horwitz, B., Rapoport, S.I., Schapiro, M.B., 1998. PET reveals occipitotemporal pathway activation during elementary form perception in humans. *Vis Neurosci.* 15, 503-510.
- [7] Brandeis, D., Lehmann, D., 1989. Segments of event-related potential map series reveal landscape changes with visual attention and subjective contours. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* 73, 507-519.

- [8] Brunia, C. H., van Boxtel, G. J., 2001. Wait and see. *Int. J. Psychophysiol.* 43, 59-75.
- [9] Caputo, G., Romani, A., Callieco, R., Gaspari, D., Cosi, V., 1999. Amodal completion in texture visual evoked potentials. *Vision Res.* 39, 31-38.
- [10] Donchin, E., Coles, M. G. H., 1988. The P300 component: a manifestation of context updating. *Behav Brain Sc.* 11, 357-374.
- [11] Doniger, G.M., Foxe, J.J., Murray, M.M., Higgins, B.A., Snodgrass, J.G., Schroeder, C.E., Javitt, D.C., 2000. Activation timecourse of ventral visual stream object-recognition areas: high density electrical mapping of perceptual closure processes. *J Cogn Neurosci.* 12, 615-621.
- [12] 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.
- [13] Gegenfurtner, K.R., Brown, J.E., Rieger, J., 1997. Interpolation processes in the perception of real and illusory contours. *Perception.* 26, 1445-1458.
- [14] Geisser, S., Greenhouse, G. W., 1959. On methods of analysis of profile data. *Psychometrika.* 24, 1582-1589.
- [15] Gellatly, A.R., 1980. Perception of an illusory triangle with masked inducing figure. *Perception.* 9, 599-602.
- [16] Gold, J.M., Murray, R.F., Bennett, P.J., Sekuler, A.B., 2000. Deriving behavioural receptive fields for visually completed contours. *Curr Biol.* 10, 663-666.

- [17] Gurnsey, R., Poirier, F.J., Gascon, E., 1996. There is no evidence that Kanizsa-type subjective contours can be detected in parallel. *Perception*. 25, 861-874.
- [18] Halgren, E., Mendola, J., Chong, C.D., Dale, A.M., 2003. Cortical activation to illusory shapes as measured with magnetoencephalography. *Neuroimage*. 18, 1001-1009.
- [19] Han, S., Liu, W., Yund, E. W., Woods, D. L., 2000. Interactions between spatial attention and global/local feature selection: an ERP study. *Neuroreport*. 11, 2753-2758.
- [20] Han, S., Fan, S., Chen, L., Zhuo, Y., 1999. Modulation of brain activities by hierarchical processing: a high-density ERP study. *Brain Topogr*. 11, 171-183.
- [21] Han, S., He, X., 2003. Modulation of neural activities by enhanced local selection in the processing of compound stimuli. *Hum Brain Mapp*. 19, 273-281.
- [22] Han, S., He, X., Yund, E.W., Woods, D.L., 2001. Attentional selection in the processing of hierarchical patterns: an ERP study. *Biol Psychol*. 56, 113-130.
- [23] Hasson, U., Hendler, T., Ben Bashat, D., Malach, R., 2001. Vase or face? A neural correlate of shape-selective grouping processes in the human brain. *J Cogn Neurosci*. 13, 744-753.
- [24] Herrmann, C.S., Bosch, V., 2001. Gestalt perception modulates early visual processing. *Neuroreport*. 12, 901-904.
- [25] Herrmann, C.S., Mecklinger, A., Pfeifer, E., 1999. Gamma responses and ERPs in a visual classification task. *Clin Neurophysiol*. 110, 636-642.

- [26] Hopf, J. M., Boelmans, K., Schoenfeld, A. M., Heinze, H. J., Luck, S. J., 2002. How does attention attenuate target-distractor interference in vision?. Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Cogn Brain Res.* 15, 17-29.
- [27] Ito, Motoo, Sugata, Tatsuya, 1995. Visual evoked potentials to geometric forms. *Japanese Psychol Res*, 37, 221-228.
- [28] Jeffreys, D.A., 1996. Visual evoked potential evidence for parallel processing of depth- and form-related information in human visual cortex. *Exp Brain Res.* 111, 79-99.
- [29] Jeffreys, D. A., 1996. Evoked potentials studies of face and object processing. *Vis Cognition.* 3, 1-38.
- [30] Kanizsa, G., 1976. Subjective contours. *Sci Am.* 234, 48-52.
- [31] Kellman, P.J., 2003. Interpolation processes in the visual perception of objects. *Neural Netw.* 16, 915-923.
- [32] Kellman, P.J., Shipley, T.F., 1991. A theory of visual interpolation in object perception. *Cogn Psychol.* 23, 141-221.
- [33] Kellman, P.J., Yin, C., Shipley, T.F., 1998. A common mechanism for illusory and occluded object completion. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 24, 859-869.
- [34] Korshunova, S.G., 1999. Visual evoked potentials induced by illusory outlines (Kanizsa's square). *Neurosci Behav Physiol.* 29, 695-701.
- [35] Kourtzi, Z., Kanwisher, N., 2001. Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science.* 293, 1506-1509.



- [36] Kourtzi, Z., Kanwisher, N., 2000. Cortical regions involved in perceiving object shape. *J Neurosci.* 20, 3310-3318.
- [37] Kruggel, F., Herrmann, C.S., Wiggins, C.J., von Cramon, D.Y., 2001. Hemodynamic and electroencephalographic responses to illusory figures: recording of the evoked potentials during functional MRI. *Neuroimage.* 14, 1327-1336.
- [38] Lamb, M.R., Robertson, L.C., Knight, R.T., 1989. Attention and interference in the processing of global and local information: effects of unilateral temporal-parietal junction lesions. *Neuropsychologia.* 27, 471-483.
- [39] Luck, S.J., Hillyard, S.A., 1994. Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology.* 31, 291-308.
- [40] Mendola, J.D., Dale, A.M., Fischl, B., Liu, A.K., Tootell, R.B., 1999. The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci.* 19, 8560-8572.
- [41] Murray, M. M., Foxe, D. M., Javitt, D. C., Foxe, J. J., 2004. Setting boundaries: brain dynamics of modal and amodal illusory shape completion in humans. *J Neurosci.* 24, 6898-6903.
- [42] Murray, M.M., Wylie, G.R., Higgins, B.A., Javitt, D.C., Schroeder, C.E., Foxe, J.J., 2002. The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci.* 22, 5055-5073.
- [43] Parks, T.E., 1990. Outlined elements, regular elements and coincidences in illusory-figure patterns. *Perception.* 19, 691-694.

- [44] Pegna, A.J., Khateb, A., Murray, M.M., Landis, T., Michel, C.M., 2002. Neural processing of illusory and real contours revealed by high-density ERP mapping. *Neuroreport*. 13, 965-968.
- [45] Proverbio, A.M. and Zani, A., Electrophysiological indexes of illusory contours perception in humans, *Neuropsychologia*, 40 (2002) 479-91.
- [46] Proverbio, A. M., Minniti, A., Zani, A., 1998. Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information. *Cogn Brain Res*. 6, 321-334.
- [47] Qiu, F. T., von der Heydt, R., 2005. Figure and ground in the visual cortex: v2 combines stereoscopic cues with gestalt rules. *Neuron*. 47, 155-166.
- [48] Ringach, D.L., Shapley, R., 1996. Spatial and temporal properties of illusory contours and amodal boundary completion. *Vision Res*. 36, 3037-3050.
- [49] Romani, A., Callieco, R., Tavazzi, E., Cosi, V., 2003. The effects of collinearity and orientation on texture visual evoked potentials. *Clin Neurophysiol*. 114, 1021-1026.
- [50] Romani, A., Caputo, G., Callieco, R., Schintone, E., Cosi, V., 1999. Edge detection and surface 'filling in' as shown by texture visual evoked potentials. *Clin Neurophysiol*. 110, 86-91.
- [51] Rubin, N., 2001. Figure and ground in the brain. *Nat Neurosci*. 4, 857-858.
- [52] Shedden, J.M., Nordgaard, C.L., 2001. ERP time course of perceptual and post-perceptual mechanisms of spatial selection. *Cogn Brain Res*. 11, 59-75.
- [53] Self, M. W., Zeki, S., 2005. The integration of colour and motion by the human visual brain. *Cereb Cortex*. 15, 1270-1279.

- [54] Stanley, D.A., Rubin, N., 2003. fMRI activation in response to illusory contours and salient regions in the human lateral occipital complex. *Neuron*. 37, 323-331.
- [55] Sugawara, M., Morotomi, T., Visual evoked potentials elicited by subjective contour figures. *Scand J Psychol*. 32, 352-357.
- [56] Tallon, C., Bertrand, O., Bouchet, P., Pernier, J., 1995. Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans. *Eur J Neurosci*. 7, 1285-1291.
- [57] Yamaguchi, S., Yamagata, S., Kobayashi, S., 1998. Cerebral asymmetry of the "top-down" allocation of attention to global and local features. *J Neurosci*, 20, RC72.
- [58] Zhaoping, L., 2005. Border ownership from intracortical interactions in visual area v2. *Neuron*. 47, 143-153.

**Figure legends**

Figure 1. Stimuli of the experiment: (A) the modal figure, (B) the amodal figure, (C) the figure with outline inducers, and (D) the no-triangle figure.

Figure 2. Grand averaged VEPs (n=26) elicited by the four stimuli of the experiment.

Figure 1

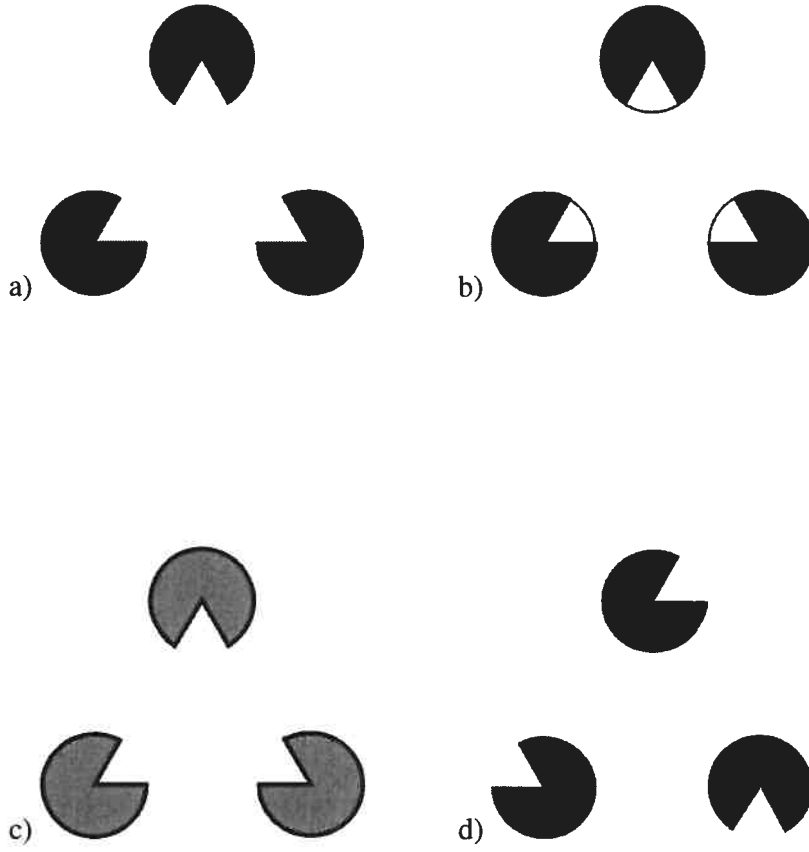
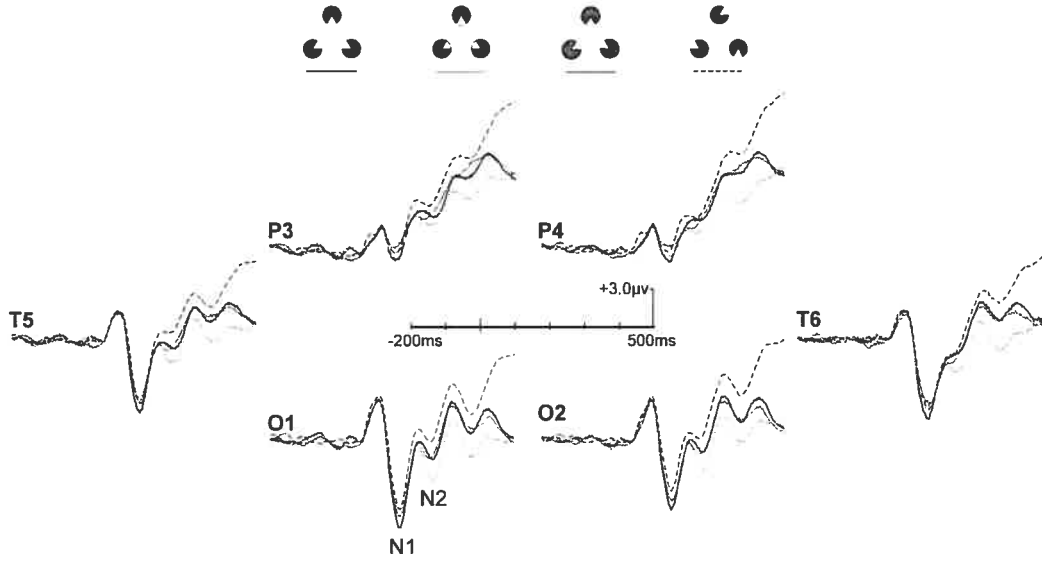


Figure 2



### **3.2 - Deuxième article**

Brodeur, M., Lepore, F, Bacon, B. & Debruille, J. B.

Contrast level modulates the negativity to perceptual difficulty (Npd) in visual evoked potentials

*International Journal of Psychophysiology* (soumis)

**Contrast level modulates the negativity to perceptual difficulty (Npd) in visual evoked potentials**

Mathieu Brodeur,<sup>1,2</sup> Franco Lepore,<sup>2</sup> Benoit A. Bacon,<sup>3</sup> & J. Bruno Debruille<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Douglas Hospital Research Centre, McGill University, Canada

<sup>2</sup> Research Center in Neuropsychology and Cognition, University of  
Montreal, Montreal

<sup>3</sup> Department of Psychology, Bishop's University, Canada

\* Corresponding author, Human Neurocognitive Science Lab, Douglas Hospital  
Research Center, 6875 Boul. LaSalle, Verdun, Québec, H4H 1R3, CANADA,

E-mail [REDACTED] Fax : 1 (514) 888 4099, Tel: 1 (514) 761

6131 # 3405



### **Abstract**

The Negativity to perceptual difficulty (Npd) is a negative shift in visual evoked potentials (VEPs) that is observed when visual perception is difficult or ambiguous. This shift generally occurs in a large time-window that comprises the N2, P3 and N3 components. In the present study, we tested whether the amplitude of these three components could be modulated by contrast levels. It was found that across all three deflections, VEPs increasingly shifted towards the positive as contrast was increased. On the other hand, the early N1 component, which is sensitive to the physical properties of the stimulus, shifted negatively as contrast was increased. These results support the idea that the Npd is a valid correlate of perceptual difficulty and suggest that the amplitude of the Npd could serve as an objective measure of the degree of perceptual difficulty involved in visual tasks.

Keywords: visual perception, visual evoked potentials, perceptual difficulty, contrast, Kanizsa figure, illusory figure

## Introduction

Visual perception is not the simple output of a straightforward, linear system. In many cases, the objects of our perception are partially occluded and they often cast degraded or ambiguous images on the retinae. It is generally agreed that a number of processes must intervene to compensate for these perceptual difficulties.

Recently, a number of studies have successfully correlated perceptual difficulties and compensatory processes they elicit, with brain activity as measured by VEPs. For example, targets flanked by incongruent distractors have been shown to evoke stronger negativities between 200 and 400 ms, as compared to targets flanked by congruent stimuli (Kopp et al., 2006). In the same vein, the presence of incongruent levels of information, e.g., a large “H” composed of small “E’s”, has been shown to trigger larger negativities between 200 and 460 ms than the presence of congruent levels of information, e.g., a large “H” composed of small “H’s” (Han & He, 2003; Han et al., 2001; Proverbio et al., 1998).

Other effects of perceptual difficulty on VEPs include an enhanced N2 for stimuli of low visual quality (Shedden & Nordgaard, 2001) and negativities peaking as early as 250 ms and as late as 360 ms for various ambiguous stimuli, such as multistable figures (Kornmeier & Bach, 2004; Brodeur et al., 2006a). In addition, visual potentials evoked by a novel figure are more negative between 200 and 300 ms

than those evoked by known figures (Daffner et al., 1998; Suwazono et al., 2000). Perceptual difficulty can also be elicited by conditions that affect perception indirectly. For example, the N270 has been shown to become more negative when a stimulus follows an incongruent prime than when it follows a congruent or categorically similar prime (Cui et al., 2000; Wang et al., 2001; Zhang et al., 2001). Generally, the negative shift in VEPs induced by almost all conditions of perceptual difficulties extends over components N2, P3 and sometimes beyond, to a negative deflection, which can be called N3 (Brodeur et al., 2006a,b).

In a previous study, we reported that the visual potentials evoked by a Kanizsa triangle (see Figure 1A) after 200 ms were more negative than those evoked by real triangles (Brodeur & Debruille, 2003). These differences in amplitude could be negativities to perceptual difficulty caused by the lack of physically defined contours in the Kanizsa triangle. In this case, shading the Kanizsa triangle in grey should decrease VEP negativity in an incremental fashion as the grey becomes darker and therefore makes the triangle more visible. The present study aims at testing this hypothesis by presenting observers with Kanizsa triangles and triangles shaded in grey at four different contrast levels. It was hypothesized that the N2, P3 and N3 should show a positive shift as perceptual difficulty is progressively reduced by higher contrast. Meanwhile, the N1, a negative deflection that peaks before 200 ms and that is sensitive to the amount of physical information, should become larger (negative shift) as contrast was increased (Onofrj et al., 1996).

## Methods

Forty-six (46) subjects (25 females), aged between 18 and 41 (mean: 23.2 years) signed an informed consent form and took part in the study, which was approved by the Research Ethics Board of Douglas Hospital. All participants were right-handed and had normal or corrected-to-normal vision. None reported neurological or psychiatric disorders either in themselves or in their first-degree relatives. They each received 15 Canadian dollars as compensation for their participation.

Subjects were seated 60 cm away from a computer screen refreshed at a 75 Hz rate and displaying a white background. The six stimuli depicted in Figure 1 were used in the experiment. The Kanizsa triangle (C0), depicted in Figure 1A, illustrates a triangle which does not contrast with the white background. It is perceived through the process of modal completion by which illusory contours are induced across the gap separating the visible corners (Kanizsa, 1979). Figures 1B to 1E depict the triangles shaded in grey, with contrast gradually increasing from 1% (C1) in Figure 1B to 2% (C2) in Figure 1C to 3% (C3) in Figure 1D and to 4% (C4) in Figure 1E. Figure 1F is identical to the Kanizsa triangle of Figure 1A, except that the “pac-man” shapes formed by the partially occluded black disks have been rotated outwards. This figure, which no longer elicits the perception of a triangle, was included to set up a discriminative task. Subjects had to press on a particular key when the stimuli presented on the screen included a triangle (Figures 1A to 1E) and on another key when it did not (Figure 1F). The edges of the illusory and contrasted triangles

covered 7 deg and 20 min of visual angle. The four grey triangles (Figures 1B to 1E) were each presented 30 times while the Kanizsa figure (Figure 1A) and the non-triangle stimulus (Figure 1F) were each presented 60 times. Therefore, the experimental session included 240 trials presented in random order. Stimuli were displayed on the screen for 200 ms with a mean inter-trial interval varying between 1800 ms and 2200 ms.

-----  
Insert Fig.1 here  
-----

Before the experiment, participants were fitted with a standard cap of electrodes. An electrode was added on the right earlobe to serve as reference. One additional electrode was placed below the right eye to monitor vertical ocular movements and blinks. Finally, two other electrodes were placed on the external corners of the eyes to monitor horizontal eye movements. The active electrodes used included O2 and O1 and the contiguous electrodes T6, T5, P4, and P3, placed according to the modified expanded 10-20 system of the American Electroencephalographic Society (1994). These six electrodes are those over which the Npd with figures such as those of the present study is generally observed. Resistance was reduced below 5k $\Omega$ . The EEG signal was amplified 20,000 times by Contact Precision amplifiers and digitized at a sampling rate of 512Hz. The half-amplitude cut-offs of low- and high-pass filters were set at .01 and 100 Hz, respectively. A 60 Hz notch filter was also used during the recording. Responses, as

indicated by the pressing of the appropriate keyboard key, and reaction times (RTs), were recorded.

Three time-windows centered on the N2, P3 and N3 were retained for the analyses. The latencies of these peaks were measured on the grand averages at the occipital electrodes, where the largest deflections were observed. The time-windows centered on the N2, P3 and N3 peaks were 245-295 ms, 295-350 ms and 350-450 ms, respectively. On the other hand, the amplitude of the N1 was measured within a 40 ms time-window centered on its peak, which latency was 170 ms. Amplitudes were measured by computing the mean voltage in each time-window. Voltage was determined relative to a -200 to 0 ms baseline.

Mean RTs were compared using a one-way ANOVA for contrasts (five levels: C0, C1, C2, C3, C4). As for brain activity, a repeated measure analysis of variance (ANOVA) was conducted using three factors: time-window (four levels: N1, N2, P3 and N3), contrast (five levels: C0, C1, C2, C3, C4) and electrode (6 levels: O1, O2, T5, T6, P3, P4). Heterogeneity of variances were corrected using the Geisser and Greenhouse procedure (Geisser & Greenhouse, 1959). Results were reported with the original degrees of freedom and the corrected probability level. Post-hoc two-way ANOVAs including the electrode factor and testing the difference between two consecutive contrasts were conducted in each time-windows when time-window x contrast interactions reached significance.

## Results

The task was easily performed and the mean percentage of correct responses reached 99%. RTs were 564 ms for C0, 560 ms for C1, 574 ms for C2, 560 ms for C3, and 545 ms for C4. Differences between RTs were significant ( $F(4,176) = 6.70, p < .001$ ).

VEPs at O1 are shown in Figure 2. The earliest positive deflection, the P1, appears similar across conditions. It is followed by the N1, N2, P3 and N3 deflections that are the focus of the analyses. These deflections were all maximal at occipital electrodes except for P3s, which were largest at parietal electrodes. A strong interaction was found between time-window, contrast and electrode ( $F(40, 1800) = 2.66, p < .001$ ), as well as between time-window and contrast ( $F(12, 540) = 9.50, p < .001$ ). The same analyses were carried out after removing the N1 level from the time-window factor in order to ensure that the previous interactions were not caused by the reverse VEPs trend, across contrasts that can be seen in the N1 time-window. This analysis reached significance ( $F(8, 360) = 3.34, p = .007$ ). The impact of contrast was then analysed in each individual time-window. It was significant in the N2 ( $F(4, 180) = 7.32, p < .001$ ), the P3 ( $F(4, 180) = 11.5, p < .001$ ), and the N3 ( $F(4, 180) = 7.84, p < .001$ ) time-window.

-----  
Insert Fig.2 here  
-----

Figure 3 illustrates the mean amplitudes recorded at O1 for each contrast level. It shows that the VEPs in the N2, P3 and N3 time-windows are more positive as contrast was increased. Comparison of consecutive contrasts revealed that this modulation is the result of two marked increases, one between C0 and C1 and the other between C2 and C3. The statistical data of these comparisons are presented in Figure 3 and its caption. A reverse trend was observed for N1, as this component gradually becomes more negative as contrast was increased. The N1 evoked by C0 is the exception as its amplitude is more negative than its amplitude for C1. Despite this mostly linear modulation of the N1, the analyses testing the contrast effect did not reveal significant differences. Only one post hoc t-test performed on O2 revealed a marginally significant effect ( $t = 2.61, p = .037$ ).

-----  
Insert Fig.3 here  
-----

## **Discussion**

As it was hypothesized, decreasing perceptual difficulty by increasing contrast caused positive shifts in VEPs across the Npd-like window that includes the N2, P3 and N3 deflections. These modulations occurred after the last exogenous deflection, the P2. Therefore, they cannot be caused directly by the physical properties of the stimuli (Regan, 1989). In contrast, the physical properties of the stimuli are likely to be responsible for the modulation of the N1, which increased almost linearly



(negative shift) as the contrast of the triangles was increased (see Figure 3). This modulation, only significant for electrode O1, replicates results reported in other studies (Onofrj et al., 1996; Regan, 1989).

The decrease of the Npd-like components as contrast was increased was not as linearly modulated as expected but rather occurred mostly between C0 and C1, and between C2 and C3. These two abrupt shifts could reflect two distinct facilitatory perceptual processes. The first of these effects, which occurred between C0 and C1, could be caused by the presence of minimal physical information that characterizes C1 but not C0. This physical information might be processed by the brain but it will not induce a perception if it is below the perceptual threshold (Regan, 1989). For most subjects, the threshold of contrast sensitivity lies between 1-2%. Conscious perception is therefore certainly occurring at C3, which could account for the second abrupt positive shift seen between C2 and C3. Further increases in contrast, as in C4, add little to perceptibility and, therefore, do not lead to further reduction of the Npd.

The present Npd seen at low contrasts can be linked to mechanisms that compensate for the lack of information in order to maximize the visibility of the triangle. In the Kanisza figure, for example, these mechanisms could give rise to illusory contours. In the contrasted triangles, these mechanisms could make the triangle appear more contrasted in order to maximise the segregation of figure and ground. It remains to be determined whether these compensations are required to perform the task or whether they improve the phenomenological perception without overmuch affecting performance. This latter possibility is supported by the lack of

RT differences in previous experiments demonstrating Npd effects with illusory figures (Brodeur et al., 2006a,b). In the present study, contrast was therefore expected to have minimal impact on performance since perceiving only the highly-contrasted corners was sufficient to determine that the stimulus was a triangle. However, results indicate that RTs decreased as contrast increased. Contrast thus had an effect on information processing before or during the stage of decision making. This idea is confirmed by the fact that the present Npd is strong in the N2 time-window (245-295 ms). In contrast, the Npd reported in previous studies using illusory figures (Brodeur et al., 2006a) reached its maximal amplitude later, around 460 ms, and thus probably after that decision-making has taken place.

Analyzing the Npd in three separate time-windows revealed that the maximal difference between two consecutive contrast levels was delayed as contrast was decreased. The difference between C3 and C4 was more important in the N2 time-window whereas the difference between C0 and C1 was stronger in the N3 time-window. It thus appears that it is taking longer for the Npd to reach its maximal amplitude as perception becomes more difficult. However, the delay of the maximal Npd observed at low contrasts could be caused by different processes impacting upon the N2, P3 and N3. This possibility has already been considered by Zhang et al. (2001). They reported that the N270 and the N450 evoked by a target face were greater (more negative) when this target was different from the face presented previously, rather than identical to it. They linked the N270 effect to the processing of conflicting features and the N450 effect to the additional neural resources needed to process the semantic incongruity of the stimuli. In the present study, the respective

role of each subcomponent can hardly be defined since the stimuli were almost identical. Further testing would therefore be required to better define these roles.

Finally, it is important to note that the Npd effect was partially confounded with a P3 effect. In the present study the P3, in contrast to the N2 and the N3, reached its maximal amplitude at parietal electrodes, as is usually observed. The probability of occurrence and the amount of information extracted from the stimuli are two factors that are known to modulate the P3 (Coles & Rugg, 1995). They might also be involved in the present Npd effect. For instance, the C0 could have evoked the smallest P3 (see Fig. 2) because its probability of occurrence was higher than that of each grey triangle taken individually. However, this may not be the correct way to compute probability. All grey triangles may have to be combined (as one category), in which case the greatest P3 would have had to be expected for C0. On the other hand, the increase in contrast might have enhanced the amplitude of the P3s to C4 and C3 because they appear clearer and contain a greater amount of visual information. In any case, the differences between the VEPs to C4 and C3 in the N2 time-window and the differences between C2 and C1 in the N3 time-window show that it is not possible to account for all VEP effects in terms of P3 effects.

## **Acknowledgements**

Mathieu Brodeur is supported by the fellowship MDR-54627 from the Canadian Institute for Health Research (CIHR), J. Bruno Debrulle, by the scholarship MSH-40304 of the same Institute, and Franco Lepore, by a Canadian Research Chair of the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The study was supported by grant 96997-10 from the Fonds de la Recherche en Santé du Québec allocated to J. Bruno Debrulle.

## References

- American Electrophysiological Society, 1994. Guideline for standard electrode position nomenclature. *J of Clin Neurophysiol* 11, 111-113.
- Brodeur, M., Debruille, J.B., 2003. Visual evoked potentials to line- and luminance-defined triangles, *Vision Res* 43, 299-306.
- Brodeur, M., Lepore, F., Veilleux, C., Alyanak, Y., Debruille, J.B., 2006a. Effect of connectivity and bistability on the visual potentials evoked by illusory figures. *Neuroreport* 17, 157-161.
- Brodeur, M., Lepore, F., Debruille, J.B., 2006b. The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked by illusory figures. *Brain Res* 1068, 143-150.
- Coles, M.G.H., Rugg, M.D., 1995. Event-related brain potentials: An introduction. In : Rugg, M.D., Coles, M.G.H. (Eds.), *Electrophysiology of mind*. Oxford University Press, New York, pp. 1-26.
- Cui, L., Wang, Y., Wang, H., Tian, S., Kong, J., 2000. Human brain sub-systems for discrimination of visual shapes. *Neuroreport* 11, 2415-2418.
- Daffner, K.R., Mesulam, M.M., Scinto, L.F., Cohen, L.G., Kennedy, B.P., West, W.C., Holcomb, P.J., 1998. Regulation of attention to novel stimuli by frontal lobes: an event-related potential study. *Neuroreport* 9, 787-791.
- Geisser, S., Greenhouse, G.W., 1959. On methods of analysis of profile data. *Psychometrika* 24, 1582-1589.

- Han, S., He, X., Yund, E.W., Woods, D.L., 2001. Attentional selection in the processing of hierarchical patterns: an ERP study. *Biol Psychol* 56, 113-130.
- Han, S., He, X., 2003. Modulation of neural activities by enhanced local selection in the processing of compound stimuli. *Hum Brain Mapp* 19, 273-281.
- Kanizsa, G., 1979. *Organization in vision: Essays on Gestalt perception*. New York: Praeger.
- Kopp, B., Rist, F., Mattler, U., 1996. N200 in the flanker task as a neurobehavioral tool for investigating executive control. *Psychophysiology* 33, 282-294.
- Kornmeier, J., Bach, M., 2004. Early neural activity in Necker-cube reversal: Evidence for low-level processing of a gestalt phenomenon. *Psychophysiology* 41, 1-8.
- Onofrij, M., Fulgente, T., Thomas, A., Curatola, L., Mastropasqua, L., Locatelli, T., Martinelli, V., Comi, G., 1996. Altitudinal visual stimuli and the cruciform model of evoked potentials. *Functional Neuroscience (EEG Suppl)* 46, 147-159.
- Parks, T. E., 1984. Illusory figures: a (mostly) atheoretical review. *Psychol Bull* 95, 282-300.
- Proverbio, A.M., Minniti, A., Zani, A., 1998. Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information. *Cogn Brain Res* 6, 321-334.
- Regan, D., 1989. *Human Brain electrophysiology: Evoked potentials and evoked magnetic fields in science and medicine*. Amsterdam: Elsevier.
- Shedden, J. M., Nordgaard, C. L., 2001. ERP time course of perceptual and post-perceptual mechanisms of spatial selection. *Cogn Brain Res*, 11, 59-75.

- Suwazono, S., Machado, L., Knight, R.T., 2000. Predictive value of novel stimuli modifies visual event-related potentials and behavior. *Clin Neurophysiol* 111, 29-39.
- Wang, H., Wang, Y., Kong, J., Cui, L., Tian, S., 2001. Enhancement of conflict processing activity in human brain under task relevant condition. *Neurosci Lett* 298, 155-158.
- Zhang, Y., Wang, Y., Wang, H., Cui, L., Tian, S., Wang, D. (2001). Different processes are involved in human brain for shape and face comparisons. *Neurosci Lett* 303, 157-160.

### Figure legends

Figure 1: Stimuli of the experiment: a) Kanizsa triangle (C0), b) Grey triangle with a contrast of 1% relative to the background (C1), c) Contrast of 2% (C2), d) Contrast of 3% (C3), e) Contrast of 4% (C4), f) no-triangle filler.

Figure 2: Grand averaged VEPs ( $n = 46$ ) elicited by all triangles.

Figure 3: Mean amplitudes recorded in the N1 (circles), N2 (triangles), P3 (diamonds) and N3 (squares) time-windows. Significant figure effects between two successive contrasts are indicated by stars. For one star,  $p$ -value were between .05 and .01; for two stars, between .01 and .005; and for three stars, smaller than .005. The  $F$ -values (1,45) were 14.4 and 17.2 for the comparison between C0 and C1 in the P3 and N3 time-window, respectively. For the comparison between C2 and C3,  $F$ -values (1,45) were of 8.99 for the N2 and 6.83 for the P3. There was no main effect in the N2 time-windows but the interaction between electrodes and figure ( $F(5,225) = 3.16$ ,  $p = .023$ ) allowed post-hoc  $t$ -tests on individual electrodes. A  $t$ -value of 4.52 for O1 and 5.48 for T6 were obtained. The  $F$ -value (1,45) for the comparison between C3 and C4 in the N2 time-windows was 4.46.



Figure 1

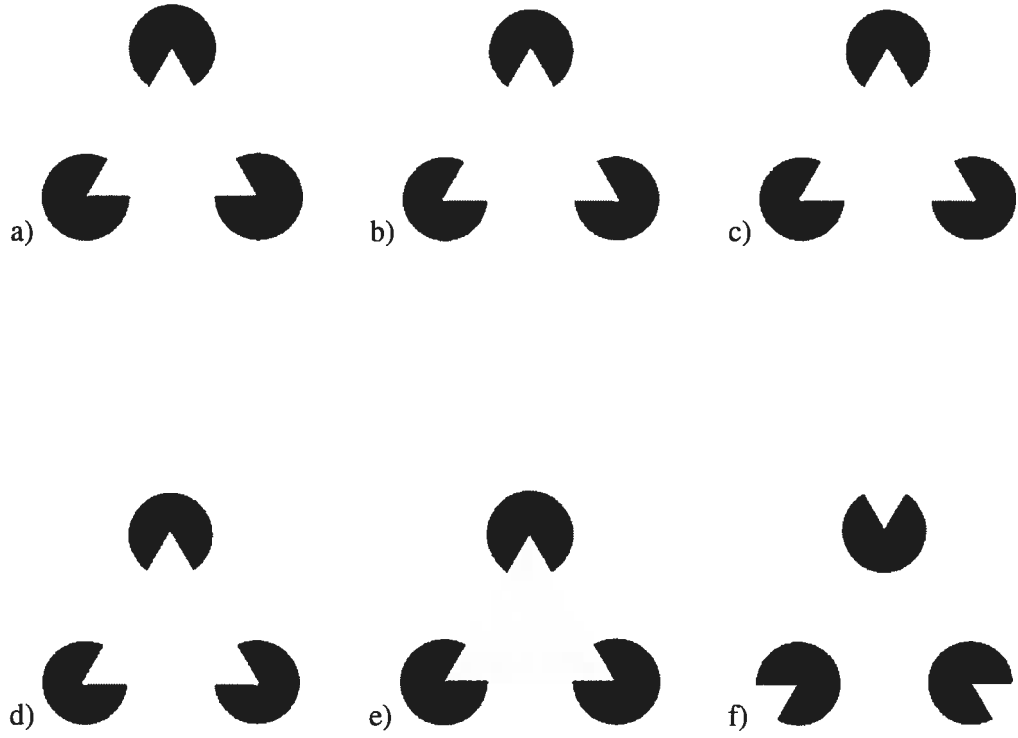


Figure 2

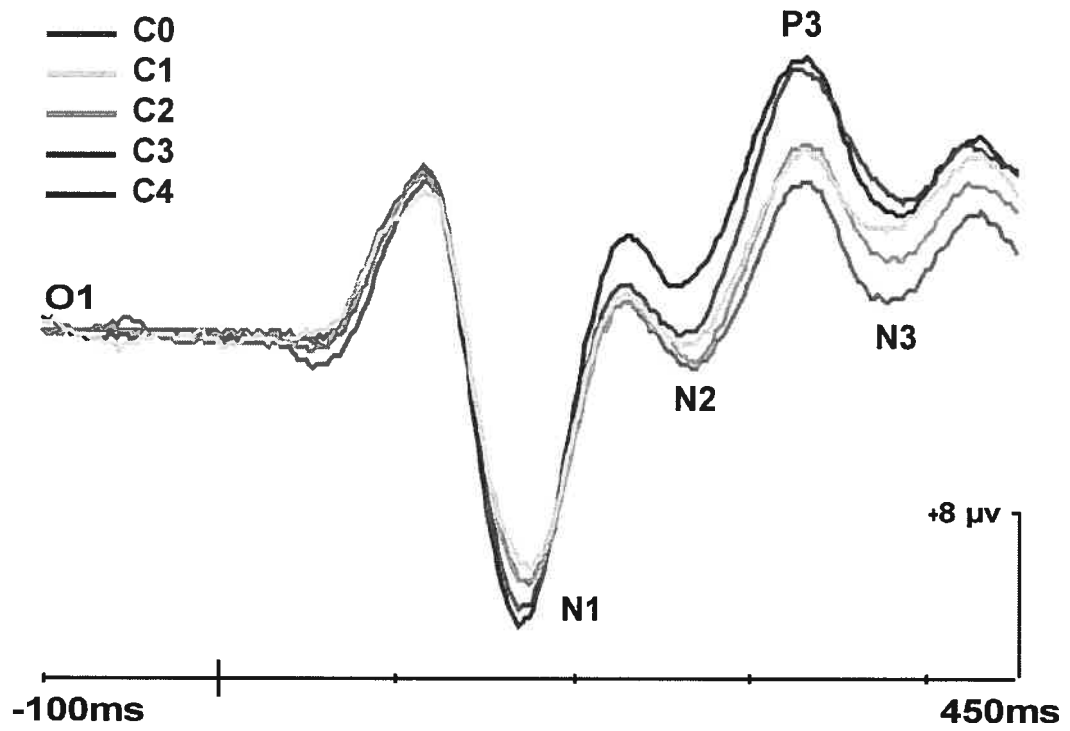
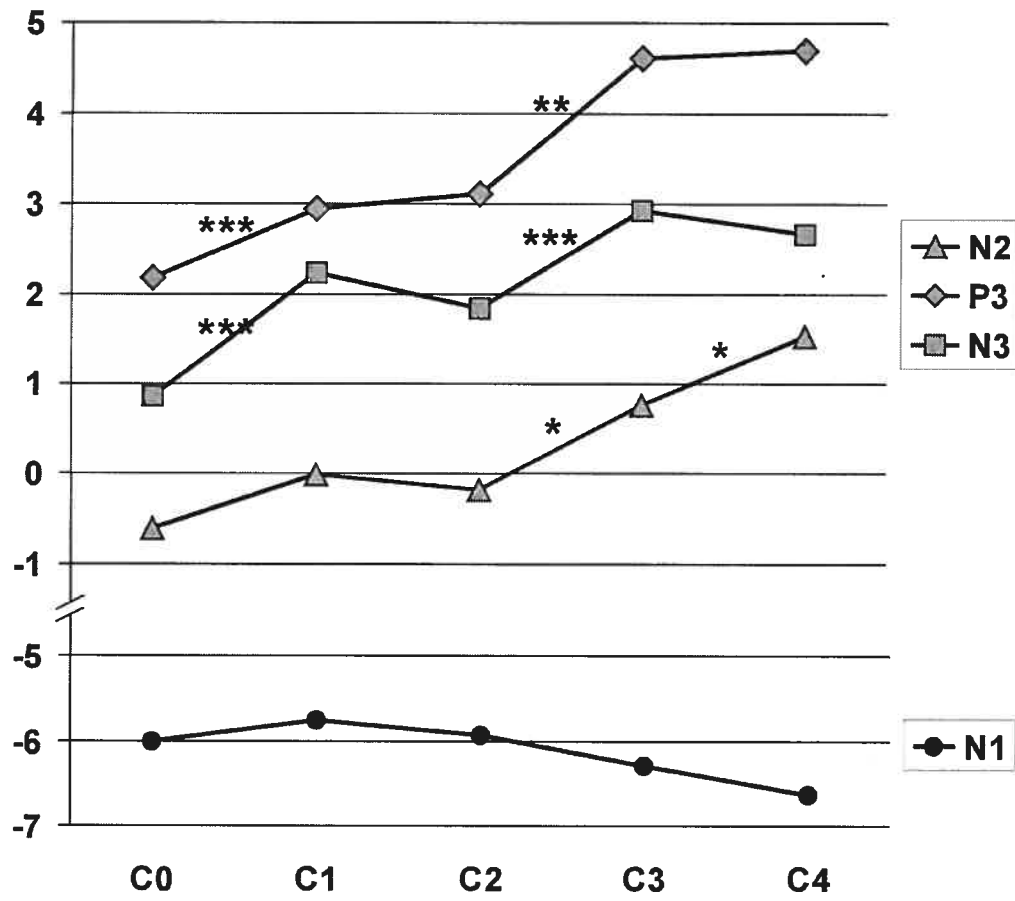


Figure 3



### 3.3 - Troisième article

Brodeur, M., Lepore, F, Veilleux, C., Alyanak, Y. & Debruille, J. B.

The effect of connectivity and bistability on the visual potentials evoked by illusory figures.

*Neuroreport*, 2006, 17(2), 157-161

**The effect of connectivity and bistability on the visual potentials evoked by  
illusory figures**

Mathieu Brodeur<sup>1,2</sup>, Franco Lepore<sup>2</sup>, Caroline Veilleux<sup>2</sup>, Yasmine Alyanak<sup>2</sup>, & J.  
Bruno Debruille<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Douglas Hospital Research Centre, McGill University, Canada

<sup>2</sup> Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition (CERNEC), Université de  
Montréal, Canada

Address correspondence to:

J. Bruno Debruille  
Douglas Hospital Research Centre  
McGill University  
6875 Boul. LaSalle  
Verdun, Quebec  
H4H 1R3, CANADA

Voice: (514) 761-6131 ext. 3405  
Fax: (514) 888-4099

## Abstract

The present study aimed at testing functional hypotheses regarding two brain potentials elicited by illusory figures. Accordingly, the N1 potential indexes mechanisms connecting the separate parts of the illusory form whereas the Npd indexes compensatory processes triggered by perceptual difficulty. Here, perceptual difficulty was induced by bistability, that is by equating the probability of perceiving the illusory form to that of perceiving the independent separate parts. We compared N1 and Npd evoked by a strongly connected illusory square, with almost no bistability, with those evoked by a weakly connected illusory square presenting strong bistability. Consistent with our hypotheses, the latter figure evoked the smallest N1 and the largest Npd. These results strengthen the link between N1 and connection and between Npd and perceptual difficulty.

Keywords: EEG; ERP; VEP; Illusory contours; Kanizsa figure; Perceptual saliency; Bistability; Contour assignment

## Introduction

For more than 30 years, Kanizsa-like figures (e.g., Fig. 1A) have been used for investigating how illusory forms are perceived. These figures are generally composed of three or more black pacmen. The “mouths”, or notches, of these pacmen can be perceived as the corners of an illusory form. In this case, the pacmen become the inducers of illusory contours which appear between the corners and circumscribe the form.

---

Insert Figure 1A, B, C, & D about here

---

Among the techniques used to investigate the processes underlying the perception of illusory forms are visual evoked potentials (VEPs). Computed by averaging the EEG epochs following the presentation of visual stimuli, VEPs are made of a succession of negative and positive deflections. The N1 component of the VEPs, which peaks around 170 ms, is the first large negative deflection. Its amplitude has consistently been found to be larger for the Kanizsa figure than for control figures [1-5]. In a recent experiment [6], we attempted to specify the processes underlying this difference by including an amodal version of the Kanizsa figure. Like the modal version, this amodal figure also includes pacmen, the notches of which can be perceived as the corners of a form. However, in contrast to the modal Kanizsa figure,

no illusory contours appear because the notches were enclosed in their inducers by circling each pacman with a thin black line. The posterior N1 to the Kanizsa figure was found larger than the N1 evoked by the amodal figure. This effect was proposed to be associated to a weaker connection of the corners composing the illusory form in the amodal figure than in the Kanizsa figure. Connection in the amodal figure is much less likely because of the enclosure of the notches in the inducers.

Our data also showed that the VEPs to the amodal figure were more negative than the VEPs to the Kanizsa figure between 240 and 290 ms post-onset. This effect was part of a broader effect named the Npd effect (Npd standing for 'Negativity to perceptual difficulty') that was proposed to reflect compensatory processes. These processes were viewed as mechanisms that attempt to strengthen the connection of the corners through further processing or by lowering the impact of information that impedes connection, such as the thin black lines that enclose the notches in the inducers.

In order to test the above interpretations of N1 and Npd effects obtained with illusory figures other conditions that weaken notches' connection and increase perceptual difficulty were needed. One such condition may be bistability. A figure is said to be bistable when it can be perceived in two different ways that are mutually exclusive. As a matter of fact, the Kanizsa square itself is bistable since it can be perceived either as four independent pacmen or as a square placed over four disks. Each of these perceptions prevents the occurrence of the other because they assign the



notches differently [7-8]. When the Kanizsa figure is perceived as independent pacmen, notches are assigned to the contours of the inducers. When the Kanizsa figure is perceived as a square overlying four disks, notches are assigned to the contours of the illusory square. Nevertheless, using pacman inducers creates a strong bias towards the perception of the square. It reduces bistability, since there is not an equal probability of perceiving the square and the four independent inducers. To reach maximum bistability, the likeliness of perceiving independent inducers must be increased. This can be accomplished by replacing pacmen by forms that appear complete, like crosses (Fig. 1B). In this case, notches are as likely to be assigned to the inducers as they are to be assigned to the illusory square. This figure both weakens the connection of the notches and makes the illusory square more difficult to perceive relative to the classic pacman figure.

The present study was thus aimed at comparing the N1s and the Npds elicited by cross figures to those elicited by pacman figures in order to test the connection interpretation of the N1 effect and the perceptual difficulty interpretation of the Npd effect. These interpretations predict that the cross figure will evoke smaller N1s and more negative VEPs in the time range of the Npd than the Kanizsa figure.

## **Methods**

*Subjects:* Eight females and twelve males, aged between 19 and 35 years (mean: 24.2, SD: 4.1) participated in the experiment. They were right handed,

reported having normal or corrected-to-normal visual acuity and no history of neurological and psychiatric disorder. All signed an informed consent form approved by the ethical board of the Douglas Hospital and were paid 10 dollars for their participation.

*Stimuli and procedure:* The two illusory figures (Fig.1A and 1B) were made of different inducers, that is, pacmen or crosses, which delineated the same illusory square. Two control figures, made of inducers rotated in a way that no square could be perceived, were also designed. One was made of four pacmen (Fig.1C) and one was made of four crosses (Fig.1D).

Bistability in the cross figure varies with the thickness of the two bars composing the crosses. Thicker bars favor the perception of the illusory square up to a point where there is little bistability. Thinner bars favor the perception of four independent crosses up to a point where there is also little bistability. In order to determine what was, for each participant, the thickness that caused the greatest bistability, subjects participated in a pre-testing session. Cross figures with thicknesses of bars of 2.4, 3.1, 3.8, 4.6, 5.4, 6.3, 7.2, 8.0, and 9.2 mm were presented in an ascending order and subjects selected the one in which they begin to discern the illusory square. The size of the square, 23.3 x 23.3 mm, and the length of the illusory contours, 7.1 mm, were kept constant in all figures. The figure each subject selected was retained for the experiment along with a pacman figure that matched the ratio of the global contours length of the cross figure. Thirteen of the 20 subjects underwent

the figure selection a second time after the experiment to verify that their perception of the illusory form had not changed.

The figures were presented randomly 60 times each with intertrial intervals varying between 1800 and 2200 ms. Subjects were asked to press one key of the keyboard whenever the figure appear to include a square and another key when it did not. Responses were given using the right hand. Figures were presented on a computer screen refreshed at 75 Hz and placed 60 cm away from the subjects' eyes.

*VEP recordings and analyses:* Response times were recorded together with the EEG, which was captured by electrodes attached to an elastic cap according to the placements of the modified expanded 10-20 system. These electrodes, O2, O1, T6, T5, Tp8, Tp7, Pz, P4, P3, covered the posterior part of the scalp. All channels were referenced to an electrode placed on the right earlobe. To monitor eye movements, additional electrodes were placed above and below the dominant eye and at the outer canthus of each eye. Impedances were reduced below 5 K $\Omega$ . Half amplitude cut-off filters were set at .01 and 100 Hz with an additional 60 Hz notch filter. The EEG signals were amplified 20,000 times and digitized at 512 Hz.

VEPs were computed by averaging the EEG epochs corresponding to each condition. These epochs started 200 ms before the onset of each stimulus and lasted up to 800 ms after this onset. Epochs with artifacts due to excessive eye movements,

electromyogram, amplifier saturations, or analog to digital clippings were rejected. Baselines were computed from -200 to 0 ms relative to the onset of each stimulus.

N1 was measured relative to the baseline as the mean amplitude of the VEP in a 50 ms time window centered on the latency of the N1 peak measured on the grand average at occipital electrode sites. The N1 effect was followed by an important difference of amplitude between the pacman's and the cross figure's VEPs. This difference peaked at around 360 ms at occipital sites. It was measured in 150 ms time window centered on that peak, identified as the N360. The time windows were of 145 to 195 ms for the N1 and 285 to 435 ms for the N360.

The significance of the N1 and N360 difference between the pacman and cross figures were assessed using two-ways analyses of variance (ANOVAs) performed on each of three subsets of electrodes, the occipital subset, including O2 and O1, the temporal subset, including T6, T5, Tp8, and Tp7, and the parietal subset, including Pz, P4, and P3. The within subject factors were the figure (2 levels) and the electrode (2, 4, or 3 levels, depending on the subset). Post-hoc analyses, that is, Student's t-tests, were conducted on individual electrode in subsets where significant interactions between electrode and figure were found. The same analyses were performed with the control figures of rotated pacmen and of rotated crosses as the two levels of the figure factor. This was done in order to ensure that effects were unrelated to the difference of the inducers' shape.

## Results

In the pre-testing session, 11 subjects selected the cross figure with a thickness of 3.8 mm, while seven chose the 4.6 mm figure and two, the 5.4 mm figure. Of the 13 subjects who were asked to reselect the cross figure after the electrophysiological recording, five chose the figure that preceded their previous selection, and one selected the figure following it. The seven remaining subjects maintained their original choice. Reaction times obtained during the electrophysiological recording were equivalent for both figures, that is, 523 ms (SD: 76 ms) for the pacman figure and 527 ms (SD: 62 ms) for the cross figure.

---

Insert Figure 2 approximately here

---

Both figures elicited a clear P1, N1 and P3 peaking at 110, 170, and around 400ms, respectively (Fig. 2). The traces located on the right side of the Fig.2 are those obtained after that the VEPs to the pacman figure were subtracted from the VEPs to the cross figure. These subtractions revealed two successive differences of opposite polarities. The N1 difference is positive, since the pacman figure evoked the greatest N1, whereas the N360 difference is negative given that it is the cross figure that evoked the greatest N360. N1 differences were significant over the occipital subset ( $F(1,19) = 9.2, p = .007$ ) but not over the temporal and parietal subsets. Marginally significant interactions between the electrodes and figure factors were

nevertheless obtained in the temporal ( $F(1,19) = 4.2, p = .031$ ) and parietal ( $F(1,19) = 4.0, p = .046$ ) subsets but post hoc analyses conducted on individual electrodes revealed no significant difference.

The N360 evoked by the cross figure was significantly greater than that evoked by the pacman figure in the occipital ( $F(1,19) = 23, p < .001$ ), temporal ( $F(1,19) = 16, p = .001$ ), and parietal ( $F(1,19) = 21, p < .001$ ) subset.

Identical analyses performed with the measures of the VEPs to control figures revealed no significant difference in the N1 and the N360 time windows.

## **Discussion**

Differences in VEPs between the cross and the pacman figure were as expected, with the smallest N1 and the largest N360 being evoked by the cross figure. These effects are likely to be related to the illusory square and not to difference in the inducers' shape since no difference were observed between the control figures. It can also be excluded that the N360 effect is a P3 effect, first because the classical conditions eliciting a P3 effect were controlled [9]. The pacman and the cross figure were equally task-relevant and they both occurred with the same probability. Second, the N360 difference was greater over occipital electrodes. If it were a P3 effect, it would have been maximum over parietal sites where the P3 is maximum. Finally, the

effect did not have the same timing as the P3. It reached its maximum amplitude approximately 40 ms before the peak of the P3.

The cross figure evoked the smallest occipital N1, probably because the notches of the illusory square were less connected than those of the pacman figure. The difference in the connection of the illusory square existing between the pacman and the cross figure is arguably caused by the way the shape of the inducers influences the assignment of the contours of the notches [7-8]. A pacman, even when it is presented alone, appears as a disk missing a notch, the contours of which are likely to be assigned to an obstacle placed in front. Conversely, a cross is a regular shape that appears complete and to which all contours, including those delineating the notches, are assigned. Such assignment increases the likelihood of perceiving four independent crosses and lowers the likelihood of perceiving the illusory square.

The greater connection of the square in the pacman figure may also come along with a better segregation also indexed by VEPs in the N1 time window. The latencies of the N1 effect, which extended from 160 to 210 ms, match well the 140 to 225 ms latencies of negative segregation-related components obtained by subtracting the VEPs to a uniform pattern from the VEPs to a pattern in which a form can be segregated on the basis of various differences, such as differences of luminance, spatial frequencies or orientation of line segments composing the inside and the outside of the form [10-14].

The fact that the cross figure evoked the greatest N360 supports the idea that this component is a Npd-like generated by the perceptual difficulty caused by the bistability that characterized the cross figure. Compensatory processes activated in response to the difficulty may be additional resources allocated to enhance one of the two bistable perceptions. Considering that only one perception occurs at a time, the N360 may also index a suppression of one of the bistable perceptions. This idea of suppression was similarly proposed to account for the results of a study which showed that the VEPs to the second of two figures presented subsequently is more negative around 270 ms when the two figures are different than when they are similar [15]. Interestingly, the effect occurs even when the difference is subjective as in the case of the bistable Necker cube [16]. This famous figure consisted of the drawing of the edges of a transparent cube presented with a perspective that reveals all of its six faces. The Necker cube can be perceived in two different ways according to whether two of the faces, which are 2D squares, are seen as the nearest or as the farthest faces of the cube. These perceptions, which are equally likely, frequently alternate. Kornmeier & Bach [16] have shown that the Necker cube evokes a greater N250 when the way it is perceived differs from the way it was perceived at its preceding presentation than when the way it is perceived is the same as the way it was perceived at its preceding presentation. They related this effect to the suppression of the previous (conflicting) perception.

Other causes of perceptual difficulty, such as incongruity, also trigger Npd-like components but the latency of these components varies according to the stimulus used. A previous study has reported that the VEPs to a bar composed of line segments



is more negative between 200 and 260 ms when the orientation of these segments are orthogonal to the orientation of the bar (condition of incongruity) than when they are collinear (condition of congruity) [14]. In a similar vein, a global letter composed of small but different letters elicits a greater negativity between 200 and 460 ms than a global letter made of the same small letters [17-19].

Subjects' behavior provided complementary data. The absence of a reaction time difference between the pacman and the cross figure showed that the bistability did not affect performance. Such a finding is unsurprising since the subjects could easily distinguish the cross figure from the fillers before bistability was resolved. The fact that the N360-Npd emerged despite this absence of effect on performance suggests that the compensatory processes dealing with the bistability are activated automatically and independently of the task requirement.

### *Conclusion*

The present study showed that bistability in illusory figure causes a reduction of the VEPs of the N1 and an increased negative shift between 285 and 435 ms. The former effect was related to a weakening of the illusory square while the latter was associated to a component that indexes neural resources allocated to deal with the perceptual difficulty caused by bistability.

**Acknowledgements**

The study was supported by grant 96997-10 from the Fonds de la Recherche en Santé du Québec and the Réseau de la Santé Mentale du Québec allocated to the last author.

## References

1. Halgren E, Mendola J, Chong CD and Dale AM. Cortical activation to illusory shapes as measured with magnetoencephalography. *Neuroimage* 2003; **18**: 1001-1009.
2. Herrmann CS and Bosch V. Gestalt perception modulates early visual processing. *Neuroreport* 2001; **12**: 901-904.
3. Murray MM, Wylie GR, Higgins BA, Javitt DC, Schroeder CE and Foxe JJ. The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 2002; **22**: 5055-5073.
4. Pegna AJ, Khateb A, Murray MM, Landis T and Michel CM. Neural processing of illusory and real contours revealed by high-density ERP mapping. *Neuroreport* 2002; **13**: 965-968.
5. Proverbio AM and Zani A. Electrophysiological indexes of illusory contours perception in humans. *Neuropsychologia* 2002; **40**: 479-491.
6. Brodeur M, Franco F and Debrulle JB. The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked by illusory figures. *Brain Res* (under press).
7. Coren S. Subjective contours and apparent depth. *Psychol Rev* 1972; **79**: 359-367.
8. Albert MK. Cue interactions, border ownership and illusory contours. *Vision Res* 2001; **41**: 2827-2834.

9. Donchin E and Coles MGH. the P300 component a manifestation of context updating?. *Behav Brain Sc* 1988; **11**: 357-374.
10. Bach M, Schmitt C, Quenzer T, Meigen T and Fahle M. Summation of texture segregation across orientation and spatial frequency: electrophysiological and psychophysical findings. *Vision Res* 2000; **40**: 3559-3566.
11. Bach M and Meigen T. Similar electrophysiological correlates of texture segregation induced by luminance, orientation, motion and stereo. *Vision Res* 1997; **37**: 1409-1414.
12. Lamme VA, Van Dijk BW and Spekreijse H. Texture segregation is processed by primary visual cortex in man and monkey. Evidence from VEP experiments. *Vision Res* 1992; **32**: 797-807.
13. Caputo G, Romani A, Callieco R, Gaspari D and Cosi V. Amodal completion in texture visual evoked potentials. *Vision Res* 1999; **39**: 31-38.
14. Caputo G and Casco C. A visual evoked potential correlate of global figure-ground segmentation. *Vision Res* 1999; **39**: 1597-1610.
15. Zhang Y, Wang Y, Wang H, Cui L, Tian S and Wang D. Different processes are involved in human brain for shape and face comparisons. *Neurosci Lett* 2001; **303**: 157-160.
16. Kornmeier J and Bach M. Early neural activity in Necker-cube reversal: Evidence for low-level processing of a gestalt phenomenon. *Psychophysiology* 2004; **41**: 1-8.
17. Han S and He X. Modulation of neural activities by enhanced local selection in the processing of compound stimuli. *Hum Brain Mapp* 2003; **19**: 273-281.

18. Han S, He X, Yund EW and Woods DL. Attentional selection in the processing of hierarchical patterns: an ERP study. *Biol Psychol* 2001; **56**: 113-130.
19. Proverbio AM, Minniti A and Zani A. Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information. *Cogn Brain Res* 1998; **6**: 321-334.

### Figure Legends

Figure 1: (A) Pacman figure, (B) cross figure, (C) control figure with rotated pacmen, (D) control figure with rotated crosses.

Figure 2: To the left side: Grand averaged VEPs ( $n = 20$ ) to the pacman figure (black line) and the cross figure (grey line). To the right side: VEPs to the pacman figure subtracted from the VEPs to the cross figure.

Figure 1

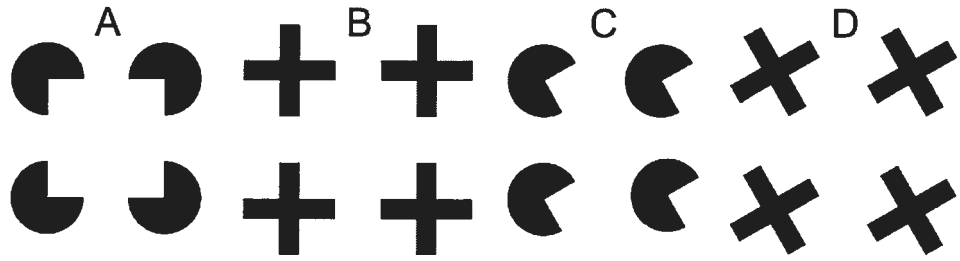
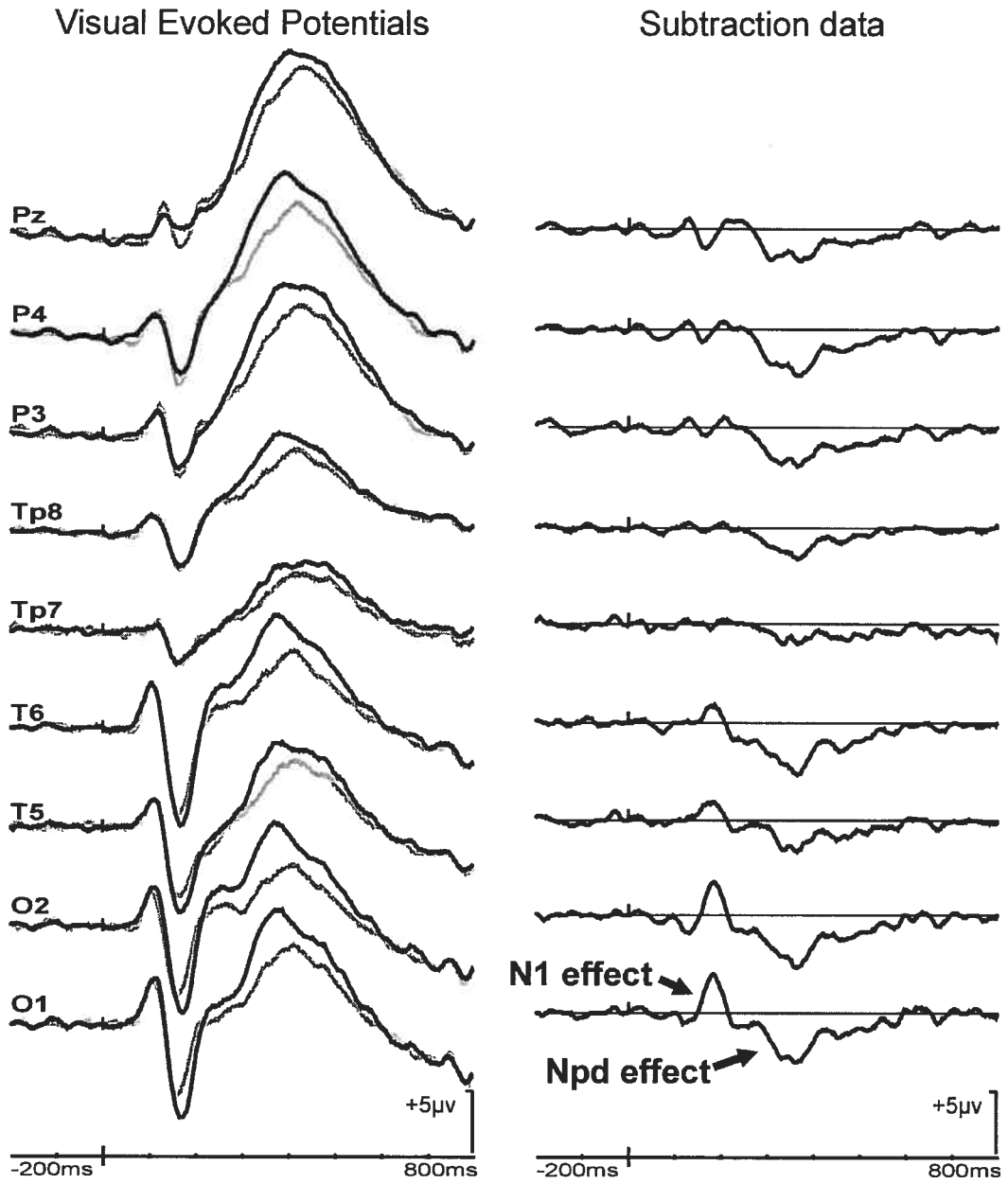


Figure 2





### 3.4 - Quatrième article

Brodeur, M., Lepore, F, Bacon, B. & Debruille, J. B.

Simultaneous completion of modal and amodal figures: visual evoked potentials  
reveal asymmetrical interference effects

*Visual Cognition* (soumis)

**Simultaneous completion of modal and amodal figures: visual evoked potentials  
reveal asymmetrical interference effects**

Mathieu Brodeur <sup>1,2</sup> Franco Lepore <sup>2</sup> Benoit A. Bacon <sup>3</sup> & J. Bruno Debruille <sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Douglas Hospital Research Centre, McGill University, Montreal, Canada

<sup>2</sup> Research Centre in Neuropsychology and Cognition, University of  
Montreal, Montreal, Canada

<sup>3</sup> Department of Psychology, Bishop's University, Sherbrooke, Canada

\* Corresponding author, Human Neurocognitive Science Lab, Douglas Hospital  
Research Center, 6875 Boul. LaSalle, Verdun, Québec, H4H 1R3, CANADA,

E-mail : [REDACTED] Fax : 1 (514) 888 4099, Tel: 1 (514) 761

6131 # 3405

**Abstract**

Modal and amodal completion processes are thought to affect the emergence and the potency of each other. To see whether one dominates over the other, we measured the Npd, that is, the negativity of visual-evoked potentials whose amplitude increases with perceptual difficulty. In the first experiment, the Npds to illusory (modal) squares and diamonds placed over amodal diamonds and squares, respectively, were found to be greater when targets were the amodal figures than when targets were the modal figures, thus suggesting that modal figures created more interference. A second experiment showed that greater Npds were specific to interference and not to the greater difficulty at focusing on amodal rather than on modal figures. A third experiment showed that the interference also occurs with real figures in replacement of modal ones. Overall, the results suggest a certain dominance of modal completion over amodal completion when both occur in the same display.

**Keywords:** visual perception, visual evoked potentials, perceptual difficulty, Kanizsa figure

## Introduction

Completion is the process by which the visual system binds the separate parts of an incomplete object and affords them with the properties of a surface. When object's contours are partially hidden from view by an occluding surface, the object is nonetheless perceived as a whole. This phenomenon is called amodal completion. When parts of the contours do not contrast with the background but are nonetheless perceived because of illusory contours appearing over the missing parts, the completion is called modal (Michotte & Burke, 1951).

These completion phenomena have been known for a long time but they only came to the scientific forefront when Kanizsa (1955) introduced his well-known figure. This classic figure is simply composed of three black "pac-men" shapes laid over a white background. However, automatic completion processes lead to the more ecologically likely perception of three black disks partially occluded by an overlapping white triangle. Kanizsa (1969) asserted that modal completion of the triangle could only occur if the black disks were amodally completed. It could be said, however, that such relationship between modal and amodal completion is somewhat circular. Indeed, how can the triangle be modally completed following the amodal completion of the disks if this amodal completion requires the presence of an occluder (the triangle) to occur? (Rock & Anson, 1979).

Another demonstration goes against Kanizsa's (1969) assertion: modal figures can be perceived in the absence of amodal completion (Albert, 2001; Purghé, 1991; Bonaiuto, Giannini, & Bonaiuto, 1991). However, in these cases, the modal form is much less salient, which suggests that amodal completion, although not absolutely necessary, does have an impact. The power relationship between modal and amodal completion therefore remains a controversial issue. On the one hand, amodal completion could precede and therefore 'dominate' modal completion. In this first case, a modal irrelevant figure should not interfere on the processing of an amodal target. In contrast, an amodal irrelevant figure should have a deleterious impact on the processing of a modal target. On the other hand, amodal completion could follow and thus be 'dominated' by modal completion. In this second case, the modal figure should have a noticeable impact on the processing of the amodal figure, which in turn, should not affect the modal figure.

In the present study, we used the measure of an evoked potential modulation associated to perceptual difficulty to investigate the dominance relationship between amodally and modally completed geometric figures. A negative shift in visual evoked potentials (VEPs) is observed when stimuli are difficult to perceive. This shift, called the Negativity for Perceptual Difficulty (Npd), generally starts around 200 ms post-onset and is recorded over posterior electrodes. It can be evoked by stimuli that lack saliency or that are presented concurrently with irrelevant information that interferes on the visual processing of target features of the stimulus (Brodeur, Lepore, & Debruille, 2006).

Multiple-level stimuli such as Eriksen-like figures (Kopp, Mattler, Goertz, & Rist, 1996; Kopp, Rist, & Mattler, 1996; Van't Ent, 2002) or hierarchical figures (Proverbio, Minniti, & Zani, 1998; Han, Fan, Chen, & Zhuo 1999; Han et He, 2003) are very effective in eliciting robust Npds. Eriksen figure consists in a target arrow flanked by other arrows pointing either in the same or in a different direction than the target. As for hierarchical figures, they consist of a large letter (e.g. "H") composed of many smaller letters that are either congruent ("H") or incongruent (e.g. "E") with the large one. Observers are asked to report one aspect of the stimulus (e.g. the large letter) but irrelevant information (e.g. the small letters) creates interference and causes a Npd-like. Interestingly, with these stimuli, the impact of incongruity is asymmetric as it varies differently depending on the level of the stimuli that is designated as the target. For instance, in hierarchical figures, the Npd is smaller when the target is the global level compared to when it is the local level. The identification of the large target (the global target) is easier than that of the smaller ones (local targets) (Robertson & Lamb, 1991). This is generally explained by the faster and easier perception of a global contour relative to the perception of its small constituents. From a perceptual point of view, the global level can therefore be said to dominate the local level. This dominance, and the Npd that come along, can be nullified by making the local level more salient, such as when one local component is painted in red (Han & He, 2003).

To establish conditions allowing the emergence of an Npd between modal and amodal figures, we have modified the Kanizsa figure to show simultaneously modally and amodally completed figures (a square and a diamond, or vice-versa). We then

measured the Npd obtained when the modal figure was designated as the target to be identified and compared it to the Npd observed when the amodal figure was designated as the target. The target that elicits the smallest Npd has to be considered dominant since it is the one less affected by the interference of the other completed figure.

## **Experiment 1**

### *Methods*

#### Subjects

Nineteen right-handed subjects (11 females) aged between 18 and 32 participated in the experiment. They signed an informed consent form approved by the Research Ethics Board of the Douglas Hospital. Participants reported, on a written questionnaire, that themselves and their first-degree relatives had never experienced a neurological or psychiatric disorder. They all had normal or corrected-to-normal vision.

#### Stimuli

The stimuli were built by combining two geometrical figures of identical shape but of different orientation: a square and a diamond. The size of the two figures was identical (side length covering 12 degrees of visual angle). In half the trials, the square was laid over the diamond (Fig.1A) and in the other half, the diamond was laid over the square (Fig.1B). The overlying figure was perceived through modal

completion while the underlying one was perceived through amodal completion. The eight-pointed star pattern that resulted from the superposition was inlaid in a black annulus in order to facilitate the perception of the modal figure. The ratio of visible contours over whole contour was 60% for both figures.

-----  
Insert Fig.1 here  
-----

#### Procedure

The experiment was conducted in a sound attenuated room. Stimuli were randomly presented on a computer screen having a 75Hz refresh rate which was placed 60 cm from the observers' eyes. Each stimulus appeared for 400 ms, with inter-stimuli time intervals varying between 1800 and 2200 ms (mean: 2000 ms).

The experiment was divided in two blocks that were presented in a counterbalanced order across participants. Each block comprised 50 square-on-diamond trials and 50 diamond-on-square trials. In the "modal target" block, subjects were instructed to discriminate the overlying figure (square or diamond) by pressing the appropriate key on the computer keyboard. In the "amodal-target" block, the exact same stimuli were presented but subjects had to discriminate the underlying amodal figure. In both blocks, subjects were instructed not to pay attention to the non-target figure. Nevertheless, the presence of the non-target figure could interfere



in the processing of the target figure since it has the same shape as that figure and that only orientation differed whereas orientation was precisely the response criterion.

#### Data acquisition

The EEG was captured by electrodes mounted in an elastic electrocap according to the 10-20 system. Electrodes were also placed on the external canthi and below the eyes to monitor eye blinks and ocular movements. The impedances in all channels were set below 5k $\Omega$ . The signal was referenced to the right ear lobe. High and low pass filters with half-amplitude cut-offs set at .01 and 100 Hz, respectively, were used in addition to a 60 Hz notch filter. Signals were amplified 20,000 times and digitized at a sampling rate of 512 Hz.

#### Data measures and analyses

The VEPs to square-target and diamond-target were averaged together as they showed no significant differences. Npd differences were assessed by comparing VEPs between blocks ("modal-target" versus "amodal-target"). The latency of Npd difference is not easily determined because it is not necessarily centered on a deflection of the VEPs. It varies considerably according to the conditions used to create perceptual difficulty. Accordingly, the time window measuring the mean amplitude of the Npd was opened when three successive data points of the VEPs showed a significant difference between blocks. In the same fashion, the time window closed when three successive points failed to show a significant difference between blocks. These measures were computed on electrode O1, where the Npd to

illusory figures has previously been observed (Brodeur et al., 2006, Brodeur, Lepore, Veilleux, Alyanak, & Debruille, 2006). The latencies obtained were 210 ms and 460 ms. Analyses were two-ways ANOVAs with electrodes and blocks as within-subjects factors. The electrodes were grouped in an occipital (O2 and O1), temporal (T6, T5, Tp8, and Tp7), parietal (Pz, P4, and P3), and central (Cz, C4, C3, Cp4, and Cp3) subset.

### *Results and discussion*

Behavioural responses were accurate for the overwhelming majority of the trials with a mean number of errors of 1.58 (SD: 2.41) in the modal-target condition and 1.42 (SD: 1.46) in the amodal-target condition. The slightly poorer performance in the modal-target condition was mainly due to one subject that committed 10 errors in this condition and only 4 in the amodal-target condition, and was thus not significant. The mean time taken to discriminate the modally completed figure was 608 ms (SD: 90 ms) while mean time taken to discriminate the amodally completed figure was 619 (SD: 86 ms). This difference was not statistically significant.

The visual evoked potentials are depicted in Figure 2. The traces at the occipital electrodes are characterized by a clear P1, N1, and N2 deflections. These VEPs were evoked by the exact same stimuli (identical retinal image) but in one condition (black line) subjects had to discriminate the modal overlying figure (modal-target condition) while in the other condition (grey line), they had to discriminate the underlying amodal figure (amodal-target condition). The difference of amplitude delineating the Npd effect was significant in all subsets: occipital ( $F(1,18)=5.554$ ,

$p=.030$ ), temporal ( $F(1,18)=5.4$ ,  $p=.033$ ), parietal ( $F(1,18)=10.320$ ,  $p=.005$ ), and central ( $F(1,18)=4.793$ ,  $p=.042$ ) subset.

-----  
Insert Fig.2 here  
-----

The Npd was larger when the target was the amodally completed figure than when it was the modally completed figure. This Npd difference is consistent with the perceptual dominance of the modal figure, which was “in front”, over the amodal figure, which was “behind”. However, there was no neutral condition. Rather than being a consequence of the interference derived from the overlapping figure the Npd could thus simply be the consequence of the more difficult completion of the amodal target relative to the modal one. This possibility is particularly likely given the fact that a different type of amodal figures have been shown to elicit larger negativities than modal figures do in the Npd time-range (Brodeur, Lepore, & Debruille, 2006; Murray, Foxe, Javitt, & Foxe, 2004). We therefore conducted a second experiment where the overlapping figure was not incongruent that is, where it was not designed to correspond to the inaccurate response. In these conditions, the Npd to the amodal target should not be greater than that to the modal target. Only if this were the case could it be concluded that the greater Npd to the amodal target was caused by an interference of the processing of the modal figure in the processing of the amodal one.

## **Experiment 2**

### *Methods*

Twenty new subjects (12 females) were recruited based on the same criteria of selection as in the first experiment. They were between 18 and 30 years of age. They all signed an informed consent form approved by the Research Ethics Board of the Douglas Hospital.

Stimuli are depicted in Figure 1C to 1F. The amodal stimuli (1C and 1D) consisted of a grey square or diamond overlapped by an illusory white cross. The modal stimuli (1E and 1F) consisted of an illusory white square or diamond overlapping a grey cross. This time, the shape of the modal figure was thus different from that of the amodal figure. Accordingly, the processing of the former is less likely to interfere in the processing of the latter. Subjects were again tested in two counterbalanced blocks: one where the targets were the amodal figure and the other where the targets were the modal figure. The procedure was the same as in Experiment 1. Measures and analyses were conducted following the same method and using the same time window as in Experiment 1.

### *Results and discussion*

Upon visual inspection of the traces of Figure 3 at occipital sites, it can be seen that smaller N1s were evoked when targets were the amodal figures than when they were the modal figures. A post-hoc one-way ANOVA conducted on these

occipital sites verified that this difference was significant ( $F(1,19)=9.037, p=.007$ ). It should be noted that the N1s are highly influenced by the physical characteristics of the stimuli (for a review see Jeffreys, 1996). The N1 differences may therefore be caused by the important dissimilarities between the stimuli used for the amodal targets and those used for the modal targets. This idea is strongly supported by the absence of such differences in the first experiment, where the stimuli under comparison were physically identical.

-----  
Insert Fig.3 here  
-----

In the 210-460 time-windows defining the Npd no significant difference was observed between the modal and amodal conditions. These results diverge from the more negative potentials evoked by amodal figures relative to modal ones that have been reported in previous studies (Brodeur et al., 2006b, Murray et al., 2004). Still, in these studies, amodal figures were elaborated by closing the pac-men that served as inducers in such a way that the figure looked as if it was being perceived through holes. In this situation, amodal completion is hard to achieve because the obstacle is not well defined. The Npd obtained with this type of amodal stimuli might therefore reflect a perceptual difficulty that was not evoked in the present study since the occluders used herein were clearly defined.

In any case, taken together with the results of Experiment 1 the absence of Npd difference found in Experiment 2 support the idea that modal completion dominates amodal completion since the latter completion suffers more from the interference of a competing completion of the other type of figure. To this extent, amodal completion can be compared to the processing of local elements in incongruent hierarchical figures where the global shape (i.e., letter) interferes. The main issue that arises then is whether this asymmetric Npd effect also exists when 'real' figures are used instead of modal ones. To answer this question, Experiment 1 was run once more, with the only difference that the occluding modal figures were replaced by complete opaque, and therefore "real", grey figures. Similar results would indicate that the visual system in fact treats the modal figures as real ones.

### **Experiment 3**

#### *Methods*

The subjects, design and procedure of the third experiment were the same as those of the first experiment. Only the stimuli were modified: the overlying, modally completed figures were replaced by grey, and therefore complete, figures. The new stimuli, identified as "real stimuli", are depicted in Figures 1G and 1H.

Measurements and analyses of the Npd were conducted in the same manner as in the first experiment. The time window opened at 200 ms and closed at 420 ms. Analyses were also conducted to compare the visual potentials evoked by the "real stimuli" with the "illusory stimuli" used in the first experiment. They consisted in two-ways

ANOVAs with electrodes (2, 3, 4, 5 levels) and figures (2 levels) as factors. In one comparison, the levels of the figure factor were the amodally completed figure of the real stimuli and the amodally completed figure of the illusory stimuli. In another comparison, it was the complete grey figure of the “real stimuli” versus the modally completed figure of the illusory stimuli.

### *Results and discussion*

Behavioral performances were again not overly affected by the task. The mean number of errors was 1.56 (SD: 1.69) when the target was the complete figure and 1.95 (SD: 2.25) when it was the amodal figure. Subjects took an average of 595 ms (SD: 91 ms) to discriminate the complete figure and 608 ms (SD: 92 ms) to discriminate the amodal figure. This 13 ms difference was not significant.

Figure 4 shows the averaged VEPs. Those in the amodal-target condition start to be more negative than those in the complete-target condition immediately after the N1. The mean amplitude measured in the 200-420 ms time window was significantly different between conditions in the occipital ( $F(1,18)=18.01$ ,  $p<.001$ ), temporal ( $F(1,18)=11.399$ ,  $p=.003$ ), and parietal ( $F(1,18)=19.878$ ,  $p<.001$ ) subset but not in the central subset. It is noteworthy that over the O2 electrode, the P1 evoked by the amodal-target was larger than the P1 evoked by the complete-target. A post-hoc analysis confirmed that this difference was significant ( $F(1,18)=5.801$ ,  $p=.027$ ).

-----  
Insert Fig.4 here  
-----

Comparisons of the VEPs elicited by the “real stimuli” used in this experiment and the “illusory stimuli” used in the first experiment showed that there was no difference of Npd between the amodal-target conditions of the real and illusory stimuli. However, there was a difference of Npd between the modal-target and the complete-target with amplitudes being more negative for the former over the occipital ( $F(1,18)=7.48, p=.014$ ) and temporal ( $F(1,18)=5.42, p=.033$ ) subset.

### **General Discussion**

The larger Npds observed in the amodal-target conditions compared to the complete- and modal-target conditions demonstrate the perceptual dominance of the modal, occluding figure. This dominance could be ascribed to the attention-catching quality of complete and modal figures. For example, visual search experiments have shown that complete figures presented within an array of distractors are automatically detected through a parallel search, while incomplete ones can only be detected serially (Gegenfurtner, Brown, & Rieger, 1997; Elder & Zuckner, 1993). Similar findings have been reported with modal figures but only in a modified version of the visual search paradigm where perception of the modal form was significantly facilitated (Davis & Driver, 1994). Other experiments also showed that modally completed figures have attention-catching quality. For instance, the detection of a



target is slower when it is presented beside a modal figure than when it is presented beside a figure that cannot be modally completed (Rauschenberger & Yantis, 2001). On the other hand, when the target appears inside a modal figure, it is detected faster than when it appears beside the figure (Senkowski, Rottger, Grimm, Foxe, & Herrmann, 2005). These effects most likely occur because the modal figure draws the observer's attention. This attentional bias towards the complete and modal figures might be explained by the perceived completeness of their surface but also by their foreground position and enhanced brightness, two attributes known to be attention-catching (Mazza, Turatto, & Umiltà, 2005; Jonides & Yantis, 1988).

An alternative explanation to the Npd effects obtained here could be that the figure presented in front *has to be perceived* in order for amodal completion to occur. Without the perception of an occluder, the amodal figure remains fragmental and incomplete, as the Snodgrass pictures (Snodgrass & Vanderwart, 1980), which look incomplete even after they have been identified. It is therefore impossible for the observers to fully ignore the occluding figure, which could lead to interference in the discrimination of the amodal figure. The unexpectedly greater P1 of the amodal-target condition of Experiment 3 is consistent with the idea that the irrelevant complete figure was attended to. The P1 amplitude is known to be enhanced when stimuli appear at an attended location (Mangun & Hillyard, 2002). The P1 evoked in the amodal-target condition could therefore be larger because both the amodal figure and the irrelevant complete figure were attended to. Conversely, in the complete-target condition, attention could be allocated only to the perception of the complete figure, which explains the smaller P1s. It cannot be determined whether the P1

indexing the perception of the amodal figure is specifically related to the perception of the visible parts of the figure or to the whole figure once it is amodally completed. The fact that the P1 effect was lateralized to the right hemisphere could be used to support the amodal completion option to the extent that previous studies report that amodal completion (Corballis, Fendrich, Shapley, & Gazzaniga, 1999) and object level processing (Atchley & Atchley, 1998) occur mainly in the right hemisphere.

The comparison of the Npds evoked in the illusory stimuli condition versus the real stimuli condition provides additional data for understanding the interaction between the modal and amodal figures. The similarity of the Npds evoked in the amodal-target conditions in Experiment 1 and Experiment 3 suggests that the necessity of perceiving the occluder and the impact of its different orientation are similar in real and illusory stimuli. A modal occluder is therefore as efficient as a complete occluder in such case. This is in agreement with other data showing that modally completed figures can act like complete ones. For example, modal figures, like complete figures, can induce aftereffects (Smith & Over, 1975, 1979; Paradiso, Shimojo, & Nakayama, 1989), stereoscopic depth perception (Gillam, Blackburn, & Nakayama, 1999) and, to a lesser degree, geometric illusions (Li & Guo, 1995; Meyer & Garges, 1979; Walker & Shank, 1987; Westheimer & Wehrhahn, 1997).

The Npd evoked by the modally completed figure of the illusory stimuli was larger than the Npd evoked by the complete figure of the real stimuli. This suggests that the modally completed figure was more difficult to process than the real figure or that the irrelevant amodal figure was more distracting in the illusory stimuli than in

the real one, possibly because it was more heavily attended to. This latter possibility is made likely by the fact that the P1 evoked by the modal-target condition was no greater than the P1 evoked by the amodal-target condition as it was the case between the complete- and amodal-condition. The capacity of amodally completed figures to catch attention had been cast aside by early experiments showing that amodal figures are perceived serially when presented among distractors (Davis & Driver, 1994). However, the amodal figures used in these experiments had no well-defined occluders and their visible parts were harder to distinguish from the distractors than those of the figures that were detected automatically (Gurnsey, Poirier, & Gascon, 1996). By using a new paradigm that controlled for similarity between distractors and the target, Rauschenberger, Peterson, Mosca, & Bruno (2004) have shown that amodally completed figures were detected very quickly, and probably automatically. Amodally completed figures are also known to be detected automatically when presented stereoscopically (He & Nakayama, 1992) and it has also been shown that amodal completion is sufficiently vivid to allow stereoscopic depth perception in the absence of binocular correspondence (Bacon & Mamassian, 2002). It remains that modal figures seem to be more salient. For instance, when presented with an array of illusory figures, subjects tend to make groupings according to the shape of the modal figures rather than that of the amodal ones (Palmer & Nelson, 2000). One may conclude that both modal and amodal form can catch attention but the former do it to a greater extent because it is visually more salient or simply because it is perceived nearer than the amodal figure.

The irrelevant amodal figure may be more attention-catching in the illusory stimuli than in the real stimuli because perception of the amodal figure helps in the perception of the modal figure. In Figures 1A and 1B, for examples, the four triangles that constitute the visible parts of the amodal figure create contours that are necessary to define the four sides of the modal figure. Davis & Driver (1997) have showed that when subjects perceive a modally completed figure, they distribute their attention towards both the completed area and the visible area of the amodal figure. Moreover, the shape of the visible parts of the amodal figure, namely the inducers (of the modal figure), greatly influences the saliency of the modally completed figure. For instance, the saliency of a modal figure is low when its inducers have a regular contour, such as a cross, that cannot be amodally completed (Albert, 2001; Day & Kasperczyk, 1983; Purghé, 1991; Purghé & Coren, 1992; Bonaiuto et al., 1991). In any case, modal completion can still occur without amodal completion of the inducers (Purghé, 1991; Purghé & Coren, 1992). This implies that a figure can be modally completed, although less effectively, by referring to mechanisms different than those involved in the amodal completion of underlying inducers. Modal completion might therefore benefit from two processes. The first might be the formation of illusory contours. It was indeed shown that illusory contours are induced at very low-level processing stage of the visual system (Rubin, Nakayama, & Shapley, 1997; Dresch & Bonnet, 1991; Ffytche & Zeki, 1996). In monkeys, activities specific to illusory contours have been recorded as early as 70 ms (Lee & Nguyen, 2001). This induction of illusory contours would occur before the amodal completion itself. The second process might correspond to a modulation of the illusory contours and would therefore be particularly influenced by the arrangement of the constituents of the figure. This

process would occur later and would be influenced by the amodal completion of the inducers.

## **Acknowledgements**

Mathieu Brodeur was supported by the fellowship MDR-54627 from the Canadian Institute for Health Research (CIHR), J. Bruno Debruille, by the scholarship MSH-40304 of the same Institute, and Franco Lepore, by a Canadian Research Chair of the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The study was supported by grant 96997-10 from the Fonds de la Recherche en Santé du Québec allocated to J. Bruno Debruille.

## References

- Albert, M. K. (2001). Cue interactions, border ownership and illusory contours. *Vision Research, 41*, 2827-2834.
- Atchley, R. A., & Atchley, P. (1998). Hemispheric specialization in the detection of subjective objects. *Neuropsychologia, 36*, 1373-1386.
- Bacon, B. A., & Mamassian, P. (2002). Amodal completion and the perception of depth without binocular correspondence. *Perception, 31*, 1037-1045.
- Bonaiuto, P., Giannini, A. M., & Bonaiuto, M. (1991). Visual illusory productions with or without amodal completion. *Perception, 20*, 243-257.
- Brodeur, M., Lepore, F., & Debruille J. B. (2006). The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked by illusory figures. *Brain Research, 1068*, 143-150.
- Brodeur, M., Lepore, F., Veilleux, C., Alyanak, Y., & Debruille, J. B. (2006). Effect of connectivity and bistability on the visual potentials evoked by illusory figures. *Neuroreport, 17*, 157-161.
- Corballis, P. M., Fendrich, R., Shapley, R. M., & Gazzaniga, M. S. (1999). Illusory contour perception and amodal boundary completion: evidence of a dissociation following callosotomy. *Journal of Cognitive Neuroscience, 11*, 459-466.
- Davis, G., & Driver, J. (1997). Spreading of visual attention to modally versus amodally completed regions. *Psychological Science, 8*, 275-281.

- Davis, G., & Driver, J. (1994). Parallel detection of Kanizsa subjective figures in the human visual system. *Nature*, *371*, 791-793.
- Day, R. H., & Kasperczyk, R. T. (1983). Amodal completion as a basis for illusory contours. *Perception and Psychophysics*, *33*, 355-364.
- Dresp, B., & Bonnet, C. (1991). Psychophysical evidence for low-level processing of illusory contours and surfaces in the Kanizsa square. *Vision Research*, *31*, 1813-1817.
- Elder, J., & Zucker, S. (1993). The effect of contour closure on the rapid discrimination of two-dimensional shapes. *Vision Research*, *33*, 981-991.
- Ffytche, D.H., & Zeki, S. (1996). Brain activity related to the perception of illusory contours. *Neuroimage*, *3*, 104-108.
- Gegenfurtner, K. R., Brown, J. E., & Rieger, J. (1997). Interpolation processes in the perception of real and illusory contours. *Perception*, *26*, 1445-1458.
- Gillam, B., Blackburn, S., & Nakayama, K. (1999). Stereopsis based on monocular gaps: Metrical encoding of depth and slant without matching contours. *Vision Research*, *39*, 493-502.
- Gurnsey, R., Poirier, F. J., & Gascon, E. (1996). There is no evidence that Kanizsa-type subjective contours can be detected in parallel. *Perception*, *25*, 861-874.
- Han, S., Fan, S., Chen, L., & Zhuo, Y. (1999). Modulation of brain activities by hierarchical processing: a high-density ERP study. *Brain Topography*, *11*, 171-183.



- Han, S., & He, X. (2003). Modulation of neural activities by enhanced local selection in the processing of compound stimuli. *Human Brain Mapping, 19*, 273-281.
- He, Z. J., & Nakayama, K. (1992). Surfaces versus features in visual search. *Nature, 359*, 231-233.
- Jeffreys, D. A. (1996). Evoked potentials studies of face and object processing. *Visual Cognition, 3*, 1-38.
- Jonides, J., & Yantis, S. (1988). Uniqueness of abrupt visual onset in capturing attention. *Perception and Psychophysics, 43*, 346-354.
- Kanizsa, G. (1955). Margini quasi-percettivi in campi con stimolazione omogenea. *Rivista di Psicologia, 49*, 7-30.
- Kanizsa, G. (1969). Perception, past experience and the "impossible experiment". *Acta Psychologica, 31*, 66-96.
- Kopp, B., Mattler, U., Goertz, R., & Rist, F. (1996). N2, P3 and the lateralized readiness potential in a nogo task involving selective response priming. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 99*, 19-27.
- Kopp, B., Rist, F., & Mattler, U. (1996). N200 in the flanker task as a neurobehavioral tool for investigating executive control. *Psychophysiology, 33*, 282-294.
- Lee, T. S., & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 98*, 1907-1911.

- Li, C.-Y., & Guo, K. (1995). Measurements of geometric illusions, illusory contours and stereo-depth at luminance and colour contrast. *Vision Research*, *35*, 1713-1720.
- Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (2002). Mechanisms and models of selective attention. In M.D. Rugg & M.G.H. Coles, *Electrophysiology of Mind* (pp.40-85), Oxford University Press, New York.
- Mazza, V., Turatto, M., & Umiltà, C. (2005). Foreground-background segmentation and attention: a change blindness study. *Psychological Research*, *69*, 201-210.
- Meyer, G. E., & Garges, C. (1979). Subjective contours and the Poggendorff illusion. *Perception and Psychophysics*, *26*, 302-304.
- Michotte, A., & Burke, L. (1951). Une nouvelle énigme de la psychologie de la perception: Le "donnée amodale" dans l'expérience sensorielle. *Actes du 13ème Congrès International de Psychologie*, *3*, 105-120.
- Murray, M. M., Foxe, D. M., Javitt, D. C., & Foxe, J. J. (2004). Setting boundaries: brain dynamics of modal and amodal illusory shape completion in humans. *Journal of Neuroscience*, *24*, 6898-6903.
- Palmer, S. E., & Nelson, R. (2000). Late influences on perceptual grouping: illusory figures. *Perception and Psychophysics*, *62*, 1321-1331.
- Paradiso, M. A., Shimojo, S. & Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Research*, *29*, 1205-1213.

- Proverbio, A. M., Minniti, A., & Zani, A. (1998). Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information. *Cognitive Brain Research*, *6*, 321-334.
- Purghé, F., & Coren, S. (1992). Amodal completion, depth stratification, and illusory figures: a test of Kanizsa explanation. *Perception*, *21*, 325-335.
- Purghé, F. (1991). Is amodal completion necessary for the formation of illusory figures?. *Perception*, *20*, 623-636.
- Rauschenberger, R., Peterson, M. A., Mosca, F., & Bruno, N. (2004). Amodal completion in visual search: preemption or context effects?. *Psychological Science*, *15*, 351-355.
- Rauschenberger, R., & Yantis, S. (2001). Attentional capture by globally defined objects. *Perception and Psychophysics*, *63*, 1250-1261.
- Robertson, L. C., & Lamb, M. R. (1991). Neuropsychological contributions to theories of part/whole organization. *Cognitive Psychology*, *23*, 299-330.
- Rock, I., & Anson, R. (1979). Illusory contours as the solution to a problem. *Perception*, *8*, 665-681.
- Rubin, N., Nakayama, K., & Shapley, R. (1997). Abrupt learning and retinal size specificity in illusory-contour perception. *Current Biology*, *7*, 461-467.
- Senkowski, D., Rottger, S., Grimm, S., Foxe, J. J., & Herrmann, C. S. (2005). Kanizsa subjective figures capture visual spatial attention: evidence from electrophysiological and behavioral data. *Neuropsychologia*, *43*, 872-886.
- Smith, A. T., & Over, R. (1979). Motion aftereffect with subjective contours. *Perception and Psychophysics*, *25*, 95-98.

- Smith, A. T., & Over, R. (1975). Tilt aftereffects with subjective contours. *Nature*, *257*, 581-582.
- Snodgrass, J. G., & Vanderwart, M. (1980). A standardized set of 260 pictures: norms for name agreement, image agreement, familiarity, and visual complexity. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, *6*, 174-215.
- Van 't Ent, D. (2002). Perceptual and motor contributions to performance and ERP components after incorrect motor activation in a flanker reaction task. *Clinical Neurophysiology*, *113*, 270-283.
- Walker, J. T., & Shank, M. D. (1987). The Bourdon illusion in subjective contours. *Perception and Psychophysics*, *42*, 15-24.
- Westheimer, G., & Wehrhahn, C. (1997). Real and virtual borders in the Poggendorff illusion. *Perception*, *26*, 1495-1501.

### **Figure legends**

Figure 1: A and B are the “illusory stimuli” used in Experiment 1. Figure C to F are the stimuli used as neutral conditions in Experiment 2. Finally G and H are the “real stimuli” used in the Experiment 3.

Figure 2: VEPs of the experiment 1. Black line: modal-target condition; Grey line: amodal-target condition. A greater Npd can be seen in the amodal-target condition.

Figure 3: VEPs of the experiment 2. Black line: modal-target neutral condition; Grey line: amodal-target neutral condition. It can be seen that there is no difference of Npd.

Figure 4: VEPs of the experiment 3. Black line: complete-target condition; Grey line: amodal-target condition. As it was the case for the illusory stimuli, the Npd is greater in the amodal-target condition.

Figure 1

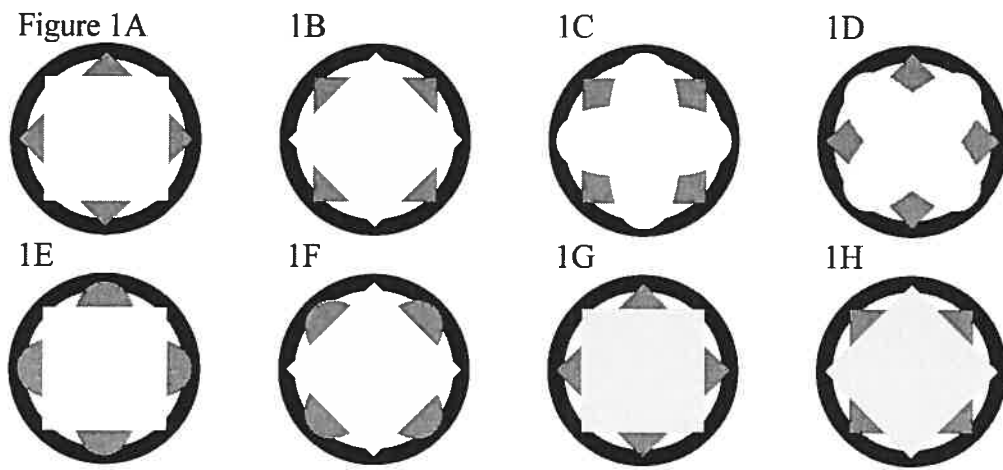


Figure 2

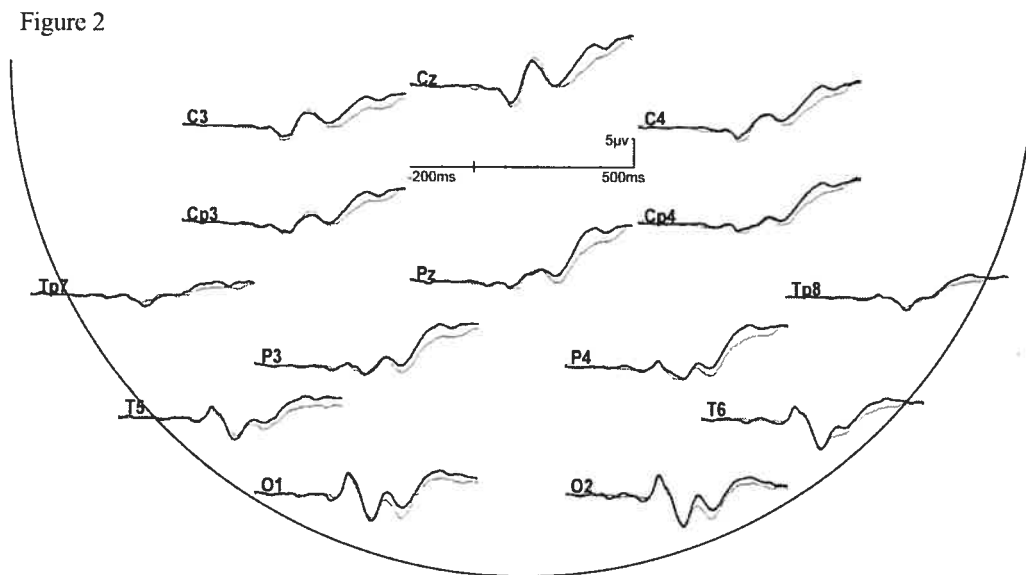


Figure 3

Figure 3

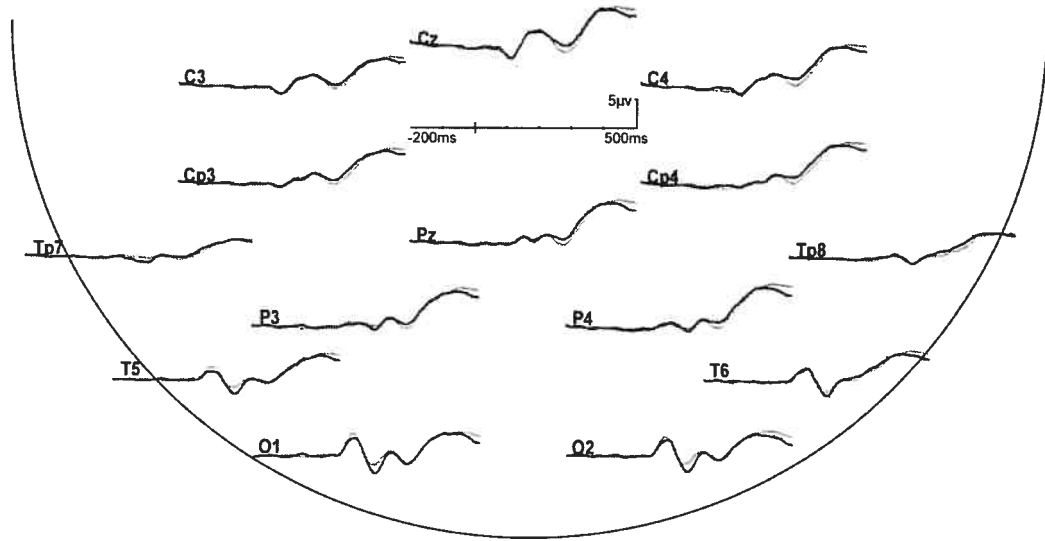
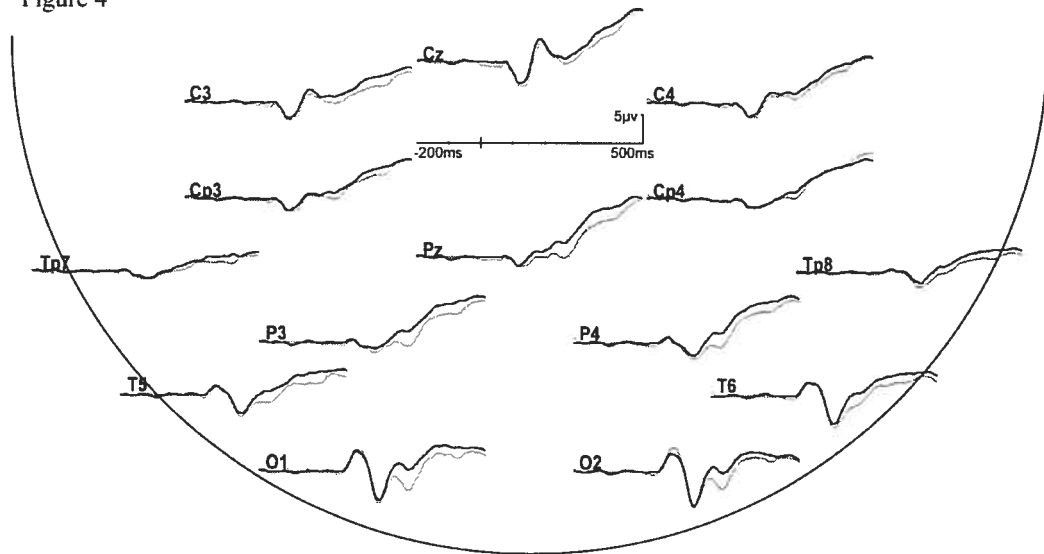


Figure 4

Figure 4



### **3.5 - Cinquième article**

Brodeur, M., Lepore, F., Lepage, M, Bacon, B. & Debruille, J. B.

Impact of presentation mode on the early visual potentials evoked by illusory figures

*Neuropsychologia* (soumis)



Impact of presentation mode on the early visual potentials evoked by illusory figures.

M. Brodeur <sup>1,2</sup>, F. Lepore <sup>2</sup>, M. Lepage <sup>1</sup>, B.A. Bacon <sup>3</sup> & J. B. Debruille <sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Douglas Hospital Research Centre, McGill University

<sup>2</sup> Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal

<sup>3</sup> Department of Psychology, Bishop's University

\* Corresponding author, Human Neurocognitive Science Lab, Douglas Hospital

Research Center, 6875 Boul. LaSalle, Verdun, Québec, H4H 1R3, CANADA,

E-mail : [REDACTED] Fax : 1 (514) 888 4099, Tel: 1 (514) 761

6131 # 3405

## Abstract

Kanizsa-like figures are delineated by the right-angle notches of black “pacmen” (three-quarter disks) that serve as inducers. The notches, once connected by illusory contours, define the illusory figure. Animal studies have shown that the neural activity indexing the perception of illusory contours occurs mainly in extrastriate cortices at a very early latency (70-100 ms). Imaging studies have confirmed the extrastriate origin of this activity in the human brain but the earliest latency observed on visual potentials evoked by illusory contours is over the N1, a deflection peaking around 170 ms. In the present study, we looked for an earlier (over the P1) effect in response to illusory contours by altering the mode of presentation so as to minimize the P1 evoked by the appearance of the salient inducers. In one block, the whole figure appeared at onset and disappeared at offset, in the classic manner. In another block (the notch block), only the notches appeared at onset, transforming full round disks into pacmen, and disappeared at offset, leaving full round disks on the screen until the next onset. As expected, in the classic mode of presentation, illusory figures evoked N1 effects but no P1 effects, as compared to controls. In contrast, in the notch block, the Kanizsa-like figures evoked greater P1s but, interestingly, smaller N1s than controls. These results demonstrate that a P1 effect to illusory contours can be observed once the large P1 evoked by the non-illusory aspects of the figure, namely the inducers, is minimized.

Keywords: Kanizsa figure, modal completion, amodal completion, P1, N1, evoked potentials

## Introduction

Modal completion (Kanizsa, 1955, 1969) involves the elaboration of illusory contours to “complete” a surface defined from the connection of collinear inducers. These illusory contours subtend an increased brightness and an impression of foreground segmentation of the modally completed surface, giving it the appearance of real, well-defined objects. Indeed, modal figures are sufficiently object-like to induce aftereffects (e.g. Berkley, Debruyn, & Orban, 1994; Bockisch, 1999; Paradiso, Shimojo, & Nakayama, 1989; Smith & Over, 1975, 1979), stereoscopic depth perception (Gillam, Blackburn, & Nakayama, 1999) and, to a lesser degree geometric illusions (Li & Guo, 1995; Meyer & Garges, 1979; Walker & Shank, 1987; Westheimer & Wehrhahn, 1997).

What are the neurological substrates that underlie the elaboration of illusory contours? Already in the 1970s, indirect evidence such as the influence of simultaneous contrast on the saliency of illusory contours implied early, low-level mechanisms (Brigner & Gallagher, 1974; Frisby & Clatworthy, 1975). Von der Heydt and collaborators (von der Heydt & Peterhans, 1989; von der Heydt, Peterhans, & Baumgartner, 1984) provided the first direct evidence of early, low-level processing when they showed that cells in area V2 of monkeys responded to illusory contour presented in their receptive fields. In order to insure that these responses were specifically evoked by the illusory contours, the authors used a control amodal stimulus, where a figure is completed without illusory contours since the missing segments are hidden by a visible occluder. These findings have been replicated (see

(Nieder, 2002, for a review) and expanded to show that responses to illusory contours occurred very early in processing, between 70 and 110 ms after the onset of the inducing stimulus (Lee & Nguyen, 2001).

In humans, it has also been shown that illusory contours activate low-level visual processing (ffytche & Zeki, 1996; Kruggel, Herrmann, Wiggins, & von Cramon, 2001; Larsson, Amunts, Gulyas, Malikovic, Zilles, & Roland, 1999). However, the earliest consistent difference seen in the averaged electrical brain activity between an illusory figure and a control is usually seen much later than in the monkey, around the N1, a negative deflection of visual evoked potential (VEPs) that peaks around 170 ms (Brodeur, Lepore, & Debruille, 2006; Brodeur, Lepore, Veilleux, Alyanak, & Debruille, 2006; Herrmann & Bosch, 2001; Herrmann, Mecklinger, & Pfeifer, 1999; Korshunova, 1999; Kruggel et al., 2001; Murray, Wylie, Higgins, Javitt, Schroeder, & Foxe, 2002; Pegna, Khateb, Murray, Landis, & Michel, 2002; Proverbio & Zani, 2002; Sugawara & Morotomi, 1991; Tallon, Bertrand, Bouchet, & Pernier, 1995). These activations might thus reflect late neural responses following a top-down modulation coming from the lateral occipital complex, a high-level visual area where the whole forms are processed (Halgren, Mendola, Chong, & Dale, 2003; Murray et al., 2002). Based on single-cell recordings in monkeys (Lee & Nguyen, 2001), one would expect human brain activation in response to illusory contours to occur around 110 ms post-onset, which is considerably earlier than the N1. In fact, one would expect modulations of the P1, but this has to this day never been shown.

The P1 is a positive deflection that peaks around 100 ms. Its generators are located in the extrastriate cortex, like most cells that have been shown to be responsive to illusory contours in monkeys (Arroyo, Lesser, Poon, Webber, & Gordon, 1997; Di Russo, Martinez, Sereno, Pitzalis, & Hillyard, 2002; Jeffreys & Axford, 1972). Moreover, the P1 is known to be particularly sensitive to the amount of physical features in a stimulus, including its contours (Jeffreys, 1996). In addition, (Jeffreys, 1989) demonstrated that the generators of a P1 evoked by a real stimulus are the same as those solicited by the perception of an illusory version of the same stimulus.

Why do illusory contours have so far failed to evoke P1 potentials? One possibility is that the signal evoked by the illusory contour is lost in the larger signal that reflects the appearance of the whole stimuli, which usually includes highly contrasted inducers. We try to circumvent this problem by modifying the presentation of the stimuli so that only the illusory contours appear at onset. The inducers, the four black disks, remain permanently on the screen and, at onset, notches are removed from these disks. This method has already been shown to facilitate the detection of illusory contours (Davis & Driver, 1994). It was used in an attempt to minimize the signal in response to the non-illusory aspects of the stimulus, which was then restrained to the notches, and allow for the signal in response to the illusory contours to be more clearly seen.

## Methods

### *Subjects*

Twenty-one right-handed subjects (16 females; ages ranging from 19 to 32) signed an informed consent form approved by the Research Ethics Board of the Douglas Hospital Research Centre. All subjects had a normal or corrected-to-normal vision and at least a college level of education. They were screened to ensure that they and their first-degree relatives were free of neurological or psychiatric disorders. They received a compensation of 20 Canadian dollars for their participation.

### *Stimuli*

The stimuli were all composed of four black pacmen inducers outlined by a grey circle. In two of these figures, the right-angle notches of the inducers delineated the corners of an illusory square. In the modal figure (see the rightmost stimulus in Figure 1A), the segments of the gray circles passing inside the area of the square were removed. In the amodal figure (see the second rightmost stimulus in Figure 1A), the grey circles were intact and they therefore enclosed the notches inside the inducers. The resulting percept is a square partially seen through four holes located over its corners. This amodal figure is equipotent to the modal figure, with the exception that it does not evoke illusory contours. In both the modal and amodal stimuli, the grey circle had a diameter of 2.4 cm ( $2^\circ$  and  $20'$  of visual angle) and the square had sides, including the illusory contours, of 3.4 cm ( $3^\circ$  and  $15'$  of visual angle). The illusory contours represented 23% of the whole contour of the square. The two control stimuli

were identical to the modal and amodal stimuli, except that their notches were oriented outward (see the two leftmost stimuli in Figure 1A).

### *Procedure*

The experiment included two blocks (Figure 1) presented in an order that was counterbalanced across subjects. In the classic block, the whole stimulus appeared at the onset and disappeared at the offset, leaving the screen totally blank during the interstimulus intervals. In the “notch” block, the computer screen continuously displayed four complete black disks during the interstimulus intervals. At the onset, the appearance of the stimulus was achieved by having a quarter of each disk (the notches) to disappear. The removal of the notches transformed the disks into pacmen inducers. At the offset, the notches were made to reappear. In this block, the removal of the notches and the presentation of the inducers were temporally dissociated since the former appeared transiently while the latter always remained on screen.

-----  
Insert Figure 1 here  
-----

Stimuli were presented on a computer screen set with a resolution of 640 x 480 pixels and a refresh rate of 75 Hz. In random order, each of the four types of stimuli was presented 60 times, for a duration of 600 ms, in each of the two experimental conditions. The intertrial interval was fixed at five seconds. The

subjects' task was to report the presence or the absence of a square by pressing on one of two keys on the computer keyboard.

#### *Data acquisition*

Subjects were fitted with an elastic cap of electrodes positioned according to the modified expanded 10-20 system. The electrode serving as the reference was placed on the right earlobe. Those used to monitor ocular movements were placed above and below the dominant eye and at the outer canthus of each eye. Impedances were kept below  $5K\Omega$  for all electrodes. The half-amplitude cut-offs of the bandpass were set at 0.01 and 100 Hz. A 60 Hz notch filter was also used. Signals were amplified 20,000 times by Contact Precision amplifiers and digitized at a sampling rate of 512 Hz. Response codes and reaction times were also recorded.

#### *Data processing and measures*

EEG epochs starting 200 ms before and ending 800 ms after stimulus onset were extracted. The epochs of trials that elicited incorrect responses and the epochs contaminated by eye artifacts, excessive myogram, amplifier saturation or analog to digital clipping were rejected after a visual inspection of the data. The remaining epochs were sorted by conditions and averaged accordingly. Amplitudes were measured relative to a baseline defined by the average amplitude of the 200 ms signal preceding the stimulus onset. Measures of the P1 and N1 were taken by computing the mean voltage amplitude in time windows of 30 and 50 ms durations, respectively. These windows were centered on the peak of these deflections at the electrode sites at which they reached their maximum amplitude. These electrodes were the occipital



ones (O1 and O2) for the P1 and the temporal ones (T5 and T6) for the N1. The P1 peaked at 100 ms in both blocks while the N1 peaked at 155 ms in the classic block and at 195 ms in the notch block. Mean reaction times (RTs) were also computed for each subject and each condition.

### *Data analyses*

Posterior electrodes were grouped in an occipital (O2 and O1), a temporal (T6, T5, Tp8, and Tp7), a parietal (Pz, P4, and P3), and a central (Cz, C4, C3, Cp4, and Cp3) subset. Analyses were performed separately for the P1 and for the N1. Interactions between the blocks and the figures were examined by performing a three-ways analysis of variance (ANOVA) for each subset with blocks (2 levels), electrodes (2, 4, 3, or 5 levels), and figures (4 levels) as within-subject factors. Two post-hoc analyses were performed in case of a significant interaction. The first post-hocs were two-ways ANOVAs testing the difference of amplitude between the figures in individual blocks. Electrode served as the first factor. The other factor was the figure with the modal figure and its control in one analysis, the amodal figure and its control in another analysis, and the modal and amodal figure in a third analysis. The second post-hocs analyses were two-ways ANOVAs testing the difference of amplitudes of the same figure presented in the two blocks. They consisted in ANOVAs performed on individual figures with electrodes and blocks as within-subjects factors.

Analyses of reaction times (RTs) included a “modality” factor. This factor distinguished the two figures with modal inducers from the two figures with amodal

inducers. The design was therefore a three-way ANOVA with block (2), modality (2) and figure (2 levels) as within-subject factors. The rationale of this design was that reaction times depended not only on the ability to perceive the figures but also on the ability to distinguish a square from a no-square in figures that had the same inducers (i.e. modal or amodal inducers). In other words, responding to the modal and to the amodal squares required not only that subjects detected the inducers but also that they distinguished them from their respective controls.

## Results

### *Behavioral data*

Subjects performed well, with error rates inferior to 1%. Mean RTs and statistical results are presented in Table 1. The only within-block difference is shorter RTs to modal control relative to the other figures in both blocks (classic block:  $F(3,60) = 6.46, p = .010$ ; notch block:  $F(3,60) = 5.68, p = .009$ ). Between-block comparisons show that RTs to all figures were shorter in the notch block than in the classic block ( $F(1,20) = 8.38, p = .009$ ). The amodal figure and its control particularly benefited from the notch mode of presentation, with respective reductions of 76 and 85 ms of their RTs relative to the classic block. These reductions were significantly more important than those observed with the modal figure and its control ( $F(1,20) = 26.2, p < .001$ ).

---

Insert Table 1 here

---

*Visual evoked potentials*

P1s and N1s recorded in the classic and the notch block are depicted in Figure 2. Interactions between the block and the figure factor of the P1 were obtained for the occipital subset ( $F(1,20) = 3.33, p = .046$ ) and the temporal subset ( $F(1,20) = 3.47, p = .041$ ) but not for the parietal and central subsets. Post-hoc analyses conducted separately for each block showed that the P1s evoked by the modal figure at occipital electrodes were greater than the P1s evoked by its control ( $F(1,20) = 13.1, p = .002$ ) and by the amodal figure ( $F(1,20) = 9.82, p = .005$ ) in the notch block, but not in the classic block. Post-hocs analyses testing the effect of block showed that the P1s to all figures were significantly smaller in the notch block than in the classic block at occipital subset ( $F(1,20) = 25.4, p < .001$ ), and central subset ( $F(1,20) = 14.3, p = .001$ ). It was also significant at the temporal subset for the amodal figure ( $F(1,20) = 12.0, p = .002$ ), and the modal control figure ( $F(1,20) = 11.9, p = .003$ ).

---

Insert Figure 2 here

---

The analyses carried out on the N1s showed that the block factor interacted with the figure factor for the occipital ( $F(1,20) = 112, p < .001$ ), temporal ( $F(1,20) =$

60.4,  $p < .001$ ) and parietal subset ( $F(1,20) = 37.5$ ,  $p < .001$ ), but not for the central subset. Results from the post-hocs testing for the figure effect in each block are presented in Table 2. The amplitudes of the N1s evoked by the modal figure were greater than those evoked by the other figures in the classic block but considerably smaller in the notch block. These differences were significant for the occipital, temporal, and parietal subset but not for the central subset.

-----  
Insert Table 2 here  
-----

Table 3 presents the results from the post-hocs testing for the block effect. Modulations exerted by the block on the N1 amplitudes were differently distributed between the figures. On the one hand, the N1s evoked by the modal figure at central and parietal subsets were larger in the notch block than in the classic block whereas those evoked in the occipital and temporal subsets were smaller in the notch block. On the other hand, the N1s evoked by the amodal figure at central subset and by the two control figures at the central, temporal and occipital subsets were all larger in the notch block than in the classic block.

-----  
Insert Table 1 here  
-----

Differences of amplitude over P1 and N1 are not easily distinguished because they occur in adjacent time-windows. Subtracting the VEPs allows for better visualisation of the effects. Figure 3 depicts the traces computed by subtracting the visual potentials evoked by the control figure (black traces) and those evoked by the amodal figure (grey traces) from the visual potentials evoked by the modal figure in the notch block. It can be seen that the P1 effect peaks at a latency different from that of the N1 effect.

-----  
Insert Figure 3 here  
-----

## **Discussion**

The classic mode of presentation led to the pattern of results existing in literature (Brodeur et al., 2006; Brodeur, Lepore, & Debruille, 2006; Herrmann & Bosch, 2001; Herrmann et al., 1999; Korshunova, 1999; Kruggel et al., 2001; Murray et al., 2002; Pegna et al., 2002; Proverbio & Zani, 2002; Sugawara & Morotomi, 1991; Tallon et al., 1995). The modal figure evoked P1s that were identical to those evoked by the amodal and modal control figures and elicited N1s that were significantly larger. Results were quite different with the notch mode of presentation as the modal figure rather evoked larger P1s and N1s equivalent to or smaller than those elicited by the figures without illusory contours. These findings provide new

lights for the interpretation of the VEPs to illusory figures. They will be examined separately after a discussion of the reaction time data.

Discriminating the figures with amodal inducers took more time than discriminating the figures with modal inducers in the classic block. The perception of the notches, which was necessary for discrimination, was probably more difficult with amodal inducers than with modal ones. Indeed, in modal stimuli, the notches are excluded from the global envelope of the inducers (Gegenfurtner, Brown, & Rieger, 1997; Gurnsey, Poirier, & Gascon, 1996). This allows for an easy identification of the notches compared to amodal inducers, which included a full circle that was unchanged by the location of the notches.

RTs were shorter in the notch block than in the classic block. This difference cannot be caused specifically by an easier perception of the squares in the notch block since RTs to control figures were also reduced. It is more likely to be due to an easier perception of the notches themselves, due to their isolated occurrence. It is noteworthy that RTs to figures with amodal inducers were more reduced (by the notch condition) than RTs to figures with modal inducers. This asymmetrical benefit on discrimination performance indicates that the notch mode of presentation facilitated the perception of the notches in amodal inducers to a greater degree than those in modal inducers. This probably occurred because the notch mode of presentation reduced the deleterious effect produced by the arc-lines enclosing the notches of the amodal inducers.

### *P1 Effects*

To our knowledge, the present P1 effect is the earliest electrophysiological correlate of the perception of illusory contours observed in humans. It was maximal at occipital sites and extended from 70 to 124 ms. It was clearly separated from N1 effects as shown by the subtraction data (Figure 3). As proposed in the introduction, the notch mode of presentation probably revealed the P1 effect because it eliminated the signal evoked by the inducers and consequently, increased the ratio of illusory contours signal relative to total signal evoked at onset. This also explains why the P1s evoked by all stimuli are smaller in the notch block than in the classic block.

Although they do not necessarily reflect the same underlying mechanisms, the P1 effect observed herein parallels single-cell responses to illusory contours in the extrastriate cortex monkeys. Indeed, P1 generators are located in the extrastriate cortex (Arroyo et al., 1997; Di Russo et al., 2002; Jeffreys & Axford, 1972). Moreover, the P1 effect starts around 70 ms and peak around 100 ms, like the response of most V2 cells that are responsive to illusory contours (Lee & Nguyen, 2001). Finally, the P1s evoked by the amodal figure were significantly smaller than the P1s evoked by the modal figure, just like they evoked smaller single-cell responses in area V2 of the monkey (von der Heydt et al., 1984).

The P1 generators, in addition to participating in the induction of the illusory contours, might also play a role in the induction of other aspects of modal completion. For instance, the modal figure is known to be subjectively brighter than the background (Brigner & Gallagher, 1974; Frisby & Clatworthy, 1975). Difference

of brightness, like difference of contours, can modulate the amplitude of the P1s (Johannes, Munte, Heinze, & Mangun, 1995; Kaskey, Salzman, Klorman, & Pass, 1980). However, the effect of brightness on the present P1 effect is debatable since it is not systematically the brightest figure that evokes the greatest P1 (Kaskey et al., 1980). In addition, there is a contradictory report arguing that difference in stimulus brightness intensities does not affect P1s (Blenner & Yingling, 1993).

The P1 effect could alternatively be evoked by the figure-ground segmentation of the modal form. Segmentation is closely associated to the formation of the illusory contours as it comes along with the impression that the form is placed in the foreground (Coren, 1972; Rock & Anson, 1979). However, Jeffreys (1996) showed that the P1s evoked by patterns presenting monocular or stereoscopic depth information are not greater than the P1s evoked by patterns presenting no such information. In addition, the VEP effects to segmentation can start as soon as 100 ms but it generally peaks within the time latencies of the N1 deflection (Bach & Meigen, 1992; Caputo & Casco, 1999; Jeffreys, 1996; Lamme, 1995; Romani, Caputo, Callieco, Schintone, & Cosi, 1999).

The present results thus support brain imaging (ffytche & Zeki, 1996; Kruggel et al., 2001; Larsson et al., 1999) and psychophysical evidences (Dresp & Bonnet, 1991, 1995; Pillow & Rubin, 2002; Rubin, Nakayama, & Shapley, 1997) suggesting that illusory contours occur very early in the human visual system, probably at the same stage of processing where real contours are processed. It must however be noted that the P1 effect to illusory contours does not rule out the later participation of



cognitive variables in the perception of illusory contours (Gregory, 1972; Rock & Anson, 1979). Many late cognitive processes, such as the visual interpretation of the figures and the allocation of attention, are known to have a significant impact on the saliency of the illusory figure, but this influence probably follows an initial low-level elaboration of the illusory contours (Bradley & Dumais, 1975; Coren, Porac, & Theodor, 1986; Pritchard & Warm, 1983; Wallach & Slaughter, 1988).

### *N1 effect*

The greater N1s evoked by the modal figure in the classic block replicated what is generally observed when these figures are presented in the classic way (Brodeur et al., 2006; Brodeur, Lepore, & Debruille, 2006; Herrmann & Bosch, 2001; Herrmann et al., 1999; Korshunova, 1999; Kruggel et al., 2001; Murray et al., 2002; Pegna et al., 2002; Proverbio & Zani, 2002; Sugawara & Morotomi, 1991; Tallon et al., 1995). The N1 effects are very different in the notch block. The modal and amodal figures evoke N1s of similar amplitude except in the temporal and occipital subsets where amplitude is surprisingly greater for the amodal figure. Differences between the modal figure and its control are even more unusual, with greater N1s in response to controls over most electrodes. Examination of the block differences shows that the modulations of the figure effects between the blocks pertain mostly to reductions of the occipito-temporal N1s evoked by the modal figure, along with important increases of all N1s evoked by the control and of the central N1s evoked by the amodal figure. The differences of N1s between the figures in the notch block must therefore be related to variables that characterized all figures except for the modal one. It therefore cannot be linked directly to the illusory contours.

Three factors can be considered. The first, which account for the larger N1s elicited by the control figures in the notch mode, is the induction of more information in the control condition. As a matter of fact, the removal of the notches in the control conditions could prompt the perception of four peripheral squares instead of only one at the center. The second factor could account for the larger N1s obtained for amodal figures in the notch block than in the classic block. It may be the facilitation at perceiving the amodal figure induced by the notch mode. This figure is difficult to perceive in the classic block because the arc-lines added to the inducers reduce the likelihood of connecting the notches/corners. This difficulty could be responsible for the smaller N1s evoked by amodal figures relative to modal figures (Brodeur, Lepore, & Debruille, 2006). Presenting the notches transiently while sustaining the presentation of the inducers, like in the notch block, could in turn facilitate the perception of the amodal figure because it accentuates their segregation. There are evidences that elements that appear at different times tend to be dissociated or perceived as belonging to distinct objects (see Blake & Lee, 2005 for a review). For instance, perceiving a group of target tilted lines within an array of vertical irrelevant lines is easier when the appearances of the tilted and vertical lines are shifted rather than simultaneous. Interestingly, the beneficial effect provided by this shift does not occur if the targets are already easy to perceive because they obviously differ from the irrelevant elements. For instance, perception of target horizontal lines presented within an array of irrelevant vertical lines will not benefit much from a shift of their respective appearance (Leonards, Singer, & Fahle, 1996).

A third variable might have increased the N1s evoked by the modal control. It is a variable related to a perceptual problem. Figural information in the modal control is incompatible with the temporal information provided by the appearance of the notches. On the one hand, figural information suggests that the notches are independent from one another since they are not co-linear. On the other hand, notches tend to be grouped together because they share the same onset and offset. Elements that share similar temporal features (motion, direction, appearance) are normally grouped together and distinguished from the elements characterized by different temporal features (Alais, Blake, & Lee, 1998; Fahle, 1993; Kojima, 1998; Lee & Blake, 2001; Leonards et al., 1996; Usher & Donnelly, 1998). The greatest N1s to the modal control relative to the modal figure could therefore reflect the additional resources allocated in response to this perceptual problem. The modal figure does not present such incompatibility because its notches are placed in a way that favors their connection. The amodal figure is more ambiguous. Connection is favored by the placement of the notches but the enclosure disrupts it. This ambiguity would explain why the occipito-temporal N1s evoked by the amodal figure are larger than those evoked by the modal figure and smaller than those evoked by the modal control.

## **Acknowledgements**

Mathieu Brodeur was supported by the fellowship MDR-54627 from the Canadian Institute for Health Research (CIHR), J. Bruno Debruille, by the scholarship MSH-40304 of the same Institute, and Franco Lepore, by a Canadian Research Chair of the National Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The study was supported by grant 96997-10 from the Fonds de la Recherche en Santé du Québec allocated to J. Bruno Debruille.

## References

- Alais, D., Blake, R., & Lee, S. H. (1998). Visual features that vary together over time group together over space. *Nature Neuroscience*, *1*, 160-164.
- Arroyo, S., Lesser, R. P., Poon, W. T., Webber, W. R., & Gordon, B. (1997). Neuronal generators of visual evoked potentials in humans: visual processing in the human cortex. *Epilepsia*, *38*, 600-610.
- Bach, M., & Meigen, T. (1992). Electrophysiological correlates of texture segregation in the human visual evoked potential. *Vision Research*, *32*, 417-424.
- Berkley, M. A., Debruyn, B., & Orban, G. (1994). Illusory, motion, and luminance-defined contours interact in the human visual system. *Vision Research*, *34*, 209-216.
- Blake, R., & Lee, S. H. (2005). The role of temporal structure in human vision. *Behavioral and cognitive neuroscience reviews*, *4*, 21-42.
- Blenner, J. L., & Yingling, C. D. (1993). Modality specificity of evoked potential augmenting/reducing. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *88*, 131-142.
- Bockisch, C. J. (1999). Orientation discrimination and tilt aftereffects with luminance and illusory contours. *Vision Research*, *39*, 765-776.
- Bradley, D. R., & Dumais, S. T. (1975). Ambiguous cognitive contours. *Nature*, *257*, 582-584.
- Brigner, W. L., & Gallagher, M. B. (1974). Subjective contour: apparent depth or simultaneous brightness contrast? *Perceptual Motor Skills*, *38*, 1047-1053.

- Brodeur, M., Lepore, F., & Debruille, J. B. (2006). The effect of interpolation and perceptual difficulty on the visual potentials evoked by illusory figures. *Brain Research, 1068*, 143-150.
- Brodeur, M., Lepore, F., Veilleux, C., Alyanak, Y., & Debruille, J. B. (2006). Effect of connectivity and bistability on the visual potentials evoked by illusory figures. *Neuroreport, 17*, 157-161.
- Caputo, G., & Casco, C. (1999). A visual evoked potential correlate of global figure-ground segmentation. *Vision Research, 39*, 1597-1610.
- Coren, S. (1972). Subjective contours and apparent depth. *Psychological Review, 79*, 359-367.
- Coren, S., Porac, C., & Theodor, L. H. (1986). The effects of perceptual set on the shape and apparent depth of subjective contours. *Perception and Psychophysics, 39*, 327-333.
- Davis, G., & Driver, J. (1994). Parallel detection of Kanizsa subjective figures in the human visual system. *Nature, 371*, 791-793.
- Di Russo, F., Martinez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping, 15*, 95-111.
- Dresp, B., & Bonnet, C. (1991). Psychophysical evidence for low-level processing of illusory contours and surfaces in the Kanizsa square. *Vision Research, 31*, 1813-1817.
- Dresp, B., & Bonnet, C. (1995). Subthreshold summation with illusory contours. *Vision Research, 35*, 1071-1078.

- Fahle, M. (1993). Figure-ground discrimination from temporal information. *Proceedings: Biological Sciences*, 254, 199-203.
- ffytche, D. H., & Zeki, S. (1996). Brain activity related to the perception of illusory contours. *Neuroimage*, 3, 104-108.
- Frisby, J. P., & Clatworthy, J. L. (1975). Illusory contours: Curious cases of simultaneous brightness contrast? *Perception*, 4, 349-357.
- Gegenfurtner, K. R., Brown, J. E., & Rieger, J. (1997). Interpolation processes in the perception of real and illusory contours. *Perception*, 26, 1445-1458.
- Gillam, B., Blackburn, S., & Nakayama, K. (1999). Stereopsis based on monocular gaps: Metrical encoding of depth and slant without matching contours. *Vision Research*, 39, 493-502.
- Gregory, R. L. (1972). Cognitive contours. *Nature*, 238, 51-52.
- Gurnsey, R., Poirier, F. J., & Gascon, E. (1996). There is no evidence that Kanizsa-type subjective contours can be detected in parallel. *Perception*, 25, 861-874.
- Halgren, E., Mendola, J., Chong, C. D., & Dale, A. M. (2003). Cortical activation to illusory shapes as measured with magnetoencephalography. *Neuroimage*, 18, 1001-1009.
- Herrmann, C. S., & Bosch, V. (2001). Gestalt perception modulates early visual processing. *Neuroreport*, 12, 901-904.
- Herrmann, C. S., Mecklinger, A., & Pfeifer, E. (1999). Gamma responses and ERPs in a visual classification task. *Clinical Neurophysiology*, 110, 636-642.
- Jeffreys, D. A. (1989). Evoked potential studies of contour processing in human visual cortex. In J. J. Kulikowski, & I. J. Murray (Ed.), *Seeing contour and colour* (pp. 529-545): Pergamon Press.

- Jeffreys, D. A. (1996). Visual evoked potential evidence for parallel processing of depth- and form-related information in human visual cortex. *Experimental Brain Research, 111*, 79-99.
- Jeffreys, D. A., & Axford, J. G. (1972). Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. II. Component of extrastriate cortical origin. *Experimental Brain Research, 16*, 22-40.
- Johannes, S., Munte, T. F., Heinze, H. J., & Mangun, G. R. (1995). Luminance and spatial attention effects on early visual processing. *Cognitive Brain Research, 2*, 189-205.
- Kanizsa, G. (1955). Margini quasi-percettivi in campi con stimolazione omogenea. *Rivista di Psicologia, 49*, 7-30.
- Kanizsa, G. (1969). Perception, past experience and the "impossible experiment". *Acta Psychologica, 31*, 66-96.
- Kaskey, G. B., Salzman, L. F., Klorman, R., & Pass, H. L. (1980). Relationships between stimulus intensity and amplitude of visual and auditory event related potentials. *Biological Psychology, 10*, 115-125.
- Kojima, H. (1998). Figure/ground segregation from temporal delay is best at high spatial frequencies. *Vision Research, 38*, 3729-3734.
- Korshunova, S. G. (1999). Visual evoked potentials induced by illusory outlines (Kanizsa's square). *Neuroscience and Behavioral Physiology, 29*, 695-701.
- Kruggel, F., Herrmann, C. S., Wiggins, C. J., & von Cramon, D. Y. (2001). Hemodynamic and electroencephalographic responses to illusory figures: recording of the evoked potentials during functional MRI. *Neuroimage, 14*, 1327-1336.



- Lamme, V. A. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *15*, 1605-1615.
- Larsson, J., Amunts, K., Gulyas, B., Malikovic, A., Zilles, K., & Roland, P. E. (1999). Neuronal correlates of real and illusory contour perception: functional anatomy with PET. *European Journal of Neuroscience*, *11*, 4024-4036.
- Lee, S. H., & Blake, R. (2001). Neural synergy in visual grouping: when good continuation meets common fate. *Vision Research*, *41*, 2057-2064.
- Lee, T. S., & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*, 1907-1911.
- Leonards, U., Singer, W., & Fahle, M. (1996). The influence of temporal phase differences on texture segmentation. *Vision Research*, *36*, 2689-2697.
- Li, C. Y., & Guo, K. (1995). Measurements of geometric illusions, illusory contours and stereo-depth at luminance and colour contrast. *Vision Research*, *35*, 1713-1720.
- Meyer, G. E., & Garges, C. (1979). Subjective contours and the Poggendorff illusion. *Perception and Psychophysics*, *26*, 302-304.
- Murray, M. M., Wylie, G. R., Higgins, B. A., Javitt, D. C., Schroeder, C. E., & Foxe, J. J. (2002). The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, *22*, 5055-5073.
- Nieder, A. (2002). Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *188*, 249-260.

- Paradiso, M. A., Shimojo, S., & Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Research*, *29*, 1205-1213.
- Pegna, A. J., Khateb, A., Murray, M. M., Landis, T., & Michel, C. M. (2002). Neural processing of illusory and real contours revealed by high-density ERP mapping. *Neuroreport*, *13*, 965-968.
- Pillow, J., & Rubin, N. (2002). Perceptual completion across the vertical meridian and the role of early visual cortex. *Neuron*, *33*, 805-813.
- Pritchard, W. S., & Warm, J. S. (1983). Attentional processing and the subjective contour illusion. *Journal of Experimental Psychology: General*, *112*, 145-175.
- Proverbio, A. M., & Zani, A. (2002). Electrophysiological indexes of illusory contours perception in humans. *Neuropsychologia*, *40*, 479-491.
- Rock, I., & Anson, R. (1979). Illusory contours as the solution to a problem. *Perception*, *8*, 665-681.
- Romani, A., Caputo, G., Callieco, R., Schintone, E., & Cosi, V. (1999). Edge detection and surface 'filling in' as shown by texture visual evoked potentials. *Clinical Neurophysiology*, *110*, 86-91.
- Rubin, N., Nakayama, K., & Shapley, R. (1997). Abrupt learning and retinal size specificity in illusory-contour perception. *Current Biology*, *7*, 461-467.
- Smith, A., & Over, R. (1975). Tilt aftereffects with subjective contours. *Nature*, *257*, 581-582.
- Smith, A. T., & Over, R. (1979). Motion aftereffect with subjective contours. *Perception and Psychophysics*, *25*, 95-98.
- Sugawara, M., & Morotomi, T. (1991). Visual evoked potentials elicited by subjective contour figures. *Scand J Psychol*, *32*(4), 352-357.

- Tallon, C., Bertrand, O., Bouchet, P., & Pernier, J. (1995). Gamma-range activity evoked by coherent visual stimuli in humans. *European Journal of Neuroscience*, 7, 1285-1291.
- Usher, M., & Donnelly, N. (1998). Visual synchrony affects binding and segmentation in perception. *Nature*, 394, 179-182.
- von der Heydt, R., & Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I. Lines of pattern discontinuity. *Journal of Neuroscience*, 9, 1731-1748.
- von der Heydt, R., Peterhans, E., & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224, 1260-1262.
- Walker, J. T., & Shank, M. D. (1987). The Bourdon illusion in subjective contours. *Perception and Psychophysics*, 42, 15-24.
- Wallach, H., & Slaughter, V. (1988). The role of memory in perceiving subjective contours. *Perception and Psychophysics*, 43, 101-106.
- Westheimer, G., & Wehrhahn, C. (1997). Real and virtual borders in the Poggendorff illusion. *Perception*, 26, 1495-1501.

**Table legends**

Table 1: Mean reaction time (ms) and their standard deviation. Classic block: RT to modal control was significantly smaller than the RT to the modal figure ( $F(3,60) = 7.31, p = .014$ ), the amodal figure ( $F(3,60) = 14.6, p = .001$ ), and the amodal control ( $F(3,60) = 26.4, p < .001$ ). Notch block: RT to modal control was significantly smaller than the RT to the modal figure ( $F(3,60) = 20.9, p < .001$ ), the amodal figure ( $F(3,60) = 12.1, p = .002$ ), and the amodal control ( $F(3,60) = 26.0, p < .001$ ).

Table 2: Within-block differences of N1s.  $F(1-20)$  are given together with the probability level. \* stands for  $p < .05$ ; \*\* for  $p < .01$ ; \*\*\* for  $p < .001$ .

Table 3: Between-block differences of N1s for each figure.  $F(1-20)$  are given together with the probability level. \* stands for  $p < .05$ ; \*\* for  $p < .01$ ; \*\*\* for  $p < .001$ .

Table 1

Figure	Classic block	Notch block	Between blocks
Modal figure	766 (125)	709 (107)	57
Amodal figure	779 (118)	703 (103)	76
Modal control	732 (116)	668 (103)	64
Amodal control	776 (122)	691 (119)	85

Table 2

Subset	Classic block			Notch block		
	Modal and its control	Amodal and its control	Modal and amodal	Modal and its control	Amodal and its control	Modal and amodal
Occipital	16.6 **	28.5 **	n.s.	134 ***	45.8 ***	7.52 *
Temporal	5.33 *	64.7 ***	n.s.	83.7 ***	15.8 **	22.4 **
Parietal	5.32 *	24.2 **	n.s.	59.3 ***	n.s.	9.52 *

Table 3

Subset	Modal	Amodal	Modal control	Amodal control
Occipital	13.6**	n.s.	19.6**	12.4*
Temporal	13.0*	n.s.	29.8**	27.1**
Parietal	16.6**	n.s.	n.s.	n.s.
Central	21.8**	9.10*	6.17*	6.83*

### **Figure legends**

Figure 1: Modes of presentation. In the classic block, the whole figure appears at onset and then disappears, leaving a blank screen between trials. In the notch block, only the notches appear at onset and then disappear; the black disks that serve as inducers remain on the screen between trials.

Figure 2: Grand averaged VEPs (n=21) elicited by the three stimuli testing the hypotheses in the classic and in the notch blocks: the modal figure (thick black line), the amodal figure (thick gray line), the modal control (thin black line), and the amodal control (thin gray line).

Figure 3: Traces obtained by subtracting the grand averaged VEPs in response to the modal control (black line) and to the amodal figure (grey line) from the grand averaged VEPs in response to the modal figure.

Figure 1

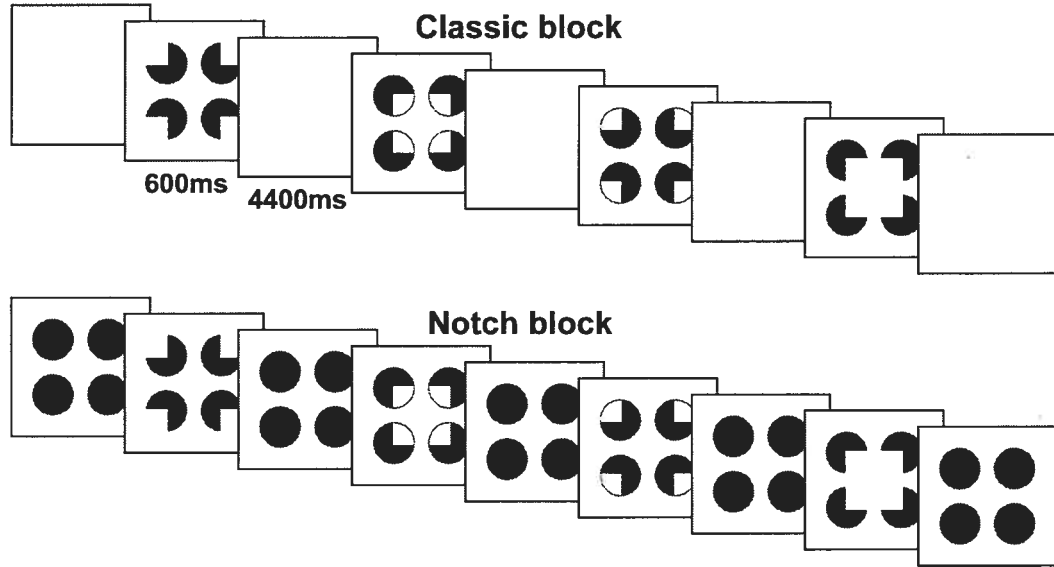




Figure 2

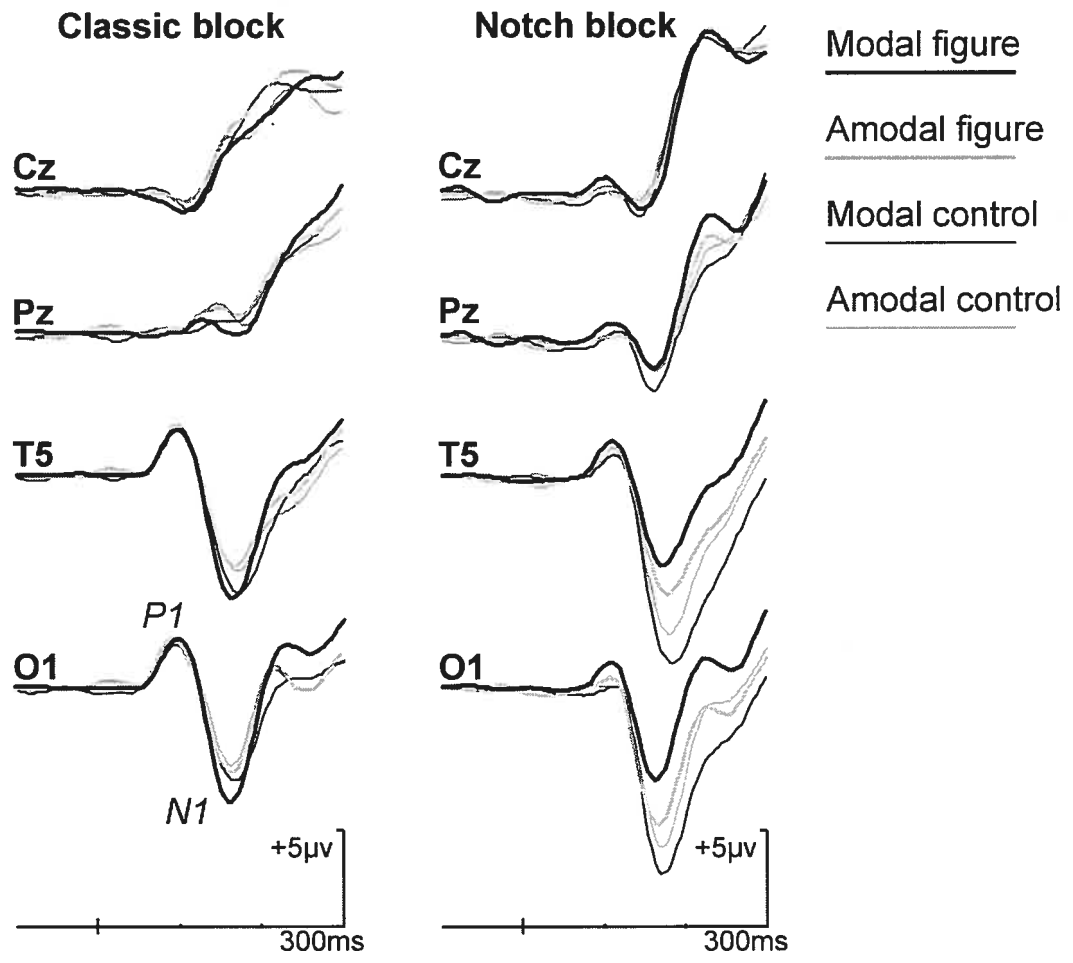
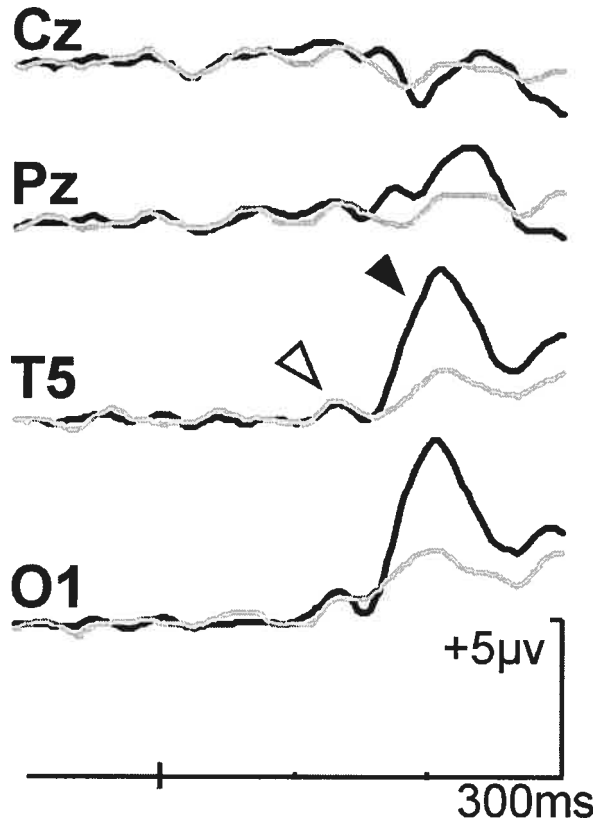


Figure 3



## **CHAPITRE 4**

### **Discussion générale**

Les cinq expériences de la présente thèse ont permis de révéler de nouveaux potentiels évoqués par la figure de Kanizsa en plus de préciser la signification fonctionnelle de potentiels évoqués déjà connus. Trois effets seront ici discutés soit l'effet P1 aux bordures illusoires, l'effet N1 à l'interpolation et la Ndp indexant une difficulté perceptuelle.

#### **4.1 - L'effet P1 aux bordures illusoires**

La plus grande P1 évoquée par la figure illusoire relativement à la figure contrôle constitue le corrélat électrophysiologique le plus précoce qui soit connu de l'induction de bordures illusoires. Les raisons de croire que cet effet est spécifique aux bordures illusoires tiennent au fait que la P1 évoquée par la figure modale est aussi plus grande que celle évoquée par la figure amodale. Cette dernière active les traitements nécessaires à une complétion, c'est-à-dire à l'interpolation et à la segmentation en profondeur d'une surface, mais elle n'entraîne pas la perception de bordures illusoires.

La première question qui se pose par rapport à cet effet P1 est de savoir pourquoi il n'a jamais été observé dans les études antérieures ayant procédé aux mêmes comparaisons. La réponse à cette question réside probablement dans la différence entre la méthode de présentation des stimuli que nous avons utilisée et la méthode classiquement utilisée dans les études antérieures. Cette dernière consiste en l'apparition de la figure complète. Le signal évoqué indexe donc nécessairement la

perception de tous les composants de la figure. Dans de telles conditions, il est possible que le signal évoqué par les inducteurs ait submergé le faible signal évoqué par les bordures illusoires. Il faut rappeler que le signal évoqué par les bordures illusoires est de petite amplitude d'abord et avant tout parce que ces bordures ne représentent qu'une très petite partie d'information (Grossberg, Mingolla et Ross, 1997; Kojo et al., 1993). Aussi, il est connu que les bordures illusoires activent les mécanismes de perception de contours moins intensément que ne le font les contours réels (Parks, 1986). Cela explique d'ailleurs aussi pourquoi les illusions géométriques induites par des bordures illusoires sont moins intenses que lorsque les bordures sont réelles (Westheimer et Wehrhahn, 1997) ou encore pourquoi la perception de la forme réelle l'emporte sur la perception d'une forme illusoire en situation de rivalité binoculaire (Bradley, 1982).

Notre mode de présentation permet d'observer un effet P1 aux bordures illusoires parce que le rapport signal (des bordures illusoires) / bruit (incluant le signal évoqué par les inducteurs) est bien meilleur qu'en mode de présentation classique. En effet, seules les encoches et les bordures illusoires évoquent un potentiel lors de l'apparition du stimulus. Une autre explication à considérer pourrait être que notre méthode de présentation ait accentué considérablement la saillance des bordures illusoires et conséquemment, le niveau d'activité des neurones qui soutendent leur induction. Quelques résultats vont dans ce sens. Par exemple, Seghier et al. (2000) ont rapporté que l'activité hémodynamique enregistrée dans l'aire visuelle primaire par des figures de Kanizsa était plus importante lorsque la forme bougeait (se déplaçant d'un ensemble d'inducteurs statiques vers un autre ensemble

d'inducteurs statiques) que lorsque la forme illusoire était statique. Chez le singe, la réponse neuronale aux bordures illusoires est plus forte lorsque les inducteurs sont placés en avant-plan grâce à une présentation stéréoscopique (Bakin et al., 2000). Finalement, il est aussi possible que l'effet des bordures illusoires soit perceptible avec notre mode de présentation tout simplement parce qu'il apparaît plus tôt qu'en mode de présentation classique. En mode classique, les bordures illusoires pourraient prendre plus de temps à se former ou à être perçues, conduisant ainsi à un effet de potentiels évoqués plus tardif que la P1. Certains résultats dans des tâches de recherche visuelle tendent à confirmer cette possibilité. En effet, la capacité à détecter une forme illusoire dans un ensemble de distracteurs est post-attentionnelle lorsqu'elle est présentée en mode classique (Gurnsey, Poirier et Gascon, 1996; Gegenfurtner et al., 1997) mais elle est pré-attentionnelle lorsqu'elle est présentée selon notre mode de présentation (Davis et Driver, 1994, 1998).

Nous avons vu en introduction que les bordures illusoires étaient probablement induites très rapidement après l'apparition du stimulus et ce, indépendamment de sa configuration globale. Toutefois, nous avons aussi souligné que la saillance des bordures illusoires était probablement assurée par une modulation dépendante de l'extraction d'indices de superposition locaux et globaux. Les indices locaux, tout comme les bordures illusoires, sont extraits très rapidement dans des aires visuelles de bas niveaux (Zhou et al., 2000; Lamme, 1995; Zipser et al., 1996). Il est donc bien possible que les bordures illusoires indexées par la P1 aient déjà bénéficié de la modulation découlant du traitement des indices de superposition locaux. Cela est d'autant plus probable que les études faites chez le singe montrent

que les modulations descendantes locales impliquées dans le traitement de la profondeur se manifestent vers 100 ms post-onset, et donc à peu près en même temps que les activités induites par les bordures illusoires (Lee et Nguyen, 2001). L'effet des indices de superposition globaux pourrait, quant à lui, ne se manifester que plus tard, après l'interpolation de la forme globale indexée par la N1. Une telle supposition est surtout appuyée par l'observation d'un déplacement des activités enregistrés dans le COL par les figures de Kanizsa vers l'aire visuelle secondaire (Murray et al., 2002; Halgren, 2003). Cette modulation par les indices de superposition globaux est toutefois difficile à cerner avec exactitude car elle se manifeste en même temps que d'autres traitements dont il est question plus bas.

#### **4.2 - L'effet N1 à l'interpolation**

Comme prévu, la N1 de notre figure illusoire est plus ample que la N1 évoquée par son contrôle dans la première expérience. Nos résultats montrent aussi que les N1s évoquées par la figure amodale ainsi que par une figure qui n'entraîne aucune induction (semblable à la figure 12) sont aussi plus grandes que la N1 évoquée par la figure contrôle. De tels résultats laissent donc clairement entendre que la N1 est augmentée par le simple fait de pouvoir interpoler une forme dans le stimulus.

Cette association entre l'interpolation et la N1 rappelle plusieurs autres résultats, particulièrement ceux observés dans des études sur la ségrégation de texture (Bach et Meigen, 1997, 1992; Caputo et Casco, 1999; Caputo, Romani, Callieco,

Gaspari et Cosi, 1999; Lamme, Van Dijk et Spekreijse; Romani, Caputo, Callieco, Schintone et Cosi, 1999). Dans ces études, deux surfaces différentes sont présentées. La première est faite d'une texture uniforme (figure 30) alors que la deuxième est composée d'une forme faite d'une texture différente de celle du reste de la figure (figure 31). La comparaison des potentiels évoqués par ces deux surfaces révèle une différence d'amplitude oscillant entre 100 et 200 ms post-onset, donc dans la fenêtre de la N1. Selon les auteurs, cette différence refléterait le détachement de la forme faisant suite à la ségrégation des textures.

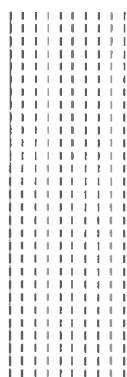


Figure 30: Texture uniforme



Figure 31: Texture avec ségrégation d'un carré

L'association entre l'interpolation et l'effet N1 à la figure de Kanizsa peut aussi être établie en fonction des propriétés fonctionnelles du COL. Comme il en a été question en introduction, le COL a été reconnu comme le lieu d'origine des générateurs de la N1 évoquée par des objets réels et illusoires (Murray et al., 2002, 2004; Pegna et al., 2002). Ses propriétés fonctionnelles peuvent inclure des mécanismes nécessaires à une perception interpolée. En effet, des objets partiellement cachés par un obstacle, donc incomplets, y évoquent les même réponses que des



objets complets (Kourtzi et Kanwisher, 2001; Lerner, Hendler et Malach, 2002). Dans un même ordre d'idées, la perception de formes fragmentées telles que celles illustrées dans les figures 3 et 4 entraînent une activité plus grande que celle induite par un stimulus sans interpolation possible (Altmann, Heinrich, Bülthoff et Kourtzi, 2003; Kourtzi, Tolia, Altmann, Augath et Logothetis, 2003; Doniger, Foxe, Schroeder, Murray, Higgins et Javitt, 2001; Doniger, Foxe, Murray, Higgins, Snodgrass, Schroeder et Javitt, 2000). De plus, les activités évoquées par des objets dans le COL sont indépendantes de la façon dont se définissent ces objets (Kourtzi et Kanwisher, 2000, 2001; Ferber, Humphreys et Vilis, 2003). Le COL sera autant activé par un objet dont le contour est dessiné que par un objet qui est défini par des changements de luminance (Kourtzi et Kanwisher, 2000). Finalement, il est à noter que l'activité évoquée dans le COL est indépendante de la position rétinienne (Grill-Spector et al., 2001), de la grosseur du stimulus (Ewbank et al 2005; Grill-Spector, Kushnir, Edelman, Avidan, Itzhak et Malach, 1999) et du contraste (Avidan, Harel, Hendler, Ben-Bashat, Zohary et Malach, 2002).

La N1 évoquée par la forme modale est plus grande que celle des figures incluant une forme interpolée avec peu ou pas de bordures illusoires (figure avec des inducteurs en croix et figure avec les inducteurs gris ou figure amodale, respectivement). Ce résultat surprend dans la mesure où il va à l'encontre de ce que l'on peut attendre de l'interpolation qui est sensée être indépendante de la manière dont se définit le stimulus. Cet effet ne peut pas s'expliquer par une meilleure segmentation figure-fond de la forme illusoire étant donné que l'activité du COL est aussi connue pour être indépendante de la profondeur (Kourtzi et Kanwisher, 2001).

Une explication plausible pourrait être que la forme illusoire requiert une plus forte activation de sa représentation pour compenser son manque d'information physique. Il est aussi possible d'envisager que pour plusieurs sujets, la forme de Kanizsa est systématiquement interpolée alors que cela ne serait pas toujours le cas avec les figures amodales et celles avec des inducteurs en forme de croix.

### **4.3 - La négativité à la difficulté perceptuelle (Ndp)**

Comme il en a été question en introduction, certaines figures présentent des particularités qui les rendent plus difficiles à percevoir et qui requièrent probablement quelques traitements supplémentaires. Ces traitements semblent se manifester par des potentiels évoqués plus négatifs entre 200 et 500 ms pour les conditions plus difficiles. Pour identifier cet effet, il a été convenu de ne s'en tenir qu'à la condition générale qui entraîne l'apparition de l'effet. C'est donc comme Npd pour "negativity to perceptual difficulty" (ou Ndp en français) que sera identifié tout effet potentiellement causé par une plus grande difficulté perceptuelle. Il s'agit d'une dénomination fondée uniquement sur la phénoménologie associée à la perception. La dénomination ne tient pas compte des traitements en jeu étant donné qu'ils sont pour l'instant impossibles à définir avec certitude.

#### *Les conditions de difficulté perceptuelle évoquant une Ndp*

La découverte d'une négativité évoquée par une difficulté perceptuelle n'est pas nouvelle. De manière générale les potentiels évoqués à partir de 200 ms post-

stimulus par pratiquement n'importe quelle condition de difficulté perceptuelle sont plus négatifs. Les exemples décrits dans les articles de la présente thèse sont dérivés des figures congruentes et incongrues de Navon (Navon, 1977). Un stimulus comme un grand 'H' composé de petits 'Es' entraînera un potentiel plus négatif qu'un grand 'H' composé de petits 'Hs' au niveau temporo-occipital entre 200 et 350 ms ainsi qu'au niveau fronto-central entre 220 à 360 ms ou 250 à 620 ms (Proverbio, Minniti et Zani, 1998; Heinze et Munte, 1993; Han, Fan, Chen et Zhuo, 1999; Han et He, 2003). Il existe d'autres exemples de Ndps obtenues à l'aide de figures incongrues. Par exemple, un mot désignant une couleur évoque une plus grande négativité entre 400 et 600 ms dans la région occipito-pariétale lorsque ce mot est d'une couleur différente de celle que le mot désigne (Liotti, Woldorff, Perez et Mayberg, 2000; Grapperon, Vidal et Leni, 1998; Rebai, Bernard et Lannou, 1997; West, 2003; West et Alain, 1999). Dans un même ordre d'idée, une plus grande négativité centro-frontale maximum à 250 ms ou 290 ms a été rapportée pour la condition d'incongruité relativement à la condition de congruence avec la figure d'Eriksen (Kopp, Mattler, Goertz et Rist, 1996; Kopp, Rist et Mattler, 1996; Van't Ent, 2002). Cette figure est composée d'une flèche centrale flanquée de plusieurs autres flèches. Dans la condition congruente, les flèches pointent dans la même direction, alors que dans la condition incongrue, elles pointent dans des directions différentes (Eriksen et Eriksen, 1974).

L'incongruité qui entraîne une Ndp peut aussi avoir lieu entre deux stimuli présentés un après l'autre. Par exemple, l'équipe de Wang a démontré qu'un stimulus,

que ce soit un objet, un chiffre ou un visage, évoque une plus grande négativité maximale à 270 ms (N270) lorsqu'il est précédé d'un stimulus différent de par son apparence, sa position, sa perspective ou son ordre d'apparition que lorsqu'il est précédé d'un stimulus identique (Cui, Wang, Wang, Tian et Kong, 2000; Wang, Wang, Kong, Cui et Tian, 2001; Wang, Cui, Wang, Tian et Zhang, 2004; Wang, Kong, Tang, Zhuang et Li, 2000; Wang, Tian, Wang, Cui, Zhang et Zhang, 2003; Wang, Zhang, Wang, Cui et Tian, 2003; Zhang, Wang, Li Huang et Cui, 2002; Zhang, Wang, Wang, Cui et Tian, 2001; Yang et Wang, 2002). Cet effet N270 s'observe surtout sur les zones occipito-temporales excepté pour l'effet obtenu par une incongruité de positions qui est plutôt maximum sur les zones occipito-pariétales. Un effet semblable peut aussi être évoqué par une incongruité entre deux perceptions différentes d'un même stimulus comme le cube de Necker. À la présentation séquentielle de deux cubes de Necker identiques, la négativité maximale à 250 ms (N250) en occipito-temporale évoquée par le deuxième cube est plus ample s'il est perçu dans une perspective subjectivement différente de celle du premier cube comparativement à lorsque les deux cubes sont perçus dans la même perspective (Kornmeier et Bach, 1996).

La difficulté perceptuelle ne se limite pas qu'à des conditions d'incongruité mais s'étend à une large panoplie d'autres conditions. Par exemple, la N2 évoquée par une cible visuelle sera plus négative si cette cible est accompagnée d'un "bruit" visuel (Shedden et Nordgaard, 2001). La difficulté peut aussi être induite par un manque de préparation à traiter le stimulus. Par exemple, un stimulus rare est connu pour évoquer des potentiels plus négatifs qu'un stimulus fréquent entre 240 et 300 ms au

niveau des électrodes postérieures (Czigler et Csibra, 1990) et antérieures (Kenemans, Verbaten, Melis et Slangen, 1992). Dans un même ordre d'idée, un stimulus nouveau évoque aussi une plus grande négativité entre 200 et 300 ms que les stimuli répétés (Suwazono, Machado et Knight, 2000; Daffner, Mesulam, Scinto, Cohen, Kennedy, West et Holcomb, 1998; Daffner, Scinto, Calvo, Faust, Mesulam, West et Holcomb, 2000).

### *La Ndp à la figure amodale*

L'idée d'associer les composantes tardives des potentiels évoqués par la figure illusoire à une difficulté perceptuelle vient de la découverte d'une N2 considérablement plus grande pour la figure amodale relativement à la N2 de la figure modale. Comme nous l'avons expliqué dans le premier article, la figure amodale est en effet difficile à compléter dans la mesure où les inducteurs apparaissent comme des éléments complets et indépendants les uns des autres. Pour bien comprendre les raisons à l'origine de cet état de fait, il faut se référer aux indices de superposition décrits en introduction. Ces indices déterminent l'appartenance du contour et ultérieurement, la position relative des deux côtés séparés par le contour. Dans le cas de la figure de Kanizsa, tous les indices suggèrent l'appartenance du contour des encoches au triangle. Cela est illustré dans la figure 32 par les flèches qui indiquent à quel côté l'indice de superposition attribue le contour. Il faut bien se rappeler ici que ces indices sont extraits en même temps ou après l'induction des bordures illusoires.

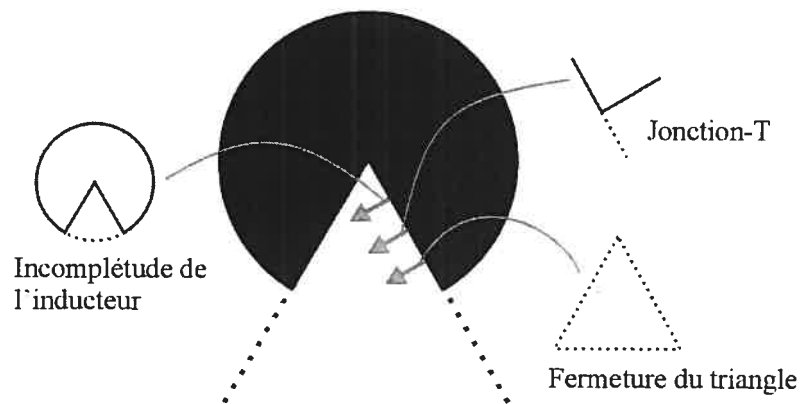


Figure 32: Indices de superposition de l'inducteur de la figure de Kanizsa

Les indices de superposition sont plutôt ambigus dans le cas de la figure amodale. En effet, l'absence de bordures illusoire et l'ajout d'une ligne pour fermer l'inducteur conduit à un conflit entre certains indices. Comme il est possible de le constater dans la figure 33, la fermeture de l'inducteur place ce dernier en avant-plan alors que la jonction-T formée par l'addition de la ligne fermant l'inducteur suggère plutôt que c'est en arrière-plan que se situe l'inducteur. C'est donc dire que l'inducteur (incluant l'encoche) peut être perçu comme une forme en avant-plan ou comme un trou. La perception de trou n'est toutefois pas très dominante vu que la surface blanche n'a pas de forme définie comme c'est le cas dans la figure 34.

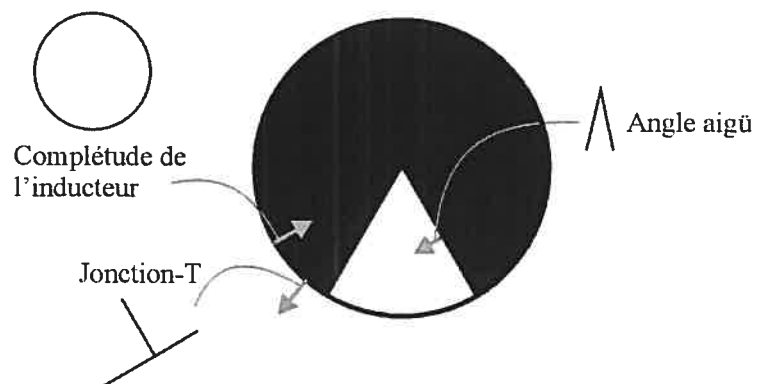


Figure 33: Indices de superposition de l'inducteur de la figure amodale

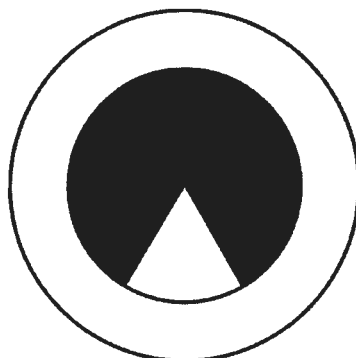


Figure 34: Inducteur de la figure amodale entouré d'une surface définie

Les indices décrits ci-dessus déterminent la profondeur de l'inducteur mais ils ne permettent pas de départager si les contours de l'encoche appartiennent au triangle blanc ou à l'inducteur noir. D'autres indices sont donc nécessaires. Toutefois, il n'y a pas de tels indices dans l'inducteur amodal si ce n'est que les formes aiguës sont plus souvent vues comme étant placées en avant-plan des formes obtuses (Liu et al., 1999). En fait, pour clairement déterminer que les contours de l'encoche appartiennent au triangle, il faut d'abord interpoler ce triangle. Cela a pour conséquence de rendre la complétion amodale plus dépendante de l'interpolation que ne l'est la complétion modale.

Il est important de souligner ici que la difficulté occasionnée par l'inducteur amodal n'est pas la complétion amodale elle-même mais bien la présence de la ligne qui ferme l'inducteur. En effet, la forme amodale semble être traitée comme une forme modale lorsque la figure est dessinée de manière à faciliter la complétion amodale. C'est le cas de la figure que nous avons utilisé dans notre expérience 4, qui,

contrairement aux figures amodales classiquement utilisées (figure 23) avait un obstacle bien défini. De plus, dans notre figure, il n'y avait pas d'ambiguïté relativement à l'appartenance des contours délimitant les parties visibles de la forme amodale. D'autres résultats montrent aussi que les formes amodales sont perçues comme des formes modales lorsque le mode de présentation en facilite la complétion. Par exemple, dans les tâches de recherche visuelle, la forme amodale est perçue automatiquement lorsqu'elle est présentée en vision stéréoscopique ou lorsque seules les encoches sont présentées au moment de l'apparition des stimuli (Bruno, Bertamini et Domini, 1997; Gurnsey et al., 1996). Il faut aussi souligner qu'il n'y a aucune différence d'amplitude entre la figure modale et amodale dans notre expérience 5, lorsque seules les encoches apparaissent à l'onset. Ces comparaisons ne figurent toutefois pas dans les figures de l'étude vu qu'elles ne cadraient pas dans le but de cette expérience qui ciblait essentiellement la P1 et la N1.

#### *La Ndp à la visibilité*

La deuxième expérience a permis de révéler un autre effet de difficulté perceptuelle. Celui-là a été trouvé entre la figure de Kanizsa et des figures réelles composées d'une forme grise de très faible luminance. La Ndp diminue à mesure que la visibilité de la forme réelle (et donc, la facilité à la percevoir) augmente. Dans une étude antérieure, nous avons d'ailleurs observé que les potentiels évoqués par des triangles à faible contraste étaient beaucoup plus négatifs à l'intérieur de la fenêtre de la Ndp que ne l'étaient les potentiels évoqués par un triangle au contour délimité par une ligne noire (Brodeur et Debruille, 2003). L'avantage d'une plus grande visibilité



se traduit par des indices de superposition plus fortement activés. Ces indices sont les mêmes que ceux illustrés un peu plus haut dans la figure 32 excepté que les contours illusoires (illustrés par des lignes en pointillés) sont remplacés par de vraies lignes.

### *La Ndp à la bistabilité*

Une Ndp a aussi été observée entre la figure de Kanizsa et celle composée d'inducteurs en croix. Cette dernière évoque en effet une plus grande négativité entre 285 et 435 ms probablement à cause de sa bistabilité. Comme il en a été question en introduction, la bistabilité de la figure de croix s'explique par un conflit entre les indices de superposition qui placent la croix en avant-plan et ceux qui placent plutôt l'encoche en avant-plan. Ce conflit est illustré dans la figure 35. Les indices sont essentiellement ceux ayant trait à la régularité ou la symétrie du contour de la croix versus les jonctions-T formées à partir des bordures illusoires.

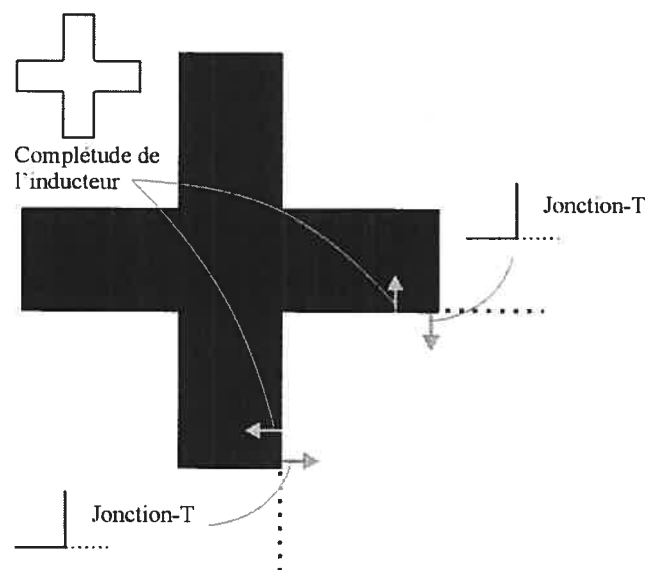


Figure 35: Indices de superposition de l'inducteur en forme de croix

*Utilisation de la Ndp pour étudier l'influence qu'exerce une sur l'autre les complétions modale et amodale*

Le paradigme utilisé avec les figures de Navon ou le Stroop (e.g. le mot 'vert' écrit en rouge ou le mot 'rouge' écrit en vert) a ici été utilisé afin d'évaluer l'impact que les complétions modale et amodale exercent l'une sur l'autre. Rappelons que dans ce paradigme, deux éléments ou attributs d'un même stimulus sont tour à tour identifiés comme la cible et le distracteur. Normalement, les potentiels évoqués au niveau de la Ndp sont plus négatifs lorsque la cible est moins saillante que le distracteur. Pour reprendre l'exemple de la figure de Navon mentionné plus haut, la Ndp sera plus grande lorsque la cible est la lettre locale. Cela signifie que la lettre globale cause plus d'interférence sur le traitement local et que donc le traitement global est plus dominant que le traitement local. La même logique s'applique à nos résultats de l'expérience 4. La Ndp était plus grande lorsque la cible était la forme amodale, suggérant ainsi que la forme modale est plus dominante et probablement plus indépendante.

#### **4.4 - Les mécanismes de la Ndp**

Il n'y a pas de consensus relativement à la nature exacte du processus indexé par la Ndp. C'est d'ailleurs pour cette raison que cet effet a été identifié en fonction des conditions qui l'induisent et non pas en fonction du processus qu'il pourrait indexé. Certains supposent qu'il s'agit d'un processus de comparaison de perception

en fonction des exigences de la tâche (Daffner et al., 1998, 2000). D'autres avancent plutôt qu'il s'agit d'un processus de filtrage attentionnel (Eimer, 1996), de suppression d'information non pertinente (Cohen, Botvinick et Carter, 1998; Daffner et al., 2000; Luck et Hillyard, 1994) ou d'un processus de résolution de conflit entre les réponses possibles (Braver, Barch, Gray, Molfese et Snyder, 2001; Carter, Braver, Barch, Botvinick, Noll et Cohen, 1998; van Veen et Carter, 2002). Les corrélats associés à ces traitements sont habituellement en provenance de régions cérébrales centrales et frontales.

De façon générale, trois processus sollicités lors de conditions de difficulté perceptuelle peuvent potentiellement rendre compte en partie de la Ndp. Le premier est l'identification des causes de la difficulté. Cette étape n'est possible qu'après l'intégration de toutes les propriétés du stimulus. Le deuxième processus est une réallocation des ressources attentionnelles de manière à permettre la correction des difficultés et d'ajuster la perception en fonction des exigences de la tâche. Le troisième et dernier processus est une modulation rétroactive tardive de l'activité visuelle consécutive à la réallocation des ressources attentionnelles.

#### *L'identification des causes de la difficulté perceptuelle*

Posner et Dehaene (1994) et Posner et Petersen (1990) ont proposé l'existence d'un système localisé qui servirait à détecter les informations non pertinentes à la tâche. La façon exacte dont se ferait cette détection reste à définir plus exactement mais certaines données laissent croire que cette détection s'effectue dans le cortex

cingulaire antérieur (CCA), une structure souvent associée à l'évaluation et l'ajustement des comportements et des perceptions (Potts, Martin, Burton et Montague, 2006; Santesso, Segalowitz et Schmidt, 2006). Cette localisation correspond bien aux données rapportées par plusieurs études d'imagerie. En effet, des études en IRMf et TEP avec les figures de Navon, de Stroop, et d'Eriksen ont permis d'observer une plus grande activation du CCA lors de condition d'incongruité relativement à des conditions de congruence (Adelman, Menon, Blasey, White, Warsofsky et Glover, 2002; Botvinick, Nystrom, Fissell, Carter et Cohen, 1999; Carter, Mintun et Cohen, 1995; Larrue, Celsis, Bes et Marc-Vergnes, 1994; Pardo, Pardo, Janer et Raichle, 1990; Peterson, Skudlarski, Gatenby, Zhang, Anderson et Gore, 1999; Taylor, Kornblum, Lauber, Minoshima et Koeppel, 1997). Des analyses de localisation de sources ont d'ailleurs identifié le CCA comme étant à l'origine de la Ndp évoquée par une figure de Stroop (Grapperon et al., 1998). Le lobe pariétal et le lobe préfrontal latéral sont aussi des sites fréquemment activés par l'incongruité mais pas de manière aussi systématique que le CCA (Adelman et al., 2002; Bench, Frith, Grasby, Friston, Paulesu, Frackowiak et Dolan, 1993; Carter et al., 1995; Larrue et al., 1994; Pardo et al., 1990; Taylor et al., 1997).

La détection de difficulté perceptuelle semble être un processus générique, c'est-à-dire un processus activé quel que soit la nature de la difficulté ou des stimuli. C'est qu'en plus d'être activé dans des conditions de difficultés perceptuelles classiques comme avec les figures de Navon, de Stroop, et d'Eriksen, le CCA est aussi activé par des stimuli rares (Braver et al., 2001) ainsi que par des stimuli nouveaux (Baudena, Halgren, Heit et Clarke, 1995; Halgren, Baudena, Clarke, Heit,

Liegeois, Chauvel et Musolino, 1995). Il est aussi intéressant de souligner que les générateurs des potentiels évoqués par la détection d'une erreur de réponse: la ERN (error-related negativity), ont été localisés dans le CCA (Gemba, Sasaki et Brooks, 1986; Kiehl, Liddle et Hopfinger, 2000; Dehaene, Posner et Tucker, 1994). La ERN est une large négativité du potentiel évoqué qui survient 100 ms après que le sujet ait donné sa réponse. Cette composante a souvent été associée à un système par lequel le cerveau compare la réponse donnée et la représentation interne de la bonne réponse (Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann et Blanke, 1991; Gehring, Goss, Coles, Meyer et Donchin, 1993; Scheffers, Coles, Bernstein, Gehring et Donchin 1996).

#### *La réallocation de l'attention et la résolution de la difficulté perceptuelle*

L'identification de la difficulté perceptuelle ne suffit pas à la résoudre. D'autres traitements doivent suivre afin d'accentuer les éléments pertinents pour la tâche et d'écartier ou supprimer les éléments qui gênent la perception. Une façon simple est de regarder le stimulus autrement, à partir d'un autre point de vue qui avantage la perception voulue par exemple. Ceci n'est toutefois pas possible lorsque les stimuli visuels sont présentés sur l'écran d'un ordinateur comme c'est souvent le cas en laboratoire. Dans une telle situation, la compensation doit venir du cerveau lui-même. La mesure compensatoire la plus répandue est, et de loin, la réallocation des ressources attentionnelles au profit des éléments qui améliorent la perception, c'est-à-dire que l'individu porte plus attention aux éléments qui l'aide à mieux voir ce qu'il veut voir.

La réallocation des ressources attentionnelles à l'intérieur d'un stimulus ne dépend pas que de la capacité de l'individu mais aussi beaucoup des caractéristiques du stimulus cible. En effet, les propriétés d'un stimulus comme la couleur, le contraste, la forme, l'orientation sont toutes caractérisées par un pouvoir d'attraction d'attention très variable (Nothdurft, 2002; Han, Ding et Song, 2002; Luck et Hillyard, 1994). Dans certaines conditions, ces propriétés sont traitées automatiquement ou préférentiellement à d'autres propriétés. En ce sens, ces propriétés sont considérées comme saillantes. Un exemple bien documenté est celui de la forme globale qui est connue pour être traitée préférentiellement à l'analyse des composantes locales (Lamb et Robertson, 1989; Navon, 1977). Bien entendu, la perception des propriétés saillantes, comme la forme globale (e.g., un grand 'H' composé de petits 'Es'), est plus facile et entraîne nécessairement une plus petite Ndp que la perception des propriétés moins saillantes comme la forme locale (e.g. de petits 'Es' qui forment le grand 'H') (Proverbio et al., 1998; Han et al., 1999; Han et He, 2003). Les caractéristiques des stimuli distracteurs ont aussi un important impact sur les capacités attentionnelles (Katayama et Polich, 1998). La perception d'un stimulus cible sera en effet plus difficile si les stimuli distracteurs présentent certaines des caractéristiques du stimulus cible (e.g. être de la même couleur) ou s'ils sont tout simplement plus saillants que le stimulus cible (Folk et Remington, 1998). Conséquemment, la Ndp est plus grande lorsque la cible est une forme locale non seulement parce que le niveau local est moins saillant que le niveau global mais aussi parce qu'il est difficile de désengager l'attention du niveau global vers le niveau local (Han et al., 1999; Kotchoubey, Wascher et Verleger, 1997). En retour, la Ndp sera fortement atténuée si le stimulus cible est modifié de manière à devenir au moins aussi saillant que le distracteur.

Ainsi, Han et ses collègues (Han et He, 2003; Han, Yund et Wood, 2001) sont parvenus à éliminer la différence de Ndp entre les conditions cible globale et cible locale tout simplement en coloriant une lettre locale de manière à la rendre visuellement plus saillante.

Il n'y a pas de consensus à propos de la structure cérébrale qui est en charge de sélectionner l'information en fonction de sa pertinence. Selon certains, le cortex médio-frontal ou préfrontal (Miller et Cohen, 2001; Egner et Hirsch, 2005; Badre et Wagner, 2004) ainsi que le CCA (Badre et Wagner, 2004; Milham, Banich, Webb, Barad, Cohen, Wszalek et Kramer, 2001; Posner, 1994) y jouent un rôle crucial. Pour d'autres, c'est surtout le cortex pariétal qui est sollicité dans l'allocation des ressources attentionnelles (Lamb et al., 1989; Yamaguchi, Yamagata et Kobayashi, 2000; Harter et Anllo-Vento, 1991; Harter, Miller, Price, Lalonde et Keyes, 1989; Harter, Anllo-Vento et Wood, 1989; Mangun, 1994). En potentiels évoqués, les effets associés à une réallocation des ressources attentionnelles s'apparentent beaucoup à la Ndp (Mangun, 1994; Yamaguchi et al., 2000). Par exemple, Mangun (1994) présenta à ses sujets deux stimuli, un dans chaque hémichamp. Avant l'apparition de ces deux stimuli, une flèche était présentée pour indiquer lequel des hémichamps contenait le stimulus cible. Avant même l'apparition des cibles, les potentiels évoqués par l'apparition de la flèche étaient plus négatifs entre 200 et 500 ms sur les électrodes situés contralatéralement à l'hémichamp cible. Cet effet pourrait correspondre au moment d'activation des processus d'allocation de l'attention. Dans nos tâches, il n'y avait pas d'indice pour orienter l'attention mais il est possible que chaque figure agisse à titre d'indice. Le cerveau associerait donc à chaque figure une réallocation de

ressources attentionnelles qu'il activerait systématiquement de manière à maximiser la perception de la figure et résoudre le conflit perceptuel qu'elle pourrait présenter.

### *La modulation descendante tardive*

La perception des figures de Kanizsa change très rapidement à partir du moment où apparaît la figure. Cela n'est pas souvent consciemment perçu mais une technique relativement complexe alliant l'effet d'amorçage et le masquage rétroactif a permis d'en faire la démonstration. L'effet d'amorçage est une facilitation à percevoir un stimulus cible grâce à la présentation préalable d'un stimulus amorce. Par exemple, une personne prend moins de temps à décider que deux cercles placés côte à côte sont identiques si un cercle semblable a préalablement été présenté comme amorce (Beller, 1971). Sekuler et ses collègues (1992, 1994) ont cherché à voir l'effet d'amorçage qu'aurait un cercle partiellement caché par un carré et donc, ayant la forme d'un "pacman". Dans ce paradigme, la perception de l'amorce était interrompue plus ou moins tôt par l'apparition d'un masque. Les résultats de cette étude ont montré qu'un cercle partiellement caché amorçait des cibles en forme de "pacman" lorsque le délai d'apparition du masque était de moins de 200 ms après l'onset de l'amorce. Au-delà de ces 200 ms, ce sont des cercles qui étaient amorcés. Dans un même ordre d'idée, Reynold (1981) a appliqué la technique de masquage rétroactif pour montrer que l'effet d'un obstacle annulant les bordures illusives (comme dans la figure 13), variait selon le délai. L'obstacle n'avait aucun impact sur la perception des bordures illusives lorsque le délai du masque était de 200 ms ou moins. En revanche, avec un délai de 350 ms, peu de sujets étaient en mesure de voir les bordures illusives. Les



résultats décrits ci-dessus montrent non seulement que la perception change avec le temps mais aussi que les informations visibles du stimulus ne sont pas intégrées au même moment. Ces changements sont beaucoup trop tardifs pour n'être causés que par des différences de traitement des propriétés visuelles. Cela implique donc que le cerveau module rétroactivement la perception qu'il a initialement créée. Cette rétroaction pourrait conduire à ce qu'il convient d'appeler une seconde perception, c'est-à-dire que le système visuel pourrait percevoir une seconde fois le stimulus après que les ressources attentionnelles aient été réallouées convenablement.

La modulation perceptuelle peut se traduire par une augmentation (un gain sensoriel) ou une diminution, voir une suppression (un filtrage sensoriel), de la réponse des neurones activés par le stimulus (Eason, 1981; Hillyard et Mangun, 1987; Smith, Singh et Greenlee, 2000). Cette capacité modulatoire a souvent été observée pour des traitements de très bas niveau (Yamagishi, Goda, Callan, Anderson et Kawato, 2005). Le cerveau peut, par exemple, préparer le système sensoriel de manière à le rendre plus sensible aux attributs pertinents qui apparaissent à un endroit pré-désigné (Eason, 1981; Van Voorhis et Hillyard, 1977; Hillyard et al., 1973; Heinze, Luck, Mangun et Hillyard, 1990). Parallèlement, les attributs gênants seront ignorés dans la mesure du possible. De nombreuses études en potentiels évoqués ont permis de constater ce phénomène en démontrant que la P1 et la N1 étaient plus grandes lorsque le stimulus apparaît dans un espace sur lequel est dirigée l'attention que lorsqu'il apparaît dans un espace ignoré (Hillyard et al., 1973; Heinze et al., 1990). Cet effet précoce d'attention n'a toutefois rien à voir avec la Ndp dans la mesure où il s'agit d'un effet d'attention spatiale qui se met en place avant l'apparition

du stimulus (Shedden et Nordgaard, 2001). En fait, la Ndp se rapproche plus de la "Selection Negativity" (SN). Ce dernier effet consiste en une augmentation de la négativité des potentiels évoqués qui se manifeste lorsque le sujet doit porter son attention sur un attribut particulier du stimulus (sa forme, sa couleur, sa fréquence spatiale, etc.). Selon Harter et Aine (1984), cet effet reflèterait une altération de l'activité de l'aire du cortex visuel impliquée directement dans le traitement de l'attribut cible. Comme c'est le cas de la Ndp, la latence et l'étendue de la SN varient beaucoup en fonction des conditions expérimentales. Par exemple, la SN aux fréquences spatiales peut atteindre son amplitude maximale au niveau de la P1 (Zani et Proverbio, 1995) alors que la SN de la couleur n'atteint pas son amplitude maximale avant 160 ms (Mangun et Hillyard, 1995; Lange, Wijers, Mulder et Mulder, 1998). Même si les SN se prolongent souvent jusqu'à la N2, il n'en reste pas moins que de manière générale, les SN se manifestent plus tôt que la Ndp. Il convient toutefois de rappeler que les conditions menant à une Ndp impliquent une difficulté perceptuelle qui nécessite nécessairement plus de traitements que les conditions utilisées pour étudier la SN, qui elle ne nécessite pas de résolution de problème.

### *Les générateurs d'effet P3*

La Ndp se manifeste sur une longue période de temps qui s'étend parfois au-delà de la P3. Il ne peut donc pas être écarté que dans certaines conditions, l'effet Ndp soit attribuable en partie ou en totalité à une modulation de cette déflexion. Pour s'assurer que tel n'est pas le cas, il faut s'assurer que les conditions propices à un effet P3 soient bien contrôlées. Une de ces conditions bien connues est la fréquence

d'apparition. Un stimulus rare est en effet connu pour évoquer une plus grande P3 qu'un stimulus fréquent. (Duncan-Johnson et Donchin, 1977). Un tel effet ne devrait pas avoir influencer les potentiels évoqués dans les expériences excepté peut-être dans la deuxième expérience où le triangle de Kanizsa était plus fréquent que les autres triangles. Toutefois, attribuer la Ndp à un effet de fréquences dans cette expérience n'expliquerait pas les différences retrouvées entre les différents triangles gris présentés à fréquence égale. En fait, l'effet P3 qui pourrait vraisemblablement être mis en cause pour expliquer la Ndp est l'effet de certitude. Un stimulus pour lequel un sujet est certain de sa réponse est connu pour évoquer une plus grande P3 qu'un stimulus incertain (Johnson, 1984). Il est donc possible que la P3 ait été augmentée à mesure qu'il devenait plus visible. Cette possibilité reste toutefois à vérifier car dans les faits, la tâche n'exigeait pas que le sujet détermine si le triangle était réel mais bien s'il y en avait tout simplement un. En principe, une telle tâche ne devrait pas être plus difficile à accomplir avec la figure de Kanizsa qu'avec les figures réelles.

## **CHAPITRE 5**

### **Conclusion et perspectives futures**

Les figures de Kanizsa sont des stimuli qui impliquent des traitements complexes. Dans la présente thèse nous avons identifiés trois différences de potentiels évoqués associées chacune à un traitement particulier des figures de Kanizsa soit l'induction de bordures illusoires, l'interpolation et le traitement d'une difficulté perceptuelle occasionnée par le manque d'information réelle dans la figure de Kanizsa. La haute résolution temporelle des enregistrements de potentiels évoqués a permis d'établir l'ordre chronologique de ces traitements, permettant de mieux en comprendre la dynamique générale.

Ainsi, les bordures illusoires sont traitées très tôt, au niveau de la P1, probablement en même temps que l'ensemble des bordures réelles. À ce stade-ci, les bordures illusoires ne sont probablement pas aussi saillantes qu'elles le sont aux yeux des sujets. Toutefois, elles le sont suffisamment pour participer à l'extraction des indices de superposition. Il est impossible de déterminer à quel moment survient exactement cette extraction mais comme cela a été souligné plus haut, des résultats chez le singe laissent croire que l'extraction a lieu alors qu'apparaissent les bordures illusoires (Qiu et von der Heydt, 2005; Bakin et al., 2000). Dans un deuxième temps, les contours de la forme sont assemblés, activant une représentation de la forme telle qu'elle serait si elle était complète: c'est l'interpolation qui se traduit ici par une augmentation de la N1. S'enchaînent ensuite une série de processus permettant d'améliorer la qualité phénoménologique du stimulus. La mise en œuvre de ces processus varie beaucoup selon les figures. Dans le cas de la figure de Kanizsa, ces processus accentueraient la réponse neuronale à la forme illusoire de manière à rendre

compte au maximum des indices de superposition qui suggèrent tous la présence de cette forme. La Ndp n'est donc pas très grande mais elle l'est un peu plus que pour les figures réelles. La figure amodale et la figure de croix rendent plus difficile la perception de la forme mais la façon de parvenir à cette perception sera différente et beaucoup plus exigeante car il y a des conflits entre les indices de superposition. Pour résoudre ces conflits, le système visuel doit supprimer les indices de superposition menant à la perception d'inducteurs indépendants (i.e. la fermeture et la régularité des inducteurs) et orienter ses ressources attentionnelles sur les indices (i.e. jonction-T) favorisant la segmentation en profondeur de la forme complétée. Le traitement ne peut pas s'arrêter là pour la forme amodale. En effet, déterminer que l'intérieur des inducteurs est en arrière-plan ne permet pas de savoir si l'encoche est placée par dessus ou en dessous de la surface noire de l'inducteur. Pour le savoir, le système visuel doit se référer à la forme interpolée qui, bien entendu, suggère qu'elle est placée par dessus. Ces traitements supplémentaires pour les figures de croix, et particulièrement pour la figure amodale, expliqueraient pourquoi ces figures évoquent une Ndp si grande et si prolongée.

Avant le début des travaux de cette thèse, l'interprétation des effets de potentiels évoqués par les figures de Kanizsa se limitait à la perception des bordures illusoires ou encore à la complétion modale. Au cours de la période durant laquelle fut élaborée la thèse, plusieurs publications en potentiels évoqués ont poussé plus loin cette interprétation en tentant entre autre de définir avec plus de précision les processus sous-jacents à la perception de la figure de Kanizsa. Ce changement au niveau de l'interprétation a sans aucun doute été motivé par certains travaux

suggérant l'implication de modulations descendantes lors de la perception de figure de Kanizsa (Lee & Nguyen, 2001) mais aussi par une nouvelle conception de la complétion mise de l'avant par Kellman (Kellman, 2003; Kellman et Shipley, 1991). Ce dernier voyait en effet la complétion comme une suite de traitements très semblables à ceux décrits dans la présente thèse (l'interpolation et la segmentation en particulier). Les résultats de la première étude concernant l'interprétation de la N1 n'a donc rien apporté de nouveau en soit pour la compréhension des potentiels évoqués par la figure de Kanizsa. Toutefois, la notion de Ndp est unique et diffère de manière importante de l'interprétation mise de l'avant par l'équipe de Foxe (Murray et al., 2006). Aux yeux des membres de cette équipe, la modulation des potentiels évoqués entre 240 et 400 ms reflète essentiellement des traitements menant à la fermeture et à la reconnaissance du stimulus. Notre approche met plutôt de l'avant une modulation perceptuelle permettant d'améliorer la perception sans toutefois intervenir dans la performance à la tâche. L'intérêt grandissant pour les modulations descendantes en vision ainsi que la prolifération d'études sur l'importance des processus de gestion de conflit en modalité visuelle pourrait alimenter l'intérêt pour notre interprétation. Il n'en reste pas moins que pour l'instant la Ndp reste un effet mal défini. Nous ne connaissons pour l'instant ni son origine cérébrale ni les processus qui la soutiennent. Pour y parvenir, il faudrait être en mesure d'isoler toutes les conditions qui peuvent entraîner une modulation au niveau de la N2 mais aussi de la P3. Ces conditions sont très nombreuses et leur contrôle nécessitera donc un travail important.

L'effet obtenu dans nos travaux qui risque le plus de changer l'interprétation des potentiels évoqués par les figures de Kanizsa sont ceux rapportés dans la

cinquième expérience. Il y a d'abord l'effet P1 aux bordures illusoires qui est unique et qui mériterait un meilleur approfondissement. Par exemple, pour des études futures, il pourrait être intéressant de s'assurer que l'amplitude de la P1 est bien modulée en fonction de la saillance des bordures illusoires. Si c'est le cas, alors la P1 pourrait devenir une mesure objective fort utile pour étudier les facteurs affectant la complétion modale car les expérimentateurs n'auraient alors plus à se référer au rapport verbal et subjectif du sujet pour définir la saillance des bordures illusoires. Il serait aussi intéressant de comparer les P1s évoquées par des figures de Kanizsa et des figures réelles pour ainsi vérifier si le traitement des bordures illusoires se déroule comme celui du traitement des bordures réelles. Une résolution de l'ordre de 1000 Hz et un plus grand nombre d'électrodes seraient toutefois requis pour augmenter la qualité du signal et permettre des analyses pour localiser le mieux possible les générateurs de la P1.

L'effet le plus troublant reste toutefois la plus grande N1 évoquée par la figure contrôle comparativement à la figure de Kanizsa car il contrevient à toutes les interprétations, incluant celle de la présente thèse, concernant l'effet N1 aux figures de Kanizsa. En effet, si la N1 reflète vraiment l'interpolation ou n'importe quel autre traitement relié à la perception de la forme, comment est-il possible que son amplitude soit beaucoup plus grande pour la figure qui ne contient aucune forme définie? Cet effet mérite un sérieux approfondissement car il pourrait changer considérablement les interprétations proposées jusqu'à maintenant à propos des potentiels évoqués par les figures de Kanizsa. Mais avant toute chose, il est important de voir si la différence de N1 entre la figure de Kanizsa et son contrôle reflète la



modulation de la même composante dans le mode de présentation nouveau et le mode de présentation classique. Si ce n'est pas le cas, alors il restera à définir la nature exacte du traitement indexé par la plus grande N1 à la figure contrôle présentée selon le nouveau mode de présentation. Les résultats de l'expérience 5 restent toutefois d'abord à répliquer mais aussi à contrôler de manière plus sévère. Il faut en effet souligner que la stimulation induite par la figure contrôle est plus périphérique que celle induite par la figure modale et que la répartition de leurs fréquences spatiales sont légèrement différentes. Le premier contrôle à effectuer serait de s'assurer que les différences de P1 et N1 ne sont pas simplement le résultat de cette différence. D'autres contrôles méritent aussi d'être menés afin de s'assurer que la figure contrôle n'induit pas la perception des coins de quatre figures ou encore que la figure modale ne bénéficie pas de plus d'attention que la figure contrôle. De telles expériences sont présentement en cours au laboratoire du Dr Debruille.

Les potentiels évoqués permettent d'identifier certains traitements mais certaines limites techniques doivent être prise en considération pour des études futures. D'abord, comme il y en a été question en introduction il est difficile de dissocier différents mécanismes qui se manifestent simultanément, à des endroits distincts. Si les traitements responsables de l'induction des bordures illusoires, de la luminance subjective, de la segmentation et de l'interpolation se recouvrent dans le temps à travers des trajets ascendant et descendants, alors il pourrait être difficile d'identifier une composante qui soit propre à chacun de ces traitements. Un autre problème caractéristique des potentiels évoqués est causé par le moyennage de tous les sujets. Ce traitement des données entraîne l'élimination de la variabilité qui

différencie les sujets et cela peut causer problème étant donné que la perception des figures de Kanizsa est une expérience subjective qui peut grandement varier d'un individu à l'autre. Ainsi, l'absence d'effet P1 aux bordures illusoires pourraient s'expliquer par le fait que cet effet se manifeste à des moments différents d'un sujet à l'autre. Sur le grand moyennage, cette variabilité entraînera la disparition de l'effet de la même manière qu'il entraîne la disparition de toute activité fortuite. Pour contourner ce problème, il serait opportun de bien évaluer l'expérience subjective des sujets à l'aide de questionnaires et de porter une attention très particulière aux potentiels évoqués par chaque sujet. Un troisième problème concernant l'utilisation des potentiels évoqués est la durée de la tâche et l'instruction qu'ont les sujets de rester stable, tout en clignant légèrement des yeux. Lors d'une tâche ennuyeuse comme celle qu'avaient à exécuter nos sujets, la fatigue s'installe rapidement, surtout au niveau des yeux qui se mettent parfois à picoter. Cela pourrait réduire l'attention et minimiser la saillance de la figure illusoire.

L'intérêt pour les figures illusoires est en pleine croissance actuellement, surtout dans un contexte où l'intérêt pour les phénomènes descendants est grandissant. À la lumière de nos résultats, la figure de Kanizsa représente un stimulus idéal pour étudier de tels phénomènes. Toutefois, il nous apparaît important de continuer à tenter d'identifier avec précision la nature exacte des mécanismes reflétés par les potentiels évoqués aux figures de Kanizsa. Pour ce faire, il faut d'abord continuer d'essayer, avec ou sans potentiels évoqués, d'identifier les traitements impliqués dans la perception des figures de Kanizsa. Dans un deuxième temps, il faut tirer profit des connaissances accumulées à l'aide de figures réelles à propos des composantes sur

lesquelles se manifestent les effets de potentiels évoqués aux figures de Kanizsa. Il devient en effet de plus en plus évident que la figure de Kanizsa est traitée de manière assez semblable aux figures réelles. Finalement, les potentiels évoqués devront être combinées à d'autres techniques afin de compenser pour les limites des potentiels évoqués à dissocier spatialement différents traitements.

**BIBLIOGRAPHIE**

- Adelson, E. H. (2000). Lightness Perception and Lightness Illusions. In M. Gazzaniga (Ed), *The New Cognitive Neurosciences* (pp. 339-351). Cambridge: MIT Press.
- Adelson, E. H. (1993). Perceptual organization and the judgment of brightness. *Science*, 262, 2042-2044.
- Adleman, N. E., Menon, V., Blasey, C. M., White, C. D., Warsofsky, I. S., Glover, G. H. & Reiss, A. L. (2002). A developmental fMRI study of the Stroop Color-Word task. *Neuroimage*, 16, 61-75.
- Albert, M. K. (2001). Cue interactions, border ownership and illusory contours. *Vision Research*, 41, 2827-2834.
- Albert, M. K. (1993). Parallelism and the perception of illusory contours. *Perception*, 22, 589-595.
- Altmann, C. F., Bulthoff, H. H. & Kourtzi, Z. (2003). Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex. *Current Biology*, 13, 342-349.
- Arroyo, S., Lesser, R. P., Poon, W. T., Webber, W. R., & Gordon, B. (1997). Neuronal generators of visual evoked potentials in humans: visual processing in the human cortex. *Epilepsia*, 38, 600-610.
- Atchley, R.A. & Atchley, P. (1998). Hemispheric specialization in the detection of subjective objects. *Neuropsychologia*, 36, 1373-1386.

- Avidan, G., Harel, M., Hendler, T., Ben-Bashat, D., Zohary, E. & Malach, R. (2002). Contrast sensitivity in human visual areas and its relationship to object recognition. *Journal of Neurophysiology*, *87*, 3102-3116.
- Bach, M. & Meigen, T. (1997). Similar electrophysiological correlates of texture segregation induced by luminance, orientation, motion and stereo. *Vision Research*, *37*, 1409-1414.
- Bach, M. & Meigen, T. (1992). Electrophysiological correlates of texture segregation in the human visual evoked potential. *Vision Research*, *32*, 417-424.
- Bachmann, T. (1978). Problem of interaction and perception. *Transactions of the State University of Tartu: Studies in psychology*, *7*, 31-60.
- Badre, D. & Wagner, A. D. (2004). Selection, integration, and conflict monitoring; assessing the nature and generality of prefrontal cognitive control mechanisms. *Neuron*, *41*, 473-487.
- Baizer, J. S., Ungerleider, L. G. & Desimone, R. (1991). Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. *Journal of Neuroscience*, *11*, 168-190.
- Bakin, J. S., Nakayama, K. & Gilbert, C. D. (2000). Visual responses in monkey areas V1 and V2 to three-dimensional surface configurations. *Journal of Neuroscience*, *20*, 8188-8198.
- Banton, T. & Levi, D. M. (1992). The perceived strength of illusory contours. *Perception and Psychophysics*, *52*, 676-684.
- Barlow, H. B. & Hill, R. M. (1963). Evidence for a physiological explanation of the waterfall phenomenon and figural aftereffects. *Nature*, *200*, 1345-1347.

- Baudena, P., Halgren, E., Heit, G. & Clarke, J. M. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. III. Frontal cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *94*, 251-264.
- Beller, H. K. (1971). Priming: effects of advance information on matching. *Journal of Experimental Psychology*, *87*, 176-182.
- Bench, C. J., Frith, C. D., Grasby, P. M., Friston, K. J., Paulesu, E., Frackowiak, R. S. & Dolan R. J. (1993). Investigations of the functional anatomy of attention using the Stroop test. *Neuropsychologia*, *31*, 907-922.
- Bertamini, M. & Mosca, F. (2004). Early computation of contour curvature and part structure: evidence from holes. *Perception*, *33*, 35-48.
- Bertamini, M. & Croucher, C. J. (2003). The shape of holes. *Cognition*, *87*, 33-54.
- Blake, R. & Lee, S.-H. (2005). The role of temporal structure in human vision. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, *4*, 21-42.
- Bonaiuto, P., Giannini, A. M. & Bonaiuto, M. (1991). Visual illusory productions with or without amodal completion. *Perception*, *20*, 243-257.
- Bonato, F., Cataliotti, J., Manente, M. & Delnero, K. (2003). T-junctions, apparent depth, and perceived lightness contrast. *Perception and Psychophysics*, *65*, 20-30.
- Bonato, F. & Cataliotti, J. (2000). The effects of figure/ground, perceived area, and target saliency on the luminosity threshold. *Perception and Psychophysics*, *62*, 341-349.
- Boselie, F. (1994). Local and global factors in visual completion. *Perception*, *23*, 517-528.

- Bottger, D., Herrmann, C. S. & von Cramon, D. Y. (2002). Amplitude differences of evoked alpha and gamma oscillations in two different age groups. *International Journal of Psychophysiology*, *45*, 245-251.
- Botvinick, M., Nystrom, L. E., Fissell, K., Carter, C. S. & Cohen, J. D. (1999). Conflict monitoring versus selection-for-action in anterior cingulate cortex. *Nature*, *402*, 179-181.
- Bradley, D. R. & Mates, S. M. (1985). Perceptual organization and apparent brightness in subjective contour figures. *Perception*, *14*, 645-653.
- Bradley, D. R. & Dumais, S. T. (1984). The effects of illumination level and retinal size on the depth stratification of subjective contour figures. *Perception*, *13*, 155-164.
- Bradley, D. R. (1982). Binocular rivalry of real vs. subjective contours. *Perception and Psychophysics*, *32*, 85-87.
- Bradley, D. R. & Dumais, S. T. (1975). Ambiguous cognitive contours. *Nature*, *257*, 582-584.
- Brandeis, D. & Lehmann, D. (1989). Segments of event-related potential map series reveal landscape changes with visual attention and subjective contours. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *73*, 507-519.
- Braver, T. S., Barch, D. M., Gray, J. R., Molfese D. L. & Snyder, A. (2001). Anterior cingulate cortex and response conflict: effects of frequency, inhibition and errors. *Cerebral Cortex*, *11*, 825-836.
- Brighina, F., Ricci, R., Piazza, A., Scalia, S., Giglia, G. & Fierro, B. (2003). Illusory contours and specific regions of human extrastriate cortex: evidence from rTMS. *European Journal of Neuroscience*, *17*, 2469-2474.

- Brigner, W. L. & Gallagher, M. B. (1974). Subjective contour: apparent depth or simultaneous brightness contrast?. *Perceptual and Motor Skills*, 38, 1047-1053.
- Bringuier, V., Chavane, F., Glaeser, L. & Fregnac, Y. (1999). Horizontal propagation of visual activity in the synaptic integration field of area 17 neurons, *Science*, 283, 695-699.
- Brodeur, M. & Debruille, J. B. (2003). Visual evoked potentials to line- and luminance-defined triangles. *Vision Research*, 43, 299-306.
- Bruno, N., Bertamini, M. & Domini, F. (1997). Amodal completion of partly occluded surfaces: is there a mosaic stage?. *Journal of Experimental Psychology: Human, Perception and Performance*, 23, 1412-1426.
- Brussell, E. M., Stober, S. R. & Bodinger, D. M. (1977). Sensory information and subjective contour. *American Journal of Psychology*, 90, 145-156.
- Bullier, J. & Nowak, L. G. (1995). Parallel versus serial processing: new vistas on the distributed organization of the visual system. *Current Opinion in Neurobiology*, 5, 497-503.
- Britten, K. H., Newsome, W. T. & Saunders, R. C. (1992). Effects of inferotemporal cortex lesions on form-from-motion discrimination in monkeys. *Experimental Brain Research*, 88, 292-302.
- Burman, K. J., Palmer, S. M., Gamberini, M. & Rosa, M. G. (2006). Cytoarchitectonic subdivisions of the dorsolateral frontal cortex of the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*), and their projections to dorsal visual areas. *Journal of Comparative Neurology*, 495, 149-172.
- Burr, D. C. (1987). Implications of the Craik-O'Brien illusion for brightness perception. *Vision Research*, 27, 1903-1913.



- Buser, P. & Imbert, M. (1987). *Neurophysiologie fonctionnelle IV*, Paris : Hermann, 501pp.
- Callaway, E. M. (2004). Feedforward, feedback and inhibitory connections in primate visual cortex. *Neural Network*, 17, 625-632.
- Caputo, G. & Casco, C. (1999). A visual evoked potential correlate of global figure-ground segmentation. *Vision Research*, 39, 1597-1610.
- Caputo, G., Romani, A., Callieco, R., Gaspari, D. & Cosi, V. (1999). Amodal completion in texture visual evoked potentials. *Vision Research*, 39, 31-38.
- Carter, C. S., Braver, T. S., Barch, D. M., Botvinick, M. M., Noll, D. & Cohen, J. D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science*, 280, 747-749.
- Carter, C. S., Mintun, M. & Cohen, J. D. (1995). Interference and facilitation effects during selective attention: an H215O PET study of Stroop task performance. *Neuroimage*, 2, 264-272.
- Cohen, J. D. Botvinick & M. Carter, C. S. (2000). Anterior cingulate and prefrontal cortex: who's in control?. *Nature Neuroscience*, 3, 421-423.
- Corballis, P. M., Fendrich R., Shapley R. M. & Gazzaniga M. S. (1999). Illusory contour perception and amodal boundary completion: evidence of a dissociation following callosotomy. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, 459-466.
- Corbetta, M., Miezin, F. M., Dobmeyer, S., Shulman, G. L. & Petersen, S. E. (1990). Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science*, 248, 1556-1559.

- Coren, S., Porac, C. & Theodor, L. H. (1986). The effects of perceptual set on the shape and apparent depth of subjective contours. *Perception and Psychophysics*, 39, 327-333.
- Coren, S. & Porac, C. (1983). Subjective contours and apparent depth: a direct test. *Perception and Psychophysics*, 33, 197-200.
- Coren, S. (1977). Neural interactions and subjective contours. *Perception*, 6, 107-111.
- Coren, S. & Theodor, L. H. (1975). Subjective contour: the inadequacy of brightness contrast as an explanation. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 6, 87-89.
- Coren, S. (1972). Subjective contours and apparent depth. *Psychological Review*, 79, 359-367.
- Coren, S. (1969). Brightness contrast as a function of figure-ground relations. *Journal of Experimental Psychology*, 80, 517-524.
- Courtney, S. M. & Ungerleider, L. G. (1997). What fMRI has taught us about human vision. *Current Opinion in Neurobiology*, 7, 554-561.
- Cui, L., Wang, Y., Wang, H., Tian, S. & Kong, J. (2000). Human brain sub-systems for discrimination of visual shapes. *Neuroreport*, 11, 2415-2418.
- Czigler, I. & Csibra, G. (1990). Event-related potentials in a visual discrimination task: negative waves related to detection and attention. *Psychophysiology*, 27, 669-676.
- Daffner, K. R., Scinto, L. F., Calvo, V., Faust, R., Mesulam, M. M., West, W. C. & Holcomb, P. J. (2000). The influence of stimulus deviance on electrophysiologic and behavioral responses to novel events. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 393-406.

- Daffner, K. R., Mesulam, M. M., Scinto, L. F., Cohen, L. G., Kennedy, B. P., West, W. C. & Holcomb, P. J. (1998). Regulation of attention to novel stimuli by frontal lobes: an event-related potential study. *Neuroreport*, *9*, 787-791.
- Danilova, M. V. & Kojo, I. (2001). Detection of a gabor patch superimposed on an illusory contour. *Spatial Vision*, *15*, 1-23
- Davis, G. & Driver, J. (1998). Kanizsa subjective figures can act as occluding surfaces at parallel stages of visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, *24*, 169-184.
- Davis, G. & Driver, J. (1994). Parallel detection of Kanizsa subjective figures in the human visual system. *Nature*, *371*, 791-793.
- Day, R. H. & Kasperczyk, R. T. (1983). Amodal completion as a basis for illusory contours. *Perception and Psychophysics*, *33*, 355-364.
- Day, R. H. & Jory, M. K. (1980). A note on a second stage in the formation of illusory contours. *Perception and Psychophysics*, *27*, 89-91.
- Dehaene, S., Posner, M. I. & Tucker, D. M. (1994). Localization of a neural system for error-detection and compensation. *Psychological Science*, *5*, 303-305.
- De Weerd, P., Desimone, R. & Ungerleider, L. G. (1996). Cue-dependent deficits in grating orientation discrimination after V4 lesions in macaques. *Visual Neuroscience*, *13*, 529-538.
- De Weerd, P., Sprague, J. M., Raiguel, S., Vandebussche, E. & Orban, G. A. (1993). Effects of visual cortex lesions on orientation discrimination of illusory contours in the cat. *European Journal of Neuroscience*, *5*, 1695-1710.
- de Wit, T. C. & van Lier, R. J. (2002). Global visual completion of quasi-regular shapes. *Perception*, *31*, 969-984.

- Diamond, A. L. (1955). Foveal simultaneous contrast as a function of inducing-field area. *Journal of Experimental Psychology*, *50*, 144-152.
- Dinnerstein, D. & Wertheimer, M. (1957). Some determinants of phenomenal overlapping. *American Journal of Psychology*, *70*, 21-37.
- Di Russo, F., Martinez, A., Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Hillyard, S. A. (2002). Cortical sources of the early components of the visual evoked potential. *Human Brain Mapping*, *15*, 95-111.
- Donchin, E & Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral Brain Science*, *11*, 357-374.
- Donchin, E. (1981) Surprise!...Surprise!. *Psychophysiology*, *18*, 493-513.
- 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.
- Doniger, G. M., Foxe, J. J., Murray, M. M., Higgins, B. A., Snodgrass, J. G., Schroeder, C. E. & Javitt, D. C. (2000). Activation timecourse of ventral visual stream object-recognition areas: high density electrical mapping of perceptual closure processes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 615-621.
- Dresp, B., Durand, S. & Grossberg, S. (2002). Depth perception from pairs of overlapping cues in pictorial displays. *Spatial Vision*, *15*, 255-276.
- Dresp, B. & Spillmann, L. (2001). The brain may know more than cognitive theory can tell us: a reply to Ted Parks. *Perception*, *30*, 633-636.
- Dresp, B. & Bonnet, C. (1995). Subthreshold summation with illusory contours. *Vision Research*, *35*, 1071-1078.

- Dresp, B. (1993). Bright lines and edges facilitate the detection of small light targets. *Spatial Vision, 7*, 213-225.
- Dresp, B. & Bonnet, C. (1993). Psychophysical measures of illusory form perception: further evidence for local mechanisms. *Vision Research, 33*, 759-766.
- Dresp, B. & Bonnet, C. (1991). Psychophysical evidence for low-level processing of illusory contours and surfaces in the Kanizsa square. *Vision Research, 31*, 1813-1817.
- Dumais, S. T. & Bradley, D. R. (1976). The effects of illumination level and retinal size on the apparent strength of the subjective contours. *Perception and Psychophysics, 19*, 339-345.
- Duncan-Johnson, C. C. & Donchin, E. (1977). On quantifying surprise: the variation of event-related potentials with subjective probability. *Psychophysiology, 14*, 456-467.
- Eagleman, D. M. (2001). Visual illusions and neurobiology. *Science, 2*, 920-926.
- Eason, R. G. (1981). Visual evoked potential correlates of early neural filtering during selective attention. *Bulletin of the Psychonomic Society, 18*, 203-206.
- Egner, T. & Hirsch, J. (2005). The neural correlates and functional integration of cognitive control in a Stroop task. *Neuroimage, 24*, 539-547.
- Egusa, H. (1982). Effect of brightness on perceived distance as a figure-ground phenomenon. *Perception, 11*, 671-676.
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 99*, 225-234.

- Eriksen, B. A. & Eriksen, C. W. (1974). Effect of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task, *Perception and Psychophysics*, *16*, 143-149.
- Fabiani, M., Gratton, G. & Coles, M. G. H. (2000). Event-related potentials: Methods, theory, and applications. In J. T. Cacioppo, L.G. Tassinari, & G. G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology*, Cambridge University Press.
- Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J. & Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *78*, 447-455.
- Farah, M. J. (1995). Current issues in the neuropsychology of image generation. *Neuropsychologia*, *33*, 1455-1471.
- Felleman, D. J. & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, *1*, 1-47.
- Ferber, S., Humphrey, G. K. & Vilis, T. (2003). The lateral occipital complex subserves the perceptual persistence of motion-defined groupings. *Cerebral Cortex*, *13*, 716-721.
- Ferrera, V. P., Nealey, T. A. & Maunsell, J. H. (1992). Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4. *Nature*, *358*, 756-761.
- ffytche, D. H. & Zeki, S. (1996). Brain activity related to the perception of illusory contours. *Neuroimage*, *3*, 104-108.
- Field, D. J., Hayes, A. & Hess, R. F. (1993). Contour integration by the human visual system: evidence for a local "association field". *Vision Research*, *33*, 173-193.

- Folk, C. L. & Remington, R. (1998). Selectivity in distraction by irrelevant featural singletons: evidence for two forms of attentional capture. *Journal of Experimental Psychology: Human, Perception and Performance*, 24, 847-858.
- Fraser, A. S. (1983). Depth perception and subjective contours. *Perceptual and Motor Skills*, 56, 847-850.
- Frisby, J. P. & Claywothy, J. L. (1975). Illusory contours: curious cases of simultaneous brightness contrast?. *Perception*, 4, 349-357.
- Fry, G. A. & Alpern, M. (1953). The effect of a peripheral glare source upon the apparent brightness of an object. *Journal of Optical Society of America*, 43, 189-195.
- Gegenfurtner, K. R., Brown, J. E. & Rieger, J. (1997). Interpolation processes in the perception of real and illusory contours. *Perception*, 26, 1445-1458.
- Gehring, W. J., Goss, B., Coles, M. G. H., Meyer, D. E. & Donchin, E. (1993). A neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, 4, 385-390.
- Gemba, H., Sasaki, K. & Brooks, V. B. (1986) Error potentials in limbic cortex (anterior cingulate area-24) of monkeys during motor learning. *Neuroscience Letters*, 70, 223-227
- Georgeson, M. (2004). Visual aftereffects: cortical neurons change their tune. *Current Biology*, 14, R751-753.
- Gilbert, C. D., Das, A., Ito, M., Kapadia, M. & Westheimer, G. (1996). Spatial integration and cortical dynamics, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 615-622.

- Gilchrist, A., Kossyfidis, C., Bonato, F., Agostini, T., Cataliotti, J., Li, X., Spehar, B., Annan, V. & Economou, E. (1999). An anchoring theory of lightness perception. *Psychological Review*, *106*, 795-834.
- Gilchrist, A. L. (1977). Perceived lightness depends on perceived spatial arrangement. *Science*, *195*, 185-187.
- Goebel, R., Khorram-Sefat, D., Muckli, L., Hacker, H. & Singer, W. (1998). The constructive nature of vision: direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery. *European Journal of Neuroscience*, *10*, 1563-1573.
- Grapperon, J., Vidal, F. & Leni, P. (1998). The contribution of cognitive evoked potentials to knowledge of mechanisms on the Stroop test. *Neurophysiologie Clinique*, *28*, 207-220.
- Gregory, R. L. & Harris, J. P. (1974). Illusory contours and stereo depth. *Perception and Psychophysics*, *15*, 411-416.
- Gregory, R. L. (1972). Cognitive contours. *Nature*, *238*, 51-52.
- Grice, S. J., Haan, M. D., Halit, H., Johnson, M. H., Csibra, G., Grant, J. & Karmiloff-Smith, A. (2003). ERP abnormalities of illusory contour perception in Williams syndrome. *Neuroreport*, *14*, 1773-1777.
- Grill-Spector, K., Kourtzi, Z. & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, *41*, 1409-1422.
- Grill-Spector, K., Kushnir, T., Edelman, S., Avidan, G., Itzhak, Y. & Malach, R. (1999). Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, *24*, 187-203.



- Grosz, D. H., Shapley, R. M. & Hawken, M. J. (1993). Macaque V1 neurons can signal 'illusory' contours. *Nature*, *365*, 550-552.
- Grossberg, S. (2003). Laminar cortical dynamics of visual form perception. *Neural Network*, *16*, 925-931.
- Grossberg, S., Mingolla, E. & Ross, W. D. (1997). Visual brain and visual perception: how does the cortex do perceptual grouping? *Trends in Neuroscience*, *20*, 106-111.
- Grossberg, S & Mingolla, E. (1985a). Neural dynamics of perceptual grouping: textures, boundaries, and emergent segmentations. *Perception and Psychophysics*, *38*, 141-171.
- Grossberg, S & Mingolla, E. (1985b). Neural dynamics of form perception: boundary completion, illusory figures, and neon color spreading. *Psychological Review*, *92*, 173-211.
- Gulyas, B., Cowey, A., Heywood, C. A., Popplewell, D & Roland, P. E. (1998). Visual form discrimination from texture cues: a PET study. *Human Brain Mapping*, *6*, 115-127.
- Gulyas, B., Heywood, C. A., Popplewell, D. A., Roland, P. E. & Cowey, A. (1994). Visual form discrimination from color or motion cues: functional anatomy by positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *91*, 9965-9969.
- Gunn, D. V., Warm, J. S., Dember, W. N. & Temple, J. G. (2000). Subjective organization and the visibility of illusory contours. *American Journal of Psychology*, *113*, 553-568.

- Gurnsey, R., Poirier, F. J. & Gascon, E. (1996). There is no evidence that Kanizsa-type subjective contours can be detected in parallel. *Perception*, *25*, 861-874.
- Halgren, E., Mendola, J., Chong, C. D. & Dale, A. M. (2003). Cortical activation to illusory shapes as measured with magnetoencephalography. *Neuroimage*, *18*, 1001-1009.
- Halgren, E., Baudena, P., Clarke, J. M., Heit, G., Liegeois, C., Chauvel, P. & Musolino, A. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. I. Superior temporal plane and parietal lobe. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *94*, 191-220.
- Halpern, D. F. (1981). The determinants of illusory-contour perception. *Perception*, *10*, 199-213.
- Han, S. & He, X. (2003). Modulation of neural activities by enhanced local selection in the processing of compound stimuli. *Human Brain Mapping*, *19*, 273-281.
- Han, S., Ding, Y. & Song, Y. (2002). Neural mechanisms of perceptual grouping in humans as revealed by high density event related potentials. *Neuroscience Letters*, *319*, 29-32.
- Han, S., He, X., Yund, E. W. & Woods, D. L. (2001). Attentional selection in the processing of hierarchical patterns: an ERP study. *Biological Psychology*, *56*, 113-130.
- Han, S., Fan, S., Chen, L. & Zhuo, Y. (1999). Modulation of brain activities by hierarchical processing: a high-density ERP study. *Brain Topography*, *11*, 171-183.
- Harris, J. P. & Gregory, R. L. (1973). Fusion and rivalry of illusory contours. *Perception*, *2*, 235-247

- Harter, M. R. & Anllo-Vento, L. (1991). Visual-spatial attention: preparation and selection in children and adults. In C.H.M. Brunia, G. Mulder & M.N. Verbaten (Eds), *Event-related potentials of the brain* (pp. 183-194). Elsevier, Amsterdam.
- Harter, M. R., Anllo-Vento, L. & Wood, F. B. (1989). Event-related potentials, spatial orientation, and reading disabilities. *Psychophysiology*, *26*, 404-421.
- Harter, M. R., Miller, S. L., Price, N. J., Lalonde, M. E. & Keyes, A. L. (1989). Neural processes involved in directing attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *1*, 223-237.
- Harter, M. R. & Aine, C. (1984). Brain mechanisms of visual selective attention. In R. Parasuraman & D. R. Davies (Eds), *Varieties of attention* (pp. 293-321). Academic, London.
- Haxby, J. V., Grady, C. L., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Mishkin, M., Carson, R. E., Herscovitch, P., Schapiro, M. B. & Rapoport, S. I. (1991). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *88*, 1621-1625.
- Haynes, J. D. & Rees, G. (2005). Predicting the orientation of invisible stimuli from activity in human primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, *8*, 686-691.
- Hayworth, K. J. & Biederman, I. (2006). Neural evidence for intermediate representations in object recognition. *Vision Research*, *46*, 4024-4031.
- Heinze, H. J. & Munte, T. J. (1993). Electrophysiological correlates of hierarchical stimulus processing: dissociation between onset and later stages of global and local target processing. *Neuropsychologia* *31*, 841-852.
- Heinze, H. J. Luck, S. J. Mangun, G. R. & Hillyard, S. A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. I.

- Evidence for early selection. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75, 511-527.
- Heitger, F., Rosenthaler, L., von der Heydt, R. Peterhans, E. & Kubler, O. (1992). Simulation of neural contour mechanisms: from simple to end-stopped cells. *Vision Research*, 32, 963-981.
- Helmholtz, H. von (1867/1925). *Treatise on physiological optics*. New York: Dover Publication.
- Herrmann, C. S. & Bosch, V. (2001). Gestalt perception modulates early visual processing. *Neuroreport*, 12, 901-904.
- Herrmann, C. S., Mecklinger, A. & Pfeifer, E. (1999). Gamma responses and ERPs in a visual classification task. *Clinical Neurophysiology*, 110, 636-642.
- Hess, R. F., Beaudot, W. H. & Mullen, K. T. (2001). Dynamics of contour integration. *Vision Research*, 41, 1023-1037.
- Hess, R. F. & Dakin, S. C. (1999). Contour integration in the peripheral field. *Vision Research*, 39, 947-959.
- Hess, R. F. & Hayes, A. (1994). The coding of spatial position by the human visual system: effects of spatial scale and retinal eccentricity. *Vision Research*, 34, 625-643.
- Hillyard, S. A. & Mangun, G. R. (1987). Sensory gating as a physiological mechanism for visual selective attention. In R Johnson, R. Parasuraman, W. Rohrbaugh (Eds), *Current trends in event-related potential research* (pp. 61-67). Elsevier, Amsterdam.
- Hillyard, S. A., Hink, R. F., Schwent, V. L. & Picton, T. W. (1973). Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science*, 182, 177-180.

- Hirsch, J., de la Paz, R. L., Relkin, N. R., Victor, J., Kim, K., Li, T., Borden, P., Rubin, N. & Shapley, R. (1995). Illusory contours activate specific regions in human visual cortex: evidence from functional magnetic resonance imaging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 6469-6473.
- Hochberg, J. E. & Beck, J. (1954). Apparent spatial arrangement and perceived brightness. *Journal of Experimental Psychology*, 47, 263-266.
- Hogg, A. (1987). Traduction de F. Schumann (1904): Contributions to the analysis of visual perception – First paper: some observations on the combination of visual impressions into units. In S. Petry et G. E. Meyer (Eds), *The perception of illusory contours* (pp.21-33). New York/Berlin: Springer-Verlag.
- Hopf, J. M., Vogel, E., Woodman, G., Heinze, H. J. & Luck, S. J. (2002). Localizing visual discrimination processes in time and space. *Journal of Neurophysiology*, 88, 2088-2095.
- Hubel, D. H. & Livingstone, M. S. (1989). Segregation of forms, colour, movement and depth processing: Anatomy and physiology. In J. J. Kulikowski, & I. J. Murray (Ed.), *Seeing contour and colour* (pp. 116-119): Pergamon Press.
- Hupe, J. M., James, A. C., Payne, B. R., Lomber, S. G., Girard, P. & Bullier, J. (1998). Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons. *Nature*, 394, 784-787.
- Huxlin, K. R., Saunders, R. C., Marchionini, D., Pham, H. A. & Merigan, W. H. (2000). Perceptual deficits after lesions of inferotemporal cortex in macaques. *Cerebral Cortex*, 10, 671-683.

- Jeffreys, D. A. (1996). Evoked potentials studies of face and object processing. *Visual Cognition*, 3, 1-38.
- Jeffreys, D. A. (1989). Evoked potential studies of contour processing in human visual cortex. In C. M. D. J. J. Kulikowski, & I. J. Murray (Ed.), *Seeing contour and colour* (pp. 529-545): Pergamon Press.
- Jeffreys, D. A., & Axford, J. G. (1972). Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. II. Component of extrastriate cortical origin. *Experimental Brain Research*, 16, 22-40.
- Johnson, R. (1984). P300: a model of the variables controlling its amplitude. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 425, 223-229.
- Jory, M. K. & Day, R. H. (1979). The relationship between brightness contrast and illusory contours. *Perception*, 8, 3-9.
- Juan, C. H. & Walsh, V. (2003). Feedback to V1: a reverse hierarchy in vision. *Experimental Brain Research*, 150, 259-263.
- Kanizsa, G. (1976). Subjective contours. *Scientific American*, 234, 48-53.
- Kanizsa, G. (1969). Perception, past experience and the "impossible experiment". *Acta psychologica*, 31, 66-96.
- Kanizsa, G. (1955). Margini quasi-percettivi in campi con stimolazione omogenea. *Rivista di Psicologia*, 49, 7-30.
- Kastner, S., De Weerd, P., Pinsk, M. A., Elizondo, M. I., Desimone, R. & Ungerleider, L. G. (2001). Modulation of sensory suppression: implications for receptive field sizes in the human visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 86, 1398-1411.

- Katayama, J. & Polich, J. (1998). Stimulus context determines P3a and P3b. *Psychophysiology*, *35*, 23-33.
- Kehrer, L. & Meinecke, C. (2006). A 'first stage' central performance drop in a Gabor luminance-modulation detection task. *Spatial Vision*, *19*, 427-437.
- Kellman, P. J. (2003). Interpolation processes in the visual perception of objects. *Neural Network*, *16*, 915-923.
- Kellman, P. J. & Shipley, T. F. (1991). A theory of visual interpolation in object perception. *Cognitive Psychology*, *23*, 141-221.
- Kenemans, J. L., Verbaten, M. N., Melis, C. J. & Slangen, J. L. (1992). Visual stimulus change and the orienting reaction: event-related potential evidence for a two-stage process. *Biological Psychology*, *33*, 97-114.
- Kennedy, J. M. (1976). Attention, brightness, and the constructive eye. In M. Henle (Ed), *Vision and artifact*. New York: Springer.
- Kennedy, J. M. (1975). Depth of an edge, coplanarity, slant depth, change in direction and change in brightness in the production of subjective contours. *Italian Journal of Psychology*, *2*, 107-123.
- Kiehl, K. A., Liddle, P. F. & Hopfinger, J. B. (2000). Error processing and the rostral anterior cingulate: an event-related fMRI study. *Psychophysiology*, *36*, 765-774.
- Knill, D. C. & Kersten, D. (1991). Apparent surface curvature affects lightness perception. *Nature*, *351*, 228-230.
- Kojo, I., Liinasuo, M. & Rovamo, J. (1993). Spatial and temporal properties of illusory figures. *Vision Research*, *33*, 897-901.

- Kopp, B., Mattler, U., Goertz, R. & Rist, F. (1996). N2, P3 and the lateralized readiness potential in a nogo task involving selective response priming. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 99, 19-27.
- Kopp, B., Rist, F. & Mattler, U. (1996). N200 in the flanker task as a neurobehavioral tool for investigating executive control. *Psychophysiology*, 33, 282-294.
- Kornmeier, J. & Bach, M. (2004). Early neural activity in Necker-cube reversal: Evidence for low-level processing of a gestalt phenomenon. *Psychophysiology*, 41, 1-8.
- Korshunova, S. G. (1999). Visual evoked potentials induced by illusory outlines (Kanizsa's square). *Neuroscience and Behavioral Physiology*, 29, 695-701.
- Kosslyn, S. M., Ganis, G. & Thompson, W. L. (2001). Neural foundations of imagery. *Nature Review Neuroscience*, 2, 635-642.
- Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., Kim, I. J. & Alpert, N. M. (1995). Topographical representations of mental images in primary visual cortex. *Nature*, 378, 496-498.
- Kotchoubey, B., Wascher, E. & Verleger, R. (1997). Shifting attention between global features and small details: an event-related potential study. *Biological Psychology*, 46, 25-50.
- Kourtzi, Z., Tolias, A. S., Altmann, C. F., Augath, M. & Logothetis, N. K. (2003). Integration of local features into global shapes: monkey and human fMRI studies. *Neuron*, 37, 333-346.
- Kourtzi, Z. & Kanwisher, N. (2001). Representation of perceived object shape by the human lateral occipital complex. *Science*, 293, 1506-1509.



- Kourtzi, Z. & Kanwisher, N. (2000). Cortical regions involved in perceiving object shape. *Journal of Neuroscience*, *20*, 3310-3318.
- Kovacs, I. & Julesz, B. (1994). Perceptual sensitivity maps within globally defined visual shapes. *Nature*, *370*, 644-646.
- Kruggel, F., Herrmann, C. S., Wiggins, C. J. & von Cramon, D. Y. (2001). Hemodynamic and electroencephalographic responses to illusory figures: recording of the evoked potentials during functional MRI. *Neuroimage*, *14*, 1327-1336.
- Kulikowski, J. J. & King-Smith, P. E. (1973). Spatial arrangement of line, edge and grating detectors revealed by subthreshold summation. *Vision Research*, *13*, 1455-1478.
- Lamb, M. R., Robertson, L. C. & Knight, R. T. (1989). Attention and interference in the processing of global and local information: effects of unilateral temporal-parietal junction lesions. *Neuropsychologia*, *27*, 471-483.
- Lamme, V. A., Super, H. & Spekreijse, H. (1998). Feedforward, horizontal, and feedback processing in the visual cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, *8*, 529-535.
- Lamme, V. A. (1995). The neurophysiology of figure-ground segregation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *15*, 1605-1615.
- Lamme, V. A., Van Dijk, B. W. & Spekreijse, H. (1992). Texture segregation is processed by primary visual cortex in man and monkey. Evidence from VEP experiments. *Vision Research*, *32*, 797-807.

- Landis, T., Lehmann, D., Mita, T & Skrandies, W. (1984). Evoked potential correlates of figure and ground. *International Journal of Psychophysiology, 1*, 345-348.
- Lange, J. J., Wijers, A. A., Mulder, L. J. M. & Mulder, G. (1998). Color selection and location selection in ERPs: Differences, similarities and 'neural specificity'. *Biological Psychology, 48*, 153-182.
- Larrue, V., Celsis, P., Bes, A. & Marc-Vergnes, J. P. (1994). The functional anatomy of attention in humans: cerebral blood flow changes induced by reading, naming, and the Stroop effect. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism, 14*, 958-962.
- Larsson, J., Amunts, K., Gulyas, B., Malikovic, A., Zilles, K. & Roland, P. E. (1999). Neuronal correlates of real and illusory contour perception: functional anatomy with PET. *European Journal of Neuroscience, 11*, 4024-4036.
- Lawson, R. B., Cowan, E., Gibbs, T. D. & Whitmore, C. G. (1974). Stereoscopic enhancement and erasure of subjective contours. *Journal of Experimental Psychology, 103*, 1142-1146.
- Lawson, R. B. & Gulick, W. L. (1967). Stereopsis and anomalous contour. *Vision Research, 7*, 271-297.
- Lee, T. S. & Nguyen, M. (2001). Dynamics of subjective contour formation in the early visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98*, 1907-1911.
- Lerner, Y., Hendler, T. & Malach R. (2002). Object-completion effects in the human lateral occipital complex. *Cerebral Cortex, 12*, 163-77.

- Leventhal, A. G., Wang, Y., Schmolesky, M. T. & Zhou, Y. (1998). Neural correlates of boundary perception. *Visual Neuroscience*, *15*, 1107-1118.
- Li, C.-Y. & Guo, K. (1995). Measurements of geometric illusions, illusory contours and stereo-depth at luminance and colour contrast. *Vision Research*, *35*, 1713-1720.
- Liotti, M., Woldorff, M. G., Perez, R. & Mayberg, H. S. (2000). An ERP study of the temporal course of the Stroop color-word interference effect. *Neuropsychologia*, *38*, 701-711.
- Liu, Z., Jacobs, D. W. & Basri, R. (1999). The role of convexity in perceptual completion: beyond good continuation. *Vision Research*, *39*, 4244-4257.
- Livingstone, M & Hubel, D. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, *240*, 740-749.
- Lowel, S. & Singer, W. (1992). Selection of intrinsic horizontal connections in the visual cortex by correlated neuronal activity. *Science*, *255*, 209-212.
- Luck, S. J. (2006). *An introduction to the event-related potential technique*. Cambridge: MIT Press.
- Luck, S. J. & Hillyard, S. A. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, *31*, 291-308.
- Luck, S.J., Heinze, H.J., Mangun, G.R., & Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *75*, 528-542.
- Lueschow, A., Miller, E. K. & Desimone, R. (1994). Inferior temporal mechanisms for invariant object recognition. *Cerebral Cortex*, *4*, 523-531.

- MacEvoy, S. P. & Paradiso, M. A. (2001). Lightness constancy in primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 8827-8831.
- Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., Ledden, P. J., Brady, T. J., Rosen, B. R. & Tootell, R. B. (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92, 8135-8139.
- Mangun, G. R. & Hillyard, S. A. (1995). Attention: mechanisms and models. In M. D. Rugg & M. G. H. Coles (Eds), *The electrophysiology of mind*, (pp.40-85). Oxford University Press: New York.
- Mangun, G. R. (1994). Orienting attention in the visual fields: an electrophysiological analysis. In H. J. Heinze, T. F. Münte & G. R. Mangun (Eds), *Cognitive electrophysiology* (81-101). Birkhauser: Boston.
- Marcus, D. S. & Van Essen, D. C. (2002). Scene segmentation and attention in primate cortical areas V1 and V2. *Journal of Neurophysiology*, 88, 2648-2658.
- Mason, C. & Kandel, E. R. (1991). Central visual pathways. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds), *Principles of neural science* (pp.420-439). Appleton & Lange.
- Meinhardt, G., Persike, M., Mesenholl, B., & Hagemann, C. (2006). Cue combination in a combined feature contrast detection and figure identification task. *Vision Research*, 46, 3977-3993.

- Mendola, J. D., Conner, I. P., Sharma, S., Bahekar, A. & Lemieux, S. (2006). fMRI Measures of perceptual filling-in in the human visual cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*, 363-375.
- Mendola, J. D., Dale, A. M., Fischl, B., Liu, A. K. & Tootell, R. B. (1999). The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, *19*, 8560-8572.
- Merigan, W. H. & Maunsell, J. H. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual Review of Neuroscience*, *16*, 369-402.
- Meyer, G. E. & Garges, C. (1979). Subjective contours and the Poggendorff illusion. *Perception and Psychophysics*, *26*, 302-304.
- Michotte, A. & Burke, L. (1951). Une nouvelle énigme de la psychologie de la perception: Le "donnée amodale" dans l'expérience sensorielle. *Actes du 13ème Congrès International de Psychologie*, *3*, 105-120.
- Milham, M. P., Banich, M. T., Webb, A., Barad, V., Cohen, N. J., Wszalek, T. & Kramer, A. F. (2001). The relative involvement of anterior cingulate and prefrontal cortex in attentional control depends on nature of conflict. *Cognitive Brain Research*, *12*, 467-473.
- Miller, E. K. & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, *24*, 167-202.
- Mishkin, M., Ungerleider, L. G. & Macko, K. A. (1983). Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, *6*, 134-144.

- Miyashita, Y. (1993). Inferior temporal cortex: where visual perception meets memory. *Annual Review of Neuroscience*, 16, 245-263.
- Moutoussis, K. & Zeki, S. (2006). Seeing invisible motion: a human fMRI study. *Current Biology*, 16, 574-579
- Murray, M. M., Foxe, D. M., Javitt, D. C. & Foxe, J. J. (2004). Setting boundaries: brain dynamics of modal and amodal illusory shape completion in humans. *Journal of Neuroscience*, 24, 6898-6903.
- Murray, M. M., Wylie, G. R., Higgins, B. A., Javitt, D. C., Schroeder, C. E. & Foxe, J. J. (2002). The spatiotemporal dynamics of illusory contour processing: combined high-density electrical mapping, source analysis, and functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 22, 5055-5073.
- Näätänen, R., Gaillard A. W., & Mantysalo, S. (1992). Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted. *Acta Psychologica*, 42, 313-329.
- Navon, D. (1977). Forest before tress: the precedence of global features in visual perception. *Cognitive Psychology*, 9, 353-383.
- Nieder, A. (2002). Seeing more than meets the eye: processing of illusory contours in animals. *Journal of Comparative Physiology: A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 188, 249-260.
- Nieder, A. & Wagner, H. (1999). Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. *Nature Neuroscience*, 2, 660-663.
- Nothdurft, H. C. (2002). Attention shifts to salient targets. *Vision Research*, 42, 1287-1306.
- Palmer, S. E. (2002). *Vision science: Photons to phenomenology*, Cambridge, MIT Press, pp.810.

- Palva, M., Heslenfeld, D., Aronen, H. J. & Ilmoniemi, R. J. (1997). Early visual processing of illusory and real contours studied with fMRI. *International Journal of Psychophysiology*, 25, 52.
- Paradiso, M. A. (2000). Visual neuroscience: illuminating the dark corners. *Current Biology*, 10, R15-18.
- Paradiso, M. A., Shimojo, S. & Nakayama, K. (1989). Subjective contours, tilt aftereffects, and visual cortical organization. *Vision Research*, 29, 1205-1213.
- Pardo, J. V., Pardo, P. J., Janer, K. W. & Raichle, M. E. (1990). The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87, 256-259.
- Parks, T. E. (2001). Rock's cognitive theory of illusory figures: a commentary. *Perception*, 30, 627-631.
- Parks, T. E. (1996). Prior experience of form and illusory figures: new demonstrations. *Perception*, 25, 353-354.
- Parks, T. E. (1994). On the microgenesis of illusory figures: a failure to replicate. *Perception*, 23, 857-862.
- Parks, T. E. (1990). Outlined elements, regular elements and coincidences in illusory-figure patterns. *Perception*, 19, 691-694.
- Parks, T. E. (1989). Illusory-figure lightness: evidence for a two-component theory. *Perception*, 18, 783-788.
- Parks, T. E. (1986). Illusory figures, illusory objects, and real objects. *Psychological Review*, 93, 207-215.

- Parks, T. E. (1984). Illusory figures: a mostly atheoretical review. *Psychological Bulletin*, *95*, 282-300.
- Parks, T. E. & Marks, W. (1983). Sharp-edged vs diffuse illusory circles: the effects of varying luminance. *Perception and Psychophysics*, *33*, 172-176.
- Parks, T. E., Rock, I. & Anson, R. (1983). Illusory contour lightness: a neglected possibility. *Perception*, *12*, 43-47.
- Parks, T. E. (1980). Subjective figures: some unusual concomitant brightness effects. *Perception*, *9*, 239-241.
- Parks, T. E. (1979). Subjective figures: Does brightness enhancement depend upon subjective boundary definition?. *Perception and Psychophysics*, *26*, 418.
- Pegna, A. J., Khateb, A., Murray, M. M., Landis, T. & Michel, C. M. (2002). Neural processing of illusory and real contours revealed by high-density ERP mapping. *Neuroreport*, *13*, 965-968.
- Perna, A., Tosetti, M., Montanaro, D. & Morrone, C. (2005). Neural mechanisms for illusory brightness perception in humans. *Neuron*, *47*, 645-651.
- Pessoa, L. & De Weerd, P. (2003). Filling-in: from perceptual completion to cortical reorganization. New York, Oxford University Press, pp.340.
- Peterhans, E. & von der Heydt, R. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. II: Contours bridging gaps. *Journal of Neuroscience*, *9*, 1749-1763.
- Peterson, B. S., Skudlarski, P., Gatenby, J. C., Zhang, H., Anderson, A. W. & Gore, J. C. (1999). An fMRI study of Stroop word-color interference: evidence for cingulate subregions subserving multiple distributed attentional systems. *Biological Psychiatry*, *45*, 1237-1258.



- Petry, S. & Meyer, G. E. (1987). *The perception of illusory contours*, New York/Berlin: Springer-Verlag.
- Petry, S., Harbeck, A., Conway, J. & Levey, J. (1983). Stimulus determinants of brightness and distinctness of subjective contours. *Perception and Psychophysics*, *34*, 169-174.
- Pettet, M. W. (1999). Shape and contour detection. *Vision Research*, *39*, 551-557
- Pillow, J. & Rubin, N. (2002). Perceptual completion across the vertical meridian and the role of early visual cortex. *Neuron*, *33*, 805-813.
- Poom, L. (2001). Visual summation of luminance lines and illusory contours induced by pictorial, motion, and disparity cues. *Vision Research*, *41*, 3805-3816.
- Porac, C. (1978). Depth in objective and subjective contour patterns. *Bulletin of Psychonomic Society*, *11*, 103-105.
- Posner, M. I., & Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends in Neurosciences*, *17*, 75-79.
- Posner, M. I. (1994). Attention: the mechanisms of consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *91*, 7398-7403.
- Posner, M. I. & Petersen, S. E. (1990). The attention systems of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, *13*, 25-42.
- Potts, G. F., Martin, L. E., Burton, P. & Montague, P. R. (2006). When Things Are Better or Worse than Expected: The Medial Frontal Cortex and the Allocation of Processing Resources. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*, 1112-1119.
- Prazdny, K. (1983). Illusory contours are not caused by simultaneous brightness contrast. *Perception and Psychophysics*, *34*, 403-404.

- Predebon, J. (1985). Illusory contours and size illusions. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 23, 47-49.
- Pritchard, W. S. & Warm, J. S. (1983). Attentional processing and the subjective contour illusion. *Journal of Experimental Psychology: General*, 112, 145-175.
- Proverbio, A. M. & Zani, A. (2002). Electrophysiological indexes of illusory contours perception in humans. *Neuropsychologia*, 40, 479-491.
- Proverbio, A. M., Minniti, A. & Zani, A. (1998). Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information, *Cognitive Brain Research*, 6, 321-334.
- Purghé, F. & Coren, S. (1992a). Subjective contours 1900-1990: research trends and bibliography. *Perception and Psychophysics*, 51, 291-304.
- Purghé, F. & Coren, S. (1992b). Amodal completion, depth stratification, and illusory figures: a test of Kanizsa explanation. *Perception*, 21, 325-335.
- Purghé, F. (1991). Is amodal completion necessary for the formation of illusory figures?. *Perception*, 20, 623-636.
- Qiu, F. T. & von der Heydt, R. (2005). Figure and ground in the visual cortex: v2 combines stereoscopic cues with gestalt rules. *Neuron*, 47, 155-166.
- Ramachandran, V. S. & Gregory, R. L. (1991). Perceptual filling in of artificially induced scotomas in human vision. *Nature*, 350, 699-702.
- Ramsden, B. M., Hung, C. P. & Roe, A. W. (2001). Real and illusory contour processing in area V1 of the primate: a cortical balancing act. *Cerebral Cortex*, 11, 648-665.
- Ratcliff, F. (1970). In R. S. Cohen & R. J. Seeger (Eds), *Ernst Mach physicist and philosopher* (pp.165-184). Reidel: Dordrecht.

- Ratoosh, P. (1949). On Interposition as a Cue for the Perception of Distance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 35, 257-259.
- Rebai, M., Bernard, C. & Lannou, J. (1997). The Stroop's test evokes a negative brain potential, the N400. *International Journal of Neuroscience*, 91, 85-94.
- Regan, D. (1972). *Evoked potentials in Psychology, sensory physiology and clinical medicine*. London: Chapman and Hall.
- Reynolds, R. I. (1981). Perception of an illusory contour as a function of processing time. *Perception*, 10, 107-115.
- Richardson, B. L. (1979). The nonequivalence of abrupt and diffuse illusory contours. *Perception*, 8, 589-593.
- Ringach, D. L. & Shapley, R. (1996). Spatial and temporal properties of illusory contours and amodal boundary completion. *Vision Research*, 36, 3037-3050.
- Ritzl, A., Marshall, J. C., Weiss, P. H., Zafiris, O., Shah, N. J., Zilles, K. & Fink, G. R. (2003). Functional anatomy and differential time courses of neural processing for explicit, inferred, and illusory contours. An event-related fMRI study. *Neuroimage*, 19, 1567-1577.
- Rock, I. & Anson, R. (1979). Illusory contours as the solution to a problem. *Perception*, 8, 665-681.
- Romani, A., Caputo, G., Callieco, R., Schintone, E. & Cosi, V. (1999). Ion and surface 'filling in' as shown by texture visual evoked potentials. *Clinical Neurophysiology*, 110, 86-91.
- Rossi, A. F., Rittenhouse, C. D. & Paradiso, M. A. (1996). The representation of brightness in primary visual cortex. *Science*, 273, 1104-1107.

- Rubin, N. (2001). The role of junctions in surface completion and contour matching. *Perception, 30*, 339-366.
- Rubin, N., Nakayama, K. & Shapley, R. (1997). Abrupt learning and retinal size specificity in illusory-contour perception. *Current Biology, 7*, 461-467.
- Rubin, N., Nakayama, K. & Shapley, R. (1996). Enhanced perception of illusory contours in the lower versus upper visual hemifields. *Science, 271*, 651-653.
- Rugg, M. D. & Coles, M. G. H. (1995). *Electrophysiology of mind*. New York: Oxford University Press.
- Saarinen, J. & Levi, D. M. (2001). Integration of local features into a global shape. *Vision Research, 41*, 1785-1790.
- Santesso, D. L., Segalowitz, S. J. & Schmidt, L. A. (2006). Error-related electrocortical responses in 10-year-old children and young adults. *Developmental Science, 9*, 473-481.
- Sary, G., Vogels, R. & Orban, G. A. (1993). Cue-invariant shape selectivity of macaque inferior temporal neurons. *Science, 260*, 995-997.
- Scheffers, M. K., Coles, M. G., Bernstein, P., Gehring, W. J. & Donchin, E. (1996). Event-related brain potentials and error-related processing: an analysis of incorrect responses to go and no-go stimuli. *Psychophysiology, 33*, 42-53.
- Schirillo, J. A. & Shevell, S. K. (1997). An account of brightness in complex scenes based on inferred illumination. *Perception, 26*, 507-518.
- Schroeder, C. E., Steinschneider, M., Javitt, D. C., Tenke, C. E., Givre, S. J., Mehta, A. D., Simpson, G. V., Arezzo, J. C. & Vaughan, H. G. (1995). Localization of ERP generators and identification of underlying neural processes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology: Supplement, 44*, 55-75.

- Seghier, M. L. & Vuilleumier, P. (2006). Functional neuroimaging findings on the human perception of illusory contours. *Neuroscience & Biobehavioral Review*, 30, 595-512.
- Seghier, M., Dojat, M., Delon-Martin, C., Rubin, C., Warnking, J., Segebarth, C. & Bullier, J. (2000). Moving illusory contours activate primary visual cortex: an fMRI study. *Cerebral Cortex*, 10, 663-670.
- Sekuler, A. B., Palmer, S. E. & Flynn, C. (1994). Local and global processes in visual completion. *Psychological Science*, 5, 260-267.
- Sekuler, A. B. & Palmer, S. E. (1992). Perception of partly occluded objects: A microgenetic analysis. *Journal of Experimental Psychology: General*, 121, 95-111.
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., Rosen, B. R. & Tootell, R. B. H. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268, 889-892.
- Shapley, R. & Gordon, J. (1985). Nonlinearity in the perception of form. *Perception and Psychophysics*, 37, 84-88.
- Shedden, J. M. & Nordgaard, C. L. (2001). ERP time course of perceptual and post-perceptual mechanisms of spatial selection. *Cognitive Brain Research*, 11, 59-75.
- Sheth, B. R., Sharma, J., Rao, S. C. & Sur, M. (1996). Orientation maps of subjective contours in visual cortex. *Science*, 274, 2110-2115.
- Shipley, T. F., & Kellman, P. J. (2003). Boundary completion in illusory contours: interpolation or extrapolation?. *Perception*, 32, 985-999.

- Shipley, T. F. & Kellman, P. J. (1992). Strength of visual interpolation depends on the ratio of physically specified to total edge length. *Perception and Psychophysics*, *52*, 97-106.
- Simons, D. J. & Chabris, C. F. (1999). Gorillas in our midst: sustained inattentional blindness for dynamic events. *Perception*, *28*, 1059-1074.
- Simson, R., Vaughan, H. G. & Ritter, W. (1977). The scalp topography of potentials in auditory and visual discrimination tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *42*, 528-535.
- Skiera, G., Petersen, D., Skalej, M. & Fahle, M. (2000). Correlates of figure-ground segregation in fMRI. *Vision Research*, *40*, 2047-2056.
- Smid, H. G. & Heinze, H. J. (1997). An electrophysiological study of the selection of the color and shape of alphanumeric characters in response choice. *Biological Psychology*, *44*, 161-185.
- Smith, A. T., Singh, K. D. & Greenlee, M. W. (2000). Attentional suppression of activity in the human visual cortex. *Neuroreport*, *11*, 271-277.
- Smith, A. T. & Over, R. (1979). Motion aftereffect with subjective contours. *Perception and Psychophysics*, *25*, 95-98.
- Smith, A. T. & Over, R. (1977). Orientation masking and the tilt illusion with subjective contours. *Perception*, *6*, 441-447.
- Smith, A. T. & Over, R. (1975). Tilt aftereffects with subjective contours. *Nature*, *257*, 581-582.
- Snodgrass, J. G. & Vanderwart, M. (1980). A standardized set of 260 pictures: norms for name agreement, image agreement, familiarity, and visual complexity.

- Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, 6, 174-215.
- Spillmann, L. (1999). From elements to perception: local and global processing in visual neurons. *Perception*, 28, 1461-1492.
- Spillmann, L. & Werner, J. S. (1996). Long-range interactions in visual perception. *Trends in Neuroscience*, 19, 428-434.
- Spillmann, L. & Dresch, B. (1995). Phenomena of illusory form: can we bridge the gap between levels of explanation?. *Perception*, 24, 1333-1364.
- Spillman, L. (1994). The Hermann grid illusion: a tool for studying human perceptive field organization. *Perception*, 23, 691-708.
- Stanley, D. A. & Rubin, N. (2003). fMRI activation in response to illusory contours and salient regions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, 37, 323-331.
- Stepniewska, I., Collins, C. E. & Kaas, J. H. (2005). Reappraisal of DL/V4 boundaries based on connectivity patterns of dorsolateral visual cortex in macaques. *Cerebral Cortex*, 15, 809-822.
- Stevens, K. A. (1983). Evidence relating subjective contours and interpretations involving interposition. *Perception*, 12, 491-500.
- Stoerig, P. (2001). The neuroanatomy of phenomenal vision: a psychological perspective. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 929, 176-194.
- Sugawara, M. & Morotomi, T. (1991). Visual evoked potentials elicited by subjective contour figures. *Scandinavian Journal of Psychology*, 32, 352-357.
- Suwazono, S., Machado, L. & Knight, R. T. (2000). Predictive value of novel stimuli modifies visual event-related potentials and behavior. *Clinical Neurophysiology*, 111, 29-39.

- Taylor, S. F., Kornblum, S., Lauber, E. J., Minoshima, S. & Koeppe, R. A. (1997). Isolation of specific interference processing in the Stroop task: PET activation studies. *Neuroimage*, 6, 81-92.
- Todorovic, D. (1997). Lightness and junctions. *Perception*, 26, 379-394.
- Tootell, R. B., Reppas, J. B., Dale, A. M., Look, R. B., Sereno, M. I., Malach, R., Brady, T. J. & Rosen, B. R. (1995). Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 375, 139-141.
- Ungerleider, L. G. & Haxby, J. V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 157-165.
- van Lier, R. (1999). Investigating global effects in visual occlusion: from a partly occluded square to the back of a tree-trunk. *Acta Psychologica*, 102, 203-220.
- van Lier, R. J., Leeuwenberg, E. L. & van der Helm, P. A. (1995). Multiple completions primed by occlusion patterns. *Perception*, 24, 727-740.
- Van 't Ent, D. (2002). Perceptual and motor contributions to performance and ERP components after incorrect motor activation in a flanker reaction task. *Clinical Neurophysiology*, 113, 270-283.
- van Tuijl, H. F. J. M. & Leeuwenberg, E. L. J. (1982). Peripheral and central determinants of subjective contour strength. In H. Geissler & P. Petzold (Eds.), *Psychophysical judgment and the process of perception* (pp.115-131). New York: North-Holland.
- van Veen, V. & Carter C. S. (2002). The anterior cingulate as a conflict monitor: fMRI and ERP studies. *Physiology & Behavior*, 77, 477-482.



- van Voorhis, S. & Hillyard, S. A. (1977). Visual evoked potentials and selective attention to points in space. *Perception and Psychophysics*, 22, 54-62.
- Vogel, E. K. & Luck, S. J. (2000). The visual N1 component as an index of a discrimination process. *Psychophysiology*, 37, 190-203.
- von der Heydt, R. & Peterhans, E. (1989). Mechanisms of contour perception in monkey visual cortex. I: Lines of pattern discontinuity. *Journal of Neuroscience*, 9, 1731-1748.
- von der Heydt, R., Peterhans, E. & Baumgartner, G. (1984). Illusory contours and cortical neuron responses. *Science*, 224, 1260-1262.
- Wagemans, J., van Lier, R., & Scholl, B. J. (2006). Introduction to Michotte's heritage in perception and cognition research. *Acta Psychologica*, 123, 1-19.
- Walker, J. T. & Shank, M. D. (1988). Interactions between real and subjective contours in the Bourdon illusion. *Perception and Psychophysics*, 43, 567-574.
- Walker, J. T. & Shank, M. D. (1987). The Bourdon illusion in subjective contours. *Perception and Psychophysics*, 42, 15-24.
- Wallach, H. & Slaughter, V. (1988). The role of memory in perceiving subjective contours. *Perception and Psychophysics*, 43, 101-106.
- Wang, Y., Cui, L., Wang, H., Tian, S. & Zhang, X. (2004). The sequential processing of visual feature conjunction mismatches in the human brain. *Psychophysiology*, 41, 21-29.
- Wang, Y., Tian, S., Wang, H., Cui, L., Zhang, Y., Zhang, X. (2003). Event-related potentials evoked by multi-feature conflict under different attentive conditions. *Experimental Brain Research*, 148, 451-457.

- Wang, Y., Zhang, Y., Wang, H., Cui, L. & Tian, S. (2003). Brain potentials elicited by matching global and occluded 3-dimensional contours. *Brain and Cognition*, 53, 28-33.
- Wang, H., Wang, Y., Kong, J., Cui, L. & Tian, S. (2001). Enhancement of conflict processing activity in human brain under task relevant condition. *Neuroscience Letter*, 298, 155-158.
- Wang, Y., Kong, J., Tang, X., Zhuang, D. & Li, S. (2000). Event-related potential N270 is elicited by mental conflict processing in human brain. *Neuroscience Letters*, 293, 17-20.
- Watanabe, T. & Oyama, T. (1988). Are illusory contours a cause or a consequence of apparent differences in brightness and depth in the Kanizsa square?. *Perception*, 17, 513-521.
- Ware, C. (1981). Subjective contours independent of subjective brightness. *Perception and Psychophysics*, 29, 500-504.
- Warm, J. S., Dember, W. N., Padich, R. A., Beckner, J. & Jones, S. (1987). The role of illumination level in the strength of subjective contours. In S. Petry & G. E. Meyer (Eds), *The perception of illusory contours* (pp.92-111). New York/Berlin: Springer-Verlag.
- Wenderoth, P., Criss, G. & van der Zwan, R. (1990). Determinants of subjective contour: Bourdon illusions and "unbending" effects. *Perception and Psychophysics*, 48, 497-508.
- Wertheimer, M. (1924/1950). Gestalt theory. In W. D. Ellis (Ed). *A sourcebook of Gestalt psychology* (pp. 1-11). New-York: The Humanities Press.

- Wertheimer, M. (1912). Über das sehen von scheinbewegungen und schein-körpern, *Zeitschrift für psychologie*, 61, 463-485.
- West, R. (2003). Neural correlates of cognitive control and conflict detection in the Stroop and digit-location tasks. *Neuropsychologia*, 41, 1122-1135.
- West, R. & Alain, C. (1999). Event-related neural activity associated with the Stroop task. *Cognitive Brain Research*, 8, 157-164.
- Westheimer, G. & Wehrhahn, C. (1997). Real and virtual borders in the Poggendorff illusion. *Perception*, 26, 1495-1501.
- Whitmore, C. L. G., Lawson, R. B. & Kozora, C. E. (1976). Subjective contours in stereoscopic space. *Perception and Psychophysics*, 19, 211-213.
- Wood, C. C., & Allison, T. (1981). Interpretation of evoked potentials: A neurological perspective. *Canadian Journal of Psychology*, 35, 113-135.
- Yabuta, N. H., Sawatari, A. & Callaway, E. M. (2001). Two functional channels from primary visual cortex to dorsal visual cortical areas. *Science*, 292, 297-300.
- Yamaguchi, S., Yamagata, S. & Kobayashi, S. (2000). Cerebral asymmetry of the "top-down" allocation of attention to global and local features. *Journal of Neuroscience*, 20, RC72.
- Yamagishi, N., Goda, N., Callan, D. E., Anderson, S. J. & Kawato, M. (2005). Attentional shifts towards an expected visual target alter the level of alpha-band oscillatory activity in the human calcarine cortex. *Cognitive Brain Research*, 25, 799-809.
- Yang, J. & Wang, H. (2002). Event-related potentials elicited by stimulus spatial discrepancy in humans. *Neuroscience Letters*, 326, 73-76.

- Zani, A & Proverbio, A. M. (2003). *The cognitive electrophysiology of mind and brain*. Academic Press: Elsevier.
- Zani, A & Proverbio, A. M. (1995). ERP signs of early selective attention effects to check size. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 95, 277-292.
- Zhang, X., Wang, Y., Li, S., Huang, X. & Cui, L. (2002). Early detection of cognitive impairment in patients with obstructive sleep apnea syndrome: an event-related potential study. *Neuroscience Letters*, 325, 99-102.
- Zhang, Y., Wang, Y., Wang, H., Cui, L., Tian, S. & Wang, D. (2001). Different processes are involved in human brain for shape and face comparisons. *Neuroscience Letters*, 303, 157-160.
- Zhou, H., Friedman, H. S. & von der Heydt, R. (2000). Coding of border ownership in monkey visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 20, 6594-6611.
- Zipser, K., Lamme, V. A. F. & Schiller, P. H. (1996). Contextual modulation in primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 16, 7376-7389.