

Université de Montréal

**Étude intracrânienne sur les mécanismes cérébraux
permettant la reconnaissance d'objets**

par

Josie-Anne Bertrand

Département de psychologie
Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de *Philosophiae doctor*-Doctorat (Ph.D.)
en psychologie recherche-intervention
option neuropsychologie clinique

Juin 2012

© Josie-Anne Bertrand, 2012

RÉSUMÉ

La reconnaissance d'objets est une tâche complexe au cours de laquelle le cerveau doit assembler de manière cohérente tous les éléments d'un objet accessible à l'œil afin de le reconnaître. La construction d'une représentation corticale de l'objet se fait selon un processus appelé « bottom-up », impliquant notamment les régions occipitales et temporales. Un mécanisme « top-down » au niveau des régions pariétales et frontales, facilite la reconnaissance en suggérant des identités potentielles de l'objet à reconnaître. Cependant, le mode de fonctionnement de ces mécanismes est peu connu.

Plusieurs études ont démontré une activité gamma induite au moment de la perception cohérente de stimuli, lui conférant ainsi un rôle important dans la reconnaissance d'objets. Cependant, ces études ont utilisé des techniques d'enregistrement peu précises ainsi que des stimuli répétitifs. La première étude de cette thèse vise à décrire la dynamique spatio-temporelle de l'activité gamma induite à l'aide de l'électroencéphalographie intracrânienne, une technique qui possède des résolutions spatiales et temporelles des plus précises. Une tâche d'images fragmentées a été conçue dans le but de décrire l'activité gamma induite selon différents niveaux de reconnaissance, tout en évitant la répétition de stimuli déjà reconnus. Afin de mieux circonscrire les mécanismes « top-down », la tâche a été répétée après un délai de 24 heures. Les résultats démontrent une puissante activité gamma induite au moment de la reconnaissance dans les régions « bottom-up ». Quant aux mécanismes « top-down », l'activité était plus importante aux régions occipitopariétales. Après 24 heures, l'activité était davantage puissante aux régions

frontales, suggérant une adaptation des procédés « top-down » selon les demandes de la tâche.

Très peu d'études se sont intéressées au rythme alpha dans la reconnaissance d'objets, malgré qu'il soit bien reconnu pour son rôle dans l'attention, la mémoire et la communication des régions neuronales distantes. La seconde étude de cette thèse vise donc à décrire plus précisément l'implication du rythme alpha dans la reconnaissance d'objets en utilisant les techniques et tâches identiques à la première étude. Les analyses révèlent une puissante activité alpha se propageant des régions postérieures aux régions antérieures, non spécifique à la reconnaissance. Une synchronisation de la phase de l'alpha était, quant à elle, observable qu'au moment de la reconnaissance. Après 24 heures, un patron similaire était observable, mais l'amplitude de l'activité augmentait au niveau frontal et les synchronies de la phase étaient davantage distribuées. Le rythme alpha semble donc refléter des processus attentionnels et communicationnels dans la reconnaissance d'objets.

En conclusion, cette thèse a permis de décrire avec précision la dynamique spatio-temporelle de l'activité gamma induite et du rythme alpha ainsi que d'en apprendre davantage sur les rôles potentiels que ces deux rythmes occupent dans la reconnaissance d'objets.

Mots clés : activité gamma induite, attention, communication neuronale, électroencéphalographie intracrânienne, mémoire, procédé bottom-up, procédé top-down, reconnaissance d'objets, rythme alpha, vision.

ABSTRACT

Recognizing objects is a complex task requiring the brain to assemble visual information in such a way that coherent perception can happen. Building a visual cerebral representation is done through a bottom-up process, involving mainly occipital and temporal areas. A top-down mechanism from parietal and frontal areas, is thought to facilitate recognition by taking into account expectations and generating possible candidates. However, the precise mechanisms by which all these processes are done are still unclear.

Studies investigating induced gamma response were able to link this activity to coherent perception of objects, suggesting a significant role of this activity in object recognition. However, these studies used imprecise recording techniques and stimuli repetition. The first study of this thesis aimed at describing with more precision the induced gamma activity using intracranial encephalography and a fragmented images paradigm in which only new stimuli are presented. Moreover, the task was presented again 24 hours later to circumscribe top-down mechanisms. Results show that the induced gamma activity is highest at recognition in regions involved in bottom-up processes. Top-down mechanism involved occipito-parietal areas when images were presented for the first time. When images were presented again 24 hours later, frontal areas mediated top-down facilitation, suggesting that top-down mechanisms vary according to task demand.

Alpha rhythm has been less clearly related to visual perception, but is nevertheless well known to be involved in attention, memory and long-distance brain communication. The second study of this thesis investigated the role of alpha rhythm in object recognition, using the same technique and task as in the first study. Time-frequency analysis revealed a strong alpha activity unspecific to recognition, which was propagating from posterior to anterior regions. Phase coherence analysis, however, showed significant phase synchronisation specific to recognition. A similar pattern of alpha activity was found 24 hours later. However, the activity was stronger in frontal regions and the phase synchronisation was more distributed. Alpha rhythm is thus thought to be involved in attentional and communicational mechanisms of object recognition.

In conclusion, this thesis was able to describe the precise spatio-temporal dynamics of induced gamma and alpha activity and suggest potential roles of these rhythms in response to object recognition.

Keywords: alpha rhythm, attention, bottom-up process, induced gamma response, intracranial electroencephalography, memory, neuronal communication, object recognition, top-down mechanism, vision.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	ii
Abstract.....	iv
Table des matières.....	vi
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	ix
Liste des sigles et des abréviations.....	x
Remerciements.....	xi
Introduction générale.....	1
Principes de base de la reconnaissance d'objets.....	2
Synchronisation en fréquence gamma induite.....	5
Synchronisation en fréquence alpha.....	9
L'EEG intracrânien.....	13
Objectifs et hypothèses de recherche.....	16
Articles.....	19
Article 1 : Induced gamma-band response to fragmented images : An intracranial EEG study.....	20

Article 2 : Recognizing an object from the sum of its parts : An intracranial study on the role of alpha rhythms.....	58
Discussion générale et conclusion.....	92
L'activité gamma induite.....	93
Le rythme alpha.....	97
Interaction entre l'activité gamma induite et l'alpha – Perspectives futures...	102
Références pour l'introduction et la discussion.....	107
Appendice 1: Tableau descriptif des participants de l'étude.....	i
Appendice 2: Curriculum vitae (articles).....	iii

LISTE DES TABLEAUX

Article 1 : “Induced gamma-band response to fragmented images : An intracranial EEG study”

Table 1. Description of clusters for both Time 1 and Time 2.....43

Article 2 : “Recognizing an object from the sum of its parts : An intracranial study on the role of alpha rhythms”

Table 1. Number of significant alpha coherence per region at T.....80

Appendice 1: Description des participants de l'étudeii

LISTE DES FIGURES

Article 1 : “Induced gamma-band response to fragmented images : An intracranial EEG study”

Figure 1.	Fragmented images paradigm and implantation schema.....	54
Figure 2.	Time-frequency analyses.....	55
Figure 3.	General pattern of iGBR.....	56
Figure 4.	Spatio-temporal dynamics of iGBR according to conditions.....	57

Article 2 : “Recognizing an object from the sum of its parts : An intracranial study on the role of alpha rhythms”

Figure 1.	Post implantation MRIs of a patient and example of the fragmented images paradigm.....	88
Figure 2.	Example of a time-frequency graph displaying an induced and a total alpha response at Time 1.....	89
Figure 3.	Representation of electrodes from which a significant alpha response was recorded at Time 1 and Time 2.....	90
Figure 4.	Examples of significant alpha phase coherence at Time 1 and Time 2.....	91

LISTE DES SIGLES ET ABRÉVIATIONS

DLPFC: dorsolateral prefrontal cortex

EEG : electroencephalography

ERD: event-related desynchronization

ERP : event-related potential

ERS: event-related synchronization

fMRI: functional magnetic resonance imaging

iEEG: intracranial electroencephalography

IFG: inferior frontal gyrus

iGBR : induced gamma-band response

IRMf: imagerie par resonance magnétique fonctionnelle

LOC:lateral occipital complex

LVPFC: lateral ventral prefrontal cortex

MEG: magnetoencephalography

OFC : orbitofrontal gyrus

SFG: superior frontal gyrus

SPL: superior parietal lobule

T: threshold

TMS: transcranial magnetic stimulation

REMERCIEMENTS

Mon premier remerciement va à mon directeur de recherche, Franco Lepore, qui a su me supporter et m'encourager tout au long de mon doctorat. Il s'est toujours montré très chaleureux et accueillant. Je tiens particulièrement à souligner sa confiance et son grand respect de mes idées et de mes choix qui m'ont permis de m'épanouir et d'apprendre énormément sur le monde de la recherche.

Je souhaite aussi remercier énormément ma co-directrice, non-officielle, Maryse Lassonde qui a toujours pris le temps de lire mes travaux, de les commenter de manière si pertinente et de m'encourager, malgré ses nombreuses occupations. J'apprécie surtout d'avoir eu la chance d'apprendre à ses côtés. Son énergie et sa grande passion pour la recherche représentent des qualités qui m'ont été très inspirantes.

Je tiens à remercier également les assistantes de recherche (Julie Tremblay, Phetsamone Vannasing et Manon Robert) qui m'ont été d'une aide cruciale dans ce projet. Je tiens particulièrement à souligner l'implication de Julie Tremblay dans la schématisation et l'analyse des résultats. Elle s'est toujours montrée très à l'écoute de mes idées et son grand génie en a permis la réalisation de manière très efficace et selon une rigueur scientifique irréprochable.

Ma gratitude va également à toute l'équipe de l'Hôpital Notre-Dame qui a permis cette étroite collaboration entre la clinique et la recherche et qui s'est montrée très disponible pour m'aider lorsqu'un problème surgissait. Également, je tiens à remercier Stéphane Denis pour son aide gigantesque à régler tous les problèmes

techniques. De plus, merci à Nathalie Bouloute pour la coordination des sessions expérimentales ainsi qu'à Maria Sanchez pour son grand support, sa générosité et son aide indispensable auprès des étudiants du laboratoire de Franco.

Finalement, je remercie énormément ma famille et mes amis pour leurs encouragements à persévérer tout au long de mon doctorat et surtout, pour leur écoute des difficultés auxquelles j'ai eu à faire face. En particulier, je tiens à remercier mille fois mon copain pour son énorme support ainsi que pour le sacrifice de plusieurs soirées passées à m'aider à accomplir certaines tâches fastidieuses de mon projet. J'en suis énormément reconnaissante.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

PRINCIPES DE BASE DE LA RECONNAISSANCE D'OBJETS

La reconnaissance d'objets est une faculté de la vision humaine occupant une place cruciale dans notre quotidien. Elle se fait de manière très complexe et précise selon des mécanismes cérébraux organisés et distribués. Sa complexité repose sur le fait que le cerveau doit isoler de son environnement l'objet à reconnaître et assembler chaque segment le composant en une représentation corticale cohérente qui sera comparée aux représentations en mémoire.

Pour ce faire, l'information visuelle captée par la rétine est envoyée, via le corps genouillé externe du thalamus, au cortex visuel primaire qui analysera chaque point lumineux et commencera la construction de la représentation corticale de l'objet à reconnaître (Tanaka, 1996; Goldstein, 2002). L'activité cérébrale est ensuite acheminée aux régions occipitales, occipito-pariétales et temporales ventrales selon une certaine hiérarchie; les régions postérieures traitent davantage l'information de base et la distribuent graduellement aux régions plus antérieures qui en viennent à construire une représentation corticale globale de l'objet. Le complexe occipital latéral (lateral occipital complex; LOC), comprenant les portions postérieures des gyri temporal inférieur et fusiforme, aurait notamment un rôle important à jouer dans la reconnaissance d'objets (Grill-Spector,

2001). Ces régions occipitales et temporales forment la voie visuelle ventrale selon laquelle le « quoi » du champ visuel est traité. La représentation corticale formée le long de la voie visuelle ventrale doit être comparée aux représentations d'objet en mémoire. Lorsqu'il y a correspondance entre la représentation corticale et une représentation mnésique, il y a reconnaissance (Grossberg, 1995). Ce mécanisme de construction des représentations corticales est communément appelé le procédé « **bottom-up** ».

En parallèle, des mécanismes, appelés procédés « **top-down** », viennent moduler les procédés « bottom-up » de diverses manières, soit en variant l'attention vers l'objet ou par l'influence du contexte et des connaissances (Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; Gruber et al., 2002; Bar, 2003). Les régions pariétales et frontales y seraient impliquées de manière importante. Se basant sur les résultats de magnétoencéphalographie (MEG) et d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), Bar et al. (2006) proposent un modèle d'après lequel les informations visuelles de basses fréquences, voyageant via le système magnocellulaire, seraient envoyées rapidement du cortex occipital aux régions préfrontales pour une analyse sommaire de l'objet à reconnaître. Les régions préfrontales récupérerait alors en mémoire des candidats potentiels de

l'objet et les suggéreraient aux régions temporales antérieures impliquées dans le processus « bottom-up ». Ceci aurait pour conséquence de faciliter la reconnaissance en diminuant le nombre de comparaisons mnésiques. Le cortex orbitofrontal (OFC) serait possiblement le siège de cette génération hypothétique d'objets.

De nombreuses études d'électroencéphalographie (EEG) ont analysé les mécanismes cérébraux visuels en se concentrant sur les potentiels évoqués par des stimuli spécifiques. Les potentiels évoqués émergent d'une technique d'analyse tentant d'annihiler le « bruit » du signal EEG en moyennant plusieurs essais expérimentaux. Cette technique permet de mettre en lumière l'activité cérébrale qui se produit de manière temporellement spécifique à la présentation d'un stimulus. Par contre, toute activité oscillant dans le temps se trouve supprimée au cours du processus de moyennage et est donc rendue invisible. Dans le passé, peu d'intérêt était porté à cette limite des potentiels évoqués. Par contre, de nouvelles techniques d'analyse par temps-fréquence et essai-par-essai ont permis de démontrer que cette activité oscillant temporellement, dite induite, traduirait d'importants procédés neuronaux. Par exemple, une série d'études de Tallon-Baudry et Bertrand (voir l'article de 1999 pour un résumé) a permis de démontrer que lors de la perception cohérente

d'un stimulus, une activité de fréquence gamma (>30Hz) était induite. Cette activité n'était pas observable lorsque la perception du même stimulus était incohérente. L'activité évoquée, quant à elle, était similaire, peu importe que les stimuli fussent perçus de manière cohérente ou non (par exemple, voir Tallon-Baudry et al., 1996). Par conséquent, il a été proposé que l'activité induite serait une mesure plus sensible que l'activité évoquée pour l'étude de la reconnaissance d'objets.

Les activités évoquée et induite pourraient toutes deux représenter la synchronisation de l'activité neuronale permettant le traitement de l'information et la communication entre les diverses régions corticales. Notamment, il a été proposé que la communication entre les populations neuronales impliquées dans les procédés « bottom-up » et « top-down » se ferait sous forme de synchronisation cérébrale en fréquence gamma et alpha. Les synchronisations gamma serviraient à la communication rapprochée des populations neuronales alors que les synchronisations en fréquence alpha permettraient une communication entre les régions cérébrales plus éloignées telles qu'entre les régions occipitales et frontales (von Stein et Sarnthein, 2000).

Cette thèse tentera de mieux cibler l'activité de fréquence gamma et alpha lors de la reconnaissance d'objets et de les relier aux procédés « bottom-up » et « top-down ».

SYNCHRONISATION EN FRÉQUENCE GAMMA INDUITE

Tel que cité plus haut, en comparant l'activité cérébrale produite par des stimuli cohérents à celle produite par leurs équivalents non perçus de manière cohérente, plusieurs études d'EEG ont démontré une activité de fréquence gamma (>30Hz) induite apparaissant environ 200ms suivant la présentation des stimuli visuels (Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; Rodriguez et al., 1998; Gruber et al., 2002; Supp et al., 2007; Grützner et al., 2010; Hassler et al., 2011). L'augmentation des synchronisations des populations neuronales en fréquence gamma induite a par conséquent été associée à l'avènement d'une correspondance exacte entre la représentation corticale de l'objet et une représentation mnésique. On parle alors de cette activité comme reflétant le moment où les parties de l'objet à reconnaître sont assemblées de sorte que la perception devient soudainement cohérente (Tallon-Baudry et al. 1999). Ceci est communément appelé le « neuronal binding ».

Plusieurs travaux ayant étudié l'activité gamma induite ont eu recours à la répétition de stimuli reconnus (Tallon-Baudry et al., 1996, 1997;

Gruber et al., 2002). Or, Gruber et Muller (2005) ont démontré que la répétition de stimuli reconnus engendre une importante diminution de l'activité gamma induite. Il a été proposé que cette suppression de l'activité gamma reflète une sorte de raffinement des populations neuronales impliquées dans la représentation corticale de l'objet à reconnaître (Wiggs et Martin, 1998). Les neurones non-essentiels ne seraient plus sollicités étant donné que la représentation corticale a récemment été activée. Par contre, la répétition d'objets non-familiers induirait une augmentation de la synchronisation puisque les neurones travailleraient en concert à construire une toute nouvelle représentation corticale pouvant éventuellement être emmagasinée en mémoire (Gruber et Muller, 2005).

Afin d'éviter de voir l'activité gamma induite contaminée par l'effet suppresseur de la répétition de stimuli, il est donc de mise d'utiliser des stimuli différents à chaque présentation. Cependant, le défi est de trouver une tâche qui permettra quand même d'évaluer distinctement les procédés « bottom-up » et « top-down ». Pour ce faire, nous avons utilisé une tâche unique au cours de laquelle des images fragmentées d'objets sont présentées de sorte que l'objet à reconnaître se construit graduellement. Chaque objet à reconnaître est différent. Ce type de paradigme est

d'autant plus utile puisqu'il permet de comparer l'activité élicitée juste avant, au moment et après la reconnaissance. Des études utilisant cette tâche ont permis de démontrer qu'une négativité d'amplitude plus importante au moment de la reconnaissance émanait du LOC, supportant ainsi le rôle important que joue le LOC dans les procédés « bottom-up » (Doniger et al., 2000; Sehatpour et al., 2006). De plus, il a été démontré qu'en présentant de nouveau les mêmes images fragmentées, la reconnaissance nécessitait moins d'information visuelle (Snodgrass et Corwin, 1988). Ceci serait une conséquence directe de la facilitation « top-down ». L'utilisation de cette tâche serait donc un bon moyen d'étudier la dynamique spatio-temporelle de l'activité gamma induite dans les régions « bottom-up » et « top-down » lors de la reconnaissance d'objet.

Par ailleurs, une étude parue en 2008 par Yval-Greenberg et al. remet complètement en question l'implication de l'activité gamma induite en reconnaissance d'objets. Cette étude démontre que les contractions musculaires produites par des microsaccades engendrent des artefacts électriques en fréquence gamma assez importants pour venir contaminer le signal EEG. Yval-Greenberg et al. (2008) démontrent qu'aucune activité gamma induite n'est produite au moment de la reconnaissance

d'objets lorsque l'on considère seulement les segments d'enregistrement où aucune microsaccade n'apparaît. Selon eux, cela implique que les études antérieures d'EEG auraient malencontreusement relié l'activité gamma induite à la perception cohérente de stimuli alors qu'elle était en réalité un sous-produit artefactuel de microsaccades. En effet, une étude récente a aussi démontré qu'en contrôlant la présence des microsaccades au moment de la reconnaissance d'objets vs des non-objets, la majeure partie de l'activité gamma induite disparaît, notamment au niveau des régions frontales (Hassler et al., 2011). Cependant, une petite activité gamma induite demeure au niveau des régions postérieures. Il a également été démontré que le nombre de microsaccades diminue lors de perception cohérente de stimuli vs des équivalents perceptuellement incohérents (Makin et al., 2011). Par conséquent, si le nombre de microsaccades diminue et que l'activité gamma induite augmente malgré tout dans les régions postérieures pour un stimulus reconnu, cette activité ne devrait pas être entièrement attribuable aux artefacts musculaires. L'utilisation d'une technique plus précise et insensible aux mouvements oculaires, telle que l'EEG intracrânien, devrait aider à résoudre cette confusion.

SYNCHRONISATION EN FRÉQUENCE ALPHA

Malgré que l'attention au cours des dernières années ait davantage été portée vers l'activité gamma induite, certaines études tendent à démontrer que le rythme alpha joue également un rôle important dans la perception visuelle cohérente de notre environnement (Freunberger et al., 2008; Voytek et al., 2010; Klimesch et al., 2011). Notamment, certaines études ont rapporté une activité alpha différente selon qu'un stimulus visuel était reconnu ou non (Vanni et al., 1997; Freunberger et al., 2008).

Le rythme alpha agit de manière contre-intuitive; ce rythme est très fort lorsque nous avons les yeux fermés, mais diminue considérablement au moment d'ouvrir les yeux (Duffy et al., 1984; Könönen et Partanen, 1993). Il diminue également lors de la présentation de stimuli visuels et lors de l'augmentation de l'attention (Pfursheller, 2001; Klimesch et al., 2011). Par conséquent, cette désynchronisation de l'activité alpha a souvent été reliée à une activation des régions cérébrales. Une augmentation de l'activité alpha reflèterait, quant à elle, une inhibition corticale. Pfuscheller (2001) propose que cette forme contre-intuitive de désynchronisation-activation représenterait l'augmentation des populations neuronales impliquées dans le traitement de l'information visuelle, émettant chacune des oscillations de manière indépendante l'une

de l'autre. Ceci aurait pour conséquence de réduire la puissance totale du signal alpha enregistré en EEG de surface.

Plusieurs études portant sur la mémoire de travail et la mémoire à court terme rapportent une augmentation de la synchronisation en alpha au cours de la période de rétention, immédiatement suivie d'une désynchronisation au moment de fournir une réponse (Jensen et al., 2002; Busch et al., 2003; Sauseng et al., 2005). Klimesch et al. (2011) soutiennent que ce patron de puissance alpha appuie l'hypothèse d'une augmentation de la synchronisation en alpha liée à l'inhibition corticale durant l'intervalle de rétention (dans ce cas, l'inhibition de stimuli non-pertinents pouvant nuire à la tâche) ainsi que d'une désynchronisation liée à l'activation de la réponse en mémoire. L'interprétation est poussée plus loin en suggérant un lien direct entre la désynchronisation en alpha et les procédés d'accès et de récupération en mémoire. Ce lien a également été proposé dans une étude similaire aux images fragmentées, où une désynchronisation en alpha apparaissait au moment de la reconnaissance, suggérant par conséquent une association de la désynchronisation de l'alpha avec la mémoire sémantique (Freunberger et al., 2008).

Ce patron de désynchronisation-activation/synchronisation-inhibition n'est pas unanimement accepté. Par exemple, une étude démontre au contraire une meilleure performance à une tâche de détection ainsi qu'une plus grande rapidité associées à une puissance alpha plus élevée dans les régions pariétales (Linkenhaer-Hansen et al., 2004). De plus, la plupart des études ont utilisé des analyses fréquentielles de moyennes plutôt qu'essai-par-essai. Selon Palva et Palva (2007), ce type d'analyse pourrait avoir eu comme conséquence de camoufler des synchronisations positives en alpha oscillant temporellement. Par conséquent, l'utilisation d'analyse par essai serait plus appropriée et permettrait une meilleure compréhension du rythme alpha.

L'étude de la phase du rythme alpha s'avèrerait également très révélatrice (Palva et Palva, 2007). En effet, l'analyse de la cohérence de phase tend à démontrer que le rythme alpha sert de moyen de communication entre les régions cérébrales plus éloignées telles que les régions frontales et occipitales (von Stein et Sarnthein, 2000). Il a été démontré que la phase de l'alpha peut venir moduler l'amplitude de l'activité gamma induite dans diverses régions, ce qui aurait comme objectif d'augmenter l'efficacité communicationnelle entre les régions concernées et donc de

permettre un meilleur traitement de l'information visuelle (Osipova et al., 2008; Voytek et al., 2010).

Bar et al. (2006) ont observé une cohérence de phase du rythme alpha entre les régions occipitales et l'OFC ainsi qu'entre l'OFC et le gyrus fusiforme lors d'une tâche de reconnaissance d'objets. La première cohérence de phase était très rapide, soit autour des premières 80ms, alors que la seconde cohérence était plus tardive, soit autour de 130ms. Ils attribuent un rôle communicationnel à cette cohérence du rythme alpha en suggérant que les régions occipitales envoient rapidement l'information de basses-fréquences visuelles à l'OFC, pour un traitement sommaire, qui générera ensuite des hypothèses sur l'identité de l'objet à reconnaître et les enverra au cortex fusiforme via cette deuxième cohérence de phase à 130ms. Le rythme alpha servirait donc de moyen de communication entre les régions « top-down » et « bottom-up ».

Il est également possible que l'alpha soit directement relié à une modulation attentionnelle des régions « bottom-up ». En effet, le fait que la perception consciente d'un stimulus visuel soit dépendante de l'angle de la phase du rythme alpha suggère un rôle important des oscillations alpha dans la modulation attentionnelle des procédés « bottom-up » par la

voie « top-down » (Busch et al., 2009; Matthewson et al., 2009; Dugué et al., 2011). De plus, Zanto et al. (2011) ont utilisé la stimulation magnétique transcrânienne, l'IRMf et l'EEG dans le but de démontrer les conséquences d'une réduction de la modulation « top-down » des régions préfrontales sur les performances à une tâche de mémoire de travail perceptuelle. Dans cette tâche, les participants devaient maintenir en tête la couleur des points d'une cible et ignorer les stimuli suivants. Les résultats démontrent qu'en perturbant le bon fonctionnement d'une région préfrontale précise, les performances diminuaient considérablement, et ce en lien avec une diminution de la cohérence de phase en fréquence alpha entre les régions préfrontales et occipitales avant l'apparition des stimuli. Ces résultats attestent donc que les régions préfrontales agissent, via la synchronisation de la phase de l'alpha, comme modulateur « top-down » de l'attention sur les régions occipitales.

Donc, il est suggéré d'une part que l'amplitude de l'activité alpha reflète l'accès et la récupération en mémoire. D'autre part, le rythme alpha semble avoir un rôle important comme moyen de communication entre les régions éloignées, peut-être également en occupant un rôle de modulation attentionnelle.

L'EEG INTRACRÂNIEN

L'EEG intracrânien est une technique d'enregistrement électrophysiologique peu conventionnelle. Elle possède plusieurs avantages (Lachaux et al., 2003). D'abord, elle représente une opportunité unique d'enregistrer l'activité neuronale directement au niveau du cortex humain et d'en étudier les mécanismes responsables des diverses fonctions cognitives. Par ailleurs, les résolutions spatiale et temporelle de l'EEG intracrânien sont supérieures à celles de l'EEG de surface et des techniques de neuroimagerie, ce qui en fait une des techniques les plus précises dans le domaine de la neuroscience humaine. De plus, l'EEG intracrânien est peu, voire, presque aucunement sensible aux artéfacts musculaires et oculaires.

Par contre, étant donné son aspect très invasif, elle n'est praticable que chez des patients épileptiques qui sont réfractaires à la médication et qui présentent une épilepsie assez sévère pour nécessiter la résection chirurgicale du foyer épileptique. Ainsi, le nombre de patients pouvant être inclus dans un projet de recherche est très limité. Afin de localiser avec précision le foyer épileptique, les électrodes sont implantées directement et à proximité des régions corticales susceptibles de produire les crises épileptiques. L'emplacement des électrodes est par conséquent

déterminé uniquement d'un point de vue clinique et ne peut éthiquement être relié aux protocoles de recherche. La couverture se retrouve donc souvent limitée, certains patients étant implantés davantage dans les régions fronto-pariétales et aucunement dans les régions occipitales alors que d'autres présentent une couverture bien plus postérieure.

Un autre bémol est le fait que le cerveau étudié est pathologiquement atteint, ce qui pourrait avoir comme conséquence de modifier l'organisation neuronale du cerveau, notamment au niveau du foyer épileptique. Des précautions doivent donc être prises afin éviter que ceci vienne limiter les résultats. D'abord, la sélection des électrodes les plus éloignées du foyer permet d'éviter autant que possible qu'une réorganisation cellulaire ait pu avoir lieu, en plus de réduire les risques de contamination artéfactuelle du signal par l'activité épileptique. De plus, dans la mesure du possible, seules les observations constantes entre patients ayant des origines épileptiques différentes devraient être retenues. Finalement, il est de toute évidence nécessaire de s'assurer que la fonction cognitive étudiée est préservée chez les patients que l'on souhaite inclure dans le projet.

Malgré qu'elles soient peu nombreuses, les études ayant utilisé l'EEG intracrânien démontrent des résultats qui sont généralement en accord avec la littérature, en plus de fournir des informations supplémentaires qui sont cruciales et plus précises que ce qui aurait pu être fourni par les autres techniques d'enregistrement. Par conséquent, l'EEG intracrânien est une technique qui nous paraît des plus intéressantes et innovatrices pour l'étude de la reconnaissance d'objets.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

Le principal objectif de cette thèse est de mieux comprendre les mécanismes cérébraux permettant la reconnaissance d'objets en précisant la dynamique spatio-temporelle de l'activité gamma induite et de l'alpha associée à la reconnaissance d'objets.

Objectif 1 : D'abord, nous souhaitons démontrer que la perception cohérente d'un objet est intimement reliée à l'activité gamma induite. Étant donné la controverse semée par Yval-Greenberg et al. (2008) reliant l'activité gamma induite aux microsaccades, l'utilisation d'une technique des plus précises spatialement et temporellement, soit l'EEG intracrânien,

nous permettra de décrire avec plus d'exactitude l'activité gamma induite élicitée lors de la reconnaissance d'objets. De plus, cette technique est très résistante aux artefacts musculaires et aux mouvements oculaires (Lachaux et al., 2003). En utilisant des images fragmentées, nous voulons être en mesure de comparer l'activité gamma induite avant, pendant et après la reconnaissance d'objets qui est produite au niveau des régions « bottom-up » et « top-down » (Temps 1). Étant donné que la répétition des images fragmentées engendre une reconnaissance plus rapide des objets (Snodgrass et Corwin, 1988), nous croyons que la seconde présentation du paradigme 24 heures plus tard (Temps 2) nous permettra davantage de cerner les régions impliquées dans les processus « top-down » et d'y décrire l'implication de la réponse gamma induite.

Hypothèse de recherche 1 : L'activité gamma induite est produite lors de la présentation de stimuli visuels en EEG intracrânien et n'est donc pas uniquement reliée aux microsaccades. Au Temps 1, cette activité est plus forte au niveau des régions pariétales et préfrontales impliquées dans le processus « top-down » avant la reconnaissance puisqu'elles cherchent à aider le processus « bottom-up » dans sa complétion perceptuelle. Par contre, l'activité gamma induite est plus forte dans les régions « bottom-up » de la voie ventrale au moment de la reconnaissance puisque c'est à

ce moment qu'il y a « binding » ou assemblage adéquat des segments de la représentation corticale permettant la reconnaissance. Au Temps 2, les participants reconnaissent les images fragmentées à des niveaux précédant le seuil de reconnaissance déterminé lors de la première présentation. L'activité gamma induite est plus forte dans les régions pariétales et préfrontales ainsi que dans les régions de la voie ventrale au moment de la reconnaissance étant donné que 24 heures plus tard, la reconnaissance repose principalement sur la facilitation « top-down ».

Objectif 2 : Déterminer le rôle du rythme alpha dans la reconnaissance d'objets en mesurant l'activité alpha totale ainsi que la cohérence de phase entre les électrodes des différents lobes cérébraux au Temps 1 et au Temps 2. La cohérence de phase devrait nous permettre d'identifier les régions cérébrales qui communiquent entre elles ainsi que leur temporalité.

Hypothèse de recherche 2 : Si l'activité alpha est liée à l'accès et la récupération en mémoire sémantique, une amplitude différente devrait être objectivée au moment de la reconnaissance par rapport aux niveaux précédents et au niveau suivant la reconnaissance. Par contre, si l'amplitude de l'alpha reflète strictement une modulation attentionnelle,

l'activité ne devrait pas varier entre les conditions. Une plus forte cohérence de phase de l'alpha sera observable entre les régions « bottom-up » et les régions « top-down » au moment de la reconnaissance. Notamment, tel que proposé par Bar et al. (2006), une cohérence de phase très rapide sera observable entre les régions occipitales et les régions préfrontales (OFC) et plus tardivement, entre les régions préfrontales et le LOC. Au Temps 2, la cohérence de phase sera plus forte que la veille au moment de la reconnaissance entre les régions préfrontales et le LOC puisque le rappel différé reposera davantage sur les hypothèses générées en mémoire épisodique qui seront transférées de l'OFC au LOC.

ARTICLES DE LA THÈSE

**ARTICLE 1: Induced Gamma-Band Response to
Fragmented Images: An Intracranial EEG Study**

**Induced Gamma-Band Response to Fragmented Images: An
Intracranial EEG Study**

Brief Title : Induced Gamma-Band Activity for Object Recognition

Josie-Anne Bertrand¹, Julie Tremblay², Maryse Lassonde^{1,2}, Phetsamone
Vannasing², Dang Khoa Nguyen³, Manon Robert¹, Alain Bouthillier³,
Franco Lepore^{1,2}.

¹Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de
Montréal, Montréal, Québec, Canada;

²Centre de Recherche de l'Hôpital Ste-Justine, Montréal, Québec,
Canada;

³Centre Hospitalier de l'Université de Montréal, Hôpital Notre-Dame,
Montréal, Québec, Canada.

Article soumis à la revue Neuropsychologia le 17 mai 2012.

ABSTRACT

Induced gamma-band response (iGBR) has been linked to coherent perception of images and is thought to represent the synchronisation of neuronal populations mediating binding of elements composing the image and the comparisons with memory for proper recognition. This study uses fragmented images with intracranial electroencephalography to investigate the precise spatio-temporal dynamic of iGBR elicited by the recognition of objects presented for the first time and 24 hours later. Results show an increased iGBR at recognition in regions involved in bottom-up processes such as the cuneus and the lateral occipital complex. Top-down facilitation involved the lingual gyrus, the precuneus and the superior parietal lobule when images were presented for the first time. Twenty-four hours later, top-down facilitation was mediated by frontal areas involved in retrieval from episodic memory. This study showed that the classically reported iGBR is related to object recognition and that top-down processes vary according to task demand.

Keywords: bottom-up processing, memory, object recognition, top-down processing, vision.

1. INTRODUCTION

Recognizing everyday objects appears as an easy ability of human vision, even when details of objects are missing. This task is, however, complex since it requires the brain to segregate an object from its background, to bind every segment composing it and compare the image to memory for proper recognition. In the past decades, studies using scalp electroencephalography (EEG) reported the occurrence of cerebral activity, starting around 200ms after stimulus onset, in the gamma frequency range (>30 Hz) when a coherent percept occurred compared to when an equivalent incoherent stimulus was presented (Tallon-Baudry and Bertrand 1999; Gruber et al. 2002; Krishnan et al. 2005). This synchronization was called the induced gamma-band response (iGBR). iGBR is thought to represent communication between neuronal populations engaged in the object's representation which are responsible for binding elements composing the object. Construction of an object's cortical representation happens through bottom-up processes involving areas of the ventral visual pathway, namely primary visual areas up to the lateral occipital complex (LOC; Grill-Spector et al. 2001). Cortical representations are then compared to representations in memory and modulated by the context/expectations of the object identity (Gruber et al. 2002; Bar 2003). Prefrontal and parietal cortices may play an important

role in this top-down facilitation (Gruber et al. 2002; Bar et al. 2006). Synchronisation of neuronal firing in these brain regions would result in a faster and more accurate recognition of objects.

To study object recognition, most studies compared the brain activity elicited by unrecognizable scrambled or partially hidden or incomplete visual stimuli to the activity produced when recognition of the same stimuli happened (Tallon-Baudry and Bertrand 1999; Gruber et al. 2002; Bar et al. 2006). These tasks are, however, problematic since repetition of the recognized stimulus, required for multi-trial averaging, was found to induce decreased iGBR (Gruber and Müller 2005). This is particularly critical when the “recognized” stimulus is the same across trials. We therefore designed a unique task to study object recognition using fragmented images. In this task, segmented images of an object are presented with incremental stimulus content such that the object gradually becomes recognisable (Figure 1a). What is particularly interesting with this task is that all objects differ from one another, which allows repetition suppression to be avoided. Another unique feature of this task is that it permits the comparison of the brain activity elicited at the moment of recognition (threshold, T) to the activity produced by previous levels (T-2 and T-1) and the following level (T+1). Thus, the electrophysiological mechanisms involved precisely at the moment of

binding can be compared to those involved when the brain is trying to make sense out of unrecognized images as well as those involved when unnecessary redundancy is added to the already recognized stimulus. An event-related potential (ERP) study using this task was able to identify a response negativity, called negativity for closure, around 300ms, whose amplitude gradually increased from T-2 to T (Doniger et al. 2000). By coupling EEG and functional magnetic resonance (fMRI), this negative potential was reported to originate in the LOC, supporting the important role that this region plays for object recognition (Sehatpour et al. 2006). Moreover, it has been shown that when fragmented images were presented a second time to participants, without them being informed of this repetition, they recognized objects at earlier levels than before (Snodgrass and Corwin 1988). This faster and more accurate recognition may be a direct consequence of top-down facilitation, which recruits memory for retrieval. No study to date, as far as we know, used this task to measure iGBR and provide insights about bottom-up and top-down interactions.

Results of a recent study argued against the iGBR binding theory by linking this activity to potentials produced by microsaccades (Yval-Greenberg et al. 2008). The latter study showed that muscle contractions due to small eye saccades while performing an object recognition task

produced artefactual gamma responses in the same time frame as iGBR. Trials without saccades did not display any gamma responses, suggesting that iGBR has been, in the past decade, mistaken for brain activity. However, Hassler et al. (2011) recently compared the iGBR elicited by familiar objects to unfamiliar ones and additionally removed from the data microsaccade artefacts. Although most of the iGBR was removed, some of the activity remained, namely, over the posterior recording sites. Moreover, another study showed that microsaccades decreased when looking at a coherent stimulus as compared to an incoherent one (Makin et al. 2011). Consequently, the increase in iGBR for a coherent perception cannot be entirely explained by microsaccades artefacts.

Intracranial EEG (iEEG) based on the implantation of subdural and depth electrodes directly on/in the brain is a medical practice carried out for localizing epileptic foci in patients who do not respond to medication and for whom it is difficult to precisely localize the foci using only non-invasive tests. This technique represents an excellent opportunity to describe the spatio-temporal dynamics of the iGBR with an incredible precision. Moreover, iEEG has been shown to be insensitive to muscle and eye movement artefacts (Lachaux et al. 2003). The present study took advantage of such iEEG recordings in six epileptic patients to investigate iGBR produced by the recognition of fragmented images of objects seen

for the first time (Time 1) and presented again 24 hours later (Time 2). This study was able to show a clear iGBR beginning at around 200ms and of largest amplitude in posterior regions. In particular, areas involved in bottom-up processes showed a peak iGBR amplitude at T whereas top-down processes were optimally synchronised either at T-1 or T. Moreover, top-down processes differed between Time 1 and Time 2, suggesting that top-down facilitation at Time 2 was driven by memory of the stimuli following presentation at Time 1.

Insert Figure 1 approx. here

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Participants

Recordings were obtained from six patients (4 males, mean age 27.5 ± 14.2 years) undergoing pre-surgical evaluation for medically intractable epilepsy. All patients were right-handed, were left-hemisphere dominant for language and had normal or corrected-to-normal vision. All patients gave their informed written consent to participate to the experiment. The study was approved by the CHUM (Centre Hospitalier de l'Université de Montréal) ethics committee.

2.2. Stimuli and task

Stimuli consisted of line drawings of common animate and inanimate objects, fragmented over 8 levels, designed by Snodgrass and Corwin (1988). Level 1 corresponded to the least complete image and level 8, the image in its complete form. Each set consisted of these 8 images, presented according to the method of ascending limits. Patients were presented between 90 and 150 different sets of images depending on their collaboration and level of fatigue.

Stimuli were presented using the E-Prime software (Psychology Software Tools, Inc., Pittsburgh, PA, USA) on a calibrated 17 inches monitor (1280x1024 pixels) for 1 second with a variable inter-stimulus interval. After each stimulus presentation, patients were asked if they had recognised the object. Patients verbally answered while fixating the center of the screen. When they reported having recognized the object, they were asked to identify it. Additional fixation time was given before the presentation of the next stimulus to diminish motor effects evoked by the verbal response. All images of a set were presented even if patients already recognised the object before the eighth level.

About 24 hours later, patients were presented with the same sets of stimuli randomly ordered. They were asked to perform exactly the same task as the day before. Note that patients were never told that the same images were going to be presented again on the next day.

2.3. Electrode selection and localisation

Patients were implanted with subdural strips and/or grids of electrodes over a large portion of the cortex with up to 124 contact points. Pre-surgical evaluation permitted the localisation of epileptic foci in all patients. Electrodes were selected away from these zones and consisted as

much as possible of spike-free electrode contacts. For their localisation, post-implantation anatomic magnetic resonance images (MRI) were registered to fit the Montreal Neurological Institute (MNI) template. From this, Stellate Gridview coordinates were transformed to Talairach coordinates and permitted the localisation of electrodes according to the Talairach Daemon atlas (Lancaster et al. 2000). A total of 525 electrodes were analysed; 80 in the occipital lobe, 102 in the parietal lobe, 134 in the temporal lobe and 209 in the frontal lobe.

2.4. Data analysis

Data were acquired at a sampling rate between 200Hz and 2000Hz, depending on the patient. When patients recognised the images, EEG segments were marked as the threshold of recognition (T), the immediate preceding level as T-1 and the other prior level as T-2 (Figure 1a). The level following recognition was marked as T+1. EEG segments were manually scanned to remove any artefact of amplitude $\pm 350\mu\text{V}$ and any epileptic activity. Data was filtered from 0.05 to 100Hz (24dB/oct) using Brain Vision Analyzer (version 1.0, Brain Products, Germany). An average reference was applied to the data. Each trial was segmented from

-200ms to 1000ms. Segments from similar conditions (T-2, T-1, T, T+1) were averaged to give a mean event-related potential (ERP).

Continuous time-frequency analysis over each trial was performed using complex Gaussian Morlet's wavelets in the frequency range of 6 to 100Hz in 2Hz linear steps. A complex Morlet wavelets, w , was generated for different frequencies (σ_f) around a central frequency f_0 , and time domain (σ_t) according to:

$$w(t, f_0) = A \exp(-t^2/2\sigma_t^2) \exp(2i\pi f_0 t) \quad (1)$$

with

$$A = (\sigma_t \sqrt{\pi})^{-1/2} \quad (2)$$

and

$$\sigma_f = 1/2\pi\sigma_t \quad (3)$$

For good time and frequency resolution, the ratio f_0/σ_f was set at 7. A baseline correction (-200 to -50ms prior to stimulus onset) was applied. The power value at each time t and frequency f resulted from this analysis. The same procedure was applied over the mean ERP. To obtain a pure induced gamma response without evoked information, the ERP wavelet was subtracted from each trial wavelets. An average was

calculated from the resulting iGBR (induced gamma-band EEG response) wavelets.

Using MATLAB (version 7.9.1.705, The MathWorks, Inc, MA, USA), mean power values of five time-frequency windows were calculated. The windows comprised all wavelet points from 35 to 100Hz in the time intervals 0 to 100ms, 100 to 200ms, 200 to 400ms, 400 to 600ms and 600 to 800ms (Figure 2). The mean power value for each electrode at each window could then be plotted over an MRI template according to the electrode's Talairach coordinate. Note that in the figures, all electrodes are represented over the right hemisphere for the lateral view of the brain and on the left hemisphere for the medial portion of the brain to facilitate comprehension. It was decided to do so since the activity in both hemispheres was similar as reported in another iEEG study (Allison et al. 1999).

Insert Figure 2 approx. here

2.5. Statistical analyses

All statistical analyses were carried out using SPSS (version 19.0.0, IBM Company, USA). The mean levels at which T happened at Time 1 and Time 2 were compared using a paired-t test. A $p < 0.05$ was considered significant.

The mean power value of each electrode time-frequency window was compared to baseline activity using the Kolmogorov-Smirnov test, the non-parametric equivalent of a sample t-test. The number of significant electrodes at Time 1 and Time 2 were compared using a paired-t test. A p-value < 0.05 was considered significant.

For condition comparisons (T-2 vs T-1 vs T vs T+1), Friedman tests, the non-parametric equivalent of a repeated-measure ANOVA, were performed. Post-hoc tests were done using Wilcoxon Signed-Rank Tests. A p-value < 0.008 was considered significant to correct for multiple comparisons.

3. RESULTS

3.1. Behavioural data

Patients were able to recognise objects at prior levels for Time 2 (mean T level \pm SD: 3.78 ± 1.85) compared to Time 1 (mean T level \pm SD: 4.79 ± 1.74 ; $p < 0.001$).

3.2. Describing iGBR at Time 1 and Time 2

At Time 1, a mean of 277.90 ± 31.73 electrodes showed an iGBR which was more significant than baseline (Figure 3a). At Time 2, significantly fewer electrodes responded (mean number of significant electrodes \pm SD: 174.75 ± 61.91 , $p < 0.001$). At both times, the general pattern of activation was similar: an increased iGBR predominantly in posterior brain regions starting at about 200ms and continuing throughout the residual stimulus presentation (Figure 3).

Insert Figure 3 approx. here

3.3. Conditions differences in iGBR

At Time 1, a cluster of 6 electrodes implanted in the cuneus, a cluster of 6 electrodes implanted over the LOC and 3 electrodes at the superior parietal lobule (SPL) responded significantly more at threshold T (Table 1 and Figure 4c,d). Moreover, a cluster of 7 electrodes implanted over the lingual gyrus and 6 at the precuneus showed a significant increase in iGBR at T-1 compared to other conditions. Other electrodes did not show different iGBR intensities between conditions.

Insert Table 1 approx. here

At Time 2, most electrodes composing Time 1 clusters did not show a preferential iGBR to any condition, although their activities were still more significant than baseline. Additional neighbouring electrodes composed the clusters. Two electrodes in the cuneus, 9 over the LOC, 4 in the superior frontal gyrus (SFG) and 2 in the inferior frontal gyrus (IFG) responded more at threshold T (Table 1 and Figure 4e,f). Four electrodes implanted over the lingual gyrus showed significantly more intense iGBR at T-1 than at other conditions. As a general pattern, iGBR

amplitudes decreased over most regions at T+1 compared to T for both Time 1 and Time 2.

Insert Figure 4 approx. here

Although the temporal dynamic of the iGBR of most clusters followed the general pattern of highest activity between 200 and 800ms, three clusters, the precuneus, the cuneus and the SFG, presented an iGBR beginning and/or peaking earlier. In fact, at T-2 and T-1, the precuneus iGBR began respectively at 0-100 and 100-200ms (Figure 4c). This was also true for the cuneus at both Times 1 and 2 where electrodes showed about the same iGBR across all time points of each condition (except for Time 2 at T+1; Figure 4c,e). The SFG cluster showed a very specific pattern: it selectively responded to T and only at Time 2, with a peak iGBR at 0-100 and 100-200ms and with subsequent activity decreasing over time points (Figure 4f).

4. DISCUSSION

This study was able to measure a clear iGBR generally starting at about 200ms and more intense over posterior brain regions. This iGBR was strongest at the moment of recognition over the cuneus, the SPL and the LOC when images were presented for the first time. It was, however, more intense for T-1 compared to other conditions at the lingual gyrus and the precuneus. At Time 2, the coherent perception of objects was additionally related to a stronger iGBR emerging from prefrontal clusters, namely in the SFG and the IFG, suggesting a different distributed pattern of activation at Time 2 compared to Time 1.

The iGBR measured in these experiments is in agreement with previous reports relating iGBR to visual recognition (Tallon-Baudry and Bertrand 1999; Gruber et al. 2002; Krishnan et al. 2005). The fact that it decreased at T+1 supports iGBR's interpretation of neuronal populations at work for binding and memory correspondence. Since the present study used iEEG, which has been shown to be insensitive to muscle and eye movements (Lachaux et al. 2003), results cannot be attributed to potentials produced by microsaccades and thus contrast with Yuval-Greenberg et al. (2008) results. They are however in agreement with Hassler et al. (2011) who, after correcting for microsaccades, recorded iGBR from posterior scalp

EEG electrodes related to object recognition. iGBR has also been recently reported in posterior brain regions for coherent perception of faces using magnetoencephalography (MEG; Grützner et al. 2010). Furthermore, other iEEG studies reported iGBR using attention and visual categorisation paradigms (Tallon-Baudry et al. 2005; Vidal et al. 2010).

The differential iGBR at the cuneus and lingual gyrus is a surprising finding since both lie on the banks of the calcarine fissure and compose the primary visual areas. These regions are organized in a retinotopic manner; with details in the lower visual field represented above the calcarine fissure and the upper visual field representations extending ventrally (Engel et al. 1997; Brewer et al. 2005). In a few studies, however, the lingual gyrus has been linked to visuospatial attention (Prox et al. 2007; Holmes et al. 2008). Namely, it has been found to be hyperactivated in children with attention deficit/hyperactivity disorder (ADHD) as a way to compensate for their deficit (Prox et al. 2007). Moreover, it has been suggested that when attention is focused to the upper visual field, visual search and object recognition in extrapersonal space would be facilitated (Previc 1990) although this finding is controversial (Rubin et al. 1996; Portin et al. 1999; Strother et al. 2010). Increased lingual iGBR at levels prior to recognition may represent a top-down modulation of attention for close-to-be-recognised objects because

the bottom-up representations are still too imprecise. At the level of recognition, this modulation does not need to be as intense since bottom-up processes are now defined enough to permit recognition, as measured by the peak iGBR intensity at the cuneus and the LOC at this point.

At Time 1, two parietal clusters were identified; the precuneus peaking at T-1 and the SPL at T. Using MEG, a high iGBR has also been reported from these regions when perceiving coherent Mooney faces (Grützner et al. 2010). The precuneus and SPL are known to play a role in top-down spatial attentional modulation (Wagner et al. 2005; Hahn et al. 2006; Grützner et al. 2010). However, in the present study, the precuneus and SPL responded preferentially to different conditions. The precuneus has been linked to memory-related imagery (Fletcher et al. 1995; Dolan et al. 1997), suggesting that at T-1, patients may be working hard to make sense out of the stimuli by using visual imagery strategies to fill-in empty spaces of fragmented images and reconstruct the images. By contrast, the SPL is suspected to mediate the matching of representations to memory templates and to be linked to accumulation of mnemonic evidence (Wagner et al. 2005). Moreover, in monkeys, the lateral intraparietal area, equivalent to the lateral posterior parietal cortex in humans, has recently been linked to visual categorisation (Swaminathan and Freedman 2012). Thus, at T, an increased synchronisation in the SPL and bottom-up areas

(cuneus and LOC) may signal a correspondence of cortical representations which allows recognition.

Recognising the same images 24 hours later revealed a different distributed network of activation. First, less electrodes responded significantly which is consistent with the repetition suppression effect (Gruber and Müller 2005). Moreover, different electrodes showed preferential iGBR to conditions. This may be due to the fact that different top-down processes were in effect. At Time 2, a prefrontal mediated top-down facilitation at the moment of recognition became evident whereas parietal cortices no longer responded selectively. IFG and SFG clusters may correspond respectively to the lateral ventral prefrontal cortex (LVPFC) and the dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC) which have been commonly linked to the retrieval process of episodic memory (Christoff and Gabrieli 2000; Raposo et al. 2009; Shimamura 2011). In particular, LVPFC activation may specifically reflect retrieval of semantic information from episodic memory (Raposo et al. 2009; Shimamura 2011), which is crucial at Time 2 but did not apply at Time 1.

A proposed model of object recognition stipulates that rapid low-frequency information from objects to be recognised is rapidly sent through the magnocellular pathway to prefrontal cortices (Bar 2003; Bar

et al. 2006; Kveraga et al. 2007). These areas would integrate the low-frequency information and propose possible object representations to bottom-up areas. When a match occurs, recognition happens. In the present study, prefrontal areas were involved only at Time 2 and seemed to be related to episodic memory. Notice that the SFG cluster showed a very rapid peak of iGBR (at 0-100ms) at recognition which is consistent with the model. However, when objects were presented for the first time, only parietal areas were implicated. Thus, it is possible that previous reports of iGBR in prefrontal areas to stimuli presented for a single time were in fact related to microsaccades (Yuval-Greenberg et al. 2008; Hassler et al. 2011), or these regions only present activity in lower frequency bands, as suggested in studies reporting alpha/beta-band responses (Bar et al. 2006; Sehatpour et al. 2008).

In conclusion, this study was able to show that iGBR is related to object recognition but varies according to regions. For areas implicated in bottom-up processes, a high iGBR was associated with recognition. However, top-down processes changed according to the task demands, whether involving attention, visual imagery and memory comparisons of representations (Time 1) or involving attention and retrieval from episodic memory (Time 2). One constraint to this study is that some clusters were composed of a relatively small number of electrodes. This

may be due to the fact that the brain coverage was limited by the electrode implantations for which we did not have any control because of ethical concerns. Nevertheless, the iEEG technique has the best possible spatial and temporal resolution and since results agree with but also extend previous research, we are confident that they constitute the best measures of the electrophysiological correlates of visual perception.

Acknowledgments: We are grateful to the staff at the CHUM Notre-Dame for their cooperation on the recordings. This research was supported by the Canada Foundation for Innovation (grant number 8784), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (grant number: 8622-2009) and the Canada Research Chairs awarded to F.L. (grant number 950-204925) and M.L. (grant number 950-206863), as well as the Fonds de Recherche du Québec-Santé (grant number 5253).

TABLES

Table 1 Description of clusters for both Time 1 and Time 2

	Talairach coordinates of the cluster's center (x,y,z)		Highest iGBR power	
	Time 1	Time 2	Time 1	Time 2
Cuneus	5,-86,21	2, -89,20	T	T
Lingual gyrus	-12,-83,-10	0, -78,-4	T-1	T-1
Precuneus	-8,-80,47	----	T-1	----
SPL	22,-61,61	----	T	----
LOC	49,-50,-15 ^a	52,-55,-10	T	T
SFG	----	17,42,23 ^b	----	T
IFG	----	60,19,12 ^c	----	T

^{a,b,c}The x-coordinate represents the mean of absolute values, with the left hemisphere showing a negative x-value. iGBR: induced gamma-band response; SPL: superior parietal lobule; LOC: lateral occipital complex; SFG: superior frontal gyrus; IFG: inferior frontal gyrus; OFC: orbitofrontal gyrus; T: threshold of recognition; T-1: one level prior to recognition.

FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Fragmented images paradigm and implantation schema.

(A) The fragmented images task consists in presenting line drawings of common objects fragmented over 8 levels using the methods of ascending limits. Level 1 corresponds to the least complete image and level 8 to the complete form. In this study, between 90 and 150 different sets of images were presented to participants. Stimuli were presented for one second after which participants were asked to say if they recognised the object. If they did, this level was marked as the threshold of recognition (T) and prior levels were identified accordingly as T-2 and T-1 and the next level as T+1. The task was administered once (Time 1) and 24 hours later (Time 2). According to Snodgrass and Corwin (1988), when images are presented a second time, T should occur at an earlier level, which is what we found. (B) Picture of the implantation of subdural grid of electrodes over the brain of one patient (left). Coronal section (middle) and horizontal section (right) of post-implantation MRIs displaying electrode (black dots) localisations.

Figure 2. Time-frequency analyses. (A) Example of an iGBR elicited at the electrode G215 in one patient at Time 1. Time-frequency graphs are displayed from left to right at T-2, T-1, T and T+1. (B) Larger representation of the T time-frequency graph presented in (A). For temporal analysis, mean power values of 5 time windows (0-100ms, 100-200ms, 200-400ms, 400-600ms and 600-800ms) comprised between 30 and 100Hz were calculated. (C) Brain representations of mean power values calculated at each time window for the electrode G215 localised over the middle occipital gyrus (Talairach coordinates: 29,-89,19). The dots represent the electrode location and their color represents the power value according to the scale depicted in (B).

Figure 3. General pattern of iGBR. Representations of electrodes displaying an iGBR which was significantly greater than baseline over the lateral (A) and the medial (B) portion of the brain. Each dot represents a significant electrode and its color corresponds to the mean power value for each time window. This is an example of iGBR at Time 1 for T. At Time 2 for the same threshold T condition, the response distribution displayed similar patterns (C-lateral and D-medial), but amplitude and extent of activation were generally lower.

Figure 4. Spatio-temporal dynamics of iGBR according to conditions.

(A) and (B) depict the location and name of each cluster represented by dots. (C-F) represent the mean power value for each cluster at the corresponding time window and condition on the medial (C,E) and the lateral (D,F) view of the brain for Time 1 (C,D) and Time 2 (E,F).

REFERENCES

Allison, T., Puce, A., Spencer, D.D., & McCarthy, G. (1999). Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cerebral Cortex*, *9*, 415-430.

Bar, M. (2003). A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*, 600-609.

Bar, M., Kassam, K.S., Ghuman, A.S., Boshyan, J., Schmid, A.M., Dale, A.M., Hämäläinen, M.S., Marinkovic, K., Schacter, D.L., Rosen, B.R., & Halgren, E. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*, 449-454.

Brewer, A.A., Liu, J., Wade, A.R., & Wandell, B.A. (2005). Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral occipital cortex. *Nature Neuroscience*, *8*, 1102-1109.

Christoff, K., & Gabrieli, J.D.E. (2000). The frontopolar cortex and human cognition: evidence for a rostrocaudal hierarchical organization within the human prefrontal cortex. *Psychobiology*, *28*, 168-186.

Dolan, R.J., Fink, G.R., Rolls, E., Booth, M., Holmes, A., Frackowiak, R.S., & Friston, K.J. (1997). How the brain learns to see objects and faces in an impoverished context. *Nature*, *389*, 596-599.

Doniger, G.M., Foxe, J.J., Murray, M.M., Higgins, B.A., Snodgrass, J.G., Schroeder, C.E. & Javitt, D.C. (2000). The activation timecourse of ventral visual stream object-recognition areas: High density electrical mapping of perceptual closure processes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 615-621.

Engel, S.A., Glover, G.H., & Wandell, B.A. (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex*, *7*, 181-192.

Fletcher, P.C., Frith, C.D., Baker, S.C., Shallice, T., Frackowiak, R.S., & Dolan, R.J. (1995). The mind's eye—precuneus activation in memory-related imagery. *NeuroImage*, *2*, 195-200.

Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, *41*, 1409-1422.

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

Gruber, T., Müller, M.M., & Keil, A. (2002). Modulation of induced gamma band responses in a perceptual learning task in the human EEG. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*, 732-744.

Grützner, C., Uhlhass, P.J., Genc, E., Kohler, A., Singer, W., & Wibral, M. (2010). Neuroelectromagnetic correlates of perceptual closure processes. *Journal of Neuroscience*, *30*, 8342-8352.

Hahn, B., Ross, T.J., & Stein, E.A. (2006). Neuroanatomical dissociation between bottom-up and top-down processes of visuospatial selective attention. *NeuroImage*, *35*, 842-853.

Hassler, U., Barreto, N.T., & Gruber, T. (2011). Induced gamma band responses in human EEG after the control of miniature saccadic artifacts. *NeuroImage*, *57*, 1411-1421.

Holmes, N.P., Spence, C., Hanse, P.C., Mackay, C.E., & Calvert, G.A. (2008). The multisensory attentional consequences of tool use: a functional magnetic resonance imaging study. *PLoS One*. *3*, e3502.

Krishnan, G.P., Skosnik, P.D., Vohs, J.L., Busey, T.A., & O'Donnell, B.F. (2005). Relationship between steady-state and induced gamma activity to motion. *NeuroReport*, *25*, 625-630.

Kveraga, K., Boshyan, J., & Bar, M. (2007). Magnocellular projections as the trigger of top-down facilitation in recognition. *Journal of Neuroscience*, *27*, 13232-13240.

Lachaux, J.P., Rudrauf, D., & Kahane, P. (2003). Intracranial EEG and human brain mapping. *Journal of Physiology Paris*, *97*, 613-628.

Lancaster, J.L., Woldorff, M.G., Parsons, L.M., Liotti, M., Freitas, C.S., Rainey, L., Kochunov, P.V., Nickerson, D., Mikiten, S.A., & Fox, P.T. (2000). Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*, *10*, 120-131.

Makin, A.D.J., Ackerley, R., Wild, K., Poliakoff, E., Gowen, E., & El-Deredy, W. (2011). Coherent illusory contours reduce microsaccade frequency. *Neuropsychologia*. *49*, 2798-2801.

Portin, K., Vanni, S., Virsu, V., & Hari, R. (1999). Stronger occipital cortical activation to lower than upper visual field stimuli. *Experimental Brain Research*, *124*, 287-294.

Previc, F.H.. (1990). Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: its ecological origins and neurophysiological implications. *Behavioral and Brain Sciences*, *13*, 519-575.

Prox, V., Dietrich, D.E., Zhan, Y., Emrich, H.M., & Ohlmeier, M.D. (2007). Attentional processing in adults with ADHD as reflected by event-related potentials. *Neuroscience Letters*, *419*, 236-241.

Raposo, A., Han, S., & Dobbins, I.G. (2009). Ventrolateral prefrontal cortex and self-initiated semantic elaboration during memory retrieval. *Neuropsychologia*, *47*, 2261-2271.

Rubin, N., Nakayama, K., & Shapley, R. (1996). Enhanced perception of illusory contours in the lower versus upper visual hemifields. *Science*, *271*, 651-653.

Sehatpour, P., Molholm, S., Javitt, D.C., & Foxe, J.J. (2006). Spatiotemporal dynamics of human object recognition processing: An integrated high-density electrical mapping and functional imaging study of “closure” processes. *NeuroImage*, *29*, 605-618.

Sehatpour, P., Molholm, S., Schwartz, T.H., Mahoney, J.R., Mehta, A.D., Javitt, D.C., Stanton, P.K., & Foxe, J.J. (2008). A human intracranial study of long-range oscillatory coherence across a frontal-occipital-

hippocampal brain network during visual object processing. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A*, *105*, 4399-4404.

Shimamura, A.P. (2011). Episodic retrieval and the cortical binding of relational activity. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *11*, 277-291.

Snodgrass, J.G., & Corwin, J. (1988). Perceptual identification thresholds for 150 fragmented pictures from the Snodgrass and Vanderwart picture set. *Perceptual and Motor Skills*, *67*, 3-36.

Strother, L., Aldcroft, A., Lavell, C., & Vilis, T. (2010). Equal degrees of object selectivity for upper and lower visual field stimuli. *Journal of Neurophysiology*, *104*, 2075-2081.

Swaminathan, S.K., & Freedman, D.J. (2012). Preferential encoding of visual categories in parietal cortex compared with prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, *15*, 315-320.

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

Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Hénaff, M.A., Isnard, J., & Fischer, C. (2005). Attention modulates gamma-band oscillation differently in the

human lateral occipital cortex and fusiform gyrus. *Cerebral Cortex*, *15*, 654-662.

Vidal, J.R., Ossandon, T., Jerbi, K., Dalal, S.S., Minotti, L., Ryvlin, P., Kahane, P., & Lachaux, J.P. (2010). Category-specific visual responses: An intracranial study comparing gamma, beta, alpha and ERP response selectivity. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*, 4:195.

Wagner, A.D., Shannon, B.J., Kahn, I., & Buckner, R.L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*, 445-453.

Yuval-Greenberg, S., Tomer, O., Keren, A.S., Nelken, I., & Deouell, L.Y. (2008). Transient induced gamma-band response in EEG as a manifestation of miniature saccades. *Neuron*, *58*, 429-441.

FIGURES

Figure 1.

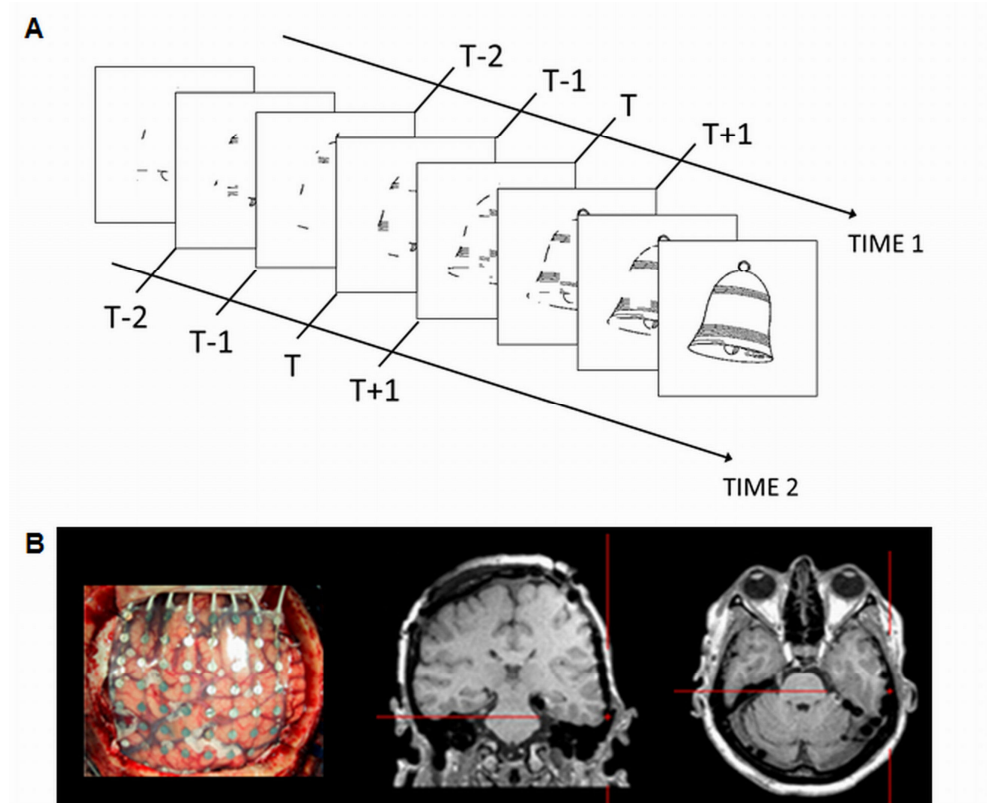


Figure 2.

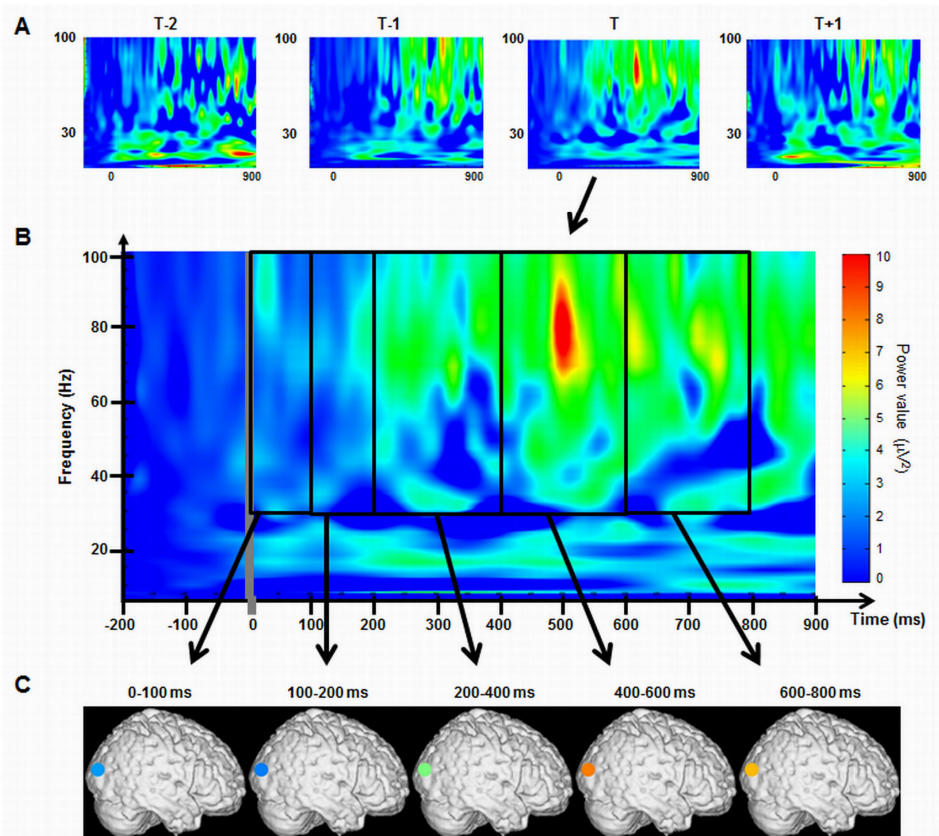


Figure 3.

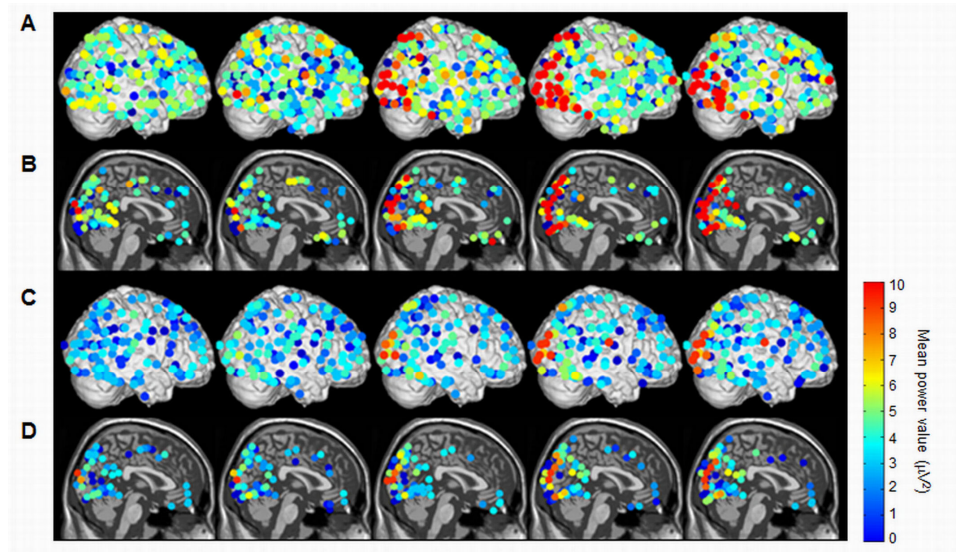
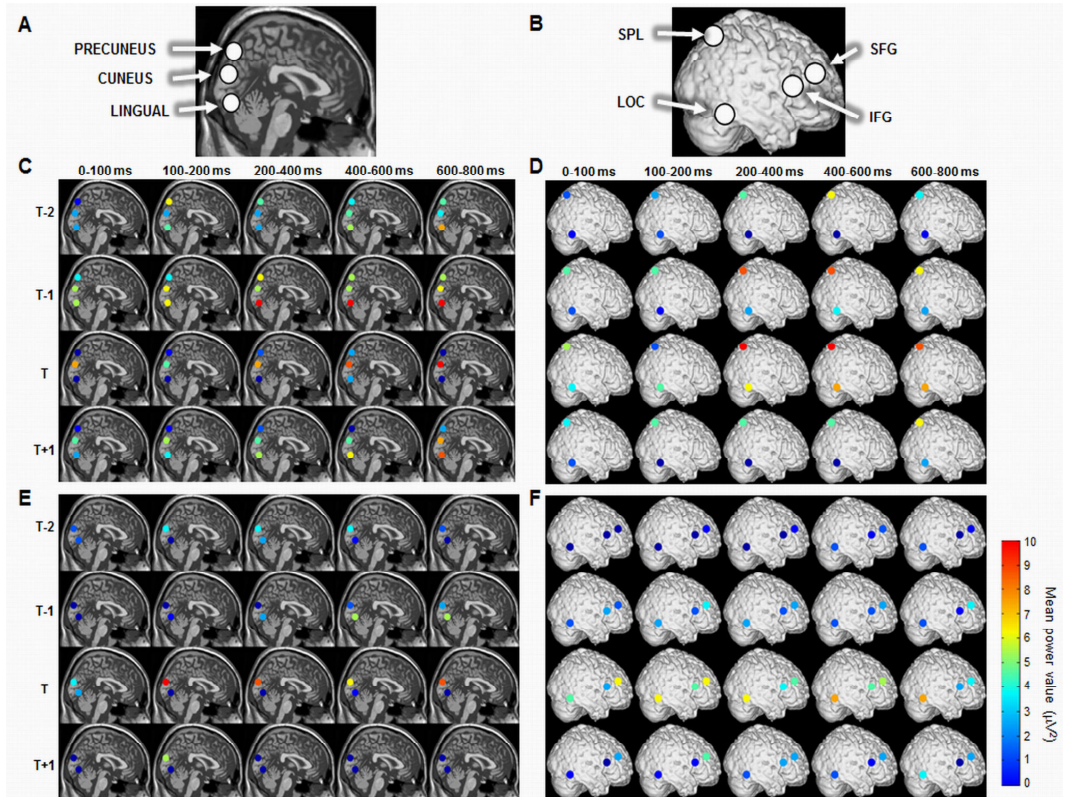


Figure 4.



ARTICLE 2: Recognizing an object from the sum of its parts: An intracranial study on the role of alpha rhythms

**Recognizing an object from the sum of its parts: An intracranial
study on the role of alpha rhythms**

Josie-Anne Bertrand¹, Julie Tremblay², Maryse Lassonde^{1,2}, Phetsamone
Vannasing², Dang Khoa Nguyen³, Manon Robert¹, Alain Bouthillier³,
Franco Lepore^{1,2}.

¹Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de
Montréal, Montréal, Québec, Canada;

²Centre de Recherche de l'Hôpital Ste-Justine, Montréal, Québec,
Canada;

³Centre Hospitalier de l'Université de Montréal, Hôpital Notre-Dame,
Montréal, Québec, Canada.

Article soumis à la revue Journal of Cognitive Neuroscience le 29 mai
2012.

Abstract

Little is known about the role of alpha rhythms in object recognition. Alpha has been generally proposed to play a significant role in attention and memory, and to be particularly important for the mediation of long-distance communication between neuronal populations. However, how these apply to object recognition is still unclear. This study aimed at describing the spatio-temporal dynamics of alpha rhythms while recognizing fragmented images of objects presented for the first time and presented again 24 hours later. Intracranial electroencephalography was performed in six epileptic patients undergoing presurgical evaluation. Time-frequency analysis revealed a strong alpha activity, mainly of the evoked type, propagating from posterior cerebral areas to anterior regions, which was similar whether the objects were recognized or not. Phase coherence analysis, however, showed clear phase synchronisation specific for the moment of recognition. Twenty-four hours later, frontal regions displayed stronger alpha activity and more distributed phase synchronisation than when images were presented for the first time. In conclusion, alpha amplitude seems to be related to general attentional processes. Phase coherence analysis suggests a communicational role of alpha activity in object recognition, which may be important for the comparison between bottom-up representations and memory templates.

In the past decades, several studies have tried to understand the cerebral electrophysiological mechanisms responsible for object recognition. The focus has been mainly on the induced gamma-band response (iGBR) recorded from scalp electroencephalography (EEG). iGBR has been related to coherent perception of visual stimuli and is thought to represent the synchronization of neuronal populations involved in feature binding and comparisons with memory (Tallon-Baudry and Bertrand, 1999; Gruber et al., 2002; Grutzner et al., 2010; Hassler et al., 2011). However, recent evidence attributes a significant role to the alpha rhythm for visual perception (Freunberger et al., 2008; Voytek et al., 2010). Its specific function is still unclear and a number of interpretations have been proposed.

First, it has been suggested that a reduced alpha intensity, or event-related desynchronization (ERD), results from brain activation due to the fact that eye opening, visual stimuli or increased attention evoke a decrease in alpha amplitude (Pfurscheller, 2001; Klimesch, et al. 2011). Alternately, an increased alpha event-related synchronization (ERS), observed during retention intervals of working memory and short term memory tasks, is

thought to reflect cortical inhibition for irrelevant stimuli (Jensen et al., 2002; Busch et al., 2003; Sauseng et al., 2005). At the end of the retention period, an ERD is triggered by the subject's response. Based on this result, Klimesch et al. (2011) suggested that ERD must be related to access and retrieval from memory. Similarly, in object recognition tasks, ERD in posterior brain regions was strongest for recognized objects than for unrecognized stimuli, supporting the link between ERD and retrieval from semantic memory (Vannieuw et al., 1997; Freunberger et al., 2008). However, other results argue against this ERD/ERS activation/inhibition hypothesis by showing that parietal ERS can be linked to better and faster performances (Linkenhaer-Hansen et al., 2004). Moreover, Palva and Palva (2007) proposed that analysing evoked mean alpha amplitude, as done in most experiments, can mask positive alpha effects which are not phase-locked to the stimulus. Trial-by-trial, induced power and phase analyses may be more appropriate. Thus, they argued that the ERD recorded after a working memory task's retention intervals may simply reflect the end of attentional processes rather than activation.

Studies on phase coherence analyses suggested that alpha rhythm may act as a means of long-distance communication between brain regions,

namely, the frontal and posterior regions, whereas iGBR may represent local communication between neuronal assemblies (von Stein and Sarnthein, 2000). Alpha activity may modulate iGBR in precise regions such that parallel visual processing can efficiently occur (Osipova et al., 2008; Voytek et al., 2010). In relation to this, Bar et al. (2006) proposed a model of object recognition in which visual information is rapidly sent through the magnocellular pathway to prefrontal cortices for rapid integration. From this blurred information processing, the prefrontal cortex would be able to generate possible candidates of the object's identity by accessing semantic memory, and to provide them to the bottom-up processes. This top-down modulation would facilitate recognition by decreasing the number of comparisons between the object's representation and memory templates. Using magnetoencephalography (MEG) and functional magnetic resonance imaging (fMRI), an early alpha phase coherence between orbitofrontal cortex (OFC) and occipital regions, and a later phase coherence between OFC and temporal regions during object recognition suggested that the OFC may subserve the function of generating possible candidates to bottom-up processes and may do so by using the alpha rhythm as a way to communicate (Bar et al., 2006).

Alpha rhythm is also thought to play a significant role in attentional top-down modulation. For example, conscious awareness of visual stimuli was found to be dependent on the alpha phase angle (Busch et al, 2009; Matthewson et al., 2009; Dugué et al., 2011). Moreover, evoked alpha power amplitude was shown to increase according to load in working memory (Jensen et al., 2002). Decreased performances at a visual working memory task were also linked to a reduced pre-stimulus alpha coherence between frontal and posterior brain regions provoked by transcranial magnetic stimulation (TMS) over prefrontal cortex (Zanto et al., 2011). This supports the idea that the alpha rhythm mediates attentional top-down modulation of prefrontal cortices over occipital regions involved in visual processing.

The present study generally aimed at describing the role of alpha rhythm in object recognition. We used the intracranial EEG (iEEG) technique, which consists in the implantation of subdural grid and/or depth electrodes on the brain of epileptic patients undergoing presurgical evaluation for epileptic foci localization (Figure 1a). This technique has the best spatial and temporal resolution, and represents an outstanding opportunity to investigate the spatio-temporal dynamics of alpha rhythms

while recognizing objects. We thus used images of different objects fragmented over eight levels, presented in such a way that the object became more and more recognizable as successive stimuli were presented (Figure 1b). This task gives the unique opportunity to compare the alpha activity elicited at the moment of recognition (threshold of recognition, T) to previous levels (T-2 and T-1) and to the next level (T+1). Moreover, it has been shown that when fragmented images were presented a second time, recognition happened at prior levels as a consequence of top-down facilitation (Snodgrass and Corwin, 1988; Viggiano and Kutas, 2000). To examine the role of the alpha rhythm in this top-down facilitation, we presented the same paradigm to the patients 24 hours later (Time 2). Analyses were performed using separate as well as total (induced + evoked) time-frequency analyses to assess which response provides the more accurate information about the amplitude of alpha activity triggered by visual stimuli. Moreover, phase coherence analyses were performed to investigate the communicational nature of alpha rhythms.

Insert Figure1 approx. here

METHODS

Participants

Electrodes were implanted over the brain of six patients (4 men, mean age 27.5 ± 14.2 years) undergoing pre-surgical evaluation for localization of epileptic foci. All patients were right-handed and were left-hemisphere dominant for language. They all had normal or corrected-to-normal vision. This study was approved by the CHUM (Centre Hospitalier de l'Université de Montréal) ethics committee. All patients signed an informed consent form before participating to the study.

Stimuli and task

Stimuli, taken from a bank of images designed by Snodgrass and Corwin (1988), were line drawings of common objects. Each image of an object was fragmented over 8 levels, level 1 representing the most fragmented version of the object and level 8 representing the image in its complete form (Figure 1b). Each image was presented in such a way that the objects gradually became recognizable. Stimuli appeared on a 17 inches monitor (1280x1024 pixels) using E-Prime software (Psychology Software Tools, Inc. Pittsburg, PA, USA). Images were displayed for 1 second after which participants were asked if they recognized the object. Interstimuli intervals were variable and long enough to minimize the

effect of the verbal response on recordings. Patients were asked at all time to fixate the center of the screen. Between 90 and 150 sets of images were presented depending on the patient's collaboration and level of fatigue. All eight images composing a set were presented even if patients recognized the objects earlier. The same task was presented about 24 hours later, without advising participants that the same fragmented images were going to be presented. The order of stimulus presentation was randomized.

Localization of electrodes

Subdural grid and/or strip electrodes were implanted over the brain of patients with up to 124 contact points, strategically localized according to the presurgical evaluation. To avoid contamination of the data by epileptic activity, all selected electrodes in this study were situated away from epileptic zones identified by an expert epileptologist. Localization was performed by first co-registering post-implantation MRIs of all patients onto the Montreal Neurological Institute template and then converting the electrode's Stellate Gridview coordinates to Talairach coordinates. Electrodes locations were determined according to the Talairach Daemon atlas (Lancaster et al., 2006). In total, 525 electrodes were analyzed for all patients combined; 80 in the occipital lobe, 102 in

the parietal lobe, 134 in the temporal lobe and 209 in the frontal lobe. OFC was defined as in Kringelbach (2005). Twenty-eight electrodes were localized over the OFC.

Data analysis

Data acquisition was performed with a sampling rate ranging from 200 to 2000Hz, depending on patients. Using Brain Vision Analyzer (version 1.0, Brain Products, Germany), EEG segments at the moment of recognition were marked as the threshold of recognition (T). Previous levels were marked as T-1 and T-2 and the next level as T+1 (Figure 1b). All segments containing epileptic activity or a signal amplitude of $\pm 350\mu\text{V}$ were rejected since they constituted an obvious artefact. Data were filtered from 0.05 to 100Hz (24dB/oct). An average reference was applied to the data. Each trial was segmented from -200ms to 1000ms.

Time-frequency analysis. Time-frequency analyses were performed over each trial using complex Gaussian Morlet's wavelets which generate a complex wavelet, w , for different frequencies (σ_f) and time domain (σ_t) around a central frequency f_0 according to:

$$w(t, f_0) = A \exp(-t^2/2\sigma_t^2) \exp(2i\pi f_0 t) \quad (1)$$

with

$$A = (\sigma_t \sqrt{\pi})^{-1/2} \quad (2)$$

and

$$\sigma_f = 1 / 2\pi\sigma_t \quad (3)$$

Wavelets were calculated in the frequency range of 6 to 100Hz in 2Hz linear steps. The ratio f/σ_f was set to 7, with f corresponding to the central frequency of the wavelet and σ_f its standard deviation. Data was baseline corrected using -200 to -50ms epochs. A total power value for each trial at time t and frequency f resulted from this analysis. Time-frequency analysis was also performed over the mean ERP and was subtracted from the total response to result in a purely induced response.

Mean total power values of five time-windows were calculated using MATLAB (version 7.9.1.705, The MathWorks, Inc, MA, USA). The windows comprised all wavelet points from 8.65 and 13.86 Hz (consisting mainly of upper alpha frequency) in the time intervals 0 to 100ms, 100 to 200ms, 200 to 400ms, 400 to 600ms and 600 to 800ms (Figure 2b). Mean total power values of each electrode at each window were then plotted over an MRI template according to Talairach coordinates (Figure 2c). In figure 3, all electrodes were plotted over the

right hemisphere for the lateral view of the brain and on the left hemisphere for the medial portion of the brain for better comprehension.

Insert Figure 2 approx. here

Phase coherence analysis. Coherence analyses were performed according to the event-related cross-coherence procedures described in Delorme and Makeig (2004) adapted to MATLAB. It consists in the trial-by-trial measure of coupling between signals of electrode pairs that reveal the degree of synchronisation between the two selected electrodes. The obtained value represents the magnitude of cross-coherence centered at the time and frequency of the wavelets and varies from 0 (absence of synchronisation) to 1 (perfect synchronisation). Electrode pairs compared in the phase coherence analysis were all electrodes implanted in different cerebral lobes of each patient.

Statistical analyses

SPSS (version 19.0.0, IBM Company, USA) was used for statistical analyses. A paired t-test was applied to compare Time 1 and Time 2 level at which T happened. Significance was set to a p-value of <0.05 .

Since variables were not normally distributed, non-parametric analyses were performed. To compare the activity of each electrode to baseline, the Kolmogorov-Smirnov test was applied. The number of significant electrodes at Time 1 and Time 2 were compared using a paired-t test. A p-value <0.05 was considered significant. For both amplitude and phase coherence analysis, conditions were compared using the Friedman test and post-hoc analyses were done with Wilcoxon Signed-Rank Tests. A p-value of <0.008 was used to correct for multiple comparisons between conditions. Time 1 and Time 2 alpha powers over each electrode were compared using the Wilcoxon Signed-Rank Test.

Phase coherences were tested for significance using the bootstat permutation algorithm described in Delorme and Makeig (2004) adapted to MATLAB. A p-value < 0.05 was set for significance. Peak coherence values between 8.65 and 13.86 Hz and 0 and 800ms were compared between conditions using Friedman Test and Wilcoxon Signed-Rank Test (a p-value < 0.008 was used to correct for multiple comparisons). Time

points of peak values were also compared between conditions using the same non-parametric tests. Time points were further compared between pairs of regions involved in the coherence (for example, occipital-frontal vs frontal-temporal) using Kruskal-Wallis and Mann-Whitney Tests.

RESULTS

Behavioural data

Images were recognized at earlier levels for Time 2 (mean T level \pm SD: 3.78 ± 1.85) compared to Time 1 (mean T level \pm SD: 4.79 ± 1.74 ; $p < 0.001$).

Spatio-temporal dynamic of alpha rhythm at Times 1 and 2

Significantly fewer electrodes responded more than baseline at Time 2 (mean \pm SD: 210.35 ± 76.41) compared to Time 1 (mean \pm SD: 441.20 ± 58.92 , $p < 0.001$). At both Times 1 and 2, no desynchronization of alpha activity was found compared to baseline (negative alpha power after baseline normalization). When comparing induced and total responses, the activity could be mostly attributed to an evoked response (Figure 2a compared to 2b).

A temporal propagation of alpha activity from posterior to anterior brain regions was observed for all conditions of Times 1 and 2. The activity at Time 1 for T is displayed as an example in Figure 3a. Time 2 activity was similar. First, a very rapid response was seen in the most occipital areas between 0 and 100ms, after which the activity propagated to parietal and

temporal cortices. Frontal regions showed an increase in alpha power at later stages of processing, namely starting at about 400ms after stimulus onset, whereas occipital areas showed a reduction in alpha power.

For both Time 1 and Time 2, alpha responses were not significantly different between conditions. However, at Time 2, the amplitude of the alpha power was superior in frontal regions and inferior in occipital regions than at Time 1 on all conditions (Figure 3b).

Insert Figure 3 approx. here

Alpha coherence analyses

At Time 1, only phase coherences at T reached significance compared to baseline. Magnitudes of coherence were thus significantly higher at T than at other conditions (Figure 4A, $p < 0.001$). At T, primary visual cortices displayed 16 significant phase coherences with the LOC, 13 with parietal cortices and none with prefrontal areas (Table 1). The LOC

showed 8 alpha phase coherence with parietal electrodes and 9 with prefrontal electrodes. Twelve alpha coherences were significant between electrodes implanted over parietal cortices and prefrontal cortices. Of the 28 electrodes implanted over the OFC, none displayed significant phase coherence. Note, however, that the 28 electrodes implanted over the OFC were in three patients with predominantly frontal coverage. No coherence analysis between the OFC and occipital regions was possible.

Insert Figure 4 approx. here

At Time 2, the same between-condition pattern was observed; only T phase coherences were significant and were of higher magnitude compared to other conditions (Figure 4B; $p < 0.001$). Primary visual areas showed significant phase coherence with 17 electrodes implanted over the LOC, 30 with parietal cortices and 17 with prefrontal cortices (Table 1). LOC displayed 30 significant phase coherence with parietal areas (namely 28 with electrodes in the superior parietal lobule) and 48 with prefrontal areas. In the OFC, 3 electrodes showed significant phase coherence with electrodes implanted over the LOC. Twenty-one phase coherences were significant between parietal and prefrontal regions.

A higher number of phase coherence was found at Time 2 compared to Time 1 for all regions ($p < 0.001$), except for phase coherence between the primary visual areas and the LOC which remained the same. Phase coherence values did not differ between Time 1 and Time 2. Phase coherences occurred at variable time points such that no temporal pattern could be observed between pairs of regions.

Insert Table 1 approx. here

DISCUSSION

This study reported an important alpha activity generated by visual stimuli, propagating rapidly from posterior to anterior regions of the brain. This pattern was observed at both Time 1 and Time 2 without any difference between recognition levels. Doing the task 24 hours later involved a higher alpha activity in frontal regions and a decreased activity in occipital regions compared to when images were recognized for the first time. Phase coherences analysis revealed a different pattern. Only coherences at the moment of recognition were significant. Whereas fewer electrodes showed significant power amplitudes at Time 2 compared to Time 1, phase coherence number increased significantly at Time 2. Namely, this increase was strongest between bottom-up and top-down electrode pairs.

The alpha activity found in this study was mainly positive at all times, despite the fact that the response was essentially of the evoked type. However, occipital areas, after an increase in alpha activity (ERS) between 0 and 400ms, displayed a return-to-baseline alpha power which could be interpreted as an ERD. The spatio-temporal dynamic of the ERS was consistent with common cortical activations of the ventral and dorsal

visual pathway as revealed by coupling fMRI and MEG (Bar et al., 2006). In contrast, the ERD at 400ms seems to reflect the end of attentional modulation to occipital regions as visual processing at this point involves more anterior regions such as the temporal areas for object representation and frontal areas for retrieval in memory. Hence, these findings argue against the ERD/ERS activation/inhibition hypothesis. This may be due to the superior spatial and temporal resolution of the iEEG technique.

Differences in alpha intensity between Time 1 and Time 2 suggest different top-down mechanisms. At Time 1, patients had to rely more intensely on bottom-up processes for perceptual closure of the fragmented images. At Time 2, recognition was facilitated by episodic memory. Hence, the reduced alpha activity in bottom-up regions for Time 2 may reflect a decrease in attentional modulation over these regions for the benefit of prefrontal cortices which are known to play an important role in the retrieval process of episodic memory (Christoff and Gabrieli, 2000; Raposo and Dobbins, 2009; Simamura, 2011).

Moreover, given that alpha amplitude did not vary according to conditions and that phase coherence was strongly associated with

recognition, these results suggest that alpha rhythms play a role, at least in part, in semantic (at Time 1) and episodic (at Time 2) memory. However, alpha rhythms do not seem to be related to the intensity of information processing since its power did not vary between conditions. Instead, phase coherence analyses seem to reveal a communicational role between regions. Indeed, alpha may mediate the transfer of information for the comparisons between the cortical representation of the object to be recognized and memory templates such that when a correspondence occurs, alpha phases align more precisely and recognition happens. This relates to the resonance concept proposed by Grossberg (1995). Moreover, alpha phase coherence is more distributed when episodic memory templates are additionally involved, suggesting that it is not specific to one memory type.

This role of alpha mediating communication between bottom-up and top-down regions, supports the model proposed by Bar et al. (2006). However, in this model, the OFC occupied an integral part which was not the case in the present experiment. Bar et al. (2006) used a repetition priming task and here, significant coherence between OFC and temporal regions occurred only at Time 2, suggesting that the OFC may be

involved in the recognition facilitation of repeated stimuli rather than at the first recognition of objects. However, since no coherence analysis between the OFC and occipital regions was possible, the involvement of the OFC at first recognition of objects cannot be totally ruled out. Moreover, we were unable to replicate the temporal dynamics suggested in their study. Instead, we found a high variability in the timing of alpha coherence. This may be explained by the high number of feedforward and feedback projections between cerebral regions which were more precisely revealed in this study because of the higher temporal and spatial resolution of the iEEG technique.

In conclusion, our results suggest that the role of alpha rhythm in object recognition is two-fold. First, the amplitude of the synchronisation seems to be related to attentional modulation such that an increase in power suggests activation of the underlying regions, in contrast to previous ERD-activation hypotheses. Moreover, alpha seems to mediate a communicational role by synchronising its phase between regions so that memory templates can be transferred to bottom-up processes for comparisons.

TABLE

Table 1. Number of significant alpha coherence per regions at T

	TIME 1						TIME 2					
	LOC	Precuneus	SPL	SFG	MFG	IFG	LOC	Precuneus	SPL	SFG	MFG	IFG
Cuneus	11	2	1	0	0	0	5	2	8	2	2	1
Lingual	5	6	4	0	0	0	12	2	12	2	7	3
LOC	-----	2	4	3	3	3	-----	2	28	17	23	8*
Precuneus	-----	-----	-----	4	2	4	-----	-----	-----	3	0	0
SPL	-----	-----	-----	2	0	0	-----	-----	-----	2	13	3
Total	16	10	9	9	5	7	17	6	48	26	45	15

*Includes 3 electrodes as part of the OFC. T: threshold of recognition; LOC: lateral occipital complex; SPL: superior parietal lobule; SFG: superior frontal gyrus; MFG: middle frontal gyrus; IFG: inferior frontal gyrus.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. (A) Post-implantation MRIs of a patient implanted with a grid of electrodes. From left to right, sagittal, coronal and horizontal sections representing an electrode implanted over the occipital cortex. (B) Example of a set of fragmented images at Time 1. The eight images composing each set were presented from the most fragmented image to the complete image. When patients recognized the object, this level was marked as the threshold of recognition (T). Prior levels were marked as T-1 and T-2 accordingly and the next level as T+1. Images were presented again 24 hours later (Time 2). When images are presented a second time, recognition happens at prior levels.

Figure 2. Example of a time-frequency graph displaying an induced (A) and total (B) alpha response at Time 1 for the electrode G46. For the total time-frequency analysis, mean power values were calculated in 5 time windows (0-100ms, 100-200ms, 200-400ms, 400-600ms, 600-800ms) comprised between 8.65 Hz and 13.86 Hz. Mean power values were plotted over brain representations according to their Talairach coordinates (C). Dots represent the location of electrode G46 (Talairach coordinates:

37, -72, 43) and colors represent the mean power values calculated from time windows in (B).

Figure 3. (A) Representations of electrodes from which a significant alpha response was recorded and their mean power values for each time window of Time 1 for condition T. (B) Percentage of the alpha response elicited at Time 2 compared to Time 1 at condition T. Each dot represents an electrode. A value of 300% represents an alpha response three times higher at Time 2 than at Time 1. Colors vary according to the scales next to the figures.

Figure 4. Examples of significant alpha phase coherences at Time 1 (A) and Time 2 (B) between electrodes in the occipital and parietal cortex, in the occipital and temporal cortex and also for Time 2 between electrodes in the temporal and frontal cortex.

REFERENCES

- Bar, M., Kassam, K.S., Ghuman, A.S., Boshyan, J., Schmid, A.M., Dale, A.M., et al. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 449-454.
- Busch, N.A., & Herrmann, C.S. (2003). Object-load and feature-load modulate EEG in a short-term memory task. *NeuroReport*, 14, 1721-1724.
- Busch, N.A., Dubois, J., & VanRullen, R. (2009). The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, 29, 7869-7876.
- Canolty, R.T., & Knight, R.T. (2010). The functional role of cross-frequency coupling. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 506-515.
- Christoff, K., & Gabrieli, J.D.E. (2000). The frontopolar cortex and human cognition: evidence for a rostrocaudal hierarchical organization within the human prefrontal cortex. *Psychobiology*, 28, 168-186.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134, 9-21.

Dugué, L., Marque, P., & VanRullen, R. (2011). The phase of ongoing oscillations mediates the causal relation between brain excitation and visual perception. *Journal of Neuroscience*, 31, 11889-11893.

Freunberger, R., Klimesch, W., Griesmayr, B., Sauseng, P., & Gruber, W. (2008). Alpha phase coupling reflects object recognition. *NeuroImage*, 42, 928-935.

Grossberg, S. (1995). The attentive brain. *American Scientist*, 83, 438-449.

Gruber, T., Müller, M.M., & Keil, A. (2002). Modulation of induced gamma band responses in a perceptual learning task in the human EEG. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 732-744.

Grützner, C., Uhlhaas, P.J., Genc, E., Kohler, A., Singer, W., & Wibral, M. (2010). Neuroelectromagnetic correlates of perceptual closure processes. *Journal of Neuroscience*, 30, 8342-8352.

Hassler, U., Barreto, N.T., & Gruber, T. (2011). Induced gamma band responses in human EEG after the control of miniature saccadic artifacts. *NeuroImage*, 57, 1411-1421.

Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J., & Lisman, J.E. (2002). Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex*, 12, 877-882.

Klimesch, W., Fellinger, R., & Freunberger, R. (2011). Alpha oscillations and early stages of visual encoding. *Frontiers Psychology*, 2, 118. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00118

Kringelbach, M.L. (2005). The human orbitofrontal cortex: linking reward to hedonic experience. *Nature Reviews Neuroscience*, 6, 691- 702.

Lancaster, J.L., Woldorff, M.G., Parsons, L.M., Liotti, M., Freitas, C.S., Rainey, L., et al. (2000). Automated Talairach Atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*, 10, 120-131.

Linkenhaer-Hansen, K., Nikulin, V.V., Palva, S., Ilmoniemi, R.J., & Palva, J.M. (2004). Prestimulus oscillations enhance psychophysical performance in humans. *Journal of Neuroscience*, 24, 10186-10190.

Matthewson, K.E., Gratton, G., Fabiani, M., Beck, D.M., & Ro, T. (2009). To see or not to see: prestimulus α phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, 29, 2725-2732.

Osipova, D., Hermes, D., & Jensen, O. (2008). Gamma power is phase-locked to posterior alpha activity. *PLoS One*, 3, e3990. doi: 10.1371/journal.pone.0003990.

Palva, S., & Palva, J.M. (2007) New vistas for α -frequency band oscillations. *Trends in Neurosciences*, 30, 150-158.

Pfurscheller, G. (2001). Functional brain imaging based on ERD/ERS. *Vision Research*, 41, 1257-1260.

Raposo, A., Han, S., & Dobbins, I.G. (2009). Ventrolateral prefrontal cortex and self-initiated semantic elaboration during memory retrieval. *Neuropsychologia*, 47, 2261-2271.

Sauseng, P., Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pecherstorfer, T., Freunberger, R., & Hanslmayr, S. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human Brain Mapping*, 26, 148-155.

Shimamura, A.P. (2011). Episodic retrieval and the cortical binding of relational activity. *Cognitive, Affective & Behavioral Neurosciences*, 11, 277-291.

Snodgrass, J.G., & Corwin, J. (1988). Perceptual identification thresholds for 150 fragmented pictures from the Snodgrass and Vanderwart picture set. *Perceptual and Motor Skills*, 67, 3-36.

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

Vanni, S., Revonsuo, A., & Hari, R. (1997). Modulation of the parieto-occipital alpha rhythm during object detection. *Journal of Neuroscience*, 17, 7141-7147.

Viggiano, M.P., & Kutas, M. (2000). Overt and covert identification of fragmented objects inferred from performance and electrophysiological measures. *Journal of Experimental Psychology. General*, 129, 107-125.

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

Voytek, B., Canolty, R.T., Shestyuk, A., Crone, N.E., Parvizi, J., & Knight, R. (2010). Shift in gamma phase-amplitude coupling frequency from theta to alpha over posterior cortex during visual tasks. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 191. doi: 10.3389/fnhum.2010.00191

Wagner, A.D., Shannon, B.J., Kahn, I., & Buckner, R.L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 445-453.

Zanto, T.P., Rubens, M.T., Thangavel, A., & Gazzaley, A. (2011). Causal role of the prefrontal cortex in top-down modulation of visual processing and working memory. *Nature Neuroscience*, 14, 656-663.

FIGURES

Figure 1.

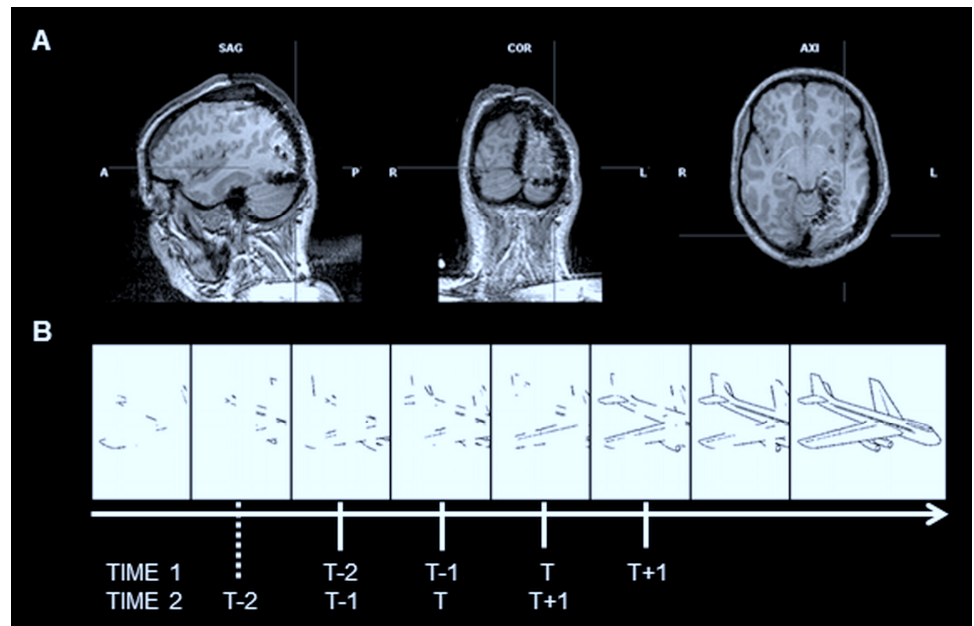


Figure 2.

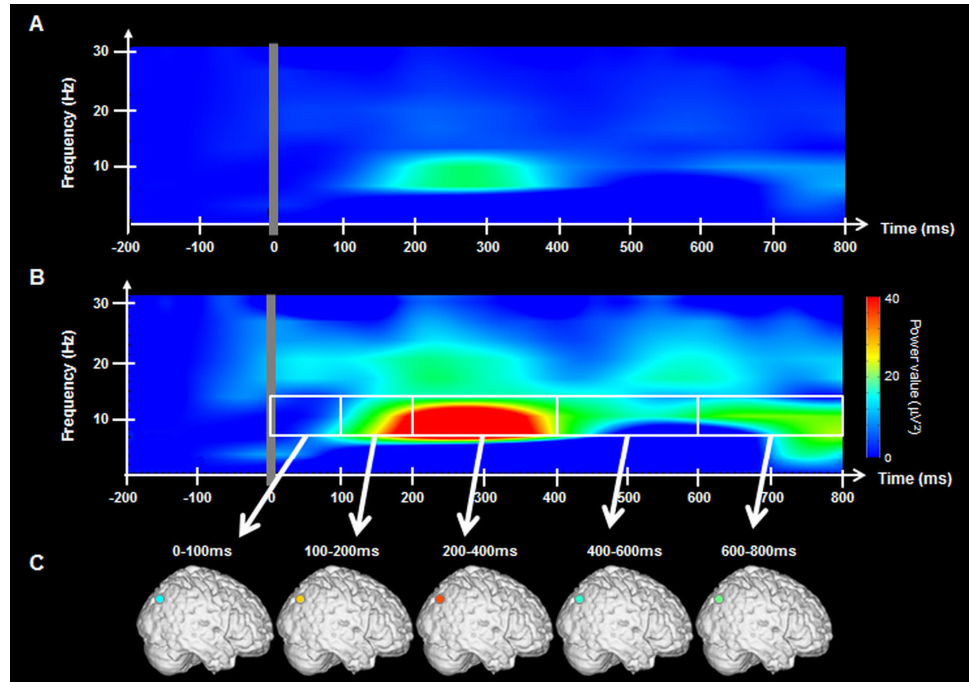


Figure 3.

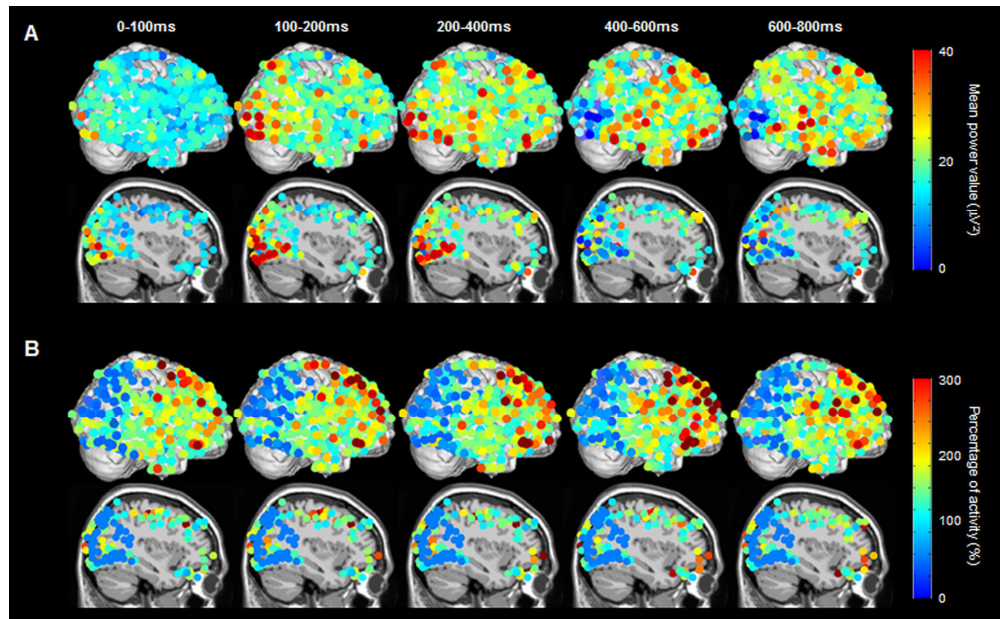
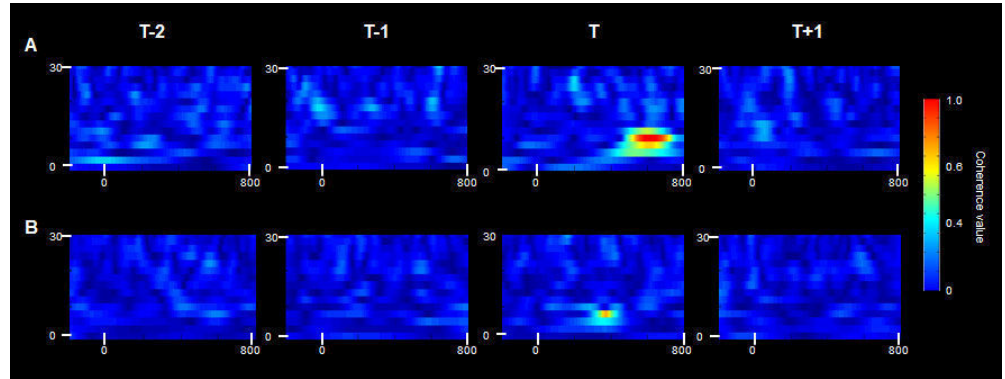


Figure 4.



DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Ce projet de thèse visait à mieux comprendre les mécanismes cérébraux impliqués dans la reconnaissance d'objet en étudiant l'activité gamma induite et le rythme alpha à l'aide d'une technique des plus précises, soit l'EEG intracrânien. Des images fragmentées sur huit niveaux ont été présentées à six patients épileptiques d'abord une première fois (Temps 1) ainsi que 24 heures plus tard (Temps 2). Ce paradigme unique nous a permis de contraster l'activation cérébrale produite avant la reconnaissance à celle produite au moment ainsi qu'après la reconnaissance.

L'ACTIVITÉ GAMMA INDUITE

D'abord, une puissante activité gamma induite a pu être mesurée en réponse aux stimuli visuels. Étant donné que l'EEG intracrânien est une technique très peu sensible aux artefacts musculaires et aux mouvements oculaires (Lachaux et al., 2003), ce premier résultat contredit la proposition d'Yval-Greenberg et al. (2008) reliant cette activité aux microsaccades. La dynamique spatio-temporelle du gamma induit était également en accord avec de nombreuses études précédentes, soit une réponse plus intense dans les régions postérieures commençant vers les 200ms et se poursuivant sur toute la durée du stimulus (Tallon-Baudry et

Bertrand, 1999; Gruber et al., 2002; Busch et al., 2006; Supp et al., 2007; Grützner et al., 2011; Hassler et al., 2011).

Différentes régions cérébrales répondaient sélectivement aux conditions. Au Temps 1, immédiatement avant la reconnaissance, certaines électrodes implantées au niveau du gyrus lingual et au précuneus démontraient une plus forte activité gamma à cette période par rapport aux autres conditions. Au moment de la reconnaissance, l'activité était supérieure aux électrodes implantées dans le cuneus, le LOC et le lobule pariétal supérieur (SPL). L'activation différente du cuneus et du gyrus lingual est un résultat surprenant puisque ces deux régions sont reconnues pour faire partie des aires visuelles primaires impliquées dans les procédés « bottom-up », quoique celles-ci se distinguent de par une organisation rétinotopique différente (Engel et al., 1997; Brewer et al., 2005). Il aurait donc été attendu que le gyrus lingual réponde préférentiellement au moment de la reconnaissance, tout comme le cuneus. Le fait qu'il réponde davantage avant la reconnaissance suggère toutefois que le gyrus lingual a un lien avec les procédés « top-down ». Ce lien pourrait en être un attentionnel, tel que suggéré dans certaines études (Prox et al., 2007; Holmes et al., 2008).

Une hypothèse de cette étude était que les procédés « top-down » impliquant les régions pariétales et préfrontales, allaient démontrer une activité gamma induite plus intense avant la reconnaissance. Non seulement aucune activation préférentielle des régions préfrontales n'a pu être mesurée au Temps 1, mais en plus, le précuneus et le SPL ont démontré une réponse divergente. Ces deux régions pariétales sont reconnues comme participant à un vaste réseau fronto-pariétal desservant notamment comme fonction l'attention spatiale (Grützner et al., 2010; Wagner et al., 2005; Hahn et al., 2006). Elles diffèrent cependant sur d'autres fonctions. Le précuneus serait impliqué dans l'imagerie mentale alors que le SPL aurait un rôle plus particulier au niveau des comparaisons mnésiques (Fletcher et al., 1995; Dolan et al., 1997; Wagner et al., 2005). Par conséquent, il semble que le précuneus soit davantage sollicité avant la reconnaissance dans le but d'aider à la complétion perceptuelle nécessaire à la reconnaissance d'images fragmentées en utilisant l'imagerie mentale. Au moment de la reconnaissance, le précuneus n'a plus besoin de fournir un travail aussi acharné puisque la représentation corticale des régions « bottom-up » est assez bien définie pour permettre une bonne correspondance à une représentation mnésique. Le SPL serait sollicité dans cette comparaison

entre la représentation corticale et la mémoire, qui se traduirait finalement par la reconnaissance de l'objet.

Par contre, 24 heures plus tard, aucune électrode des régions pariétales ne répondait sélectivement à une condition. On observe plutôt une augmentation de l'activité gamma induite au niveau des régions préfrontales, notamment aux gyri frontaux inférieur et supérieur, spécifique au moment de la reconnaissance. Ces régions sont reconnues pour leur rôle important dans la récupération de l'information en mémoire épisodique (Christoff et Gabrieli, 2000; Raposo et Dobbins, 2009; Shimamura, 2011), ce qui est cohérent avec la reconnaissance d'objets au Temps 2 qui fait appel aux représentations mnésiques activées la veille. Ces différentes activations des régions « top-down » au Temps 1 et au Temps 2 suggèrent que les procédés « top-down » ne sont pas fixes dans le temps, mais s'adaptent plutôt aux demandes de la tâche à effectuer.

Une activité des régions préfrontales a souvent été rapportée en réponse à la perception cohérente de stimuli (Basar-Eroglu et al., 1996; Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; Bar et al., 2006; Freunberger et al., 2007), contrairement aux résultats obtenus au Temps 1. Deux facteurs pourraient

expliquer cette divergence. D'abord, plusieurs études ont eu recours à la répétition de stimuli reconnus, suggérant par conséquent une activation préfrontale similaire à celle mesurée au Temps 2. Une autre possibilité est que l'activité frontale rapportée par les études antérieures était attribuable aux artefacts des microsaccades. En effet, Hassler et al. (2011) ont démontré une forte activation gamma induite dans les régions frontales en EEG traditionnel lors de la reconnaissance d'objets familiers comparativement à des non-objets. Cependant, en contrôlant pour les microsaccades, cette activité gamma induite disparaissait complètement au niveau frontal, mais restait évidente dans les régions pariéto-occipitales. Ceci supporte donc les résultats de notre étude au Temps 1 pour lesquelles une activation pariétale plutôt que frontale distinguait les stimuli reconnus de ceux non-reconnus. L'activité gamma induite obtenue dans les régions frontales au Temps 1 était faible et ne différait pas entre les conditions. Elle semble donc refléter davantage une modulation attentionnelle non-spécifique plutôt qu'une activation directement liée à la perception cohérente des stimuli.

LE RYTHME ALPHA

Cette étude a permis de démontrer qu'une augmentation de l'activité en fréquence alpha était observable dès les premières 100ms suivant la présentation d'un stimulus visuel et que cette activité se propageait rapidement des régions postérieures aux régions antérieures. Une diminution de l'activité était notable dans les régions postérieures à partir d'environ 400ms. Ce patron d'activation était similaire pour toutes les conditions. La dynamique spatio-temporelle de l'augmentation de l'activité alpha était concordante avec l'activité généralement enregistrée par des techniques de neuro-imagerie cérébrale en réponse à des stimuli visuels (Bar et al., 2006). Ces résultats sont donc en désaccord avec l'hypothèse qu'une désynchronisation témoigne d'une activation cérébrale. Une désynchronisation dans les régions occipitales était cependant objectivable à partir de 400ms suivant la présentation des stimuli. Ce temps est néanmoins beaucoup trop long pour refléter une activation des régions occipitales. Nous croyons donc que cette désynchronisation pourrait davantage représenter une diminution de la modulation attentionnelle de ces régions puisque la représentation corticale requiert à ce moment un traitement hiérarchiquement beaucoup plus évolué et donc des régions corticales plus antérieures. D'ailleurs, comme cette désynchronisation n'est spécifique à aucune condition, il est peu probable qu'elle reflète l'accès et la récupération en mémoire

sémantique. Sa non-spécificité supporte davantage l'idée d'une implication générale de ce rythme sous forme de modulation attentionnelle.

Cette augmentation non-spécifique de l'activité alpha semblait davantage attribuable à une activité évoquée plutôt qu'à de l'induit, ce qui est d'autant plus surprenant puisque la majorité des études ayant mesuré l'alpha évoqué ont rapporté une désynchronisation en réponse à un stimulus visuel, qui dans certains cas était spécifique à la reconnaissance (Vanni et al., 1998; Freunberger et al., 2008). Notamment, Freunberger et al. (2008) ont utilisé une tâche très similaire aux images fragmentées, soit des photos d'objets et de non-objets dont la qualité a été dégradée sur 4 niveaux, et rapporte une désynchronisation spécifique au moment de la reconnaissance d'objets. Ce résultat n'était pas du tout observable dans la présente étude. Ces différences peuvent reposer sur le fait que les analyses de Freunberger et al. (2008) ont été effectuées par rapport au temps plutôt que par rapport au niveau de reconnaissance. D'abord, ils n'ont considéré que les essais où la reconnaissance d'objet s'est produite à l'avant-dernier niveau. Ils ont comparé cette désynchronisation à l'activité produite par des non-objets, alors qu'à l'avant-dernier niveau, seulement 8.6% des stimuli contrôles avaient correctement été identifiés

en tant que non-objets. La comparaison n'est donc pas équivalente puisque pour les stimuli contrôles, les participants sont encore à la recherche de sens pour la majorité des essais de l'avant-dernier niveau. Par ailleurs, au dernier niveau, alors que les images contrôles étaient correctement classifiées dans 76.1% des cas, une désynchronisation de l'alpha était également mesurée. Par conséquent, la désynchronisation ne peut être directement reliée à la reconnaissance d'objets en soi, contrairement à ce qu'ils rapportent. Pour éviter cette confusion de comparer des essais reconnus à des essais reconnus/non-reconnus, nous avons effectué les analyses par conditions ce qui nous a permis de considérer tous les stimuli et d'ainsi avoir une meilleure puissance statistique.

De plus, en comparant les activations alpha produites au Temps 1 et au Temps 2, une augmentation de la synchronisation était observable dans les régions frontales associées à une forte diminution dans les régions postérieures, et ce pour toutes les conditions. Ceci témoigne de l'implication du rythme alpha dans les processus « top-down » puisqu'entre les deux temps, la reconnaissance implique différentes fonctions cérébrales. Au Temps 1, la reconnaissance est davantage basée sur la construction de la représentation corticale et les comparaisons en

mémoire sémantique. Au Temps 2, la reconnaissance se fait également avec la récupération des représentations en mémoire épisodique. Ceci implique donc, au Temps 2, une moins forte modulation attentionnelle des régions occipitales au profit des régions préfrontales. Comme ce patron d'activation n'est pas plus important au moment de la reconnaissance qu'aux autres conditions, il semble peu probable que l'amplitude de l'alpha reflète une implication directe dans le processus de récupération et devrait donc être plutôt interprétée en tant que modulateur attentionnel non-spécifique.

L'analyse de la cohérence de phase, quant à elle, a permis de révéler une forte synchronisation de la phase de l'alpha entre diverses régions cérébrales qui était spécifique au moment de la reconnaissance. Ceci supporte, contrairement aux analyses d'amplitude, un rôle de l'alpha en mémoire sémantique. Le nombre de cohérences de phase était plus élevé au Temps 2 qu'au Temps 1, suggérant également une implication en mémoire épisodique. Par conséquent, cette synchronisation de la phase n'est pas spécifique à un type de mémoire. Comme l'amplitude de l'alpha ne varie pas entre les conditions contrairement à la synchronisation de sa phase, il semble que l'alpha ne joue pas un rôle direct dans la récupération de l'information en mémoire, mais tiendrait davantage un

rôle communicationnel entre les régions impliquées dans les comparaisons mnésiques. Par exemple, la modulation de la phase du rythme alpha entre les régions « bottom-up » et « top-down » permettrait de transférer les informations de la représentation corticale de l'objet à reconnaître et des représentations en mémoire. Lorsqu'il y aurait correspondance de ces informations, les phases s'aligneraient précisément et il y aurait reconnaissance. Grossberg (1995) proposait un modèle similaire dans lequel la bonne correspondance entre la représentation corticale et une représentation mnésique mènerait à une forme de « résonance » qui, selon les résultats de la présente étude, se traduirait par une synchronisation de la phase en alpha.

Par ailleurs, Bar et al. (2006) ont rapporté une cohérence de phase très rapide entre les régions occipitales et l'OFC ainsi qu'une cohérence plus tardive entre l'OFC et le gyrus fusiforme lors de la reconnaissance d'objets. Dans la présente étude, les cohérences avec les électrodes implantées dans l'OFC n'étaient significatives qu'au Temps 2. Bar et al. (2006) ont eu recours à la répétition de stimuli dans leur étude, tout comme au Temps 2. Par conséquent, l'OFC ne paraît pas être directement relié à la première reconnaissance d'objets. Il est à noter, cependant, qu'il n'a pas été possible de faire des cohérences de phase entre l'OFC et les

régions occipitales puisque les patients ayant des électrodes implantées dans l'OFC avaient une couverture beaucoup plus antérieure. Il n'est donc pas possible d'éliminer avec conviction l'implication de l'OFC au Temps 1. Une autre différence par rapport à leur étude est que nos synchronisations de phase variaient très fortement dans le temps, ce qui rendait impossible l'élaboration d'un modèle temporel. Si la cohérence de phase représente bel et bien un mode de communication entre les neurones, cette variation de la temporalité des cohérences suggère que les régions cérébrales communiquent fortement de manière bidirectionnelle. En effet, il a souvent été démontré d'importantes connexions bidirectionnelles dans le cortex visuel (Spartling et Johnson, 2004). Celles-ci auraient des implications cruciales, notamment pour l'attention visuelle et la segmentation de l'objet par rapport à l'arrière-plan.

INTERACTION ENTRE L'ACTIVITÉ GAMMA INDUITE ET L'ALPHA - PERSPECTIVES FUTURES

En résumé, au deuxième niveau précédant la reconnaissance, une activité alpha était perceptible dès les premières millisecondes suivant la présentation du stimulus et se propageait rapidement vers les régions antérieures. À 200ms, cette activité était accompagnée d'une activité

gamma induite, plus intense dans les régions occipito-pariéto-temporales. À 400ms, la synchronisation de l'alpha diminuait drastiquement au niveau des régions postérieures alors que l'activité gamma induite restait puissante pour le reste de la présentation du stimulus. Immédiatement avant la reconnaissance, les activités alpha et gamma restaient généralement identiques, excepté pour le gyrus lingual et le précuneus qui démontraient leur plus forte activité gamma induite. Au moment de la reconnaissance, l'activité gamma se modifiait encore, présentant maintenant une activité gamma induite plus intense au niveau du cuneus, du LOC et du SPL. Du même coup, les régions occipitales, temporales, pariétales et frontales synchronisaient leur activité alpha de sorte que les phases s'alignaient, alors que l'amplitude, elle, restait similaire aux conditions précédentes. Après la reconnaissance, une activité gamma et alpha similaire au deuxième niveau précédant la reconnaissance était mesurée.

Au Temps 2, le deuxième niveau précédant la reconnaissance démontrait le même patron d'activation qu'au Temps 1. Au niveau immédiatement avant la reconnaissance, cette fois, il n'y avait que le gyrus lingual qui démontrait une plus forte activité gamma induite, accompagnée du patron général en alpha et gamma dans le reste des régions cérébrales. Au

moment de la reconnaissance, une activité gamma induite plus importante émergeait du cuneus, du LOC ainsi que des gyri frontaux inférieur et supérieur. L'amplitude de l'activité alpha restait similaire aux autres conditions, mais encore une fois, il y avait une très forte synchronisation de la phase de l'alpha, notamment entre les régions « bottom-up » et les régions « top-down ». Au niveau suivant la reconnaissance, les rythmes alpha et gamma reprenaient leur patron général.

Plusieurs remarques ressortent de ces activités parallèles de l'alpha et du gamma. D'abord, il est intéressant de constater que l'activité gamma induite devenait à son paroxysme presque au même moment que l'alpha diminuait dans les régions postérieures. On pourrait être tenté de relier ce résultat à l'hypothèse d'une désynchronisation-activation des régions sous-jacentes, mais alors, il faudrait accepter que les régions occipitales deviennent principalement activées seulement à partir de 400ms suivant la présentation des stimuli, ce qui est beaucoup trop tardif. Néanmoins, ce résultat supporte l'idée de rôles différents des deux rythmes dans la perception visuelle. Le gamma serait impliqué dans la construction de la représentation de l'objet à reconnaître alors que l'alpha reflèterait davantage un rôle attentionnel. Pourquoi alors diminuer l'attention dans certaines régions occipitales impliquées dans la construction de la

représentation visuelle alors qu'elles montrent quand même une réponse gamma induite intense? Peut-être est-ce dû au fait que certains neurones qui oscillaient à 200ms en fréquence alpha augmentent leur fréquence d'oscillation en fréquence gamma, réduisant du coup la puissance totale du rythme alpha. Selon Palva et Palva (2007) et Canolty et Knight (2010), l'étude de l'amplitude de l'alpha diverge trop de la physiologie sous-jacente pour qu'on y accorde autant d'attention. L'étude de la phase serait plus appropriée. Plus d'études devraient être faites pour mieux saisir le sens de la puissance alpha.

Par ailleurs, on peut se questionner sur l'influence qu'ont les deux rythmes entre eux. De récentes études démontrent que l'excitabilité des neurones est reliée à la phase de l'alpha (Canolty et Knight, 2010; Dugué et al., 2011; Voytek et al., 2010). Entre autres, lors d'un creux de l'onde alpha, une augmentation de l'excitabilité neuronale serait observable, contrairement à un pique (Fries, 2005). Le rythme alpha serait donc synchronisé par rapport au rythme de dépolarisation et d'hyperpolarisation neuronale (Palva et Palva, 2007). Lorsque plusieurs neurones distincts synchronisent leur polarisation, une meilleure communication neuronale serait possible puisque l'influx nerveux d'un neurone à un autre arriverait au moment où la cellule réceptrice serait à

un niveau optimal pour recevoir l'activité cérébrale et la traiter (Canolty et Knight, 2010). Ainsi, une réponse gamma plus intense est visible lorsque synchronisée aux creux de l'onde alpha (Voytek et al., 2010; Dugué et al., 2011). En d'autres mots, l'amplitude du gamma est modulée par la phase de l'alpha. Il aurait donc été très intéressant de voir ici comment les deux rythmes interagissaient en réponse à la reconnaissance d'objets. À la lumière des résultats présentés, il est possible de spéculer que l'alpha module bel et bien le gamma puisque la reconnaissance d'objet était reliée à une augmentation de l'activité gamma induite au cuneus, au LOC et au SPL, ainsi qu'à une augmentation de la cohérence de phase de l'alpha au même moment. Cependant, cette augmentation de la cohérence de phase était davantage distribuée, impliquant également les régions du lobe frontal qui ne démontraient aucune activité gamma préférentielle au moment de la première reconnaissance. Des analyses plus poussées prenant en considération la magnitude de la cohérence de phase en alpha et la corrélant à l'amplitude de l'activité gamma induite, telle que la « phase-amplitude coupling analysis » permettraient de mieux comprendre ces interactions.

Rappelons que les cohérences de phase de l'alpha étaient bien plus distribuées que les activations préférentielles du gamma induit. Par

exemple, au Temps 2, un total de 48 cohérences ont été mesurées entre le SPL et les régions occipitales et temporales alors qu'à ce même moment, aucune activation gamma préférentielle à la reconnaissance n'était enregistrée dans au SPL. Au Temps 1, par contre, le SPL démontrait une réponse gamma induite plus intense et seulement un total de 9 cohérences ont pu être mesurées. Par conséquent, il semble faux de réduire les interactions « top-down/bottom-up » aux régions répondant préférentiellement en gamma induit. Selon les résultats en alpha, le réseau semble beaucoup plus distribué et complexe. L'étude d'autres rythmes nous permettrait certainement d'avoir une meilleure compréhension de tous les mécanismes et de leurs interactions. Par exemple, le rythme thêta a communément été relié au processus d'encodage et de récupération de la mémoire épisodique (Canolty et Knight, 2010). Il aurait donc été intéressant de savoir comment ce rythme serait intervenu dans la reconnaissance d'objet, notamment au Temps 2.

Bref, la reconnaissance d'objet est une tâche cérébrale très complexe pour laquelle de nombreuses pièces du casse-tête sont toujours manquantes. Néanmoins, la présente étude a permis de révéler plusieurs mécanismes reliés à la reconnaissance d'objet avec une précision spatiale et temporelle des plus précises.

Références pour l'introduction et la discussion

Bar, M. (2003). A cortical mechanism for triggering top-down facilitation in visual object recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 600-609.

Bar, M., Kassam, K.S., Ghuman, A.S., Boshyan, J., Schmid, A.M., Dale, A.M., Hämäläinen, M.S., Marinkovic, K., Schacter, D.L., Rosen, B.R., & Halgren, E. (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 449-454.

Basar-Eroglu, C., Strüber, D., Kruse, P., Basar, E. & Stadler, M. (1996). Frontal gamma-band enhancement during multistable visual perception. *International Journal of Psychophysiology*, 24, 113-125.

Brewer, A.A., Liu, J., Wade, A.R., & Wandell, B.A. (2005). Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral occipital cortex. *Nature Neuroscience*, 8, 1102-1109.

Busch, N.A., Dubois, J., & VanRullen, R. (2009). The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, 29, 7869-7876.

Busch, N.A., & Herrmann, C.S. (2003). Object-load and feature-load modulate EEG in a short-term memory task. *NeuroReport*, 14, 1721-1724.

Busch, N.A., Hermann, C.S., Müller, M.M., Lenz, D. & Gruber, T. (2006) A cross-laboratory study of event-related gamma activity in a standard object recognition paradigm. *NeuroImage*, 33, 1169-1177.

Canolty, R.T., & Knight, R.T. (2010). The functional role of cross-frequency coupling. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 506-515.

Christoff, K., & Gabrieli, J.D.E. (2000). The frontopolar cortex and human cognition: evidence for a rostrocaudal hierarchical organization within the human prefrontal cortex. *Psychobiology*, 28, 168-186.

Dolan, R.J., Fink, G.R., Rolls, E., Booth, M., Holmes, A., Frackowiak, R.S., & Friston, K.J. (1997). How the brain learns to see objects and faces in an impoverished context. *Nature*, 389, 596-599.

Doniger, G.M., Foxe, J.J., Murray, M.M., Higgins, B.A., Snodgrass, J.G., Schroeder, C.E. & Javitt, D.C. (2000). The activation timecourse of ventral visual stream object-recognition areas: High density electrical mapping of perceptual closure processes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 615-621.

Duffy, F.H., Albert, M.S., McAnulty, G. & Garvey, A.J. (1984). Age-related differences in brain electrical activity of healthy subjects. *Annals of Neurology*, 16, 430-438.

Dugué, L., Marque, P., & VanRullen, R. (2011). The phase of ongoing oscillations mediates the causal relation between brain excitation and visual perception. *Journal of Neuroscience*, 31, 11889-11893.

Engel, S.A., Glover, G.H., & Wandell, B.A. (1997). Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex*, 7, 181-192.

Fletcher, P.C., Frith, C.D., Baker, S.C., Shallice, T., Frackowiak, R.S., & Dolan, R.J. (1995). The mind's eye—precuneus activation in memory-related imagery. *NeuroImage*, 2, 195-200.

Freunberger, R., Klimesch, W., Griesmayr, B., Sauseng, P., & Gruber, W. (2008). Alpha phase coupling reflects object recognition. *NeuroImage*, 42, 928-935.

Freunberger, R., Klimesch, W., Sauseng, P., Griesmayr, B., Höller, Y., Pecherstorfer, T., & Hanslmayr, S. (2007) Gamma oscillatory activity in a visual discrimination task. *Brain Research Bulletin*, 71, 593-600.

Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 474-480.

Goldstein, E.B. (2002). *Sensation and perception*. 6^{ième} édition, Wadsworth.

Grill-Spector, K., Kourtzi, Z., & Kanwisher, N. (2001). The lateral occipital complex and its role in object recognition. *Vision Research*, 41, 1409-1422.

Grossberg, S. (1995). The attentive brain. *American Scientist*, 83, 438-449.

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

Gruber, T., Müller, M.M., & Keil, A. (2002). Modulation of induced gamma band responses in a perceptual learning task in the human EEG. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 732-744.

Grützner, C., Uhlhass, P.J., Genc, E., Kohler, A., Singer, W., & Wibral, M. (2010). Neuroelectromagnetic correlates of perceptual closure processes. *Journal of Neuroscience*, 30, 8342-8352.

Hahn, B., Ross, T.J., & Stein, E.A. (2006). Neuroanatomical dissociation between bottom-up and top-down processes of visuospatial selective attention. *NeuroImage*, 35, 842-853.

Hassler, U., Barreto, N.T., & Gruber, T. (2011). Induced gamma band responses in human EEG after the control of miniature saccadic artifacts. *NeuroImage*, 57, 1411-1421.

Holmes, N.P., Spence, C., Hanse, P.C., Mackay, C.E., & Calvert, G.A. (2008). The multisensory attentional consequences of tool use: a functional magnetic resonance imaging study. *PLoS One*. 3, e3502.

Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J., & Lisman, J.E. (2002). Oscillations in the alpha band (9-12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex*, 12, 877-882.

Klimesch, W., Fellinger, R., & Freunberger, R. (2011). Alpha oscillations and early stages of visual encoding. *Frontiers Psychology*, 2, 118. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00118

Könönen, M. & Partanen, J.V. (1993). Blocking of EEG alpha activity during visual performance in healthy adults. A quantitative study. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 87, 164-166.

Lachaux, J.P., Rudrauf, D., & Kahane, P. (2003). Intracranial EEG and human brain mapping. *Journal of Physiology Paris*, 97, 613-628.

Linkenhaer-Hansen, K., Nikulin, V.V., Palva, S., Ilmoniemi, R.J., & Palva, J.M. (2004). Prestimulus oscillations enhance psychophysical performance in humans. *Journal of Neuroscience*, 24, 10186-10190.

Makin, A.D.J., Ackerley, R., Wild, K., Poliakoff, E., Gowen, E., & El-Deredy, W. (2011). Coherent illusory contours reduce microsaccade frequency. *Neuropsychologia*. 49, 2798-2801.

Matthewson, K.E., Gratton, G., Fabiani, M., Beck, D.M., & Ro, T. (2009). To see or not to see: prestimulus α phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, 29, 2725-2732.

Osipova, D., Hermes, D., & Jensen, O. (2008). Gamma power is phase-locked to posterior alpha activity. *PLoS One*, 3, e3990. doi: 10.1371/journal.pone.0003990.

Palva, S., & Palva, J.M. (2007) New vistas for α -frequency band oscillations. *Trends in Neurosciences*, 30, 150-158.

Pfurscheller, G. (2001). Functional brain imaging based on ERD/ERS. *Vision Research*, 41, 1257-1260.

Prox, V., Dietrich, D.E., Zhan, Y., Emrich, H.M., & Ohlmeier, M.D. (2007). Attentional processing in adults with ADHD as reflected by event-related potentials. *Neuroscience Letters*, 419, 236-241.

Raposo, A., Han, S., & Dobbins, I.G. (2009). Ventrolateral prefrontal cortex and self-initiated semantic elaboration during memory retrieval. *Neuropsychologia*, 47, 2261-2271.

Rodriguez, E, George, N, Lachaux, J.-P., Renault, B. et Varela, F. (1998). Meaningful visual perception induces complex spatio-temporal patterns of phase synchrony on scalp recordings. *NeuroImage*, 7, S344.

Sauseng, P., Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pecherstorfer, T., Freunberger, R., & Hanslmayr, S. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human Brain Mapping*, 26, 148-155.

Sehatpour, P., Molholm, S., Javitt, D.C., & Foxe, J.J. (2006). Spatiotemporal dynamics of human object recognition processing: An integrated high-density electrical mapping and functional imaging study of “closure” processes. *NeuroImage*, 29, 605-618.

Shimamura, A.P. (2011). Episodic retrieval and the cortical binding of relational activity. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 11, 277-291.

Snodgrass, J.G., & Corwin, J. (1988). Perceptual identification thresholds for 150 fragmented pictures from the Snodgrass and Vanderwart picture set. *Perceptual and Motor Skills*, 67, 3-36.

Spartling, M.W. & Johnson, M.H. (2004). A feedback model of visual attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 219-237.

Supp, G.G., Schlögl, A., Trujillo-Barreto, N., Müller, M.M. & Gruber, T. (2007). Directed cortical information flow during human object recognition: Analyzing induced EEG gamma-band responses in brain's source space. *PLoS One*, 2, e684. Doi:10.1371/journal.pone.00100684.

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

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

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

Tanaka, K. (1996) Neuronal mechanisms of object recognition. *Science*, 262, 685-688.

Vanni, S., Revonsuo, A., & Hari, R. (1997). Modulation of the parieto-occipital alpha rhythm during object detection. *Journal of Neuroscience*, 17, 7141-7147.

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

Voytek, B., Canolty, R.T., Shestyuk, A., Crone, N.E., Parvizi, J., & Knight, R. (2010). Shift in gamma phase-amplitude coupling frequency from theta to alpha over posterior cortex during visual tasks. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4, 191. doi: 10.3389/fnhum.2010.00191

Wagner, A.D., Shannon, B.J., Kahn, I., & Buckner, R.L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in Cognitive Sciences*, 9, 445-453.

Wiggs, C.L. & Martin, A. (1998). Properties and mechanisms of perceptual priming. *Current Opinion in Neurobiology*, 8, 227-233.

Yuval-Greenberg, S., Tomer, O., Keren, A.S., Nelken, I., & Deouell, L.Y. (2008). Transient induced gamma-band response in EEG as a manifestation of miniature saccades. *Neuron*, 58, 429-441.

Zanto, T.P., Rubens, M.T., Thangavel, A., & Gazzaley, A. (2011). Causal role of the prefrontal cortex in top-down modulation of visual processing and working memory. *Nature Neuroscience*, 14, 656-663.

**APPENDICE 1: TABLEAU DESCRIPTIF DES
PARTICIPANTS DE L'ÉTUDE**

Tableau descriptif des participants de l'étude

	Âge	Régions d'implantation	Zones épileptogènes	Résultats de l'évaluation neuropsychologique
Patient 1	15 ans	Temporale D Pariétale D Occipitale G et D	Gyrus occipital supérieur D	Légères difficultés attentionnelles et à manipuler les chiffres
Patient 2	19 ans	Frontale G Temporale G Pariétale G Occipitale G et D	Gyrus occipital supérieur G	Fonctionnement intellectuel dans la basse moyenne
Patient 3	22 ans	Frontale G et D Temporale D Insula D	Frontopolaire D	Légères difficultés exécutives (sensibilité à l'interférence, récupération de l'information, fluidité verbale)
Patient 4	25 ans	Frontale G et D Temporale D Hippocampe D Amygdale D Insula D	Dans les régions frontales, mais non-localisables	« Légère dysfonction frontale » (attention, sensibilité à l'interférence, récupération de l'information)
Patient 5	32 ans	Frontale G et D Temporale G et D Pariétale G et D Hippocampes G et D Insula G et D	Hippocampique et insulaire G + D	Très légères difficultés face à l'interférence et récupération de l'information
Patient 6	54 ans	Frontale G et D Temporale G et D	Pôle frontal médian	Fonctionnement intellectuel limite, profil légèrement dysexécutif

G: gauche, D: droite

**APPENDICE 2: CURRICULUM VITAE
(ARTICLES)**

CURRICULUM VITAE (articles)

Articles publiés :

- **Bertrand JA**, Bedetti C, Postuma RB, Monchi O, Genier-Marchand D, Jubault T and Gagnon JF (2012) Color discrimination deficits in Parkinson's disease are related to cognitive impairment and white-matter alterations. *Movement Disorders*, doi:10.1002/mds.25272.
- **Bertrand JA**, Lassonde M., Robert M, Nguyen DK, Bertone A, Doucet ME, Bouthillier A and Lepore F (2012). An Intracranial Event-Related Potential Study on Transformational Apparent Motion. Does Its Neural Processing Differ from Real Motion? *Experimental Brain Research*, 216:145-153.
- Postuma RB, **Bertrand JA**, Montplaisir J, Desjardins C, Vendette M, Rios Romenets S, Panisset M and Gagnon JF (2012) REM sleep behavior disorder and risk of dementia in Parkinson's disease – A prospective study. *Movement disorders*, 27: 720-726.
- Gagnon, JF, **Bertrand JA**, Génier Marchand D. (2012) Cognition in rapid eye movement sleep behavior disorder. *Frontiers Neurology*, 3:82.
- Villeneuve S, Pepin V, Rahayel S, **Bertrand JA**, Delorimier M, Rizk A, Desjardins C, Parenteau S, Beaucage F, JOncas S, Monchi

O, Gagnon JF. Mild cognitive impairment in moderate to severe chronic obstructive pulmonary disease. Chest, Epub 7 juin 2012. doi:10.1378/chest.11-3035.

- **Bertrand, JA**, Lassonde, M., Robert, M. Doucet, M-E., Nguyen, D.K., Bouthillier, A. and Lepore, F. (2009) Visual processing and intracranial EEG recordings. Awake Surgery and Cognitive Mapping, 15:175-182.

Articles acceptés pour publication:

- **Bertrand JA**, Marchand Génier D, Gagnon JF. Cognitive dysfunctions in rapid eye movement sleep behaviour disorder. Sleep and Biological Rhythms. Accepté le 18 mars 2012.

Articles avec révision soumise:

- **Bertrand JA**, Tremblay J, Lassonde M, Vannasing P, Nguyen D, Robert M, Bouthillier A and Lepore F. Induced gamma-band response to fragmented images: An intracranial study. Neuropsychologia. En révision depuis le 11 octobre 2012.

Article en cours de révision (non-soumise) :

- **Bertrand JA**, Tremblay J, Lassonde M, Vannasing P, Nguyen D, Robert M, Bouthillier A and Lepore F. Recognizing an object from the sum of its parts : An intracranial study on the role of alpha rhythms. *Journal of Cognitive Neuroscience*. Demande de révision faite le 20 septembre 2012.

Articles soumis:

- Postuma RB, Gagnon JF, Tuneaig M, **Bertrand JA**, Latreille V, Desjardins C and Montplaisir J. Antidepressants and REM sleep behavior disorder: Is there evidence of neurodegeneration? *Am J Psychiatry*. Soumis le 18 septembre 2012.