

**Université de Montréal**

**Inversion inattendue d'une composante électrophysiologique de l'attention visuelle**

**Par**

**Anne MONNIER**

**Département de Neurosciences, Faculté de Médecine**

Mémoire

présenté en vue de l'obtention du grade de la maîtrise(M.Sc) en Neurosciences

sous la direction de Pierre Jolicoeur

© Anne MONNIER, février 2020

Université de Montréal

Département de Neurosciences, Faculté de Médecine

---

*Ce mémoire intitulé*

**Inversion inattendue d'une composante électrophysiologique de l'attention visuelle**

*Présenté par*

**Anne Monnier**

*A été évalué par un jury composé des personnes suivantes*

**Paul Cisek**

Président-rapporteur

**Pierre Jolicoeur**

Directeur de recherche

**Sébastien Héту**

Membre du jury

## Résumé

La N2pc et la N2pb sont des composantes électrophysiologiques négatives qui reflètent le déploiement de l'attention. Nous avons examiné l'activité postérieure controlatérale induite par des cibles latérales (N2pc) et l'activité bilatérale (N2pb) induite par des cibles placées sur la ligne médiane verticale, activités qui n'avaient jamais été comparées directement. Des affichages visuels comportant des diamants de couleur saillante (éléments saillants) parmi des distracteurs étaient présentés à des participants. Les effets attentionnels furent isolés en soustrayant une condition contrôle ne contenant que des distracteurs aux conditions comportant aussi des éléments saillants. L'étude a révélé deux facteurs critiques : le nombre d'éléments saillants et l'hémichamp vertical dans lequel ils apparaissaient. Pour l'hémichamp bas, l'amplitude des composantes augmentait avec le nombre d'éléments et avaient des distributions spatiales similaires, suggérant que la N2pb agirait comme une N2pc « bilatérale », et refléterait des générateurs similaires. Pour l'hémichamp haut, les composantes augmentaient aussi avec le nombre d'éléments, mais les distributions se sont révélées étonnamment positives et plus centrées sur le cuir chevelu, suggérant des générateurs inversés pour les deux champs visuels. Enfin, le décalage de 50 ms enregistré entre l'activité ipsilatérale et controlatérale explique l'onde différentielle biphasique créée par la soustraction « contra minus ipsi ». Une N2pc négative plus petite précédemment rapportée pour les stimuli de l'hémichamp haut reflétait probablement le lobe négatif de cette onde différentielle biphasique (dominée par la réponse ipsilatérale). Ces résultats appellent à une séparation systématique des données entre les champs haut et bas dans les études portant sur l'attention visuo-spatiale.

**Mots-clés** : Attention visuo-spatiale, EEG, Potentiels reliés aux événements (PRE), N2pc, N2pb.

## Abstract

N2pc and N2pb are negative ERP components reflecting attentional deployment but have never been directly compared. We explored to what extent they reflect similar underlying mechanisms of attention by comparing the contralateral activity elicited by lateral oddballs (N2pc) to the bilateral signal (N2pb) elicited by vertical midline oddballs. In different tasks, we used a multi-frame procedure to present pop-out color diamonds (oddballs) among distractors. A homogeneous condition contained only distractors (0 oddballs) and served as a control condition that was subtracted from oddball-present conditions to isolate attention effects. The number of oddballs (1, 2, or 3) and the vertical hemifield containing them (upper vs. lower) were two critical factors. For the lower hemifield, the signal amplitude increased with the number of oddballs, otherwise had similar effects and scalp distributions, suggesting N2pb acts as a bilateral N2pc and likely reflects similar underlying generators. For the upper hemifield, they also both increased with the number of oddballs, but the scalp distributions were positive and more centered, suggesting inverted generators across the two vertical hemifields. Ipsilateral activity occurred about 50 ms after contralateral activity and of a similar magnitude, producing a biphasic contra minus ipsi difference wave. Previously-reported smaller negative N2pc components for upper hemifield stimuli likely reflected the negative lobe of this biphasic difference wave (dominated by the ipsilateral response). The results compel us to argue for the importance of a systematic separation of data for upper vs. lower hemifields in studies of visuo-spatial attention.

**Key words:** Visuo-spatial attention, EEG, ERP, N2pc, N2pb.

# Table des matières

Résumé.....	3
Abstract.....	4
Liste des figures.....	6
Liste des tables.....	7
Liste des abréviations.....	8
Remerciements.....	9
Avant-Propos.....	10
Chapitre I : Introduction.....	11
<i>Histoire et théories scientifiques de l'attention</i> .....	12
<i>Contexte théorique des travaux</i> .....	27
<i>Objectifs particuliers</i> .....	31
<i>Hypothèse de travail et prédictions</i> .....	33
<i>Contributions à l'article</i> .....	34
Chapitre II : L'article.....	35
<i>The N2pc (lower hemifield) and P2pc (upper hemifield) lateralized components and other insights from attention to lateral and midline pop-out stimuli</i> .....	36
<i>Abstract</i> .....	37
1. <i>Introduction</i> .....	38
2. <i>Materials and general methods</i> .....	42
3. <i>Experiment 1</i> .....	48
4. <i>Experiment 2</i> .....	60
5. <i>Discussion</i> .....	62
<i>Conclusion</i> .....	68
<i>Acknowledgement</i> .....	70
<i>References</i> .....	71
Chapitre III : Discussion et Conclusion.....	75
<i>Discussion des résultats</i> .....	76
<i>Conclusion</i> .....	86
Références bibliographiques.....	87

# Liste des figures

## *Figures du Mémoire*

Figure A : Représentation schématique de la théorie de Broadbent.....	13
Figure B : Représentation schématique de la théorie de l'intégration de Treisman.....	15
Figure C : Les 3 réseaux attentionnels de Posner et Rothbart (2007).....	17
Figure D : Le cortex InféroTemporal (A) et le Sulcus Intrapariétal (B) serviraient respectivement la voie ventrale du « quoi » en violet et la voie dorsale du « où » en vert (C).....	23
Figure E : Les grandes moyennes pour des cibles présentées dans l'hémichamp bas permettent d'identifier les effets ascendants et descendant.....	79
Figure F : Un positionnement de générateurs de part et d'autre d'un même sulcus pourrait être à l'origine de signes opposés d'ERP.....	83

## *Figures de l'article*

Figure 1: Illustration of the Multiple Frame Procedure (MFP) .....	44
Figure 2: Grand average waveforms from Experiment 1 before (A) and after (B) subtraction of the homogeneous frames signal.....	51
Figure 3: Results from Experiment 1 .....	53
Figure 4: Voltage and Scalp Current Density distributions .....	55
Figure 5: Difference waves are grand average of each condition across participants recorded from PO7 and PO8 electrodes .....	57

# Liste des tables

Table 1: Repeated measures Omnibus ANOVA ..... 58

## Liste des abréviations

cm	Centimètre
EEG	Électroencéphalographie
Hz	Hertz
IOR	Inhibition de Retour ( <i>Inhibition Of Return</i> )
IPS	Sulcus Intrapariétal ( <i>Intra Parietal Sulcus</i> )
LIP	Cortex latéral intrapariétal ( <i>Lateral Intra Parietal</i> )
LOC	Complexe Occipito-Latéral ( <i>Lateral Occipital Complex</i> )
MEG	Magnétoencéphalographie
MFP	Procédure à plusieurs affichages ( <i>Multi-Frame Procedure</i> )
ms	Millisecondes
N2p	Deuxième Négativité Postérieure
N2p-controlro	N2p pour des cibles latérales, mesurée du côté controlatéral
N2p-ipsi	N2p pour des cibles latérales, mesurée du côté ipsilatéral
N2pb-midline	N2p Bilatérale pour des cibles médianes, mesurée des deux côtés
N2pc	N2p controlatérale, analysée par soustraction (controlatéral – ipsilatéral)
PRE (ERP)	Potentiels reliés aux événements ( <i>Event-Related Potentials</i> )
SCD	Courant de Densité de Surface ( <i>Scalp Current Density</i> )
SN	Négativité de Sélection
SPCN	Négativité Postérieure Controlatérale Soutenue
μV	Microvolt



## Remerciements

J'aimerais d'abord remercier mon directeur de maîtrise, Dr. Pierre Jolicoeur pour m'avoir donné l'opportunité de reprendre mes études en Neurosciences à l'Université de Montréal et pour m'avoir permis de présenter mes travaux dans de nombreux congrès internationaux.

J'aimerais également remercier le Dr. Brandi Drisdelle pour sa formation en EEG, ses conseils et sa relecture de l'article produit dans le cadre de ma maîtrise. Je remercie aussi le reste du laboratoire pour le testing des participants.

Un grand merci à ma famille qui m'encourage à poursuivre des études dans le domaine qui me passionne. Emmanuelle, Lucie, Lucile et Plup, merci de votre soutien permanent et de continuer de me tirer vers le haut jour après jours. Merci à Jeanne Côté pour le partage d'une vie universitaire remplie de projets diversifiés et farfelus.

## Avant-Propos

Passionnée depuis longtemps par les corrélats neuronaux des états altérés de conscience, j'ai choisi de reprendre mes études à la maîtrise en neurosciences sur le thème de l'état attentionnel. Cela m'a donné une solide introduction au domaine des neurosciences cognitives fondamentales.

Le premier volet de cette maîtrise a porté sur l'étude des potentiels reliés aux événements de l'attention visuo-spatiale. Cette analyse, présentée dans la suite de ce mémoire, a abouti à une publication comportant des résultats critiques pour le domaine et pour la communauté scientifique qui utilise la N2pc comme un indice électrophysiologique de l'attention (avec plus de 2000 publications sur cette composante dans la littérature depuis les années 1990).

Aussi, j'ai profité de la haute résolution temporelle de la technique de l'EEG pour effectuer, à partir des mêmes données d'étude des 75 participants, deux volets exploratoires additionnels : une analyse en connectivité par synchronie de phase et le développement d'un algorithme d'apprentissage machine sur les essais individuels. Ces deux études m'ont ouvert à des angles d'approche plus modernes, tels que l'intelligence artificielle, l'open science et le transfert de connaissance, et m'ouvrent à des perspectives multidisciplinaires d'emploi et de doctorat dans des domaines plus appliqués de la neuroscience.

## Chapitre I : Introduction

## Histoire et théories scientifiques de l'attention

Plus de 100 ans après le début de la recherche scientifique sur l'attention, ce phénomène est toujours l'un des sujets les plus importants des neurosciences cognitives et cliniques : pas moins de 10 000 articles scientifiques publiés dans les 5 dernières années et portant le mot « attention » dans le titre peuvent être trouvés sur le moteur de recherche *PubMed*. C'est colossal, et pourtant, peu de consensus scientifique sur sa nature n'a vraiment été acté. Les études portent sur tous les niveaux d'organisation, depuis la cellule neuronale jusqu'aux réseaux cérébraux, en les corrélant aux données psychophysiques, grâce à une variété de techniques, de l'électrophysiologie à la modélisation informatique en passant par l'imagerie fonctionnelle. Selon les modèles scientifiques encore débattus aujourd'hui, l'attention peut être définie comme un état de vigilance, un filtre sélectif, une ressource en quantité limitée, un enchaînement de processus cognitifs, un processus neuronal spécifique ou encore des réseaux de connectivité.

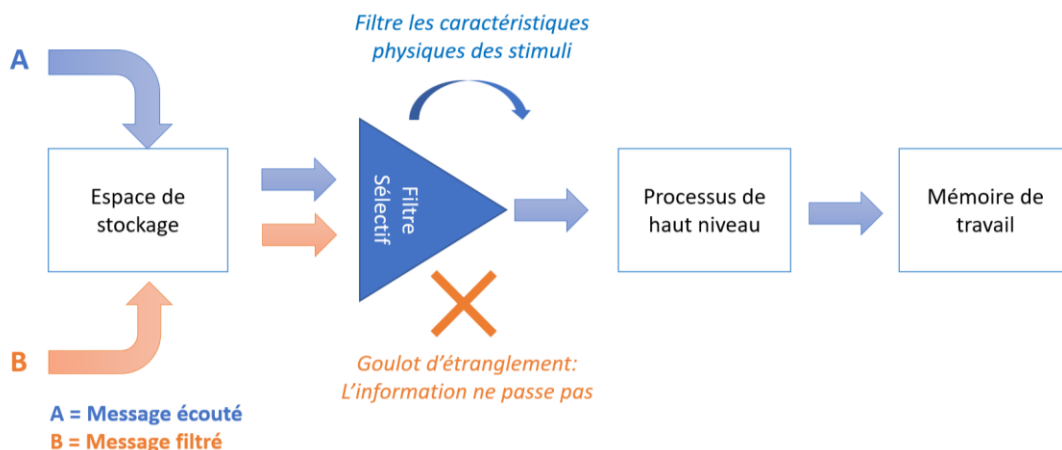
Côté grand public, alors que la société de consommation nomme souvent l'attention « *notre temps de cerveau disponible*<sup>1</sup> » et se démène pour s'en accaparer, beaucoup pensent que l'attention est un phénomène maîtrisé car connu de tous. Rappelons toutefois qu'Edward B. Titchener, un éminent psychologue qui formula les 7 lois fondamentales de l'attention en 1908, l'appelait déjà « *le nerf de tout le système psychologique* », et rappelons aussi l'importance des revenir aux études scientifiques pour permettre de mieux définir ce qu'est l'attention. Voici une présentation chronologique des différentes théories scientifiques de l'attention et ses débats actuels afin d'inscrire les travaux du mémoire dans l'une de ces théories.

---

<sup>1</sup> En 2004, le président de TF1 avait avoué publiquement « *Ce que nous vendons à Coca-Cola, c'est du temps de cerveau humain disponible* », terme repris ensuite à maintes reprises.

### a. Le filtre de Broadbent (1958)

L'un des paradigmes qui a donné la première direction au domaine de l'attention visuelle et auditive, consiste en un *filtre de la perception* (Donald E. Broadbent, 1958). Le modèle de Broadbent est en forme de Y : les informations entrent dans plusieurs canaux d'entrées et se rejoignent dans un canal unique dans lequel une seule information peut passer à la fois. L'expérience à l'origine de cette théorie, dite « tâche d'écoute dichotique », impliquait de présenter deux bandes sons différentes dans chaque oreille de participants qui rapportaient ce qu'ils avaient entendu, sans écouter une oreille en particulier. Broadbent a proposé que notre cerveau sélectionne le canal d'information qu'il souhaite traiter et rejette complètement les autres, sur une architecture en logigramme, représentée en Figure A. (1) Le traitement sensoriel entre massivement en parallèle avec une large bande passante, les informations voyageant parallèlement à un espace de stockage à court terme. (2) Elles passent par un filtre sélectif qui trie, sur la base d'attributs physiques, la source qui sera traitée ultérieurement de celle qui sera rejetée, comme un goulot d'étranglement. (3) Le traitement de plus haut niveau, en revanche, se fait en série avec une faible bande passante.



**Figure A : Représentation schématique de la théorie de Broadbent**

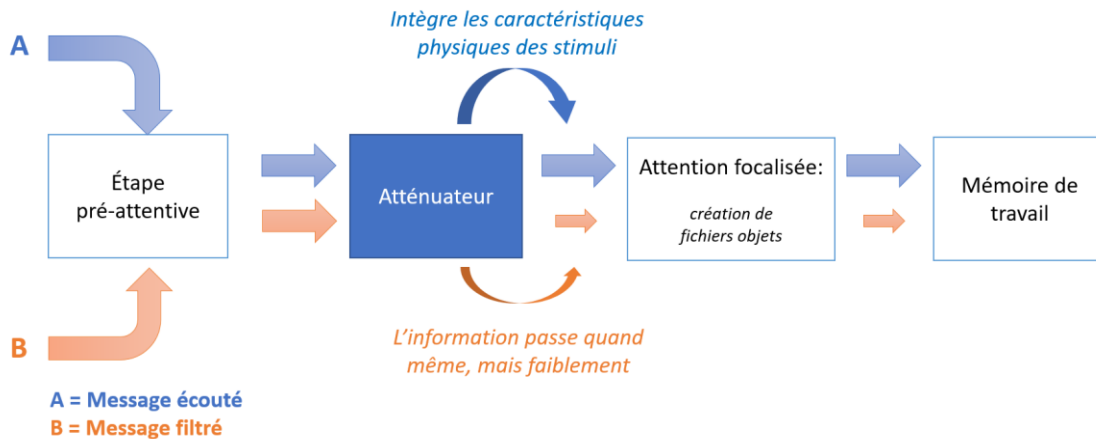
Broadbent proposa que le filtre attentionnel soit positionné en amont, au niveau de l'extraction d'informations sensorielles (D. E. Broadbent, 1957), alors que d'autres ont soutenu qu'il doit être forcément plus tardif (Deutsch & Deutsch, 1963) et que l'information peut être traitée même sans attention. Une autre limite de ce modèle, entre autres, est avancée par Cherry (1953) puis Moray (1959) qui montre un phénomène plus connu sous le nom de « *cocktail party* » : lors d'une fête bruyante, lorsqu'une personne porte attention à un seul interlocuteur et même si elle filtre les conversations autour d'elle, si quelqu'un mentionne son nom dans une autre conversation, elle l'entendra et se retournera pourtant, cela allant à l'encontre du filtre pur de Broadbent. Toutefois, ce modèle en logigramme donnera un premier cadre de travail au domaine de l'attention.

#### **b. La théorie de l'intégration de Treisman (1980)**

En 1960, dans une expérience semblable à celle de Broadbent, Anne Treisman fit entendre à des participants une phrase différente dans chaque oreille, mais il leur était demandé cette fois de n'écouter que d'un côté. La phrase diffusée dans l'oreille attentive était « *elle allait au marché sous la table* » et la phrase diffusée dans l'oreille inattentive était « *le chien était caché acheter des carottes* ». Les participants mentionnaient avoir entendu la phrase « *elle allait au marché acheter des carottes* », et ce entièrement sur l'écouteur dont ils devaient répéter les mots. L'information non focalisée de l'oreille inattentive aurait donc quand même été traitée afin de maintenir la cohérence de la phrase à répéter. Treisman en conclut que l'information non focalisée peut être traitée en fonction du contexte, et modifia alors le modèle de Broadbent, représenté en Figure B.

Ainsi, elle proposa que lors de la perception d'un stimulus, les caractéristiques sont captées tôt, automatiquement, inconsciemment et en parallèle, dans une étape dite « *pré-attentive* », pendant laquelle différentes parties du cerveau recueillent les caractéristiques de base qui se trouvent dans le champ visuel, comme la couleur, la forme, ou encore le mouvement.

Pendant cette étape, des « *fichiers objets* » seraient ouverts pour les emplacements vers lesquels l'attention sera ensuite dirigée (D. Kahneman, Treisman, & Gibbs, 1992). Pendant la deuxième étape, dite d'« *attention focalisée* », la personne combinerait les caractéristiques individuelles d'un objet pour percevoir cet objet en entier, le reste étant atténué.



**Figure B : Représentation schématique de la théorie de l'intégration de Treisman**

Puis, au début des années 1980, Anne Treisman observe que, sans attention, les sujets ne parvenaient pas toujours à lier correctement des caractéristiques aussi simples que la couleur et la forme. Un cercle rouge et un carré vert étaient présentés à des participants dans le champ visuel périphérique (en dehors de la vision centrale de la fovéa), les sujets rapportaient souvent avoir vu un carré rouge et un cercle vert (A. M. Treisman & Gelade, 1980).

Ces chercheurs firent plus tard référence à des patients souffrant du syndrome de Balint, qui, par un dommage au lobe pariétal, étaient incapables de concentrer leur attention suffisamment longtemps sur des objets individuels pour combiner leur caractéristiques et les reconnaître, soutenant ainsi cette théorie (Robertson & Treisman, 2006). Cela étant, la première version de cette théorie a ensuite évolué lorsque Treisman découvrit que l'essentiel d'une scène semblait être pourtant détectée de manière fiable en dehors du centre d'attention. (Koch & Tsuchiya, 2007; A. Treisman, 2006).

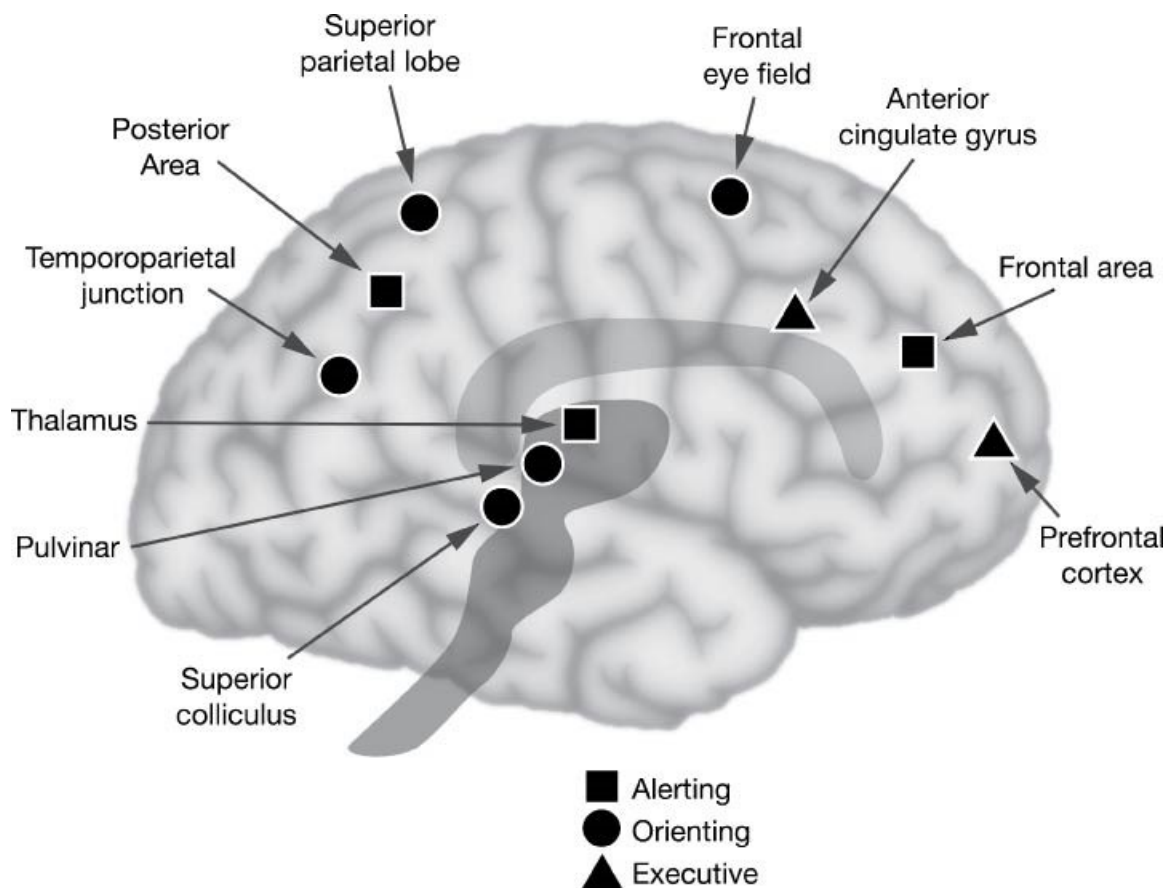
### c. Les 3 réseaux attentionnels de Posner (1990)

Plus spécifiquement au domaine de *l'attention visuo-spatiale*, Michael Posner se fit connaître pour sa célèbre *tâche d'indication* permettant de mesurer la capacité d'un participant sain ou cérébrolésé à orienter son attention volontairement (Posner, 1980). Encore fréquemment utilisée aujourd'hui, cette procédure consiste à induire un état d'attente concernant l'endroit où une cible doit apparaître. Par exemple, le participant doit tout d'abord fixer un point central sur un écran et, à l'aide d'une flèche, le participant est prévenu à l'avance de l'endroit où une cible doit apparaître (vers la gauche ou la droite de la croix de fixation). Cet indice d'orientation de l'attention peut effectivement indiquer le côté où la cible apparaîtra (indice valide), mais aussi le côté opposé (indice invalide) dans lequel Posner introduisit l'utilisation de distracteurs. Le participant doit alors appuyer le plus rapidement possible sur un bouton dès qu'il perçoit un stimulus, quelle que soit sa localisation sur l'écran. Le résultat est que les temps de réactions sont plus rapides pour les indices valides.

Dans les années 1990, de plus en plus de connaissances sur le système anatomique cérébral de l'attention s'accumulèrent et Posner formula que nous portons attention aux choses en raison de l'existence de trois réseaux anatomiques distincts (Posner & Petersen, 1990), représentés en Figure C. (1) Le *réseau exécutif*, dit antérieur car impliquant le gyrus cingulaire antérieur pour le maintien de l'attention et le cortex préfrontal dorsolatéral pour les commutateurs d'attention, jouerait un rôle primordial pour le contrôle exécutif et pour la suite de la réalisation d'une tâche. (2) Le *réseau d'orientation et de détection d'événements*, dont le nom est explicite, est dit postérieur car il implique le colliculus supérieur pour la détection de mouvement, le pulvinar du thalamus pour l'engagement à la cible et le cortex pariétal pour son désengagement. (3) Enfin, le *réseau de vigilance*, permettrait de maintenir l'état d'alerte grâce au système noradrénergique du



tronc cérébral dont l'activité suit en partie les rythmes circadiens, justifiant par exemple qu'on ait plus d'attention le jour que la nuit.



AR Posner MI, Rothbart MK. 2007.  
Annu. Rev. Psychol. 58:1-23

**Figure C : Les 3 réseaux attentionnels de Posner et Rothbart (2007)**

Cette triangularité de réseaux avait été proposée sous différentes formes auparavant (Mesulam, 1981) et a largement été étudiée lorsque s'ouvra l'ère de la neuroimagerie dans les années 2000 (Corbetta & Shulman, 2002; LaBerge, 1995; Posner, 2012; Posner & Rothbart, 2007). Nous reviendrons ensuite au concept de la connectivité, mais retenons qu'émergeait déjà dans la communauté l'idée que l'attention pourrait être orientée de deux manières différentes, de façon exogène, captée automatiquement par un indice extérieur, ou engendrée de façon endogène par les attentes des participants.

#### **d. La recherche visuelle guidée 2.0 de Wolfe (1994)**

Pour mieux imbriquer ensemble tous ces processus de nature différente soulevés par l'ensemble de la communauté, Jérémy Wolfe proposa le modèle de recherche visuelle guidée 2.0 (Wolfe, 1994) qu'il élabore toujours aujourd'hui (Wolfe & Utochkin, 2019). Selon ce modèle, l'attention est dirigée vers un objet ou un endroit du champ visuel (reprenant alors la notion d'attention visuo-spatiale) par le biais d'un processus pré-attentif, qui dirige l'attention à la fois de manière ascendante, par la saillance d'un stimulus par rapport à l'arrière-plan (dit « *Bottom-up* », ou encore exogène), et de manière descendante, par exemple d'une consigne vers un type de stimulus (dit « *Top-down* », ou encore endogène). Ses expériences intégraient plus systématiquement la présence de distracteurs pour se rapprocher des situations quotidiennes.

Aussi, il ajoute entre l'étape pré-attentive et celle d'attention focalisée qui effectue des opérations plus complexes (reconnaissance faciale, identification d'objet...), le concept de *limitation de capacité* sur une partie limitée du champ visuel, et ce de manière sérielle (Woodman & Luck, 2003). Ce concept de capacité limitée avait été avancé 20 ans auparavant par le concept d'effort (Daniel Kahneman, 1973) qui n'avait pas fait l'unanimité dans sa description, mais a ensuite été redéveloppé en les termes de capacité limitée (Thornton & Gilden, 2001).

Enfin, les informations acquises par les deux processus ascendant et descendant seraient classés par priorité, et de l'étape d'attention focalisée émergea le concept de « *carte de priorité* », encore appelées « *cartes de salience ou d'activation* » qui guident la recherche visuelle pour la rendre plus efficace, élaborées à partir des « fichiers objet » de Treisman. Le processus d'émergence de ces cartes a été par la suite modélisée de manière computationnelle, majoritairement dans les travaux dirigés par Christof Koch (Billock G, 2005; Itti & Koch, 2001).

La question d'une *sélection précoce ou tardive* (autrement dit, à quel moment l'attention exerce son influence sur les processus cognitifs), qui avait été soulevée du temps de Broadbent et Deutsch, a trouvé depuis des preuves physiologiques favorisant que probablement les deux se produisent dans des circonstances différentes et ont des substrats neuronaux différents (Drisdelle & Jolicoeur, 2018; Pashler, 1998).

En conclusion, le modèle de recherche visuelle guidée 2.0 basé sur la sélection a été embrassé par toute une communauté de chercheurs (Eimer, 1996; Hickey, Di Lollo, & McDonald, 2009; Jolicoeur, Brisson, & Robitaille, 2008; Luck & Hillyard, 1994a, 1994b) qui étudient l'attention visuo-spatiale sous l'angle de la sélection et du filtre, et ont développé *des indices électrophysiologiques pour la mesurer* qualitativement et quantitativement majoritairement par électroencéphalographie. Entre autres, la N2pb et la N2pc sont 2 composantes mesurées au niveau des électrodes postérieures, à environ 200 ms après l'apparition de stimuli visuels, et sont l'objet d'étude du présent article.

**e. La compétition biaisée de Desimone et Duncan (1995)**

Alors que la communauté cherche des preuves physiologiques de l'attention dans les années 1990, Robert Desimone et John Duncan vont s'intéresser précisément aux processus neuronaux dits de bas niveau (activité d'un neurone souvent directement enregistrée par des électrodes intracrâniennes chez des singes) qui se disputent les ressources attentionnelles. Desimone découvrit en 1985 que la réponse à un même stimulus dans la zone corticale visuelle V4 des singes dépendaient grandement de s'ils devaient porter attention à cette zone spatiale ou l'ignorer : des cibles placées dans le champ récepteur approprié d'un neurone de V4 donnait une réponse forte, réponse qui devenait considérablement réduite lorsque ce même stimulus était placé dans un hémichamp qui devait être ignoré (Moran & Desimone, 1985). Le constat fut le même

pour une caractéristique spécifique d'un objet plutôt que sa localisation, les neurones générant des réponses plus fortes que lorsque l'attention était dirigée vers d'autres caractéristiques des mêmes objets, voir la revue de Maunsell and Treue (2006).

De ces observations électrophysiologiques et d'autres encore émergea l'explication que l'attention est directement liée à un mécanisme de *compétition neuronale biaisée*. Par un apport cognitif de haut niveau, la force des stimuli concurrents encodés est modulée par la rétroaction des zones cérébrales supérieures qui représentent les objectifs, les instructions ou l'état émotionnel de la personne, mais cette force dépend également des fonctionnalités de bas niveau ou ascendantes telles que la saillance des objets (Desimone, 1998; Desimone & Duncan, 1995; Duncan et al., 1999; Hillyard, Vogel, & Luck, 1998; Reynolds, Chelazzi, & Desimone, 1999).

Même si des controverses quant à la nature dichotomique des processus ascendants et descendants animent encore la communauté dans nos congrès en électrophysiologie, les travaux de Jan Theeuwes repris dans sa revue de 2012 (Awh, Belopolsky, & Theeuwes, 2012) ou encore plus récemment (Theeuwes, 2019) appellent à éviter d'inférer une dichotomie entre les deux processus attentionnels ascendant et descendant, cela ayant l'effet indésirable d'occulter une troisième catégorie de *biais de sélection* possibles, qui ne seraient liés ni aux consignes ni à la saillance physique des items, mais impacterait tout autant le processus d'émergence des cartes d'activation. Cette 3<sup>ème</sup> catégorie inclurait l'impact des récompenses futures ou passées lors de la tâche et l'historique d'expérimentation impliquant un apprentissage statistique (Theeuwes, 2019).

D'autres débats soulignent aussi que le phénomène de l'attention serait généré parmi d'autres sous-produits de la cognition générale et serait à redéfinir au sein des processus de mémorisation, de prise de décision et de planification de la réponse (Andersen & Cui, 2009). En particulier, l'attention pourrait être un processus généré par la transformation sensorimotrice,

convertissant une entrée sensorielle en une planification moteur, autrement appelée « l'intention » (Andersen & Buneo, 2002).

#### f. La théorie prémotrice de l'attention de Rizzolatti (1987)

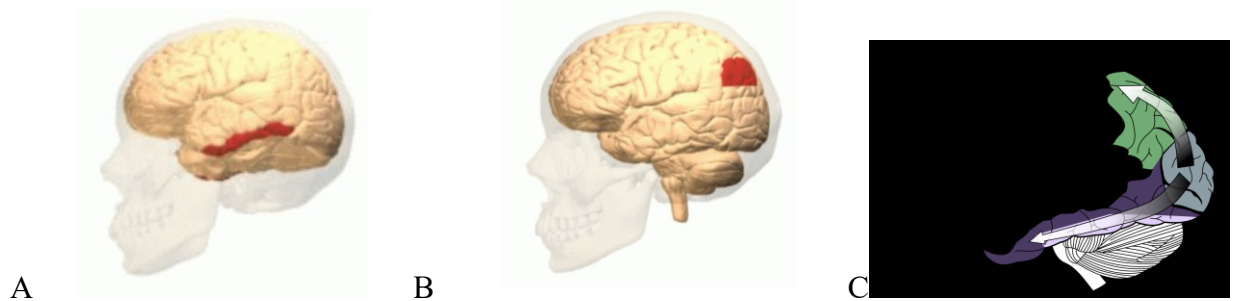
A ce sujet, une approche complémentaire émergea en parallèle dans les années 1990 grâce aux expériences de Giacomo Rizzolatti qui proposa la théorie prémotrice de l'attention (Rizzolatti, Riggio, Dascola, & Umiltà, 1987). Ces chercheurs avaient utilisé une variante du paradigme de Posner, leur proposition étant que lorsqu'un indice indique l'emplacement du futur stimulus, un « *programme de mouvement des yeux* » vers l'emplacement proposé se lance, préparant la direction et l'amplitude des saccades à produire. Si la cible ne figure pas dans l'emplacement indiqué, alors un réajustement ou un nouveau programme de mouvement des yeux doit être préparé afin de replacer la cible au centre de la fovéa, qui a un grain de définition plus fin, donc pour mieux percevoir ce qu'il se passe dans l'environnement. Cela expliquerait les temps de réaction plus longs lorsque les stimuli apparaissent dans l'hémichamp visuel ignoré. Par la suite, de nombreuses expériences avec des électrodes intracrâniennes chez des singes ont effectivement montré que l'attribution de l'attention à une position donnée active nécessairement le système de mouvement des yeux, même si aucune saccade n'est demandée. (Sheliga, Riggio, Craighero, & Rizzolatti, 1995; Sheliga, Riggio, & Rizzolatti, 1995). Rizzolatti a alors fait valoir qu'il n'y a pas deux mécanismes de contrôle différents, l'un pour l'action et l'autre pour l'attention, mais qu'ils proviennent des mêmes circuits frontaux-pariétaux qui déterminent, entre autres, le mouvement oculomoteur vers des emplacements spatiaux spécifiques. Cette proposition trouva plus tard l'appui d'études en imagerie cérébrale fonctionnelle sur des humains qui identifièrent les zones oculomotrices du *frontal eye field*, du *colliculus supérieur* et la *zone intrapariétale latérale* (LIP), comme actives dans les expériences d'attention périphérique sans mouvement des yeux (Corbetta,

1998). L'idée que l'attention périphérique partage des mécanismes neuronaux communs avec la programmation des mouvements oculaires impliquerait ainsi que *l'attention visuo-spatiale émerge d'un mouvement des yeux qui a été préparé, mais pas exécuté*. Cette proposition a été l'objet de nombreux débats lors des 30 dernières années, mais il existe aujourd'hui des preuves de dissociation anatomique et fonctionnelle entre l'attention spatiale endogène et la préparation moteur, ces deux systèmes étant toutefois fortement interconnectés (Hunt, Reuther, Hilchey, & Klein, 2019).

Un autre concept important en faveur de la théorie prémotrice est l'« *Inhibition de Retour* » (IOR). Immédiatement après l'apparition d'un stimulus dans le champ visuel périphérique (environ 100 à 300 ms), le traitement d'autres stimuli à proximité de cet emplacement est facilité, reflétant l'orientation de l'attention vers la source de stimulation. Mais ensuite, une fois que l'attention s'est désengagée de cet emplacement périphérique (environ 500 à 3000 ms, parfois même autour de 200 ms si la tâche est très simple), la réponse à un nouveau stimulus au même emplacement est retardée. Ce phénomène d'abord décrit en 1984 par Posner a été confirmée, après de longs débats, par une revue récente qui suggère que c'est bel et bien l'activation d'un programme oculomoteur qui serait à l'origine de l'IOR (Satel, Wilson, & Klein, 2019).

Ainsi, la théorie prémotrice de l'attention place le *lobe pariétal* au cœur de la génération des comportements et propose que la génération des cartes de priorité se ferait anatomiquement au niveau de la LIP, qui, comme indiqué précédemment, joue un rôle dans la sélection des cibles par le déclenchement de saccades et qui générerait par ce biais le phénomène d'attention visuelle (Bisley & Goldberg, 2010). Cette proposition rejoint les distributions des *voies dorsales et ventrales* de la vision, largement enseignées aux étudiants en neurosciences des systèmes, et qui prend son origine dans un papier fondateur de Goodale and Milner (1992). La Figure D illustre ce

que ces auteurs proposèrent. La voie ventrale connectant le cortex visuel strié au cortex inférotemporal (IT) jouerait un rôle majeur dans l'identification des objets (la voie du « quoi »), alors que la voie dorsale reliant le cortex strié vers la région pariétale assurerait la transformation sensorimotrice requise pour déclencher in fine une action motrice, comme ramasser un objet par exemple (la voie du « où »).



**Figure D: Le cortex InféroTemporal (A) et le Sulcus Intrapariétal (B) serviraient respectivement la voie ventrale du « quoi » en violet et la voie dorsale du « où » en vert (C)**  
*Schémas extraits de Wikipédia*

Les nombreuses études sur le sujet récapitulées dans une récente revue de ce même chercheur, 25 ans plus tard, ont permis de confirmer la spécialisation de chacune de ces deux voies, toute en démontrant qu'elles sont complémentaires et fonctionnellement connectées (Gallivan & Goodale, 2018). Ce qui nous amène au prochain modèle, plus moderne, de la connectivité fonctionnelle.

#### **g. La communication par la cohérence de Fries (2015)**

Les années 2000 permettent le large déploiement des techniques d'analyse des *connectomes anatomiques*, autrement dit les connexions physiques, les grandes voies axonales qui relient les zones du cerveau, et des *connectomes fonctionnels*, autrement dit la dynamique temporelle qui sous-tend la communication entre ces zones (Lachaux, Rodriguez, Martinerie, & Varela, 1999). Le modèle de compétition biaisée de Desimone est alors devenu la base théorique

de ces modèles plus modernes qui tâchent de résoudre le problème central de l'attention par la dynamique de l'activité cérébrale. Cette théorie est basée sur le principe de synchronisation et en identifie 3 niveaux.

Tout d'abord, la synchronisation de la décharge des potentiels d'action d'une grande quantité de neurones ( $> 10\,000$ ) formant les colonnes du néocortex génère un mécanisme oscillatoire, créant ainsi des ondes de bandes de fréquences différentes mesurables dans de petites régions du cortex (Ward, 2003). En particulier, la synchronisation dans la bande gamma (30-70 Hz) des réponses neuronales à un même stimulus dans la zone V4 du cortex visuel est augmentée par l'attention sélective tandis qu'au même moment, la synchronisation dans la bande alpha (8-14 Hz) diminue. Ces changements localisés de synchronisation permettent d'amplifier le signal généré par les stimuli auxquels on porte attention par rapport à celui généré par distracteurs ignorés (Fries, Reynolds, Rorie, & Desimone, 2001).

Le deuxième niveau de synchronisation, basé sur des fenêtres temporelles chimiques permet ensuite une communication entre 2 régions corticales plus ou moins éloignées. En effet, un neurone peut intégrer ou délivrer une information grâce à un passage rapide d'ions électrochimiques au travers de sa membrane pendant seulement un temps court dit d'« *intégration postsynaptique* » de quelques millisecondes. Cette période est suivie d'une autre plus longue dite « *période réfractaire* » de quelques dizaines de millisecondes pendant laquelle son potentiel de membrane est débalancé et ne peut plus ni intégrer ni délivrer de signal électrique. Ce deuxième niveau de synchronisation permet la transmission (sélection) par un calage, ou la non-transmission (filtre) par un décalage de ces fenêtres cycliques d'intégration post-synaptique entre deux zones. Ce phénomène serait ainsi le substrat physiologique sous-jacent à la sélection et au filtre des stimuli du champ visuel. Pascal Fries et ses collègues précisent ainsi le modèle que Francisco



Varela avait initié (Varela, Lachaux, Rodriguez, & Martinerie, 2001), en proposant que les interactions entre les régions cérébrales des réseaux dorso-pariétal et ventro-pariétal impliqués dans l'attention visuelle seraient médiées par la synchronisation de leurs activités sur différentes fréquences (Doesburg, Emberson, Rahi, Cameron, & Ward, 2008).

Enfin, le troisième niveau de synchronisation permet de définir le sens de ces interactions grâce aux techniques de calcul de causalité de Granger ou d'entropie (Seth, Barrett, & Barnett, 2015). Les connexions anatomiques et les interactions dynamiques sous-tendant le traitement ascendant sont aujourd'hui communément appelées « *feedforward* » et celles du traitement descendant appelées « *feedback* » (Bastos et al., 2015; Richter, Thompson, Bosman, & Fries, 2017).

Ces trois niveaux de synchronisation sont combinés dans le modèle plus complet de la *Communication par la Cohérence* proposé par Fries (2015). Les plus récents débats sur la définition de l'attention soutiennent d'ailleurs ce principe de boucles itératives comme substrats de l'attention (Di Lollo, 2018). Sabine Kastner présentera un bon examen et de belles revues sur ces mécanismes d'actualité qui ont l'air de former aujourd'hui un début de consensus (Beck & Kastner, 2009; Bonnefond, Kastner, & Jensen, 2017; McMains & Kastner, 2011).

#### **h. Le modèle bayésien de la cognition**

Pour terminer, la question de l'attention comme une cause ou comme une conséquence de phénomènes cognitifs voire moteurs a été soulevée il y a une dizaine d'années, et la façon de considérer l'attention comme un phénomène de nature binaire<sup>2</sup> a été remise en cause grâce à l'approche plus moderne des statistiques et inférences bayésiennes dans le processus de prise de

---

<sup>2</sup> Ascendant / Descendant ; Endogène / Exogène; Focalisée / divisée; Volontaire / Involontaire; Automatique / Contrôlée ; Centrale / Périphérique; Conscient / Non-conscient; Local / Global ... etc

décision (Anderson, 2011). Cette vision globale et moins réductrice des phénomènes semble être aujourd'hui une approche prometteuse car elle propose un moyen d'intégrer la fascinante complexité des processus cérébraux, que j'ai pu toucher du doigt sur ces 3 années d'études en neurosciences cognitives. En particulier, la communauté d'intelligence artificielle au Montréal Institute for Learning Algorithms (MILA) m'a permis d'approcher les modèles computationnels modernes, d'ailleurs fondés sur le modèle de la compétition biaisée. Ces modèles utilisent des notions de physique comme le coût, le gain, l'énergie libre et l'entropie, avec des calculs de minima locaux impliquant une définition analogique et non binaire de l'incertitude des prédictions en le résumant sous le concept séduisant de la surprise (Feldman & Friston, 2010; Friston, 2010).

Enfin, un autre débat appelle à l'importance de ne pas confondre des termes comme *goal-driven*, endogène et volontaire, ou encore comme *stimulus-driven*, exogène et automatique, en distinguant mieux la diversité des phénomènes que l'on place sous l'immense parapluie appelé l'attention (Hommel et al., 2019). En l'occurrence, le phénomène ***d'attention spatiale sélective*** impliqué dans le traitement des stimuli visuels, étudié ci-après dans cet article, est à replacer comme une caractéristique très spécifique générée par un système de traitement de l'information bien plus vaste impliquant le système sensorimoteur et une intégration multimodale plus complexe.

## Contexte théorique des travaux

Comme décrit précédemment dans la théorie de recherche visuelle guidée 2.0 de Wolfe, contrairement au traitement visuel précoce, les phases ultérieures du traitement visuel ont une capacité limitée de la quantité d'informations provenant de la rétine qui peut être traitée en détail en même temps. Des mécanismes neuronaux complexes sont nécessaires pour distinguer, analyser, sélectionner et envoyer des informations à la mémoire visuelle à court terme pour un traitement ultérieur en fonction des consignes. L'attention visuo-spatiale nous permet de filtrer certaines informations de notre champ visuel pour augmenter l'encodage des stimuli pertinents par rapport aux distracteurs (Hillyard et al., 1998).

La N2pc, un potentiel électroencéphalographique bien connu, a été associée au déploiement latéral (champ visuel gauche ou droit) de l'attention visuo-spatiale. Cette composante est caractérisée par une déflexion négative mesurée au niveau des électrodes postérieures opposées au champ visuel où apparaît la cible (dites controlatérales), et ce par rapport aux électrodes du même champ visuel où apparaît une cible (dites ipsilatérales). La N2pc est généralement observée entre 180 à 300 ms après l'affichage d'un stimulus et reflèterait l'activité neuronale impliquée dans la suppression du distracteur (Luck & Hillyard, 1994a, 1994b) et / ou dans la sélection de la cible (Eimer, 1996).

Alors que la N2pc est considérée comme le reflet du déploiement de l'attention vers des stimuli latéraux, une N2 bilatérale, la N2pb, parfois appelée N2p par d'autres auteurs comme Schubo, Schroger, and Meinecke (2004) a également été isolée en soustrayant une condition de stimuli homogènes contenant uniquement des distracteurs à une condition intégrant aussi des stimuli saillants (Luck & Hillyard, 1994b). Ces auteurs ont décrit la N2pb comme étant une négativité bilatérale se produisant pour des cibles présentées latéralement, mais « *superposées avec*

*la composante N2pc du côté controlatéral car elles sont des sous-composantes additives* », mais se produisant « *légèrement après la N2pc* ». Ils ont proposé d'isoler cette composante au niveau des électrodes ipsilatérales, et ont mesuré une N2pb plus grande pour des cibles de couleur saillante plutôt que d'autres caractéristiques. Ils ont mesuré une N2pb aussi plus grande lorsque la probabilité d'occurrence des cibles diminuait, contrairement à l'amplitude de la N2pc qui serait, elle, indépendante de la probabilité d'occurrence des cibles (Luck & Hillyard, 1994a). Dans la littérature, la N2pb, telle que décrite par ces auteurs, n'a pas été réétudiée, l'interprétation de la N2pb non plus débattue, et les deux composantes N2pc et N2pb jamais directement comparées. Cependant, de très nombreuses recherches sur la N2pc ont été effectuées depuis, précisant largement les mécanismes sous-jacents de cette composante (Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2011; Kiss, Van Velzen, & Eimer, 2008; Mazza, Pagano, & Caramazza, 2013).

Dans notre expérience, nous avons voulu explorer la N2pb pour mieux la comprendre. Pour cela, des stimuli saillants par leur couleur, en l'occurrence des diamants orange et bleus, ont été placés soit latéralement soit sur la ligne médiane verticale. Par définition, la N2pc étant uniquement provoquée par des stimuli latéraux, elle ne permet pas de sélectionner les cibles positionnées de manière médiane (Woodman & Luck, 2003). Quatre manipulations expérimentales, toutes connues pour moduler l'amplitude de la N2pc, ont été testées dans cette étude. Nous voulions examiner si la N2pb pour la ligne médiane verticale (appelée plus tard la N2pb-midline) était modulée de la même manière que la N2pc pour des cibles présentées latéralement. Les quatre manipulations et leurs justifications sont décrites ci-dessous.

La première manipulation expérimentale a été **le placement vertical** des éléments saillants, dans l'hémichamp haut ou bas par rapport à une croix de fixation centrale. Des recherches antérieures ont démontré que les stimuli saillants positionnés en haut produisaient une plus petite

négativité par rapport à ceux présentés en bas (Luck, Girelli, McDermott, & Ford, 1997; Perron et al., 2009), ce qui pourrait être le résultat des générateurs neuronaux du cortex extrastrié impliqués dans la N2pc topographiquement cartographiés à différents endroits. Hansen, Kay, and Gallant (2007) ont proposé que l'hémichamp haut soit représenté dans la partie ventrale du lobe occipital, tandis que la majeure partie de l'hémichamp bas soit représentée dans la partie dorsale, plus proche des électrodes occipitales et temporales, comme précédemment mesurée par Sereno et al. (1995). Suivant ce modèle, un stimulus apparaissant en haut générerait une activation d'un dipôle équivalent situé dans une région corticale plus profonde, et qui ne pointerait pas directement vers les électrodes postérieures, ce qui entraînerait une plus faible amplitude du signal EEG capté (Perron et al., 2009). L'impact de cette position verticale d'une cible sur la composante N2pc a récemment été décodé par des outils d'apprentissage machine, mais, plus critique encore, enregistré avec une polarité opposée pour les cibles présentées en haut versus en bas, si l'on observe l'une des figures publiées par Fahrenfort, Grubert, Olivers, and Eimer (2017), même si la polarité absolue du signal n'est pas explicitée et que ce sujet n'a pas été soulevé dans leur discussion.

Deuxièmement, nous avons manipulé **le nombre** de diamants saillants apparaissant dans chaque tableau d'affichage. Des travaux antérieurs ont suggéré que la N2pc pourrait être un corrélat de l'individuation des objets dans le champ visuel. Ce mécanisme permettrait de séparer un élément d'un autre en fonction de son information spatiale lorsque plusieurs objets visuels sont en cours de traitement (Xu & Chun, 2009). En particulier, l'amplitude de la N2pc augmentait avec le nombre d'objets à individualiser, atteignant une asymptote entre 3 et 5 éléments (Drew & Vogel, 2008; Mazza & Caramazza, 2015; Mazza et al., 2013).

Troisièmement, nous avons manipulé **le type de tâche** effectué par les participants : soit ils devaient discriminer le nombre de diamants saillants, soit ils devaient les localiser dans le champ visuel. Mazza and Caramazza (2011) ont montré que les influences ascendantes (dites en anglais « bottom-up », c'est-à-dire l'attention captée automatiquement par la saillance d'un stimulus), qui se produisent au cours du processus d'individuation peuvent être modulées en fonction des consignes demandées, par un effet descendant, l'effet « top-down » provenant des fonctions supérieures. Dans leur étude, des affichages contenant 1, 2 ou 3 éléments colorés étaient présentés parmi des distracteurs d'une autre couleur à des participants. Pour chaque affichage, les participants devaient soit « compter » (indiquer le nombre d'éléments saillants), soit « faire correspondre », (indiquer si l'image contenait un nombre de cibles précédemment spécifié, compris entre 1 et 3, et ce par bloc d'essais), ou simplement « détecter » (indiquer la présence ou l'absence de tout élément saillant, peu importe leur nombre et leur emplacement). Les résultats ont montré que l'amplitude de la N2pc augmentait de manière significative avec le nombre d'éléments saillants à compter ou à faire correspondre, mais que cette amplitude n'était pas modulée dans la tâche de détection pure. Ils ont proposé un modèle dans lequel le mécanisme sous-jacent à l'individuation des objets est flexible et dépend de la nécessité d'utiliser ce processus d'individuation pour réaliser la tâche. En d'autres termes, si la tâche ne dépend pas du nombre d'objets saillants (comme dans la tâche de détection), il n'y aurait pas besoin de déployer le processus d'individuation, ce qui réduirait l'amplitude de la N2pc (corrélat neural de l'attention). Cette amplitude serait donc indépendante du nombre d'élément saillants, comme cela a été constaté dans leur tâche de détection. Étant donné que les stimuli étaient exactement les mêmes pour toutes les tâches et que seules les instructions différaient, leurs résultats suggèrent qu'il s'agissait bel et bien d'un effet descendant, « top-down ».

Enfin, nous avons manipulé si les éléments saillants correspondaient à la consigne ou non : soit c'étaient des cibles soit des non-cibles à ignorer dépendamment des instructions (ultérieurement appelée condition « **Match / Non-Match** »). Ce type de manipulation a été utilisé dans de nombreuses études pour évaluer comment l'attention est déployée de manière descendante (Luck, Chelazzi, Hillyard, & Desimone, 1997). Le contraste entre les deux conditions a été largement étudié sous le terme de « négativité de sélection » (SN) pour la sélection multidimensionnelle de cibles latérales (Bartsch, Donohue, Strumpf, Schoenfeld, & Hopf, 2018) ainsi que pour des cibles centrées (Harter, Aine, & Schroeder, 1984; Kimura, Katayama, & Murohashi, 2005, 2006; Smid, Jakob, & Heinze, 1997). En d'autres termes, une N2pc de plus grande amplitude pour les cibles que pour les non-cibles a été observée lorsqu'il est facile de distinguer les deux. En particulier, lorsque c'est un endroit du champ visuel qui détermine si les stimuli sont une cible ou non, ce que nous essaierons de reproduire dans la tâche de localisation spatiale. Cependant, la N2pc déclenchée par des non-cibles plus « difficiles », parfois appelées distracteurs proches, n'est pas différente de la N2pc déclenchée par des cibles, pour des tâches dans lesquelles même des non-cibles nécessitent un déploiement d'attention pour l'individuation (Mazza & Caramazza, 2011), ce que nous essaierons de reproduire dans une tâche de discrimination du nombre.

### **Objectifs particuliers**

La façon dont nous avons isolé le phénomène attentionnel de chaque condition est un élément critique aux découvertes publiées dans cette maîtrise, car assez peu répandue dans les précédentes études.

En effet, classiquement, la N2pc est calculée en soustrayant l'activité ipsilatérale (par exemple, l'activité des électrodes de l'hémisphère cérébral droit lorsque des éléments saillants sont présentés dans l'hémichamp visuel droit) de l'activité controlatérale (dans cet exemple, l'activité des électrodes de l'hémisphère cérébral gauche) aux électrodes PO7/PO8 (Luck, 2014).

Cette méthode standardisée ne pouvant pas être appliquée aux conditions contenant un élément saillant non latéralisé, c'est-à-dire placé sur la ligne médiane verticale, elle ne pourrait être utilisée pour comparer directement les signaux des conditions latérales versus médianes.

C'est pourquoi les activités liées à l'attention ont été extraites d'une autre manière dans notre étude. La N2pb-midline a été calculée en moyennant l'activité des électrodes postérieures gauche et droite à PO7 et à PO8. Les signaux générés par des affichages comportant uniquement des distracteurs d'une seule couleur, affichages qui seront décrits dans le reste du manuscrit comme étant « homogènes », sans élément saillant, ont été soustraits aux signaux obtenus par des conditions comportant des éléments saillants positionnés sur la ligne médiane verticale, formant ainsi la N2pb-midline.

Nous avons pu examiner de la même manière les N2p séparées pour l'activité ipsilatérale et controlatérale (N2p-ipsi et N2p-contr), où, pour la N2p-ipsi, le signal généré par des conditions homogènes étant soustrait du signal à PO7 pour les éléments saillants à gauche et à PO8 pour les éléments saillants à droite (et inversement pour N2p-contr). Cela a ainsi permis de comparer directement les signaux attentionnels ipsilatéraux, controlatéraux et bilatéraux, ce qui n'avait pas été fait jusque-là.



## **Hypothèse de travail et prédictions**

L'hypothèse générale sous-jacente à ces prédictions est que la N2 serait une composante générée dans le cortex pariétal et optimalement captée aux électrode PO7/PO8. Une plus grande amplitude de la N2 refléterait un plus grand nombre de neurones recrutés par le phénomène de l'attention (un corrélat quantitatif de l'attention). Les générateurs de la N2 répondant aux stimuli de l'hémichamp haut seraient positionnés plus profondément dans le gyrus et leur activité serait alors simplement moins bien captée.

Concernant les prédictions des observations, nous nous attendions premièrement à ce que l'amplitude de la N2p-contra et de la N2pb-midline soit plus négative pour des éléments saillants positionnés en bas par rapport à ceux positionnés en haut.

Deuxièmement, l'amplitude des deux composantes devrait augmenter avec le nombre d'éléments saillants lorsque les participants effectuent la tâche de discrimination du nombre et qu'un processus d'individuation serait requis, mais pas pour la tâche de localisation spatiale, dans laquelle la simple présence d'un ou de plusieurs éléments, quel que soit leur nombre, devrait suffire à déterminer l'hémichamp vertical dans lequel ils se trouvent.

Enfin, les composantes devraient être plus grandes pour les conditions de type « Match » pour la tâche de localisation spatiale (plus grand déploiement spatial de l'attention par l'instruction « top-down ») et de même amplitude dans la tâche de discrimination de nombre, où l'individuation devrait être également nécessaire dans la condition « non-match » pour déterminer si oui ou non le nombre correspond à la consigne.

## Contributions à l'article

Les prédictions et le paradigme de cette présente étude furent élaborés par le Dr. Roberto Dell'Aqua et le Dr. Pierre Jolicoeur. L'expérience initiale a été programmée par Pia Amping. Anne Monnier, ainsi que les assistants techniques du laboratoire de neurosciences cognitives de Pierre Jolicoeur à l'Université de Montréal, étaient responsables de la collecte de données EEG de l'expérience de ce mémoire.

Les données EEG furent analysées et les composantes extraites par Anne Monnier avec des outils informatiques créés par Pia Amping et Pierre Jolicoeur sur le logiciel MATLAB et les plateformes EEGlab et ERPlab. Les calculs statistiques furent également accomplis par Anne Monnier sur le logiciel SPSS. L'interprétation des résultats pour l'expérience de ce mémoire fût achevée par Anne Monnier sous la supervision du Dr Pierre Jolicoeur. Une première version du manuscrit, soumise pour publication, a été rédigée par Anne Monnier et révisée par le Dr. Pierre Jolicoeur. L'article présenté dans ce mémoire nommé « *The N2pc (lower hemifield) and P2pc (upper hemifield) lateralized components and other insights from attention to lateral and midline pop-out stimuli* » a été accepté avec corrections mineures au journal *Psychophysiology* le 17 janvier 2020.

## Chapitre II : L'article

**The N2pc (lower hemifield) and P2pc (upper hemifield) lateralized components and other insights from attention to lateral and midline pop-out stimuli**

Anne Monnier<sup>1,2</sup>, Roberto Dell'Aqua<sup>3</sup>, and Pierre Jolicoeur<sup>1,2,4,5</sup>

<sup>1</sup> Université de Montréal, Département de Neurosciences

<sup>2</sup> Centre de recherche en neuropsychologie et cognition (CERNEC)

<sup>3</sup> University of Padova

<sup>4</sup> International Laboratory for Brain, Music, and Sound Research (BRAMS)

<sup>5</sup> Centre de recherche de l'Institut universitaire de gériatrie de Montréal (CRIUGM)

## Abstract

N2pc and N2pb are negative ERP components reflecting attentional deployment but have never been directly compared. We explored to what extent they reflect similar underlying mechanisms of attention by comparing the contralateral activity elicited by lateral oddballs (N2pc) to the bilateral signal (N2pb) elicited by vertical midline oddballs. In different tasks, we used a multi-frame procedure to present pop-out color diamonds (oddballs) among distractors. A homogeneous condition contained only distractors (0 oddballs) and served as a control condition that was subtracted from oddball-present conditions to isolate attention effects. The number of oddballs (1, 2, or 3) and the vertical hemifield containing them (upper vs. lower) were two critical factors. For the lower hemifield, the signal amplitude increased with the number of oddballs, otherwise had similar effects and scalp distributions, suggesting N2pb acts as a bilateral N2pc and likely reflects similar underlying generators. For the upper hemifield, they also both increased with the number of oddballs, but the scalp distributions were positive and more centered, suggesting inverted generators across the two vertical hemifields. Ipsilateral activity occurred about 50 ms after contralateral activity and of a similar magnitude, producing a biphasic contra minus ipsi difference wave. Previously-reported smaller negative N2pc components for upper hemifield stimuli likely reflected the negative lobe of this biphasic difference wave (dominated by the ipsilateral response). The results compel us to argue for the importance of a systematic separation of data for upper vs. lower hemifields in studies of visuo-spatial attention.

## 1. Introduction

In contrast to early visual processing, later phases of visual processing have limited capacity that restrict the amount of information from the retina that can be processed in detail at the same time (Pinker, 1984). Complex neural mechanisms are required to distinguish, analyze, select, and send information to visual short-term memory for further processing, depending on our intentions. Visuo-spatial attention allows us to filter certain information presented in our visual field, presumably to enhance relevant stimuli relative to distractors (Hillyard et al., 1998).

A well-known electroencephalographic event-related potential (ERP), the N2pc, has been associated with the lateral (left or right) deployment of visuo-spatial attention. This component is characterised by a negative deflection measured at posterior electrodes contralateral to the attended lateral hemifield relative to ipsilateral electrodes. The N2pc is typically observed between approximately 180 – 300 ms post-stimulus onset and is suggested to reflect neural activity involved in distractor suppression (Luck & Hillyard, 1994a, 1994b), and/or target selection (Eimer, 1996). Whereas the N2pc is considered as the deployment of attention toward lateral stimuli, a bilateral N2 (N2pb<sup>3</sup>) has also been isolated by subtracting a homogeneous array containing only distractors, from an array containing pop-out stimuli (Luck & Hillyard, 1994b). Luck and Hillyard described the N2pb as a bilateral negativity that occurs for targets presented laterally, “*superposed with the N2pc component on contralateral side as they are additive subcomponents*” but occurring “*slightly after N2pc.*” They proposed to isolate N2pb amplitude at ipsilateral electrodes, and measured larger N2pb for color than other feature pop-outs, and larger as target probability decreased, contrary to N2pc amplitude, whose amplitude was independent of probability and feature

---

<sup>3</sup> or N2p by other authors (Schubo et al., 2004), or even recently N2i (Loughnane et al., 2016)

dimensions (Luck & Hillyard, 1994a). The authors suggested that two posterior subcomponents could explain the asymmetric posterior N2 activity for lateral targets: a primarily bilateral subcomponent (N2pb) superposed on a second primarily contralateral subcomponent. Since then, their suggestions on the N2pb has not been debated, nor the N2pc and N2pb components directly compared, even if much research on the N2pc only has been done since then (Hilimire et al., 2011; Kiss et al., 2008; Mazza et al., 2013).

In our experiments, to understand the N2pb component better, oddball stimuli (pop-out by virtue of their colour difference with distractors) were placed either laterally or on the vertical midline. Because the N2pc is elicited by lateral pop-out stimuli only, it will be blind to the selection of midline targets (Woodman & Luck, 2003). There were four experimental manipulations, all known to modulate the amplitude of N2pc. We wanted to examine whether the N2pb for vertical midline (later called N2pb-midline), was modulated the same way as N2pc for targets presented laterally. The four manipulations, and our rationale for each choice, are described below.

The first experimental manipulation was the vertical placement of oddballs (upper vs. lower hemifield). Previous research demonstrated that lower hemifield pop-out stimuli produced a larger N2pc compared with those presented in the upper hemifield (Luck, Girelli, et al., 1997; Perron et al., 2009), which could be the result of extrastriate neural generators of the N2pc that would be topographically mapped to different locations in the brain. Hansen et al. (2007) proposed that the upper hemifield is represented in the ventral part of the occipital lobe, while most of the lower hemifield is represented in the dorsal part, closer to the occipital and temporal electrodes, as previously measured by Sereno et al. (1995). Therefore, a stimulus appearing in the upper hemifield is suggested to generate an activation in a cortical region that would have an equivalent dipole that would not point directly at the posterior electrodes, which could result in a lower

amplitude in the posterior EEG signal (Perron et al., 2009). The impact of the vertical hemifield location on N2pc has been recently confirmed and decoded in single trials by machine learning tools, and, more critically, recorded with an opposite polarity for upper hemifield targets compared with lower hemifield targets, as can be seen in figures published by Fahrenfort et al. (2017).

Secondly, we manipulated the number of pop-out oddballs (here, they are in a shape of diamonds) presented within each search display. Previous work has suggested that N2pc may be a correlate of object individuation in the visual field. This mechanism would allow the separation and recording of one element from another according to its spatial information when several visual objects are being processed (Xu & Chun, 2009). In particular, N2pc amplitude increased with the number of objects to individuate, reaching an asymptote between 3 and 5 elements (Drew & Vogel, 2008; Mazza & Caramazza, 2015; Mazza et al., 2013).

Thirdly, we manipulated the type of task participants performed, which was either a “number discrimination” or a “spatial localisation” task. Mazza and Caramazza (2011) showed that bottom-up influences during the individuation process can be modulated by the task to be performed. Their participants were shown search displays containing 1, 2, or 3 color pop-out items among distractors. For each display, participants had to either report the number of pop-out items (count), report if the frame contained a previously-specified number of targets (1, 2, or 3, in different blocks of trials, (match)), or simply report the presence or absence of any pop-out item regardless of how many there are, anywhere in the display (detect). The results showed that N2pc amplitude increased significantly with the number of oddballs to be counted or matched, but that amplitude was not modulated in the detection task, see also (Benavides-Varela et al., 2018). They proposed a model where the mechanism underlying the individuation of objects is flexible and dependant on whether the task required individuation. In other words, if the task did not depend



on the number of oddballs (such as in the detection task), then there would be no need for individuation, leading to a smaller amplitude of the N2pc (the neural correlate of attention) that should be independent of the number of oddballs, as was found in the detection task. Because the stimuli were exactly the same under all tasks and only the instructions differed, their results suggest that this was a top-down effect.

Finally, we manipulated whether the overall frames were “matching” or “mismatching” the instructions (later called “Match Type” condition). This type of manipulation has been used in many studies to assess how attention is deployed to stimuli, in a top-down fashion (Luck, Chelazzi, et al., 1997). The contrast between both conditions has been largely studied under the term “*Selection Negativity*” (SN) for multidimensional selection of lateral targets (Bartsch et al., 2018), and for centered targets (Harter et al., 1984; Kimura et al., 2005, 2006; Smid et al., 1997). A larger N2pc for matching stimuli (called hereafter “targets”) than for mismatching stimuli (called hereafter non-targets) is observed when both types of stimuli are easy to distinguish. However, the N2pc triggered by non-targets very similar to targets, sometimes called “near” distractors, shows a similar amplitude than the N2pc triggered by targets. Similarly, for tasks in which even non-targets require the deployment of attention for individuation, targets and non-targets will show a similar amplitude (Mazza & Caramazza, 2011).

For each of these manipulations, we compared factor effects across the posterior signals observed for lateral oddballs and observed for vertical midline oddballs. In this experiment, the visual frames that will match the instructions (for instance a frame with 3 oddballs for the block “count a frame if salient diamonds are 1 or 3” will be called a “Matching frame,” otherwise a “Mismatching frame.”

## 2. Materials and general methods

### 2.1 Visuo-spatial task

Participants were seated 54 cm from a computer screen in a dark electrically shielded room, where they completed a visual search task using the multiple frame procedure (MFP). The MFP is an efficient way to increase the total number of frame presentations without compromising cognitive processes underlying target selection (Aubin & Jolicoeur, 2016; Drisdelle & Jolicoeur, 2018; Pomerleau, Fortier-Gauthier, Corriveau, Dell'Acqua, & Jolicoeur, 2014) in a given time period. In particular, these authors showed no significant differences between amplitudes with frame position, comforting us to ignore frame position in our analysis.

Each trial consisted of six consecutive frames each presented for 200 ms with a stimulus onset asynchrony (SOA) of  $800 \pm 100$  ms, allowing enough time so that perceptual and cognitive processes deployed for each frame would not cause interference with following or preceding frames (Dux & Marois, 2009; Jolicoeur, 1998).

Participants pressed the spacebar to initiate each trial. The first frame was presented  $1000 \pm 100$  ms following trial initiation. After the presentation of all frames (total of 6), participants were instructed to indicate how many target frames were presented (0 to 6) in the sequence, according to the block instructions, by moving a cursor left or right, using the keys on a standard computer keyboard, to indicate the desired response. Participants had 10 seconds to answer, and a feedback on response accuracy was reported immediately after participants responded ("+" sign if the answer was correct, "-" if the answer was incorrect, and "|" if no response was given after 10 seconds). The subject's response involved pressing keys to indicate the number of frames that matched the relevant condition, starting at 3 and going left or right. Even they were keeping track of the count in their head as frames progress, it is only after the 6<sup>th</sup> frame that they could confirm a final response, so could switch between leftward and rightward key presses. Thus, subjects could

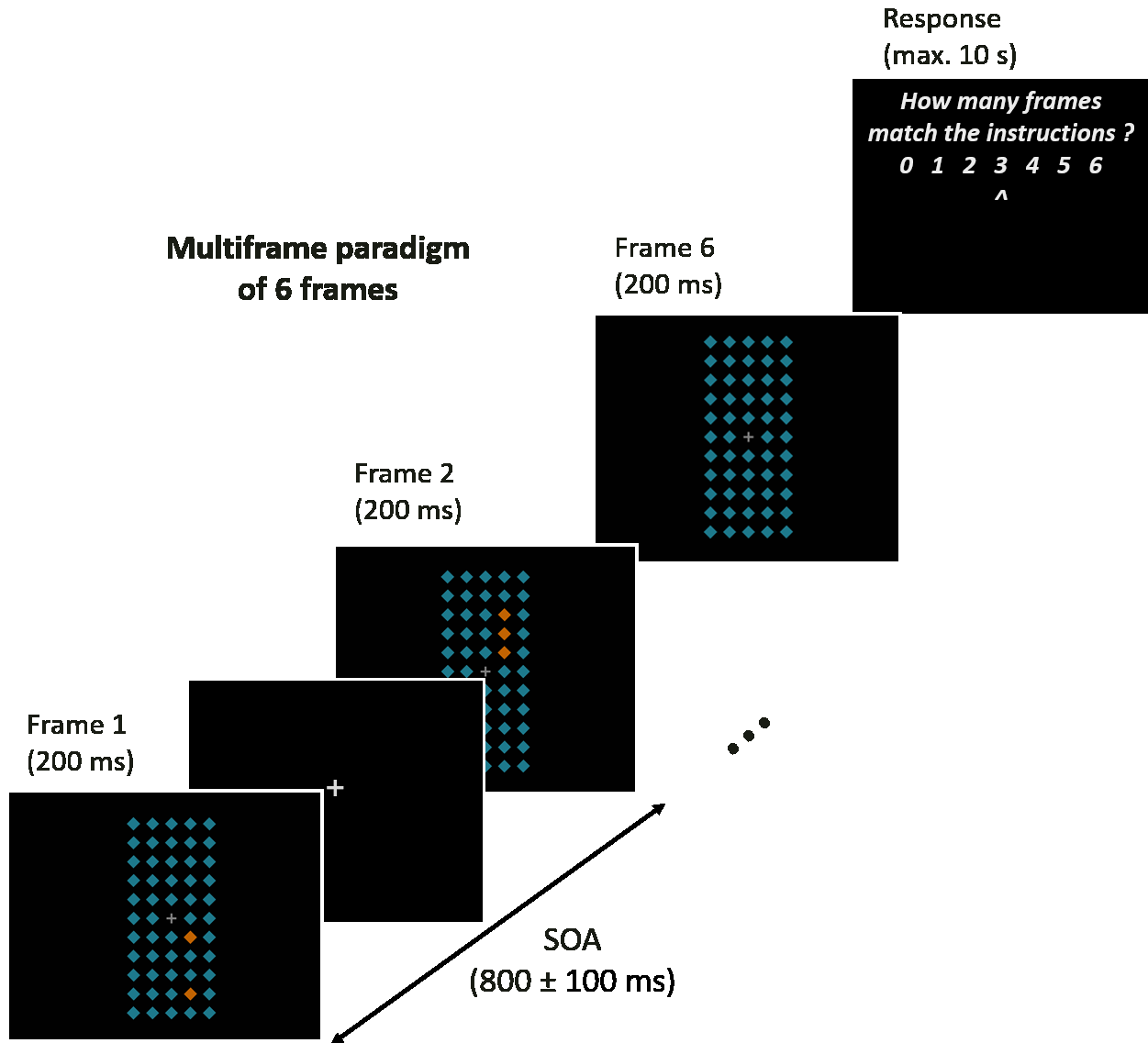
not anticipate or prepare the required responses and associated motor processes, ensuring that measured EEG signals did not reflect motor activity. This is one of the advantages of the multiframe procedure.

## ***2.2 Visual stimuli***

Stimuli were presented on a computer screen on a black background. A light gray fixation cross was presented in the center of the screen during trials. As illustrated in Figure 1, each frame contained 54 equiluminant diamonds (each  $0.7^\circ$  wide), equidistant from neighbouring diamonds ( $0.5^\circ$  apart), arranged in a grid of five columns and 11 rows (the center of the grid being the fixation cross). Among these 54 items, 0, 1, 2, or 3 diamonds were salient by virtue of their color difference with distractors. Diamonds were orange or blue, and which colour served as distractor and which as salient oddballs was counterbalanced between participants. All diamonds were equiluminant, measured using a Minolta Chromometer (orange =  $11.1 \text{ cd/m}^2$  blue =  $10.9 \text{ cd/m}^2$ ). Oddballs never appear in the outermost columns.

We controlled and randomized three variables giving a 4 X 3 X 2 experimental design for a total of 24 combinations of factor levels: number of oddballs (4 levels: 0, 1, 2, or 3), location of oddballs (3 levels: left, middle, or right column), and hemifield containing the salient items (2 levels: upper or lower hemifield). Each participant had a different random order of frames, with the constraint that each of the 24 possible frame types occurred 18 times (i.e., 432 frames per block). A block consisted of 8 practice trials (48 frames) followed by 72 experimental trials (432 frames). The probability of a particular number of oddball stimuli (0, 1, 2, or 3) was the same (.25), and, when there were oddball stimuli in the display (.75 of all frames), each of the 6 general screen areas were equally likely (upper / lower x left / middle / right;  $.75/6 = .125$ ). The experiment was

programmed using a combination of custom MATLAB code and functions from the Psychtoolbox-3.



**Figure 1: Illustration of the Multiple Frame Procedure (MFP)**

Each trial consisted of 6 visual search frames (200 ms per frame) presented consecutively, separated by a jittered SOA of 800 ms  $\pm$  100 ms. Each frame contained 54 diamonds. Salient diamonds (oddballs), zero, one, two, or three of them, were displayed in one or the other vertical hemifield. The task was to count the number of frames (upon 6) that met a particular criterion, defining the frame to be a “match” frame, otherwise a “mismatch” frame (e.g., must have oddballs in the lower hemifield), and to indicate the number of matching frames in the response phase of the trials by moving a cursor to the appropriate response digit.

### ***2.3 EEG recordings***

EEG data from 64 active Ag/AgCl electrodes were recorded using an Biosemi Active Two system and placed at the following sites: Fp1, Fpz, Fp2, AF7, AF3, AFz, AF4, AF8, F7, F5, F3, F1, Fz, F2, F4, F6, F8, FT7, FC5, FC3, FC1, FCz, FC2, FC4, FC6, FT8, T7, C5, C3, C1, Cz, C2, C4, C6, T8, TP7, CP5, CP3, CP1, CPz, CP2, CP4, CP6, TP8, P9, P7, P5, P3, P1, Pz, P2, P4, P6, P8, P10, PO7, PO3, POz, PO4, PO8, O1, Oz, O2, and Iz. In order to measure horizontal eye movements, a horizontal electrooculograph (HEOG) was calculated offline by taking the difference in signals between electrodes placed at the external canthi of the right and left eye. Vertical eye movements and blinks were measured using a vertical electrooculograph (VEOG), which was the difference between signals at electrode Fp1 (located above the left eye) and an electrode placed below the left eye. EEG was recorded at a sampling frequency of 512 Hz from active electrodes mounted on an elastic cap positioned using the International 10–10 System (Sharbrough F, 1991). Re-referencing of the EEG to the average of the right and left mastoid electrodes was performed offline during initial signal processing. A high-pass filter at 0.1 Hz and a low-pass filter at 30 Hz were applied to the EEG signals offline post-recording. The HEOG and VEOG signals were filtered with a high-pass filter of 0.1 Hz and a low-pass filter at 10 Hz to facilitate trial-by-trial artefact detection. Stimulus-locked frames from all trials were epoched from 100 ms pre-stimulus to 700 ms post-stimulus and baseline corrected to the average voltage of the 100 ms pre-stimulus. An independent component analysis technique was used to remove blink artifacts (see (Drisdelle, Aubin, & Jolicoeur, 2017) for a detailed description of the method and validation for use with N2pc). Epochs were further screened for remaining artefacts (VEOG deflection > 50  $\mu$ V within a time window of 150 ms; HEOG deflection > 35  $\mu$ V within a time

window of 300 ms; or signal exceeding  $\pm 100 \mu\text{V}$  anywhere in the epoch) were excluded from final analysis. On average, less than 1% of the epochs were lost as a result of these exclusion criteria.

#### ***2.4 Waveforms and Statistical analyses***

The mean amplitudes of the ERP components of interest (N2pc and N2pb) were measured at PO7 and PO8, for each combination of the four independent variables (vertical hemifield, number of oddballs, type of task, target or non-target class of the frame).

N2pc difference waves were computed for conditions with lateral oddballs, by classically subtracting ipsilateral activity (for example, activity from electrodes over the right hemisphere activity when the pop-out stimuli are presented in the right hemifield) from the contralateral activity to the salient item (for example, activity from electrodes over the left hemisphere when the target is presented in the right hemifield) at the PO7/PO8 electrodes (Luck, 2014).

The standard logic of subtracting ipsilateral from contralateral ERP waveforms by essence cannot be applied to frames that contain a non-lateralized target on the vertical midline. So N2pb difference waves were computed using the average of both left and right posterior electrodes activity at PO7 and PO8. To isolate activity related to attention, ERPs elicited by homogeneous frames (no oddballs) were subtracted from the ERP elicited by frames with oddballs on the vertical midline (**N2pb-midline**). We also examined the N2p separated for ipsilateral and contralateral activity (**N2p-ipsi and N2p-contra**), where, for N2p-ipsi, the signal elicited by homogeneous frames was subtracted from the signal at PO7 for left oddballs and PO8 for right oddballs (reverse for N2p-contra). This allowed to better compare ipsilateral, contralateral, and bilateral ERPs.

For statistical analysis, we estimated the amplitude of N2p-Ipsi, N2p-contra and N2pb-midline by computing the mean amplitude in a window of 50 ms centered on the approximate peak of the component in the grand average waveforms, see (Drisdelle & Jolicoeur, 2018; Drisdelle,

Konishi, et al., 2017) for similar approaches. The time window used was respectively for N2p-contra / N2pb-midline for lower hemifield 205 - 255 / 210 - 260 ms and for upper hemifield 135 - 185 / 140 - 190 ms, following stimulus onset.

Repeated-measures or mixed design ANOVAs were used. When appropriate, a Greenhouse-Geisser correction was applied when sphericity was violated for the pop-out number factor (3 levels). For significant effects, Bonferroni corrected pairwise comparisons were calculated to test specific differences between levels of conditions. Effect sizes are reported as partial eta squared ( $\eta_p^2$ ) for all significant ERP effects.

### ***2.5 Scalp potentials and Scalp Current Density (SCD)***

Scalp potential topographic maps were generated using a 2-dimensional spherical spline interpolation (Perrin, Pernier, Bertrand, Giard, & Echallier, 1987). Epoch data were transformed to SCD using a spherical spline surface Laplacian (spline flexibility constant  $m = 4$ , regularization constant  $\lambda = 10^{-5}$ , 50 iterations) (Kayser & Tenke, 2015a, 2015b; Perrin, Pernier, Bertrand, & Echallier, 1989). Beyond providing reference-free mapping of scalp-recorded electrical activity (rendering ERP polarity unambiguous), SCD's provide a sharper topography (Pernier, Perrin, & Bertrand, 1988) by reducing the impact of volume conduction, which blurs the scalp-recorded EEG voltage signal. We used a 2-D SCD inverse solution to render our SCD topographies. Compared to 3-D inverse solutions, the 2-D SCD technique does not make assumptions about the neuroanatomy or about the number, orientation, or independence of the underlying neuronal generators. The sign of these estimates directly reflects the direction of the global radial currents underlying the EEG topography, with positive values representing current flow from the brain towards the scalp, and negative values representing current flow from the scalp into the brain.

### 3. Experiment 1

#### 3.1 Participants

Twenty-nine participants were compensated 20\$ for voluntarily participating in the experiment, which had been vetted by the Ethics Committee of the Faculty of Arts and Science at Université de Montréal. Subjects reported being neurologically normal and having normal colour vision and corrected-to-normal visual acuity. Of the 29 participants, one participant was removed due to technical problems that could not be corrected in post-recording processing and two more were rejected because they obtained less than 60% in accuracy in the experiment. Thus, twenty-six participants were kept for final analysis (age:  $M = 22.2$ ,  $S.D. = 3.24$ , 7 males, 4 left-handed).

#### 3.2 Instructions

There were four blocks that differed according to the task instructions. Each block had 72 trials (with 6 frames per trial), yielding 432 frames per block (total of 1728 frames in the experiment). Two blocks used a spatial localisation task (Task 1), where participants had to count how many frames per trial (0 to 6) contained oddballs in the upper hemifield (detection above the fixation cross), or in the lower hemifield (detection below the fixation cross), regardless of the number of oddballs. Note that a frame becomes a “match frame” if the oddballs location matches instructions, if not it was called a “mismatch frame.” In the remaining two blocks participants were asked to determine how many frames contained 0 or 2 targets (“match even numbers”<sup>4</sup> block), or 1 or 3 targets (“match odd numbers” block), regardless of their position in the visual field (Task 2). As per Task 1, a frame became a “match frame” if the number of oddballs matched the

---

<sup>4</sup> Note: in this block, a homogeneous frame (containing no pop-out diamonds) was considered a target or “match” frame: this top-down effect triggered a slightly larger N2 compared to other homogeneous non-target frames, and also a small P3. For this reason, in order to avoid any confound factor, we always subtracted the same grand average of homogeneous frames from Task 1 only, even for Task 2 N2p difference-wave computations.



instructions, if not it was considered a “mismatch frame.” All subjects participated in the 4 blocks. The order of the 4 blocks was counterbalanced across the subjects using a Latin square.

First, we expected the amplitude of both N2p-contra and N2pb-midline to be more negative for oddballs in the lower hemifield versus the upper hemifield. Second, the amplitude of both components should increase with the number of oddballs when the participants perform the number discrimination task (when an individuation process is required), but not for the spatial localisation task (in which the mere presence of oddballs in one vertical hemifield is sufficient to perform the task, regardless of how many were shown). Finally, the components should be larger for match frames for the spatial localisation task, and of the same amplitude for match and mismatch conditions in the number discrimination task, where individuation is also needed for mismatch trials.

### ***3.3 Results and Discussion***

#### ***3.3.1 Behavioural performance***

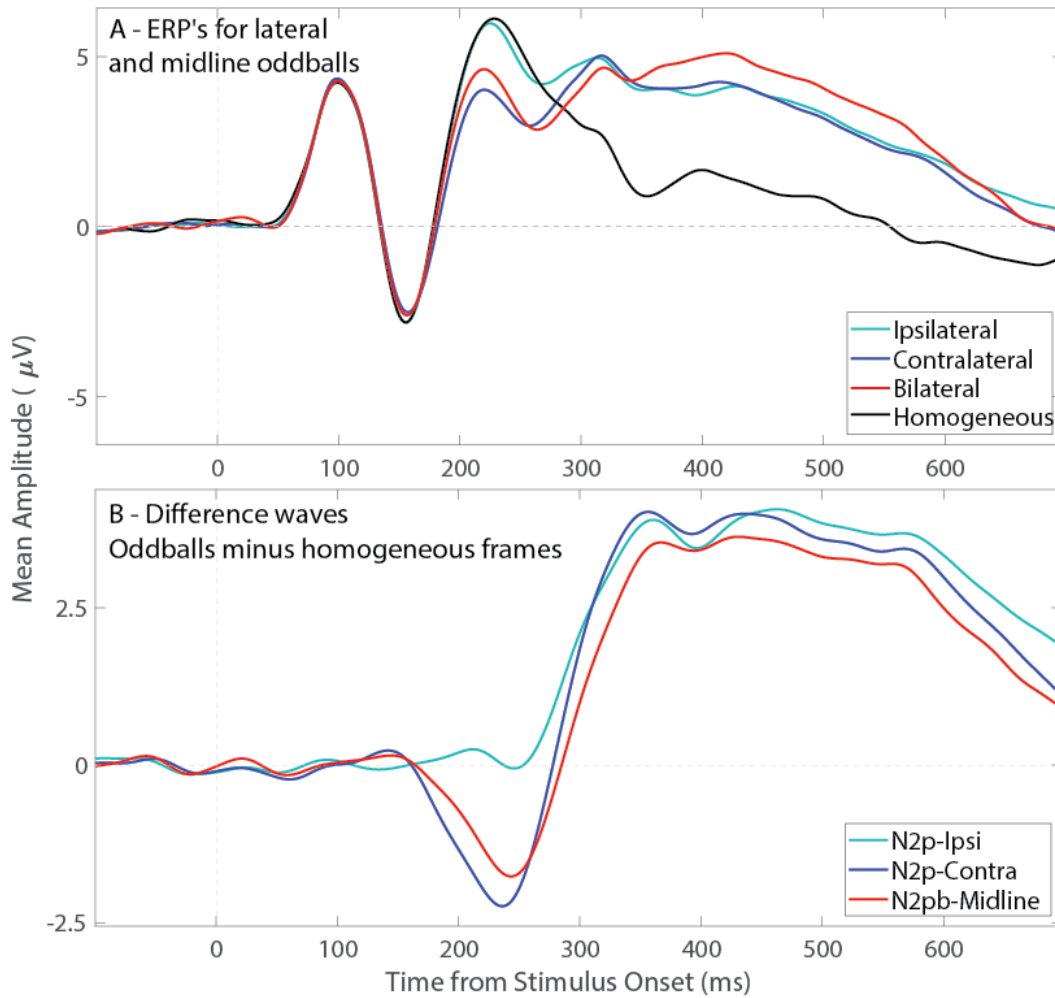
The mean overall accuracy was  $90.9\% \pm 4.3\%$  across all participants, with individual participant accuracy ranging from 79.2% to 97.8%. Given possible frame counts (e.g., possible response options) were from 0 to 6, chance probability over these response alternatives was equal to 1/7 (14.2%), and so all participants had accuracy levels well above chance. Furthermore, to a first approximation, the probability of obtaining a correct answer after six frames requires a correct decision for each frame (the probability of two errors cancelling is negligible under current conditions), and so the frame-by-frame probability of a correct judgement is about equal to the sixth root of the overall proportion correct computed over trials. Thus, judgment accuracy on any given frame ranged from about 0.96 to 0.996.

### 3.3.2. Electrophysiology: comparing ipsilateral, contralateral, and bilateral signals

Our primary goal was to examine the N2pb-midline for vertical midline oddballs and see if it reflects similar attentional mechanisms to the N2p-contra or N2p-ipsi signals. The ERP elicited on ipsilateral and contralateral sides for lateral oddballs at posterior electrodes (PO7 or PO8), and the average of both PO7 and PO8 electrodes for vertical midline oddballs are displayed in Figure 2A. Frames that matched the target criteria only (not mismatching frames) were collapsed over the three other experimental factors (Number of Oddballs, Task, Vertical Hemifield). A posterior bilateral N2 relative to homogeneous frames for midline stimuli (N2pb-midline) and contralateral N2 relative to lateral stimuli (N2p-contra) were elicited, but not an ipsilateral N2 (N2p-ipsi), as this curve was very similar to the homogeneous-frame signal up until approximately 275 ms after stimulus onset.

In Figure 2B, homogeneous frames (black line from Figure 2A) were subtracted from grand averaged ERP oddball-present frames. A one-way repeated measures ANOVA compared the amplitudes of the three difference waves (N2p-ipsi, N2p-contra, and N2pb-midline) averaged on a 210 – 260 ms time window. Results showed a significant difference between waveforms ( $F(1, 25) = 47.3$ ,  $p < .001$ ,  $\eta_p^2 = .65$ ). Subsequent  $t$ -tests (corrected for multiple comparisons) showed a difference between each of the three components (N2pb-midline and N2p-ipsi ( $t(25) = 7.1$ ,  $p < .001$ ); N2p-contra and N2p-ipsi ( $t(25) = 8.2$ ,  $p < .001$ ); N2pb-midline and N2p-contra ( $t(25) = 2.6$ ,  $p < .015$ ), the signals of Midline and contralateral being even so of a visually comparable shape and magnitude. Surprisingly, N2p-ipsi was not different from baseline ( $t(25) = .07$ ,  $p > .94$ ), in other words not different from the bilateral signal from homogeneous frames.

All subsequent analyses and waveforms in this paper will be difference waves (pop-out oddball frames minus homogeneous frames), allowing the isolation of activity associated with pop-out stimuli.



**Figure 2: Grand average waveforms from Experiment 1 before (A) and after (B) subtraction of the homogeneous frames signal**

(A) Grand average waveforms at PO7/PO8 electrodes, for ipsilateral (light blue) and contralateral (dark blue) activity elicited by lateral pop-outs and averaged over PO7/PO8 for bilateral activity elicited by vertical midline oddballs (red) and homogeneous frames (black). (B) Difference waves obtained by subtracting ERP homogeneous frames (black line of panel A) from ERPs pop-out Match frames.

### 3.3.3 Vertical hemifield impact on N2 components

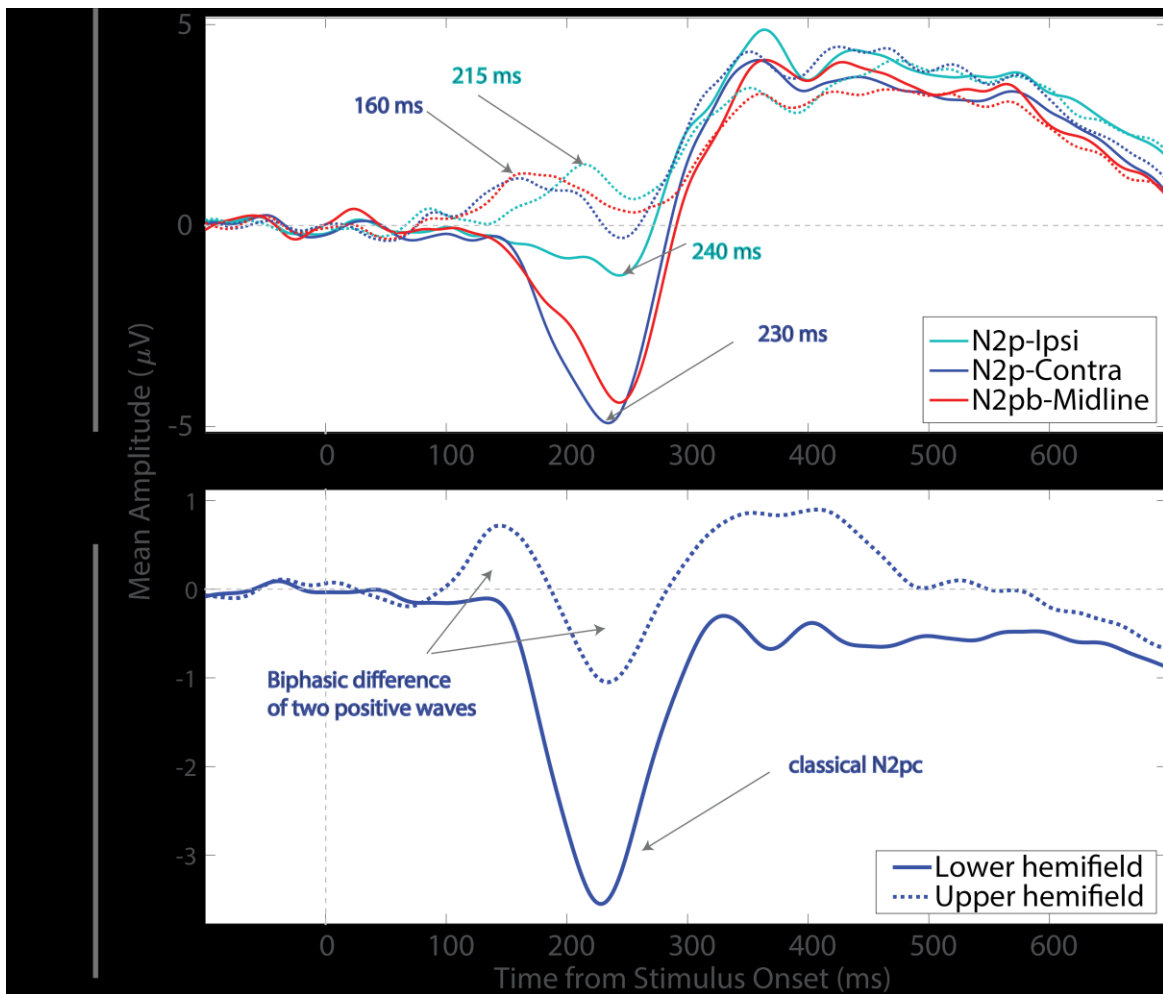
The amplitude of the N2pc difference wave has been shown to vary depending on the location of attended stimuli, and in particular there are large differences across the upper and lower visual fields (Luck, Girelli, et al., 1997; Perron et al., 2009). As such, we performed analyses separating data on the vertical hemifield factor.

**Difference waves.** Figure 3A shows the 3 grand-average difference waves (N2p-ipsi, N2p-contra, N2pb-midline) from Figure 2 but separated on the Hemifield factor (upper vs. lower). For lower-hemifield oddball stimuli (continuous waveforms in Figure 3A) we observed clear negativities peaking in a same time range (230 ms for N2p-contra, 240 ms for N2pb-midline and 245 ms for N2p-ipsi), all being significant when tested against zero for a mean between 210 – 260 ms (all  $t(25) > -10.4, p < .03$ ). In contrast, when oddballs were in the upper hemifield (dashed waveforms), attention produced a set of unexpectedly positive subcomponents in a wider range going from 130 to 275 ms, (160 ms for N2p-contra, 165 ms for N2pb-midline and 215 ms for N2p-ipsi), all components being significant when tested against zero for a mean calculated on 50 ms centered on their respective peak (all  $t(25) > 3.78, p < .001$ ).

The waveforms in Figure 3B show the N2pc difference waves (contralateral minus ipsilateral) for each hemifield. Upper-hemifield contralateral minus ipsilateral difference waves shows a positive lobe followed by a negative lobe peaking at 235 ms. These two lobes and the return to zero is in fact a direct reflection of the phase shift between the 2 signals, together with the fact that the amplitudes of ipsilateral and contralateral signals are similar. When one subtracts a simple wave that is just a shifted copy, one gets this up-down swing pattern.

Lower-hemifield results show a typical single negative deflection, peaking at 230 ms. In this case, ipsilateral wave is much smaller in amplitude compared with the contralateral one, producing a monophasic difference wave.

Finally, a later positivity for upper-hemifield signal has an observable mirroring negativity of lower-hemifield signal, although less ample, previously described as a sustained posterior contralateral negativity (SPCN) (Jolicoeur et al., 2008).



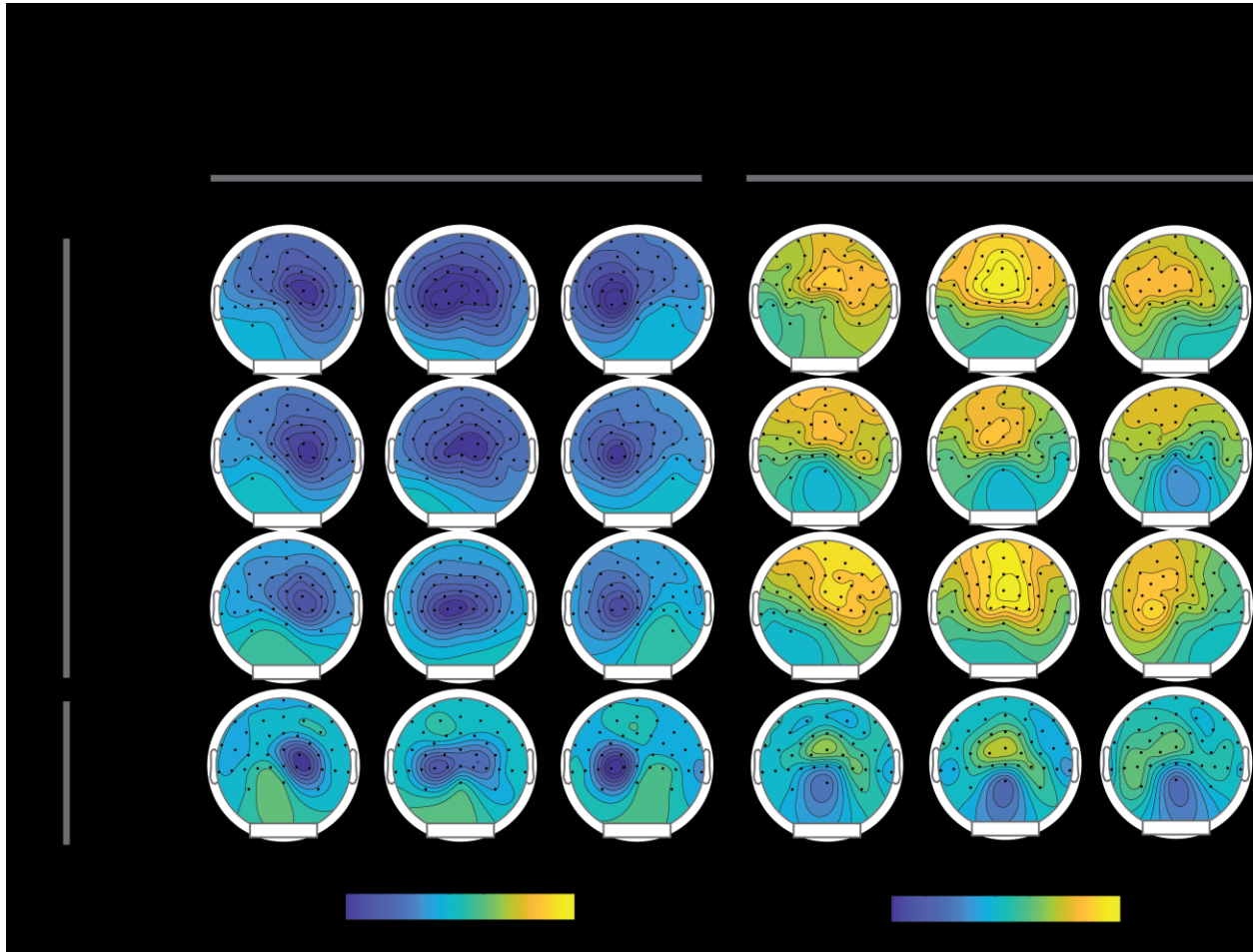
**Figure 3: Results from Experiment 1**

(A) Grand average difference waves (oddball-present minus oddball-absent) for upper-hemifield (dashed waveforms) and lower-hemifield (continuous waveforms) for midline and lateral oddballs. (B) N2pc grand average difference waves (contralateral minus ipsilateral waveforms) for upper and lower hemifield.

**Scalp plots.** We subsequently examined posterior scalp voltage distributions to understand better the upper vs. lower hemifield differences found in the foregoing results. We computed the average voltage for lower and upper hemifields, respectively from 140 to 190 ms, for upper, and from 210 to 260, for lower hemifield to explore the distribution of these recently discovered positivities compared to the well known N2pc. Voltage isocontour backview maps are plotted in Figure 4A. Data are taken from N2p difference waves for Match frames separated on Hemifield and Task factors, and separated for left, right, and vertical-midline oddballs.

Although there are slight differences in the scalp distributions between Tasks 1 and 2, the patterns appear very similar (the Task factor is considered in detail in subsequent sections). For the lower hemifield, we observed the expected contralateral negativity for lateral oddballs and a bilateral negativity for vertical midline oddballs (in blue,  $-4\mu\text{V}$ ) peaking at PO7/PO8. For the upper hemifield, we observed a posterior positivity more diffuse and slightly more centered (less lateralized) for vertical midline and lateral oddballs peaking in PO7/PO8 nay PO3/PO4, with about half of the amplitude observed for the lower hemifield (in yellow,  $+2\mu\text{V}$ ).

Scalp Current Density (SCD) maps are shown in Figure 4B, with data collapsed over the Task factor as the voltage scalp distributions were very similar. SCD distributions refine and corroborate the voltage scalp distributions from Figure 4A. In addition, they show less than half power for upper hemifield, peaking around  $-1\text{ mA/cm}^2$  at PO7/PO8 for the lower hemifield and around  $+0.3\text{ mA/cm}^2$  at PO3/PO4 for the upper hemifield.



**Figure 4: Voltage and Scalp Current Density distributions**

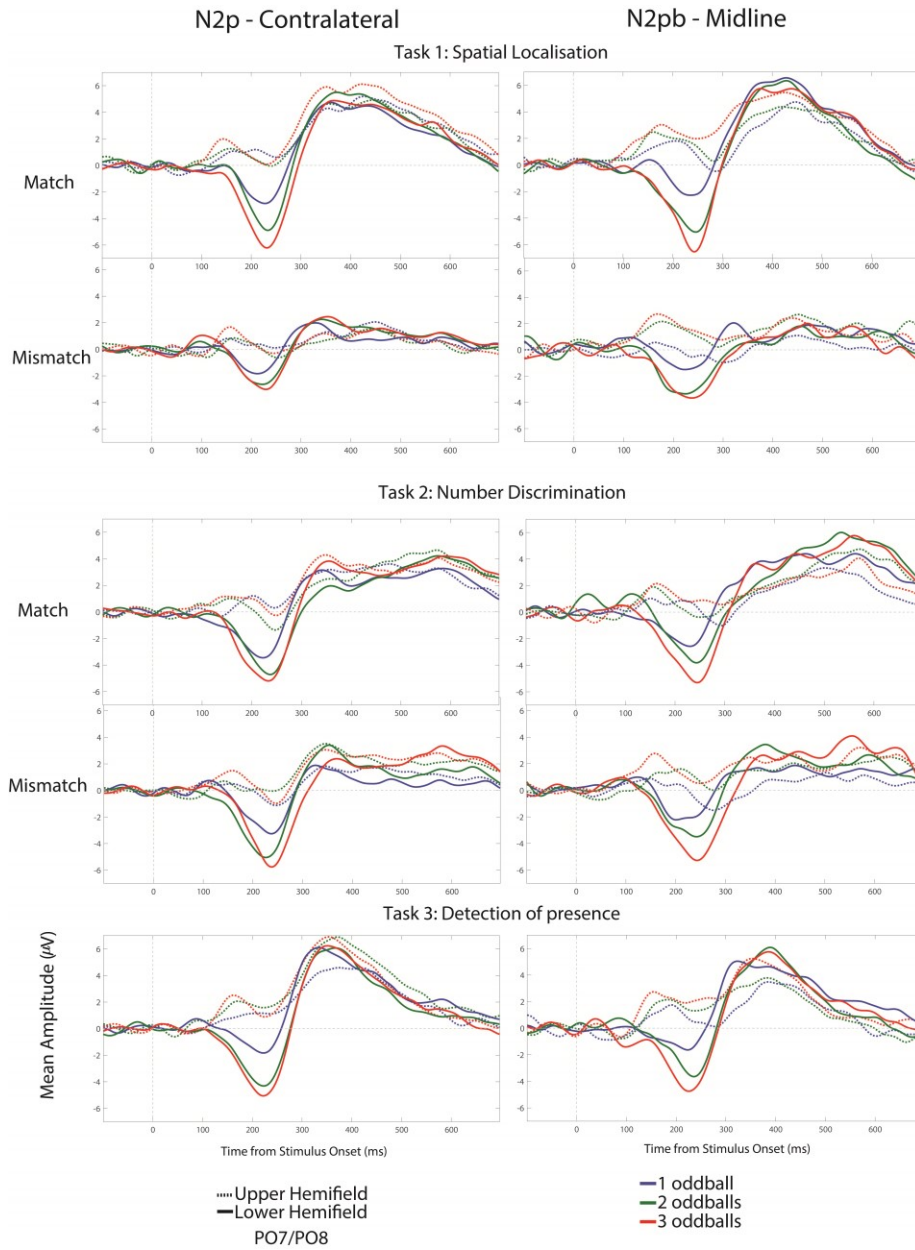
(A) Topographic backview voltage maps of N2p's difference waves constructed by spherical spline interpolation, for Match frames, for left, right, or midline oddballs, averaged on 2 intervals of 50 ms centered on the respective peaks of N2p-contra and N2pb-midline. Task 1 and 2 were taken from Experiment 1 and Task 3 from Experiment 2. (B) Scalp current density (SCD) maps, collapsed on the 2 tasks in Experiment 1.

### *3.3.4 Number, Task, and Match type effects*

*N2p-contra and N2pb-midline act similarly.* A within-subject  $2 \times 3 \times 2 \times 2$  omnibus repeated-measure ANOVA was conducted (Number [1, 2, 3])  $\times$  Task [Task 1, Task 2]  $\times$  Match type [Match, Mismatch]  $\times$  Hemifield [upper, lower]), examining the mean amplitude of N2p-contra and N2pb-midline for each combination of the 4 independent variables. Descriptive statistics are

shown in Figure 5. N2p-contra waveforms are represented in the left column and N2pb-midline in the right column. Task 1 (Spatial localisation) Match and Mismatch frames ERP are presented in the top 4 panels. Task 2 (Number discrimination) Match and Mismatch frames ERP are presented in the 4 middle panels. Each panel shows waveforms for each combination of Number (1, 2, or 3 oddballs) and Hemifield (Upper and Lower). Also, in order to improve the readability of the results section, statistics for the N2p-contra and N2pb-midline are provided in Table 1.





**Figure 5: Difference waves are grand average of each condition across participants recorded from PO7 and PO8 electrodes**

The N2p-contra and N2pb-midline waveforms were computed by subtracting waveforms elicited by homogeneous frames from waveforms elicited by respectively contralateral activity of a lateral oddball's frames (left column), and respectively bilateral activity of a midline oddballs' frames (right column), thus removing any activity in common to the visual stimulation. The top 4 panels represent Match and Mismatch frames in Task 1 from Experiment 1, the 4 middle panels represent Match and Mismatch frames in Task 2 from Experiment 1, and the last 2 panels represent Match frames for Task 3 from Experiment 2. In each panel, lines represent 1 (blue), 2 (green), and 3 (red) oddballs, upper (dash lines) and lower (plain lines).

Omnibus Anova		N2p-contra			N2pb-midline		
		F	p	$\eta_p^2$	F	p	$\eta_p^2$
<b>Main effects</b>	Hemifield	105.5	.00	.81	69.3	.00	.74
	Match Type	5.1	.03	.17	8.2	.01	.25
	Number of Oddballs	6.6	.01	.21	11.3	.00	.31
	Task	4.2	.05	.14	0.5	.48	.02
<b>Two-way interactions</b>	Match x Hemifield	13.9	.00	.36	5.3	.03	.18
	Number x Hemifield	54.9	.00	.69	56.6	.00	.69
	Number x Match	0.7	.50	.03	1.4	.25	.05
	<b>Task x Match</b>	<b>8.0</b>	<b>.01</b>	<b>.24</b>	<b>13.0</b>	<b>.00</b>	<b>.34</b>
	<b>Number x Task</b>	<b>0.3</b>	<b>.71</b>	<b>.01</b>	<b>0.8</b>	<b>.45</b>	<b>.03</b>
	Hemifield x Task	2.3	.14	.09	0.8	.38	.03
	Number x Task x Match	1.8	.18	.07	1.9	.16	.07
<b>Three-way interactions</b>	Task x Match x Hemifield	12.8	.00	.34	16.1	.00	.39
	Number x Task x Hemifield	0.2	.80	.01	0.5	.62	.02
	Number x Match x Hemifield	0.8	.45	.03	0.7	.49	.03
<b>Four-way interaction</b>	Task x Number x Match x Hemifield	2.3	.12	.09	0.7	.47	.03

**Table 1: Repeated measures Omnibus ANOVA**

N2p-contra are grand averaged for lateral oddballs and N2pb for midline oddballs at PO7/PO8 based on their own peak regarding component and hemifield.

At a first glance, both components amplitudes show a very similar modulation patterns for all factors: all effects are in the same direction for both components and for all conditions. Table 1 results show for both components the same significant main effects and interactions.

**Item individuation.** It is not of immediate interest to us to understand the specific underlying mechanisms of all the significant two-way and three-way interactions because we had no *a priori* hypotheses for most of them, so we will not describe them. We were mainly interested in comparing patterns of results across the N2pc and N2pb. However, we consider in some detail the results associated with 2 predictions: (1) the predicted significant two-way interaction of Task x Match and (2) the unexpected non-significant two-way interaction of Number x Task, which is relevant for the hypothesized role of individuation on N2pc.

In the **Task x Match interaction**, we observed that different task instructions induced a different consequence on attention deployment for Match versus Mismatch frames. On the one hand, Task 1 (spatial localisation) induced a global increase of amplitude for both components (N2pc and N2pb) for the Match condition compared with the Mismatch condition. This effect probably reflects an early “*deselection*” of the oddballs that are localized in the non-target hemifield. On the other hand, Task 2 (number discrimination) induced a similar amplitude across Match and Mismatch conditions (for both components). We argue that attention had to be deployed in a similar way for Match or Mismatch condition, because participants needed to “*select*” anyway the oddballs to be able to decide if they are odd or even in number. On that point, we reproduced results from (Mazza & Caramazza, 2011) as their Match and Mismatch conditions did not show any difference in N2pc amplitude. These observations were substantiated by statistical analyses of significant two-way interactions including the Match factor. First, Task x Match interaction (see Table 1) confirmed that smaller components were observed for Mismatch frames compared to Match frames in Task 1, but not in Task 2.

In the **Task x Number interaction**, N2pc-contra and N2pb-midline amplitudes were clearly both modulated by the numerosity of oddballs when presented in the lower visual hemifield (more

negative with more oddballs) and in upper hemifield (more positive with more oddballs), for number discrimination task (Task 2), but more surprisingly also for spatial localisation task, rendering Task x Number interaction nonsignificant. Thus we found different results than expected based on (Mazza & Caramazza, 2011) work. This is why we ran a second experiment and we consider these issues further in light of the results of Experiment 2.

#### **4. Experiment 2**

Experiment 2 was a control experiment for the impact of instructions on the number individuation process. Our aim was to extend and replicate the surprising findings on N2p inversion, while dealing with one potential limitation of the spatial-localization task. As our results differ from Mazza and Caramazza (2011) concerning the modulation of individuation process by instructions, we supposed that Task 1 (spatial discrimination) may have, somehow, triggered a process of item individuation, despite our original supposition that determining whether oddballs were above versus below fixation would not require individuation. Perhaps associating a property or feature to a stimulus (or group of stimuli), even a coarse spatial tag, requires they be individuated (Pylyshyn, 1989). In this view, subjects were not able to assign as single tag to the group, but rather each oddball would have received a tag. To clear up this point and reproduce more closely the instructions of Mazza and Caramazza (2011), we replaced the number discrimination task (Task 2) by a simple detection task instructions (Task 3, simple presence vs. absence of oddballs, regardless of location).

If the detection task does not trigger a modulation of amplitude by the number of oddballs (particularly for the lower hemifield) on N2p components, this would add evidence to the proposed model of individuation manipulation by instructions. Otherwise, the results of Experiment 2 would pose an empirical challenge to the individuation hypothesis.

## **4.1 Material and methods**

### ***4.1.1 Participants***

Twenty-seven participants participated in the Experiment 2. Data from three participants were removed due to technical problems that could not be corrected in post-recording processing. Twenty-four participants were kept for final analysis (age:  $M = 21.6$ ,  $S.D. = 3.6$ , 6 males, 2 left-handed).

### ***4.1.2 Instructions***

We kept the spatial detection task (Task 1) for 2 blocks and replaced the number discrimination task (Task 2) by two blocks of a pure detection task (Task 3), during which participants had to count the frames that displayed the presence of at least 1 oddball, regardless of their number or position in the visual field.

### ***4.1.3 Visual spatial task***

There were the same experimental controlled and randomized factors for the spatial localisation task. For the detection task, we kept a general probability of occurrence of Match frames equal to 50% in increasing the proportion of homogeneous frames displayed from .25 to .50. We also maintained a similar signal to noise ratio with a minimum of 18 trials per condition for Task 3, in increasing the number of experimental trials to 108 for each of the 4 experimental blocks.

## **4.2 Results**

### ***4.2.1 Behavioural performance***

The mean overall accuracy was  $95.0 \pm 4.0\%$  across all participants, with individual subject accuracy ranging from 83.2% to 98.9%, which was similar to what we found in Experiment 1.

### ***4.2.2 Electrophysiology.***

The results from Task 1 of Experiment 2 (spatial localisation) were virtually identical to those found in Experiment 1 in terms of mean values and patterns of statistical results. For this reason, we do not present them in detail in the article. Results of Task 3 (Detection) are shown in Figure 5 (bottom panels). All frames containing oddballs were Match frames, and so there was no Mismatch condition with oddballs (unlike Tasks 1 and 2). For lower hemifield oddballs, the amplitude of both components increased (became more negative) with an increase in the number of oddballs (N2p-contra:  $F = 20.7$ ,  $p < .001$ ,  $\eta_p^2 = .47$ ; N2pb-midline:  $F = 9.1$ ,  $p < .001$ ,  $\eta_p^2 = .28$ ). For upper hemifield only N2p-Contra emerged as significant but not N2pb-midline even if the 3 waves appear visually different (N2p-contra:  $F = 7.2$ ,  $p < .003$ ,  $\eta_p^2 = .24$ ; N2pb-midline:  $F = 1.2$ ,  $p > .30$ ,  $\eta_p^2 = .05$ ). All in all, we did not replicate what found Mazza and Caramazza (2011) in Task 1 nor in Task 3, as the authors did not measure a significant amplitude difference between 1, 2, or 3 oddballs for the simple detection task but we did.

Voltage isocontour backview maps are plotted in Figure 4 (row 3) for Task 3. They clearly show a similar distribution as for Task 1 and 2, replicating our own results of Experiment 1.

## 5. Discussion

The initial goal of this study was to compare how experimental manipulations affect two ERP components, the N2pc and N2pb, to determine their degree of functional similarity, and presumably the similarity of the underlying neural mechanisms. Thanks to a subtraction of a homogeneous condition, we examined the posterior contralateral and midline bilateral signals, and found that both signals respond in a similar manner to four variables (Vertical Hemifield, Oddballs Number, Task instruction, Matching effect), suggesting they are produced by the same underlying mechanisms, except for variations in the location and orientation of the generators by respect to retinotopy. More interestingly, analysing midline electrodes (invisible in N2pc difference waves

analyses) brought critical new data on the polarity of attentional ERPs, suggesting an inversion of the posterior attention potentials for lower versus upper hemifield attended stimuli.

### ***5.1 Teasing apart the posterior N2 components: N2p-ipsilateral, N2p-controlateral, N2pb-midline, and SN***

The posterior N2 components are ERPs first seen in the laboratory in the 80's by asking participants to attend to one kind of stimuli and not another, for instance letters versus digits, both presented centrally. A bilateral N2 (mostly measured in PO7/PO8 or in occipital electrodes) has been commonly interpreted as reflecting partially overlapping sequential stages of processing associated with visual pattern recognition and stimulus classification (Renault, Ragot, Lesevre, & Remond, 1982; Ritter et al., 1984). Without any eye movement, visuo-spatial attention can be also deployed to a region of interest in the peripheral (versus foveal) visual field in order to facilitate task-relevant information processing. For a lateral locus of attention, the posterior N2 had been described as a bilateral plus a contralateral subcomponents (Luck & Hillyard, 1994a, 1994b). Our study helped us to see how different phenomena and components are interleaved.

First, the N2p-Ipsi peaked on one hand negatively, at PO7/PO8, at 240 ms, 10 ms after the contralateral peak for lower hemifield, and on the other hand positively, slightly more centered, at 215 ms and 55 ms after the contralateral peak for upper hemifield. This suggests that the supposed bilateral signal recorded in ipsilateral electrodes by Luck and colleagues is more susceptible to be an ipsilateral activity only as it does not overlap in upper hemifield.

Second, in addition to similar magnitude, latencies, and distributions on the scalp, N2p-contra and N2pb-midline were sensitive and reacted in the same direction to variables such as Oddball Number, Task instructions, Matching effect, and Vertical Hemifield. All in all, the similarities in experimental results and scalp distributions of the two components suggest that

N2pb-midline (as described by (Renault et al., 1982) for stimuli at fixation, involved in categorisation) is a bilateral N2 acting like a “double N2pc.” This phenomenon could reflect a recruitment of more attentional resources (some in each hemisphere), or a collaboration between the two hemispheres for processing midline stimuli. This proposition is supported by results from Doro (2017) who found a significant advantage on mean accuracy ( $m$ ) in reporting a target presented on the midline ( $m = .89$ ) against one in the left visual hemifield ( $m = .85$ ) or in the right ( $m = .86$ ), with no significant difference found between the accuracy in reporting a target in left compared to one in the right.

However, another study found no difference in behavioural results for lateral versus vertical midline targets, for which authors propose there is no advantage or cooperation of the two hemispheres for processing targets presented on the vertical midline, but more a competition the right-hemisphere presenting the advantage in directing attention to salient events and being more rapid (Verleger, Dittmer, & Smigasiewicz, 2013). Further research will be needed to clarify this point.

Third, the selection negativity (SN) is a difference wave for which one subtracts the Non-target (or Mismatch) condition from the Target (or Match) condition, thus isolating the specific top-down activity linked to instructions only, triggered by relevant stimulus features and described as the selection process of a stimulus presented centrally (Aine & Harter, 1984; Anllo-Vento, Luck, & Hillyard, 1998; Bartsch et al., 2018; Harter et al., 1984; Hillyard & Munte, 1984; Keil & Muller, 2010; Kimura et al., 2005; Smid et al., 1997), for a review see (Folstein & Van Petten, 2008). In particular, when color served as a selection cue (e.g., in Task 1 "attend to the orange oddballs when they appear in the lower hemifield"), specific ERP responses can be observed that are related to the selective, task-directed, processing of stimuli with the cued attribute (Smid et al., 1997). In



Experiment 1 (and replicated in Experiment 2), N2pb-midline and N2p-contra amplitude decreased significantly from the Match to the Mismatch condition in Task 1 (spatial localisation), the difference between the two being the SN. The smaller activity for the Mismatch condition in Task 1 may be seen as a “baseline” N2p-contra / N2pb-midline triggered by bottom-up saliency of oddballs. In Task 2, in contrast, there was no amplitude difference between Match and Mismatch conditions. Adopting the model of Luck and Gold (2008), this result suggests that the N2pc here represented the “*input selection*” process, triggered by the color feature, but did not represent the “*rule selection*.” In other words, in Task 2, participants presumably first deployed attention to the colored items (no matter how many), this process being represented by N2p-contra or N2pb-midline. The individuation process may then belong to a more complex phase of information processing than spatial localisation and may take place only after participants engage attention on the salient items. This process may happen more diffusely in time, more in the P3 time range than in the N2 range. Perhaps, in the present paradigm, the N2 (lower field) or P2 (upper field) increase in amplitude with the number of oddballs would not represent a process of individuation *per se*, but instead would reflect recruitment of additional activity with the addition of more pop-out stimuli. Also, we note that Mazza and Caramazza (2011) found no difference in the amplitude of N2pc in the Match task.

### ***5.2 A P2pc for upper hemifield oddballs: a new good practice for research with the N2pc***

Except for Fahrenfort et al. (2017) who recently found opposite contralateral polarities for upper and lower visual field potentials (but which was not discussed in their article), the apparition of a contralateral positivity for upper field stimuli has not been described further in literature.

However, work by Hickey et al. (2009) suggests a similar effect as they conducted additional ANOVAs in order to examine the effect of stimulus elevation on N2pc, decomposed in

two subcomponents, the Nt, a negativity due to target treatment, and the Pd, a positivity related to distractor processing. Interestingly, they found a larger positivity for distractor processing (Pd) when the distractor was in the upper hemifield compared to when it was in the lower hemifield. However, in the time range of their Pd, there was no effect of the vertical position of the target. But as they collapsed over upper versus lower hemifields in their other analyses, the results and the discussion do not give further information concerning the role of vertical position on component polarity or amplitude, as do other authors exploring these ERPs (Hilimire, Mounts, Parks, & Corballis, 2009). However, two years later, Hilimire and colleagues published another study in which they separated the data based on vertical hemifields Hilimire et al. (2011). Here, they measured a positive component they called Ptc (because more temporal) which did not vary in amplitude whereas the N2pc did vary with the same experimental conditions. Their conclusions suggest that more work is needed to elucidate the relationship between Ptc and N2pc, to localize the neural generators contributing to the positive component, and to address “*whether the Ptc component is truly elicited only by distractor objects and not target objects.*” It suggests these ERPs are perhaps not caused by the role of the stimuli in the experiment (distractor versus target) but by other factors (like vertical hemifield in which distractors or targets appear).

More critically, the method we used here of subtracting the homogeneous condition from a left or a right stimulus condition (without collapsing over left and right) allowed us to analyse the responses of central posterior electrodes. This way of looking at lateral targets data revealed that the difference wave (contralateral minus ipsilateral) created a small negative difference for upper hemifield targets but that the contralateral and ipsilateral responses are both positive. Given these positive basic responses, and the initial contralateral positivity in the contra minus ipsi

difference waves, a better name for this component would be a P2pc, namely, a positivity posterior contralateral, peaking slightly more centrally, toward PO3/PO4 and POz as shown in Figure 4.

Finally, the early contralateral positivity found for upper hemifield oddballs may provide a re-interpretation of what has sometimes been called the Ppc, the posterior contralateral positivity peaking prior to N2pc, at about 150 ms, visible in Figure 3B, and also described by Corriveau et al. (2012) and Pomerleau et al. (2014). In some cases, this component could have a strong contribution from the positive contralateral response to upper-field targets. However, concerning the contralateral positivity (Ptc) following N2pc, this positive activity for upper hemifield could be a “mirrored” activity of the negativity seen for lower hemifield oddballs, the SPCN. More work will be required to pin down fully all the ramifications of the polarity inversion across attention to lower versus upper-field targets.

### ***5.3 Implications for the neural substrates of visuo-spatial attention indices***

This positivity observed for upper hemifield oddballs can offer some clues concerning the neural sources of N2pc and N2pb. In the SCD maps, a more focal scalp distribution likely originates closer to the surface, whereas a more widely distributed component may be expected to have its origin deeper below the surface and an attenuated amplitude after the SCD transform. Also, at the surface of a conductive sphere, current density decreases more quickly than potential as the generator is moved from close to the surface toward the center of the sphere (Perrin et al., 1987). So, the smaller absolute amplitude recorded for the P2pc adds a clue to the hypothesis of an inversed generator for upper hemifield oddballs, as possibly situated further from the surface (deeper) than the lower hemifield N2pc generators. Furthermore, the more central (less eccentric) voltage distribution for upper hemifield targets (compared with that for lower hemifield targets)

would be consistent with a difference in the orientation of the equivalent dipoles for these sources (see Sereno et al. (1995) for relevant discussions).

Finally, the use of a multi-frame procedure did not allow us to perform a detailed analysis of possible relationships between electrophysiology and accuracy, on a frame-by-frame basis. Further study of such relationship would likely be useful. Furthermore, researchers may wish to address further the question of visual hemifield attentional resolution and filtering specialisation, as highlighted by earlier psychophysiological results (He, Cavanagh, & Intriligator, 1996), suggesting a functional advantage in the allocation of attention in favour of the lower visual field (better spatial resolution in lower visual field compared to upper. Another question concerns the earlier contralateral response for upper compared with lower visual field targets. Perhaps this is the result of an anatomical difference between projections from V1 to the dorsal versus ventral paths in early visual processing, or some compensation across visual fields to synchronize processing of inputs from upper and lower hemifields. Alternatively, it may reflect years of reading practice in processing text and other graphical materials organized from top to bottom. Further research will be required to address these issues.

## **Conclusion**

Based on their similar responses to several independent variables, we propose that the N2pc and N2pb components arise from essentially the same underlying mechanisms for respectively lateral or vertical midline stimuli. The subtraction of frames containing homogeneous stimuli (no oddball) from frames with left, right, or midline oddballs, highlighted a critical difference in the observed attentional responses to targets in the lower versus upper visual hemifields. Notably, whereas attention to the lower hemifield stimuli produces a familiar posterior negativity (N2pc, for lateral

targets), attention to the upper hemifield produces a contralateral positivity, which we designated as the P2pc. The contralateral minus ipsilateral difference wave for upper-field targets was also strongly biphasic, reflecting the subtraction of two positive waves of similar amplitude that occur at slightly different latencies. This raises the issue of whether the positive inflection that often follows the N2pc might, in part, reflect the subtraction of a delayed negative ipsilateral response (in the case of lower-visual field targets). In any case, we argue that a systematic separate analysis of attentional responses to lower versus upper visual field targets is indicated on the basis of the present results.

## **Acknowledgement**

We would like to thank Pia Amping for programming, Pascale Forget and lab members for their assistance in data acquisition and Brandi Drisdelle for helpful comments on the manuscript.

Funding: This work was supported by the Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery Grant (title: Cognitive neuroscience of selective and central attentional control), by the Canada Foundation for Innovation, and by the Canada Research Chair program.

## References

- Aine, C. J., & Harter, M. R. (1984). Hemispheric differences in event-related potentials to stroop stimuli. Attention and color-word processing. *Ann N Y Acad Sci*, 425, 154-156.
- Anllo-Vento, L., Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1998). Spatio-temporal dynamics of attention to color: evidence from human electrophysiology. *Hum Brain Mapp*, 6(4), 216-238.
- Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2016). Early and late selection modulate competition for representation: Evidence from the N2pc in a multiple frame procedure. *Psychophysiology*, 53(5), 611-622. doi: 10.1111/psyp.12606
- Bartsch, M. V., Donohue, S. E., Strumpf, H., Schoenfeld, M. A., & Hopf, J. M. (2018). Enhanced spatial focusing increases feature-based selection in unattended locations. *Sci Rep*, 8(1), 16132. doi: 10.1038/s41598-018-34424-5
- Benavides-Varela, S., Basso Moro, S., Brigadoi, S., Meconi, F., Doro, M., Simion, F., . . . Dell'Acqua, R. (2018). N2pc reflects two modes for coding the number of visual targets. *Psychophysiology*, 55(11), e13219. doi: 10.1111/psyp.13219
- Corriveau, I., Fortier-Gauthier, U., Pomerleau, V. J., McDonald, J., Dell'acqua, R., & Jolicoeur, P. (2012). Electrophysiological evidence of multitasking impairment of attentional deployment reflects target-specific processing, not distractor inhibition. *Int J Psychophysiol*, 86(2), 152-159. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2012.06.005
- Doro, M. (2017). *On the Common Neural Basis of Temporal and Spatial Dynamics of Attention: Evidence from Human Electroencephalography*. (Ph.D. Thesis), University of Padova, Padova, Italy.
- Drew, T., & Vogel, E. K. (2008). Neural measures of individual differences in selecting and tracking multiple moving objects. *J Neurosci*, 28(16), 4183-4191. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0556-08.2008
- Drisdelle, B. L., Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2017). Dealing with ocular artifacts on lateralized ERPs in studies of visual-spatial attention and memory: ICA correction versus epoch rejection. *Psychophysiology*, 54(1), 83-99. doi: 10.1111/psyp.12675
- Drisdelle, B. L., & Jolicoeur, P. (2018). Early and late selection processes have separable influences on the neural substrates of attention. *Int J Psychophysiol*, 127, 52-61. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2018.03.004
- Drisdelle, B. L., Konishi, K., Diarra, M., Bohbot, V. D., Jolicoeur, P., & West, G. L. (2017). Electrophysiological evidence for enhanced attentional deployment in spatial learners. *Exp Brain Res*, 235(5), 1387-1395. doi: 10.1007/s00221-017-4884-9
- Dux, P. E., & Marois, R. (2009). The attentional blink: a review of data and theory. *Atten Percept Psychophys*, 71(8), 1683-1700. doi: 10.3758/APP.71.8.1683
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 99(3), 225-234.
- Fahrenfort, J. J., Grubert, A., Olivers, C. N. L., & Eimer, M. (2017). Multivariate EEG analyses support high-resolution tracking of feature-based attentional selection. *Sci Rep*, 7(1), 1886. doi: 10.1038/s41598-017-01911-0
- Folstein, J. R., & Van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: a review. *Psychophysiology*, 45(1), 152-170. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x
- Hansen, K. A., Kay, K. N., & Gallant, J. L. (2007). Topographic organization in and near human visual area V4. *J Neurosci*, 27(44), 11896-11911. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2991-07.2007
- Harter, M. R., Aine, C., & Schroeder, C. (1984). Hemispheric differences in event-related potential measures of selective attention. *Ann N Y Acad Sci*, 425, 210-211.
- He, S., Cavanagh, P., & Intriligator, J. (1996). Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 383(6598), 334-337. doi: 10.1038/383334a0

- Hickey, C., Di Lollo, V., & McDonald, J. J. (2009). Electrophysiological indices of target and distractor processing in visual search. *J Cogn Neurosci*, *21*(4), 760-775. doi: 10.1162/jocn.2009.21039
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2009). Competitive interaction degrades target selection: an ERP study. *Psychophysiology*, *46*(5), 1080-1089. doi: 10.1111/j.1469-8986.2009.00846.x
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2011). Dynamics of target and distractor processing in visual search: evidence from event-related brain potentials. *Neurosci Lett*, *495*(3), 196-200. doi: 10.1016/j.neulet.2011.03.064
- Hillyard, S. A., & Munte, T. F. (1984). Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. *Percept Psychophys*, *36*(2), 185-198.
- Hillyard, S. A., Vogel, E. K., & Luck, S. J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *353*(1373), 1257-1270. doi: 10.1098/rstb.1998.0281
- Jolicoeur, P. (1998). Modulation of the attentional blink by on-line response selection: evidence from speeded and unspeeded task1 decisions. *Mem Cognit*, *26*(5), 1014-1032.
- Jolicoeur, P., Brisson, B., & Robitaille, N. (2008). Dissociation of the N2pc and sustained posterior contralateral negativity in a choice response task. *Brain Res*, *1215*, 160-172. doi: 10.1016/j.brainres.2008.03.059
- Kayser, J., & Tenke, C. E. (2015a). Issues and considerations for using the scalp surface Laplacian in EEG/ERP research: A tutorial review. *Int J Psychophysiol*, *97*(3), 189-209. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2015.04.012
- Kayser, J., & Tenke, C. E. (2015b). On the benefits of using surface Laplacian (current source density) methodology in electrophysiology. *Int J Psychophysiol*, *97*(3), 171-173. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2015.06.001
- Keil, A., & Muller, M. M. (2010). Feature selection in the human brain: electrophysiological correlates of sensory enhancement and feature integration. *Brain Res*, *1313*, 172-184. doi: 10.1016/j.brainres.2009.12.006
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2005). Positive difference in ERPs reflects independent processing of visual changes. *Psychophysiology*, *42*(4), 369-379. doi: 10.1111/j.1469-8986.2005.00297.x
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2006). Independent processing of visual stimulus changes in ventral and dorsal stream features indexed by an early positive difference in event-related brain potentials. *Int J Psychophysiol*, *59*(2), 141-150. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2005.03.023
- Kiss, M., Van Velzen, J., & Eimer, M. (2008). The N2pc component and its links to attention shifts and spatially selective visual processing. *Psychophysiology*, *45*(2), 240-249. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00611.x
- Loughnane, G. M., Newman, D. P., Bellgrove, M. A., Lalor, E. C., Kelly, S. P., & O'Connell, R. G. (2016). Target Selection Signals Influence Perceptual Decisions by Modulating the Onset and Rate of Evidence Accumulation. *Curr Biol*, *26*(4), 496-502. doi: 10.1016/j.cub.2015.12.049
- Luck, S. J. (2014). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique, Second Edition*: MITpress.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol*, *77*(1), 24-42. doi: 10.1152/jn.1997.77.1.24
- Luck, S. J., Girelli, M., McDermott, M. T., & Ford, M. A. (1997). Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cogn Psychol*, *33*(1), 64-87. doi: 10.1006/cogp.1997.0660
- Luck, S. J., & Gold, J. M. (2008). The construct of attention in schizophrenia. *Biol Psychiatry*, *64*(1), 34-39. doi: 10.1016/j.biopsych.2008.02.014



- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994a). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, *31*(3), 291-308.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994b). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *20*(5), 1000-1014.
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2011). Temporal brain dynamics of multiple object processing: the flexibility of individuation. *PLoS One*, *6*(2), e17453. doi: 10.1371/journal.pone.0017453
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2015). Multiple object individuation and subitizing in enumeration: a view from electrophysiology. *Front Hum Neurosci*, *9*, 162. doi: 10.3389/fnhum.2015.00162
- Mazza, V., Pagano, S., & Caramazza, A. (2013). Multiple object individuation and exact enumeration. *J Cogn Neurosci*, *25*(5), 697-705. doi: 10.1162/jocn\_a\_00349
- McCarthy, G., & Wood, C. C. (1985). Scalp distributions of event-related potentials: an ambiguity associated with analysis of variance models. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *62*(3), 203-208.
- Pernier, J., Perrin, F., & Bertrand, O. (1988). Scalp current density fields: concept and properties. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *69*(4), 385-389.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *72*(2), 184-187.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., Giard, M. H., & Echallier, J. F. (1987). Mapping of scalp potentials by surface spline interpolation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *66*(1), 75-81.
- Perron, R., Lefebvre, C., Robitaille, N., Brisson, B., Gosselin, F., Arguin, M., & Jolicoeur, P. (2009). Attentional and anatomical considerations for the representation of simple stimuli in visual short-term memory: evidence from human electrophysiology. *Psychol Res*, *73*(2), 222-232. doi: 10.1007/s00426-008-0214-y
- Pinker, S. (1984). Visual cognition: an introduction. *Cognition*, *18*(1-3), 1-63.
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2014). Colour-specific differences in attentional deployment for equiluminant pop-out colours: evidence from lateralised potentials. *Int J Psychophysiol*, *91*(3), 194-205. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2013.10.016
- Pylyshyn, Z. (1989). The role of location indexes in spatial perception: a sketch of the FINST spatial-index model. *Cognition*, *32*(1), 65-97.
- Renault, B., Ragot, R., Lesevre, N., & Remond, A. (1982). Onset and offset of brain events as indices of mental chronometry. *Science*, *215*(4538), 1413-1415.
- Ritter, W., Ford, J. M., Gaillard, A. W., Harter, M. R., Kutas, M., Naatanen, R., . . . Rohrbaugh, J. (1984). Cognition and event-related potentials. I. The relation of negative potentials and cognitive processes. *Ann N Y Acad Sci*, *425*, 24-38.
- Schubo, A., Schroger, E., & Meinecke, C. (2004). Texture segmentation and visual search for pop-out targets. An ERP study. *Brain Res Cogn Brain Res*, *21*(3), 317-334. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2004.06.007
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., . . . Tootell, R. B. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, *268*(5212), 889-893.
- Sharbrough F, C. G.-E., Lesser RP, Lüders H, Nuwer M, Picton TW . J. (1991). American Electroencephalographic Society Guidelines for Standard Electrode Position Nomenclature. *Clinic Neurophysiology*, *8*, 200-202.
- Smid, H. G., Jakob, A., & Heinze, H. J. (1997). The organization of multidimensional selection on the basis of color and shape: an event-related brain potential study. *Percept Psychophys*, *59*(5), 693-713.
- Verleger, R., Dittmer, M., & Smigasiewicz, K. (2013). Cooperation or competition of the two hemispheres in processing characters presented at vertical midline. *PLoS One*, *8*(2), e57421. doi: 10.1371/journal.pone.0057421

Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 29(1), 121-138.

Xu, Y., & Chun, M. M. (2009). Selecting and perceiving multiple visual objects. *Trends Cogn Sci*, 13(4), 167-174. doi: 10.1016/j.tics.2009.01.008

## Chapitre III : Discussion et Conclusion

## Discussion des résultats

Le but initial de cette étude était de comparer directement la modulation de deux composantes ERP afin de tirer des conclusions sur des mécanismes sous-jacents communs ou différents du processus de filtrage spatial entre des stimuli latéraux (gauche ou droit) et verticaux. Nous avons innové sur la façon d'observer l'activité de la N2pc et utilisé une manière commune de comparer deux indices électrophysiologiques de l'attention visuo-spatiale latérale (N2pc) et sur la ligne médiane (N2pb). Nous avons soustrait à chacune des conditions principales une condition contrôle faite d'éléments de couleur homogène. Les deux indices ont répondu de manière similaire aux quatre variables étudiées, suggérant qu'ils sont le reflet d'un même mécanisme sous-jacent et de générateurs similaires, par respect pour la rétinotopie. Plus intéressant encore, l'observation de la distribution sur le scalp, en particulier des électrodes médianes (Oz et POz), le plus souvent écartées des analyses classiques de la N2pc qui choisissent de soustraire l'activité ipsilatérale à l'activité controlatérale aux cibles et ne permet donc pas d'étudier le signal à ces électrodes, a permis d'apporter des données critiques sur l'inversion de cette négativité postérieure pour les éléments saillants positionnés dans le champ visuel haut et devenant alors une positivité.

### *5.1 Démêlons les sous-composantes de la N2 : N2p-Ipsi, N2p-Contra, N2pb-Midline et SN*

Les composantes postérieures de la N2 sont des potentiels liés à un événement (ERP) qui ont été découverts en laboratoire dans les années 80 en demandant aux participants de porter attention à un type de stimuli et non à un autre, par exemple une lettre ou un chiffre, présentés centralement dans le champ visuel. Une N2 bilatérale (principalement mesurée aux électrodes PO7/PO8 ou occipitales) a été généralement interprétée comme reflétant des étapes séquentielles de traitement mais se chevauchant partiellement, et associées à la reconnaissance visuelle et à la

classification d'un objet (Renault et al., 1982; Ritter et al., 1984). Sans mouvement des yeux, l'attention visuo-spatiale peut également être déployée dans une région périphérique (versus focale) du champ visuel afin d'accentuer certains traitements de l'information. Pour un focus latéral de l'attention, la N2 postérieure avait été décrite comme deux sous-composantes, une bilatérale (N2pb) plus une autre controlatérale au lieu de l'attention (N2pc). Notre étude nous a aidé à démêler différents phénomènes.

### ***N2p-ipsilatéral***

Premièrement, la N2p-ipsi a atteint un pic négatif à PO7/PO8, à 240 ms, 10 ms après le pic controlatéral pour l'hémichamp bas et, d'autre part pour l'hémichamp haut, légèrement déplacé vers les électrodes médianes, centré à 215 ms soit 55 ms après le pic controlatéral. Cela suggère que le supposé signal bilatéral enregistré dans les électrodes ipsilatérales par Luck et ses collègues est plus susceptible d'être une activité ipsilatérale uniquement car il ne chevauche pas la N2p-contro pour l'hémichamp haut.

### ***N2p-controlatéral et N2pb-midline***

Deuxièmement, en plus de présenter des latences et des distributions similaires, la N2p-contra et la N2pb-midline ont montré des magnitudes similaires et réagissaient avec la même sensibilité aux variables étudiées. Globalement, ces comportements et distributions semblables suggèrent que la N2pb-midline (comme décrit par Renault et al., (1982) pour les stimuli centrés, impliqués dans la catégorisation des stimuli) est une « N2pc bilatérale ». Cependant, la N2pb-midline trouvant son maximum, pour chacun des hémichamps visuels, entre la N2p-contro et la N2p-ipsi, ce décalage temporel pourrait suggérer que cette N2pb-midline est en fait le reflet de l'addition d'une N2p-Contro et d'une N2p-Ipsi, les deux ayant lieu dans chaque hémisphère.

Ce phénomène pourrait refléter un recrutement de ressources deux fois plus importantes pour le traitement des stimuli médians, voire une collaboration entre les deux hémisphères.

Cette proposition corrobore les données de Doro (2017) qui trouvait un avantage significatif sur la moyenne de la précision des réponses ( $m$ ) pour des cibles présentées sur la ligne médiane ( $m = .89$ ) à l'hémichamp visuel gauche ( $m = .85$ ) ou droit ( $m = .86$ ), aucune différence significative n'ayant été constatée entre la gauche et la droite.

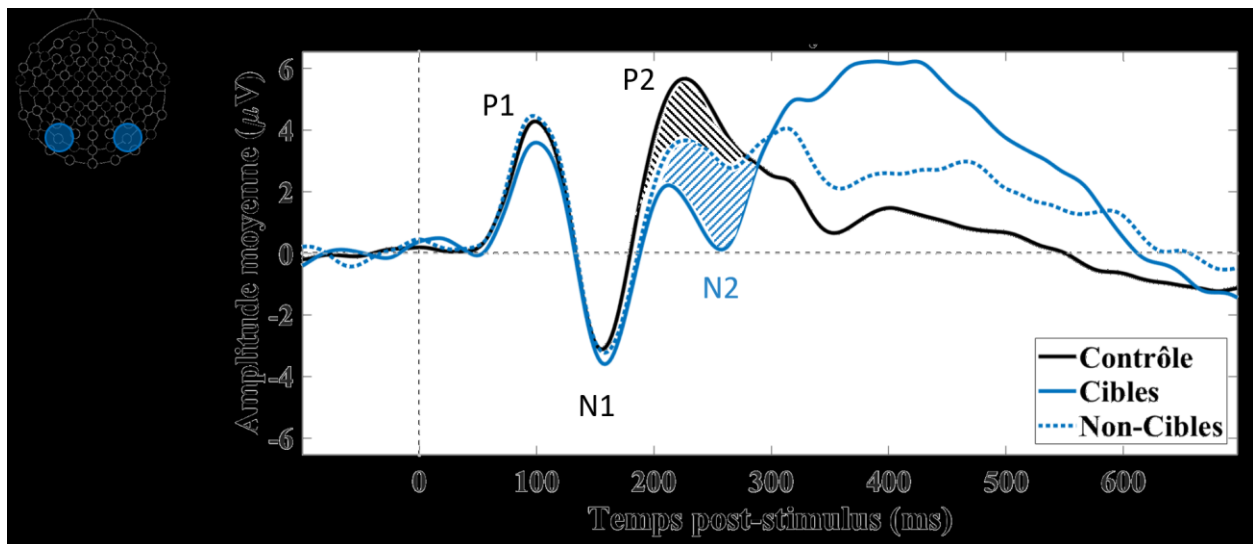
Cependant, cela n'est pas en adéquation avec Verleger et al. (2013) qui ont obtenu les mêmes résultats comportementaux pour des cibles verticales médianes ou latérales, article dans lequel ils proposent qu'il n'y a justement pas une telle coopération des deux hémisphères pour traiter les cibles présentées à la médiane verticale. Ce point mérite d'être clarifié dans des recherches futures.

### ***Négativité de Sélection (SN)***

Troisièmement, la négativité de sélection (SN) est une onde différentielle pour laquelle on soustrait la condition « non-cible » de la condition « cible », isolant ainsi l'activité descendante spécifiquement liée aux instructions et déclenchée par les caractéristiques du stimulus recherché. Elle a été décrite comme le processus de sélection d'un stimulus présenté au centre du champ visuel (Aine & Harter, 1984; Anllo-Vento, Luck et Hillyard, 1998; Bartsch et al., 2018; Harter et al., 1984; Hillyard & Munte, 1984 ; Keil et Muller, 2010; Kimura et al., 2005; Smid et al., 1997), pour une revue, voir (Folstein et Van Petten, 2008).

Nous souhaitons souligner ici la différence entre la SN et la N2pb-Midline. Quand cette dernière est utilisée pour une condition cible, (condition cible moins la condition contrôle), elle reflète en fait l'addition des deux processus ascendant et descendant.

La Figure E ci-dessous illustre l'exemple pour des stimuli saillants présentés dans l'hémichamp bas lors de la tâche 1 de l'Expérience 1 de notre étude (et répliqué dans l'Expérience 2). On peut observer que la consigne « *Portez attention et comptez les tableaux pour lesquels les éléments orange apparaissent dans l'hémichamp bas (bloc 1) / dans l'hémichamp haut (bloc 2)* » implique des valeurs de la N2 très différentes entre les 3 conditions : la condition contrôle (stimuli de couleur homogène) n'a pas de N2 (courbe noire), la condition non-cible (stimuli saillants en bas, bloc 2, le participant ne doit pas y porter attention) a une petite N2 (courbe bleue pointillée) et la condition cible (stimuli saillants en bas, bloc 1, le participant doit y porter attention) a une grande N2. La différence entre la condition non-cible et la condition contrôle, hachurée en noir, refléterait la différence de saillance des stimuli, autrement dit l'effet ascendant (« bottom-up »), car dans les deux cas, le participant doit ignorer ces tableaux d'affichage. La différence entre les conditions cible et non cible est hachuré en bleu représenterait la SN, reflet de l'activité descendante uniquement (« top-down »), les tableaux d'affichage étant strictement les mêmes.



Cette figure provenant de ces expériences rigoureuses en termes de contrebalancement et de contrôles de paramètres confondants permet de soutenir clairement la théorie de la recherche guidée 2.0 et de montrer les contributions respectives des processus de traitement ascendant et descendant au niveau des composantes électrophysiologiques. Notons que les expériences n'adressent pas la question de l'influence des conditionnements et des récompenses par exemple soulevée par des auteurs évoqués dans l'introduction, tels que Awh et al. (2012).

Dans la tâche 2, dont la consigne est « *Portez attention et comptez les tableaux pour lesquels les éléments orange sont en nombre impair (bloc 1) / en nombre pair (bloc 2)* », au contraire, il n'y avait pas de différence d'amplitude de la N2 entre les deux conditions cible et non-cible.

Adoptant le modèle de Luck and Gold (2008), ce résultat suggère que la N2 représente alors le processus de « sélection d'entrée », déclenchée par la fonction de couleur, mais ne représente pas la « sélection par la consigne ». En d'autres termes, dans la tâche 2, les participants doivent systématiquement déployer l'attention sur les éléments de couleur, avant de pouvoir même distinguer leur nombre et de savoir s'ils correspondent ou non à la consigne, pour pouvoir engager ultérieurement le processus d'individuation pour justement le savoir. Ce processus d'individuation appartiendrait donc à un traitement plus complexe de l'information que la localisation spatiale, et après que les participants auraient déjà déployé leur attention sur les éléments saillants. Ce processus de traitement se produirait de manière plus diffuse dans le temps, peut-être davantage dans la plage de temps de la P3 (300-500 ms) que dans celle de la N2 (140-300 ms). Dans ce modèle, l'augmentation de l'amplitude de la N2 avec le nombre d'éléments saillants ne représenterait pas le processus d'individuation lui-même, contrairement au modèle proposé par Mazza and Caramazza (2011), mais davantage un processus ascendant d'activation neuronale plus



fort déclenché simplement par plus de saillance. Ces auteurs n'avaient pas non plus trouvé de différence d'amplitude dans leur N2pc entre les conditions de Cible et de Non-Cible.

## 5.2 N2pc et P2pc

À l'exception de Fahrenfort et al. (2017) qui ont trouvé une valeur de N2 de signe opposé dans l'hémichamp supérieur (mais n'ont pas abordé directement ce problème dans leur discussion), l'apparition d'une positivité dans la N2pc n'a pas encore été décrite dans la littérature.

Les travaux de Hickey et al. (2009) suggèrent un effet similaire dans leurs ANOVAs supplémentaires qui examinent l'effet de l'élévation dans le champ visuel d'un stimulus sur la N2pc, qu'ils proposent de décomposer en deux sous-composantes : la Nt, une négativité due au traitement de la cible, et la Pd, une positivité associée à la suppression d'un distracteur. Ils attribuent une positivité globale plus grande pour le traitement d'un distracteur (Pd) uniquement lorsqu'on le place dans l'hémichamp haut et une négativité plus grande pour le traitement de la cible (Nt) uniquement lorsqu'elle est placée dans l'hémichamp bas. Cependant, comme ils moyennent toutes leurs conditions haut/bas, on ignore toujours si la Pd (positive donc) est liée au fait que les stimuli saillants sont des distracteurs, ou qu'ils sont positionnés dans l'hémichamp haut, pas plus que d'autres études qui moyennent les deux aussi comme (Hilimire et al., 2009).

Notons que deux ans plus tard, Hilimire et al. (2011) publiaient une autre étude dans laquelle ils séparaient les données sur le champ visuel vertical. Ils constatent que leur composante positive (Ptc), positionnée de manière plus temporelle sur le scalp, n'a pas varié en amplitude alors que la N2pc a quant à elle varié entre les deux hémichamps avec les mêmes conditions expérimentales. Leurs conclusions suggèrent que davantage de travail est nécessaire pour élucider la relation entre la Ptc et la N2pc, pour localiser les générateurs de neurones contribuant à cette composante positive, et pour déterminer « *si la composante Ptc est véritablement obtenue*

*uniquement par des objets de distraction et non par des objets cibles* ». Cela suggère que ces ERP ne seraient peut-être pas causés par la nature des stimuli (distracteur par rapport à la cible) mais par d'autres facteurs (en l'occurrence, l'hémichamp vertical dans lequel apparaissent ces distracteurs ou cibles).

Plus critique encore, la méthode que nous avons utilisée ici pour soustraire la condition homogène d'une condition de stimulus apparaissant à gauche ou à droite (sans moyenniser les deux) nous a permis d'analyser les réponses des électrodes centrales postérieures (Oz, POz). Cette façon d'observer les signaux pour des cibles latérales a révélé que la différence de signal (controlatéral moins ipsilatéral) crée un léger contraste négatif pour les cibles présentées en haut qui ne reflète pas les réponses controlatérales et ipsilatérales brutes toutes deux positives. Compte tenu que ces réponses brutes sont avant tout positives, un meilleur nom pour cette composante serait donc une P2pc, à savoir une positivité controlatérale postérieure, culminant légèrement plus au centre, vers les électrodes PO3/PO4 et POz, comme indiqué sur la figure 4 de l'article.

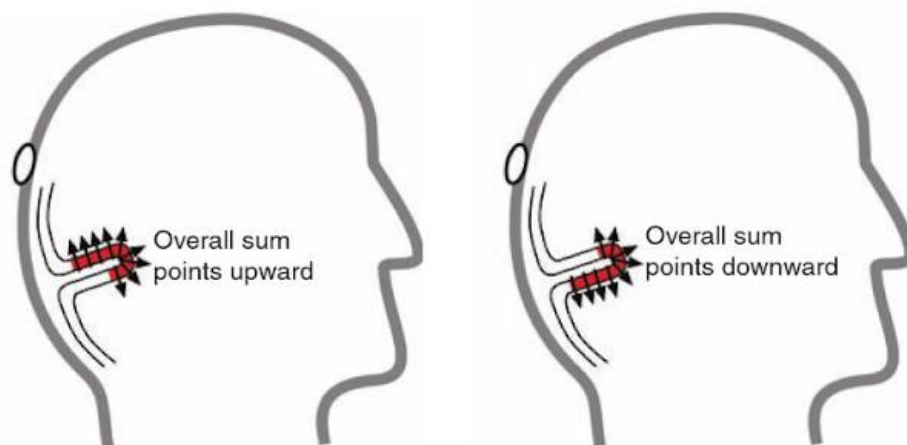
Enfin, la positivité controlatérale précoce trouvée pour les stimuli de l'hémichamp haut peut fournir une réinterprétation de ce qu'on a parfois appelé la Ppc, la Positivité controlatérale postérieure culminant avant la N2pc à environ 150 ms, visible sur la figure 3B et décrite par Corriveau et al. (2012) et par Pomerleau et al. (2014). Dans certains cas, cette composante pourrait avoir une forte contribution de la réponse controlatérale positive aux cibles du champ visuel haut. Cependant, en ce qui concerne la positivité controlatérale (Ptc) arrivant après la N2pc, cette activité positive pour l'hémichamp haut serait plus susceptible d'être une activité « en miroir » de la négativité observée pour les stimuli de l'hémichamp bas, communément appelée la Négativité Postérieure Controlatérale Soutenue (SPCN) et reflétant plutôt la mémoire de travail. Davantage

de travail sera nécessaire pour cerner pleinement toutes les conséquences de l'inversion de polarité de la N2 pour des cibles de chaque hémichamp vertical.

### ***5.3 Implications pour les sources neuronales***

Cette positivité, répliquée entre conditions et entre expériences, peut aussi apporter des indices sur la localisation des sources des N2pc et P2pc, notamment en appliquant la technique de SCD.

Perrin et al. (1987) décrivent le fait que, à la surface d'une sphère conductrice, la densité de source décroît plus rapidement que le potentiel lorsque le générateur est déplacé depuis la surface vers le centre de la sphère. Ainsi, l'amplitude absolue beaucoup plus petite enregistrée pour la P2pc corroborerait l'hypothèse d'un générateur positionné de l'autre côté d'un même sillon cortical, de manière opposée pour chaque hémichamp, et plus en profondeur pour les générateurs de la P2pc, c'est-à-dire plus loin de la surface que les générateurs de la N2pc de l'hémichamp bas comme illustré par la Figure F ci-après.



**Figure F: Un positionnement de générateurs de part et d'autre d'un même sulcus pourrait être à l'origine de signes opposés d'ERP. Image extraite de (Luck, 2014)**

Cette proposition pourrait rejoindre les travaux de Sereno et al. (1995) qui proposaient des générateurs inversés dans la partie ventrale du cortex visuel primaire par respect pour la rétinotopie entre les hémichamps haut et bas, une rétinotopie s'étendant jusqu'au cortex extra strié V4 et même de chaque côté du sillon intrapariétal correspondant à V7 (Sereno, Pitzalis, & Martinez, 2001). Les études de localisation des générateurs de la N2 ont depuis utilisé des techniques plus précises de localisation comme la magnétoencéphalographie (MEG) (Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Luck, & Heinze, 2004) et l'IRM fonctionnel (Hopf et al., 2006) pour mieux identifier les zones impliquées dans cette N2 captée en EEG aux électrodes postérieures.

Plus récemment, des auteurs ont d'ailleurs démêlé les processus d'individuation et d'identification qui fournissent le « quoi », le « où » et le « quand » de la perception visuelle (Naughtin, Mattingley, & Dux, 2016). L'ensemble de ces études s'accordent à dire que *l'identification des caractéristiques* se ferait plus tôt, autour de 140 ms post-stimulus et impliquerait le cortex visuel occipito-temporal, et plus précisément *le complexe occipito latéral* (LOC), et que l'individuation se ferait un peu plus tard, autour de 200 ms et impliquerait des régions plus antérieures comme le *sulcus interpariétal* (IPS), nous permettant de retrouver les voies ventrales et dorsales du « quoi » et du « où » (Xu & Chun, 2009).

Mêmes si les tâches attentionnelles demandées pour des stimuli placés dans les hémichamps haut et bas sont ici strictement les mêmes et impliquent à priori au minimum les deux phénomènes de l'identification (couleur) et de l'individuation (nombre), l'étude de Xu et Chang soulève deux temporalités en ligne avec les N2pc et P2pc de cette étude, qui pourrait ouvrir une hypothèse d'explication pour la différence de latence entre les deux composantes. L'avantage de latence de 50 ms pour la composante P2pc reflétant les cibles du champ visuel haut par rapport

aux cibles du champ visuel bas pourrait être le résultat d'une différence anatomique entre les projections de V1 aux voies dorsale et ventrale au début traitement visuel.

L'hémichamp bas, dans lequel se trouve plus généralement les objets saisissables, pourrait utiliser en priorité la voie du « quoi », plus lente car son mécanisme est soutenue par les cellules de type Parvo qui ont un plus petit gainage de myéline, pour savoir ce qu'est l'objet. L'hémichamp haut, quant à lui, dans lequel pourraient se trouver plus de mouvements à détecter, pourrait utiliser en priorité la voie du « où », plus rapide, dont le mécanisme est soutenu par les cellules de type Magno, qui ont un gainage de myéline plus épais et transmettent plus rapidement le signal. Ces premières spéculations suggèrent que des recherches supplémentaires seront nécessaires pour résoudre ces problématiques.

Une des limites de l'utilisation d'une procédure à plusieurs affichages est que cela ne nous a pas permis d'effectuer une analyse détaillée des relations possibles entre l'électrophysiologie et les données comportementales (précision et temps de réponse), qui serait possible avec un paradigme à affichage unique. D'autres chercheurs ont abordé la question de la résolution de l'attention pour chaque hémichamp vertical et de la spécialisation du filtrage, soulignée par les résultats psychophysiologiques antérieurs (He et al., 1996), qui suggèrent un avantage fonctionnel dans l'attribution de l'attention en faveur du champ visuel bas, par une meilleure résolution spatiale.

## Conclusion

Sur la base de leurs variations similaires, nous proposons que les sous-composantes N2pc et N2pb partagent les mêmes mécanismes sous-jacents pour les stimuli respectivement latéraux ou sur la ligne verticale médiane. La soustraction des conditions contenant des stimuli homogènes (sans élément saillant) aux conditions avec des éléments saillants positionnés à gauche, à droite ou sur la ligne médiane a mis en évidence une différence critique dans les réponses attentionnelles observées aux cibles dans les champs hémichamps visuels haut et bas.

Notamment, alors que l'attention portée aux stimuli de l'hémichamp bas produit une négativité postérieure bien connue (la N2pc pour les cibles latérales), l'attention portée à l'hémichamp haut produit une positivité controlatérale, que nous avons nommée P2pc. L'onde différentielle (onde controlatérale moins onde ipsilatérale) pour les cibles situées dans le champ visuel haut est apparue fortement biphasique, reflétant la soustraction de deux ondes positives d'amplitude similaire qui se produisent à des latences différentes. Cela soulève la question de savoir si l'inflexion positive qui suit souvent la N2pc pourrait, en partie, refléter la soustraction d'une réponse ipsilatérale négative retardée (dans le cas de cibles du champ visuel bas). Dans tous les cas, sur la base des résultats actuels, nous soutenons que les réponses attentionnelles aux cibles présentées dans les champs visuels haut versus bas devraient être analysées de manière systématiquement séparée.

## Références bibliographiques

- Aine, C. J., & Harter, M. R. (1984). Hemispheric differences in event-related potentials to stroop stimuli. Attention and color-word processing. *Ann N Y Acad Sci*, 425, 154-156.
- Andersen, R. A., & Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annu Rev Neurosci*, 25, 189-220. doi: 10.1146/annurev.neuro.25.112701.142922
- Andersen, R. A., & Cui, H. (2009). Intention, action planning, and decision making in parietal-frontal circuits. *Neuron*, 63(5), 568-583. doi: 10.1016/j.neuron.2009.08.028
- Anderson, B. (2011). There is no Such Thing as Attention. *Front Psychol*, 2, 246. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00246
- Anllo-Vento, L., Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1998). Spatio-temporal dynamics of attention to color: evidence from human electrophysiology. *Hum Brain Mapp*, 6(4), 216-238.
- Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2016). Early and late selection modulate competition for representation: Evidence from the N2pc in a multiple frame procedure. *Psychophysiology*, 53(5), 611-622. doi: 10.1111/psyp.12606
- Awh, E., Belopolsky, A. V., & Theeuwes, J. (2012). Top-down versus bottom-up attentional control: a failed theoretical dichotomy. *Trends Cogn Sci*, 16(8), 437-443. doi: 10.1016/j.tics.2012.06.010
- Bartsch, M. V., Donohue, S. E., Strumpf, H., Schoenfeld, M. A., & Hopf, J. M. (2018). Enhanced spatial focusing increases feature-based selection in unattended locations. *Sci Rep*, 8(1), 16132. doi: 10.1038/s41598-018-34424-5
- Bastos, A. M., Vezoli, J., Bosman, C. A., Schoffelen, J. M., Oostenveld, R., Dowdall, J. R., . . . Fries, P. (2015). Visual areas exert feedforward and feedback influences through distinct frequency channels. *Neuron*, 85(2), 390-401. doi: 10.1016/j.neuron.2014.12.018
- Beck, D. M., & Kastner, S. (2009). Top-down and bottom-up mechanisms in biasing competition in the human brain. *Vision Res*, 49(10), 1154-1165. doi: 10.1016/j.visres.2008.07.012
- Benavides-Varela, S., Basso Moro, S., Brigadoi, S., Meconi, F., Doro, M., Simion, F., . . . Dell'Acqua, R. (2018). N2pc reflects two modes for coding the number of visual targets. *Psychophysiology*, 55(11), e13219. doi: 10.1111/psyp.13219
- Billock G, K. C., Psaltis D (Ed.). (2005). *Neurobiology of attention* (Laurent Itti, Geraint Rees and John K. Tsotsos ed.): Academic Press.
- Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2010). Attention, intention, and priority in the parietal lobe. *Annu Rev Neurosci*, 33, 1-21. doi: 10.1146/annurev-neuro-060909-152823
- Bonnefond, M., Kastner, S., & Jensen, O. (2017). Communication between Brain Areas Based on Nested Oscillations. *eNeuro*, 4(2). doi: 10.1523/ENEURO.0153-16.2017
- Broadbent, D. E. (1957). A mechanical model for human attention and immediate memory. *Psychol Rev*, 64(3), 205-215. doi: 10.1037/h0047313
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication*. New York,: Pergamon Press.
- Corbetta, M. (1998). Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent, or overlapping neural systems? *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95(3), 831-838. doi: 10.1073/pnas.95.3.831
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci*, 3(3), 201-215. doi: 10.1038/nrn755
- Corriveau, I., Fortier-Gauthier, U., Pomerleau, V. J., McDonald, J., Dell'acqua, R., & Jolicoeur, P. (2012). Electrophysiological evidence of multitasking impairment of attentional deployment reflects target-specific processing, not distractor inhibition. *Int J Psychophysiol*, 86(2), 152-159. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2012.06.005

- Desimone, R. (1998). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 353(1373), 1245-1255. doi: 10.1098/rstb.1998.0280
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci*, 18, 193-222. doi: 10.1146/annurev.ne.18.030195.001205
- Deutsch, J. A., & Deutsch, D. (1963). Some theoretical considerations. *Psychol Rev*, 70, 80-90. doi: 10.1037/h0039515
- Di Lollo, V. (2018). Attention is a sterile concept; iterative reentry is a fertile substitute. *Conscious Cogn*, 64, 45-49. doi: 10.1016/j.concog.2018.02.005
- Doesburg, S. M., Emberson, L. L., Rahi, A., Cameron, D., & Ward, L. M. (2008). Asynchrony from synchrony: long-range gamma-band neural synchrony accompanies perception of audiovisual speech asynchrony. *Exp Brain Res*, 185(1), 11-20. doi: 10.1007/s00221-007-1127-5
- Doro, M. (2017). *On the Common Neural Basis of Temporal and Spatial Dynamics of Attention: Evidence from Human Electroencephalography*. (Ph.D. Thesis), University of Padova, Padova.
- Drew, T., & Vogel, E. K. (2008). Neural measures of individual differences in selecting and tracking multiple moving objects. *J Neurosci*, 28(16), 4183-4191. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0556-08.2008
- Drisdelle, B. L., Aubin, S., & Jolicoeur, P. (2017). Dealing with ocular artifacts on lateralized ERPs in studies of visual-spatial attention and memory: ICA correction versus epoch rejection. *Psychophysiology*, 54(1), 83-99. doi: 10.1111/psyp.12675
- Drisdelle, B. L., & Jolicoeur, P. (2018). Early and late selection processes have separable influences on the neural substrates of attention. *Int J Psychophysiol*, 127, 52-61. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2018.03.004
- Drisdelle, B. L., Konishi, K., Diarra, M., Bohbot, V. D., Jolicoeur, P., & West, G. L. (2017). Electrophysiological evidence for enhanced attentional deployment in spatial learners. *Exp Brain Res*, 235(5), 1387-1395. doi: 10.1007/s00221-017-4884-9
- Duncan, J., Bundesen, C., Olson, A., Humphreys, G., Chavda, S., & Shibuya, H. (1999). Systematic analysis of deficits in visual attention. *J Exp Psychol Gen*, 128(4), 450-478. doi: 10.1037//0096-3445.128.4.450
- Dux, P. E., & Marois, R. (2009). The attentional blink: a review of data and theory. *Atten Percept Psychophys*, 71(8), 1683-1700. doi: 10.3758/APP.71.8.1683
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 99(3), 225-234.
- Fahrenfort, J. J., Grubert, A., Olivers, C. N. L., & Eimer, M. (2017). Multivariate EEG analyses support high-resolution tracking of feature-based attentional selection. *Sci Rep*, 7(1), 1886. doi: 10.1038/s41598-017-01911-0
- Feldman, H., & Friston, K. J. (2010). Attention, uncertainty, and free-energy. *Front Hum Neurosci*, 4, 215. doi: 10.3389/fnhum.2010.00215
- Folstein, J. R., & Van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: a review. *Psychophysiology*, 45(1), 152-170. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00602.x
- Fries, P. (2015). Rhythms for Cognition: Communication through Coherence. *Neuron*, 88(1), 220-235. doi: 10.1016/j.neuron.2015.09.034
- Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E., & Desimone, R. (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science*, 291(5508), 1560-1563. doi: 10.1126/science.1055465
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: a unified brain theory? *Nat Rev Neurosci*, 11(2), 127-138. doi: 10.1038/nrn2787
- Gallivan, J. P., & Goodale, M. A. (2018). The dorsal "action" pathway. *Handb Clin Neurol*, 151, 449-466. doi: 10.1016/B978-0-444-63622-5.00023-1



- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci*, 15(1), 20-25. doi: 10.1016/0166-2236(92)90344-8
- Hansen, K. A., Kay, K. N., & Gallant, J. L. (2007). Topographic organization in and near human visual area V4. *J Neurosci*, 27(44), 11896-11911. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2991-07.2007
- Harter, M. R., Aine, C., & Schroeder, C. (1984). Hemispheric differences in event-related potential measures of selective attention. *Ann N Y Acad Sci*, 425, 210-211.
- He, S., Cavanagh, P., & Intriligator, J. (1996). Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 383(6598), 334-337. doi: 10.1038/383334a0
- Hickey, C., Di Lollo, V., & McDonald, J. J. (2009). Electrophysiological indices of target and distractor processing in visual search. *J Cogn Neurosci*, 21(4), 760-775. doi: 10.1162/jocn.2009.21039
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2009). Competitive interaction degrades target selection: an ERP study. *Psychophysiology*, 46(5), 1080-1089. doi: 10.1111/j.1469-8986.2009.00846.x
- Hilimire, M. R., Mounts, J. R., Parks, N. A., & Corballis, P. M. (2011). Dynamics of target and distractor processing in visual search: evidence from event-related brain potentials. *Neurosci Lett*, 495(3), 196-200. doi: 10.1016/j.neulet.2011.03.064
- Hillyard, S. A., & Munte, T. F. (1984). Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. *Percept Psychophys*, 36(2), 185-198.
- Hillyard, S. A., Vogel, E. K., & Luck, S. J. (1998). Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 353(1373), 1257-1270. doi: 10.1098/rstb.1998.0281
- Hommel, B., Chapman, C. S., Cisek, P., Neyedli, H. F., Song, J. H., & Welsh, T. N. (2019). No one knows what attention is. *Atten Percept Psychophys*, 81(7), 2288-2303. doi: 10.3758/s13414-019-01846-w
- Hopf, J. M., Boelmans, K., Schoenfeld, M. A., Luck, S. J., & Heinze, H. J. (2004). Attention to features precedes attention to locations in visual search: evidence from electromagnetic brain responses in humans. *J Neurosci*, 24(8), 1822-1832. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3564-03.2004
- Hopf, J. M., Luck, S. J., Boelmans, K., Schoenfeld, M. A., Boehler, C. N., Rieger, J., & Heinze, H. J. (2006). The neural site of attention matches the spatial scale of perception. *J Neurosci*, 26(13), 3532-3540. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4510-05.2006
- Hunt, A. R., Reuther, J., Hilchey, M. D., & Klein, R. M. (2019). The Relationship Between Spatial Attention and Eye Movements. *Curr Top Behav Neurosci*, 41, 255-278. doi: 10.1007/7854\_2019\_95
- Itti, L., & Koch, C. (2001). Computational modelling of visual attention. *Nat Rev Neurosci*, 2(3), 194-203. doi: 10.1038/35058500
- Jolicoeur, P. (1998). Modulation of the attentional blink by on-line response selection: evidence from speeded and unspeeded task1 decisions. *Mem Cognit*, 26(5), 1014-1032.
- Jolicoeur, P., Brisson, B., & Robitaille, N. (2008). Dissociation of the N2pc and sustained posterior contralateral negativity in a choice response task. *Brain Res*, 1215, 160-172. doi: 10.1016/j.brainres.2008.03.059
- Kahneman, D. (1973). *Attention and effort*. Englewood Cliffs, N.J.,: Prentice-Hall.
- Kahneman, D., Treisman, A., & Gibbs, B. J. (1992). The reviewing of object files: object-specific integration of information. *Cogn Psychol*, 24(2), 175-219. doi: 10.1016/0010-0285(92)90007-o
- Kayser, J., & Tenke, C. E. (2015a). Issues and considerations for using the scalp surface Laplacian in EEG/ERP research: A tutorial review. *Int J Psychophysiol*, 97(3), 189-209. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2015.04.012
- Kayser, J., & Tenke, C. E. (2015b). On the benefits of using surface Laplacian (current source density) methodology in electrophysiology. *Int J Psychophysiol*, 97(3), 171-173. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2015.06.001

- Keil, A., & Muller, M. M. (2010). Feature selection in the human brain: electrophysiological correlates of sensory enhancement and feature integration. *Brain Res*, *1313*, 172-184. doi: 10.1016/j.brainres.2009.12.006
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2005). Positive difference in ERPs reflects independent processing of visual changes. *Psychophysiology*, *42*(4), 369-379. doi: 10.1111/j.1469-8986.2005.00297.x
- Kimura, M., Katayama, J., & Murohashi, H. (2006). Independent processing of visual stimulus changes in ventral and dorsal stream features indexed by an early positive difference in event-related brain potentials. *Int J Psychophysiol*, *59*(2), 141-150. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2005.03.023
- Kiss, M., Van Velzen, J., & Eimer, M. (2008). The N2pc component and its links to attention shifts and spatially selective visual processing. *Psychophysiology*, *45*(2), 240-249. doi: 10.1111/j.1469-8986.2007.00611.x
- Koch, C., & Tsuchiya, N. (2007). Attention and consciousness: two distinct brain processes. *Trends Cogn Sci*, *11*(1), 16-22. doi: 10.1016/j.tics.2006.10.012
- LaBerge, D. (1995). *Attentional processing : the brain's art of mindfulness*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Lachaux, J. P., Rodriguez, E., Martinerie, J., & Varela, F. J. (1999). Measuring phase synchrony in brain signals. *Hum Brain Mapp*, *8*(4), 194-208.
- Loughnane, G. M., Newman, D. P., Bellgrove, M. A., Lalor, E. C., Kelly, S. P., & O'Connell, R. G. (2016). Target Selection Signals Influence Perceptual Decisions by Modulating the Onset and Rate of Evidence Accumulation. *Curr Biol*, *26*(4), 496-502. doi: 10.1016/j.cub.2015.12.049
- Luck, S. J. (2014). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique, Second Edition*: MITpress.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *J Neurophysiol*, *77*(1), 24-42. doi: 10.1152/jn.1997.77.1.24
- Luck, S. J., Girelli, M., McDermott, M. T., & Ford, M. A. (1997). Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cogn Psychol*, *33*(1), 64-87. doi: 10.1006/cogp.1997.0660
- Luck, S. J., & Gold, J. M. (2008). The construct of attention in schizophrenia. *Biol Psychiatry*, *64*(1), 34-39. doi: 10.1016/j.biopsych.2008.02.014
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994a). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, *31*(3), 291-308.
- Luck, S. J., & Hillyard, S. A. (1994b). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *20*(5), 1000-1014.
- Maunsell, J. H., & Treue, S. (2006). Feature-based attention in visual cortex. *Trends Neurosci*, *29*(6), 317-322. doi: 10.1016/j.tins.2006.04.001
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2011). Temporal brain dynamics of multiple object processing: the flexibility of individuation. *PLoS One*, *6*(2), e17453. doi: 10.1371/journal.pone.0017453
- Mazza, V., & Caramazza, A. (2015). Multiple object individuation and subitizing in enumeration: a view from electrophysiology. *Front Hum Neurosci*, *9*, 162. doi: 10.3389/fnhum.2015.00162
- Mazza, V., Pagano, S., & Caramazza, A. (2013). Multiple object individuation and exact enumeration. *J Cogn Neurosci*, *25*(5), 697-705. doi: 10.1162/jocn\_a\_00349
- McMains, S., & Kastner, S. (2011). Interactions of top-down and bottom-up mechanisms in human visual cortex. *J Neurosci*, *31*(2), 587-597. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3766-10.2011
- Mesulam, M. M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann Neurol*, *10*(4), 309-325. doi: 10.1002/ana.410100402
- Moran, J., & Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, *229*(4715), 782-784. doi: 10.1126/science.4023713

- Moray, N. (1959). Attention in dichotic listening: Affective cues and the influence of instructions. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *11*, 56-60.
- Naughtin, C. K., Mattingley, J. B., & Dux, P. E. (2016). Distributed and Overlapping Neural Substrates for Object Individuation and Identification in Visual Short-Term Memory. *Cereb Cortex*, *26*(2), 566-575. doi: 10.1093/cercor/bhu212
- Pashler, H. E. (1998). *The psychology of attention*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Pernier, J., Perrin, F., & Bertrand, O. (1988). Scalp current density fields: concept and properties. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *69*(4), 385-389.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *72*(2), 184-187.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., Giard, M. H., & Echallier, J. F. (1987). Mapping of scalp potentials by surface spline interpolation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *66*(1), 75-81.
- Perron, R., Lefebvre, C., Robitaille, N., Brisson, B., Gosselin, F., Arguin, M., & Jolicoeur, P. (2009). Attentional and anatomical considerations for the representation of simple stimuli in visual short-term memory: evidence from human electrophysiology. *Psychol Res*, *73*(2), 222-232. doi: 10.1007/s00426-008-0214-y
- Pinker, S. (1984). Visual cognition: an introduction. *Cognition*, *18*(1-3), 1-63.
- Pomerleau, V. J., Fortier-Gauthier, U., Corriveau, I., Dell'Acqua, R., & Jolicoeur, P. (2014). Colour-specific differences in attentional deployment for equiluminant pop-out colours: evidence from lateralised potentials. *Int J Psychophysiol*, *91*(3), 194-205. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2013.10.016
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Q J Exp Psychol*, *32*(1), 3-25.
- Posner, M. I. (2012). Imaging attention networks. *Neuroimage*, *61*(2), 450-456. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.12.040
- Posner, M. I., & Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annu Rev Neurosci*, *13*, 25-42. doi: 10.1146/annurev.ne.13.030190.000325
- Posner, M. I., & Rothbart, M. K. (2007). Research on attention networks as a model for the integration of psychological science. *Annu Rev Psychol*, *58*, 1-23. doi: 10.1146/annurev.psych.58.110405.085516
- Pylyshyn, Z. (1989). The role of location indexes in spatial perception: a sketch of the FINST spatial-index model. *Cognition*, *32*(1), 65-97.
- Renault, B., Ragot, R., Lesevre, N., & Remond, A. (1982). Onset and offset of brain events as indices of mental chronometry. *Science*, *215*(4538), 1413-1415.
- Reynolds, J. H., Chelazzi, L., & Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *J Neurosci*, *19*(5), 1736-1753.
- Richter, C. G., Thompson, W. H., Bosman, C. A., & Fries, P. (2017). Top-Down Beta Enhances Bottom-Up Gamma. *J Neurosci*, *37*(28), 6698-6711. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3771-16.2017
- Ritter, W., Ford, J. M., Gaillard, A. W., Harter, M. R., Kutas, M., Naatanen, R., . . . Rohrbaugh, J. (1984). Cognition and event-related potentials. I. The relation of negative potentials and cognitive processes. *Ann N Y Acad Sci*, *425*, 24-38.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, *25*(1A), 31-40. doi: 10.1016/0028-3932(87)90041-8
- Robertson, L. C., & Treisman, A. (2006). Attending to space within and between objects: Implications from a patient with Balint's syndrome. *Cogn Neuropsychol*, *23*(3), 448-462. doi: 10.1080/02643290500180324
- Satel, J., Wilson, N. R., & Klein, R. M. (2019). What Neuroscientific Studies Tell Us about Inhibition of Return. *Vision (Basel)*, *3*(4). doi: 10.3390/vision3040058

- Schubo, A., Schroger, E., & Meinecke, C. (2004). Texture segmentation and visual search for pop-out targets. An ERP study. *Brain Res Cogn Brain Res*, 21(3), 317-334. doi: 10.1016/j.cogbrainres.2004.06.007
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., . . . Tootell, R. B. (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268(5212), 889-893.
- Sereno, M. I., Pitzalis, S., & Martinez, A. (2001). Mapping of contralateral space in retinotopic coordinates by a parietal cortical area in humans. *Science*, 294(5545), 1350-1354. doi: 10.1126/science.1063695
- Seth, A. K., Barrett, A. B., & Barnett, L. (2015). Granger causality analysis in neuroscience and neuroimaging. *J Neurosci*, 35(8), 3293-3297. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4399-14.2015
- Sharbrough F, C. G.-E., Lesser RP, Lüders H, Nuwer M, Picton TW . J. (1991). American Electroencephalographic Society Guidelines for Standard Electrode Position Nomenclature. *Clinic Neurophysiology*, 8, 200-202.
- Sheliga, B. M., Riggio, L., Craighero, L., & Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention-determined modifications in saccade trajectories. *Neuroreport*, 6(3), 585-588. doi: 10.1097/00001756-199502000-00044
- Sheliga, B. M., Riggio, L., & Rizzolatti, G. (1995). Spatial attention and eye movements. *Exp Brain Res*, 105(2), 261-275. doi: 10.1007/bf00240962
- Smid, H. G., Jakob, A., & Heinze, H. J. (1997). The organization of multidimensional selection on the basis of color and shape: an event-related brain potential study. *Percept Psychophys*, 59(5), 693-713.
- Theeuwes, J. (2019). Goal-driven, stimulus-driven, and history-driven selection. *Curr Opin Psychol*, 29, 97-101. doi: 10.1016/j.copsyc.2018.12.024
- Thornton, T., & Gilden, D. L. (2001). Attentional limitations in the sensing of motion direction. *Cogn Psychol*, 43(1), 23-52. doi: 10.1006/cogp.2001.0751
- Treisman, A. (2006). How the deployment of attention determines what we see. *Vis cogn*, 14(4-8), 411-443. doi: 10.1080/13506280500195250
- Treisman, A. M., & Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cogn Psychol*, 12(1), 97-136. doi: 10.1016/0010-0285(80)90005-5
- Varela, F., Lachaux, J. P., Rodriguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nat Rev Neurosci*, 2(4), 229-239. doi: 10.1038/35067550
- Verleger, R., Dittmer, M., & Smigajewicz, K. (2013). Cooperation or competition of the two hemispheres in processing characters presented at vertical midline. *PLoS One*, 8(2), e57421. doi: 10.1371/journal.pone.0057421
- Ward, L. M. (2003). Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends Cogn Sci*, 7(12), 553-559. doi: 10.1016/j.tics.2003.10.012
- Wolfe, J. M. (1994). Guided Search 2.0 A revised model of visual search. *Psychon Bull Rev*, 1(2), 202-238. doi: 10.3758/BF03200774
- Wolfe, J. M., & Utochkin, I. S. (2019). What is a preattentive feature? *Curr Opin Psychol*, 29, 19-26. doi: 10.1016/j.copsyc.2018.11.005
- Woodman, G. F., & Luck, S. J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 29(1), 121-138.
- Xu, Y., & Chun, M. M. (2009). Selecting and perceiving multiple visual objects. *Trends Cogn Sci*, 13(4), 167-174. doi: 10.1016/j.tics.2009.01.008